

P O L S K A A K A D E M I A N A U K
ZAKŁAD OCHRONY PRZYRODY I ZASOBÓW NATURALNYCH

ZBIGNIEW GŁOWACIŃSKI

WTÓRNA SUKCESJA PTAKÓW
W DOJRZEWAJĄCYM
EKOSYSTEMIE LEŚNYM

(synteza)

SECONDARY SUCCESSION OF BIRDS IN A MATURING FOREST
ECOSYSTEM

(synthesis)



PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE
Warszawa—Kraków 1981

WYDZIAŁ BIOLOGII I ZOOLOGII
UNIWERSYTET WARSZAWSKI

ZBIGNIEW GŁOWACIŃSKI

**WTÓRNA SUKCESJA PTAKÓW W DOJRZEWAJĄCYM
EKOSYSTEMIE LEŚNYM**

(synteza)

P O L S K A A K A D E M I A N A U K
ZAKŁAD OCHRONY PRZYRODY I ZASOBÓW NATURALNYCH

S T U D I A N A T U R A E

SERIA A — WYDAWNICTWA NAUKOWE

NR 26

P O L S K A A K A D E M I A N A U K
ZAKŁAD OCHRONY PRZYRODY I ZASOBÓW NATURALNYCH

ZBIGNIEW GŁOWACIŃSKI

WTÓRNA SUKCESJA PTAKÓW
W DOJRZEWAJĄCYM
EKOSYSTEMIE LEŚNYM

(synteza)

SECONDARY SUCCESSION OF BIRDS IN A MATURING FOREST
ECOSYSTEM

(synthesis)



PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE
Warszawa—Kraków 1981

Redaktor naczelny: *Kazimierz Zablerowski*

Rada Redakcyjna: *Bronisław Ferens* (przewodniczący), *Róża Kaźmierczakowa* (zastępca przewodniczącego), *Zdzisław Czeppe*, *Jerzy Fabijanowski*, *Zbigniew Głowaciński*, *Jan Hanik*, *Ryszard Kostuch*, *Stefan Michalik*, *Kazimierz Zablerowski* (członkowie), *Alina Kwiatkowska* (sekretarz)

Adres Redakcji: 31-505 Kraków, ul. Ariańska 1

Redaktor PWN

Irena Zieleniewska

Korektorka

Stanisława Michalec

© Copyright by Państwowe Wydawnictwo Naukowe. Warszawa—Kraków 1981

ISBN 83-01-03292-8

ISSN 0081-6760

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE
ODDZIAŁ W KRAKOWIE

Wyd. I. Nakład 300+90 egz.	Oddano do składania 24. III. 1981 r.
Ark. wyd. 5,25. Ark. druk. 4+2 wklejki	Podpisano do druku w październiku 1981 r.
Papier druk. nat. kl. III 80 g 70 x 100	Druk ukończono w październiku 1981 r.
Zam. 266/81 P-15/1079	Cena zł 28,—

TREŚĆ

Abstrakt	7
1. Wstęp	7
2. Teren badań	9
3. Metody	10
4. Sukcesja ptaków — gatunki wskaźnikowe i oportunistyczne	12
5. Kształtowanie się podstawowych parametrów ekologicznych w rozwoju sukcesyjnym awifauny	18
5.1. Liczba gatunków i różnorodność gatunkowa	18
5.2. Zagęszczenie i struktura liczebnej dominacji gatunków	20
5.3. Stan biomasy	21
5.4. Produktywność	24
5.5. Rotacja biomasy i wydajność ekologiczna	25
5.6. Różnorodność i równomierność rozkładu wartości energetycznych	26
5.7. Tempo sukcesji	28
5.8. Stabilność	30
5.9. Intensywność specjalizacji	34
5.10. Selekcja typu r i K	36
5.11. Grupy troficzne i żerowe	39
5.12. Grupy gniazdowe	42
5.13. Osiadłość i migracja	44
6. Zależności korelacyjne między niektórymi wskaźnikami	45
7. Kierunki zmian awifauny na zarastającym zrębie	50
8. Rozwój awifauny leśnej a współczesne poglądy na sukcesję	53
9. Główne wnioski	55
Piśmiennictwo	57
Summary	62

Abstrakt

Dla 21 stadiów (I—XXI) i 6 faz (F'A-E, F's) rozwojowych awifauny lasu grądowego *Quercus-Carpinetum* określono podstawowe charakterystyki strukturalne (liczba gatunków S , różnorodność gatunkowa H' , zagęszczenie N itp.), funkcjonalne (przepływ energii = asymilacja A , produkcja P itp.), funkcjonalne pochodne (wydajność ekologiczna P/A , rotacja biomasy P/B) i inne (tempo sukcesji TR , zmienność całkowita CV , specjalizacja gatunków, grupy ekologiczne ptaków itp.). Stwierdzono, że wtórna sukcesja zespołów ptaków jest procesem progresywnym i kumulacyjnym (wzrastanie S , H' , N , A i in.), lecz nie w każdym przypadku monotonicznym i asymptotycznym. Dwuszczytowy schemat zmian szeregu cech sugeruje, że badana sekwencja sukcesyjna składa się z dwóch części. Przejście między nimi następuje w około 20-letnim lesie i ma ono charakter ekotonu czasowego. Na efekt styku nie reaguje istotnie tempo sukcesji (TR), które spada w skali czasu niemal asymptotycznie. Sukcesja ptaków na zrębie prowadzi do stanu maksymalnej stabilności (jako constancy), choć zmienność losowa (jako odwrotność stabilności w sensie resistance) nie całkiem podlega tej tendencji. Wskaźniki strukturalne i funkcjonalne badanych zespołów ptaków w większości korelują ze sobą pozytywnie, w odwrotnej relacji względem nich pozostają wskaźniki pochodne. Opisana seria rozwojowa awifauny tylko częściowo potwierdza przeważające dziś w ekologii założenia teoretyczne odnośnie do sukcesji zespołów.

1. Wstęp

Rozprawa ta jest podsumowaniem zbioru empirycznych prac szczegółowych (Głowaciński 1972, 1975a, w druku, Głowaciński, Järvinen 1975, Głowaciński, Weiner 1977), analizujących strukturę i cechy funkcjonalne zespołów ptaków, które podlegają zmianom w trakcie autogenicznej sukcesji leśnej. Część z tych pozycji zawiera też oryginalne propozycje metodyczne (np. Głowaciński w druku, Głowaciński, Järvinen 1975, Głowaciński, Weiner 1977). Pewne uzupełnienia materiałowe i metodyczne wnosi do tego opracowania również kilka dalszych rozpraw pośrednio lub bezpośrednio związanych z podjętym tematem (Głowaciński 1975b, 1978, 1979, w druku, Głowaciński, Weiner 1975, 1980, rkps, Głowaciński, Kozłowski, Weiner rkps, Weiner, Głowaciński 1975).

Sukcesja jest jednym z podstawowych i zarazem bardzo kontrowersyjnych problemów biocenotycznych (Allee et al. 1949, Drury, Nisbet 1973, Rajski 1965, Zarzycki 1966 i in.). Według Margalefa (1968) pojęcie sukcesji w ekologii powinno zajmować takie miejsce jak pojęcie ewolucji

w biologii ogólnej. W obydwóch procesach zmian można dopatrywać się zresztą pewnych analogii; w porównaniu z ewolucją sukcesja jest jednak procesem trwającym znacznie krócej (por. Odum 1971, Trojan 1975), jej tempo — uznając, że chodzi o wymianę gatunków — jest o 2—3 rzędy wielkości szybsze niż tempo ewolucji (por. Szarski 1976 i in.). Poznanie prawidłowości i mechanizmów rządzących sukcesją ma duże znaczenie dla nauk teoretycznych i nie mniejsze dla praktyki. Sukcesja ekologiczna należy do zjawisk bardzo powszechnych w przyrodzie, zachodzi pod wpływem czynników naturalnych (samoczynne zarastanie zbiorników wodnych, osuwisk, miejsc po pożarach lasów spowodowanych wyładowaniami atmosferycznymi, wiatrowałów itp.) i antropogennych (osuszanie terenów, wyręb, spasanie, koszenie itp.). Zwłaszcza intensywny rozwój gospodarki doprowadził w wielu miejscach do sytuacji, że zdecydowana większość biocenoz lądowych i wodno-lądowych reprezentuje obecnie jakies stadia przejściowe sukcesji. Znajomość sukcesji jest nieodzowna dla sprzężenia tego procesu z racjonalną gospodarką ekosystemami, jest też użyteczna dla podejmowania decyzji związanych z ochroną przyrody.

Jakkolwiek by zdefiniować sukcesję, oznacza ona następstwo jednych zespołów roślin i zwierząt po drugich — w normalnym ciągu od stadium inicjalnego do tak zwanego klimaksu (Głowaciński 1975a). Z kilku poglądów na sukcesję ekologiczną (Clements 1916, Horn 1974, 1976, Margalef 1968, Odum 1969, 1971, Whittaker 1970, 1975) najpowszechniej przyjmowana jest dziś cybernetyczna interpretacja tego procesu. Jej autorzy (Margalef 1968, Odum 1969) opracowali generalny „model” sukcesji autogenicznych dla całych ekosystemów, który pozwala empirycznie testować przyjęte w nim założenia i trendy rozwojowe (Głowaciński, Weiner 1977, rkps). Tych zalet brakuje innym hipotezom dotyczącym sukcesji, m. in. koncepcji Horna (1976), który sukcesję rozumie jako losowy proces wymiany osobników i gatunków pod wpływem czynników zewnętrznych i wewnątrzpopulacyjnych. Horn (1976) nie determinuje całego procesu, wychodząc jednak od metody Markowa może w dowolnym momencie tego procesu określać prawdopodobieństwo stanu następnego niezależnie od stanu poprzedniego.

W tej pracy za punkt odniesienia przyjęto teorię rozwoju systemów biocenotycznych Margalefa (1968) i Oduma (1969), jakkolwiek i ona ma pewne słabe strony. Przede wszystkim opiera się na jednostkach rangi zespołu (tzw. superorganizmy zob. Łomnicki 1978), którym brakuje podstaw teoretycznych i które znajdują się poza zasięgiem praw genetycznych i teorii Darwina. Przyjęta tu koncepcja sukcesji została ustalona głównie w oparciu o kompleksowe oceny autotrofów. W związku z tym może się nasuwać pytanie, czy można ją testować w oparciu o wyniki adekwatne dla jednej tylko grupy organizmów, należących w dodatku do konsumentów. Są jednak podstawy aby sądzić, że pewne reguły i trendy charakteryzujące sukcesję ekosystemu powinny znajdować swe odbicie również u heterotrofów,

a nawet wybranych ich grup (np. Cody 1974). Ptaki są o tyle dobrym materiałem do badań sukcesji, że należą do zwierząt silnie reagujących na zmiany siedlisk (Hilden 1965, MacArthur, Recher, Cody 1966), reprezentują konsumentów kilku rzędów, a także mają zdolność i łatwość szybkiego wypełniania nowo otwierających się z rozwojem lasu nisz ekologicznych.

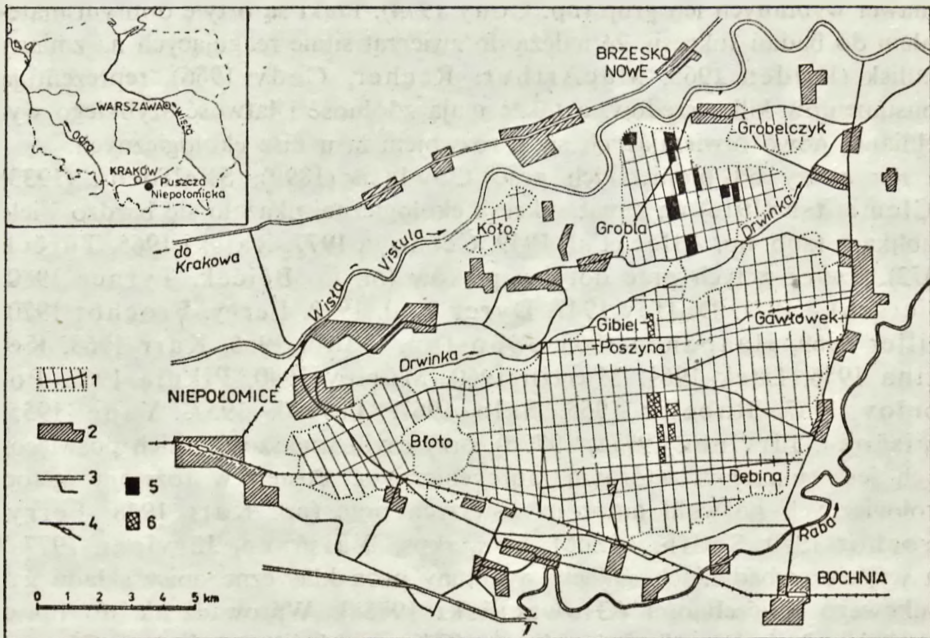
Począwszy od pionierskich prac Cowlesa (1899), Shelforda (1933) i Clementsa (1916) na temat sukcesji ekologicznej ukazało się bardzo wiele publikacji (zob. np. Allee et al. 1949, Černova 1977, Rajska 1965, Turček 1972). Szereg z tych prac dotyczy ptaków (m. in. Bejček, Turner 1980, Dierschke 1971, Duffey 1947, Dyrce et al. 1972, Ferry, Frochot 1970, Giller 1969, Haapanen 1965, Johnston, Odum 1956, Karr 1968, Kerzina 1956, Lack 1961, Martin 1960, Morley 1940, Pikula 1967, Pospelov 1957, Rabeler 1955, Salo 1967, Turček 1957, Yapp 1955, Väisänen, Järvinen 1977a, 1977b), przy czym większość z nich poświęconych jest sukcesjom wtórnym, autogenicznym. Postęp w rozwoju metod ekologicznych pozwolił autorom nowszych prac (np. Karr 1968, Ferry, Frochot 1970, Smith, MacMahon, rkp., Väisänen, Järvinen 1977a) na wyjście w badaniach sukcesji awifauny poza klasyczne opisy składu gatunkowego i liczebności (Głowaciński 1975a). Wprowadzenie do opisu sukcesji wskaźników funkcjonalnych (Głowaciński, w druku, Głowaciński, Weiner 1977, 1980) stworzyło nowe możliwości analizy i interpretacji tego zjawiska.

Celem tej pracy było (1) dokonanie syntetycznej oceny strukturalnych i funkcjonalnych właściwości zespołów ptaków w czasie wtórnej sukcesji lasu liściastego w warunkach południowej Polski, (2) określenie relacji między niektórymi z badanych wskaźników i (3) odniesienie zmian tych charakterystyk do przeważających dziś w ekologii generalnych poglądów na sukcesję.

2. Teren badań

Badania prowadzono w latach 1967—1975 na powierzchniach próbnych zlokalizowanych w północnej części Puszczy Niepołomickiej (ryc. 1) w kompleksie lasów liściastych (około 1250 ha) o nazwie Grobla (50°06'N i 20°22'E). Lasy te porastają niską terasę Wisły (182—190 m n.p.m.), wykształconą wskutek erozji i akumulacji rzeki w okresie holoceni (Bzowski 1973). Geobotaniczną i fitosocjologiczną charakterystykę tego terenu przedstawili szczegółowo Ferchmin, Medwecka-Kornaś (1976), Denisiuk et al. (1977) i inni autorzy prac opublikowanych w *Studia Naturae*, seria A, numery 6, 7 i 8 (1971, 1973, 1976). Pełny opis fizjograficzny Puszczy Niepołomickiej zawarty jest w bogatej literaturze źródłowej, zebranej i uporządkowanej przez Banasik (1978).

Powierzchnie próbne wyznaczono w homogennych siedliskach łąkowych *Quercus-Carpinetum* (według nowszej klasyfikacji fitosocjologicznej — *Tilio-Carpinetum*) o podobnych cechach wodno-glebowych, klimatycznych i fito-



Ryc. 1. Schematyczna mapa Puszczy Niepolomickiej z podaniem lokalizacji powierzchni badań: 1 — lasy, 2 — wsie i miasteczka, 3 — szosy i lokalne drogi, 4 — linie kolejowe, 5 — powierzchnie próbne służące dla opisu autogenicznej sukcesji grądowej, 6 — powierzchnie próbne dla oceny półnaturalnej sukcesji borowej, traktowanej w tej pracy marginalnie do celów porównawczych

Fig. 1. Schematic map of the Niepolomice Forest with location of experimental sites: 1 — forests, 2 — villages and country towns, 3 — highways and local roads, 4 — railway lines, 5 — sample-plots for estimation of autogenic succession of oak-bornbaum forest, 6 — sample-plots for evaluation of semi-natural pinewood succession, treated marginally in this study and only for comparative purposes

cenotycznych. W badanej serii sukcesyjnej siedliska te różnicują natomiast wiek i struktura przestrzenna roślinności oraz fitoklimat. Opis i dokumentację powierzchni badawczych podano już wcześniej (Głowaciński 1972, 1975a, Głowaciński, Järvinen 1975 i przedruk z tej ostatniej pracy w podręczniku Ricklefsa 1979, str. 718).

3. Metody

Szczegółowy opis stosowanych metod badań zawierają odpowiednie prace cząstkowe opublikowane już wcześniej, toteż w tym miejscu ograniczono się tylko do podania ich skróconego przeglądu.

Serię sukcesyjną odtworzono w oparciu o dwa uzupełniające się sposoby opisu: przez (1) porównanie odrębnych lecz równocześnie badanych stadiów, reprezentujących różne fazy sukcesji (tzw. metoda porównawcza) i (2) bezpośrednie obserwacje wybranych stadiów wyjściowych w czasie kolejnych 2—4 lat (zob. tab. 1a—c).

Badana seria składa się z następujących faz (F'A-E, F's) i stadiów (I—XXI): zrzęb świeży (faza F'A, stadia I—IV, w wieku 1—5 lat) → młodnik (F'B, V—VIII, 7—11) → młodnik starszy (F'C, IX—XII, 15—19) → las na etapie drągowiny (F's, XIII—XIV, około 30—32) → las dojrzały subklimaksowy (F'D, XV—XVII, około 95—97) → las stary klimaksowy (F'E, XVIII—XXI, około 150—153). Pełne fazy F'A-E obejmują 3—4 lata obserwacji (3—4 stadia), tylko faza F's składa się z dwuletnich i nieciągłych cenzusów, toteż jest ona traktowana jako suplementarna. Dwie końcowe fazy (F'D i F'E), reprezentujące biocenozy najbardziej utrwalone, w większości analiz charakteryzowano w oparciu o wartości średnie wieloletnie.

Zagęszczenie ptaków (N = liczba par/10 ha) określano za pomocą metody kartowania (mapping method), z wprowadzeniem pewnych uzupełnień podnoszących wydajność metody (Głowaciński 1975b).

Różnorodność gatunkową (species diversity) ptaków ustalono na podstawie funkcji Shannona (H'):

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

gdzie S to liczba gatunków w zespole, p_i — frakcja osobników należących do i -tego gatunku (Lloyd, Zar, Karr 1968, Peet 1974, Pielou 1966, Recher 1971, Shannon, Weaver 1949 i in.).

Strukturę dominacji gatunków w zespole (evenness or equitability index — J') obliczono według wzoru podanego przez Pielou (1966), Trajera (1969) i innych:

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

gdzie $H'_{\max} = \log S$, zaś H' i S znaczą jak wyżej.

Formuły H' i J' zostały użyte również w odniesieniu do biomasy (H'_B, J'_B) i energetyki ptaków (H'_A, H'_P, J'_A, J'_P itp.), zastępując w p_i liczbę par (lub osobników) przez ułamek całkowitej biomasy lub przepływu energii przypadającego na i -ty gatunek (Głowaciński, Weiner 1977, 1980).

Tempo wtórnej sukcesji (TR) określano (Głowaciński, Järvinen 1975) w oparciu o wskaźniki Jaccarda (QJ) i Renkonena (QR) w postaciach odwróconych, wyrażających odrębność zespołów (100.0 — QJ i 100.0 — QR), a także z wykorzystaniem formuły H' -turnover lub H' -based (MacArthur, Recher, Cody 1966, Cody 1970, Głowaciński 1975a, Järvinen, Väisänen 1973 i in.), wywodzącej się z wcześniej podanej funkcji Shannona H' . Wszystkie te wzory dają podobne wyniki, stąd wystarczająca jest interpretacja jednego z nich. Np. tempo zmian różnorodności gatunkowej obliczano jak niżej:

$$TR_{H'} = H'\text{-based}/(t_{n+1} - t_n),$$

gdzie H' -based wyraża odrębność pod względem różnorodności H' dwóch porównywanych zespołów ptaków n i $n+1$, t — wiek lasu podany w latach.

Dla oceny zmienności całkowitej zespołów ptaków stosowano współczynnik zmienności (CV) i wskaźnik rocznych zmian różnorodności gatunkowej (between-year component of diversity — DIV_{diff}) Järvinena i Väisänen (1976). Zmienność losową (= fluktuacyjną) określano za pomocą równań regresji, obliczając w poszczególnych fazach F'A-E średnią względną różnicę między zmiennymi zależnymi rzeczywistymi i zmiennymi zależnymi oczekiwanymi dla odpowiednich zmiennych niezależnych czasu (Głowaciński, w druku).

Zakres zajmowanych przez ptaki siedlisk (RHO), wskaźnik służący tu do oceny strategii selekcyjnej gatunków typu r i K , ustalono umownie według formuły:

$$RHO_i = (a_{1i} + \dots a_{ni})b_i,$$

gdzie RHO i -tego gatunku ptaka wyrażone jest iloczynem liczby lat, określającej spektrum wiekowe zasiedlanego lasu (a) i liczby typów zespołów leśnych, w których występuje ten gatunek (b) (Głowaciński 1979).

Analizę energetycznych parametrów oparto na komputerowych symulacjach przepływu energii, których model został przedstawiony w szczegółowych pracach (Głowaciński, Weiner 1977, 1980). Liczebność dorosłych i młodych ptaków symulowano zgodnie z ocenami terenowymi zagęszczenia, fenologii, śmiertelności i sukcesu lęgowego. Szereg danych populacyjnych i energetycznych przyjęto z różnych opublikowanych już prac cząstkowych. W obliczeniach energetyki posłużono się funkcjami i danymi zebranymi przez Kendeigh'a et al. (1977). Energię bytową (existence energy requirements) ptaków określono jako funkcję ciężaru ciała i temperatury otoczenia, ponadto zostały dodane poprawki dla aktywności ruchowej, wzrostu aktywności w czasie zakładania gniazd i opieki nad pisklętami. Oceniono też energetyczne wydatki na produkcję jaj i wzrost młodych (Głowaciński, Weiner 1977). Pełny zestaw użytych zmiennych i równań przedstawiono w innej pracy (Głowaciński, Weiner 1980).

Termin „zespół” używany jest w tej pracy umownie jako zbiór gatunków ptaków gnieźdzących się w konkretnym siedlisku.

W analizach porównawczych zespołów ptaków dokonano pewnych uproszczeń metodycznych, np. przyjęto z konieczności nie sprawdzone założenia, że poszczególne gatunki w różnych stadiach rozwojowych lasu odznaczają się identycznymi własnościami biologicznymi, a różnią się tylko liczebnością.

4. Sukcesja ptaków — gatunki wskaźnikowe i oportunistyczne

Przebieg sukcesji ptaków na zrębie grądowym w Puszczy Niepołomickiej ilustruje szczegółowo załączone zestawienie tabelaryczne (tab. I). W tej całej serii rozwojowej awifauny uczestniczy 51 gatunków lęgowych (każdemu

TABELA 1a

Występowanie lęgowych gatunków ptaków w stadiach I—VIII i fazach F' A-B wtórnej sukcesji lasu grądowego w Puszczy Niepołomickiej
 Distribution of breeding bird species in stages I—VIII and phases F' A-B of secondary succession of an oak-hornbeam stand in the Niepołomice Forest

Nr gatunku No of species	Fazy sukcesyjne Successional phases	F' A				F' B			
	Wiek lasu Age of forest	1	3	4	5	7	9	10	11
	Stadia Stages	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	Lata badań Years of investigations	1971	1973	1974	1975	1971	1973	1974	1975
	Liczba par ptaków na 10 ha — Number of bird pairs per 10 ha								
1. <i>Motacilla alba</i>	1,0*	—	—	—	—	—	—	—	—
2. <i>Emberiza citrinella</i>	2,0	2,4	4,4	4,0	4,5	4,0	8,0	4,3	
3. <i>Phasianus colchicus</i>	0,4	4,6	1,6	1,0	0,8	1,3	2,0	2,0	
4. <i>Anthus trivialis</i>	—	3,0	3,0	3,0	2,2	4,3	3,3	2,7	
5. <i>Locustella fluviatilis</i>	—	0,4	1,0	0,6	—	—	0,9	—	
6. <i>Lanius collurio</i>	—	—	1,0	—	3,5	3,3	2,7	5,3	
7. <i>Sylvia communis</i>	—	—	—	2,0	1,0	0,7	1,3	5,6	
8. <i>Lanius excubitor</i>	—	—	—	1,4*	—	—	—	0,3*	
9. <i>Sylvia borin</i>	—	—	—	—	0,8	0,4	0,7	1,3	
10. <i>Luscinia luscinia</i>	—	—	—	—	0,5	—	—	0,7	
11. <i>Turdus philomelos</i>	—	—	—	—	—	0,7	—	2,0	
12. <i>Phylloscopus trochilus</i>	—	—	—	—	—	—	1,6	2,7	
13. <i>Phylloscopus collybita</i>	—	—	—	—	—	—	1,1	0,7	
14. <i>Sylvia atricapilla</i>	—	—	—	—	—	—	1,3	—	
15. <i>Turdus merula</i>	—	—	—	—	—	—	0,9	0,7	
16. <i>Hippolais icterina</i>	—	—	—	—	—	—	—	2,0	
17. <i>Sylvia curruca</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,7	
18. <i>Oriolus oriolus</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,1	
19. <i>Cuculus canorus</i>	—	—	—	—	—	—	—	(1,0)	
Łącznie — Total	3,4	7,4	11,0	12,0	13,3	14,8	23,8	32,1	
		$\bar{N}_{F'A} = 8,45$				$\bar{N}_{F'B} = 21,00$			
		$SD_{F'A} = \pm 3,30$				$SD_{F'B} = \pm 7,17$			
		$CV_{F'A} = 40,00$				$CV_{F'B} = 33,69$			

Tłustym drukiem wyszczególniono zagęszczenie gatunków charakterystycznych dla danej fazy, gwiazdką oznaczono gatunki efemeryczne, przypadkowe. \bar{N} — średnie zagęszczenie, SD — odchylenie standardowe, CV — współczynnik zmienności. W nawiasach umieszczono szacunkową liczbę „par” nieypowo gnieźdzącej się kukułki (zob. Głowaciński, Weiner 1977).

