

Zbigniew Dzwonko

Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego

ul. Kopernika 31, 31–501 Kraków

ubdzwonk@cyf-kr.edu.pl

Received: 6.02.2019

Reviewed: 25.05.2019

ZNACZENIE MAŁYCH WYSP SIEDLISKOWYCH DLA OCHRONY BOGACTWA GATUNKOWEGO WE WSPÓŁCZESNYM KRAJOBRAZIE

Importance of small habitat islands for conservation of species richness in modern landscape

Abstract: In the modern landscapes major threats to species diversity are loss and degradation of habitats. In conservation practice much of the attention is focused on extensive ecosystems and larger areas, especially those that harbour large portion of regional biodiversity. However, in many regions, present-day landscapes consist of mostly small isolated patches of different habitats of natural or semi-natural origin, embedded in an intensively managed matrix. Small patches of ancient forests, wetlands, grasslands, and other types of habitats can serve as biodiversity remnants in agricultural or other anthropogenic landscapes that may otherwise support little species richness. It was found that in many cases habitat fragmentation *per se* (fragmentation independent of habitat loss) has positive effects on biodiversity, as groups of small habitat islands harbour more species than single large patches of equivalent area. Thus there is no justification for assigning lower conservation value to small patches; the recognition, inventory and protection of such habitats can be an efficient way to conserve local species diversity.

Key words: habitat fragmentation, nature conservation, SLOSS, species diversity, woodland islands.

Wstęp

Ważną cechą różnych obszarów na Ziemi, we wszystkich regionach geograficznych, jest przestrzenne zróżnicowanie siedlisk. Miejsca, w których panują takie same lub podobne warunki tworzą z reguły mozaikę mniej lub bardziej izolowanych siedlisk, które często są także wyspami dla różnych grup organizmów. Wyspowe zróżnicowanie siedlisk może wynikać z przyczyn naturalnych i antropogenicznych. Przykładami naturalnych wysp siedliskowych na lądzie są różnej wielkości jeziora i starorzecza – w przypadku organizmów wodnych i błotnych, szczytowe partie wysokich gór izolowane głębokimi dolinami – w przypadku gatunków wysokogórskich, wychodnie skalne o innej budowie niż ich otoczenie – w przypadku gatunków naskalnych, jaskinie – w przypadku wyspecjalizowanych zwierząt, czy nawet okazy niektórych roślin i ich grupy żywe lub martwe – w przypadku wyspecjalizowanych owadów i grzybów, a także innych organizmów

(Whittaker, Fernández-Palacios 2007). We współczesnym krajobrazie miejskim, podmiejskim i rolniczym obecne są najczęściej małe wyspy siedliskowe, powstałe w wyniku urbanizacyjnej lub gospodarczej działalności człowieka. Są to izolowane parki, ogrody, sadzawki itp. na obszarach zabudowanych oraz różnej wielkości płaty naturalnej i półnaturalnej roślinności, np. lasów, torfowisk i muraw kserotermicznych w bezpośrednim otoczeniu miast i na terenach użytkowanych rolniczo. Niektóre z wymienionych typów roślinności pokrywały niegdyś znacznie większe obszary lub dominowały w lokalnym krajobrazie (jak lasy), ale z czasem ich powierzchnia została mocno ograniczona i ze zwartej pokrywy lub dużych płatów pozostały jedynie izolowane fragmenty (Poschlod i in. 2005). Małe wyspy siedliskowe różnego pochodzenia, charakterystyczne jeszcze dla krajobrazów kulturowych na wielu obszarach niżowych i podgórskich są często jedynymi na tych terenach miejscami występowania lub ostojami dla wielu grup roślin i zwierząt (Dzwonko 2011; Lindborg i in. 2014; Poschlod, Braun-Reichert 2017). Dopóki one istnieją w mało zdegradowanej postaci jest szansa na zachowanie populacji tych gatunków i utrzymanie lokalnego bogactwa gatunkowego.

Wielkość terenu i bogactwo gatunkowe

Jedną z najwcześniej zauważonych ogólnych prawidłowości dotyczących rozmieszczenia gatunków i ich bogactwa jest zależność liczby gatunków od wielkości powierzchni próby lub badanego obszaru (na większym obszarze znajdziesz więcej gatunków). Uważa się, że jednym z pierwszych badaczy, który zwrócił uwagę na tę zależność był Hewett Cottrell Watson; pisał o niej w 1835 roku w książce: *Uwagi o geograficznym rozmieszczeniu roślin brytyjskich* (Williams 1964). Liczne prace opublikowane w ostatnim półwieczu pokazały, że zależność liczba gatunków–powierzchnia jest statystycznie istotna dla różnych grup gatunków i obszarów, w tym także dla różnych typów wysp siedliskowych. Nie jest w pełni wyjaśnione jakiego typu zależności między liczbą gatunków i wielkością powierzchni należałoby się spodziewać w danej sytuacji. Niektóre porównania sugerują, że opisuje ją zaproponowana przez Arrheniusa w 1921 roku funkcja potęgowa: $S = kA^z$, lub jej postać uzyskana dzięki podwójnej transformacji logarymicznej: $\log S = \log k + z \log A$. Stwierdzono także przydatność modelu zaproponowanego przez Gleasona w 1922 roku: $S = k + z \log A$. W wymienionych wzorach S oznacza liczbę gatunków na powierzchni A , podczas gdy z jest miarą nachylenia prostej lub tempa wzrostu liczby gatunków (lub logarytmu liczby gatunków) z logarytmem powierzchni, a k oznacza punkt przecięcia linii regresji z osią rzędnych.

