

Wiad. entomol.	17 Supl.: 137-155	Poznań 1998
----------------	-------------------	-------------

Nowe perspektywy w badaniach entomofaunistycznych*

New prospects for entofaunistic studies

PRZEMYSŁAW TROJAN

Muzeum i Instytut Zoologii PAN, ul. Wilcza 64, 00-679 Warszawa

ABSTRACT: Contemporary faunistics develops its subject matter, methods and theory. Its scope includes the problems of: 1) species capacity of habitats, 2) faunal richness, 3) the structure of faunistic systems. Its tools make possible a precise evaluation of faunal structures and habitats, analysis of the deviation of these structures from natural standards, and also forecasting of future fauna in transformed habitats.

KEY WORDS: faunistic, subjects, scope, methods, theory.

Wstęp

Podstawowe pytanie, wokół którego obracają się wszelkie badania faunistyczne zostało sformułowane przez E. HUTCHINSON'a (1959) następująco „Ile różnych gatunków zwierząt występuje w danym miejscu i dlaczego?”. W pytaniu tym mieści się cała współczesna problematyka faunistyczna. Jest to bowiem zarazem pytanie o listę gatunków zasiedlających badane miejsce, ich liczbę, różnorodność gatunkową oraz czynniki i mechanizmy decydujące o formowaniu się kompleksów faunistycznych, nazywanych niekiedy taksonami, w poszczególnych miejscach globu ziemskiego.

Takie postawienie pytania przez HUTCHINSON'a (op. cit.) pozwoliło na:

- 1) zainicjowanie i rozwinięcie dyskusji na temat statusu faunistyki jako dyscypliny naukowej, precyzuje ono bowiem zarówno przedmiot, jak i zakres zainteresowań faunistyki;
- 2) sformułowanie szczegółowej problematyki badawczej dotyczącej fauny jako zasobu biologicznego podlegającego zmianom w czasie i rozlicznym wpływom środowiskowym i antropogennym;

* Artykuł zamówiony u autora przez Komitet Organizacyjny 43 Zjazdu PTE i zaprezentowany w formie referatu podczas tego Zjazdu.

- 3) opracowanie metod analizy dostosowanych do charakteru materiałów faunistycznych oraz tematów stanowiących przedmiot opracowania, w tym szczególnie nowych metod ilościowych, komputerowego gromadzenia i przetwarzania danych.

Współczesna faunistyka zajmuje się nie tylko badaniem występowania gatunków zwierząt w przyrodzie i określaniem ich składu gatunkowego na określonych obszarach. Jej zadania uległy znacznemu poszerzeniu w związku z traktowaniem fauny jako jednego z podstawowych zasobów przyrody, ważnych dla jej normalnego funkcjonowania oraz ze względu na powszechne zagrożenie istnienia licznych gatunków zwierząt związane z degradacją środowisk ich życia. Badania faunistyczne są dziś podstawą dla ocen z zakresu ochrony przyrody, nie do pomyślenia jest również postulowana inżynieria ekologiczna bez precyzyjnych analiz faunistycznych. Szczególne znaczenie ma poszukiwanie odpowiedzi na następujące kwestie :

- a) jaka jest pojemność gatunkowa poszczególnych typów środowisk dla fauny;
- b) jak oceniać i porównywać bogactwo gatunkowe fauny w poszczególnych miejscach, czy też typach ekosystemów;
- c) jak kształtuje się struktura kompleksów faunistycznych w różnych warunkach środowiskowych.

Ważnym zadaniem faunistyki staje się ustalanie norm i wzorców faunistycznych dla poszczególnych typów siedlisk, środowisk i ekosystemów. Opracowanie takich wzorców stanowić musi niezbędną podstawę dla wszelkich porównań, oceny odchyłeń od prawidłowo ukształtowanej fauny i w ostatecznym rozrachunku waloryzacji poszczególnych kompleksów fauny. Wzorców takich mogą dostarczyć parki narodowe, rezerваты faunistyczne oraz dobrze zachowane kompleksy naturalne i seminaturalne lasów, łąk i wód otwartych.

Metody jakie stoją dziś w dyspozycji faunisty pozwalają ocenić stany badanych zjawisk w ich wymiarze aktualnym, bądź oceniać ich dynamikę, kierunki i rozmiary zachodzących przemian (TROJAN, 1980).

Takie rozwinięcie teoretyczne i metodyczne problematyki stawia faunistykę w rzędzie dyscyplin badających podstawowe zjawiska zachodzące w żywych zasobach przyrody. Współczesne badania faunistyczne stają się narzędziem otwierającym możliwości oceny stanu poszczególnych ekosystemów lub ich kompleksów występujących w obrębie krajobrazów. Pozwalają one ponadto na śledzenie procesów przebiegających w obrębie fauny a nawet prognozowanie ich przyszłych struktur, jakie nastąpią w wyniku przemian zachodzących w środowiskach.

Pojemność gatunkowa środowiska dla fauny

Środowiska przyrodnicze wykazują zróżnicowanie pod wieloma względami. Bogatsze stanowią miejsce życia dla większej liczby gatunków, w uboższych jest ich z reguły mniej. Z tego oczywistego dziś stwierdzenia wynika również najbardziej podstawowe zadanie analizy faunistycznej, określenie pojemności faunistycznej badanego obszaru, czy też jedynie znajdującego się na nim wybranego obiektu przyrodniczego, jakim może być ekosystem, kępa krzewów a nawet pojedyncze drzewo. Zadanie to można realizować pięcioma sposobami.