Density of species characteristic for a given phase was marked in bold face. Asterisks indicate ephemeric, occasional species. \bar{N} — average density, SD — standard deviation, CV — coefficient of variation. In parentheses — approximate number of „pairs” of the cuckoo, which nests untypically (see Głowaciński, Weiner 1977).

TABELA 1b

Występowanie lęgowych gatunków ptaków w kolejnych stadiach IX—XIV i fazach F' C i F' s wtórnej sukcesji lasu grądowego Puszczy Niepolomickiej. Oznaczenia jak w opisie tabeli 1a
 Distribution of breeding bird species in consecutive stages IX—XIV and phases F' C and F' s of secondary succession of an oak-hornbeam stand in the Niepolomice Forest. Symbols as in table 1a

Nr gatunku No of species	Fazy sukcesyjne Successional phases	F' C				F' s	
	Wiek lasu Age of forest	15	17	18	19	30	32
	Stadia Stages	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
	Lata badań Years of investigations	1971	1973	1974	1975	1971	1973
Liczba par na 10 ha — Number of pairs per 10 ha							
1. <i>Motacilla alba</i>	—	—	—	—	—	—	
2. <i>Emberiza citrinella</i>	14,4	7,0	3,4	5,4	14,0	5,0	
3. <i>Phasianus colchicus</i>	2,2	2,0	2,0	—	—	—	
4. <i>Anthus trivialis</i>	7,6	2,0	2,4	1,0	4,4	12,0	
5. <i>Locustella fluviatilis</i>	2,6	1,0	1,4	—	—	—	
6. <i>Lanius collurio</i>	2,0	2,0	1,0	1,0	—	—	
7. <i>Sylvia communis</i>	—	—	2,0*	—	—	—	
8. <i>Lanius excubitor</i>	—	—	—	—	—	—	
9. <i>Sylvia borin</i>	9,0	4,0	6,6	4,0	2,0	3,0	
10. <i>Luscinia luscinia</i>	2,2	—	2,2	3,0	0,6	—	
11. <i>Turdus philomelos</i>	2,2	5,0	2,6	3,0	1,0	1,0	
12. <i>Phylloscopus trochilus</i>	9,0	8,0	9,6	10,0	—	—	
13. <i>Phylloscopus collybita</i>	4,0	3,0	2,4	1,0	1,4	2,4	
14. <i>Sylvia atricapilla</i>	3,0	10,0	8,0	9,0	10,0	7,0	
15. <i>Turdus merula</i>	2,6	3,4	3,6	3,2	1,0	3,0	
16. <i>Hippolais icterina</i>	6,0	4,0	4,0	—	2,0	0,6	
17. <i>Sylvia curruca</i>	—	—	2,0	2,0	—	—	
18. <i>Oriolus oriolus</i>	3,0	2,0	2,0	2,0	1,2	2,0	
19. <i>Cuculus canorus</i>	(1,0)	(1,0)	(1,0)	(1,0)	(1,0)	(1,0)	
20. <i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2,6	—	2,0	0,8	8,0	12,2	
21. <i>Erithacus rubecula</i>	—	2,0	6,0	3,0	8,0	8,6	
22. <i>Fringilla coelebs</i>	—	1,0	4,0	2,0	10,4	8,0	
23. <i>Coccothraustes coccothr.</i>	4,0	5,0	2,0	4,0	2,0	4,0	
24. <i>Carduelis chloris</i>	2,0	2,0	1,0	2,0	—	1,0	
25. <i>Streptopelia turtur</i>	2,6	1,0	2,0	2,0	—	0,4	
26. <i>Columba palumbus</i>	2,4*	—	—	—	—	—	
27. <i>Pica pica</i>	1,0*	—	—	—	—	—	
28. <i>Garrulus glandarius</i>	—	0,6*	—	—	—	—	
29. <i>Carpodacus erythrinus</i>	—	—	—	2,0*	—	—	
30. <i>Carduelis carduelis</i>	—	—	—	—	0,8*	—	
Łącznie — Total	85,4	66,0	73,2	61,4	67,8	71,2	
		$\bar{N}_{F' C} = 71,50$			$\bar{N}_{F' s} = 69,50$		
		$SD_{F' C} = \pm 9,06$					
		$CV_{F' C} = 12,67$					

TABELA 1c

Występowanie legowych gatunków ptaków w kolejnych stadiach XV—XXI i fazach F'D-E w różnej sukcesji lasu grądowego w Puszczy Niepolomickiej. Oznaczenia jak w opisie tabeli 1a
 Distribution of breeding bird species in consecutive stages XV—XXI and phases F'D-E of secondary succession of an oak-hornbeam stand in the Niepolomice Forest. Symbols as in table 1a

gatunki species Z Z	Fazy sukcesyjne Successional phases		F'D			F'E			
	Wiek lasu Age of forest		95	96	97	150	151	152	153
	Stadia Stages	Lata badań Years of investigations	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI
			1967	1968	1969	1967	1968	1969	1970
Liczba par ptaków na 10 ha — Number of bird pairs per 10 ha									
1. <i>Motacilla alba</i>			—	—	—	—	—	—	—
2. <i>Emberiza citrinella</i>			3,1	2,1	2,4	0,8	0,3	0,7	1,3
3. <i>Phasianus colchicus</i>			0,2	0,3	—	—	—	—	—
4. <i>Anthus trivialis</i>			4,0	4,3	4,5	2,8	2,5	2,8	5,0
5. <i>Locustella fluviatilis</i>			0,1	0,2	0,1	0,2	—	—	0,2
6. <i>Lanius collurio</i>			—	—	—	—	—	—	—
7. <i>Sylvia communis</i>			—	—	—	—	—	—	—
8. <i>Lanius excubitor</i>			—	—	—	—	—	—	—
9. <i>Sylvia borin</i>			—	—	—	0,4*	—	—	—
10. <i>Luscinia luscinia</i>			0,5	0,6	0,4	—	—	—	0,8
11. <i>Turdus philomelos</i>			2,4	2,9	2,4	1,2	1,2	1,0	1,8
12. <i>Phylloscopus trochilus</i>			—	—	—	—	—	—	—
13. <i>Phylloscopus collybita</i>			0,6	0,4	0,3	0,5	0,8	0,6	0,6
14. <i>Sylvia atricapilla</i>			3,3	3,3	4,3	3,7	3,9	3,3	3,5
15. <i>Turdus merula</i>			4,3	3,3	3,1	2,7	2,5	1,8	3,0
16. <i>Hippolais icterina</i>			0,3	0,5	1,4	—	—	—	—
17. <i>Sylvia curruca</i>			—	—	—	—	—	—	—
18. <i>Oriolus oriolus</i>			0,9	0,4	0,8	0,8	0,8	0,8	0,9
19. <i>Cuculus canorus</i>			(1,0)	(1,0)	(1,0)	(1,0)	(1,0)	(1,0)	(1,0)
20. <i>Phylloscopus sibilatrix</i>			3,5	4,8	6,2	2,1	3,3	3,8	4,6
21. <i>Erythacus rubecula</i>			8,7	6,0	4,0	9,6	6,7	7,0	10,0
22. <i>Fringilla coelebs</i>			10,0	8,0	9,2	11,8	7,8	9,0	11,7
23. <i>Coccothraustes coccothr.</i>			1,0	2,4	2,4	2,5	4,2	3,8	3,3
24. <i>Carduelis chloris</i>			—	—	—	—	—	—	—
25. <i>Streptopelia turtur</i>			1,1	1,0	1,1	0,8	0,6	1,0	0,8
26. <i>Columba palumbus</i>			0,2	0,4	—	1,6	0,8	0,6	0,8
27. <i>Pica pica</i>			—	—	—	—	—	—	—
28. <i>Garrulus glandarius</i>			—	—	—	—	—	—	—
29. <i>Corpodacus erythrinus</i>			—	—	—	—	—	—	—
30. <i>Carduelis carduelis</i>			—	—	—	—	—	—	—
31. <i>Ficedula albicollis</i>			10,5	10,5	11,4	12,9	12,5	12,1	13,5
32. <i>Parus caeruleus</i>			8,6	8,6	7,6	10,1	9,6	7,5	10,0
33. <i>Parus major</i>			5,4	5,7	4,1	5,0	5,2	3,3	6,7
34. <i>Sturnus vulgaris</i>			4,3	4,8	2,4	10,8	10,0	6,3	7,9
35. <i>Sitta europaea</i>			2,9	3,3	3,4	4,2	5,0	4,0	5,0
36. <i>Dendrocopos major</i>			1,4	1,8	1,5	1,5	2,0	1,6	1,8
37. <i>Muscicapa striata</i>			2,9	1,4	1,9	0,8	0,8	1,3	0,8
38. <i>Parus palustris</i>			1,0	0,6	0,5	1,2	0,4	0,4	0,8
39. <i>Certhia familiaris</i>			0,6	0,6	—	1,8	1,1	1,1	1,3
40. <i>Certhia brachyactyla</i>			0,5	0,5	—	1,8	1,1	1,1	1,3
41. <i>Dendrocopos medius</i>			0,5	0,4	0,3	0,8	0,6	0,7	0,8
42. <i>Dendrocopos minor</i>			0,1	0,4	0,1	0,4	0,6	0,4	0,4
43. <i>Troglodytes troglodytes</i>			0,2	0,2	0,2	0,8	0,6	0,9	1,2
44. <i>Picus canus</i>			0,1	0,1	0,1	0,2	0,4	0,2	—
45. <i>Caprimulgus europaeus</i>			—	—	0,1*	—	—	0,2	0,2
46. <i>Crex crex</i>			—	0,1*	—	—	—	—	—
47. <i>Strix aluco</i>			—	—	—	0,4	0,4	0,4	0,4
48. <i>Dryocopus martius</i>			—	—	—	0,4	0,2	0,2	0,2
49. <i>Columba oenas</i>			—	—	—	0,4	0,4	—	—
50. <i>Phoenicurus phoenicurus</i>			—	—	—	—	0,1	—	0,4
51. <i>Tringa ochropus</i>			—	—	—	0,4*	—	—	—
Łącznie — Total			84,2	80,9	77,2	96,4	87,4	78,9	102,0

 $N_{F'D} = 80,77$
 $SD_{F'D} = \pm 3,08$
 $CV_{F'D} = 3,84$
 $N_{F'E} = 91,18$
 $SD_{F'E} = \pm 7,63$
 $CV_{F'E} = 8,77$

gatunkowi nadano w tabelach Ia—Ic stałe numerowane miejsce), których zagęszczenie nie jest mniejsze niż 0,1 pary na 10 ha.

W badanej serii zespołów ptaków zaznaczają się wyraźnie trzy kategorie gatunków: (a) gatunki charakterystyczne, w znacznym stopniu wskaźnikowe w sensie Allee et al. (1949) dla niektórych odcinków sukcesji, (b) gatunki oportunistyczne, utrzymujące się we wszystkich lub w większości stadiów sukcesyjnych i (c) gatunki efemeryczne, w szeregu sukcesyjnym lub w niektórych jego fazach występujące nieregularnie i przypadkowo.

Brakuje gatunków, które bez zastrzeżeń można by było uznać za charakterystyczne bądź wskaźnikowe dla świeżego zrębu (stadia I—II). Stadia zarośli krzaczastych i młodników (III—XII) wyodrębniane są najbardziej przez dzierzby *Lanius collurio* i *L. excubitor*, pokrzewki *Sylvia communis* i *S. curruca* oraz piecuszka *Phylloscopus trochilus*. Kulminację liczebną przechodzi w tych fazach wprowadzony i zaaklimatyzowany bażant *Phasianus colchicus*. Drągowinę (XIII—XIV) szczególnie wyraźnie wyodrębnia świstunka *Phylloscopus sibilatrix*, która osiąga na tym etapie sukcesji maksimum liczebne. W dojrzałych lasach wskaźnikową grupą ptaków są przede wszystkim dziuplaki, zwłaszcza dominujące liczebnie mucholówka *Ficedula albicollis* i sikora *Parus caeruleus*. Stadia klimaksowe (XVIII—XXI) wyodrębniane są najbardziej przez duże dziuplaki, jak puszczyk *Strix aluco*, dzięcioł *Dryocopus martius* i gołąb *Calumba oenas* (tab. I; Głowaciński 1972, 1975a, 1978).

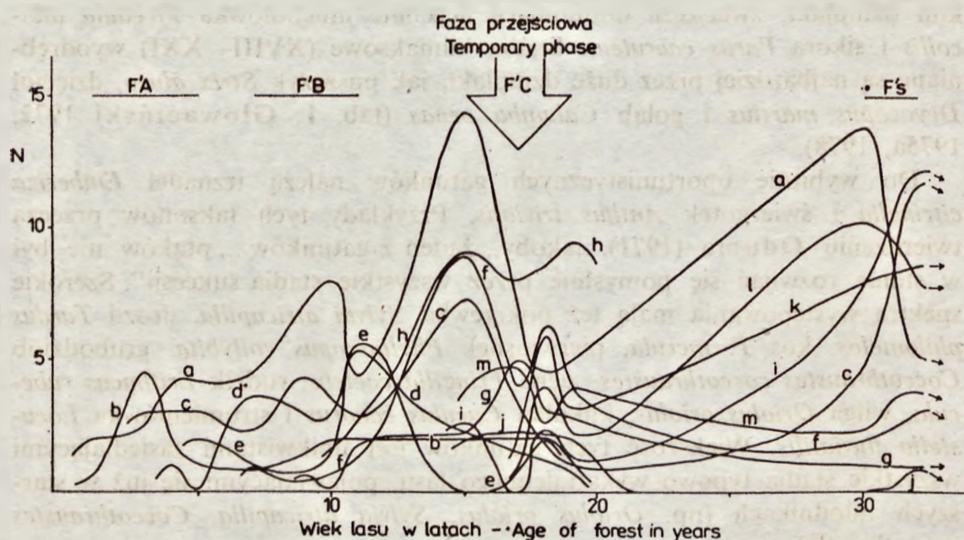
Do wybitnie oportunistycznych gatunków należą trznadel *Emberiza citrinella* i świergotek *Anthus trivialis*. Przykłady tych taksonów przeczą twierdzeniu Oduma (1971), jakoby, „żaden z gatunków ... ptaków nie był w stanie rozwijać się pomyślnie przez wszystkie stadia sukcesji”. Szerokie spektra występowania mają też pokrzewka *Sylvia atricapilla*, drozd *Turdus philomelos*, kos *T. merula*, pierwiosnek *Phylloscopus collybita*, grubodziób *Coccothraustes coccothraustes*, zięba *Fringilla coelebs*, rudzik *Erithacus rubecula*, wilga *Oriolus oriolus*, kukułka *Cuculus canorus* i strumieniówka *Locustella fluviatilis*. Większość tych gatunków jest ubikwistami zasiedlającymi wszystkie stadia typowo wykształconego lasu, pojawiającymi się już w starszych młodnikach (np. *Oriolus oriolus*, *Sylvia atricapilla*, *Coccothraustes coccothraustes*).

Gatunki efemeryczne pojawiają się w różnych fazach sukcesji jako osiedleńcy sporadyczni lub przypadkowi (np. *Motacilla alba*, *Pica pica*, *Carpodacus erythrinus*). Najwięcej takich gatunków zanotowano w stadiach przejściowych w starszym młodniku (F'C) i drągowinie (F's).

Przedstawione tutaj dane (tab. I) informują, że zmiany awifauny zachodzą w stanie liczebnym poszczególnych populacji, zmieniają się też gatunki i w konsekwencji całe agregacje ptaków, które tu przyjęto nazywać zespołami. Sukcesja dotyczy zatem wszystkich wymienionych poziomów ekologicznych. Ciągłość występowania w kolejno następujących po sobie stadiach większości gatunków sugeruje, że raczej nie jest to jedynie proces statystyczny, odbywa-

jący się na poziomie osobników, jak to można wnosić z opinii Horna (1975). Można dalej postawić pytanie, czy badana sukcesja polega w takim razie na niezależnej wymianie osobnych gatunków, zgodnie z „indywidualistyczną” koncepcją biocenoz Whittakera (np. 1970, 1975), czy też są to zmiany zgrupowań gatunków, nawiązujące do „organizmalnej” koncepcji Clementsa (1916). Collier et al. (1978) skłonni są twierdzić, że pewnym zewnętrznym symptomem przemawiającym za realnym istnieniem jednostek biocenotycznych (zespołów) może być równoczesne pojawianie się i zanikanie kilku gatunków w pewnym miejscu siedliskowego continuum. Podstawą istnienia tych jednostek byłaby koadaptacja gatunków w jakiejś części gradientu lub nieciągłe rozmieszczenie gatunków dominujących, narzucających nieciągły charakter środowisku (w odniesieniu do ptaków ten drugi motyw jest mniej przekonujący).

Na rycinie 2 przedstawiono populacje ptaków licznie dominujących i charakterystycznych dla pierwszych kilkudziesięciu lat sukcesji. Załączony wykres, jak również uzupełniająca go tabela I informują, że pierwsza dekada



Ryc. 2. Ranga liczebna ($N = \text{pary}/10 \text{ ha}$) wybranych populacji ptaków w początkowej, bardziej dynamicznej części serii sukcesyjnej lasu łąkowego. Uwzględniono gatunki dominujące i charakterystyczne: a — *Emberiza citrinella*, b — *Phasianus colchicus*, c — *Anthus trivialis*, d — *Lanius collurio*, e — *Sylvia communis*, f — *S. borin*, g — *Turdus philomelos*, h — *Phylloscopus trochilus*, i — *Ph. sibilatrix*, j — *Carduelis chloris*, k — *Erithacus rubecula*, l — *Fringilla coelebs*, m — *Coccothraustes coccothraustes*. Strzałkami oznaczono kierunek zmiany populacyjnej w późniejszych odcinkach sukcesji. F' A-E i F' s — fazy sukcesji opisane w tekście

Fig. 2. Numerical rank ($N = \text{pairs per } 10 \text{ ha}$) of the bird populations selected in the early, more dynamic period of the secondary succession studied. Dominating and characteristic species were included: a — *Emberiza citrinella*, b — *Phasianus colchicus*, c — *Sylvia communis*, f — *S. borin*, g — *Turdus philomelos*, h — *Phylloscopus trochilus*, i — *Ph. sibilatrix*, j — *Carduelis chloris*, k — *Erithacus rubecula*, l — *Fringilla coelebs*, m — *Coccothraustes coccothraustes*. Arrows indicate trend in population changes in later stages of succession. F' A-E and F' s — successional phases (described in text)

lat zarastania zrębu jest okresem stopniowego nachodzenia nowych gatunków. Żaden z gatunków (nie licząc efemerycznych) w tym czasie nie wypada z szeregu sukcesyjnego. Czasowo skoncentrowany proces kolonizacji i ustępowania taksonów zachodzi natomiast w starszym młodniku (F'C). Po tym okresie wymiana gatunków prawie ustaje. Tabela I wskazuje, że kolejny okres przemian populacyjnych następuje między drągowiną (F's) a lasem przedklimaksowym (F'D). Przebudowa populacji ptaków związana jest tu głównie z pojawianiem się drzew dziuplastych i wnikaniem dziuplaków. Zmiany na tym etapie sukcesji, podobnie jak między subklimaksem a fazą klimaksową (F'E), są już znacznie rozciągnięte w czasie i — jak się wydaje — mają charakter bardziej ciągly niż gwałtowny. Z danych tych można wnioskować, że traktowanie ptasich zbiorów każdego ze stadiów sukcesyjnych jako realnie istniejących jednostek biocenotycznych („zespoły”) jest raczej bezpodstawne i tylko umowne. Są natomiast podstawy, aby mówić o bliżej nie zdefiniowanych zespołach ptaków, np. zarośli i młodników oraz młodego lasu na etapie drągowiny. Szereg gatunków (np. *Sylvia borin*, *Turdus philomelos*, *Phylloscopus collybita*) nie podlega tego typu grupowym wydzieleniom (tab. I), wykazując indywidualistyczny charakter zmienności. Fakty te przemawiają za kompromisową koncepcją organizacji biocenozy, akceptującą indywidualistyczną i grupową zmienność jej składowych zależną od zmian środowiskowych.

Zespoły ptaków od stadiów inicjalnego do klimaksu zmieniają się progresywnie o ponad rząd wielkości (3—37 gatunków, 3,4 — około 100 par/10 ha; tab. I). Zmiany te są silnie uwarunkowane przez rozwój strukturalny i przestrzenny szaty roślinnej (Głowaciński 1972, 1975a, Johnston, Odum 1956, MacArthur, MacArthur 1961, Odum 1971 i in.). Rola ptaków w sukcesji lasu wydaje się niewielka, zwłaszcza w odniesieniu do dominującej roślinności, lecz ich udziału w tym procesie nie można ignorować. Ptaki bowiem spośród konsumentów stałocieplnych odgrywają szczególnie istotną rolę w przepływie energii i obiegu materii przez ekosystem leśny (Głowaciński, Kozłowski, Weiner, rkps), ustępując tu jedynie ssakom kopytnym (Górecki, rkps). Szczególnie znaczący udział mają ptaki w akumulacji i wydaleniu biogenów w postaci ekskrecji, np. azotu wydalają prawie $3,6 \text{ kg} \times \text{ha}^{-1} \times \text{rok}^{-1}$ (dla porównania: gryznie — $0,75 \text{ kg}$, ssaki kopytne — $3,0 \text{ kg}$, owady — $7,0 \text{ kg}$; za Góreckim rkps). Kał ptaków powoduje znaczne przyspieszenie dekompozycji ściółki i jest przy tym dość równomiernie rozprowadzany w lesie. Aktywna i stymulująca rola ptaków w funkcjonowaniu ekosystemu wykracza poza sferę troficzną i energetyczną. Zwierzęta te uczestniczą w rozsiewaniu nasion, zjadając zaś owady żerujące na drzewach i krzewach (np. Weiner, Głowaciński 1975) wpływają na produkcję tych autotrofów. (Medwecka-Kornaś, Łomnicki, Bandoła-Ciołczyk 1974).

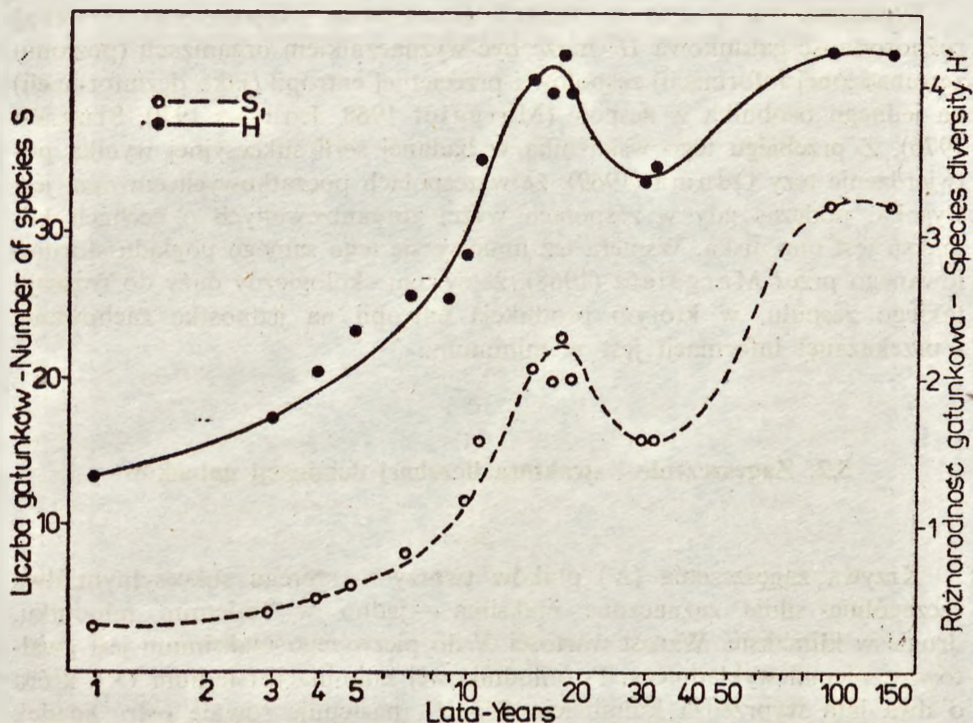
5. Kształtowanie się podstawowych parametrów ekologicznych w rozwoju sukcesyjnym awifauny

5.1. Liczba gatunków i różnorodność gatunkowa

Obydwa te parametry ogólnie rosną z postępem sukcesji, przy czym wzrost ten nie jest procesem prostoliniowym ani monotonicznym (Głowaciński, Weiner 1977, rkps; ryc. 3). Liczba gatunków (S) i różnorodność gatunkowa (H') w ciągu pierwszych 15—19 lat wzrastają w bardzo szybkim tempie (w stosunku do stadium inicjalnego S wzrasta siedmiokrotnie a H' trzykrotnie), po czym następuje ich spadek w 25—30-letnim lesie o około 30%, a następnie ponowny wzrost w kierunku stadiów końcowych. Krzywe przebiegu tych charakterystyk są więc dwuszczytowe, z maksimum w wysokopiennych dojrzałych lasach (wskaźnik S) i starszych młodnikach (wskaźnik H'). Ten schemat zmian S i H' znajduje w różnym stopniu potwierdzenie w kilku innych pracach (np. Dierschke 1973, Haapanen 1965, Lack 1939, Pikula 1967).

„Model” sukcesji Margalefa (1968) i Oduma (1969) zakłada wzrost ze „starzeniem się” tego procesu tak liczby gatunków, jak i różnorodności, dopuszczając jednakże możliwość stabilizacji, a nawet pewnego spadku różnorodności gatunkowej w finalnych stadiach rozwojowych (zob. Loucks 1970). Pielou (1966) i Whittaker (1965) sugerują, że w pewnych szczególnych warunkach różnorodność systemu biocenotycznego może spadać w czasie całej sekwencji sukcesyjnej.