Wymienia się różne czynniki i procesy, które mogą decydować o zależności między powierzchnią i liczbą gatunków. Najważniejsze z nich uwzględniają dwie, najczęściej wymieniane, ogólne hipotezy tłumaczące wysokie dodatnie ko-

relacje między tymi zmiennymi. Pierwszą jest hipoteza zróżnicowania siedlisk (Williams 1964), według której wraz ze wzrostem powierzchni pojawiają się nowe siedliska z nowymi gatunkami z nimi związanymi, co powoduje wzrost ogólnej liczby gatunków. Druga z nich, hipoteza powierzchni *per se*, podana przez Prestona (1962) i rozwinięta przez MacArthura i Wilsona (1963, 1967) w teorii równowagi w biogeografii wysp zakłada, że liczba gatunków na wyspie o jednolitym siedlisku jest funkcją tempa ich wymierania (ekstynkcji) i tempa kolonizacji (imigracji). Przy czym tempo wymierania gatunków jest odwrotnie proporcjonalne do wielkości ich populacji, która z kolei jest wprost proporcjonalna do wielkości powierzchni wysp, podczas gdy tempo imigracji gatunków zależy tylko od odległości od rezerwuarów potencjalnych kolonizatorów (np. kontynentu lub innych wysp). Rozmiary populacji na małych wyspach nie mogą być duże, co implikuje wysokie prawdopodobieństwo wymierania gatunków, natomiast na dużych wyspach rozmiary populacji mogą być względnie duże, przez co prawdopodobieństwo ich wymierania jest niższe i w efekcie na wyspach tych powinna być w sumie większa liczba gatunków. Według tej teorii liczba gatunków na wyspie jest wynikiem dynamicznej równowagi między ciągle zachodzącymi procesami imigracji i wymierania, i powinna być ostatecznie mniej więcej stała w czasie. Zatem w przypadku grupy wysp, te większe położone w podobnej odległości od źródła imigrantów jak inne, ale mniejsze powinny być od nich bogatsze w gatunki, a wyspy leżące blisko źródła imigrantów powinny mieć więcej gatunków niż te o podobnej wielkości, ale położone dalej.

Znanych jest także kilka innych, później zaproponowanych, modeli i hipotez alternatywnych lub uzupełniających do dwóch wymienionych wyżej, które mogą mieć potencjalnie zastosowanie do szerszej lub węższej grupy gatunków oraz typów wysp (por. Whittaker, Fernández-Palacios 2007). Na przykład hipoteza funkcji zasięgu przyjmuje, że niektóre gatunki mogą występować jedynie na dużych wyspach i obszarach, ponieważ wymagają dużych terytoriów (por. Głowaciński 2017), podczas gdy inne tylko na małych wyspach, gdzie mogą znaleźć schronienie przed konkurentami. Z kolei hipoteza zaburzeń zakłada, że małe wyspy mogą podlegać większym zaburzeniom, które powodują usunięcie niektórych gatunków lub zmianę warunków na mniej korzystne dla części puli obecnych gatunków, lub przeciwnie mogą otwierać miejsca dla inwazji nowych gatunków.

Wielkość obszarów chronionych

Teoria równowagi w biogeografii wysp MacArthura i Wilsona, odznaczająca się prostotą i elegancją przez co łatwo pobudzająca wyobraźnię, wywarła bardzo duży i inspirujący wpływ na rozwój badań nad różnymi typami wysp i na sposób wnioskowania w biogeografii, ekologii zbiorowisk i ochronie przyrody. Ponie-

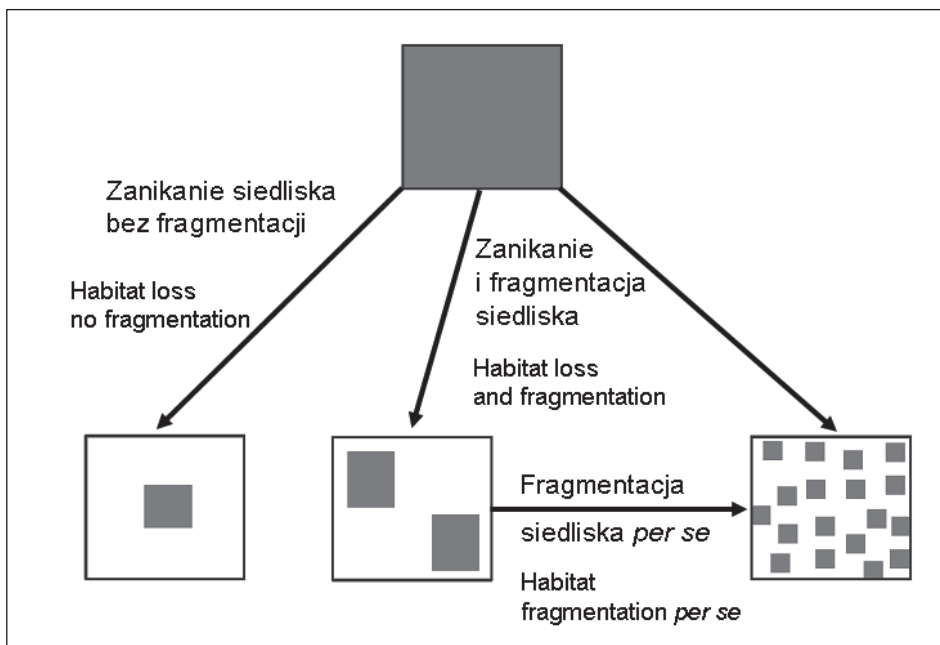
waż przewiduje ona, między innymi, że większe wyspy powinny być bogatsze w gatunki niż małe, często rekomendowaną strategią w ochronie przyrody było dążenie do tego, aby średnia wielkość rezerwatów była jak największa oraz projektowanie raczej jednego dużego obszaru chronionego niż kilku mniejszych o w sumie takiej samej powierzchni (por. Diamond 1975). Jednak już w 1976 roku Simberloff i Abele zwrócili uwagę, że z tej teorii nie wynika jednak żadna jednoznaczna rekomendacja dla ochrony przyrody, gdyż w zależności od gradientu zdolności kolonizacyjnych gatunków z dostępnej puli można utworzyć teorię przewidującą, że kilka małych obszarów będzie zawierało więcej gatunków niż jeden duży o takiej samej powierzchni, lub na odwrót. Wybór strategii przy tworzeniu obszarów chronionych jest zatem problemem empirycznym. Simberloff i Abele (1982) wprowadzili na określenie wymienionego pytania akronim SLOSS (*single large or several small refuges*), stosowany później w literaturze.

