

Jerzy Romanowski

Centrum Badań Ekologicznych PAN

Dziekanów Leśny

05-092 Łomianki

e-mail: romanowski@cbe-pan.pl

**Korytarze i łączność siedlisk
w ekologii i ochronie przyrody**
Corridors and habitat connectivity
in the ecology and nature
conservation**1. Wstęp**

Niesłabnące zainteresowanie korytarzami ekologicznymi i łącznością siedlisk związane jest z problemem fragmentacji środowisk i powstawania barier – a więc zwiększania się izolacji, jaka towarzyszy rozwojowi cywilizacyjnemu i wpływa na populacje zwierząt i roślin. Koncepcje korytarzy i łączności mają w ekologii kilkudziesięcioletnią historię sięgającą lat 60. XX wieku, a same pojęcia wiele znaczeń. Celem niniejszego przeglądu jest ukazanie związku tych dwóch pojęć z głównymi teoriami ekologicznymi i ich przydatności w praktyce ochrony przyrody.

2. Ekologiczny przewodnik

W najprostszym ujęciu korytarzem nazywamy wyodrębniony pas przestrzeni łączący podobne środowiska lub obszary o zbliżonej charakterystyce. W pojęciu korytarza słychać wyraźnie brzmienie koncepcji niszy ekologicznej i wybiórczości środowiskowej (Lack 1933): gatunek zdolny jest żyć w określonych warunkach środowiskowych, a korytarze łączą płaty dogodnych środowisk, które służą zaspokajaniu potrzeb rośliny lub zwierzęcia. Stosowanych jest wiele różnych definicji korytarza (ekologicznego, siedliskowego, migracyjnego). W polskiej ekologii krajobrazu przyjęta jest definicja, że korytarzem jest „... liniowy element struktury biotycznej i abiotycznej w heterogenicznej przestrzeni, przez który odbywa się przepływ materii przez fizjocenozę (rozprzestrzenianie się materii nieożywionej, zwierząt, nasion roślin itp.)” (Liro i Szacki 1993). Korytarz ekologiczny jest także stosunkowo nowym pojęciem z dziedziny ochrony przyrody w Polsce, zdefiniowanym w ustawie jako „obszar umożliwiający migrację roślin, zwierząt lub grzybów”.

W rozważaniach o korytarzach wygodnie jest przyjąć, że są nimi wszelkie wydłużone, relatywnie wąskie pasy terenu (o szerokości mniejszej od płatów, które łączą),

umożliwiający przemieszczanie się organizmów (Dawson 1994, Lidicker 1999). Generalnie obowiązuje zasada „im szerzej, tym lepiej”, tzn. że szerokie korytarze lepiej spełniają rolę łączników i mogą być wykorzystywane przez większą liczbę gatunków (Bennett 2003). Ta zasada znajduje wiele potwierdzeń w praktyce, także np. w analizie funkcjonowania doliny Wisły jako korytarza dla ssaków (Goszczyński i Romanowski 2000, Romanowski 2007). Jednak badając dyspersję norników północnych w eksperymentalnych krajobrazach, Andreassen i in. (1996) opisali, że optymalne dla tego gatunku były korytarze o szerokości jednego metra, ponieważ węższe nie spełniały swej funkcji, a szersze spowolniały czas pokonywania korytarza na skutek aktywności poznawczej norników. Obecność korytarzy zwiększała prawdopodobieństwo włączania przez norniki więcej niż jednego płatu w obręb arealów osobniczych, przy tym korytarze nie musiały być strukturami ciągłymi: przerwy o długości do 4 metrów nie zmniejszały czasu tranzytu przez 150-metrowy korytarz. Te obserwacje zgodne są z poglądem, że funkcję korytarzy pełnić mogą ciągi płatów (wysp) środowiskowych, rodzaj łańcuchów siedlisk (*stepping stone habitats*). Rozważania o tym szczególnym przypadku korytarzy wywodzą się wprost z biogeografii wysp, w której MacArthur i Wilson (1967) opisali sytuację, gdy nawet niewielkie wyspy (*stepping stones*) mogą istotnie usprawnić dyspersję osobników pomiędzy lądem a docelową wyspą.