Schematy zmian wartości S i H' awifauny na zrębie prawie naturalnie odradzającego się lasu w Puszczy Niepołomickiej odbiegają wprawdzie od zgeneralizowanych reguł Margalefa (1968) i Oduma (1969), ale też nie całkiem przeczą tym regułom. Teoretyczny „model” sugerowany przez tych autorów nie przewiduje dla ciągu sukcesyjnego zjawisk przejściowych, które można nazwać „ekotonem czasowym” (Głowaciński, Weiner 1977). Dotyczą one nie tylko ptaków, ale również innych składowych ekosystemu, głównie szaty roślinnej. Wytworzenie się w starszych młodnikach szczytów wartości S i H' awifauny jest spowodowane efektem styku; zachodzącym tu na siebie formacjom roślinności zaroślowej i typowo leśnej towarzyszy powolne ustępowanie (emigracja) ptaków odkrytych zarośli (np. *Sylvia communis*, *Lanius excubitor*) i znacznie silniejszy napływ (imigracja) ptaków typowo leśnych (np. *Fringilla coelebs*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Streptopelia turtur*). Pojawiają się zarazem ekotonalne elementy awifauny (np. *Hippolais icterina*, *Chloris chloris*). Szczyt rozwojowy populacji ptaków w stadiach młodnikowych ma niewątpliwie związek z rozbudową i strukturą siedlisk. Zespoły ptaków wykazują szczególnie silne powiązania i korelacje z rozwojem szaty roślinnej (MacArthur, MacArthur 1961, Karr, Roth



Ryc. 3. Liczba gatunków i różnorodność gatunkowa zespołów ptaków w badanej serii sukcesyjnej (Głowaciński 1972, 1975a, uzupełnione w Głowaciński, Weiner 1977)

Fig. 3. Number of species and species diversity of bird communities in the succession series investigated (Głowaciński 1972, 1975a, supplemented in Głowaciński, Weiner 1977)

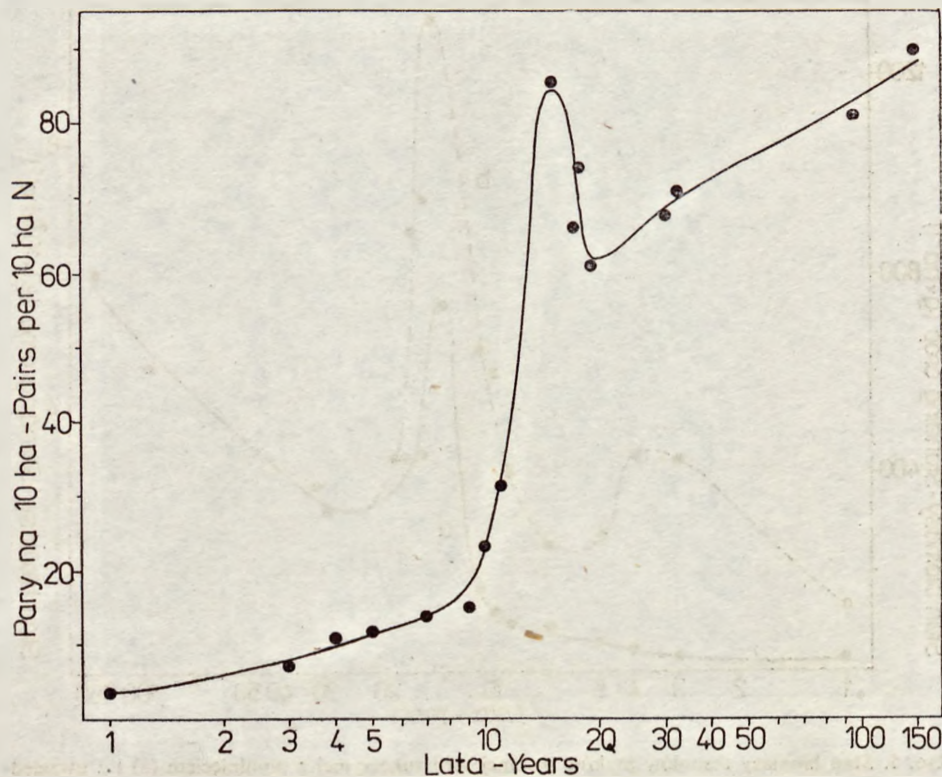
1971, Recher 1971, Cody 1970). Wykazano, że wzrost różnorodności zespołów ptaków na przejściu z siedliska o jednej warstwie roślinności w dwu- i trójwarstwowe następuje dość gwałtownie i skokowo (Głowaciński 1975a). W 15—19-letnich młodnikach — oprócz dwóch dobrze rozwiniętych warstw roślinnych — warstwy zielnej (C) i krzewów (B), wykształciła się gdzieś warstwa drzew (A), wzbogacając heterogeniczność przestrzenną ekosystemu. Skokowy wzrost wartości S i H' w tej młodnikowej fazie sukcesji jest tym bardziej godny uwagi, iż następuje on tutaj bez udziału bardzo ważnej dla lasów grupy ptaków gnieźdzących się w dziuplach, które pojawiają się dopiero w lesie przedklimaksowym (Głowaciński 1972, 1975a). Założenia Margalefa (1968) i Oduma (1969) znajdują potwierdzenie, jeśli chodzi o kształtowanie się różnorodności awifauny w końcowych stadiach sukcesji. Różnorodność w starych zespołach ptaków stabilizuje się bowiem na poziomie zbliżonym do maksymalnego ($H' \approx 4,2$ bita), przejawiając tendencję do lekkiego spadku w fazie klimaksowej (rys. 3).

Obliczona na podstawie funkcji Shannona (Shannona-Wienera) różnorodność gatunkowa H' może być wyznacznikiem organizacji (poziomu zgromadzonej informacji) zespołów i przeciętnej entropii (jako dezinformacji) na jednego osobnika w zespole (Margalef 1968, Loucks 1970, Stugren 1976). Z przebiegu tego wskaźnika w badanej serii sukcesyjnej wynika potwierdzenie tezy Oduma (1969), że w zespołach początkowych entropia jest wysoka, podczas gdy w zespołach wyżej zorganizowanych o cechach klimaksu jest ona niska. Wspiera też inną wersję tego samego poglądu sformułowanego przez Margalefa (1968), że system ekologiczny dąży do rozwoju takiego zespołu, w którym produkcja entropii na jednostkę zachowanej i przekazanej informacji jest w minimum.

5.2. Zagęszczenie i struktura liczebnej dominacji gatunków

Krzywa zagęszczenia (N) ptaków tworzy w szeregu sukcesyjnym dwa szczególnie silnie zaznaczone maksima — jedno w 15-letnim młodniku, drugie w klimaksie. Wzrost wartości N do pierwszego maksimum jest gwałtowny, niemal wykładniczy. Po młodnikowej kulminacji (stadium IX), która o dwa lata wyprzedza kulminacje S i H' , następuje równie ostry spadek zagęszczenia do końca fazy młodnikowej (stadium XII) o około 25%, po czym zaznacza się ponowny, lecz tym razem łagodny wzrost monotoniczny tego parametru do fazy klimaksowej (rys. 4). Dość podobny, dwuszczytowy schemat kształtowania się zagęszczenia zespołów ptaków wykazano też w innych pracach dotyczących sukcesji wtórnej na terenach różnych stref geograficzno-klimatycznych (np. Dierschke 1973, Ferry, Frochot 1970, Haapanen 1965, Johnston, Odum 1956, Pospelov 1957). Z badań niektórych autorów (Pospelov 1957, Rabeler 1955) wynika ponadto, że liczebny szczyt ptaków w młodnikach może być nawet wyższy niż w lasach dojrzałych. Wytworzenie się tego typu szczytów młodnikowych ma wyraźny związek z zachodzącymi na tym etapie sukcesji zjawiskami ekotonalnymi, które przedstawiono w podrozdziale 5.1. i oddzielnych publikacjach (Głowaciński 1972, 1975, Głowaciński, Weiner 1977).

Struktura liczebnej dominacji (relative abundance) gatunków w zespołach (J') kształtuje się na dość wysokim i wyrównanym poziomie (0,84—0,93) w całej serii sukcesyjnej (Głowaciński, Weiner 1977) i jest niezależna od liczby gatunków w zespołach. Wyklucza to zatem twierdzenie, że w zespołach większych i starszych struktura dominacji gatunków jest bardziej wyrównana niż w zespołach małych i prymitywnych. Odnotowany fakt rzutuje też na znaczenie wskaźnika J' w kształtowaniu się różnorodności gatunkowej ptaków H' , która zależna jest zarówno od struktury dominacji gatunków, jak i liczby gatunków w zespole (Pielou 1966, 1975, Tramer 1969).

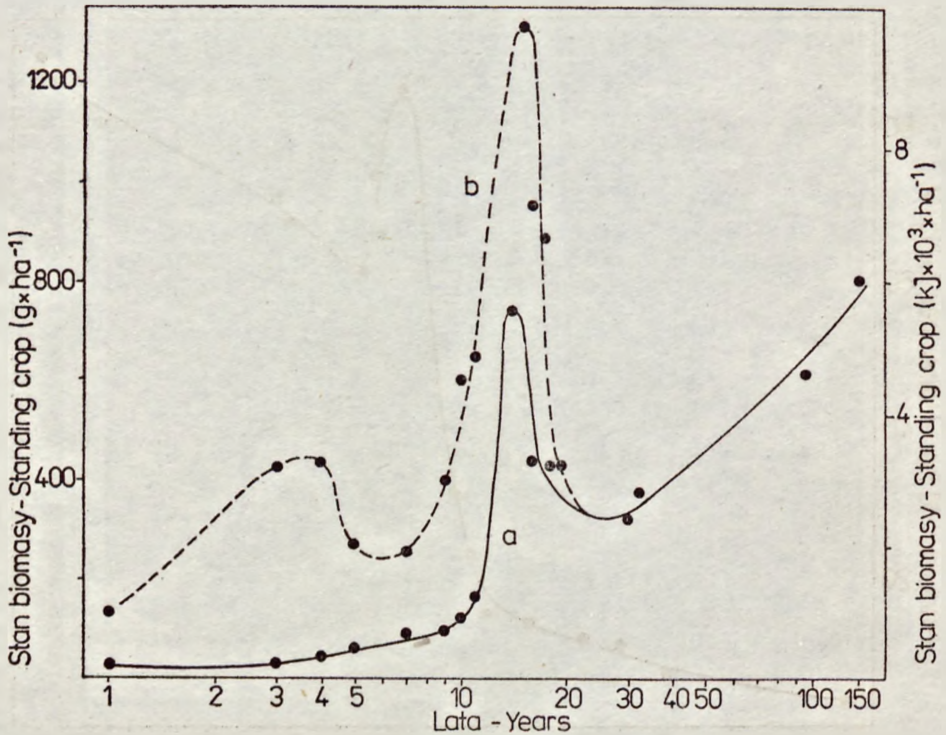


Ryc. 4. Zagęszczenie ptaków w poszczególnych stadiach sukcesyjnych lasu grądowego (Głowaciński 1972, 1975a, uzupełnione w Głowaciński, Weiner 1977)

Fig. 4. Density of the bird communities in the succession series investigated (Głowaciński 1972, 1975a, supplemented in Głowaciński, Weiner 1977)

5.3. Stan biomasy

Biomasa (B) całych zespołów ptaków (community standing crop) jest funkcją bezwzględnej liczebności (N) i biomasy osobniczej (B_{ind}) ptaków. Badana seria sukcesyjna dotyczy ptaków głównie wróblowatych *Passeriformes* o stosunkowo niewielkiej rozpiętości wagowej (9,0—73,0 g, Głowaciński 1979, Głowaciński, Weiner 1975, 1977), toteż decydujący wpływ na kształtowanie się stanu biomasy całych opisanych zespołów ma wskaźnik zagęszczenia (N). Konsekwencją tego jest wyraźny dwuszczytowy przebieg wartości B w czasie sukcesji, dość zsynchronizowany z krzywą przebiegu N (rys. 5). W sukcesji na zrębie w Puszczy Niepołomickiej uczestniczą też ptaki niewróblowate *Non-Passeriformes*, które mają przeciętnie większy ciężar ciała niż statystyczny lokalny przedstawiciel wróblowatych. Jeśli pominąć bażanta *Phasianus colchicus*, ich wpływ na ogólną biomasę zespołów jest raczej niewielki (około 12,5%), zwłaszcza dlatego, że występują zwykle w małych zagęszczeniach. Bażant natomiast jest o tyle kłopotliwym wyjątkiem, że należy on w naszej faunie do elementów introdukowanych i aklimatyzowa-

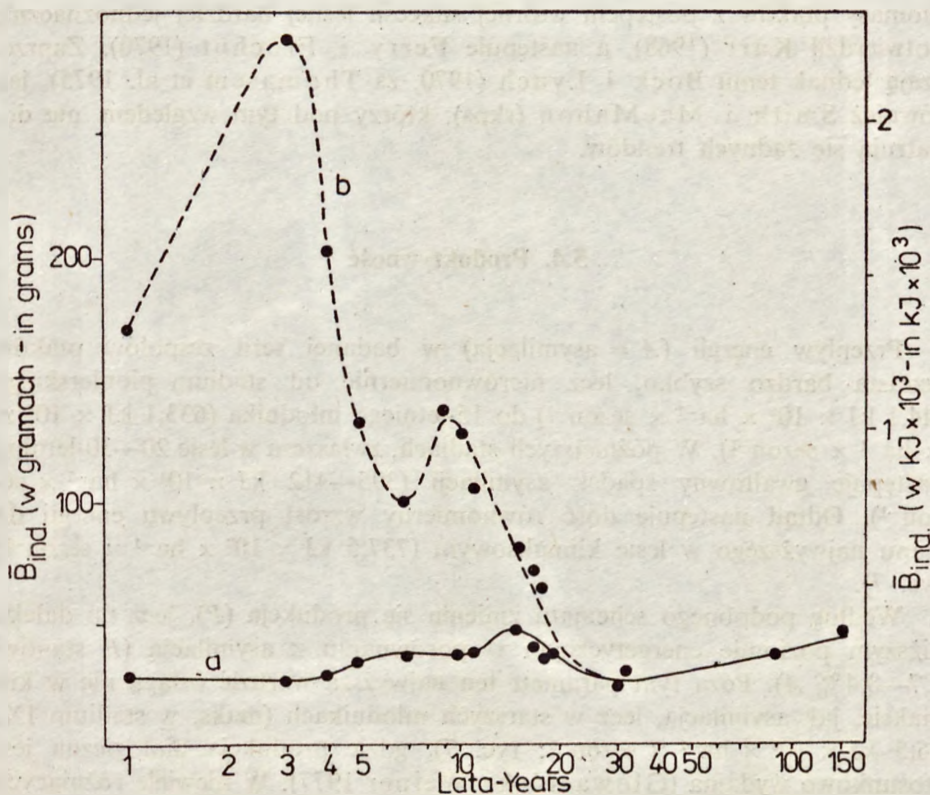


Ryc. 5. Stan biomasy zespołów ptaków badanej serii sukcesyjnej z pominięciem (a) i z uwzględnieniem (b) bażanta (Głowaciński, Weiner, rkps)

Fig. 5. Standing crop of the bird communities of the succession series investigated, a — pheasant excluded, b — pheasant included (Głowaciński, Weiner, ms)

nnych, a jego ciężar ciała (około 1250 g) prawie o dwa rzędy wielkości przewyższa ciężar osobniczy drobnych ptaków leśnych. Od zrębu zupełnego do około 20-letniego młodnika bażant podnosi „standing crop” awifauny ponad dwukrotnie (ryc. 5). Zaliczenie lub niezaliczenie tego gatunku do naturalnych ornitocenoz Puszczy Niepołomickiej bardzo zmienia interpretację tych i niektórych innych wyników.

Stan biomasy ptasich zespołów w całej serii sukcesyjnej waha się w granicach 115—1332 ($\bar{x} = 566,9$) $g \times ha^{-1}$, co w przeliczeniu na jednostki energetyczne (1 g świeżej masy ciała = 1,9 kcal = 8 kJ, według Weinerja i Głowacińskiego 1975) wynosi 919—9629 ($\bar{x} = 4523,4$) $kJ \times ha^{-1}$ (tab. II, Głowaciński, Weiner 1977). Bez udziału bażanta zróżnicowanie biomasy zespołów ptaków wynosiło 16—817 ($\bar{x} = 423,4$) $g \times ha^{-1}$, czyli 127—6536 ($\bar{x} = 3387,2$) $kJ \times ha^{-1}$. Innymi słowy na bażanta przypada w tej sekwencji sukcesyjnej około 25% całkowitej biomasy ptaków, przy czym udział ten dotyczy zasadniczo pierwszych 20 lat sukcesji, w których biomasa bażanta stanowi aż około 65% biomasy całych zespołów. Maksymalny stan biomasy



Ryc. 6. Kształtowanie się biomasy przeciętnego ptaka w zespołach tworzących omawianą serię sukcesyjną z pominięciem (a) i wliczeniem (b) bażanta (Głowaciński, Weiner, rkps)

Fig. 6. Average biomass of bird in the consecutive avian communities constituting the succession series, a — pheasant excluded b — pheasant included (Głowaciński, Weiner, ms)

osiągają zespoły w szczycie młodnikowym (stadium IX). Jeśli wyliczyć z kalkulacji bażanta wskaźnik B maksimum osiąga w klimaksie (XVIII—XXI), nieznacznie przewyższając kulminację w 15-letnim młodniku (ryc. 5).

Przeciętna biomasa ptaka (\bar{B}_{ind}) w zespołach badanej serii sukcesyjnej z udziałem bażanta jest kilkakrotnie większa w stadiach zaroślowo-młodnikowych ($\bar{x} = 150,3$ g lub $1,2 \text{ kJ} \times 10^3$; max = $287,9$ g lub $2,3 \text{ kJ} \times 10^3$) niż w stadiach dojrzałych ($\bar{x} = 42,1$ g lub $0,3 \text{ kJ} \times 10^3$). Przeczyłoby to zgeneralizowanej tezie (np. Odum 1969), że gatunki zaadaptowane do bardziej zaawansowanych rozwojowo biocenoz mają większe rozmiary ciała. Bez bażanta wskaźnik \bar{B}_{ind} kształtuje się na dość podobnym poziomie 25,1—47,3 g ($\bar{x} = 31,7$ g) we wszystkich badanych zespołach ptaków, wykazując tylko nieznaczny wzrost w stadiach młodnikowych ekotonalnych (maks. w stadium IX — 47,3 g) i klimaksowych (maks. 45,3 g; ryc. 6). Wzrost osobniczej

biomasy ptaków z postępowaniem wtórnej sukcesji leśnej bardziej jednoznacznie potwierdził Karr (1968), a następnie Ferry i Frochot (1970). Zaprzeczają jednak temu Bock i Lynch (1970, za Thomasem et al. 1975), jak również Smith i MacMahon (rkps), którzy pod tym względem nie dostrzegają żadnych trendów.

5.4. Produktywność

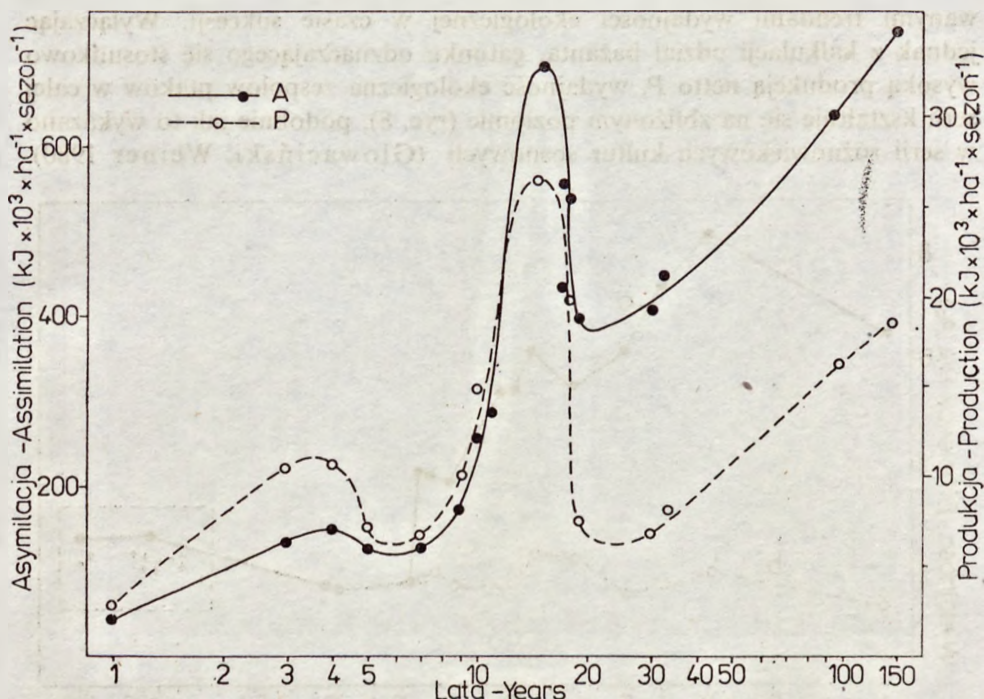
Przepływ energii (A = asymilacja) w badanej serii zespołów ptaków wzrasta bardzo szybko, lecz nierównomiernie od stadium pionierskiego ($44,1 \text{ kJ} \times 10^3 \times \text{ha}^{-1} \times \text{sezon}^{-1}$) do 15-letniego młodnika ($633,1 \text{ kJ} \times 10^3 \times \text{ha}^{-1} \times \text{sezon}^{-1}$). W późniejszych stadiach, zwłaszcza w lesie 20—30-letnim, następuje gwałtowny spadek asymilacji ($395\text{—}412 \text{ kJ} \times 10^3 \times \text{ha}^{-1} \times \text{sezon}^{-1}$). Odtąd następuje dość równomierny wzrost przepływu energii do stanu najwyższego w lesie klimaksowym ($737,5 \text{ kJ} \times 10^3 \times \text{ha}^{-1} \times \text{sezon}^{-1}$; ryc. 7).

Według podobnego schematu zmienia się produkcja (P), lecz na daleko niższym poziomie energetycznym w porównaniu z asymilacją (P stanowi 1,7—8,4% A). Poza tym parametr ten najwyższą wartość osiąga nie w klimaksie, jak asymilacja, lecz w starszych młodnikach (maks. w stadium IX: $26,5 \text{ kJ} \times 10^3 \times \text{ha}^{-1} \times \text{sezon}^{-1}$; ryc. 7), gdzie produkcja biologiczna jest stosunkowo wydajna (Głowaciński, Weiner 1977). W niewiele różniących się proporcjach w stosunku do asymilacji i produkcji (Weiner, Głowaciński 1975, Głowaciński, Weiner 1977) zmieniają się także inne składowe bilansu energetycznego ptaków — konsumpcja (C), respiracja (R) i odchody (FU).

Wskaźniki te pozwalają poznać rolę ptaków w ekosystemie, np. konsumpcja informuje o wpływie awifauny na niższe poziomy troficzne, a ekskrecja może stanowić podstawę dla oceny roli ptaków w przyspieszeniu obiegu materii (Głowaciński, Kozłowski, Weiner, rkps).

Sukcesji ptaków na zrębie towarzyszy ogólny wzrost przepływu energii w odniesieniu do biomasy (A/B), przy czym maksimum tego współczynnika odnotowano w około 30-letniej drągowinie (Głowaciński, Weiner 1977). Podobnie kształtuje się stosunek respiracji zespołów do ich biomasy (R/B), uznawany przez Odum (1971) za funkcję „uporządkowania termodynamicznego”. Współczynniki te sugerują istnienie stosunkowo wysokiej entropii* (w sensie: degradacja energii z postaci bardziej skoncentrowanej w bardziej rozproszonej — za Odumem 1971) w awifaunie stadiów począt-

* Entropia w odniesieniu do systemów ekologicznych jest pojęciem bardzo mglistym, czasem metaforycznym, toteż musi być tu rozważona ze znaczną rezerwą.



Ryc. 7. Asymilacja (A) i produkcja (P) zespołów ptaków podczas wtórnej sukcesji lasu gładowego (Głowaciński, Weiner 1977)

Fig. 7. Assimilation (A) and production (P) of the bird communities during the secondary succession of an oak-hornbeam forest (Głowaciński, Weiner 1977)

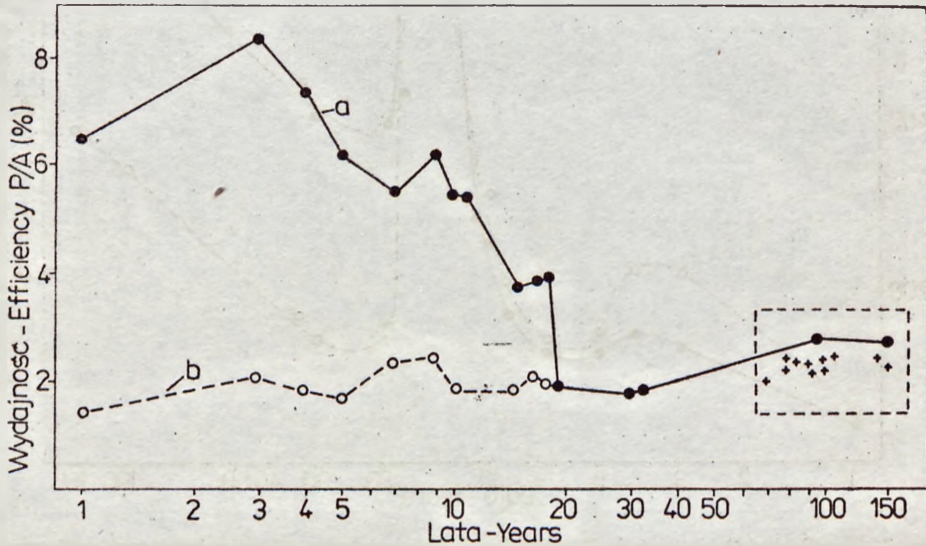
kowych i przejściowych (stadia I—XI), obniżenie się „entropii” w pierwszych stadiach właściwego lasu (XIII—XIV) i odtąd niewielki jej wzrost w kierunku klimaksu. Końcowy spadek wartości tych współczynników jest zapewne związany z narastającymi stratami energii w dużych zespołach finalnych o bardziej złożonej strukturze troficznej.

5.5. Rotacja biomasy i wydajność ekologiczna

Wskaźnik rotacji biomasy (biomass turnover — P/B) w całej serii sukcesyjnej waha się w granicach 2,51—3,23, kształtując się na stosunkowo wyrównanym poziomie 3,0 (Głowaciński, Weiner 1977).

Bardziej interesująco przedstawia się natomiast wydajność ekologiczna (P/A): jest ona wyraźnie większa w początkowej fazie sukcesji (w F'A — ponad 6%, maks. w stadium II — 8,4%) niż w końcowych (F'D-E — 2,5—3%; ryc. 8, Głowaciński, Weiner 1977). Są to więc wyniki zgodne z przewidy-

wanymi trendami wydajności ekologicznej w czasie sukcesji. Wyłączając jednak z kalkulacji udział bażanta, gatunku odznaczającego się stosunkowo wysoką produkcją netto P , wydajność ekologiczna zespołów ptaków w całej serii kształtuje się na zbliżonym poziomie (ryc. 8), podobnie jak to wykazano w serii różnowiekowych kultur sosnowych (Głowaciński, Weiner 1980).