Ocena surowa pojemności gatunkowej

Podstawową metodę działania stanowi tu najczęściej klasyczna analiza faunistyczna oparta na metodach jakościowych. Uzyskana w jej wyniku lista gatunków daje podstawę dla określenia ich liczby (S) i na tej drodze ustalenia pojemności gatunkowej badanego obszaru. Należy jednak tu podkreślić, że wartość (S) wyznaczona na drodze klasycznej analizy jakościowej jest wielkością trudną do oceny. Składają się na to następujące przyczyny:

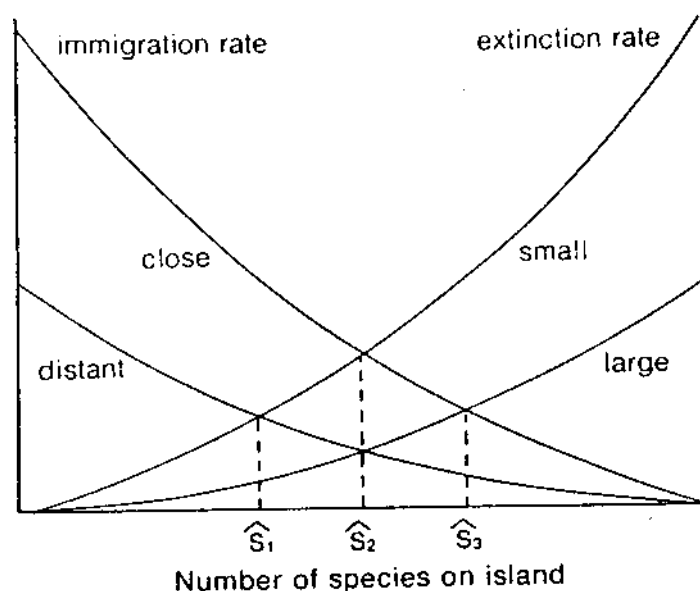
- brak metod statystycznych dla oceny pojedynczej liczby;
- możliwość niedoszacowania liczby gatunków – na badanym obszarze występować ich może więcej, niż udało się odłowić w trakcie przeprowadzania badań;
- możliwość przeszacowania liczby gatunków – badania wykazały ich większą liczbę, niż w rzeczywistości zasiedla badany obszar, wykazano więc gatunki jedynie zalatujące na teren objęty badaniami a nie związane z nim biologicznie.

Dla dokładniejszej oceny pojemności gatunkowej badanego obszaru lub środowiska niezbędne jest podjęcie prób oceny rzeczywistej pojemności gatunkowej (S^*) w oparciu o metody, które pozwalają na oszacowanie ustalonej wartości w oparciu o kryteria matematyczne.

Dynamiczna ocena pojemności gatunkowej (Ryc. 1)

Liczba gatunków zasiedlających badany obszar może być określona również jako wypadkowa dwóch procesów zachodzących w każdym układzie faunistycznym:

- *imigracji* (I) określającej proces nieustannej inwazji gatunków biologicznych na każde wolne miejsce w przyrodzie i zasiedlania tych, które mają odpowiednie warunki środowiskowe a pozostają jeszcze nie zasiedlone, jest to realizacja zasady „natura nie znosi próżni” w odniesieniu do układów faunistycznych.



Ryc. 1. Liczba gatunków zwierząt jako pochodna procesów imigracji i ekstynkcji (wg. SIMBERLOFF'a, 1976 zmienione).

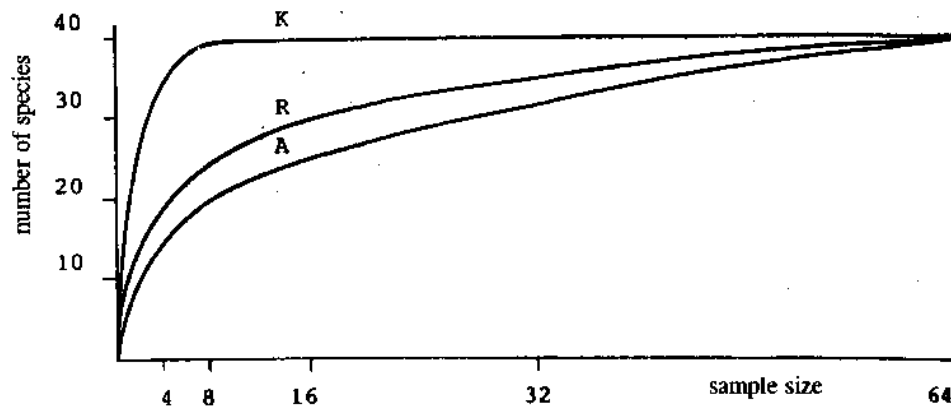
Fig. 1. The number of species as the resultant of immigration and extinction rates (after SIMBERLOFF, 1976; changed).

- e k s t y n k c j i (E) określającej proces ubywania gatunków, jakie uprzednio zamieszkiwały badany obszar lub ekosystem a obecnie emigrują z niego w wyniku zmiany warunków środowiskowych lub wymierają przy braku w okolicy dogodnych warunków do bytowania.

Na przebieg obu tych procesów mają znaczny wpływ takie warunki jak wielkość obszaru o jednolitej strukturze warunków przyrodniczych oraz odległość od źródeł zasilania w faunę. Im większy obszar, tym mniej nasilone procesy ekstynkcji, w środowiskach obszarowo niewielkich szanse na eliminację gatunków są znacznie większe niż w kompleksach przyrodniczych rozciągających się na setki nieraz kilometrów. Jeśli obszar źródłowy będący ośrodkiem dyspersji fauny na tereny przyległe jest bliski, imigracja jest duża, przy odległych centrach zasiedlania, tempo zasilania faunistycznego badanego obszaru jest odpowiednio mniejsze. Przecięcie się krzywych imigracji i ekstynkcji określa poszukiwaną liczbę gatunków. Stanowi ona wielkość zależną od czasu, miejsca oraz warunków jakie mają miejsce w otoczeniu badanego obszaru lub obiektu.

Ocena pojemności gatunkowej (S^*) przez funkcję wielkość próby – liczba gatunków (Ryc. 2).