Korytarze funkcjonują w różnej skali przestrzennej: arealu osobniczego, ekosystemu i krajobrazu, zapewniając połączenia pomiędzy płatami środowisk w obrębie arealów osobników, populacji i sieci populacji (metapopulacji). Najczęściej przytaczanymi przykładami korytarzy są pasy zadrzewień śródpolnych, połączenia kompleksów leśnych i doliny rzeczne. Najmniejsze korytarze mogą się zmieścić na pojedynczym kamieniu – jak eksperymentalnie stworzone układy połączeń pomiędzy płatami mchu w eksperymencie Gilberta i in. (1998) cytowanym w podręcznikach. Na przeciwnym krańcu skali leżą korytarze będące częścią kontynentów, np. korytarze wędrowek ptaków wzdłuż dolin rzecznych lub projektowane korytarze dla słońi (Rouget i in. 2006). Warto jednak pamiętać, że korytarz nie musi mieć struktury odmiennej od otaczającego terenu, może nim być np. ślad zapachu wzdłuż którego podążają gryzonie (Liro i Szacki 1987).

W rozważaniach o korytarzach ekologicznych spotkać można wiele różnych prób ich klasyfikacji. Najprostsza klasyfikacja wyróżnia korytarze liniowe i pasowe. Kryterium podziału dotyczy tu nie tyle fizycznej szerokości, co struktury. Korytarz liniowy jest na tyle wąski, że nie posiada wyróżnionego wnętrza i przejawiają się w nim głównie zjawiska ekotonowe, np. efekty krawędzi (*edge effect*), do znaczenia których jeszcze wróć. Natomiast korytarz pasowy zawiera środowisko homologiczne z płatami, które łączy. Warto zauważyć, że chociaż koncepcja korytarza mówi

o łączeniu sąsiednich płatów, to jednak zakłada, że to połączenie nie jest w pełni realizowane – tzn. korytarz nie przekształca dwóch mniejszych płatów w jeden duży (Dawson 1994). Korytarze podzielić można także na naturalne (np. doliny rzeczne) i antropogeniczne (nasypy kolejowe), izolowane (funkcjonujące tylko pomiędzy dwoma płatami środowiska) i połączone węzłami w sieci korytarzy. Spotyka się także pojęcie korytarza wielofunkcyjnego, tzn. umożliwiającego przemieszczanie się wielu gatunków roślin i zwierząt. Plany tworzenia, a właściwie odtwarzania takich korytarzy, koncentrują się na wymaganiach dużych ssaków drapieżnych, traktowanych jako tzw. gatunki parasole (*umbrella species*), zgodnie z zasadą, że siedliska dogodne dla dużych drapieżników zapewniają przetrwanie wielu innym gatunkom, m.in. ofiar i mniejszych drapieżników.

Zjawiska na skraju różnych środowisk, czyli w ekotonie, były przez lata tematem olbrzymiego zainteresowania ekologii, także naszej krajowej (np. Falińska 1979). Warto zauważyć, że wpływ krawędzi ma duże znaczenie dla funkcjonowania korytarzy ekologicznych, szczególnie tych liniowych. Obecność ekotonów może być uważana za pozytywną cechę krajobrazu, zwiększającą produktywność i różnorodność biologiczną, jednak w ostatnich latach coraz wyraźniej dostrzega się ich negatywny wpływ, szczególnie na gatunki wnętrza płatów (np. lasu), a ogólniej – gatunki unikające krawędzi (Yahner 1988). Gatunki te przypuszczalnie w niewielkim stopniu mogą korzystać z korytarzy liniowych i łańcuchów siedlisk, w odróżnieniu od gatunków penetrujących otaczające nieprzyjazne (wrogie) środowisko (*unsuitable, inhospitable habitat, matrix*), które łatwiej odnajdują i wykorzystują korytarze. Preferencje wobec wnętrza lub krawędzi płatów środowisk mogą zmieniać się u zwierząt z wiekiem, dojrzałością płciową i porą roku, co może dodatkowo wpływać na przejawianie się efektu krawędzi, a zatem także funkcjonowanie korytarzy (Lidicker 1999). Na dodatek intensywna penetracja skrajów środowisk przez drapieżniki (Goszczyński 1985) i wyższa śmiertelność, np. gniazdowa na krawędzi w porównaniu z wnętrzem (Wilcove i in. 1986) może prowadzić do zmniejszenia efektywności korytarzy. W tym kontekście ciekawa jest uwaga Daily i Ehrlicha (1996), że zwierzęta aktywne w nocy mogą penetrować nieprzyjazną przestrzeń z większą łatwością niż gatunki dzienne, co może oznaczać, że są mniej narażone na efekty fragmentacji środowisk oraz że mają większe szanse korzystania z korytarzy.