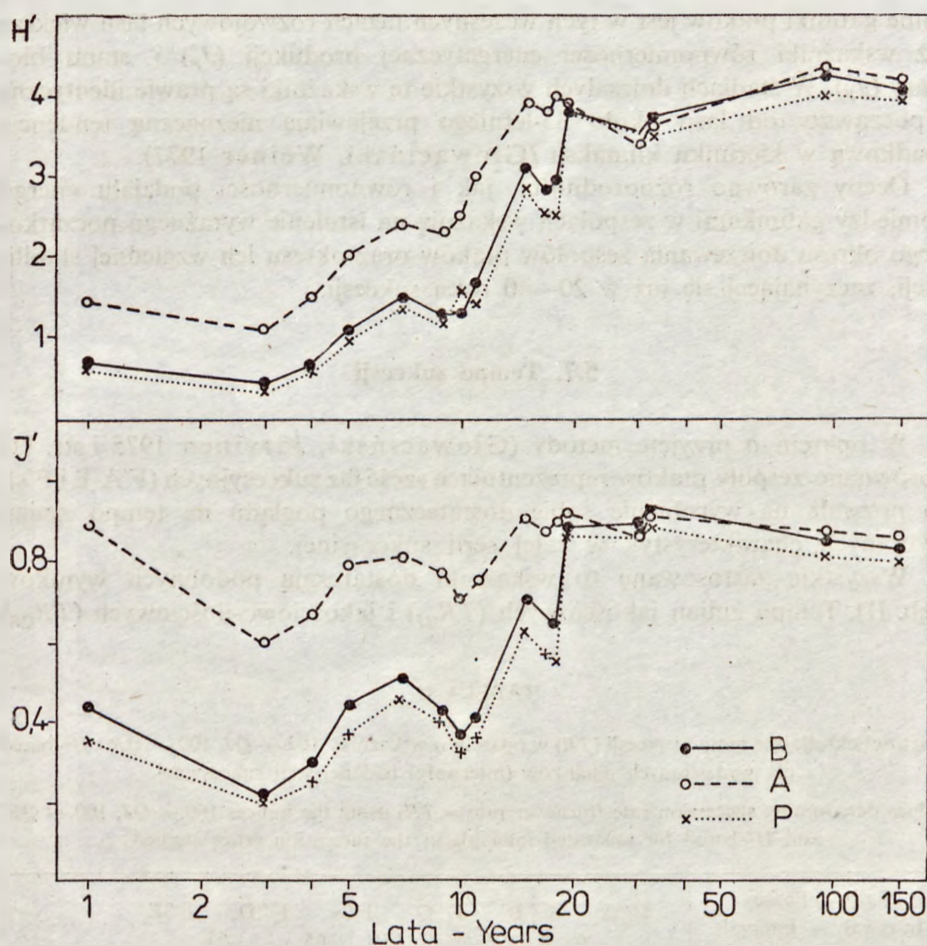
Ryc. 8. Wydajność ekologiczna zespołów ptaków w czasie sukcesji na zrębie gąrowskim z uwzględnieniem (a) i pominięciem (b) bażanta. Krzyżykami oznaczono wydajność awifauny lasów dojrzałych nie uwzględnionych w badanej serii autogenicznej gąrowskiej, a wchodzące w skład głównej serii sukcesyjnej allogenicznej, opisaney w Puszczy Niepołomickiej (Głowaciński, Weiner, dane nie publ.)

Fig. 8. Ecological efficiency of the bird communities in the course of an oak-hornbeam clear-cutting succession, a — pheasant included, b — pheasant excluded. Crosses indicate efficiency of mature forest avifauna, excluded from the autogenic series investigated, but participated in the main allogenic succession series, described for the Niepołomice Forest (Głowaciński, Weiner, unpubl. data)

Przyjmując stan faktyczny z bażantem, który skądinąd spontanicznie uczestniczy w sukcesji, wartość tego współczynnika spada do pewnej „docelowej” wydajności 2—3%, która cechuje zespoły ptaków wszystkich dojrzałych lasów Puszczy Niepołomickiej (Głowaciński, Weiner, dane nie publ.).

5.6. Różnorodność i równomierność rozkładu wartości energetycznych

Różnorodność zespołów ptaków wyliczona dla energii asymilacji (H'_A), produkcji (H'_P) i stanu biomasy (H'_B) kształtuje się w czasie sukcesji według dość zbliżonych i bardzo interesujących schematów (ryc. 9). W okresie pierwszych 20 lat sukcesji wartości tego wskaźnika w każdym przypadku rosną,



Ryc. 9. Różnorodność gatunkowa (H') i równomierność (J') zespołów ptaków określona dla parametrów energetycznych: stanu biomasy (B), asymilacji (A) i produkcji (P ; według Głowacińskiego i Weinerja 1977, nieco zmienione)

Fig. 9. Species diversity (H') and evenness (J') of the bird communities determined for the following energetic parameters: community standing crop (B), assimilation (A) and production (P ; after Głowaciński, Weiner 1977, slightly modified)

następnie na etapie 25–30-letniej drągownicy nieco spadają, odkąd znów lekko wzrastają w stadiach dojrzałych. Są to trendy podobne do tego, jaki wykazano dla różnorodności gatunkowej opartej na liczebności (H'_N ; por. ryc. 4).

Wskaźniki równomierności asymilacji (J'_A), produkcji (J'_P) i biomasy (J'_B) w pierwszych 20 latach sukcesji mają wartości najczęściej niższe niż w stadiach starszych, są przy tym dość zróżnicowane, jakkolwiek krzywe wyrażające zmiany tych wskaźników są na tym odcinku czasowym prawie równoległe (ryc. 9). Równomierność podziału przepływu energii (J'_A) na poszcze-

gólne gatunki ptaków jest w tych wczesnych fazach rozwojowych lasu większa niż wskaźniki równomierności energetycznej produkcji (J_p') i stanu biomasy (J_B). W stadiach dojrzałych wszystkie te wskaźniki są prawie identyczne i począwszy od lasu około 35-letniego przejawiają nieznaczną tendencję spadkową w kierunku klimaksu (Głowaciński, Weiner 1977).

Oceny zarówno różnorodności, jak i równomierności podziału energii pomiędzy gatunkami w zespołach wskazują na istnienie wyraźnego początkowego okresu dojrzewania zespołów ptaków oraz okresu ich względnej stabilizacji, zaczynającej się już w 20—40 roku sukcesji.

5.7. Tempo sukcesji

W oparciu o przyjęte metody (Głowaciński, Järvinen 1975 i str. 11) porównano zespoły ptaków reprezentujące sześć faz sukcesyjnych (F'A-E i F's), co pozwala na wyrobienie sobie dostatecznego poglądu na tempo zmian wybranych charakterystyk w całej serii sukcesyjnej.

Wszystkie zastosowane tu wskaźniki dostarczają podobnych wyników (tab. II). Tempo zmian jakościowych (TR_{QJ}) i jakościowo-ilościowych (TR_{QR})

TABELA II

Wartości określające tempo sukcesji (TR) w oparciu o wskaźniki 100.— QJ , 100.— QR i H' -based dla wydzielonych odcinków (interwały) badanej serii sukcesyjnej

Values determining succession rate (turnover rate = TR) using the indices 100.— QJ , 100.— QR , and H' -based for separated intervals of the succession series studied

Fazy — Phases Interwały — Intervals (w latach — in years)	F' A 6	F' B 8	F' C 15	F' s 65	F' D 55	F' E
100.— QJ	75	71	48	62	24	
TR_{QJ}	12,5	8,9	3,2	1,0	0,4	
100.— QR	64	60	53	53	15	
TR_{QR}	10,7	7,5	3,5	0,8	0,3	
H' -based	65	79	39	40	4	
$TR_{H'}$	10,8	9,8	2,6	0,6	0,1	

i $TR_{H'}$) awifauny największe jest w pierwszych kilku latach sukcesji, odkąd gwałtownie maleje mniej więcej do lasu około 50-letniego, po czym spadek nasilenia zmian następuje coraz łagodniej aż do osiągnięcia stanu minimalnego w stadiach dojrzałych (ryc. 10; Głowaciński, Järvinen 1975). Logarytmy tempa zmian mogą być odpowiednio wyrażone jako linearne funkcje czasu. Regresje te opisane są przez następujące równania:

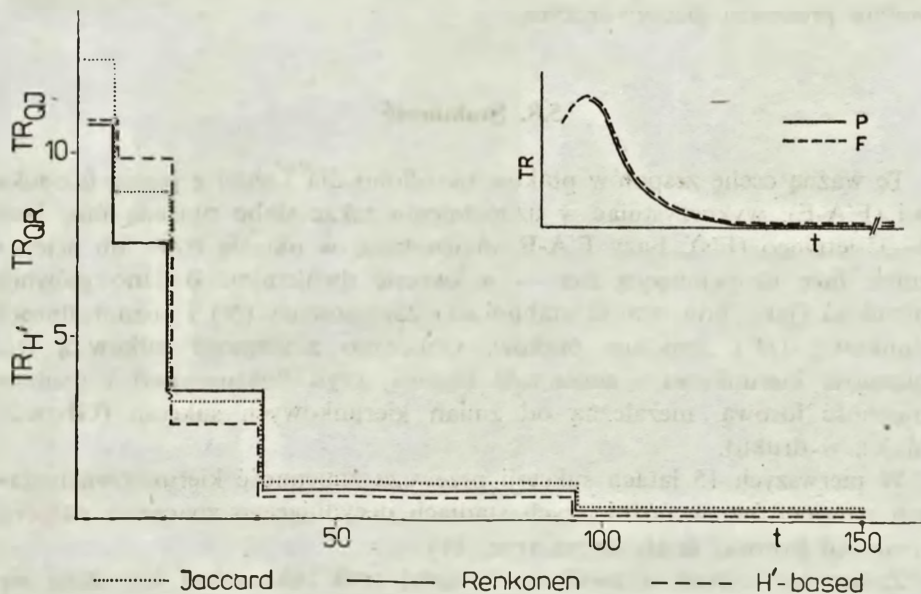
$$\log TR_{QJ} = -0,012t + 1,960,$$

$$\log TR_{QR} = -0,013t + 1,928,$$

$$\log TR_{H'} = -0,018t + 3,027,$$

gdzie t oznacza czas wyrażony w latach.

Bardzo podobnie kształtuje się tempo sukcesji ptaków półnaturalnie odradzającego się boru w Puszczy Niepołomickiej (Głowaciński 1979). Lecz np. w lasach szpilkowych Finlandii tempo zmian zespołów ptaków różni się nieco od tego, jakie wykazano na materiałach pochodzących z Puszczy Niepołomickiej. Stwierdzono tam znacznie zwolnione zmiany awifauny w okresie startowym sukcesji, zaś krzywe TR ornitocenoz fińskich szczytowe położenia osiągają dopiero w 5—25 lat od stadium inicjalnego sukcesji (ryc. 10; Głowaciński, Järvinen 1975). Różnice w nasileniu zmian strukturalnych w początkowych fazach wtórnej sukcesji awifauny lądowej Polski i Finlandii są prawdopodobnie odzwierciedleniem różnic klimatyczno-środowiskowych, jakie dzielą oba obszary Europy. Stosunkowo szybkie odradza-



Ryc. 10. Tempo wtórnej sukcesji (TR) ptaków na zrębie grawowym w Puszczy Niepołomickiej. Odcięta — czas w latach, rzędna — tempo zmian określane za pomocą wskaźników Jaccarda (TR_{QJ}), Renkonena (TR_{QR}) i H' — based ($TR_{H'}$). W prawym górnym narożniku przedstawiono zgeneralizowany schemat tempa wtórnej sukcesji ptaków na podstawie danych z Polski (P) i Finlandii (F; według Głowacińskiego i Järvinena 1975, nieco zmienione)

Fig. 10. Rate of secondary succession (TR) of the bird communities in the successional sequence investigated; ordinate — time in years, abscissa — turnover rate, determined with the use of the Jaccard (TR_{QJ}) Renkonen (TR_{QR}) and H' — based ($TR_{H'}$) indices. Upper right — general scheme of secondary bird succession rate based on data from Poland (P) and Finland (F; after Głowaciński, Järvinen 1975, slightly modified)

nie się lasu w wilgotnym i żyznym siedlisku grądowym w dolinie Wisły znacząco się szczególnie wyraźnie w wegetacji. Duży w tym udział mają tak zwane odrosty na pniakach. Proces ten przyspieszały tu nieco wprowadzone na zręby nasadzenia (Głowaciński 1975a). W warunkach grądowych kolonizacja zrębów przez ptaki była więc stymulowana szybszą regeneracją siedlisk aniżeli w północnych, uboższych niż w naszej strefie klimatycznej borach skandynawskich. Jest charakterystyczne, że w klimaksie badanej serii tempo sukcesji stanowi zaledwie 1—3% TR wykazanego dla stadiów początkowych (tab. II), a nie więcej niż 10%, jeśli uwzględnić dodatkowo sukcesję ptaków w sośninach niepołomickich (Głowaciński 1979) i dane z Finlandii (Głowaciński, Järvinen 1975).

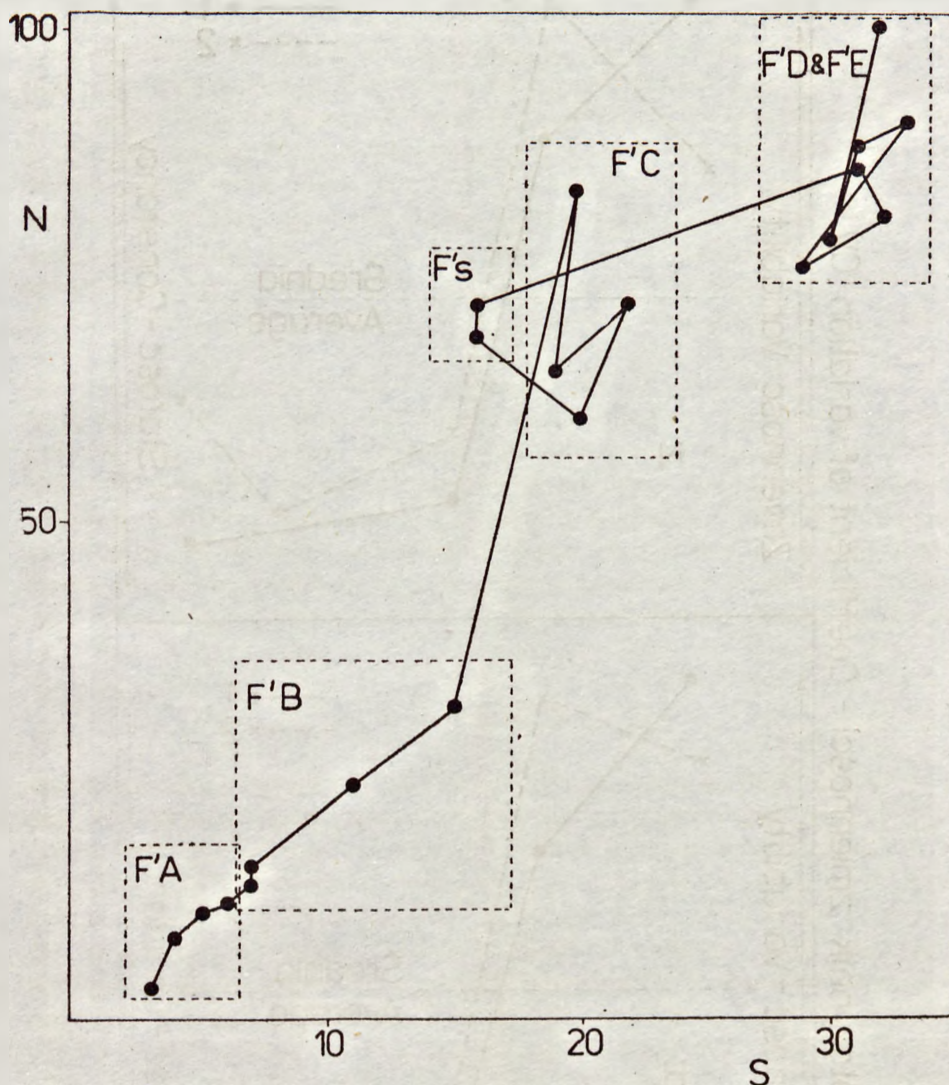
Zwolniony początek wtórnej sukcesji w odniesieniu do stadiów nieco późniejszych sugeruje pewne analogie do tempa zmian, jakie można przypisywać sukcesji pierwotnej, gdzie w skrajnych warunkach siedliskowych pionierskie zespoły zawiązują się zwykle bardzo powoli (Pawłowski, Zarzycki 1972 i in.). Określona w tej pracy krzywa TR ptaków prawdopodobnie nie jest prawdziwa dla sukcesji pierwotnej, głównie ze względu na długi okres inicjalny w tym drugim typie sukcesji, połączony na ogół z długotrwałym procesem glebotwórczym.

5.8. Stabilność

Tę ważną cechę zespołów ptaków określono dla każdej z pięciu faz sukcesji (F'A-E), wykorzystując w uzupełnieniu także słabo opisaną fazę lasu 30—35-letniego (F's). Fazy F'A-E analizowano w okresie trzy- lub cztero-letnim, fazę uzupełniającą zaś — w okresie dwuletnim. Badano głównie zmienność (jako odwrotność stabilności) zagęszczenia (N) i różnorodności gatunkowej (H') zespołów ptaków. Obliczano zmienność całkowitą (tj. zmienność kierunkowa + zmienność losowa, czyli fluktuacyjna) i osobno zmienność losową, niezależną od zmian kierunkowych sukcesji (Głowaciński, w druku).

W pierwszych 15 latach sukcesji przeważa zmienność kierunkowa badanych parametrów, w późniejszych stadiach decydującego znaczenia nabiera zmienność losowa, fluktuacyjna (ryc. 11).

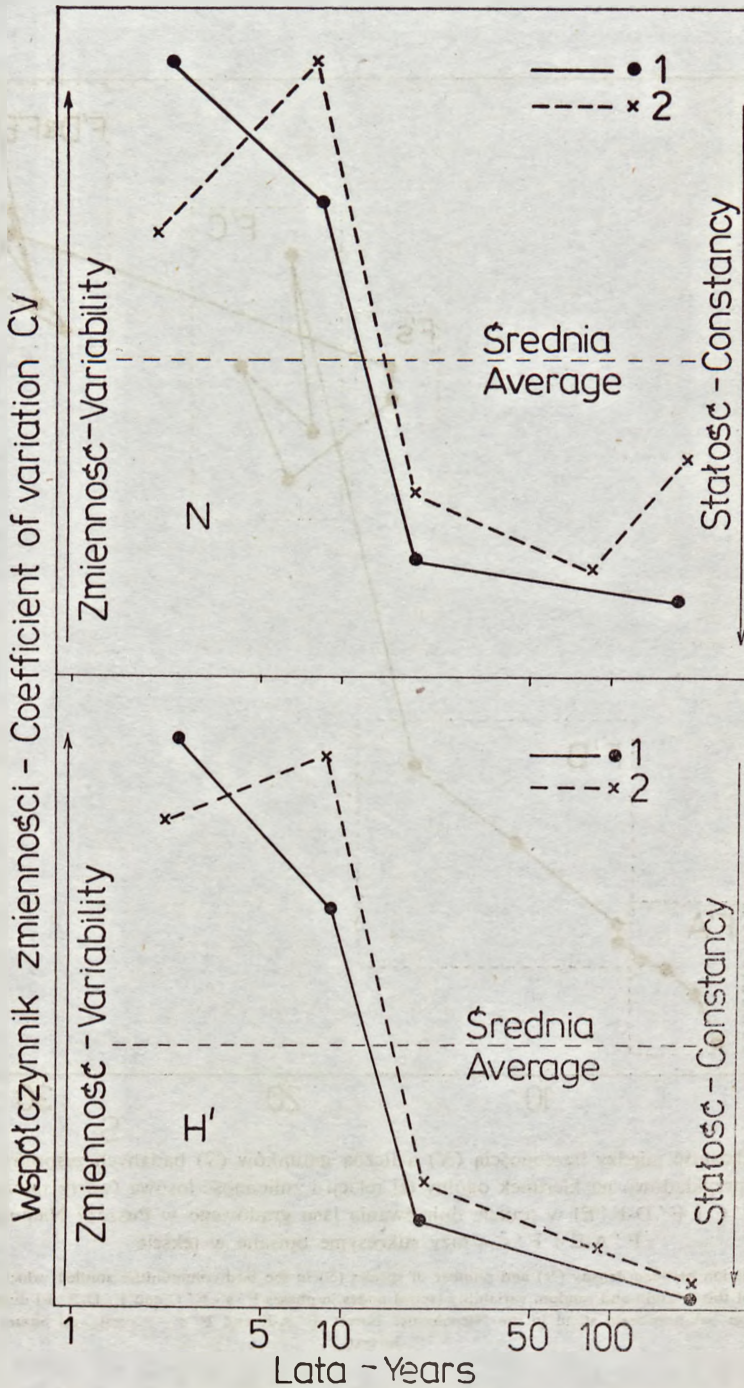
Zmienność całkowita awifauny w całej serii sukcesyjnej kształtuje się ogólnie według krzywej nierównomiernie opadającej w skali czasu, a jej wyznaczniki zbliżają się silnie do dolnej asymptoty w fazach starszych. Od tej tendencji są jednak odstępstwa, np. liczebność (N) ptaków wykazuje silniejsze rozchwianie w fazie klimaksowej (F'E) niż przedklimaksowej (F'D), o czym decyduje kilka gatunków dominujących, jak *Fringilla coelebs* i *Parus caeruleus* (ryc. 12, Głowaciński, w druku). W dwóch pierwszych fazach CV_N jest 4-krotnie, CV_H — 18-krotnie i DIV_{Hff} — około 10-krotnie większy niż w dwóch ostatnich. Zmienność losowa na początku sukcesji jest stosunkowo



Ryc. 11. Zależność między liczebnością (N) a liczbą gatunków (S) badanych zespołów ptaków wskazująca przykładowo na kierunek ogólny tej relacji i zmienność losową (węzły spiralne w fazach $F's$ - $F'C$ i $F'D$ - $F'E$) w trakcie dojrzewania lasu grądowego w Puszczy Niepołomickiej. $F'A$ - E i $F's$ — fazy sukcesyjne opisane w tekście

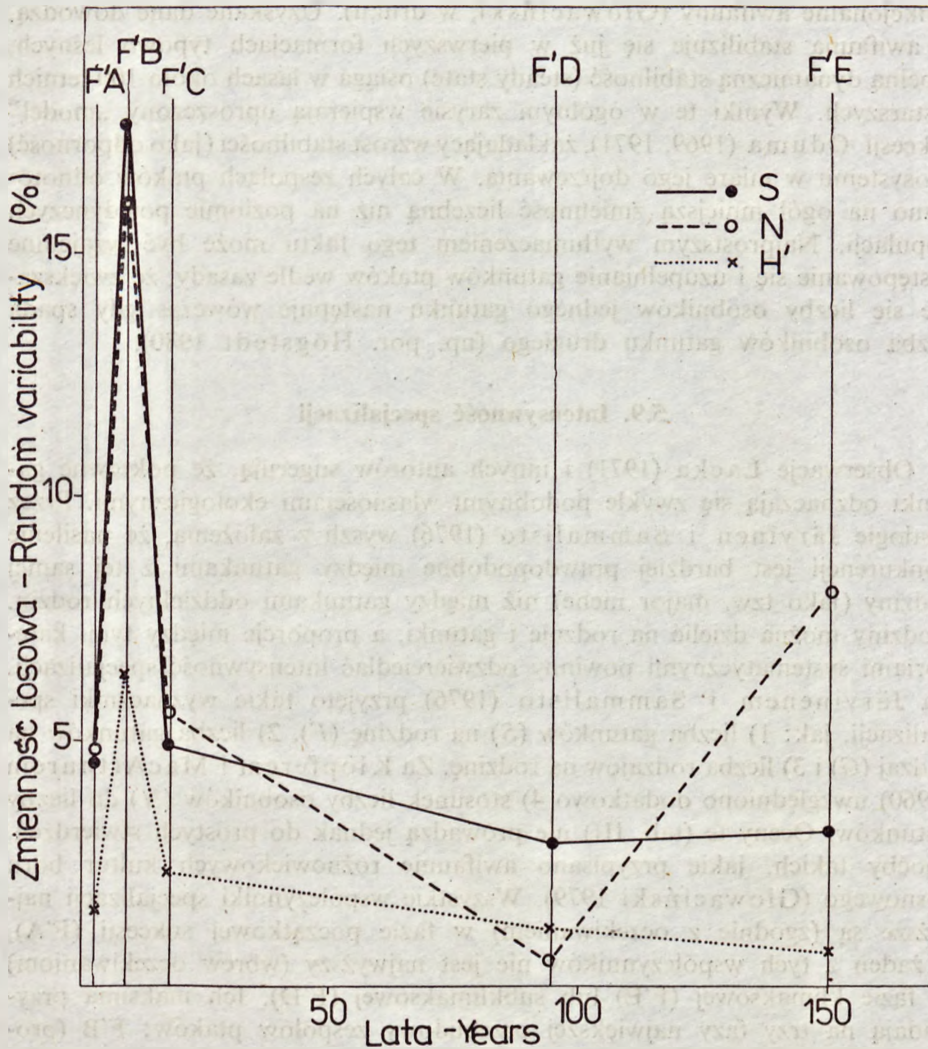
Fig. 11. Correlation between density (N) and number of species (S) in the bird communities studied, which illustrates general trend of this relation and random variability (spiral nodes in phases $F's$ - $F'C$ and $F'D$ - $F'E$) during the development of an oak-hornbeam stand in the Niepołomice Forest. $F'A$ - E and $F's$ — successional phases described in text

mała, w fazie zaroślowej ($F'B$) osiąga ona maksimum, po czym w różnym stopniu maleje w fazach finalnych (ryc. 13). Ocena zmienności całkowitej i losowej prowadzi do stwierdzenia, że z postępem sukcesji na zrębie leśnym stabilność zmiennych cech strukturalnych awifauny ogólnie wzrasta, jak-



Ryc. 12. Zmienność całkowita (jako odwrotność stabilności w sensie constancy i częściowo resistance) zagęszczenia (N) i różnorodności gatunkowej (H') zespołów ptaków w kolejnych fazach sukcesyjnych. 1 — wartości dla trzech kolejnych lat badań, 2 — wartości dla czterech lat badań (Głowaciński, w druku)

Fig. 12. Total variability (the reverse of stability, as constancy and partly as resistance) of density (N) and species diversity (H') of the bird communities in consecutive successional phases. 1 — values for 3 consecutive years of studies 2 — values for 4 years of studies (Głowaciński, in press)



Ryc. 13. Zmienność losowa (fluktuacyjna) zagęszczenia (N), liczby gatunków (S) i różnorodności gatunkowej (H') zespołów ptaków w kolejnych fazach sukcesyjnych F'A-F'E. Fazę F'D opisano w oparciu o jedno stadium sukcesyjne mniej niż pozostałe fazy, stąd oceny zmienności N , S i H' są w niej nieco zaniżone (Głowaciński, w druku)

Fig. 13. Random (fluctuating) variability of density (N), number of species (S) and species diversity (H') of the bird communities during consecutive successional phases F'A-F'E. Phase F'D was described on the basis of the reduced number (by one) of successional stages in comparison with other phases, hence estimations of variability N , S and H' for this phase are slightly lowered (Głowaciński, in press)

kolwiek nie w każdym przypadku jest ona najniższa w fazie początkowej (F'A) i nie zawsze najwyższa w fazie klimaksowej (F'E). Z ocen bioenergetyki tych samych zespołów ptaków (Głowaciński, Weiner 1977) wynika, że mniej więcej w 20–40 roku sukcesji stabilizują się także pewne parametry

funkcjonalne awifauny (Głowaciński, w druku). Uzyskane dane dowodzą, iż awifauna stabilizuje się już w pierwszych formacjach typowo leśnych, a pełną dynamiczną stabilność (steady state) osiąga w lasach około 100-letnich i starszych. Wyniki te w ogólnym zarysie wspierają uproszczony „model” sukcesji Oduma (1969, 1971), zakładający wzrost stabilności (jako odporność) ekosystemu w miarę jego dojrzewania. W całych zespołach ptaków odnotowano na ogół mniejszą zmienność liczebną niż na poziomie pojedynczych populacji. Najprostszym wytłumaczeniem tego faktu może być wzajemne zastępowanie się i uzupełnianie gatunków ptaków wedle zasady, że zwiększanie się liczby osobników jednego gatunku następuje wówczas gdy spada liczba osobników gatunku drugiego (np. por. Högstedt 1980).