Ustalenie zależności między przyrostem liczby gatunków w miarę zwiększania ilości zebranego materiału daje możliwość określenia pojemności gatunkowej badanego obszaru poprzez ekstrapolację jednej z trzech funkcji. Są to funkcje Arrheniusa, Kylina i Rommela. Metoda ta pozwala ponadto na ocenę wielkości materiału niezbędnego do zebrania aby znaleźć dodatkowy nie



Ryc. 2. Trzy typy krzywych zależności liczby gatunków od wielkości próby; A – krzywa Arrheniusa, K – krzywa Kylina, R – krzywa Romella (według J. BALOGH'a, 1958).

Fig. 2. Three species numbers-sample size curves based on the formulas of A – Arrhenius, K – Kylin, R – Rommell (after BALOGH, 1958).

ujawniony w dotychczasowo zebranym materiale gatunek (Tab. I). Chodzi tu z reguły o gatunki akcesoryczne bardzo nieliczne zarówno w przyrodzie, jak i w odławianym materiale. Gatunki dominujące odławiane są najszybciej i do ich wykazania trzeba niewiele materiału. Więcej jego wymagane jest dla ujawnienia wszystkich subdominantów.

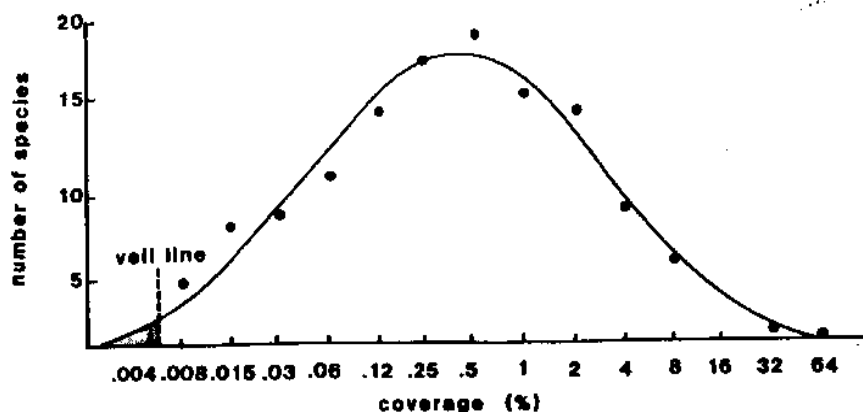
Tab. I. Analiza estymacji liczby gatunków z funkcji Arrheniusa $S^* = cN^2$ dla mezofauny glebowej zespołu *Carici elongatae-Alnetum* (wg danych J. BALOGH'a, 1958).

The analysis of species number estimation based on the formula of Arrhenius $S^* = cN^2$ for soil mesofauna in the *Carici-elongatae-Alnetum* association (based on BALOGH's data, 1958).

N	1	10	100	1000	10 000	100 000	1 000 000
S^*	1	10,00	20,54	42,17	87,50	177,84	364,20
dS^*/dN	1	1	0,1171	0,0240	0,0050	0,0010	0,0002

Estymacja liczby gatunków (S^*) z rozkładu lognormalnego (Ryc. 3)

Procedura ta jest wygodna przy próbach zawierających duże liczby gatunków, ponieważ zwykle spełniają one wymogi rozkładu normalnego. Stosowany tu rozkład lognormalny różni się od normalnego tym, że przedziały grupujące gatunki o określonej liczbie osobników, zwane oktawami, zbudowane



Ryc. 3. Krzywa rozkładu lognormalnego z zaznaczeniem pozycji linii kurtyny na przykładzie rozkładu liczebności gatunków roślin pustyni Sonora (według WHITTAKER'a, 1965).

Fig. 3. Lognormal curve of plant species numbers distribution in the Sonora desert (after WHITTAKER, 1965).

są w ten sposób, że wielkość każdego następnego jest dwukrotnie większa niż poprzedniego. Każdy rozkład materiału faunistycznego rozpoczyna się od jedności, zaś rozkładu lognormalnego od zera. Tym samym przedział od zera do jedności pozostaje pusty, ta część rozkładu pozostaje niewiadoma. Twórca tego rozkładu PRESTON (1948) linię oddzielającą ukrytą część rozkładu nazwał linią kurtyny. Za nią bowiem kryją się gatunki występujące na badanym obszarze, lecz nie stwierdzone w badanym materiale ze względu na jego szczupłość. Ujawnić je można w dwojaki sposób, po pierwsze zwiększając liczbę zebranego materiału, po drugie dokonując oszacowania niewykrytych gatunków w oparciu o funkcję rozkładu lognormalnego.

$$S^* = S_0 \frac{\sqrt{\pi}}{\varepsilon}$$

gdzie S^* – estymowana liczba gatunków,
 S_0 – średnia modalna liczba gatunków
 π – 3.1416,
 ε – $(2\sigma^2)^{-0.5} \cong 0.2$