W tradycyjnym ujęciu korytarze służą organizmom do przemieszczania się pomiędzy płatami: źródłowym i docelowym. Nowsza hipoteza (*drift fence hypothesis*), którą można by określić jako hipotezę naprowadzania, zakłada, że zwierzęta wędrujące przez nieprzyjazne środowisko napotykać korytarze, które kierują je do docelowych płatów siedliska (Taylor 1987, Anderson i Danielson 1997). W tym ujęciu korytarze nie muszą łączyć płatów środowiska, aby umożliwiać ich koloni-

zając. Badania Frieda i in. (2005) nad dyspersją much domowych w eksperymentalnie ukształtowanej mozaice otwartych i zadrzewionych środowisk (z uwzględnieniem kontroli efektu dodatkowej powierzchni korytarzy) pokazały, że wypuszczone w źródłowym płacie muchy były częściej odławiane w połączonych za pomocą korytarza płatach, co potwierdza tradycyjną hipotezę o działaniu korytarzy jako łącznika pomiędzy płatami. Eksperyment potwierdził także hipotezę naprowadzania: muchy były częściej odławiane w płacie ze ślepym korytarzem, w porównaniu do płata o identycznej powierzchni bez korytarza. Badania pokazały ponadto znaczenie „kontrastu” krawędzi dla dyspersji much, które rzadziej przekraczały zadrzewione krawędzie i częściej poruszały się wzdłuż nich, w porównaniu do krawędzi o rzadszej roślinności (Fried i in. 2005).

3. Razem czy osobno?

Pojęcie łączności (*connectivity*), będącej przeciwieństwem izolacji lub fragmentacji, używane jest w ekologii w wielu znaczeniach i kontekstach. Obok szeroko rozumianej koncepcji łączności ekologicznej (*ecological connectivity*, *ecoconnectivity*, Amoros i Roux 1988) mówi się często o łączności krajobrazu (*landscape connectivity*), a nawet metakrajobrazu (*metalandscapes connectivity*, With i in. 2006). Pojęcie łączności z łatwością można odnieść do środowisk wodnych, np. rzek, mówiąc o łączności hydrologicznej (*hydrological connectivity*). Najczęściej stosuje się je w odniesieniu do płatów siedlisk, aby określić stopień ich powiązania. W pracach dotyczących metapopulacji obok łączności często używane jest także bliskoznaczne pojęcie przenikalności (*permeability*), które określa teoretyczną miarę możliwości przemieszczania się osobników przez nieprzyjazne środowisko. W klasycznych modelach metapopulacyjnych łączność, a ściślej prawdopodobieństwo dyspersji pomiędzy dwoma płatami zależy wyłącznie od odległości pomiędzy płatami (Hanski 1999). Odległość pozostaje najczęściej stosowaną miarą łączności, przy tym wyrażana może być jako najkrótsza odległość pomiędzy płatami lub jako odległość najmniejszych nakładów (*minimum cost distance*), uwzględniająca zdolność organizmów do przemieszczania się w różnych środowiskach (Stevens i in. 2004). Innymi miarami są liczba połączeń (wyższa liczba połączeń podobnych jednostek krajobrazu jako wskaźnik lepszej łączności) i długość (ciągłość) środowisk. Analiza strukturalnej łączności krajobrazu została rozwinięta w teorii grafów, będącej ilościowym opisem liczby połączeń i powierzchni płatów w krajobrazie, w ramach którego stworzono wiele wskaźników łączności (Pascual-Hortal i Saura 2006), a także w wielu innych pracach z dziedziny ekologii krajobrazu, np. uwzględniających dane dostępne w środowisku GIS (Marulli i Mallarach 2005). Przykładem miary łączności, zintegrowanej w jeden

wskaźnik z pojemnością płatów (*carrying capacity*) jest wskaźnik spójności krajobrazu (*landscape cohesion*), zaproponowany przez Opdama i in. (2003) i stosowany w modelach siedliskowych służących do analizy scenariuszy zmian krajobrazów (Jongman 2007). Z punktu widzenia genetyki populacyjnej łączność polega na integracji populacji w jednostkę demograficzną (Merriam 1984), a jej miarą może być przepływ genów, który analizowany w skali krajobrazu nasuwa potrzebę krytycznej oceny danych o efektywności istniejących korytarzy (Horskins i in. 2006).