5.9. Intensywność specjalizacji

Obserwacje Lacka (1971) i innych autorów sugerują, że pokrewne gatunki odznaczają się zwykle podobnymi własnościami ekologicznymi. Przez analogię Järvinen i Sammalisto (1976) wyszli z założenia, że nasilenie konkurencji jest bardziej prawdopodobne między gatunkami z tej samej rodziny (jako tzw. major niche) niż między gatunkami oddzielnych rodzin. Rodziny można dzielić na rodzaje i gatunki, a proporcje między tymi kategoriami systematycznymi powinny odzwierciedlać intensywność specjalizacji. Za Järvinenem i Sammalisto (1976) przyjęto takie wyznaczniki specjalizacji, jak: 1) liczba gatunków (S) na rodzinę (F), 2) liczba gatunków na rodzaj (G) i 3) liczba rodzajów na rodzinę. Za Klopferem i MacArthur'em (1960) uwzględniono dodatkowo 4) stosunek liczby osobników (N) do liczby gatunków. Oceny te (tab. III) nie prowadzą jednak do prostych stwierdzeń, choćby takich, jakie przypisano awifaunie różnowiekowych kultur boru sosnowego (Głowaciński 1979). Wszystkie współczynniki specjalizacji najniższe są (zgodnie z oczekiwaniem) w fazie początkowej sukcesji ($F'A$), a żaden z tych współczynników nie jest najwyższy (wbrew oczekiwaniom) w fazie klimaksowej ($F'E$) lub subklimaksowej ($F'D$). Ich maksima przypadają na trzy fazy największej przebudowy zespołów ptaków: $F'B$ (proporcja S/G), $F'C$ (S/F i G/F) oraz $F's$ (N/S). Uznając, że liczba gatunków i (lub) rodzajów na rodzinę są wskaźnikami budzącymi najmniej zastrzeżeń, dochodzi się do stwierdzenia, że specjalizacja, a tym samym również konkurencja ptaków nasila się z biegiem sukcesji od fazy zrębowej ($F'A$) do przejściowej, ekotonalnej ($F'C$), później nieco maleje w formacjach typowo leśnych, po czym zaznacza się znów tendencja do wzrostu tych charakterystyk od lasu subklimaksowego ($F'D$) do klimaksowego ($F'E$). Zwracają uwagę bardzo wysokie wskaźniki specjalizacji również w pierwszej fazie właściwego lasu ($F's$). Pewnym wytłumaczeniem tego faktu może być wysoka w tej fazie sukcesji homogeniczność siedliska (Głowaciński 1972, 1975a), która prawdopodobnie jest okolicznością sprzyjającą kolonizacji terenu przez gatunki blisko spokrewnione.

TABELA III

Intensywność specjalizacji gatunków ptaków w kolejnych fazach sukcesyjnych, wyrażona według następujących współczynników: liczba osobników (N) na gatunki (S), gatunki (S) na rodzaje (G), gatunki (S) na rodziny (F) i rodzaje (G) na rodziny (F). Podział na rodziny przyjęto według Wetmore'a (1960), podział zaś na rodzaje i gatunki zapożyczono od Vaurie (1959), uwzględniając pewne sugestie klasyfikacyjne zawarte w Kluczach do oznaczania kręgowców Polski — Ptaki, wydanych pod redakcją Ferensa (1967, 1971)

Intensity of specialization of bird species during consecutive succession phases, given according to the following coefficients: number of individuals (N) per species (S), species (S) per genera (G), species (S) per families (F) and genera (G) per families (F). Classification into families was adopted after Wetmore (1960), to genera and species after Vaurie (1959). Some classificatory suggestions given in Keys for Identification of Polish Vertebrates — Birds, edited by Ferens (1967, 1971) were also taken into account

Fazy sukcesyjne Successional phases	N	S	G	F	N/S	S/G	S/F	G/F
F' A	8,5	8	7	5	1,06	1,14	1,60	1,40
F' B	20,9	18	12	8	1,16	1,50	2,25	1,50
F' C	71,1	27	21	10	2,63	1,29	2,70	2,10
F' s	69,0	18	14	7	3,83	1,29	2,57	2,00
F' D	80,3	34	27	17	2,43	1,26	2,00	1,59
F' E	91,1	37	28	17	2,53	1,32	2,18	1,65
Średnia Mean (\bar{x})	56,8	23,7	18,2	10,7	2,35	1,30	2,22	1,71
Odchylenie standardowe Standard deviation (SD)	30,8	10,1	7,8	4,2	0,95	0,11	0,36	0,34
Współczynnik zmienności Coefficient of variation (CV)	54,3	42,4	42,7	44,0	40,43	8,46	16,22	19,88

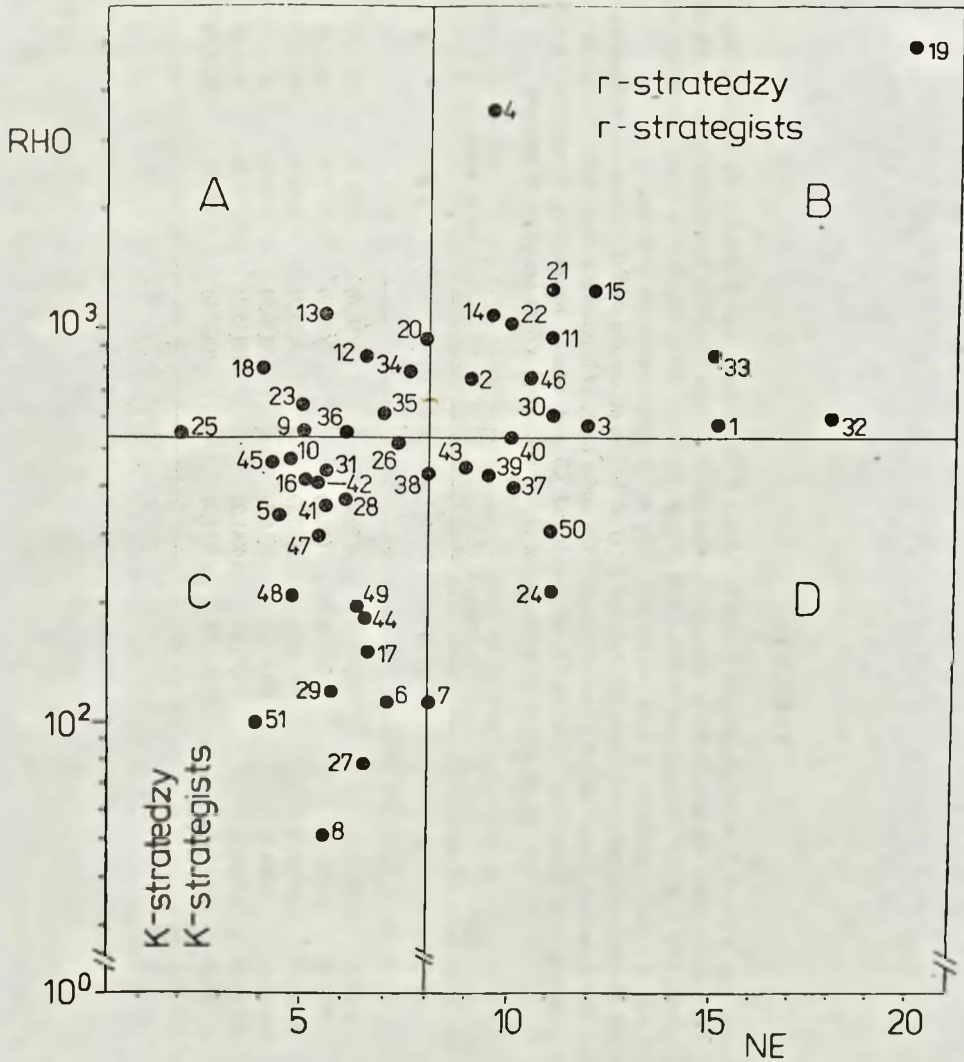
5.10. Selekcja typu r i K

W nawiązaniu do strategii selekcyjnej typu r i K (MacArthur, Wilson 1967, Pielou 1975) dokonano umownego podziału (Głowaciński 1979) w badanych zespołach ptaków na gatunki określone jako r -stratedzy i K -stratedzy. Mając na uwadze cechy charakterystyczne doboru r i doboru K (Łomnicki 1976, Pianka 1970) wydaje się oczywiste, że wczesne stadia i fazy sukcesji powinny się odznaczać przewagą gatunków typu r , w późniejszych zaś należałoby oczekiwać przewagi gatunków typu K (Emlen 1973). Ten punkt widzenia przyjmuje również tabelaryczny model sukcesji Oduma (1969) i innych.

Jeśli za kryterium wydzielen przyjąć jedynie wysiłek reprodukcyjny wyrażony liczbą jaj zniesionych przeciętnie przez samicę danego gatunku w jednym sezonie lęgowym (NE), to otrzymamy 30 gatunków o zniesieniach łącznych nie większych niż 8,0 jaj (średnia arytmetyczna dla 51 gatunków uczestniczących w sukcesji), czyli „ K -strategów” i 21 gatunków o zniesieniach większych od tej wartości, czyli „ r -strategów” (ryc. 14). Z wydzielen tych wynika następnie (tab. IV), że w fazie wyjściowej sukcesji ($F'A$) przeważa wśród ptaków wpływ doboru typu r (62,5% gatunków) nad doborem typu K (37,5%), przy czym proporcje między gatunkami podlegającymi tym kategoriom odwracają się w fazie końcowej ($F'E$). W fazach młodnikowych ($F'B-C$) przewagę uzyskują „ K -stratedzy”, ale w fazie drągowiny ($F's$) sytuacja znów zmienia się na korzyść „ r -strategów”, po czym w fazie przedklimaksowej ($F'D$) dochodzi jednak do wyrównania się wpływu obydwóch typów doboru, a następnie do przewagi gatunków typu K (56,8% gatunków) w klimaksie ($F'E$). Jest to tendencja zmian nacisku doboru r i K bardzo podobna do tej, jaką wykazano (Głowaciński 1979) na podstawie klasyfikacji NE także w awifaunie różnowiekowych kultur sosnowych.

Z potencjalną reprodukcją (NE) dość słabo koreluje ($r = 0,30$) wyznacznik zakresu zajmowanych przez ptaki siedlisk (RHO). Średnia wartość RHO wyraża się tu liczbą 545, przy czym 27 gatunków znajduje się poniżej średniej („strategia K ”) a 24 powyżej tej średniej („strategia r ”; ryc. 14). Rozkład gatunków według tego kryterium w poszczególnych fazach sukcesji jest następujący: w pierwszej fazie ($F'A$) panuje względna równowaga między strategiami r i K , w dalszych fazach ($F'B-D$ i $F's$) zaznacza się przewaga „ r -strategów” (szczególnie jaskrawa w $F's$ — 83,3%), po czym proporcje między tymi kategoriami gatunków wyrównują się w lesie dojrzałym, a w klimaksie ($F'E$) rysuje się już nawet lekko przewaga „ K -strategów” (tab. IV). Uderza wielka zbieżność tych wyników z odpowiednimi wydzieleniami w półnaturalnej sukcesji ptaków na zrębie borowym w Puszczy Niepołomickiej (Głowaciński 1979).

Zastosowanie podwójnego kryterium $NE \times RHO$ pozwala wyróżnić „ścisłych r -strategów” (ryc. 14, sektor B) i „ścisłych K -strategów” (sektor C) oraz gatunki o niezdecydowanej strategii adaptacyjnej $r - K$ (sektor A i D).



Ryc. 14. Umowny podział gatunków wchodzących w skład badanych zespołów ptaków na r - i K -strategów. Podstawą wydzielenia jest wysiłek reprodukcyjny mierzony liczbą jaj znoszonych przeciętnie przez samicę (NE) i zakres zajmowanych siedlisk (RHO) przez dany gatunek. Gatunki sektorów B i C prawdopodobnie podlegają wyraźnej selekcji typu r i K , podczas gdy gatunki w sektorach A i D znajdują się na przejściu między tymi przeciwstawnymi kategoriami adaptacyjnymi. Poszczególnym numerom odpowiadają konkretne gatunki zgodnie z tabelą Ia—c

Fig. 14. Conventional classification of species, constituting the bird communities studied, into r - and K -strategists. This classification based on the reproductive effort, measured with an average number of eggs laid by a female (NE) and a range of habitats occupied (RHO) by a given species. Species of sections B and C are probably subjected to well marked r - and K -selection, whereas species of sections A and B represent transition features of these opposed adaptative categories. Each number designates a definite species as in tables Ia—c

TABELA IV

Udział gatunków podlegających doborowi typu r i typu K w poszczególnych fazach (F' A-E i F' s) badanej sukcesji ptaków. Za podstawę umownego wydzielenia tych kategorii przyjęto wysiłek reprodukcyjny mierzony liczbą jaj zniesionych przez statystyczną samicę (NE) oraz zakres zajmowanych siedlisk (RHO) przez dany gatunek. Ostatnia rubryka ($NE \times RHO$) obejmuje „ścisłych r - i K -strategów” (zob. ryc. 14 sektory B i C), a także gatunki o cechach przejściowych r - K . S — liczba gatunków w fazie sukcesyjnej, cyfry w nawiasach oznaczają procenty.

Participation of species subjected to r - and K -selection in individual phases (F' A-E and F' s) of the bird succession studied. Distinction of these categories based on a reproductive effort measured with a number of eggs laid by a statistic female (NE) and a range of habitats occupied (RHO) by a given species. The last column ($NE \times RHO$) includes „rigorous r - an K -strategists” (see fig. 14, sections B and C) and species representing transitional r - K features.

S — number of species in a succession phase, percentage values are given in brackets

Fazy sukcesyjne Successional phases	S	NE		RHO		$NE \times RHO$		
		r	K	r	K	r	r - K	K
F' A	8	5(62,5)	3(37,5)	4(50,0)	4(50,0)	4(50,0)	1(12,5)	3(37,5)
F' B	18	8(44,4)	10(55,6)	11(61,1)	7(38,9)	7(38,9)	5(27,8)	6(22,3)
F' C	27	11(40,7)	16(59,3)	16(59,3)	11(40,7)	9(33,3)	9(33,3)	9(33,3)
F' s	18	10(55,6)	8(44,4)	15(83,3)	3(16,7)	9(50,0)	7(38,9)	2(11,1)
F' D	34	17(50,0)	17(50,0)	20(58,8)	14(41,2)	12(35,3)	13(38,2)	9(26,5)
F' E	37	16(43,2)	21(56,8)	18(48,7)	19(51,3)	10(27,0)	15(40,5)	19(32,5)

Z wydzieleni tych (tab. IV) wynika, że w pierwszych dwóch fazach nieznacznie przeważają gatunki podlegające doborowi typu r . W fazie młodnikowo-ekotonalnej (F'C) następuje wyrównanie proporcji między kategoriami r , K i $r - K$. Po tym przesileniu sukcesyjnym w fazie drągowiny (F's) dochodzi do wzrostu względnego udziału „ścisłych r -strategów” i gatunków strategii przejściowej $r - K$, przy spadku udziału „ścisłych K -strategów”. W przedklimaksie (F'D) następuje złagodzenie dysproporcji między tymi kategoriami, a w klimaksie dochodzi nawet do uzyskania przewagi „ścisłych K -strategów” nad „ścisłymi r -strategami”. W całej serii sukcesyjnej natomiast wzrasta monotonicznie względny udział gatunków uznanych za przejściowe między „ścisłymi r i K -strategami” ($r - K$ od 12,5% w F'A do 40,5% w F'E). Ta ostatnia klasyfikacja wydaje się najbardziej miarodajna i godna uwagi. Na jej przykładzie jak i częściowo dwóch wcześniejszych, można mówić o większym wpływie presji selekcyjnej typu r na początku sukcesji ptaków i nieco większym wpływie selekcji typu K w stadiach końcowych, tak mniej więcej jak przyjmuje to Odum (1969). Kształtowanie się tych zależności jest jednak zmienne w fazach przejściowych, jakby dwuetapowe (pierwszy etap F'A-F'C, drugi F's-F'E). Z postępowaniem sukcesji wzrasta poza tym rola form przejściowych „ $r - K$ ”.

Według teoretycznych spekulacji przyjmuje się, że gatunki podlegające presji selekcyjnej typu K mają większe rozmiary ciała niż gatunki podlegające doborowi typu r (Pianka 1970). Prezentowane dane wspierają tę tezę, jeśli w ocenach pominąć sztucznie wprowadzonego bażanta, który według przyjętych zasad zaliczony został do „ścisłych r -strategów” (ryc. 14). Średnia biomasa osobnicza ptaków uznanych za ścisłych K -strategów ($\bar{B}_{spec} = 127,5$ g) jest prawie trzykrotnie większa niż „ścisłych r -strategów” bez uwzględnienia bażanta ($\bar{B}_{spec} = 44,5$ g), bądź taka sama jak w tej grupie gatunków z wliczeniem bażanta ($\bar{B}_{spec} = 129,9$ g).

5.11. Grupy troficzne i żerowe

Za Tomiałojciem i Profusem (1977) ptaki uczestniczące w sukcesji podzielono pod względem odżywiania się na trzy podstawowe kategorie: (i) ziarnojady, do których zaliczono tu umownie wszystkich konsumentów I-rzędu, (ii) ptaki owadożerne, do których przyjęto wliczać konsumentów II i dalszych rzędów oraz (iii) ptaki wszystkożerne. Przypisanie ptakom dokładnej pozycji w łańcuchu czy sieci troficznej jest praktycznie niemożliwe, zwłaszcza że wiele gatunków bazujących na diecie roślinnej karmi młode owadami (*Emberiza citrinella*, *Coccothraustes coccothraustes*), a szereg gatunków owadożernych dożywia się pokarmem pochodzenia roślinnego (np. *Turdus merula*, *T. philomelos*). Wydzielone grupy troficzne przeanalizowano pod względem liczby gatunków, liczby osobników (par) i stanu biomasy (ryc. 15).

We wszystkich uwzględnionych przypadkach zwracają uwagę odmienne

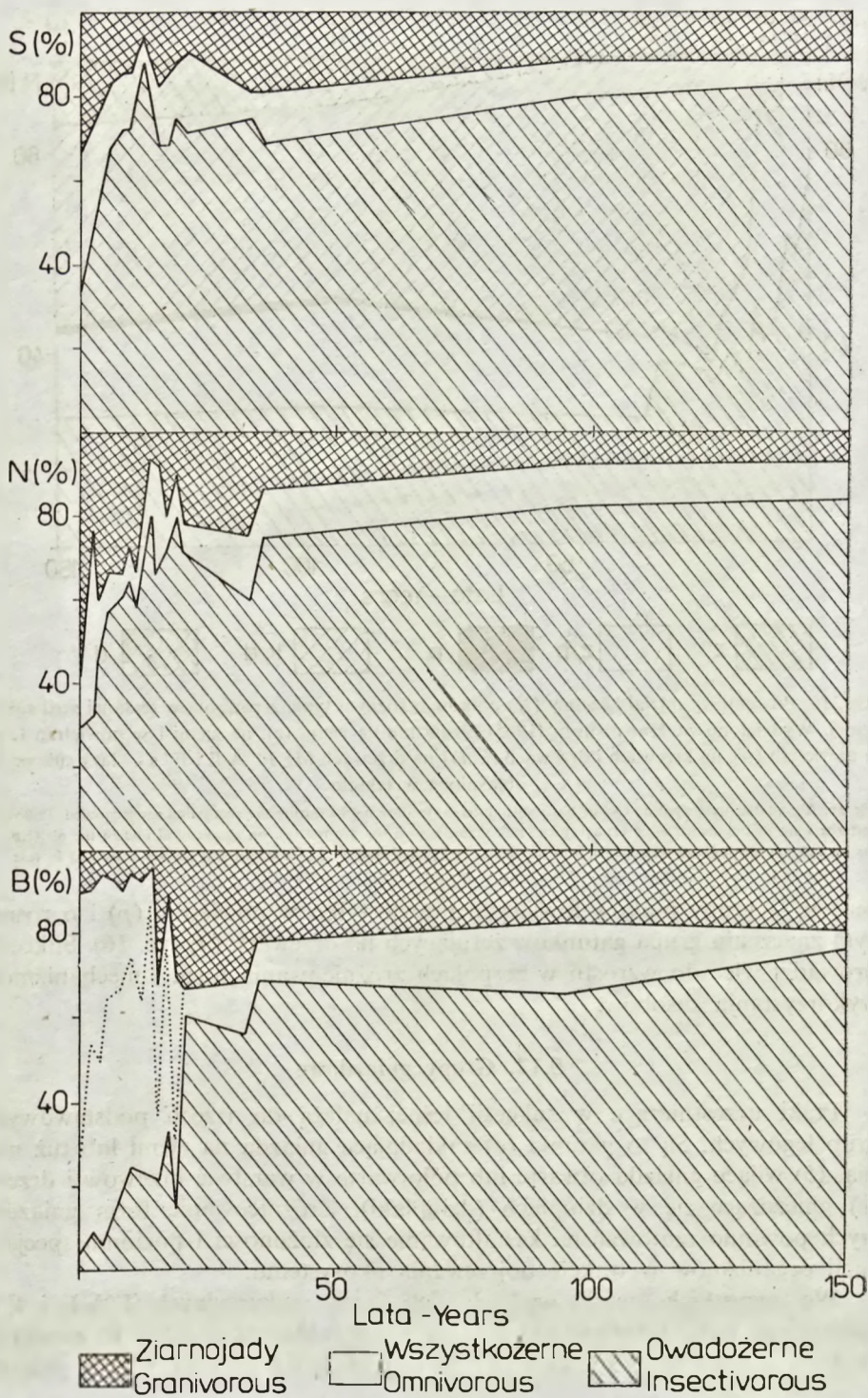
proporcje między grupami troficznymi na początku sukcesji i w drugiej jej części od stadium około 35-letniego. Na zrębie świeżym (stadium I) wszystkie trzy grupy reprezentowane są po jednym gatunku; lecz pod względem zagęszczenia przewagę mają tu ziarnojady (59%), za którymi znajdują się ptaki owadożerne (29%) i wszystkożerne (12%). W dalszych stadiach wzrasta generalnie udział gatunków (*S*) i osobników (*N*) owadożernych kosztem ziarnojadów. Od etapu drągownicy aż do klimaksu proporcje *S* i *N* między wydzielonymi grupami dość utrwala się, osiągając następujące poziomy: ziarnojady 7—25 ($\bar{x} = 14,4$)%, owadożerne 60—84 ($\bar{x} = 77,1$)% wszystkożerne 3—15 ($\bar{x} = 9,4$)%. Pod względem biomasy natomiast w pierwszej części badanej serii rozwojowej lasu zdecydowanie dominują ptaki wszystkożerne (72—90%, średnio 80,2%), przy czym do stadium około 20-letniego jest w tym prawie wyłączny udział bażanta. Ziarnojady i owadożerne są tu reprezentowane w zbliżonych, niskich proporcjach. Jeśli w ocenach pominąć biomasę introdukowanego bażanta, to się okaże, że w pierwszych kilkunastu latach sukcesji, w zmiennych proporcjach, uczestniczą tylko ziarnojady i owadożerne. Na przejściu od starszej fazy młodnikowej (F'C) do drągownicy (F's) zaznacza się już zdecydowana przewaga owadożernych kosztem ziarnojadów, po czym proporcje między trzema wydzielonymi grupami ustalają się podobnie, jak w przypadku wartości *S* i *N* (ryc. 15).

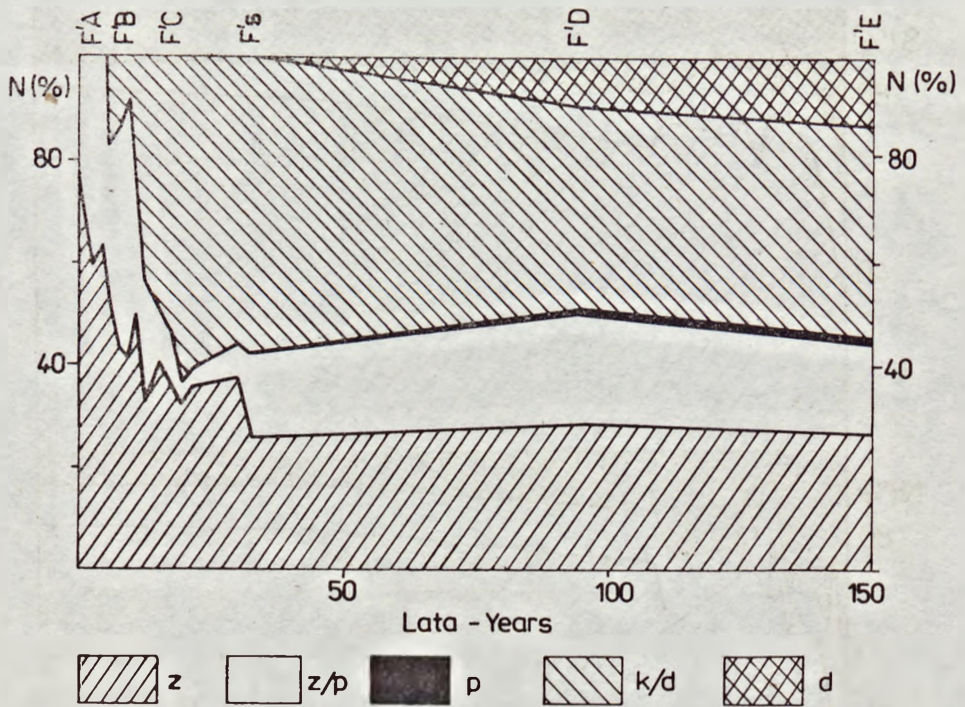
Z powyższego wynika, że sukcesję ptaków na zrębie rozpoczynają przedstawiciele wszystkich grup troficznych w bardziej wyrównanych proporcjach niż w stadiach przejściowych i finalnych, gdzie supremację pod każdym analizowanym względem uzyskują ptaki owadożerne. Innymi słowy sukcesji towarzyszy wzrost udziału gatunków zajmujących wyższą pozycję w hierarchii troficznej.