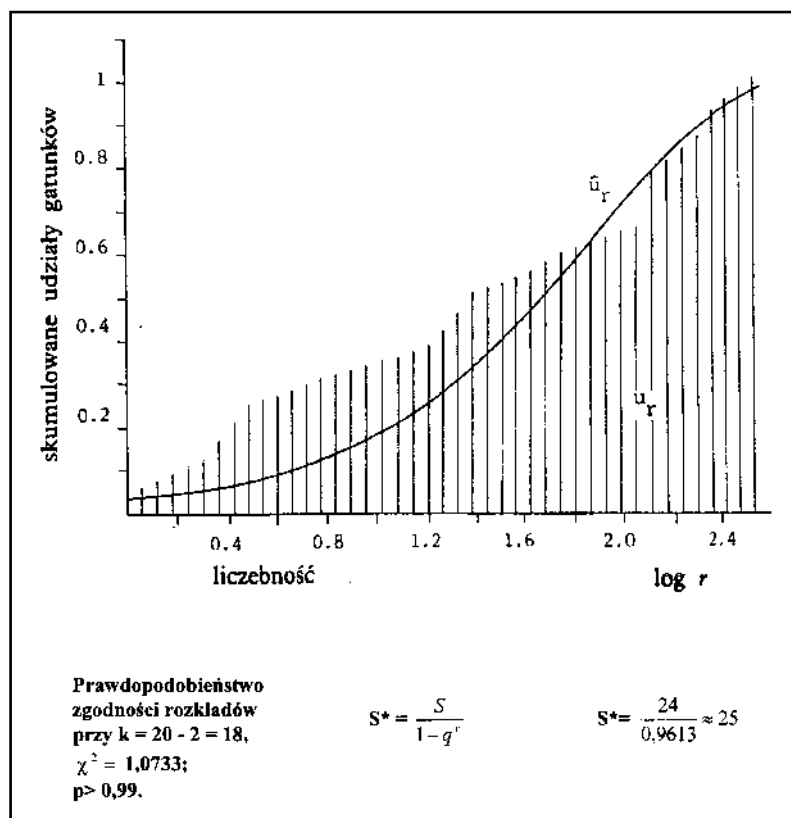
W znanych zastosowaniach tego rozkładu liczba nieujawnionych gatunków bywa zwykle niewielka, pozwala to na poprawniejsze określenie pojemności gatunkowej badanego obszaru. Znajomość liczby niewykrytych gatunków stanowi również podstawę dla ustalenia listy gatunków poszukiwanych i odnalezienia ich w terenie. Krzywa ta nadaje się szczególnie do analizy materiałów entomologicznych, w których często mamy do czynienia z dużą liczbą osobników i gatunków.

Estymacja liczby gatunków z rozkładu dwumianowego ujemnego (Ryc. 4)

W przypadkach badania grup fauny liczących kilkadziesiąt gatunków, których rozkłady liczebności wskazują na strukturę dominacyjną, często mamy do czynienia z rozkładem dwumianowym ujemnym uciętym, to jest pozbawionym wartości zerowych, oznaczających gatunki reprezentowane przez mniej niż jednego osobnika. Jeśli zachodzi zgodność rozkładów empirycznego i dwumianowego ujemnego, określenie liczby gatunków nieujawnionych w trakcie zbierania materiału, reprezentowanych przez pojedyncze osobniki, dokonujemy w oparciu o wzór przedstawiony na zamieszczonym wykresie (Ryc. 4). Przy dobrze przeprowadzonych odłowach i reprezentatywnym materiale liczba gatunków nieujawnionych jest wykazywana zwykle jako niewielka, co pozwala na ukierunkowane poszukiwania gatunków brakujących. Zaś pojemność gatunkowa badanego obszaru określona w oparciu o rozkład dwumianowy ujemny jest oceniona dokładniej niż w oparciu o wartość surową liczby gatunków. Np. dla ślepaków (*Diptera: Tabanidae*) Puszczy Kampinoskiej, empirycznie określona surowa liczba gatunków wyniosła $S = 24$, zaś estymowana w oparciu o funkcję rozkładu dwumianowego ujemnego $S^* = 24.95 - 24.97$. Różnica między liczbą ustaloną empirycznie i estymowaną z rozkładu odpowiada w przybliżeniu jedności. Należy dodać, że ten jeden brakujący gatunek (*Tabanus spodopterus* MEIG.) należący do największych wymiarami przedstawicieli ślepaków, został szybko w Puszczy Kampinoskiej odnaleziony.

Bogactwo fauny

Ocena bogactwa fauny stanowi drugie z podstawowych zadań faunistyki. Można je przeprowadzić na różny sposób. Najprościej przez odniesienie liczby i listy gatunków do tych, jakie uzyskano dla podobnych warunków i typów środowisk. Niekiedy punkt odniesienia stanowią liczby określające te wielkości dla kraju, czy nawet Europy. Jednak próby dokładniejszej oceny bogactwa fauny jedynie w odniesieniu do badanego miejsca z reguły są dokonywane w oparciu o miary ilościowe. W bogatym piśmien-



Ryc. 4. Porównanie udziałów liczebności gatunków ślepeków (*Diptera: Tabanidae*) w Puszczy Kampinoskiej: $\hat{u}_r$ – estymowanego z rozkładu dwumianowego ujemnego i u_r – empirycznego oraz określenie pojemności gatunkowej obszaru w oparciu o rozkład teoretyczny.

Fig. 4. A comparison of species numbers frequency of horse-flies (*Diptera: Tabanidae*) in Kampinos Forest: $\hat{u}_r$ – estimation based on the negative binominal distribution, u_r – empirical data; and the estimation of species capacity of the forest area based on the theoretical distribution.

nictwie dotyczącym omawianego zagadnienia stosowane są dwie grupy wskaźników ilościowych. Są one bądź odniesione do liczebności, bądź do udziału gatunków.

Miary bogactwa gatunkowego (Ryc. 5) stanowią grupę wskaźników odniesionych do liczebności badanego zgrupowania ocenianego z reguły poprzez wielkość próby. Autorzy propozycji tych miar (MARGALEF, 1958) świadomi uzależnienia uzyskiwanych wyników od ilości osobników w materiale (wskaźnik jest przecież ilorazem, w którym wielkość próby

$d_1 = \frac{S}{N}; \quad d_2 = \frac{S-1}{\log N}; \quad d_3 = \frac{S}{\log N}; \quad d_4 = \frac{S}{\sqrt{N}}$ gdzie: S – liczba gatunków w próbie, N – liczba osobników w próbie.

Ryc. 5. Cztery miary bogactwa gatunkowego.

Fig. 5. Four indices of species richness.

jest dzielnikiem) starali się zmniejszyć tę zależność przez stosowanie jego wartości w postaci pierwiastka lub logarytmu. Taka procedura zmniejsza oddziaływanie wielkości próby na wartość uzyskanego wyniku lecz nie likwiduje wymienionej zależności.