W ostatnich 40 latach przeprowadzono sporo obserwacji i szczegółowych analiz w różnej skali przestrzennej i dla różnych grup gatunków i typów wysp siedliskowych w celu stwierdzenia, czy rzeczywiście na kilku mniejszych obszarach może występować więcej gatunków niż na jednym dużym o podobnej powierzchni. Fahrig (2017) na podstawie przeglądu literatury wymienia 60 znanych przypadków dotyczących ptaków, różnych grup owadów, roślin naczyniowych i innych organizmów, dla których stwierdzono taką zależność istotną statystycznie. Wcześniej, Quinn i Harrison (1988) szczegółowo przeanalizowali dane zebrane przez różnych badaczy dla różnych grup gatunków występujących na 30 grupach wysp oceanicznych i siedliskowych wysp lądowych, obejmujących między innymi izolowane szczyty górskie i niektóre rezerwaty i parki narodowe w Australii, Wschodniej Afryce i USA. Autorzy ci stwierdzili, że w większości przypadków bogactwo gatunkowe było większe na kilku wyspach mniejszych niż na jednej dużej. Dotyczyło to w takim samym stopniu wysp oceanicznych jak i izolowanych terenów na lądzie, w tym terenów chronionych. Quinn i Harrison wyciągając z przeprowadzonych analiz wnioski dla ochrony przyrody konkludują, że należy odrzucić ogólną receptę, zgodnie z którą dla ochrony jak największej różnorodności biotycznej wymagane są możliwie jak największe rezerwaty, co nie oznacza jednak aby system ochrony składał się wyłącznie z małych rezerwatów. Według wymienionych autorów należy raczej sądzić, że w większości przypadków połączenie małych i dużych obszarów chronionych może zapewnić większą różnorodność. Wiadomo już, że zmiany w sposobie użytkowania ziemi, rolniczego gospodarowania i eksploatowania lasów, zachodzące w coraz szybszym tempie w ostatnim wieku i spodziewane w przyszłości na wielkich obszarach, których efektem jest unifikacja krajobrazu oraz zanikanie, fragmentacja i degradacja naturalnych i półnaturalnych siedlisk, prowadzą do spadku bogactwa gatunkowego w skali lokalnej i regionalnej (por. Newbold i in. 2015). Spadek bogactwa gatunkowego często idzie w parze z homogenizacją flory i fauny

spowodowaną zanikaniem rzadkich i bardziej wyspecjalizowanych gatunków rodzimych i rozprzestrzenianiem się rodzimych oraz obcych gatunków pospolitych i wszędobylskich, i w efekcie coraz większym podobieństwem biotycznym różnych niegdyś siedlisk i krajobrazów (McKinney, Lockwood 1999; Jongman 2002). Wydaje się zatem, że końcowy wniosek Quinna i Harrison należałoby obecnie uzupełnić o zalecenie objęcia ochroną wszystkich istniejących jeszcze terenów i miejsc cennych przyrodniczo bez względu na ich wielkość.

Współczesne programy ochrony przyrody koncentrują się przede wszystkim na rozległych ekosystemach i obszarach, obejmujących setki i tysiące hektarów, zapewniających siedliska dla możliwie dużej puli gatunków, a często także na cennych przyrodniczo terenach, odznaczających się unikatową florą, fauną lub obecnością populacji rzadkich gatunków, których powierzchnia wynosi od kilku do kilkudziesięciu hektarów. W krajobrazach podmiejskich i rolniczych, szczególnie na terenach niżowych i podgórskich, nierzadko jedynymi lub dominującymi miejscami dającymi schronienie wielu niegdyś częstym gatunkom są wyspowe płaty siedlisk, w wielu przypadkach resztki kiedyś dominujących ekosystemów, o powierzchni od kilkudziesięciu do kilkuset, a czasami nawet do kilku tysięcy metrów kwadratowych. Miejsca takie nie są z reguły uwzględniane w planach ochrony przyrody ani przestrzennego zagospodarowania terenu, mimo że to ich obecność decyduje o lokalnym bogactwie biotycznym.

Typowym przykładem mogą być niewielkie skrawki lasu rozrzucone w krajobrazie rolniczym, które powstały w wyniku fragmentacji i zniszczenia zwartej kiedyś pokrywy leśnej. Ciągłe nie ceni się ich jako lokalnych ostoj fauny i flory leśnej; można sądzić, że ze względu na przekonanie, że nawet jeżeli jest ich wiele to są zbyt małe aby mogło utrzymać się w nich więcej w sumie gatunków niż w pojedynczym większym płacie lasu. Przekonanie to wyprowadza się na ogół z ogólnie przyjętej opinii, że zanikanie siedlisk jest jedną z podstawowych przyczyn spadku bogactwa biotycznego. Ponieważ zanikanie siedlisk zazwyczaj zachodzi wraz z ich fragmentacją, uważa się, że fragmentacja pociąga za sobą zarówno ubytek siedliska, jak i jego rozdzielenie na części i jako taka ma zawsze ogólnie negatywny wpływ na bogactwo gatunkowe. Niektórzy badacze zwracają jednak uwagę, że należy odróżnić dwa niezależne zjawiska. Zanikanie siedliska jest procesem jego niszczenia w czasie, natomiast fragmentacja jest procesem postępującego podziału siedliska na mniejsze, bardziej izolowane fragmenty. Jego efektem mogą być różne przestrzenne wzorce (konfiguracje) płatów siedliska w krajobrazie. Fragmentacja niezależna od zanikania siedliska, określana jako fragmentacja *per se* dotyczy różnicy między przestrzennymi wzorcami płatów siedliska w krajobrazach (McGarigal, Cushman 2002; Fahrig 2003, 2017). Dla siedliska o danej wielkości silniej pofragmentowany wzorec ma więcej małych płatów z dłuższą ogólną jego granicą (Ryc. 1). Istotne jest pytanie czy fragmentacja *per se* ma negatywny wpływ na bogactwo gatunkowe. Jeżeli tak jest, to



Ryc. 1. Zanikanie siedliska i jego fragmentacja jako różne zjawiska (według Fahrig 2017, zmienione).