Od początku rozważań nad łącznością dostrzegano, że stanowi ona wypadkową struktury krajobrazu i różnych zdolności organizmów do dyspersji (Merriam 1984). W obecnym postrzeganiu tego problemu zarysowują się dwa podejścia: strukturalne, w którym łączność określana jest całkowicie na podstawie struktury krajobrazu (ciągłości elementów i obecności barier), oraz funkcjonalne, w którym zdolność zwierząt do przemieszczania się w różnych środowiskach oraz ich reakcje na obecność krawędzi i barier są analizowane równoległe ze strukturą krajobrazu (Tischendorf i Fahrig 2000). Różne reakcje zwierząt na elementy krajobrazu mają wpływ na kierunek i szybkość ich przemieszczeń i w konsekwencji na dynamikę populacji (Wiens i in. 1993). Liczne badania uwzględniające behavior zwierząt mierzą dyspersję (np. jej szybkość, czas trwania, czas poszukiwania, udział migrantów w populacji itp.) jako wskaźnik łączności. Funkcjonalne podejście badaczy nie tylko dostarcza danych służących do uszczegółowienia modeli dyspersji i dynamiki populacji (Grimm 1999), ale także rzuca nowe światło na tradycyjne rozumienie funkcjonowania łączności i korytarzy. Badania nad dyspersją rysy iberyjskich *Lynx pardinus* udokumentowały asymetryczną łączność pomiędzy płatami ich środowisk, której efektem jest przewaga migrantów docierających do populacji zasiedlającej południe, w porównaniu do liczby migrantów docierających do północnej populacji (Ferrerias 2001). Innym ciekawym przykładem funkcjonalnego podejścia do łączności jest analiza wpływu topografii na łączność i „wirtualne korytarze” w krajobrazie, dokonana dzięki modelowaniu specyficznego behavioru motyli, jakim są ich loty godowe (Pe'er i in. 2006). Jednak generalnie strukturalne i funkcjonalne podejścia do pojęcia łączności pozostają rozdzielone nie tylko na skutek wykorzystania różnych miar łączności, których przegląd został dokonany np. przy okazji krótkiej dyskusji na łamach czasopisma „Oikos” (Tischendorf i Fahrig 2000, Moilanen i Hanski 2001), ale przede wszystkim z powodu różnic w ujmowaniu zależności pomiędzy łącznością i procesami ekologicznymi. Prace badające złożone interakcje pomiędzy środowiskiem a przemieszczaniem się zwierząt traktują łączność jako zmienną zależną od tych czynników. Natomiast większość prac analizujących strukturalną naturę łączności traktuje ją jako zmienną niezależną, która może wpływać na rozmieszczenie i trwałość populacji (Goodwin 2003).

4. Teoria a praktyka

Efektom postępującej fragmentacji środowisk jest zmniejszenie się łączności krajobrazu i ograniczenie możliwości przemieszczania się osobników pomiędzy płatami siedlisk oraz istnienie wielu płatów siedlisk zbyt małych do utrzymania trwałych (zdolnych do przeżycia, *viable*) populacji (Thomas i Hanski 1997, Fahrig 2003). Częstość rozwiązaniem proponowanym w celu likwidowania efektów fragmentacji środowisk jest ochrona i odtwarzanie korytarzy dla zwiększenia łączności siedlisk, poprawy trwałości wybranych populacji (zwykle gatunków parasoli) i ochrony różnorodności biologicznej (Simberloff 1988). Jednak skuteczność korytarzy w tych działaniach na rzecz ochrony przyrody jest poddawana wielu krytycznym uwagom (np. Dawson 1994). Zwolennicy korytarzy argumentują, że umożliwiają one przemieszczanie się osobników, a więc przepływ genów pomiędzy płatami siedlisk, które w innym przypadku byłyby izolowane, a w efekcie – zmniejszają ryzyko wyginięcia lokalnych populacji. Sceptycy kwestionują obserwacje o roli korytarzy w dyspersji i zwiększaniu liczebności populacji, wskazując na potrzebę odróżnienia efektu dodatkowej powierzchni siedliska zawartej w korytarzu od samego efektu poprawy łączności (Dawson 1994). Öckinger i Smith (2008) badając dyspersję trzech gatunków motyli pomiędzy pastwiskami nie wykryli pozytywnego wpływu trawiastych korytarzy. Prawdopodobieństwo dyspersji było – zgodnie z teorią metapopulacji – uzależnione od powierzchni, jakości i zagęszczenia populacji w źródłowych i docelowych płatach. Dokonany przez autorów przegląd literatury objął 16 innych prac o wpływie korytarzy na dyspersję owadów. Wszystkie prace, dotyczące otwartych korytarzy otoczonych przez las, udokumentowały pozytywny wpływ korytarzy, podczas gdy taki efekt zanotowano tylko w dwóch z sześciu badań nad trawiastymi korytarzami otoczonymi przez inne otwarte środowiska (Öckinger i Smith 2008).