Z uwagi na sposób i miejsce żerowania podzielono ptaki za Haapanenem (1965) na pięć grup: żerujące na ziemi (*z*), na ziemi i w powietrzu (*z/p*), w powietrzu (*p*), na krzewach i drzewach (*k/d*) i na drzewach (*d*). Podział gatunków na tego rodzaju grupy rzuca światło na specjalizację nisz ekologicznych i stopień izolacji przestrzennej ptaków (por. MacArthur 1958, Pielowski 1961 i in.). Sukcesję na zrębie w Puszczy Niepołomickiej rozpoczynają jedynie gatunki żerujące na ziemi i w powietrzu (grupy *z* i *z/p*). W fazach młodnikowych (F'B i F'C) pojawia się dodatkowo bardzo licznie reprezentowana grupa ptaków oligosynuzyjnych żerujących na krzewach i drzewach (*k/d*). Od fazy drągownicy (F's) pojawiają się dwie dalsze grupy

Ryc. 15. Procentowy udział ptaków o trzech różnych sposobach odżywiania się w ciągu sukcesyjnym, rozpatrywany z punktu widzenia liczby gatunków (*S*), liczebności (*N*) i biomasy (*B*). Linia kropkowaną na wykresie dolnym rozdzielono względny stan biomasy ziarnojadów i owadożernych w pierwszych 20 latach sukcesji po wyłączeniu z obliczeń bażanta, który na tym odcinku rozwoju lasu prawie w całości reprezentował gatunki wszystkożerne

Fig. 15. Percentage participation of birds with different kind of food consumed in the course of succession, examined on the basis of number of species (*S*), density (*N*) and biomass (*B*). Dotted line (bottom graph) separates relative standing crops of granivores and insectivores in the first twenty years of succession. The pheasant was excluded from these calculations; in these developmental phases (F'A-C) of forest it represents, almost as a whole, omnivorous species





Ryc. 16. Procentowy udział liczebny (N) ptaków o różnym typie żerowania w badanej serii sukcesyjnej. Wydzielono za Haapanem (1965) żerowanie na ziemi (z), na ziemi i w powietrzu (z/p), w powietrzu (p), na krzewach i drzewach (k/d) i na drzewach (d). F' A-E i F' s — fazy sukcesyjne objaśnione w tekście

Fig. 16. Abundance participation (N) of birds with different feeding habits during the succession series studied. Following patterns were distinguished after Haapanen (1965): feeding on the ground (z), on the ground and in the air (z/p), in the air (p), on shrubs and trees (k/d), and on trees (d). F' A-E and F' s — successional phases described in text

żerowe — grupy ptaków łowiących prawie tylko w powietrzu (p) i o rosnącym znaczeniu grupa gatunków żerujących na drzewach (d ; ryc. 16). Sukcesja prowadzi więc do wzrostu w zespołach zróżnicowania form i mechanizmów wykorzystania zasobów.

5.12. Grupy gniazdowe

Ptaki uczestniczące w sukcesji leśnej należą do trzech podstawowych grup lęgowych. Są to gatunki (a) zakładające gniazda na ziemi lub tuż nad nią, (b) wijące gniazda otwarte lub półotwarte w warstwie krzewów i drzew, (c) gnieźdzące się w dziuplach (dziuplaki). Zróżnicowanie form gniazdowych powinno rzutować na kształtowanie się złożoności i poziomu specjalizacji organizmów w trakcie dojrzewania ekosystemu.

We wszystkich sześciu wydzielonych fazach sukcesyjnych (F'A-E i F's) uczestniczą tylko takie gatunki ptaków, które zakładają gniazda na ziemi (a). W fazie kilkuletniego młodnika (F'B) pojawiają się gatunki wijące gniazda

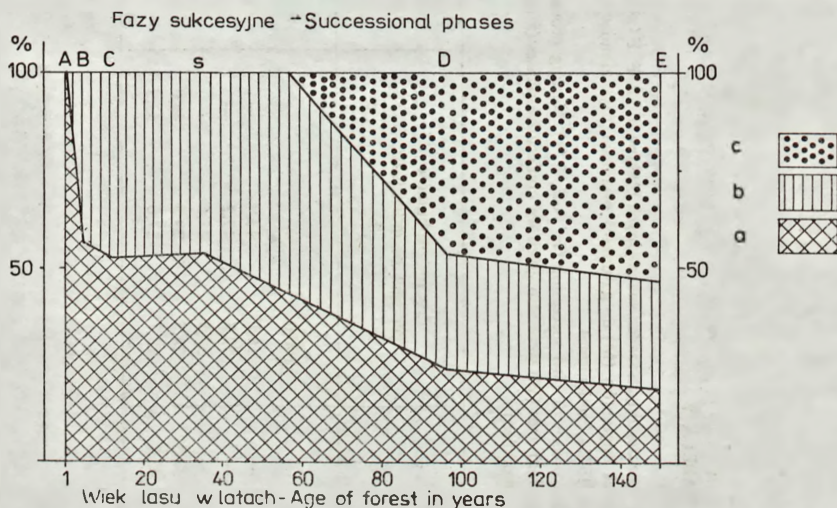
TABELA V

Procentowy udział gatunków o różnym typie gnieźdzenia się (a, b, c) w poszczególnych fazach sukcesyjnych ptaków (F' A-E, F' s). Grupy gniazdowe a—c opisano w tekście (zob. str. 42). Dla kolejnych faz podano także stosunek migrantów (M) do gatunków osiadłych, czyli zimujących (W; według Głowacińskiego 1975a, zmienione)

Participation of species with different nesting habits (a, b, c) in different phases of bird succession (F' A-E, F' s). Nesting groups a—c were described in text (see p. 42). Relation of migratory (M) species to sedentary (wintering) ones (W) were also given for consecutive phases (after Głowaciński 1975a, modified)

Grupy gniazdowe Nesting groups	Procent gatunków Per cent of species			Procent osobników Per cent of individuals			Stosunek M : W Proportion M : W
	a	b	c	a	b	c	
F' A Tylko 3 pierwsze lata F' A First 3 years only	100,0	—	—	100,0	—	—	4 : 1
F' B	57,1	42,9	—	56,1	43,9	—	5 : 1
F' C	40,0	60,0	—	52,8	47,2	—	3 : 1
F' s	40,0	60,0	—	54,5	45,5	—	3,5 : 5
F' D	34,4	28,1	37,5	24,5	29,5	46,0	1,4 : 1
F' E	25,7	28,6	45,7	19,7	27,0	53,3	1,4 : 1

wyraźnie ponad ziemią (*b*), przy czym proporcje między grupami *a* i *b* są tu dość wyrównane. W fazie starszych młodników (F'C) i drągownicy (F's) więcej gatunków reprezentuje grupę *b* niż *a*, lecz proporcje te odwracają się, jeśli klasyfikację tę oprzeć na wskaźniku zagęszczenia. Dziuplaki (*c*) pojawiają się w grądach ponad 50-letnich, toteż w ujęciu sześciofazowym zarejestrowane zostały dopiero w lesie około 95-letnim (F'D). Ich przewaga nad grupami



Ryc. 17. Procentowy udział ptaków o różnym typie gnieźdzenia się w kolejnych zespołach badanej sekwencji sukcesyjnej. Wydzielone grupy gniazdowe: *a* — gatunki zakładające gniazda na ziemi lub też nad nią, *b* — wijące gniazda na krzewach i drzewach, *c* — dziuplaki (Głowaciński 1975a)

Fig. 17. Percentage contribution of birds with different nesting habits in consecutive communities of the succession series studied. Following nest groups were distinguished: *a* — species building nests on the ground or immediately above it, *b* — building open nests in shrub and tree layer, *c* — nesting in hollows in trees (Głowaciński 1975a)

a i *b* jest w tej przedklimaksowej fazie nieznaczna, lecz w starodrzewiu (F'E) już istotna. Prymat dziuplaków wyraźniej uwidacznia się w zagęszczeniu (tab. V, ryc. 17). Sukcesja na zrębie prowadzi więc do zróżnicowania wśród ptaków kategorii gniazdowych od jednej grupy, jak się wydaje najbardziej pierwotnej — naziemnej (*a*), do ptasiej zbiorowości reprezentowanej przez wszystkie wydzielone grupy gniazdowe *a*—*c*, najliczniej przez dziuplaki (*c*; Głowaciński 1975a).

5.13. Osiadłość i migracja

Biorąc pod uwagę ptaki tzw. osiadłe (zimujące) i migrujące można postawić hipotezę, że dobór naturalny bardziej wspiera osiadłość tych zwierząt w późniejszych stadiach rozwojowych lasu, gdzie wzrasta udział drzew dziu-

plastych. Dziuple i tym podobne kryjówki są czynnikiem ułatwiającym przetrwanie ptakom złych warunków pogodowych i klimatycznych. Założenie to potwierdzają Ferry i Frochot (1970). Materiały uzyskane w Puszczy Niepołomickiej (tab. V) nie prowadzą do tak jednoznacznego wniosku, ale wskazują na pewną tendencję w tym kierunku. W fazach świeżego zrębu (F'A) i młodników (F'B-C) względny udział gatunków odlatujących na zimę jest trzy- do pięciokrotnie większy niż gatunków osiadłych, jednak w drągowinie (F's) i dojrzałych lasach (F'D-E) proporcje między obydwooma kategoriami awifauny znacznie się wyrównują (tab. V). Prawdopodobnie w warunkach klimatycznych Puszczy Niepołomickiej na osiadłość lub wędrowność ptaków istotny wpływ ma ich przynależność do jednej z dwóch kategorii ekologicznych awifauny — dziuplaków (grupa *c*) i niedziuplaków (grupa *a—b*). Należy przypuszczać, że niedziuplaki mają relatywnie mniejsze szanse przetrwania surowych warunków zimowych, stąd dobór naturalny preferuje u nich wędrowność. W grupach *a* i *b* badanych zespołów ptaków aż 76% stanowią gatunki migrujące. W fazach sukcesyjnych F'D i F'E pojawiają się dziuplaki (grupa *c*), u których osiadłość jest zjawiskiem wyraźnie częstszym niż wędrowność (tylko 31% gatunków migrujących). Ponieważ dziuplaki w starych drzewostanach tworzą dużą część awifauny (tab. V), stąd udział w tych stadiach gatunków zimujących wzrósł zasadniczo (Głowański 1975a).

6. Zależności korelacyjne między niektórymi wskaźnikami

Różnorodność gatunkowa H'_N a liczba gatunków S

Z samej definicji różnorodności gatunkowej w wersji Shannona (H') wynika zależność funkcji H' zarówno od liczby gatunków (S), jak i ich względnej liczebności bądź wartości ekwiwalentnych (J'). Zależność korelacyjna między H'_N a S w zespołach ptaków podlegających sukcesji jest bardzo ścisła ($r = 0,97$) i asymptotyczna (ryc. 18a), co informuje o bardzo ważnej lecz z czasem zmiennej roli, jaką odgrywa liczba gatunków w kształtowaniu się wartości wskaźnika różnorodności gatunkowej zespołów ptaków.

Różnorodność gatunkowa H'_N a równomierność gatunkowa J'_N

Zależność H'_N od J'_N wyraża się w tej serii sukcesyjnej bardzo niskim współczynnikiem korelacji ($r = 0,31$; ryc. 18b). Mając na uwadze wykazaną wyżej ścisłą dodatnią korelację między H'_N i S , ta relacja ostatecznie dowodzi, że o poziomie wartości wskaźnika różnorodności H'_N ptasich zespołów na zarastającym zrębie decyduje nie składowa J'_N , lecz liczba gatunków.

Różnorodność gatunkowa H'_N a różnorodność H'_B

Rangę gatunków w zespołach można określać zarówno z punktu widzenia udziału liczebnego, jak i udziału w biomacie (Whittaker 1966, Witkowski 1978) bądź przepływie energii. Nasuwa się pytanie, w jakim stopniu rangi gatunków opisane w oparciu o te różne kryteria wpływają na ocenę różnorodności zespołów ptaków.

Zależność między H'_N a H'_B ptaków cechuje dość wysoki współczynnik korelacji ($r = 0,87$; ryc. 18c), co sugeruje, że oceny różnorodności gatunkowej wyprowadzone od liczebności osobników (par) i proporcji podziału biomasy są podobnie miarodajne. Należy jednak zaznaczyć, że obie wersje wskaźnika różnorodności gatunkowej zmieniają się w trakcie sukcesji w różnym tempie (szybciej H'_B). Ich przeciętne wartości dla całej serii sukcesyjnej są nieco inne ($H'_N = 3,16$, $H'_B = 2,33$), a poza tym obie odmiany H' są inaczej uwarunkowane przez składowe S i J' . Jeśli linię regresji wskaźników H'_N i H'_B odnieść do przekątnej obu współrzędnych, która wyraża najbardziej symetryczną zależność między tymi zmiennymi, okaże się, że obydwie wskaźniki są równe w przypadku wysokich wartości, przy małych zaś różnorodnościach wyższy jest zawsze wskaźnik H'_N . Można to odczytywać w ten sposób, że ptakom „opłaca się” mieć podobne wielkości ciała przy niskiej różnorodności gatunkowej H'_N , a bardziej zróżnicowaną wielkość przy różnorodnościach H'_N wysokich.

Różnorodność gatunkowa H'_B a liczba gatunków S

Korelacja między H'_B a S awifauny jest dość wysoka ($r = 0,89$; ryc. 18d) i świadczy o istotnym wpływie liczby gatunków na wartość wskaźnika H'_B w zespołach ptaków. Liczba gatunków ma tu jednak nieco słabszy wpływ na różnorodność niż w przypadku H'_N .

Różnorodność gatunkowa H'_B a równomierność gatunków J'_B

Korelacja między H'_B a J'_B jest wysoko znacząca ($r = 0,96$), co wskazuje na dużą zależność różnorodności H'_B również od wartości J'_B . Zależność ta jest prostoliniowa (ryc. 18e). Zatem różnorodność oparta na kryterium biomasy pozostaje w zupełnie innej relacji z J'_B , aniżeli wynika to z porównania H'_N i J'_N . Z tym też związany jest brak korelacji między J'_N i J'_B ($r = 0,03$); o ile bowiem J'_N w czasie całej sekwencji sukcesyjnej utrzymuje się na bardzo wyrównanym wysokim poziomie, to J'_B wzrasta z postępowaniem sukcesji i w jej późniejszych fazach jest około dwukrotnie większy niż w fazach początkowych (por. ryc. 8, w: Głowaciński, Weiner 1977).

Różnorodność gatunkowa H'_N a zagęszczenie N

Między H'_N a N zachodzi ścisła dodatnia zależność korelacyjna ($r = 0,92$), która kształtuje się według krzywej logarytmicznej (ryc. 18f). Jest prawdo-

podobne, że różnorodność gatunkowa u ptaków — zwierząt wybitnie terytorialnych — sprzyja wzrostowi ogólnego zagęszczenia w zespołach naturalnych. Wydaje się natomiast, że zależność taka nie obowiązuje w antropocenozach typu monokultur (np. monokultury rolne, leśne) czy nawet w naturalnych agregacjach organizmów kolonijnych, gdzie wysokim wartościom N niekoniecznie musi towarzyszyć wysoka różnorodność gatunkowa.

Różnorodność gatunkowa H'_N a biomasa przeciętnego ptaka \bar{B}_{ind}

Jeśli porównać H'_N ptasich zespołów z biomasa przeciętnego osobnika \bar{B}_{ind} w odpowiednich zespołach (ryc. 18g), to okaże się, że wskaźniki te korelują ze sobą ujemnie ($r = -0,82$). Jest to relacja pośrednio przecząca teoretycznym założeniom, że w zespołach o wyższej różnorodności wzrasta wpływ selekcji typu K , faworyzującej organizmy o większych rozmiarach ciała (por. np. Pianka 1970, Łomnicki 1976). Jeśli natomiast dokonuje się porównań bez uwzględnienia introdukowanego bażanta — który bardzo zmienia statystyki dotyczące biomasy ptaków w pierwszych jedenastu stadiach sukcesji — otrzymana korelacja przybierze nieco niższe wartości i wykaże zależność o przeciwnym kierunku ($r = 0,65$). Ta druga ocena przemawia więc za tezą, że w zespołach bardziej różnorodnych (na ogół starszych) wzrasta udział osobników większych, które reprezentują głównie „ K -strategów” (por. str. 39).

Różnorodność gatunkowa H'_N a przepływ energii A

Stwierdzono, że przepływ energii (jako asymilacja A ; zob. Weiner, Głowaciński 1975) przez badane zespoły ptaków koreluje wykładniczo z różnorodnością gatunkową tych zespołów ($r = 0,95$). W odwróconej relacji jest to zależność asymptotyczna (ryc. 18h). Trudno jednak określić, czy są to zależności przyczynowo-skutkowe i na czym miałyby one polegać (Głowaciński, Weiner 1977). Zależności te mogą być częściowo tautologiczne, gdyż oba korelaty są w różnym stopniu uwarunkowane liczbą gatunków (S) i liczebnością (N).

Mniej wyraźna korelacja ($r = 0,65$) zachodzi między różnorodnością H'_N a produkcją (P ; Głowaciński, Weiner, rkps).

Różnorodność gatunkowa H'_N a różnorodność H'_A

Jak wcześniej wykazano, wartości H'_N i H'_A kształtują się w trakcie sukcesji według podobnego schematu (ryc. 3 i 9), co daje dostatecznie podstawy, aby oczekiwać dodatniej zależności korelacyjnej między tymi wskaźnikami. Zależność ta okazuje się bardzo ścisła ($r = 0,97$) i prostoliniowa (ryc. 18i). Może ona pośrednio wynikać z częściowej zależności przepływu energii (A)

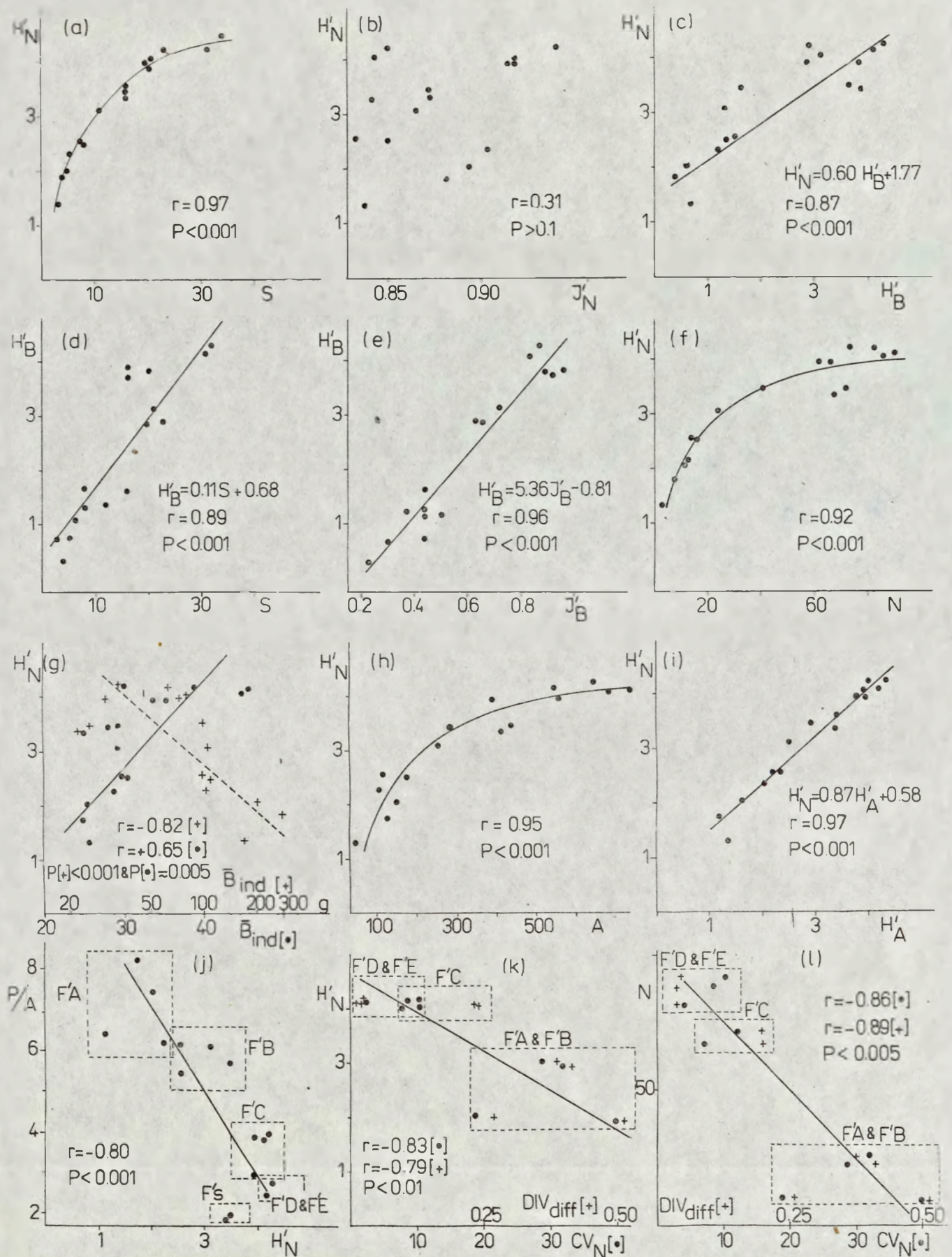
od stanu liczebnego (N) populacji ptaków (zob. Weiner, Głowaciński 1975). Przebieg regresji obu parametrów (ryc. 18i) wskazuje jednak, że różnorodność H'_A na niektórych etapach sukcesji bywa mniejsza niż różnorodność H'_N .

Różnorodność gatunkowa H'_N a wydajność ekologiczna P/A

Między tymi charakterystykami zachodzi wyraźna korelacja ujemna ($r = -0,80$), prowadząca od wysokiej wydajności (6—8%) i niskiej różnorodności ($H' = 1—2,5$ bita informacji na osobnika) do niskiej wydajności (1,5—2,5%) i wysokiej różnorodności ($H' =$ około 4 bity; ryc. 18j; Głowaciński, Weiner 1977). W tym względzie seria kończy się w „punkcie docelowym” przestrzeni fazowej, gdzie grupują się zespoły ptaków lasów dojrzających (tu fazy F'D i F'E), wykształconych w Puszczy Niepołomickiej w różnym gradiencie wodno-glebowym (Głowaciński, Weiner 1980, rkps). W relacji tej zwraca ponadto uwagę stopniowe przejście skupisk punktów zbieżnych obu korelatów od punktów fazy sukcesyjnej F'A do fazy F'E (ryc. 18j).

Różnorodność gatunkowa H'_N a zmienność całkowita CV i DIV_{diff}

Wykazano dość wysoką korelację ujemną między zmiennością całkowitą ($CV_N, CV_H, CV_S, DIV_{diff}$) a różnorodnością gatunkową H'_N ptaków ($r \approx -0,8$; ryc. 18k; Głowaciński, w druku). Świadczy to zatem o silnej dodatniej zależności między różnorodnością a stabilnością (w sensie: stałość i odporność) awifauny. Tego typu relacje między różnorodnością a stabilnością sugeruje i dowodzi też wielu innych ekologów (za Loucksem 1970, Boeschem 1975, Pimentelem 1961), w tym także na przykładzie ptaków (Brewer 1963). MacArthur (1955) wyjaśnia formalnie w modelu, że im większa jest różnorodność i większa liczba alternatywnych dróg troficznych (energetycznych), poprzez które mogą być regulowane populacje w systemie, tym większe są możliwości utrzymania przez ten system stanu zrównoważenia. Dalsze spekulacje tego autora sugerują zależność stabilności układu od jego struktury gatunkowej i liczebnej (zob. Collier et al. 1978). Watt (1965) nie potwierdza tej hipotezy, ale jednym wnioskiem jednak ją wspiera stwierdzając, że wzrost w zespole gatunków współzawodniczących o pokarm podnosi stabilność. Rozumowanie MacArthura (1955) implikuje formułę, że „diversity makes stability”. Innymi słowy zrównoważenie zespołu powinno być funkcją jego zróżnicowania (Trojan 1978). Poglądowi temu przeczą najczęściej odpowiednie modele matematyczne (May 1973). Łomnicki (1979), wychodząc od własnego modelu regulacji zagęszczenia w populacjach, sugeruje, że między stabilnością a różnorodnością może zachodzić korelacja, ale że nie można sensownie mówić o zależności przyczynowo-skutkowej w jakimkolwiek kierunku tego układu. Wiąże on natomiast sta-



Ryc. 18. Zależności między niektórymi charakterystykami badanych zespołów ptaków. Uwzględniono następujące korelaty: liczbę gatunków (S), różnorodność gatunkową obliczoną w odniesieniu do liczebności osobników (H'_N), biomasy (H'_B) i asymilacji (H'_A), równomierność gatunków w zespołach obliczoną w oparciu o liczebność osobników (J'_N), biomasę (J'_B) i asymilację (J'_A), liczebność (N ; pary na 10 ha), asymilację (A ; w $\text{kJ} \times 10^3 \times \text{ha}^{-1} \times \text{sezon lęgowy}^{-1}$), wydajność ekologiczną (P/A ; w procentach), średnią biomasę (B_{ind} ; w gramach) osobnika z uwzględnieniem (oznaczono krzyżykami) i bez uwzględnienia (ozn. punktami) bażanta, zmienność całkowitą liczebności awifauny (CV_N ; w procentach oznacz. punktami) i zmienność różnorodności gatunkowej (DIV_{diff} ; ozn. krzyżykami). F' A-E i F's — wydzielone fazy sukcesyjnc. Dla wykresów (k) i (l) przysługuje 7 stopni swobody, dla pozostałych wykresów — 14

Fig. 18. Correlations between some characteristics of the bird communities studied. The following parameters were taken into account: number of species (S), species diversity calculated with reference to the number of individuals (H'_N), biomass (H'_B) and assimilation (H'_A), species evenness in communities estimated on the basis of the number of individuals (J'_N), biomass (J'_B) and assimilation (J'_A), density ($N = \text{pairs per } 10 \text{ ha}$), assimilation ($A - \text{in } \text{kJ} \times 10^3 \times \text{ha}^{-1} \times \text{breeding season}^{-1}$) and ecological efficiency ($P/A - \text{in per cent}$), average biomass of an individual ($B_{ind} - \text{in grams}$) with pheasant included (crosses) and pheasant excluded (points), total number avifauna variability ($CV_N - \text{in per cent}$ marked with points) and variability of species diversity (DIV_{diff} , marked with crosses). F' A-E and F's — described successional phases. For graphs (k) and (l) — 7 degrees of freedom, for other graphs — 14 d.f.

bilność z heterogenicznością przestrzenną, zakładając jednocześnie korelację między różnorodnością, a heterogenicznością siedliskową.