Fig. 1. Loss of habitat and its fragmentation are different phenomena (according to Fahrig 2017, modified).

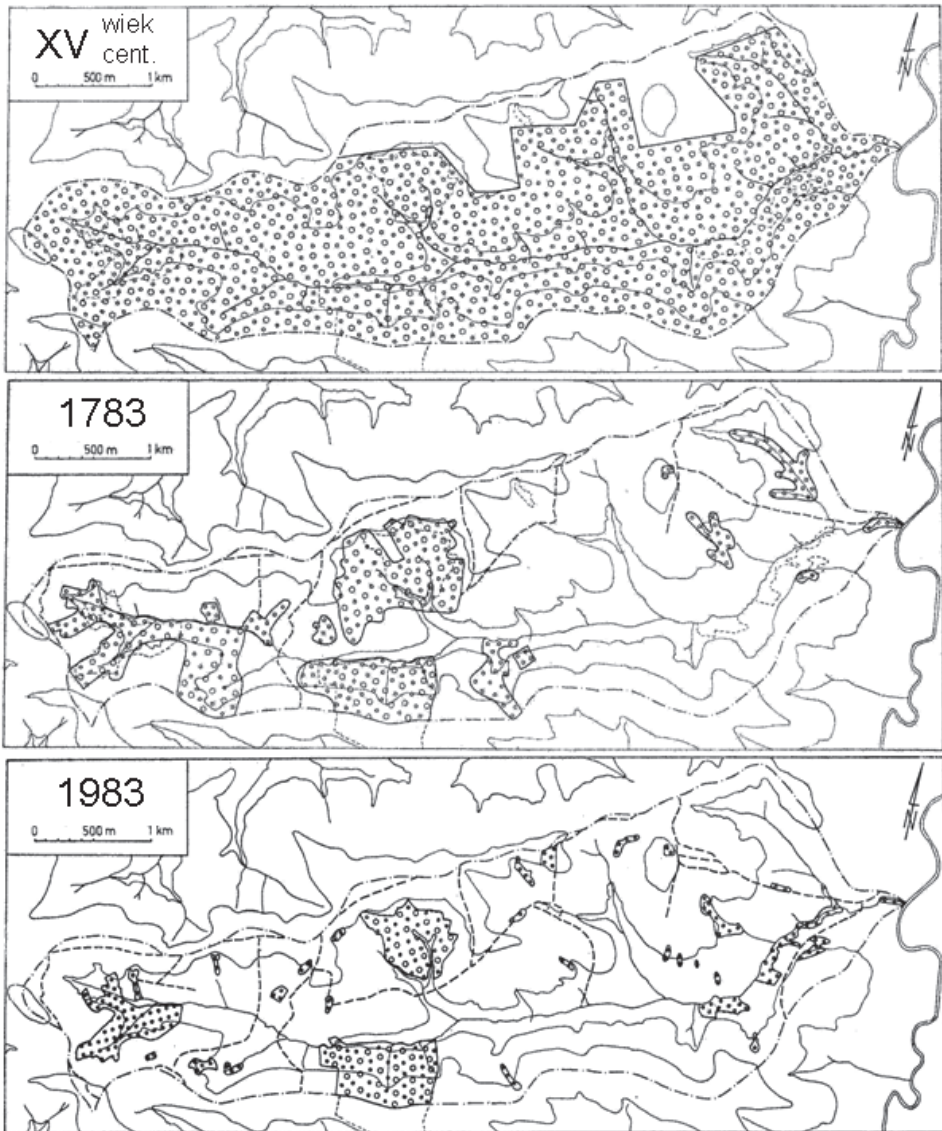
w praktyce należałoby faworyzować, gdy tylko to możliwe, zachowanie raczej niewielu większych fragmentów siedliska niż dopuszczać do rozdzielenia go na wiele mniejszych płatów. Na podstawie przeglądu opublikowanych dotychczas danych i analiz, z których można było wyciągnąć wnioski o ekologicznym znaczeniu fragmentacji siedlisk *per se*, Fahrig (2017) stwierdziła, że w większości zbadanych przypadków jej efekt nie był istotny. Znalazła ona jednak ponad 380 opisanych przypadków istotnej statystycznie reakcji wielu różnych grup gatunków na fragmentację siedliska. Tylko w 24% tych przypadków była to zależność negatywna, w pozostałych 76% większa fragmentacja wiązała się z większą liczbą określonych gatunków na badanym obszarze. Wnioski te sugerują, wbrew częstej opinii, że obecność wielu małych płatów siedliska może mieć korzystniejszy wpływ na bogactwo biotyczne niż kilku większych. Konkluzja ta wydała się niektórym badaczom tak zaskakująca, że wywołała krytykę metody analizy i wniosków przedstawionych przez Fahrig (Fletcher i in. 2018). Cytowani autorzy uważają, że z analizy aktualnej literatury wynika raczej ogólnie negatywny wpływ fragmentacji *per se* na bogactwo gatunkowe. Jednak, jak argumentuje Fahrig wraz z innymi badaczami (2019), krytyka ta nie ma uzasadnienia, gdyż oparta jest głównie na ekstrapolacji istotnych w skali płatów wzorców i mecha-

nizmów, takich jak wpływ wielkości i izolacji płatów oraz efekty brzegowe, na rezultaty fragmentacji siedliska w skali krajobrazu. Taka ekstrapolacja jest wątpliwa ponieważ nie uwzględnia mechanizmów działających w skali krajobrazu, jak wzrost zmienności siedlisk, rozkładanie ryzyka wymarcia, czy wzrost dostępności różnych typów siedlisk (komplementarności krajobrazu) w przypadku gatunków wymagających więcej niż jednego typu siedliska, które mogą neutralizować efekty mechanizmów działających w skali płatów. Zatem wnioski wynikające z przedstawionych analiz i rozważań (Fahrig 2017; Fahrig i in. 2019) wydają się ważne i inspirujące dla dalszych szczegółowych studiów, a także działań w zakresie ochrony przyrody.