Praktyka ochrony przyrody zaleca zachowanie i odtwarzanie korytarzy, szczególnie pomiędzy kompleksami leśnymi, w celu poprawy łączności i ułatwienia przemieszczania się zwierząt w krajobrazie. Okazuje się, że często brak jest wystarczających danych empirycznych potwierdzających skuteczne funkcjonowanie takich korytarzy, np. jako sposobu zwiększenia trwałości populacji leśnych gatunków zwierząt. Davies i Pullin (2007) dokonali systematycznego przeglądu opublikowanych prac poświęconych pasom zadrzewień, poszukując dowodów na to, że efektem istnienia tych korytarzy jest zmiana zagęszczenia gatunków lub zmiana bogactwa gatunkowego zespołów. Większość z omówionych prac dotyczyła gryzoni, których obecność i liczebność była na ogół pozytywnie związana z zagęszczeniem pasów zadrzewień w krajobrazie i liczbą połączeń korytarzy z badanym zadrzewieniem. Przemieszczanie się osobników w pasach zadrzewień było pozytywnie zależ-

ne od bogactwa szaty roślinnej, a obecność pasów zadrzewień zwiększała wskaźnik dyspersji osobników pomiędzy lasami. Podobnych obserwacji dostarczyły badania nad ptakami i chrząszczami biegaczowatymi, wskazując, że pasy zadrzewień służą do przemieszczania się niektórych gatunków i mają wpływ na liczebność lokalnych populacji. Pomimo że przegląd prac potwierdza funkcjonalne znaczenie korytarzy dla przemieszczania się osobników pomiędzy płatami środowisk i liczebności lokalnych populacji, to niestety nie dostarcza przekonujących dowodów na pozytywne lub negatywne oddziaływanie korytarzy na trwałość populacji w dłuższej skali czasu (Davies i Pullin 2007).

Krytycy korytarzy wskazują też na potencjalne negatywne efekty ich funkcjonowania: zwiększanie śmiertelności, działanie jako ujście (*population sink*), sprzyjanie synchronizacji dynamiki liczebności lokalnych populacji, zwiększające prawdopodobieństwo wyginięcia w wyniku katastrofy, a także ułatwienie rozprzestrzeniania się chorób, pasożytów i drapieżników (Simberloff i Cox 1987, Henein i Merriam 1990, Forman 1991). Ilustracją tej tezy może być przykład doliny Wisły, która dzięki dobrej łączności środowisk nadwodnych i leśnych stanowi ważny korytarz ekologiczny dla ssaków, umożliwiający dyspersję gatunkom o różnych wymaganiach, takich jak łódź, ryś, nornica ruda i wydra, a także obcej (inwazyjnej) norce amerykańskiej (Romanowski 2007), której drapieżnictwo zagraża gnieźdzącym się mewom i rybitwom (Bukaciński i Bukacińska 2001).

Teoria korytarzy ekologicznych koncentruje się na ich funkcji ułatwiania dyspersji, wpływie na dynamikę powiązanych populacji lokalnych (metapopulacji) i podtrzymywaniu różnorodności genetycznej (Dawson 1994, Horskins i in. 2006). Z satysfakcją można odnotować trwałe miejsce, jakie w bogatym piśmiennictwie na ten temat zajęły prace polskich badaczy (Liro i Szacki 1987, Szacki i Liro 1991, Kozakiewicz 1993 i inne). Dzisiejsze podejście do ochrony gatunków i ich siedlisk oraz aktywne działania na rzecz zachowania (a w rozwiniętych krajach – odtworzenia) łączności w krajobrazach łączą w sobie dwie dziedziny, które rozwijały się równolegle: ekologię krajobrazu i teorię metapopulacji. Obydwie teorie dotyczą umiejscowienia populacji w przestrzeni, jednak podczas gdy ekologia krajobrazu zajmuje się złożonością rzeczywistych krajobrazów, w różnym stopniu przekształconych przez człowieka, to teoria metapopulacji analizuje płyty siedlisk rozmieszczone w różnej odległości w jednolitej przestrzeni (*matrix*) (określanej dosadnie jako *non-habitat*, Groombridge 1992). Pojęcia korytarza i bariery są częścią ekologii krajobrazu, podczas gdy dla metapopulacji korytarze mogą nie istnieć – za to łączność jest warunkiem istnienia metapopulacji. Rozwój technologii, m.in. narzędzi GIS, ułatwia łączenie tych dwóch podejść i uwzględnienie wpływu takich elementów krajobrazu, jak korytarze i bariery, na przemieszczanie się osobników w przestrzeni