Miary różnorodności gatunkowej (Ryc. 6) są odnoszone do udziału gatunków w zgrupowaniu i tym samym są niezależne od liczby zebranych osobników. Najpopularniejsze są dwie z takich miar zaproponowane przez SHANNON'a i WEAVER'a (1949) oraz SIMPSON'a (1949). Obie charakteryzują się niską wariancją, spełniają więc dobrze warunki stawiane podobnym miarom przez statystykę.

Miara Shannona–Weavera	Miara Simpsona
$H' = \sum_{i=1}^{S^*} p_i \log p_i$	$I = \sum_{i=1}^{S^*} p_i^2$
$0 \leq H' \leq \log S^*$	$1 \geq I \geq \frac{1}{S^*}$

Ryc. 6. Miary różnorodności gatunkowej i ich zakresy zmienności.

Fig. 6. Species diversity indices and their variability ranges.

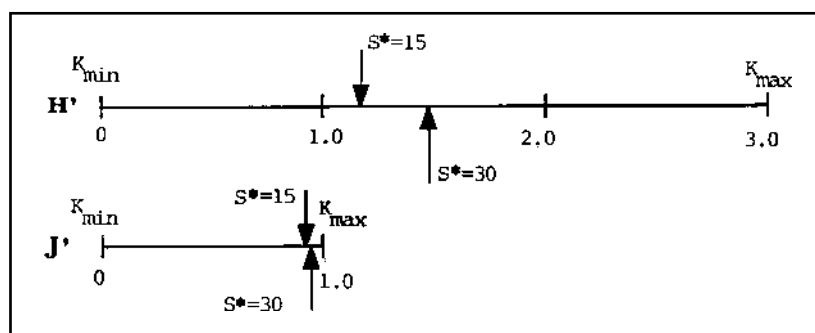
Właściwości tych miar można ująć skrótowo następująco:

- Jedynie miary różnorodności gatunkowej są niezależne od wielkości próby, zaś ich odchylenie standardowe jest zwykle niewielkie, z punktu widzenia statystyki są one poprawniejsze niż miary bogactwa gatunkowego.
- Informacja, jakiej dostarczają zależy od rozkładu liczebności gatunków. Ich wartość stanowi charakterystykę liczbową struktury kompleksu faunistycznego.
- Zarówno miara SHANNON'a jak i SIMPSON'a określają w istocie stopień niepewności wylosowania z puli osobników w zebranych materiale osobnika należącego do określonego gatunku. Niepewność ta jest bowiem tym większa, im więcej gatunków a ich liczebność jest podobna.

- Wartości miar są zawarte w ściśle określonych przedziałach (Ryc. 6):
dla H' od 0 do $\log S^*$,
dla I od 1 do $1/S^*$.

Tm samym różnorodność minimalna zachodzi wtedy, gdy w materiale znajduje się tylko jeden gatunek, maksymalna – gdy wszystkie gatunki mają jednakową liczebność.

- Kierunek zmian wskaźnika (H') jest odwrotny niż (I). Dla zwiększenia ich porównywalności należy raczej operować wskaźnikiem $(1 - I)$, który ma ten sam kierunek zmian co (H').
- Jeśli przyjąć jako punkty kardynalne zakresów zmienności obu miar różnorodności gatunkowej ich maksima i minima (Ryc. 7), uwidaczniają się trudności w interpretacji uzyskanych za ich pomocą wyników.

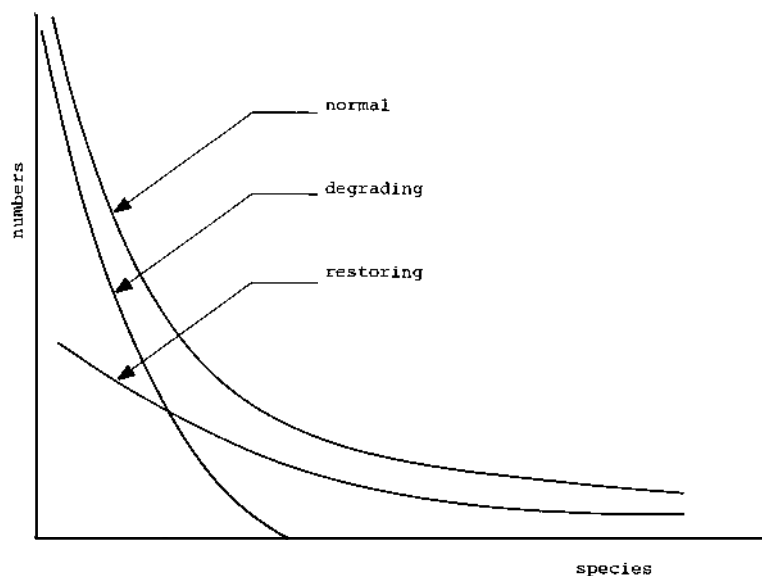


Ryc. 7. Różnice w położeniu punktów kardynalnych zakresów zmienności dwóch miar różnorodności gatunkowej (H' , I'). Położenie maksimów dla różnych (S^*) zaznaczono strzałkami.

Fig. 7. Differences in the position of cardinal points and variability ranges for two species diversity indices (H' , I'). The positions of maxima for two different (S^*) are indicated with arrows.

Struktura kompleksów faunistycznych

Analiza struktury kompleksów faunistycznych (zwykle taksocenów) pozwala na rozszerzenie możliwości interpretacji zjawisk zachodzących w faunie. Podstawę takiej analizy stanowią rangowane rozkłady liczebności gatunków w próbie. Uzyskane wyniki można zwykle dopasować do jednego z czterech rozkładów wzorcowych (Ryc. 8), każdy z nich odpowiada odmiennej sytuacji środowiskowej w jakiej znajduje się badany kompleks fauny. Są one następujące:



Ryc. 8. Trzy typy rozkładów charakterystycznych dla sytuacji środowiskowych fauny; dominacyjny (normal); spłaszczony (restoring); zdegradowany (degrading).