Wyspy leśne na pogórzu Karpat

Obecnie, w północnej, niższej części pogórza Karpat, dominuje z reguły krajobraz rolniczy, w którym niewiele lasów ma powierzchnię większą niż kilkadziesiąt hektarów. Krajobraz ten cechuje się jednak obecnością licznych małych płatów lasu zlokalizowanych na ogół w miejscach nieprzydatnych rolniczo, takich jak głębsze doliny potoków, czy stoki wzgórz zbyt strome dla upraw rolnych. Większość tych małych wysp, podobnie jak wstępujących tam większych płatów leśnych, jest resztkami naturalnych lasów, które jeszcze w średniowieczu pokrywały większą część tego terenu. Ich fitocenozy reprezentują zespoły: *Tilio cordatae-Carpinetum betuli*, *Dentario glandulosae-Fagetum*, *Pino-Quercetum* i rzadko *Carici remotae-Fraxinetum*. Na Pogórzu Wielickim typowym przykładem terenu o takim krajobrazie jest dolina potoku Wierzbanówka, położona na południowy zachód od Skawiny. Z analizy różnych materiałów historycznych wynika, że jeszcze w XV wieku prawie cała ta dolina była zalesiona (Ryc. 2). W kolejnych wiekach pokrywa leśna była stopniowo redukowana i coraz większa część doliny była wykorzystywana rolniczo. Dolina była kolonizowana głównie od wschodu; do dzisiaj w jej zachodniej części pokrycie lasów jest większe niż w silniej antropogenicznie przekształconej części wschodniej. W całej dolinie znaleziono 60 małych wysp leśnych o powierzchni od 0,008 do 2,16 ha – pozostałości naturalnych lasów liściastych. 30 z nich położonych było we wcześniej zagospodarowanej wschodniej części doliny, a 30 w części zachodniej, gdzie występowały także 3 izolowane duże lasy o powierzchni od 25,7 do 36,7 ha (Ryc. 3). W drugiej połowie lat 80. ubiegłego wieku we wszystkich tych lasach spisano gatunki roślin naczyniowych. Określono także powierzchnię lasów i ustalono ich warunki siedliskowe. Wyniki analiz zebranych danych przedstawili Dzwonko i Loster (1988, 1989).

Aby stwierdzić czy obserwowana fragmentacja siedliska leśnego ma wpływ na bogactwo florystyczne na badanym terenie, dane te zostały przeanalizowane ponownie, metodą stosowaną często w analizach typu SLOSS (jedno duże czy



Ryc. 2. Zanikanie i fragmentacja lasów w dolinie Wierzbanówki (według Nowakowskiego 1987). Pokrycie lasów przedstawiono tylko na obszarze badanej doliny.

Fig. 2. Loss and fragmentation of woodlands in the Wierzbanówka valley (according to Nowakowski 1987). Cover of woodlands is showed only on the area of the studied valley.

kilka małych refugium). Polega ona na porównaniu krzywych przedstawiających skumulowane liczby gatunków w płatach siedliska w zależności od skumulowanej powierzchni tych płatów, obliczone od największego do najmniejszego płatu i od najmniejszego do największego. Gdy krzywa skumulowanej liczby gatunków

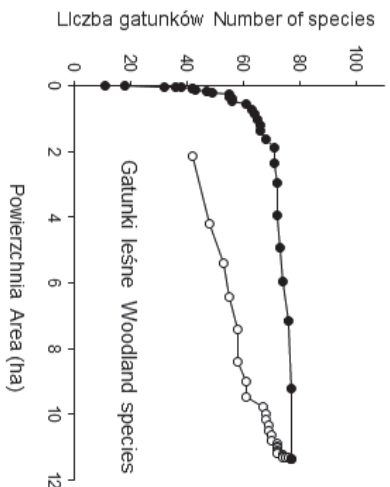
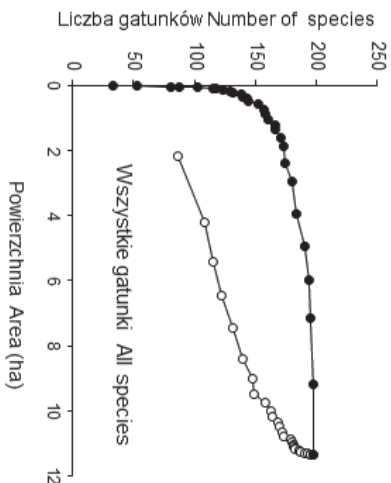


Ryc. 3. Fragment zachodniej części doliny Wierzbanówki. Po prawej stronie widoczna część jednego z dużych lasów (Fot. M. Drużkowski).

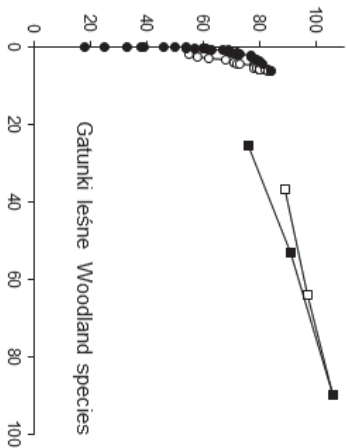
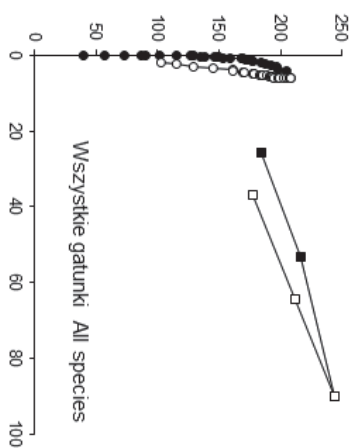
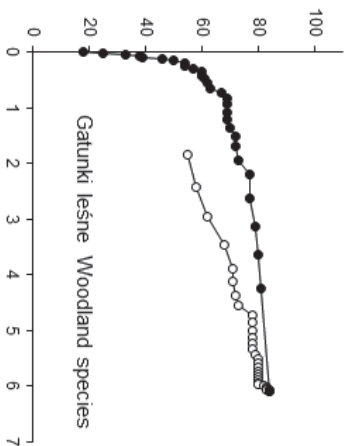
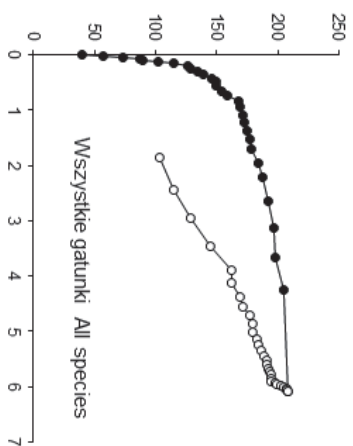
Fig. 3. Fragment of the western part of the Wierzbanówka valley. On the right side – part of one of large woodlands (Photo M. Drużkowski).