w modelach metapopulacyjnych, analizujących trwałość populacji (w tzw. modelach PVA, od *population viability analysis*) i innych modelach wspomagających podejmowanie decyzji planistycznych (Akçakaya 2001). Przykładem takiego podejścia jest projektowanie przy użyciu modelu siedliskowego sieci korytarzy, które mogą odtworzyć łączność lokalnych populacji jelenia (jako gatunku parasola) i innych gatunków o zbliżonych wymaganiach w Europie Zachodniej (Groot Bruinderink i in. 2003). Już wcześniej pojęcia łączności i korytarza legły u podstaw koncepcji ochrony najcenniejszych obszarów przyrodniczych i połączeń pomiędzy nimi w całej Europie, czego fragmentem było zaprojektowanie polskiej sieci ECONET (Liro i in. 1995). Wiele inspirujących przykładów planowania i tworzenia korytarzy znaleźć można w poświęconej tej tematyce książce (Hilty i in. 2006), recenzowanej także na łamach „Wiadomości Ekologicznych” (Bujalska 2006).

Z punktu widzenia potrzeby ochrony cennych przyrodniczo korytarzy leśnych i dolin rzecznych, czysto akademicka wydaje się dyskusja, czy większe bogactwo gatunkowe i wyższe zagęszczenia populacji rzadkich ptaków, ssaków, płazów i bezkręgowców są efektem wspólnej powierzchni płatów siedlisk i łączących je korytarzy, czy spójności płatów i liczby połączeń korytarzowych. Koncepcje korytarzy ekologicznych i barier stanowią w rękach przyrodników, ekologów krajobrazu i planistów skuteczne narzędzie służące ochronie przyrody, szczególnie w skali krajobrazu, dostarczając wiele praktycznych rozwiązań ograniczania negatywnego wpływu barier (np. Jędrzejewski i in. 2004). Koncepcja metapopulacji stała się jednym z najważniejszych paradygmatów ochrony przyrody, np. stanowiąc podstawę wielu modeli ocen ryzyka wyginięcia lokalnych populacji i ich sieci. Dwa pojęcia: korytarza i łączności, choć związane z różnymi dziedzinami ekologii, uzupełniają się w opisie rzeczywistych krajobrazów. Od niedawna na korytarze i łączność patrzy się dodatkowo w kontekście globalnego ocieplenia klimatu – w nadziei, że wspomagając dyspersję organizmów, umożliwią zmiany ich zasięgów i złagodzą negatywne skutki zmian klimatycznych.

5. Piśmiennictwo

- Akçakaya H.R. 2001 – Linking population-level risk assessment with landscape and habitat models – *Sci. Total Environ.* 274: 283–291.
- Amoros C., Roux A.L. 1988 – Interactions between water bodies with the floodplain (W: *Connectivity in landscape ecology*. Red. K.F. Schreiber) – *Muenstersche Geographische Arbeiten*, Muenster 29: 125–130.
- Anderson G.S., Danielson B.J. 1997 – The effects of landscape composition and physiognomy on metapopulation size: the role of corridors – *Landscape Ecol.* 12: 261–271.