Zależność natomiast między zmiennością losową (jako średnie względne różnice wyliczone z równań regresji) a różnorodnością H'_N awifauny jest mniej wyraźna; wydaje się, że zmienność losowa, która więcej informuje o stabilności rozumianej jako odporność (resistance = persistence) systemu, jest mniejsza w zespołach bardziej różnorodnych, chociaż za stwierdzeniem tym nie przemawia pozycja fazy początkowej ($F'A$) sukcesji, przypadającej na okres największego „szoku” biocenotycznego spowodowanego wyrębem lasu. Wykazanie większej stabilności (jako odwrotności zmienności) w zespołach bardziej różnorodnych (Głowaciński, w druku) wspiera pogląd na relację „diversity-stability”, reprezentowany przez MacArthura (1955).

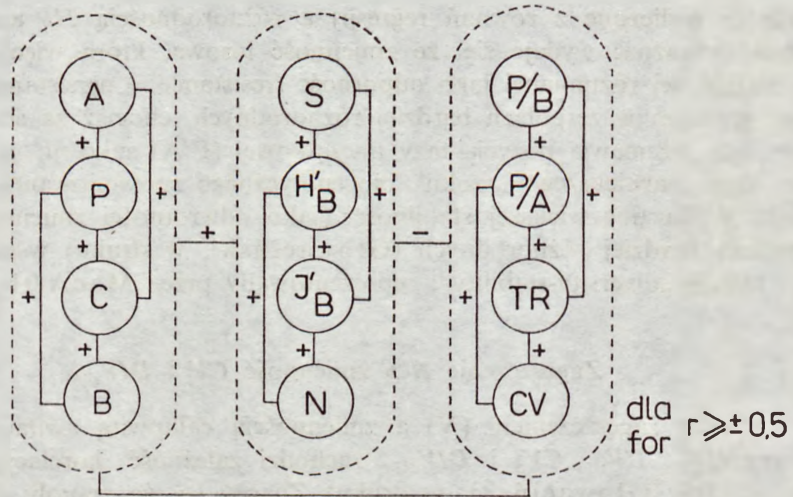
Zagęszczenie N a zmienność CV i DIV_{diff}

Między zagęszczeniem (N) a zmiennością całkowitą awifauny opisaną przez CV_N , $CV_{H'}$, CV_S i DIV_{diff} zachodzi zależność korelacyjna ujemna ($r = -0,9$; Głowaciński, w druku). Znaczy to, że zespoły silniej zagęszczone są bardziej stabilne niż zespoły liczebnie małe. Punkty zbieżne obu korelatów, tak jak i na poprzednim wykresie, układają się według linii regresji w fazach (ryc. 181). Natomiast zależność zmienności losowej od zagęszczenia przedstawia się niejednoznacznie (Głowaciński, w druku).

Relacje między głównymi grupami charakterystyk

Badane wskaźniki ekologiczne zespołów ptaków można uporządkować w grupy „funkcjonalne” i „strukturalne”, a także z punktu widzenia zachodzących między nimi relacji. Wydzielono grupę podstawowych wskaźników funkcjonalnych (A , P , B) i strukturalnych (S , H'_B , J'_B , N), które korelują ze sobą dodatnio, oraz grupę wskaźników pochodnych (P/B , P/A , TR , CV), które z dwoma poprzednimi grupami charakterystyk korelują ujemnie (ryc. 19). Innym warunkiem tego zestawienia było $r \geq \pm 0,5$. Wyjaśnienia wymaga wliczenie do wskaźników funkcjonalnych stanu biomasy (B). Wprawdzie Odum (1962) biomasę zalicza do wskaźników charakteryzujących strukturę, jednakże wydaje się, że ten akurat parametr informuje przede wszystkim o własnościach funkcjonalnych (energetycznych i odnośnie do obiegu materii) systemu ekologicznego. Podane korelacje w kilku przypadkach opisują istniejące zależności przyczynowo-skutkowe (np. N i A , TR i CV), ale niektóre z nich są tautologiczne (np. H'_B i J'_B). Tak czy inaczej, ptaki są tą grupą organizmów, u których cechy strukturalne i funkcjonalne zespołów wykazują mniej lub bardziej wyjaśnione pozytywne współzależności, lecz współczynniki pochodne od tych charakterystyk podstawowych kształtują się według trendów odwrotnych.

Wskaźniki funkcjonalne strukturalne funkcjonalne pochodne
 Functional structural derived functional indices



Ryc. 19. Relacje między wskaźnikami strukturalnymi, funkcjonalnymi i funkcjonalnymi pochodnymi zespołów ptaków tworzących szereg sukcesyjny. Oznaczenia: *A* — asymilacja, *P* — produkcja, *C* — konsumpcja, *B* — stan biomasy, *S* — liczba gatunków, *H'*_{*B*} — różnorodność gatunkowa obliczona na podstawie biomasy, *J'*_{*B*} — równomierność gatunków w zespołach obliczona na podstawie biomasy, *N* — zagęszczenie, *P/B* — rotacja biomasy, *P/A* — wydajność ekologiczna, *TR* — tempo sukcesji, *CV* — zmienność całkowita zespołów obliczona za pomocą współczynnika zmienności

Fig. 19. Relations among structural and functional indices and functional derivatives of bird communities constituting successional series. Symbols: *A* — assimilation, *P* — productivity, *C* — consumption, *B* — standing crop, *S* — number of species, *H'*_{*B*} — species diversity calculated on the basis of biomass, *J'*_{*B*} — species evenness calculated on the basis of biomass, *N* — density, *P/B* — biomass turnover, *P/A* — ecological efficiency, *TR* — succession rate, *CV* — total variability of communities calculated with the coefficient of variation

7. Kierunki zmian awifauny na zarastającym zrębie

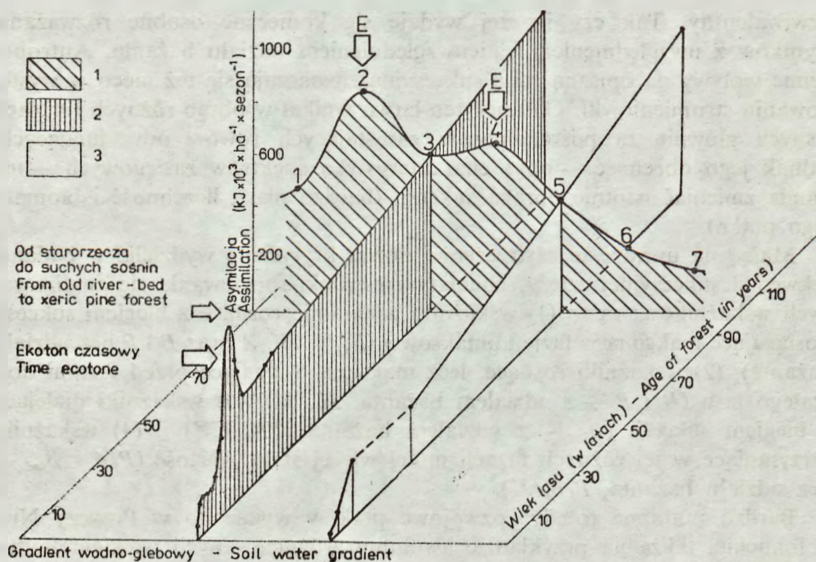
Przedstawione tutaj zmiany zespołów ptaków odnoszą się do lasu prawie naturalnego, który podlega gospodarce rębno-odnowieniowej i łowieckiej. Ingerencje leśników i myśliwych sprawiły zapewne odchylenia od schematu całkowicie naturalnej serii sukcesyjnej. Wprowadzenie sadzonek drzew na zręby mogło mieć wpływ na stosunkowo „ostry start” sukcesji i od początku szybkie tempo zmian (*TR*) w stadiach początkowych. Podtrzymywanie i zasilanie natomiast przez Polski Związek Łowiecki populacji introdukowanego bażanta — ptaka o wysokiej wydajności produkcyjnej — spowodowało zasadnicze zmiany w wartościach takich charakterystyk zespołów, jak *B*, *P*, *B*_{*ind*} i *P/A*. Należy zdawać sobie jednak sprawę z tego, iż bażant zastąpił zanikłe na tym terenie cietrzewia *Lyrurus tetrix* i jarząbka *Tetrastes bonasia* (por. Głowaciński 1975b) i w założeniu może tu stanowić gatunek

ekwiwalentny. Tak czy inaczej wydaje się konieczne osobne rozważanie wyników z uwzględnieniem i nieuwzględnieniem udziału bażanta. Antropogenne wpływy na opisaną serię sukcesyjną zaznaczają się też nieco w występowaniu strumieniówki. Gatunek ten łatwo wnikał w obręb różnych formacji leśnych głównie za pośrednictwem zarastających rowów odwadniających, jednak jego obecność — poza charakterystyką spektrów zasięgowych — nie mogła zmieniać istotnie obrazu sukcesji (bardzo niska liczebność i biomasa tego ptaka).

Mając na uwadze te zastrzeżenia można krytycznie wydzielić w badanej sekwencji sukcesyjnej cztery schematy i kierunki formowania się analizowanych wskaźników; są to (1) wskaźniki generalnie rosnące z biegiem sukcesji i osiągające maksima w fazie klimaksowej (S , N , H' , A oraz B i P bez udziału bażanta), (2) wskaźniki rosnące, lecz maksima osiągające przed fazami dojrzałego lasu (B i P — z udziałem bażanta, J'_B , J'_P), (3) wskaźniki malejące z biegiem sukcesji (\bar{B}_{ind} — z udziałem bażanta, TR , CV) i (4) wskaźniki utrzymujące w jej różnych fazach mniej więcej stałą wartość (P/A i \bar{B}_{ind} — bez udziału bażanta, P/B , J'_N).

Bardzo podobne trendy rozwojowe ptaków wykazano w Puszczy Niepołomickiej także na przykładzie awifauny zróżnicowanych wiekiem kultur sosnowych (Głowaciński 1979, Głowaciński, Weiner 1980). W tej półnaturalnej serii rozwojowej awifauny boru krzywe wzrostu S , N , H' i A bardziej zdecydowanie uzyskują maksima w dojrzałym lesie niż w serii grądowej. W kierunku klimaksu wzrastają tu też wyraźnie wartości B i P . Wskaźnik \bar{B}_{ind} — podobnie jak w przypadku sukcesji grądowej z wyłączeniem bażanta — nieznacznie rośnie w kierunku klimaksu, ale kulminacje osiąga w dwóch stadiach: w młodniku i w dojrzałym lesie. Dość wyrównany przebieg mają wskaźniki J'_N , J'_B , J'_A i J'_P , które stany maksymalne osiągają w stadiach przejściowych, zaś prawie hiperbolicznie maleje w tej serii tempo zmian (TR). Tendencje zmian zespołów ptaków w obu seriach są w większości podobne, jakkolwiek w bardziej naturalnej serii grądowej procesy te odbywają się w nieco innym zestawie gatunkowym i na około dwukrotnie wyższym poziomie liczebnym i energetycznym (Głowaciński, Weiner 1980, rkps). Materiały obydwóch autogenicznych serii wskazują, że niezależnie od typu i stopnia „naturalności” ekosystemu zmiany sukcesyjne zespołów ptaków prowadzą pod wieloma względami do wyraźnie wspólnej fazy „docelowej”. Fazę tę wyznaczają najlepiej różnorodność gatunkowa (H'), jak też zależności korelacyjne tej cechy z przepływem energii (A), produkcją (P) i wydajnością ekologiczną (P/A ; por. np. Głowaciński, Weiner 1977). W fazie tej mieszczą się poza tym wszystkie klimaksowe i subklimaksowe ptasie zespoły opisane w Puszczy Niepołomickiej (Głowaciński, w druku 1, Głowaciński, Weiner rkps).

Powiązania i punkt zbieżny autogenicznej serii grądowej z serią allogeniczną, stanowiącą typowe dla Puszczy Niepołomickiej continuum gradientowe od około 100-letnich lasów wilgotnych i żyznych do równie dojrzałych



Ryc. 20. Przestrzenny diagram przepływu energii (= asymilacja) przez badane zespoły ptaków wchodzące w skład allogenicznej serii gradientowej (oznaczone cyframi 1—7 i szrafą — 1) oraz serii autogenicznych — grądowej (szrafa — 2) i półnaturalnej borowej (brak szrafy — 3). E — zespoły ptaków siedlisk przejściowych, ekotonalnych (za Głowacińskim i Weinerem rkps, nieco zmienione)

Fig. 20. Spatial diagram of energy flow (= assimilation) through the bird communities studied constituting an allogenic gradient series (marked with numbers 1—7 and hatching — 1) and autogenic series: a deciduous forest one (hatching — 2 and a semi-natural plaeewood one (without hatching — 3). E — bird communities of ecotonal habitats (after Głowaciński, Weiner, ms, slightly modified)

suchych i ubogich borów (Głowaciński w druku 1, Głowaciński, Weiner, rkps), ilustruje przykładowo przestrzenny diagram przepływu energii (ryc. 20). Wynika z niego, że wyraźnie więcej energii przepływa przez zespoły wykształcone w warunkach umiarkowanych gradientu siedliskowego oraz przez zespoły przejściowe, ekotonalne (seria allogeniczna). Różnica między maksymalnym (stadium 2) i najniższym (stadium 7) poziomem energetycznym w serii gradientowej jest około 5-krotna. W poprzek serii gradientowej kształtuje się sukcesja wtórna. Seria autogeniczna grądowa reprezentuje las homogeny o reżimie siedliskowym umiarkowanym, gdzie produktywność awifauny jest wysoka. Na etapie około 100-letniego lasu wyższy poziom energetyczny ma jedynie awifauna lasów o cechach przejściowych (stadium 2 — las łęgowo-grądowy, stadium 4 — las mieszany dębowo-sosnowy). Niska jest w tym zestawieniu pozycja awifauny boru sosnowego z domieszką dębu (stadium piąte serii allogenicznej). Produktywność zespołów ptaków także w niemal całej autogenicznej serii odpowiadającej temu typowi siedliska jest

niższa niż w serii autogenicznej grądowej. Jest znamienne, że różnice te z procesem dojrzewania coraz bardziej się niwelują i prawie wygasają w stadiach klimaksowych (ryc. 20).

8. Rozwój awifauny leśnej a współczesne poglądy na sukcesję

Zawężenie prezentowanych tutaj badań do wybranej grupy heterotrofów i zagadnień podanych na wstępie pracy nie pozwala na ustosunkowanie się do podstawowej i dość kontrowersyjnej kwestii biocenotycznej dotyczącej mechanizmów sukcesji (por. Bormann, Likens 1979 a, 1979 b, Connell, Slatyer 1977, Horn 1976, MacArthur, Connell 1966, Odum 1969, 1971 i in.). Materiały niniejsze mogą natomiast posłużyć do porównań względem zgeneralizowanych propozycji modelowych, określających trendy sukcesyjne wybranych atrybutów cenotycznych. Warunki dla tego typu analiz spełnia dziś zasadniczo tylko teoria rozwoju ekosystemu Margalefa (1968), Oduma (1969) i poniekąd Whittakera (1975). Jest to pogląd na sukcesje wtórne budzący tyle uznania co i krytyki (Drury, Nisbet 1973, Engleberg, Boyarsky 1979, MacMahon 1980 — za Smithem i MacMahonem, rkps i in.), ale też — jako najpełniej sprecyzowany — stał się stymulatorem licznych testów i badań szczegółowych nad sukcesją (np. Drury, Nisbet 1973, Głowaciński 1975a, Głowaciński, Weiner 1977, 1980, Karr 1968, Smith, MacMahon, rkps, Witkowski 1973). Jak na razie nie wniosła tego do ekologii oryginalna koncepcja Horna (1974, 1976), uznająca sukcesję za zjawisko bardziej statystyczne niż biologiczne.

W odniesieniu do ogólnych trendów rozwojowych ekosystemu zaproponowanych przez Margalefa (1968) i Oduma (1969, 1971), przedstawiono kształtowanie się z postępem sukcesji 13 wybranych charakterystyk badanej awifauny (tab. VI). Z zestawienia tego wynika, że prawie połowa ptasich parametrów ekologicznych zmienia się zgodnie ze zgeneralizowanymi postulatami cytowanych autorów, drugie tyle charakterystyk zespołów ptaków nie wykazuje już tak jednoznacznych trendów, a za ideą „modelu” przemawia dopiero po dokonaniu pewnych uproszczeń i założeń. Dwie cechy (tzw. równomierność komponentów — J' i średnia wielkość osobników) wręcz przeczą sprawdzanemu „modelowi”.

Smith i MacMahon (rkps), testując na zespołach ptaków w stanach Utah i Idaho tabelaryczny model sukcesji Oduma (1969), doszli do podobnych stwierdzeń. Osiągnięte przez nich wyniki w prawie równej proporcji potwierdzają (P/R , P/B , P/C , $P/$ „jednostka przepływu energii”, stabilność) i odrzucają (m. in. H' , J' , wielkość organizmów, selekcja typu r i K) teoretyczne postulaty Oduma (1969, 1971). Także kilka innych prac na temat sukcesji ptaków (np. Blem, Blem 1975, Bock, Lynch 1970 — za Thomasem et al. 1975, Karr 1968, Turček 1957) pozostaje w różnej relacji do tych postulatów.

TABELA VI

Kierunki zmian niektórych charakterystyk badanych zespołów ptaków w porównaniu z trendami sukcesji przyjmowanymi dla całych ekosystemów przez Margalefa (1968) i Oduma (1969, 1971)

Change trends in some characteristics of the bird communities studied in comparison with trends in succession postulated by Margalef (1968) and Odum (1969, 1971) for the entire ecosystem

<p>Trendy przewidywane w modelu Margalefa i Oduma Trends predicted in the model of Margalef and Odum (1)</p>	<p>Trendy wykazane dla badanej serii sukcesyjnej Trends demonstrated for the succession series investigated (2)</p>
<p>1. Wzrost różnorodności gatunkowej, jej maksimum może poprzedzać stadia klimaksowe Increase in species diversity, climax stages may be preceded by a maximum value</p>	<p>Tak — Yes</p>
<p>2. Wzrost strukturalnej złożoności Increase in structural complexity</p>	<p>Tak — Yes</p>
<p>3. Wzrost stratyfikacji Increase in stratification</p>	<p>Tak. Wyrazem tego u ptaków może być np. przejście od zespołów monosynuzyjnych do polisynuzyjnych jako odpowiedź na wzrost warstwowości szaty roślinnej Yes. This can be manifested in birds by, e.g. a transition from monosynusian to polysynusian communities, as a result of an increase in stratification of the vegetation</p>
<p>4. Wzrost równomierności komponentów Increase in equitability of components</p>	<p>Nie — No</p>
<p>5. Wzrost akumulacji biomasy Increase in biomass accumulation</p>	<p>Tak (?), ale bez udziału bażanta i niemonotoniczny Yes (?), but the pheasant excluded and non-monotonic</p>
<p>6. Wzrost średniej wielkości organizmu Increase in average body size of individual</p>	<p>Nie. Brak jednoznacznej tendencji No. Lack of univocal tendency</p>
<p>7. Wzrost poziomu specjalizacji Increase in specialization</p>	<p>Tak — Yes</p>
<p>8. Wzrost presji selekcyjnej typu K względem selekcji r Increase in K-selection pressure to r-selection</p>	<p>Tak (?), lecz bardzo nieznaczny, przy tym w stadiach finalnych sukcesji nie ma przewagi „K-strategów” nad „r-strategami” Yes (?), but only very slight one; „K-strategists” are not predominant over „r-strategists” in later succession stages</p>
<p>9. Wzrost całkowitej produkcji Increase in total production</p>	<p>Tak (?), lecz bez udziału bażanta Yes (?), but the pheasant excluded</p>

TABELA VI (cd.)

(1)	(2)
10. Współczynnik P/R rośnie i zbliża się do 1,0 <i>P/B coefficient increases and approaches 1,0</i>	Brak jednoznacznej tendencji: nie — z udziałem bażanta, tak — bez bażanta <i>Lack of univocal tendency: no — with the pheasant participation, yes — without the pheasant</i>
11. Wzrost stabilności (jako odporność) <i>Increase in stability (as resistance)</i>	Tak; także i jako stałość <i>Yes; also as constancy</i>
12. Spadek tempa sukcesji <i>Decrease in succession rate</i>	Tak — Yes
13. Spadek entropii <i>Decrease in entropy</i>	Tak (?), jednak z lekkim jej wzrostem w stadiach końcowych, zakładając przy tym, że H' , A/B i R/B są w jakimś stopniu wyznacznikami entropii <i>Yes (?), but with a slight increase in later stages, assuming that H', A/B and R/B are determinants of entropy to some extent</i>

Ogromne trudności metodyczne i techniczne w badaniu ekosystemu równocześnie we wszystkich jego aspektach sprawiają, że omawiane tu założenia Margalefa (1968) i Oduma (1969, 1971), jak dotychczas, nie zostały należycie sprawdzone. Wycinkowe zaś studia nie upoważniają do wysuwania w tym kierunku zbyt daleko idących wniosków. Tymczasem sugerują one, że sukcesyjne zależności są bardziej złożone, aniżeli by to wynikało ze stosunkowo prostego „modelu”, którego syntetyczną wersję podał Odum (1969).

9. Główne wnioski

1) Uzyskane w tej pracy wyniki skonfrontowane z częściowo porównywalnymi pracami innych autorów (Johnston, Odum 1956, Haapanen 1965, Karr 1968, Ferry, Frochot 1970) utwierdzają w przekonaniu, że opisany tu schemat zmian najbardziej podstawowych charakterystyk, jak S , N i B , jest powtarzalny, uwolniony od artefaktów i wyraża pewną logiczną prawidłowość pozwalającą przewidywać konsekwencje procesu sukcesji na dowolnych jej etapach.

2) Sukcesja ptaków na zrębie prowadzi do wzbogacenia awifauny i ekosystemu, w skład którego ona wchodzi, w zakresie tak podstawowych charakterystyk, jak liczba taksonów, różnorodność gatunkowa, liczebność, biomasa (ale warunkowo) i przepływ energii. Zatem jest ona w tym względzie procesem wyraźnie kumulacyjnym, jakkolwiek nie zawsze kulminację osiąga w klimaksie.

3) Dwuszczytowa progresja większości charakterystyk (S , N , H' , B , B_{ind} , A , J' -energetyczne) opisujących odradzanie się awifauny na zrębie, jak też wystąpienie w stadiach wczesnorozwojowych zjawiska ekotonalnego prowadzi do wniosku, że sukcesja ta nie jest procesem jednorodnym lecz dwuczęściowym. W obręb pierwszej części wchodzi stadia i zespoły zaroślowo-młodnikowe (Fazy F'A-C), do drugiej natomiast należą stadia i zespoły typowego lasu (fazy F's i F'D-E.)

4) Spadek zmienności całkowitej (CV , DIV_{diff}) zespołów ptaków dowodzi, że badana sukcesja prowadzi do maksymalnej stabilności (w sensie constancy) w stadiach najstarszych. Wyniki sugerują ponadto, że tak rozumiana stabilność zmienia się z czasem asymptotycznie, zgodnie z założeniami przeważającymi dotychczas w ekologii.

5) Nasilenie zmian jakościowych i ilościowych w badanej serii sukcesyjnej koncentruje się w jej początkowej, krótszej części zaroślowo-młodnikowej, co miarodajnie potwierdza ocena tempa sukcesji (TR) i zmienności całkowitej (CV , DIV_{diff}) awifauny. Pozwala to stwierdzić, że stan dojrzałości i względnej stabilizacji w tego typu sukcesji jest wielokrotnie dłuższy niż stan rozwoju-juwenilny, trwający 20—30 lat.

6) Pewne cechy zmienności, np. zmienność losowa wartości N , wskazują na większe fluktuacje w fazie finalnej sukcesji (F'E) niż w poprzedzającej klimaks (np. F'D). Implikuje to wniosek, że klimaks i maksimum stabilizacji systemu ekologicznego nie zawsze są pojęciami zbieżnymi.

7) Dość arbitralne wydzielenia gatunków ptaków o strategii selekcyjnej typu r i K , umowna ocena nasilenia specjalizacji, a następnie wydzielenia grup ekologicznych z uwagi na typ pobieranego pokarmu, żerowania i gnieźdzenia się świadczą zgodnie o wzrastającej specjalizacji gatunków w kierunku klimaksu, wzrastającej ilości nisz ekologicznych, a tym samym sugerują wzrastanie w skali czasu konkurencji międzygatunkowej i wzrost w stadiach starszych presji selekcyjnej typu K . Można z tego też wnosić, że starsze i wyżej zorganizowane (np. wyższe H') zespoły ptaków podlegają silniejszej samokontroli.

8) „Zachowanie się” zespołów ptaków w trakcie badanej sukcesji nie pokrywa się całkowicie z założeniami „modelu” sukcesji Margalefa (1968) i Oduma (1969). Nie dowodzi to bynajmniej, że zawarte w tym „modelu” propozycje są błędne, ale raczej ilustruje, w jakim stopniu jest on adekwatny względem „wypreparowanych” z ekosystemu pojedynczych testowych grup organizmów, jaką w tym przypadku są ptaki.

9) Poznanie prawidłowości rządzących opisaną sukcesją — jak wspomniano już wcześniej — dostarcza też pewnych wniosków praktycznych i sugestii co do sposobu gospodarowania ekosystemem leśnym z punktu widzenia ornitofauny. Można prognozować i wskazywać, na jakich etapach rozwojowych awifauna osiąga np. maksima różnorodności gatunkowej, zagęszczenia, produktywności bądź kiedy jest najbardziej ustabilizowana. Spektra występowania gatunków dają dobrą orientację, gdzie jakie taksony i grupy ekolo-

giczne ptaków zanikają i gdzie przypada ich największy udział. Informacje te mogą być użyteczne dla podejmowania decyzji związanych z ochroną ptaków i całych ekosystemów leśnych. Ochronie przyrody przyświecają zwłaszcza dwa cele: zachowanie jak największej różnorodności genotypowej oraz zabezpieczenie bytu i warunków reprodukcyjnych gatunkom rzadkim. Dla gospodarki leśnej wydaje się szczególnie ważne tempo przepływu energii i obiegu materii przez ekosystem leśny, które rzutuje na jego funkcjonowanie. Pod kątem tych interesów można tu nie tylko przewidywać, ale i aktywnie sterować zmianami awifauny, wprowadzając odpowiednie zabiegi modyfikujące lub wzbogacające siedliska (np. wprowadzanie skrzynek lęgowych w stadiach pozbawionych dziuplastych drzew).