od największego do najmniejszego płatu przebiega powyżej krzywej gatunków dla płatów skumulowanych od najmniejszego do największego, fragmentacja ma ujemny wpływ na bogactwo gatunkowe. Jeżeli układ porównywanych krzywych jest odwrotny, fragmentacja wpływa dodatnio, natomiast gdy przebieg krzywych jest zgodny lub gdy wzajemnie się one przecinają fragmentacja nie ma wyraźnego wpływu na liczbę gatunków (por. Fahrig 2013, 2017). Analizę wykonano dla wszystkich gatunków roślin naczyniowych znalezionych w badanych lasach i dla gatunków leśnych, do których zaliczono gatunki roślin zielnych i niskich krzewów charakterystyczne dla klas *Quercio-Fagetea* i *Vaccinio-Piceetea* oraz niektóre inne bardzo silnie związane ze środowiskiem leśnym. Ogólny przebieg krzywych dla skumulowanej liczby gatunków dwóch wymienionych grup i skumulowanych powierzchni jest podobny dla małych wysp leśnych we wschodniej i zachodniej części doliny (Ryc. 4). We wszystkich przypadkach krzywe liczby gatunków skumulowanych od najmniejszego do największego płatu położone są ponad krzywymi obrazującymi liczbę gatunków skumulowanych od największego do najmniejszego płatu. Oznacza to, że obserwowana fragmentacja siedliska leśnego ma dodatni wpływ zarówno na ogólne jego bogactwo florystyczne w obu częściach doliny, jak i na liczbę gatunków występujących tylko w tym siedli-

Wschodnia część doliny
Eastern part of the valley



Zachodnia część doliny
Western part of the valley



sku. Dokładniejsza analiza przebiegu porównywanych krzywych wskazuje, że efekt ten jest silniejszy we wschodniej części doliny, odlesionej wcześniej, gdzie resztki lasów są silniej izolowane i, jak się wydaje, bardziej antropogenicznie zaburzone z powodu wypasu, wydeptywania, zaśmiecania itp., niż w jej części zachodniej, odlesionej później, w której zbiorowiska leśne są lepiej zachowane. We wszystkich małych lasach we wschodniej części doliny, zajmujących 11,4 ha, rosło w sumie 77 gatunków leśnych, podczas gdy we wszystkich małych lasach zachodniej części, zajmujących prawie dwa razy mniejszą powierzchnię – 6,1 ha, było ich 84. W przypadku gatunków leśnych występujących w trzech dużych lasach z zachodniej części doliny obie porównywane krzywe mają podobny przebieg, co sugeruje brak wyraźnego efektu fragmentacji siedliska przy tak dużych powierzchniach. W lasach tych znaleziono w sumie aż 106 gatunków leśnych, w tym 24 nieobecne w małych lasach z tej samej części doliny. Tylko dwóch gatunków leśnych występujących w pojedynczych małych lasach nie było w którymś z dużych lasów. Wyraźna różnica w liczbie gatunków leśnych między dużymi i małymi lasami świadczy o negatywnym wpływie zanikania tego siedliska na bogactwo flory leśnej badanego terenu.

Wyniki te sugerują, że w celu zachowania bogatej flory leśnej najlepiej chronić możliwie duże połączone resztki naturalnych, nie zdegradowanych lasów, o powierzchni co najmniej kilkudziesięciu hektarów, oraz że zachowanie i ochrona także wielu niewielkich resztek lasów, o powierzchni nawet kilkudziesięciu czy kilkuset metrów kwadratowych, rozrzuconych w krajobrazie rolniczym, ma duże znaczenie dla utrzymania lokalnego bogactwa gatunkowego i ochrony populacji gatunków roślin leśnych. Rola małych wyspy leśnych jako jedynych refugium flory leśnej jest szczególnie istotna na terenach, gdzie nie zachowały się większe płyty lasów lub jest ich już bardzo niewiele. W lasach umiarkowanej strefy klimatycznej dominują na ogół długowieczne, wegetatywnie rozmnażające się gatunki. Populacje takich roślin mogą egzystować bardzo długo w lasach o niewielkiej nawet powierzchni.



Ryc. 4. Zależność skumulowanej liczby wszystkich gatunków roślin naczyniowych i gatunków leśnych od powierzchni małych wysp leśnych (kółka) i dużych lasów (kwadraty) skumulowanej od najmniejszej do największej (●, ■) i od największej do najmniejszej (○, □), dla wschodniej i zachodniej części doliny Wierzbanówki.

Fig. 4. The relationship between cumulative number of all vascular plant species and woodland species and area of small woodland islands (circles) and large woodlands (squares) accumulated from the smallest to largest (●, ■) and from the largest to smallest (○, □), for the eastern and western part of the Wierzbanówka valley.

Uwagi końcowe

Z przedstawionej analizy wynika, że nieuprawniony jest pogląd o niższej wartości dla ochrony bogactwa biotycznego wielu małych resztek naturalnych lasów, niż pojedynczych większych o równoważnej powierzchni. Jest odwrotnie, wiele małych wysp leśnych może zapewnić większe bogactwo florystyczne. Tłumaczy się to najczęściej większym zróżnicowaniem siedliska (Dzwonko, Loster 1989; Fahrig 2017). Ponieważ archipelag małych płatów występuje na dużo większym obszarze niż jeden płat o równoważnej powierzchni, może cechować się większą od niego zmiennością siedliska i w efekcie większą liczbą wyspecjalizowanych gatunków. Może to dotyczyć warunków glebowych, mikroklimatu, topografii terenu, czy stosunków wodnych. W przypadku archipelagu wysp leśnych nie bez znaczenia może być także efekt nierównomiernego rozmieszczenia populacji różnych gatunków leśnych w zwartym lesie pokrywającym wcześniej dany obszar. Wiadomo, że nie wszystkie miejsca w terenie o takich samych warunkach siedliskowych zasiedlone są przez wszystkie gatunki, obecne na danym obszarze, którym warunki te odpowiadają. W dużym stopniu jest tak z powodu ograniczonego rozprzestrzeniania wielu gatunków leśnych.