- Andreassen G.S., Halle S., Ims R.A. 1996 – Optimal width of movement corridors for root voles: not too narrow and not too wide – *J. Appl. Ecol.* 33: 63–70.
- Bennett A.F. 2003 – Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation – World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom.
- Bujalska G. 2006 – [Recenzja] Hilty J.A., Lidicker W.Z.Jr., Merenlender A.M. 2006 – Corridor ecology. The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation – *Wiad. Ekol.* 52: 177–179.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 2001 – Zagrożenia ptaków gniazdujących na Wiśle środkowej (W: *Strategia ochrony fauny na Nizinie Mazowieckiej*. Red. H. Kot, A. Dombrowski) – MTOF, Siedlce, 117–126.
- Daily G.C., Ehrlich P.R. 1996 – Nocturnality and species survival – *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 93: 11709–11712.
- Davies Z.G., Pullin A.S. 2007 – Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach – *Landscape Ecol.* 22: 333–351.
- Dawson D. 1994 – Are habitat corridors conduits for animals and plants in a fragmented landscape? A review of the scientific evidence – *Engl. Nat. Res. Rep.* 94: 1–88.
- Fahrig L. 2003 – Effects of habitat fragmentation on biodiversity – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34: 487–515.
- Falińska K. 1979 – Populacje roślin w ekotonie – *Wiad. Ekol.* 25: 3–21.
- Ferreras P. 2001 – Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian lynx – *Biol. Conserv.* 100: 125–136.
- Forman R.T.T. 1991 – Landscape corridors: from theoretical foundations to public policy (W: *Nature Conservation 2: the role of habitat corridors*. Red. D.A. Saunders, R.J. Hobbs) – Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, Australia, 71–84.
- Fried J.H., Levey D.J., Hogsette J.A. 2005 – Habitat corridors function as both drift fences and movement conduits for dispersing flies – *Oecologia*, 143: 645–651.
- Gilbert F., Gonzales A., Evans-Freke I. 1998 – Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem – *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 577–582.
- Goodwin B.J. 2003 – Is landscape connectivity a dependent or independent variable? – *Landscape Ecol.* 18: 687–699.
- Goszczyński J. 1985 – Wpływ strukturalnego zróżnicowania krajobrazu ekologicznego na przebieg interakcji drapieżnik-ofiara – Wydawnictwo SGGW-AR, Warszawa.
- Goszczyński J., Romanowski J. 2000 – Ssaki międzywzła Środkowej Wisły – *Dokumentacja Geograficzna*, 19: 107–117.
- Grimm V. 1999 – Ten years of individual-based modeling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? – *Ecol. Modell.* 115: 129–148.
- Groombridge B. 1992 – Global biodiversity: status of the Earth's living resources – Chapman and Hall, London.

- Groot Bruinderink G.W.T.A., Van der Sluis T., Lammertsma D.R., Opdam P. 2003 – The design of a tentative, coherent ecological network for large mammals in Northwest Europe – *Conserv. Biol.* 17: 549–557.
- Hanski I. 1999 – *Metapopulation ecology* – Oxford University Press, Oxford.
- Henein K.M., Merriam G. 1990 – The elements of connectivity where corridor quality is variable – *Landscape Ecol.* 4: 157–170.
- Hilty J.A., Lidicker W.Z.Jr., Merenlender A.M. 2006 – *Corridor ecology. The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation* – Island Press, Washington, Covello, London.
- Horskins K., Mather P.B., Wilson J.C. 2006 – Corridors and connectivity: when use and function do not equate – *Landscape Ecol.* 21: 641–655.
- Jędrzejewski W., Nowak S., Kurek R., Mysłajek R.W., Stachura K. 2004 – *Zwierzęta a drogi. Metody ograniczenia negatywnego wpływu dróg na populacje dzikich zwierząt* – Zakład Badania Ssaków PAN, Białowieża.
- Jongman R.H.G. 2007 – *Ecological networks, from concept to implementation (W: Landscape ecological applications in man-influenced areas. Linking man and nature systems. Red. S.-K. Hong, N. Nakagoshi, B.J. Fu, Y. Morimoto)* – Springer, Dordrecht, 57–69.
- Kozakiewicz M. 1993 – Habitat isolation and ecological barriers – the effect on small mammal populations and communities – *Acta Theriol.* 38: 1–30.
- Lack D. 1933 – Habitat selection in birds with special reference to the effects of afforestation on the Breckland avifauna – *J. Anim. Ecol.* 2: 239–262.
- Lidicker W.Z., Jr. 1999 – Responses of mammals to habitat edges: an overview – *Landscape Ecol.* 14: 333–343.
- Liro A., Głowacka I., Jakubowski W., Kaftan J., Matuszkiewicz A.J., Szacki J. 1995 – *Koncepcja krajowej sieci ekologicznej ECONET-Polska* – Fundacja IUCN Poland, Warszawa.
- Liro A., Szacki J. 1987 – Movements of field mice *Apodemus agrarius* (Pallas) in a suburban mosaic of habitats – *Oecologia*, 74: 438–440.
- Liro A., Szacki J. 1993 – *Korytarz ekologiczny: przegląd problematyki* – *Człowiek i Środowisko*, 17: 299–312.
- MacArthur R.A., Wilson E. 1967 – *The theory of island biogeography* – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Marulli J., Mallarach J.M. 2005 – A GIS methodology for assessing ecological connectivity: application to the Barcelona Metropolitan Area – *Landscape Urban Plann.* 71: 243–262.
- Merriam G. 1984 – *Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern (W: Proceedings of the First International Seminar on Methodology in Landscape Ecological Research and Planning. Vol. I. Red. J. Brandt, P. Agger)* – Roskilde Universitetsforlag GeuRuc, Roskilde, Denmark, 5–15.