Fig. 8. Three patterns of species numbers distribution indicating specific habitat conditions for the fauna: normal (dominating), restoring (flattened), and degrading (tailless).

- a) Rozkład dominacyjny charakteryzuje się występowaniem jednego gatunku o największej liczebności, stopniowym zmniejszaniem się liczebności następnych gatunków oraz znaczną liczbą gatunków o bardzo niskiej liczebności stanowiących tzw. ogon rozkładu. Rozkład taki charakteryzuje ekosystemy o prawidłowo rozwiniętej strukturze. Duża liczba gatunków o niskich liczebnościach stanowi wyraz zróżnicowania wewnętrznego środowisk badanego obszaru i dobrze rozwiniętą mozaikowość, która pozwala na utrzymywanie znacznej różnorodności gatunkowej. Rozkłady takie spotykamy często w parkach narodowych i rezerwatach.
- b) Rozkład losowy odpowiada przypadkowemu podziałowi zasobów między gatunki zasiedlające dany ekosystem. Rozkłady empiryczne wykazują wtedy zgodność z rozkładem typu „broken stick” opisanym przez MACARTHUR'a (1957). Rozkład taki charakteryzuje ekosystemy zróżnicowane lecz nie uporządkowane wewnętrznie.
- c) Rozkład spłaszczony charakteryzuje się występowaniem znacznej liczby gatunków, brakiem dominanta i niewielkimi różnicami w liczebności kolejnych gatunków, co powoduje, że różnica między gatunkami o wyższej liczebności i ogonem rozkładu nie jest wyraźna. Różnorodność

gatunkowa ma tu wysoką wartość. Rozkład taki jest związany ze znaczną mozaikowością środowiska i niskim stopniem uporządkowania biocenozy.

- d) **Rozkład zdegradowany** odznacza się bardzo silnie wyrażoną dominacją jednego gatunku i skróceniem, niekiedy nawet całkowitą likwidacją ogona rozkładu, więc gatunków o najniższej liczebności. Rozkład taki charakteryzuje stanowiska znacznie uproszczone, zwykle o zniszczonej mozaikowości i strukturze wewnętrznej. Rozkłady takie występują w przypadku oddziaływania na ekosystem antropopresji o różnym charakterze i są charakterystyczne dla procesów synantropizacji fauny (TROJAN, GÓRSKA, WEGNER, 1982).

Informację o tym z jakim typem rozkładu mamy doczynienia uzyskuje się przez porównanie rozkładów empirycznych z rozkładami teoretycznymi (TROJAN, 1992).

Czynniki modyfikujące wartości miar faunistycznych

Na wartości miar faunistycznych wpływa szereg czynników związanych z właściwościami badanego obszaru. Niektóre z nich są aktualnymi, mierzalnymi czynnikami przyrodniczymi badanego środowiska. Inne wynikają z jego przeszłości, losów jakim podlegał w okresach poprzedzających. Jeszcze inne stanowią wynik tych wydarzeń środowiskowych zachodzących w sąsiedztwie, które oddziałują na faunę w całym otoczeniu. Do lepiej rozpoznanych czynników wpływających na wskaźniki stosowane w faunistyce należą następujące:

Wielkość obszaru zajętego przez ten sam typ ekosystemu stanowi czynnik decydujący o nasileniu procesu ekstynkcji i imigracji fauny. Na jednolitych pod względem środowiskowym, ogromnych obszarach, zasiedlonych przez tę samą formację roślinną i w małym stopniu przekształconych przez człowieka, które odpowiadają koncepcji biomu, takich jak tundra czy tajga, procesy eliminacji gatunków są bardzo ograniczone. Zniszczona w jednym miejscu w wyniku wydarzeń o charakterze katastrof ekologicznych fauna, zostaje szybko odbudowana w oparciu o imigrację gatunków z najbliższego sąsiedztwa i proces ten mający charakter analogiczny do obsiewu nasionami realizowanego wśród roślin, bywa prawie niezauważalny.

Czynnik historyczny wyraża się wiekiem niezakłóconego rozwoju badanego obszaru. Ekosystemy stare, nie niszczone w ciągu swej historii, mają zwykle bogatszą i bardziej zróżnicowaną faunę niż ekosystemy młode, szczególnie wtedy, gdy są one izolowane od obszarów refugialnych

i centrów dyspersji fauny. Niż Europy na którym lodowiec stał starą, bogatą faunę, jest oddzielony od bogatego w gatunki zwierząt Regionu Medyteranejskiego trudnymi do przebycia barierami górskimi. Okres odbudowy fauny po wycofaniu się lodowca nie przekracza tu 14 tysięcy lat. Stąd przykłady taksonów ubogich w gatunki spotykamy w licznych grupach fauny.

Z r ó ż n i c o w a n i e e k o s y s t e m o w e o b s z a r u . Warunki występowania gatunków w różnych typach ekosystemów, jakie występują na badanym obszarze są niejednakowe, dzięki temu ich liczebność wykazuje lokalnie znaczne różnice. Wynik badania różnorodności danej grupy owadów w jednym ekosystemie jest zazwyczaj inny, niż w drugim ekosystemie. Ocena różnorodności sumarycznej dla całego obszaru badań wymaga modyfikacji sposobu obliczania miar faunistycznych. Różnorodność gatunkowa jest miarą określającą stan pojedynczego zgrupowania zwierząt. Jeśli odnosimy ją do jednego miejsca określana jest jako α -diversity. Natomiast różnorodność międzybiotopowa zgodnie z propozycjami WHITTAKER'a (1972) oraz BLONDEL'a (1979) i CANCELA DA FONSECA (1991) określana bywa jako β -diversity i wyliczana jest jako iloczyn sumy różnorodności stwierdzonej w poszczególnych ekosystemach pomniejszony o połowę iloczynu różnicy między nimi:

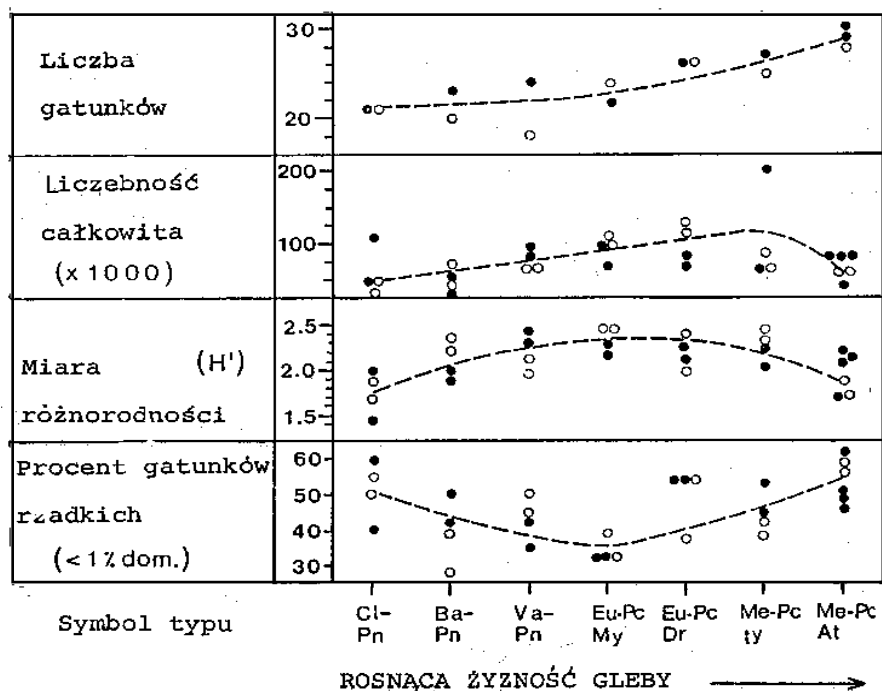
$$H_{\beta} = H_{\alpha 1,2} - 0,5(H_{\alpha 1} - H_{\alpha 2})$$

Całkowita natomiast różnorodność gatunkowa fauny, mierzona w skali całego, zróżnicowanego obszaru, która może być określona jako różnorodność w krajobrazie i jest określana jako γ -diversity, stanowi zgodnie z propozycjami tych autorów

$$\gamma = \beta * \alpha$$

Ż y z n o ś ć ś r o d o w i s k a należy do czynników, od których można oczekiwać wyraźnego wpływu modyfikującego na wartości różnorodności gatunkowej. Zależność ta była przedmiotem szczegółowej analizy na przykładzie entomofauny borów Norwegii (HAGVAR, 1982). Wyniki jego badań (Ryc. 9) wykazały jednak brak bezpośredniego odniesienia miar różnorodności gatunkowej (H') do żyzności gleb leśnych.

P o ł o ż e n i e g e o g r a f i c z n e stanowiska. W miarę oddalania się stanowiska od optimum ekologicznego ekosystemu różnorodność gatunkowa fauny zwykle zmniejsza się. Jednak jej wartość może zbliżać się do potencjalnej, czyli do najwyższej możliwej dla danego typu ekosystemu w danym miejscu. Podobne zjawiska pełniejszego wykorzystywania możliwości badanego zgrupowania fauny na stanowiskach położonych w pobliżu optimum ekologicznego nie mają zwykle miejsca.



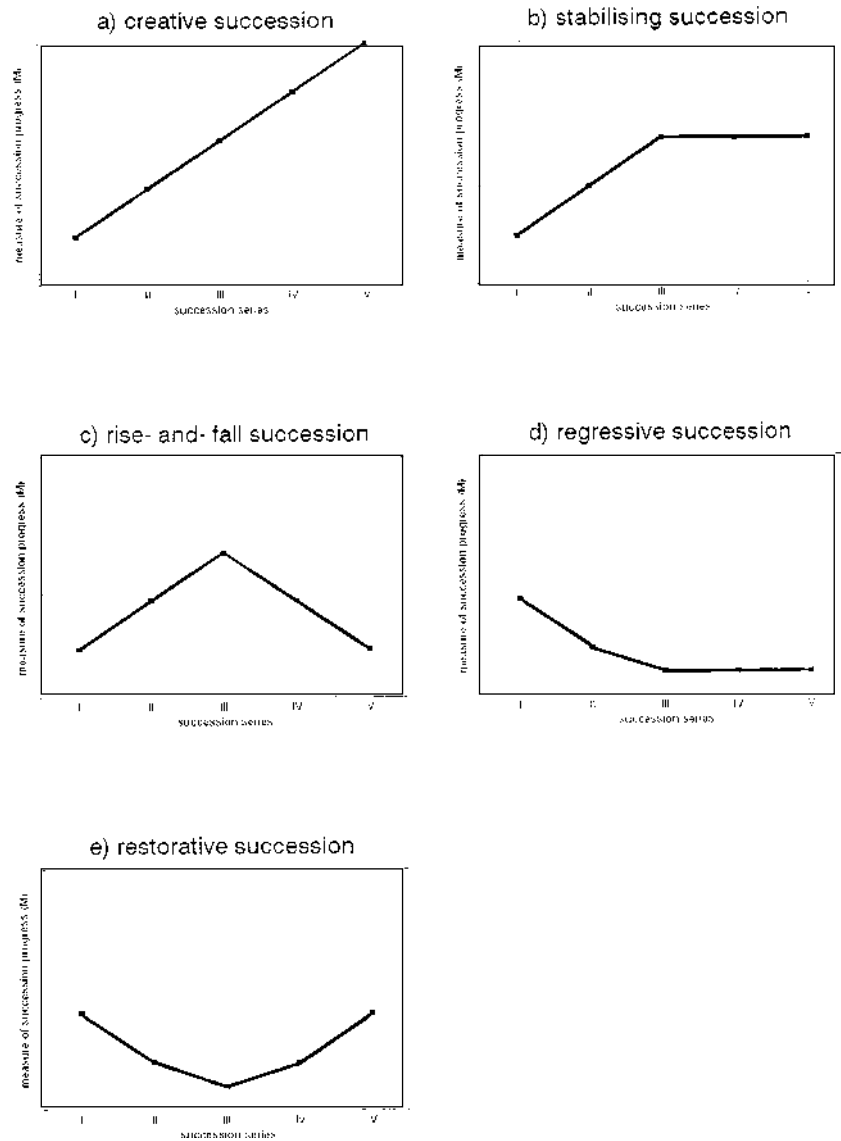
Ryc. 9. Zależność wskaźników faunistycznych od żyzności gleby (wg HAGVAR, 1982).