Analogiczne wyniki i wnioski ogólne dotyczące roli i ochrony małych płatów leśnych we współczesnych, antropogenicznych krajobrazach, a także innych typów wyspowych siedlisk, zarówno naturalnych jak i półnaturalnych, w różnych regionach geograficznych, można znaleźć w pracach wielu autorów. W przypadku izolowanych lasów liściastych strefy umiarkowanej i roślin leśnych przedstawili je także, między innymi, Simberloff i Gotelli (1984) oraz Zacharias i Brandes (1990), a dla mezofilnych lasów borealnych Hokkanen i in. (2009), natomiast dla bagiennych lasów borealnych Virolainen i in. (1998). Richardson i in. (2015) wykazali, że opisane zależności mogą dotyczyć również izolowanych torfowisk i związanych z nimi gatunków roślin, a Lindborg i in. (2014) małych wyspowych muraw, podczas gdy Piessens i in. (2005) stwierdzili, że odnoszą się one także do zanikających wrzosowisk. Jak wykazali Oertli i in. (2002) takie same relacje można znaleźć w przypadku stawów i zasiedlających je roślin wodnych, a także różnych grup zwierząt: płazów, ślimaków, ważek i chrząszczy. Przykładami innych grup zwierząt, dla których wykryto podobne związki z wyspowymi siedliskami są, motyle występujące na murawach kserotermicznych (Tscharntke i in. 2002) i pająki żyjące w wyspach naturalnej roślinności w krajobrazie rolniczym (Gavish i in. 2012).

Należy zatem wciąż przypominać, że ograniczenie zanikania siedlisk powinno być priorytetem w ochronie różnorodności biotycznej, przy czym wysoką wartość dla jej utrzymania mają także małe płaty siedliska – na ogół znacznie wyższą niż pojedyncze wyspy o takiej samej powierzchni jak suma mniejszych. Ich zachowanie w krajobrazie powinno być więc ważnym elementem planowa-

nia i zagospodarowania przestrzennego. Trudno objąć ochroną prawną większość małych skrawków cennych przyrodniczo siedlisk rozrzuconych na większym obszarze, należałoby jednak tak użytkować teren aby ich nie degradować i nie niszczyć. W przypadku większości skrawków leśnych wystarczyłoby pozostawić je samym sobie, w przypadku lasów bagiennych czy torfowisk należałoby, o ile to możliwe, nie zmieniać lokalnych stosunków wodnych, a w przypadku półnaturalnych zbiorowisk trawiastych przynajmniej od czasu do czasu kosić lub wypasać. Wielu ludzi w Polsce zdaje sobie na ogół sprawę z wartości różnych dużych obiektów przyrodniczych i rozumie potrzebę ich ochrony. Nie przywiązuje się natomiast z reguły większego znaczenia do różnych małych płatów siedlisk w zagospodarowanym krajobrazie. Aby je uchronić konieczna jest szeroko zakrojona edukacja przyrodnicza i ekologiczna skierowana zarówno do lokalnych władz jak i właścicieli terenów, powiązana z ich lokalną inwentaryzacją. Takie programy edukacyjne prowadzone są w kilku krajach Europy, jak Szwecja, Niemcy czy Wielka Brytania, przez różne instytucje rządowe, fundacje i organizacje. W Polsce ciągle ich brakuje.

Literatura

- Arrhenius O. 1921. Species and area. *J. Ecol.* 9: 95–99.
- Diamond J.M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.* 7: 129–146.
- Dzwonko Z. 2011. Effect of changes in land use during the 20th century on woodland and calcareous grassland vegetation in southern Poland. *Acta Univ. Lodz. Folia Biol. Oecol.* 7: 27–48.
- Dzwonko Z., Loster S. 1988. Species richness of small woodlands on the western Carpathian foothills. *Vegetatio* 76: 15–27.
- Dzwonko Z., Loster S. 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. *Oikos* 56: 77–86.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- Fahrig L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J. Biogeogr.* 40: 1649–1663.
- Fahrig L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48: 1–23.
- Fahrig L., Arroyo-Rodriguez V., Bennett J.R., Boucher-Lalonde V., Cazetta E., Currie D.J., Eigenbrod F., Ford A.T., Harrison S.P., Jaeger J.A.G., Koper N., Martin A.E., Martin J.-L., Metzger J.P., Morrison P., Rhodes J.R., Saunders D.A., Simberloff D., Smith A.C., Tischendorf L., Vellend M., Watling J.I. 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biol. Conserv.* 230: 179–186.
- Fletcher Jr. R.J., Didham R.K., Banks-Leite C., Barlow J., Ewers R.M., Rosindell J., Holt R.D., Gonzalez A., Pardini R., Damschen E.I., Melo F.P.L., Ries L., Prevedello J.A., Tschamntke T., Laurance W.F., Lovejoy T., Haddad N.M. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biol. Conserv.* 226: 9–15.