- Moilanen A., Hanski I. 2001 – On the use of connectivity measures in spatial ecology – *Oikos*, 95: 147–151.
- Öckinger E., Smith H.G. 2008 – Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects? – *Landscape Ecol.* 23: 27–40.
- Opdam P., Verboom J., Pouwels R. 2003 – Landscape cohesion: an index for the conservation potential of landscapes for biodiversity – *Landscape Ecol.* 18: 113–126.
- Pascual-Hortal L., Saura S. 2006 – Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation – *Landscape Ecol.* 21: 959–967.
- Pe'er G., Heinz S.K., Frank K. 2006 – Connectivity in heterogeneous landscapes: analyzing the effect of topography – *Landscape Ecol.* 21: 47–61.
- Romanowski J. 2007 – Vistula River Valley as the ecological corridor for mammals – *Pol. J. Ecol.* 55: 805–819.
- Rouget M., Cowling R.M., Lombard A.T., Knight A.T., Kerley G.I.H. 2006 – Designing large-scale conservation corridors for pattern and process – *Conserv. Biol.* 20: 549–561.
- Simberloff D. 1988 – The contribution of populations and community biology to conservation science – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 473–511.
- Simberloff D., Cox J. 1987 – Consequences and costs of conservation corridors – *Conserv. Biol.* 1: 63–71.
- Stevens V.M., Polus E., Wesselingh R.A., Schtickzelle N., Baguette M. 2004 – Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the Natterjack toad (*Bufo calamita*) – *Landscape Ecol.* 19: 829–842.
- Szacki J., Liro A. 1991 – Movements of small mammals in the heterogeneous landscape – *Landscape Ecol.* 5: 219–224.
- Taylor R.J. 1987 – The geometry of colonization: 2. Peninsulas – *Oikos*, 48: 232–237.
- Thomas C.D., Hanski I. 1997 – Butterfly metapopulations (W: *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. Red. I. Hanski, M.E. Gilpin) – Academic Press, London, 359–386.
- Tischendorf L., Fahrig L. 2000 – On the usage and measurement of landscape connectivity – *Oikos*, 90: 7–19.
- Yahner R.H. 1988 – Changes in wildlife communities near edges – *Conserv. Biol.* 2: 333–339.
- Wiens J.A., Stenseth N.C., Van Horne B., Ims R.A. 1993 – Ecological mechanisms and landscape ecology – *Oikos*, 66: 369–380.
- Wilcove D.S., McLellan C.H., Dobson A.P. 1986 – Habitat fragmentation in the temperate zone (W: *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*. Red. M.E. Soule) – Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 237–256.
- With K.A., Schrott G.R., King A.W. 2006 – The implications of metalandscape connectivity for population viability in migratory songbirds – *Landscape Ecol.* 21: 157–167.

6. Summary

I reviewed the concepts of corridor and habitat connectivity in ecology and their application in the nature conservation. Both concepts have long history and multiple meanings (e.g. corridor: ecological, habitat or dispersion; connectivity: ecological, landscape, hydrological etc). The theory of corridor is strongly linked to landscape ecology, while connectivity or permeability – to metapopulation analysis. While functional effectiveness of corridors is often criticized, they are widely used to mitigate negative effects of habitat fragmentation on dispersion of organisms and biodiversity. The connectivity is being viewed structurally or functionally and is incorporated in population risk assessment, commonly used to evaluate management options for species and habitats.

(wpłynął: 3 kwietnia 2008 r.)