W wykonaniu prac, które składają się na tę syntezę korzystałem z fachowych rad i sugestii szeregu osób, wymienionych w konkretnych publikacjach i pozycjach złożonych do druku, za co im jeszcze raz serdecznie dziękuję. Szczególne podziękowania składam dr. Olli Järvinenowi (Uniwersytet w Helsinkach) i dr. Januaremu Weinerowi (Uniwersytet Jagielloński), za bardzo rzetelną współpracę i cenną pomoc w rozwiązaniu niektórych przedstawionych tu problemów na zasadzie współautorstwa.

*Zakład Ochrony Przyrody i Zasobów Naturalnych
Polskiej Akademii Nauk, 31-512 Kraków, ul. Lublex 46
Pracownia Ochrony Zasobów Zwierzęcych*

Piśmiennictwo

Allée W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P. 1949. Principles of animal ecology. W. B. Saunders, Philadelphia, London.

Banasik J. 1978. Przyrodnicza bibliografia Puszczy Niepolomickiej ze szczególnym uwzględnieniem lat 1946—1977 (A bibliography on the natural history of the Niepolomice Forest with special consideration of the period 1946—1977). *Studia Naturae A*, 14: 203—223.

Bejček V., Tyrner P. 1980. Primary succession and species diversity of avian communities on spoil banks after surface mining of lignite in the Most Basin (north-western Bohemia). *Folia Zoologica*, 29: 67—77.

Blem C. R., Blem L. B. 1975. Density, biomass, and energetics of the bird and small mammal populations of an Illinois deciduous forest. *Transactions, Illinois Academy of Science* 68: 156—164.

Boesch D. E. 1975. Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems. *Proceedings First Intern. Congress Ecol. Sept. 8—14, 1974, The Hague*: 109—114.

Bormann F. H., Likens G. E. 1979a. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests. *Amer. Scientist*, 67: 660—669.

Bormann F. H., Likens G. E. 1979 b. Pattern and process in a forest ecosystem. Disturbance, development and the steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Brewer R. 1963. Stability in bird populations. *Occas. Papers Adams Ctr. Ecol. Studies*, 7: 1—12.

Bzowski M. 1973. Rzeźba i stosunki wodne dna doliny Wisły w rejonie północnej części Puszczy Niepolomickiej (The relief and hydrology of Vistula valley bottom in the region of Niepolomice Forest). *Studia Naturae A*, 7: 7—37.

Clements F. E. 1916. Plant succession, an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst. Washington Publ. No 242*.

- Cody M. L. 1970. Chilean bird distribution. *Ecology* 51: 455—464.
- Cody M. L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Collier B. D., Cox G. W., Johnson A. W., Miller Ph. C. 1978. Ekologia dynamiczna (Dynamic Ecology). Państw. Wydawn. Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- Connell J. H., Slatyer R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Naturalist*, 111: 1119—1144.
- Cowles H. C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Bot. Gaz.* 27: 95—117, 167—202, 281—308, 361—391.
- Černova N. M. 1977. Ekologičeskije sukcesii pri razložennii rastitielnych ostatkov. Izdat. „Nauka”, Moskva.
- Denisiuk Z., Dziewolski J., Ferchmin M., Medwecka-Kornaś A., Michalik S. 1977. Mapa zbiorowisk roślinnych północnej części Puszczy Niepolomickiej (Vegetation map of the northern part of the Niepolomice Forest), 1968—1970. Państw. Przedsiębiorstwo Wydawnictw Kartograficznych, Warszawa.
- Dierschke F. 1973. Die Sommervogelbestände nordwestdeutscher Kiefernforsten. *Vogelwelt* 94: 201—225.
- Drury W. H., Nisbet J. C. T. 1973. Succession. *J. Arnold Arboretum* 54: 331—368.
- Duffey E. A. 1947. The change in bird-life during the growth of a Charnwood conifer plantation. Leics. and Rutland Country Report of Wild Birds: 9—13.
- Dyrca A., Okulewicz J., Tomiałojć L., Witkowski J. 1972. Ornitofauna lęgowa Bagien Biebrzańskich i terenów przyległych (Breeding avifauna of the Biebrza Marshes and adjacent territories). *Acta orn.* 13: 343—422.
- Emlen J. M. 1973. Ecology: an evolutionary approach. Addison-Wesley Publ. Comp. Massachusetts, California, London, Ontario.
- Engleberg J., Boyarsky L. L. 1979. The noncybernetic nature of ecosystems. *Amer. Naturalist*, 114: 317—324.
- Ferchmin M., Medwecka-Kornaś A. 1976. Grądy północnej części Puszczy Niepolomickiej (Oak-hornbeam woods in the northern part of the Niepolomice Forest). *Studia Naturae A*, 13: 141—169.
- Ferens B. (red.) 1967 i 1971. Klucze do oznaczania kręgowców Polski, ptaki — *Aves*, cz. IVA *Non-Passeriformes* i cz. IVB *Passeriformes* (Keys for the identification of Polish Vertebrates, Birds — *Aves*, vol. IVA *Non-Passeriformes* and vol. IVB *Passeriformes*). Państw. Wydawn. Nauk. Warszawa—Kraków.
- Ferry C., Frochot B. 1970. L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pedunculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *Terre et vie*: 153—250.
- Giller F. 1969. Der Sukzessionsverlauf nach einen grossen Fichtenkalschlag in Hochsauerland. *Natur und Heimat* 29: 16—19.
- Głowaciński Z. 1972. Secondary succession of birds in an oak-hornbeam forest. *Bull. Acad. Pol. Sci. Serie sci. biol. Cl. II.* 20: 705—710.
- Głowaciński Z. 1975a. Succession of bird communities in the Niepolomice Forest (Southern Poland). *Ekol. pol.* 23: 231—263.
- Głowaciński Z. 1975b. Ptaki Puszczy Niepolomickiej (studium faunistyczno-ekologiczne) [Birds of the Niepolomice Forest (a faunistic-ecological study)]. *Acta zool. crac.* 20: 1—88.
- Głowaciński Z. 1978. Ptaki leśnego rezerwatu Lipówka w Puszczy Niepolomickiej (Birds of the Lipówka nature reserve in the Niepolomice Forest) — *Studia Naturae A*, 17: 169—189.
- Głowaciński Z. 1979. Some ecological parameters of avian communities in the successional series of a cultivated pine forest. *Bull. Acad. Pol. Sci., Serie sci. biol. Cl. II*, 27: 169—177.
- Głowaciński Z. w druku. Stability in the bird communities during a secondary succession of the forest ecosystem. *Ekol. pol.*
- Głowaciński Z. w druku 1. Lęgowa awifauna lasów podlegających sukcesji allogenicznej w Puszczy Niepolomickiej (Breeding avifauna of forests creating of an allogenic successional series in the Niepolomice Forest). *Studia Ośrodka Dokumentacji fizjogr.* PAN.

- Głowaciński Z., Järvinen O. 1975. Rate of secondary succession in forest bird communities. *Ornis Scand.* 6: 33—40.
- Głowaciński Z., Weiner J. 1975. A bird community of a mature deciduous forest: its organization, standing crop and energy balance (IBP „Ispina Project“). *Bull. Acad. Pol. Sci., Serie sci. biol. CL. II.* 23: 691—697.
- Głowaciński Z., Weiner J. 1977. Energetics of bird communities in successional series of a deciduous forest — *Pol. ecol. Stud.* 3: 147—175.
- Głowaciński Z., Weiner J. 1980. Energetics of bird fauna in consecutive stages of a semi-natural pine forest. *Ekol. pol.* 28: 71-94.
- Głowaciński Z., Weiner J. (rkps). Successional trends in energetics of the forest bird communities in southern Poland.
- Głowaciński Z., Kozłowski J., Weiner J. rkps. Energy flow and nutrient cycling in the bird populations in Niepolomice Forest. In: Functioning and management of forest ecosystems in an industrial region of southern Poland — red. W. Grodziński and J. Weiner.
- Górecki A. rkps. A role of the consumers in Niepolomice Forest. In: Functioning and management of forest ecosystem in an industrial region of southern Poland — red. W. Grodziński and J. Weiner.
- Haapanen A. 1965. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. I. *Ann. zool. fenn.* 2: 153—196.
- Hilden O. 1965. Habitat selection in birds: a review. *Ann. zool. fennici.* 2: 53—75.
- Horn H. S. 1966. Measurement of „overlap“ in comparative ecological studies. *Amer. Nat.* 100: 419—424.
- Horn H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Ann. Review Ecol. and Systematics* 5: 25—37.
- Horn H. S. 1976. Succession. In: Theoretical ecology: principles and applications; Ed. R. M. May. Blackwell Sci. Publ. Ltd. Oxford.
- Högstedt G. 1980. Prediction and test of the effects of interspecific competition. *Nature*, 283: 64—66.
- Järvinen O., Sammalisto L. 1976. Regional trends in the avifauna of Finnish peatland bogs. *Ann. zool. fennici* 13: 31—43.
- Järvinen O., Väisänen R. A. 1973. Species diversity of Finnish birds, I: Zoogeographical zonation based on land birds. *Ornis Fennica*, 50: 93—119.
- Järvinen O., Väisänen R. A. 1976. Between-year component of diversity in communities of breeding land birds. *Oikos* 27: 34—39.
- Johnston D. W., Odum E. P. 1956. Breeding bird population in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology* 37: 50—62.
- Jones P. H. 1972. Succession in breeding bird population of sample Welsh Oakwoods. *British Birds* 65: 291—299.
- Karr J. R. 1968. Habitat and avian diversity on strip-mined land in East-Central Illinois. *Condor* 70: 348—357.
- Karr J. R., Roth R. R. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *Amer. Nat.* 105: 423—435.
- Kendeigh Ch. S., Dolnik V. R., Gavrillov V. M. 1977. Bioenergetics. In: Granivorous birds in ecosystems. Eds. Ch. S. Kendeigh and J. Pinowski, IBP, Cambridge Univ. Press. Cambridge, London, New York, Melbourne.
- Kerzina M. N. 1956. Vlijanije vyrubok i garej na formirovanije lesnoj fauny; Rol životnych w žizni lesa. Izd. Mosk. Univ.
- Klopfer P. M., MacArthur R. H. 1960. Niche size and faunal diversity. *Amer. Nat.* 94: 293—300.
- Lack D. 1939. Futher changes in the Brechland avifauna caused by afforestation. *J. Anim. Ecol.* 8: 277—299.
- Lack D., Lack E. 1951. Further changes in bird-life caused by afforestation. *J. Anlm. Ecol.* 20: 173—179.

- Lack D. 1971. Ecological isolation in birds. Blackwell, Oxford.
- Lloyd M., Zar J. H., Karr J. R. 1968. On the calculation of information-theoretical measures of diversity. *Am. Midl. Naturalist* 79: 257—272.
- Loucks O. L. 1970. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Am. Zool.* 10: 17—25.
- Łomnicki A. 1976. Dobór naturalny, ograniczony wzrost i regulacja wielkości populacji (Natural selection, limited growth and the regulation of a population size). *Kosmos* A 25: 539—554.
- Łomnicki A. 1978a. Przygody ekologów i ewolucjonistów w krainie superorganizmów (Adventures of ecologists and evolutionists in the land of superorganisms). *Wiad. ekol.* 24: 249—259.
- Łomnicki A. 1978b. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.* 47: 461—475.
- MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal populations, and measure of community stability. *Ecology* 36: 533—536.
- 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.
- MacArthur R. H., Connell J. H. 1966. The biology of populations. John Wiley and Sons, Inc. New York
- MacArthur R. H., Recher H., Cody M. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *Amer. Nat.* 100: 319—327.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton, N. Y.
- Margalef R. 1968. Perspectives in ecological theory. Univ. of Chicago Press, Chicago—London.
- Martin N. D. 1960. An analysis of bird populations in relation to forest succession in Algonquin provincial Park. Ontario. *Ecology* 41: 127—140.
- May R. M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, N. Y.
- Medwecka-Kornaś A., Łomnicki A., Bandola-Ciołczyk E. 1974. Energy flow in the oak-hornbeam forest (IBP Project „Ispina”). *Bull. Acad. Pol. Sci. Serie sci. biol. Cl. II.* 22: 563-567.
- Morley A. 1940. Recolonization by bird species on burnt woodland. *J. Anim. Ecol.* 9: 84—88.
- Odum E. P. 1962. Relationship between structure and function in ecosystems. *Japanese J. Ecology* 12: 108—118.
- Odum E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262—270.
- Odum E. P. 1971. Fundamentals of ecology (3rd edition). Ed. Saunders Co., Philadelphia.
- Pawlowski B., Zarzycki K. 1972. Dynamika zbiorowisk roślinnych (Dynamics of plant communities). W: W. Szafer i K. Zarzycki (Red.) — Szata roślinna Polski. I, PWN Warszawa.
- Peet R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Rev. Ecol. Systematics* 5: 285—307.
- Pianka E. R. 1970. On *r*- and *K*-selection. *Amer. Nat.* 104: 592—597.
- Pielou E. C. 1966a. Shannon's formula as a measurement of specific diversity and its use and misuse. *Amer. Nat.* 100: 463—465.
- Pielou E. C. 1966b. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theor. Biol.* 10: 370—383.
- Pielou E. C. 1975. Ecological diversity. J. Wiley and Sons, New York.
- Pielowski Z. 1961. Über die Vertikalverteilung der Vögel in einem Pineto-Quercetum Biotop. *Ekol. pol.* A, 9: 1—23.
- Pikula J. 1967. Die Artenzusammensetzung der Vogelpopulationen in den Entwicklungsphasen sekundärer und natürlicher Fichtenwald-Gesellschaften. *Zool. Listy* 16: 279—292.
- Pimentel D. 1961. Species diversity and insect population outbreaks. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 54: 76—86.
- Pospelov S. M. 1957. Pticy i mlekopitajuszcze jelnika-černičnika različnych vozrastov. *Zool. Žurnal* 36: 603—607.

- Rabeler W. 1955. Die Artenfolge in den Vogelbeständen der Oberharzer Fichtenforsten. *Mitteil. Florist.-Soziol. Arb.* 18: 193—197.
- Rajski A. 1965. Sukcesja ekologiczna (wprowadzenie) [Ecological succession (introduction)]. *Ekol. pol.* B, 11: 23—49.
- Recher H. F. 1971. Bird species diversity: a review of the relation between species number and environment. *Proceedings of the Ecological Soc. of Australia* 6: 135—152.
- Ricklefs R. E. 1979. *Ecology* (2nd ed.), Chiron Press Inc. New York and Concord.
- Salo L. J. 1967. The changes in the nesting bird-fauna of lake Nurmijärvi during the period 1896—1965 with special reference to the present bird populations. *Ornis fenn.* 44: 57—65.
- Shannon C. E., Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press, Urbana.
- Shelford V. E. 1913. Animal communities in temperate North America. *Bull. Geog. Soc. Chicago* 5.
- Smith K. G., MacMahon J. A. (rkps). Bird communities along a montane sere: community structure and energetics. Utah State Univ. (złożono do druku w *The Auk*).
- Stugren B. 1976. *Zasady ekologii ogólnej* (Grundlagen der Allgemeinen Ökologie). Państw. Wydawn. Nauk. Warszawa.
- Szarski H. 1976. *Mechanizmy ewolucji* (Mechanisms of evolution) Wyd. II, Ossolineum, Wrocław—Warszawa—Kraków—Gdańsk.
- Thomas J. W., Crouch G. L., Bumstead R. S., Bryant L. D. 1975. Silvicultural options and habitat values in coniferous forests. *Proceedings of the Symposium on Manag. of Forest and Range Habitats for Nongame Birds*, Tuscon, Arizona: 272—287.
- Tomiałojć L., Profus P. 1977. Comparative analysis of breeding bird communities in two parks of Wrocław and in an adjacent *Quercus-Carpinetum* forest. *Acta ornith.* 16: 117—177.
- Tramer E. J. 1969. Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology* 50: 927—929.
- Trojan P. 1975. *Ekologia ogólna* (General ecology). Państw. Wyd. Nauk. Warszawa.
- Trojan P. 1978. Pojęcie równowagi ekologicznej ekosystemów (The concept of ecological equilibrium in ecosystems). *Kosmos* A, 27: 139—149.
- Turček F. J. 1957. The bird succession in the conifer plantations on mat-grass land in Slovakia (CSR). *Ibis* 99: 587—593.
- Turček F. J. 1972. Birds and mammals in successions of terrestrial ecosystems. *Misc. Yamashina Inst. Orn.* 6: 401—409.
- Väisänen R. A., Järvinen O. 1977b. Dynamics of protected bird communities in a Finnish archipelago. *J. Anim. Ecol.* 46: 891—908.
- Väisänen R. A., Järvinen O. 1977a. Quantitative structure and primary succession of bird communities in a Finnish archipelago. *Ornis Scand.* 8: 47—60.
- Vaurie Ch. 1959. The birds of the palearctic fauna, vol. 1 and 2, London.
- Watt K. E. F. 1965. Community stability and the strategy of biological control. *Can. Ent.* 97: 887—895.
- Weiner J., Głowaciński Z. 1975. Energy flow through a bird community in a deciduous forest in Southern Poland. *Condor* 77: 233—242.
- Wetmore A. 1960. A classification for the birds of the world. Smithsonian Miscell. Coll. 139, Washington.
- Whittaker R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250—260.
- Whittaker R. H. 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 47: 103—121.
- Whittaker R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. Macmillan Co. Collier-Macmillan Ltd. London.
- Witkowski Z. 1973. Species diversity, stability and succession. Studies on weevils (*Curculionidae*, *Coleoptera*) and their host plants during the succession of mowed meadows under the influence of draining. *Bull. Acad. Pol. Sci. Serie sci. biol. Cl. II.* 21: 223—228.

Witkowski Z. 1978. Wpływ wyboru kryterium oceny pozycji gatunku w zespole na wartość wskaźnika różnorodności gatunkowej (On the influence of the basis used for the calculation of relative abundance on the index of species diversity). *Wiad. ekol.* 24: 391—398.

Yapp W. B. 1955. The succession of birds in developing *Quercetum-petraeae*. *NWest. Nat.*, 26: 58—67.

Zarzycki K. 1966. Kilka uwag o sukcesjach roślinnych (Some remarks on plant successions). *Ekol. pol.* B, 12: 231—236.

SUMMARY

This paper is an essay in integration of some more detailed studies (Głowaciński 1972, 1975a, Głowaciński, Järvinen 1975, Głowaciński, Weiner 1977 and others) in which the trends in bird communities development in the course of autogenic succession in a forest were analysed. The aims of this study were: (1) to evaluate a synthetically of structural and functional properties of the bird communities in the course of a secondary succession of a deciduous forest in Southern Poland, (2) to determine relations among some of the ecological indices investigated and (3) to refer changes occurring in these properties to the current general opinions on succession now prevalent.

To evaluate the succession, 21 stages (I—XXI) and 6 phases (F'A-E, F's-supplementary phase, poorly described) of the oak-hornbeam forest (*Quercus-Carpinetum* plant association) avifauna were distinguished. Basal structural characteristics (number of species S , species diversity H' , density N , relative abundance J'), functional parameters (energy flow = assimilation A , production P , standing crop B , ecological efficiency P/A , turnover P/B) and others (e. g. succession rate TR , total variability CV , DIV_{diff} , and random variability, species specialization, ecological groups of birds) were determined.

Material for this study was collected in 1967—1975 on sample-plots situated in the northern part of the Niepolomice Forest (fig. 1). The experimental sites were selected in deciduous habitats developed under the influence of the same physical conditions on a low terrace of the Vistula River (Głowaciński 1972, 1975a).

The succession series was reconstructed on the basis of two complementary methods: (1) comparison of distinct but simultaneously investigated stages („comparative method”) and (2) direct observations of selected stages during consecutive 2—4 years (see tab. Ia—c, Głowaciński, Weiner 1977).

Bird density (N = number of pairs or individuals per 10 ha) was determined by means of the mapping method. Species diversity was established on the basis of the Shannon formula H' . Domination structure of species in the communities was computed with the help of the evenness index J' (Pielou 1966). Formulas H' and J' were also used in reference to standing crop biomass (H'_B, J'_B), assimilation (H'_A, J'_A), and production (H'_P, J'_P), substituting the number with proportions of total standing crop, assimilation and production belonging to i -th species (Głowaciński, Weiner 1977). Succession rate TR was calculated using the respective indices of similarity and diversity of the communities (Głowaciński, Järvinen 1975). To estimate total variability of the bird communities the coefficient of variation CV as well as the between-year component of diversity DIV_{diff} , postulated by Järvinen and Väisänen (1976), were applied. Random (fluctuating) variability was determined according to the equations of regression (Głowaciński, in press). Selection strategy of species was estimated by using the approximate determinant of a habitat range occupied (RHO) by individual birds (see Głowaciński 1979). Analysis of the energetic parameters was based on computer simulations of energy flow, with the use of specially constructed model (Głowaciński, Weiner 1977, 1980).

In the succession of the deciduous clear-cutting 51 breeding species take part (tab. Ia—c). Some of them represent the indicative elements for different evolutionary stages of a forest (e. g. *Lanius collurio*, *L. excubitor*, *Sylvia communis*, *S. curruca*, *Phylloscopus trochilus* — for shrubs and thickets or *Phylloscopus sibilatrix* — for poles) but more often the opportunistic species with a wide

spectrum of occurrence (e.g. *Emberiza citrinella*, *Anthus trivialis*, *Sylvia atricapilla*, *Turdus philomelos*, *Phylloscopus collybita*, *Erithacus rubecula*). Changes in species composition mostly occur by gradual exchange of the individual species, but in some successional phases (e.g. F'c — 15—20 years old thicket) this process is of a sudden and notably group nature (tab. Ia—c, fig. 2). It supports the compromise conception of a biocenosis organisation (see Collier et al. 1978), which accepts its organisation both individualized (Whittaker 1975) and based on the over-species units character (Clements 1916).

The bird communities changed progressively by about one order of values (3—37 species, 3.4 — circa 100 pairs per 10 ha) from the initial stage to the climax one. These changes are strongly determined by the structural and spatial development of the plant cover (e.g. Głowaciński 1975a, Odum 1971). There is, however, every reason (Głowaciński, Weiner 1975, Głowaciński, Kozłowski, Weiner ms.) to maintain that functioning and changes of the ecosystem are also significantly stimulated by birds.

In the course of the succession studied most of the structural and functional indices of the bird communities increase markedly, for instance *S*, *N*, *H'*, *A*, *P*. The changes do not constitute a monotonic process but a bimodal one (fig. 3—5 and 7) with a maximum falling on the later stages (e.g. *S*, *P* — pheasant *Phasianus colchicus* excluded) and/or on the thicket stages (e.g. *N*, *H'*, *A*, *P*, and *B* — pheasant included). The peak of the thicket avifauna occurs in a period of the habitat reconstruction from the shrubs into the typical forest formation with a three layer vegetation. The transition between these formations is marked by the influence of the „time ecotone” effect on bird communities (Głowaciński 1975a, Głowaciński, Weiner 1977). Some parameters such as *B*, *B_{ind}*, *P* and *P/A* are dependent on the fact of including or excluding the pheasant from the calculations. The pheasant has been artificially introduced into the local fauna for many years (replacing black grouse *Lyrurus tetrix* and hazel hen *Tetrastes bonasia* vanished), and has spontaneously taken part in the process of succession. This species significantly increases biomass, production ecological efficiency of entire communities and also average bird body weight in these communities (fig. 5—8).

The indices of species diversity and biomass evenness, assimilation and production (H_B , H'_A , H_P , J_B , J'_A , J'_P) as well as the remaining parameters of the energy balance, increase in the first 20 years of the succession and then stabilize at a level close to maximum (fig. 9). On the other hand, the structure of numerical dominance in birds stays at an equally high level in the course of the whole series of communities ($J'_N = 0.8—0.9$).

The turnover rate (*TR*) of the bird communities is higher in the first few years of succession, then sharply decreases to a minimum in the mature stages (tab. II, fig. 10). In the climax stage it constitutes only 1—3% of *TR*, attained in the initial stages (tab. II), and no more than 10% when coniferous forests of Southern Poland (Głowaciński 1979) and Finland are included. The start of succession is more rapid in the wet and fertile deciduous forest in the Vistula valley than e.g. in Scandinavian forests, which develop under more severe habitat conditions (Głowaciński, Järvinen 1975).

These stability of the breeding avifauna was determined (as constancy and resistance) for 5 phases (F'A-E) of the succession series studied (Głowaciński, in press). The variability (the reverse of stability) of density (*N*) and the species diversity (H'_N) of the bird communities were mainly analysed. The total variability (direction variability of succession + random variability) and the random variability, independent of changes resulting from the succession trend were estimated separately. In the first 15 years of succession the directed variability of the parameters investigated prevailed. In the later stages random variability is of decisive significance (fig. 11). The evaluation of both total and random variability (fig. 12 and 13) shows that the stability of the bird communities increases in general, with the development of the secondary succession, yet it need not be the lowest in the initial phase (F'A) and the highest in the climax phase (F'E). These results are consistent with the Odum general model of succession (Odum 1969).

The fairly arbitrary separation of *K*- and *r*-selective strategists (fig. 14), the evaluation of specialization intensity, (tab. II), and the separation of the ecological groups according to the food consumed, feeding and nesting habits (fig. 15—17) bear witness to: (1) an increasing speciali-

zation of species towards the climax stages (tab. IV), (2) the increasing number of ecological niches, and suggests an increase in the intraspecific competition together with the development of the communities.

It may be assumed that in the later stages of forest succession the sedentary (wintering) species are of the greater significance than the migratory ones. The settled way of life of birds should be favoured by natural selection, especially, in older forest, abundant in holes, which facilitate overwintering to birds. This hypothesis seems to be supported by the investigations of Burgundy forests (Ferry, Frochot 1970). But the material from the Niepolomice Forest do not lead to such a univocal conclusion (tab. V).

Some correlations between the parameters of the bird communities studied have been demonstrated (fig. 18a—l). The structural and functional indices are in general positively correlated with each other. The derivative (secondary) indices show a reverse relation to these characteristics (fig. 19).

The successional series studied represents a homogeneous forest of a moderate habitat regime. The comparison, with regard to energy flow, of these series with the autogenic series of a pine forest (Głowaciński, Weiner, 1980) was illustrated in the diagram (fig. 20) as well as its connection with the allogenic series for the Niepolomice Forest.

The ideas of the Margalef (1968) and Odum (1969, tab. VI) model of succession are only partly supported by the successional trends in the bird communities studied. It does not prove, however, that these theoretical assumptions are false, but rather shows to what extent they are valid with regard to birds, which form only a part of biocenosis.

II 334 / 62

Cena zł 28,—



ISBN 83-01-03292-8
ISSN 0081-6760