- Gavish Y., Ziv Y., Rosenzweig M.L. 2012. Decoupling fragmentation from habitat loss for spiders in patchy agricultural landscapes. *Conserv. Biol.* 26: 150–159.
- Gleason H.A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158–162.
- Głowaciński Z. 2017. Parki narodowe – ich znaczenie dla ochrony fauny. *Roczniki Bieszczadzkie* 25: 291–299.
- Hokkanen P.J., Kouki J., Komonen A. 2009. Nestedness, SLOSS and conservation networks of boreal herb-rich forests. *Appl. Veg. Sci.* 12: 395–303.
- Jongman R.H.G. 2002. Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landscape Urban Plan.* 58: 211–221.
- Lindborg R., Plue J., Andersson K., Cousins S.A.O. 2014. Function of small habitat elements for enhancing plant diversity in different agricultural landscapes. *Biol. Conserv.* 169: 206–213.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373–387.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, 203 ss.
- McGarigal K., Cushman S.A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecol. Appl.* 12: 335–345.
- McKinney M.L., Lockwood J.L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *TREE* 14: 450–453.
- Newbold T., Hudson L.N., Hill S.L., Contu S., Lysenko I., Senior R.A., Börger L., Bennett D.J., Choimes A., Collen B., Day J., De Palma A., Diaz S., Echeverria-Londono S., Edgar M.J., Feldman A., Garon M., Harrison M.L.K., Alhusseini T., Ingram D.J., Itescu Y., Kattge J., Kemp V., Kirkpatrick L., Kleyer M., Correia D., Nartin C.D., Meiri S., Novosolov M., Pan Y., Phillips H.R.P., Purves D.W., Robinson A., Simpson J., Tuck S.L., Weiher E., White H.J. Ewers R.M., Mace G.M., Scharlemann J.P.W., Purvis A. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520: 45–50.
- Nowakowski M. 1987. Dolina Wierzbakówki: 11. Historia lasów. *Zesz. Nauk. UJ, Prace Bot.* 14: 87–105.
- Oertli B., Joye D.A., Castella E., Juge R., Cambin D., Lachavanne J-B. 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biol. Conserv.* 104: 59–70.
- Piessens K., Honnay O., Hermy M. 2005. The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biol. Conserv.* 122: 61–69.
- Poschlod P., Bakker J.P., Kahmen S. 2005. Changing land use and its impact on biodiversity. *Basic Appl. Ecol.* 6: 93–98.
- Poschlod P., Braun-Reichert R. 2017. Small natural features with large ecological roles in ancient agricultural landscapes of Central Europe – history, value, status, and conservation. *Biol. Conserv.* 211: 60–68.
- Preston F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity: part I, II. *Ecology* 43: 185–215, 410–432.
- Quinn J.F., Harrison S.P. 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* 75: 132–140.
- Richardson S.J., Clayton R., Rance B.D., Broadbent H., McGlone M.S., Wilmshurst J.M. 2015. Small wetlands are critical for safeguarding rare and threatened plant species. *Appl. Vege. Sci.* 18: 230–241.

- Simberloff D.S., Abele L.G. 1976. Island biogeography theory and conservation practice. *Science* 191: 285–286.
- Simberloff D.S., Abele L.G. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *Am. Nat.* 120: 41–50.
- Simberloff D., Gotelli N. 1984. Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone. *Biol. Conserv.* 29: 27–46.
- Tscharntke T., Dewenter I.S., Kruess A., Thies C. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecol. Appl.* 12: 354–363.
- Virolainen K.M., Suomi T., Suhonen J., Kuitunen M. 1998. Conservation of vascular plants in single large and several small mires: species richness, rarity and taxonomic diversity. *J. Appl. Ecol.* 35: 700–707.
- Whittaker R.J., Fernández-Palacios J.M. 2007. *Island biogeography. Ecology, evolution, and conservation.* Oxford University Press, Oxford, 401 pp.
- Williams C.B. 1964. *Patterns in the balance of nature.* Academic Press, London, 324 pp.
- Zachariasz D., Brandes D. 1990. Species-area relationships and frequency – floristical data analysis of 44 isolated woods in northwestern Germany. *Vegetatio* 88: 21–29.

Summary

In the modern landscape major threats to species diversity are loss and degradation of habitats. Land-use change is often viewed as one of the main causes of these processes at local and regional scales. The most severe change occurred during the last century, when the novel land use included among other: the intensification of arable field farming due to mineral fertilization, the land consolidation, the drainage of peatlands and wetlands, the abandonment of low-intensity grazing systems, and afforestation with non-indigenous trees. In many regions, present-day landscapes consist of mostly small isolated patches of different habitats of natural or semi-natural origin, embedded in an intensively managed matrix. In conservation theory and practice, much of the attention is focused on extensive ecosystems and larger areas, especially those that harbour large portion of regional biodiversity. However, small patches of ancient forests, wetlands, grasslands, and other types of habitats can serve as biodiversity remnants in agricultural or other anthropogenic landscapes that may otherwise support little species richness. Some authors argue that although habitat loss always accompanies fragmentation, they are different phenomena (McGarigal, Cushman 2002; Fahrig 2003, 2017). Habitat fragmentation independent of habitat loss (habitat fragmentation *per se*) concerns a difference in spatial pattern of habitat patches between landscapes (Fig. 1). Many of SLOSS (single large or several small refuges) type studies for different species groups and type of habitat, including nemoral and boreal forests, wetlands, grasslands, heathlands and ponds, indicate that species richness is higher in several small patches than in a single large patch

of equivalent area, what imply positive effects of habitat fragmentation *per se* on biodiversity. As example I used data on plant species distribution in small woodland islands in agriculture landscape of the Wierzbanówka valley – a typical fragment of the northern part of the Western Carpathian foothills (Fig. 2). Most of these woods are remnants of natural deciduous woodland which still covered the greater part of this area during the Middle Ages (Fig. 3). To assess effects of fragmentation on species richness I compared the curves of species number accumulated across patches, from the largest to smallest patch and from the smallest to largest patch, for all vascular plant species and woodland species, i.e. species closely associated with woodland conditions. In was done separately for the eastern and western parts of the valley because the latter was colonised earlier and more anthropogenically changed (Fig. 4). In all cases fragmentation had positive effects on species number. These results indicate that preservation of many small woodland remnants in an agricultural landscape may be of great importance for the maintenance of local species richness and the protection of woodland species. The vegetatively propagating long-lived perennials predominate among the woodland species of temperate deciduous forests. Such species can persist for a very long time in small ancient woods, which may become lasting refuges for many of them if they are not subjected to too strong anthropogenic pressure, including grazing, trampling, and rubbish dumping. Thus there is no justification for assigning lower conservation value to small habitat patches; the recognition, inventory and protection of such habitats can be an efficient way to conserve local species diversity.