Fig. 9. Dependence between some faunistic indices and soil fertility (after HAGVAR, 1982).

Sukcesja ekologiczna przebiegająca w obrębie ekosystemu może w istotny sposób wpływać na wartości miar faunistycznych. W tym samym typie boru świeżego, w Puszczy Białowieskiej, w miarę rozwoju ekosystemu, różnorodność podlega wielokierunkowym zmianom zależnie od grupy zwierząt (Ryc. 10) i stadium rozwoju ekosystemu.

Degradacja środowiska. Pod tym pojęciem kryje się szereg złożonych zjawisk przebiegających w różnych typach ekosystemów i pod wpływem nieraz zupełnie innych czynników. W ostatnich kilkudziesięciu latach poświęcono mu ogromną liczbę prac. Dzięki temu jest ono dobrze zbadane ale nadal słabo rozpoznane, szczególnie jeśli chodzi o rzeczywisty wpływ na zwierzęta określonych czynników oddziałujących degradująco na środowisko. Do czynników, wpływających modyfikująco na faunę należą w pierwszym rzędzie:

- Unifikacja środowiska polegająca na jego ujednoliceniu, w wyniku tego duże przestrzenie są pokryte jednakową roślinnością (pola uprawne, lasy, łąki), zaś mozaikowość środowiska na dużych obszarach jest prawie całkowicie zlikwidowana.



Ryc. 10. Typy zmian różnorodności gatunkowej różnych grup fauny w trakcie sukcesji ekologicznej boru świeżego w Puszczy Białowieskiej: a) kreatywna, b) stabilizująca, c) załamana, d) regresywna, e) restauracyjna (wg TROJANA i in., 1994).

Fig. 10. Five types of the course of secondary succession in the fauna of pine forest of Białowieża (after TROJAN and others, 1994).

- Homogenizacja środowiska, polegająca na jego destratyfikacji, zniszczenie struktury pionowej. Najwyraźniej jest to widoczne w ekosystemach rolnych, gdzie nie ma warstwy ściółki, zaś struktura pionowa agroekosystemu jest pochodną uprawianych w danym miejscu pojedynczych gatunków roślin.
- Uproszczenie biocenoz przez wprowadzenie monokultur. Tam gdzie uprawy są zachwaszczone różnorodność fauny jest wyraźnie wyższa. Podobne zjawiska, choć w mniejszym nasileniu, mają miejsce w monokulturach leśnych, w których występują drzewostany jednowiekowe.
- Intoksykacja środowiska przez szkodliwe emisje.
- Arydzycja środowiska, jego przesuszenie w wyniku likwidacji warstwy ściółki na polach ornych i towarzyszące jej zimowe przemarzanie gruntów.

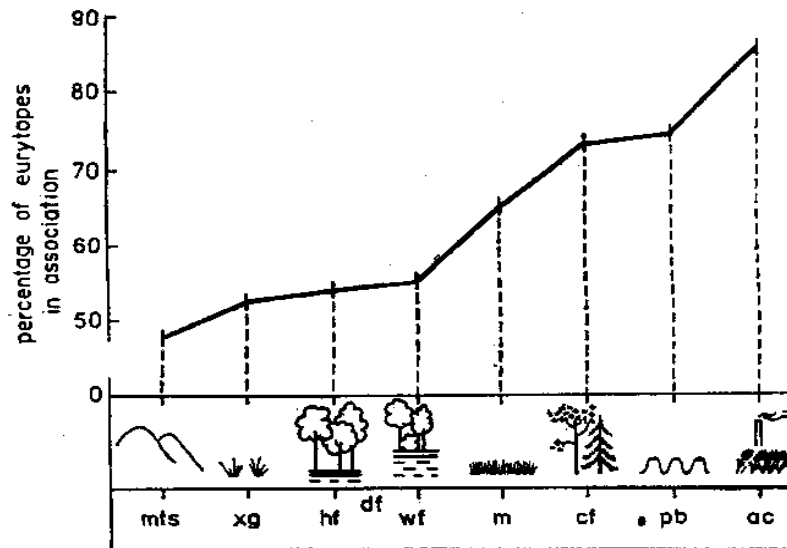
Reakcje fauny na degradację środowiska nie wykazują większego zróżnicowania w zależności od czynnika degradującego i wyrażają się w kilku zasadniczych typach. Są to:

- Zmiana pozycji dominacyjnej gatunków – należy do najprostszych reakcji występujących przy nieznacznym nasileniu czynnika degradującego, który jedynie w niewielkim stopniu zmienia warunki bytowania fauny.
- Nierówna redukcja poszczególnych grup troficznych – ma miejsce w przypadkach ostrego oddziaływania czynników degradujących na faunę. W ekosystemach zieleni miejskiej w miarę zbliżania się do centrum miasta maleje liczba owadów pasożytniczych, w nieco mniejszym stopniu drapieżnych, zaś wśród fitofagów znacznej redukcji podlegają formy o gryzącym aparacie gębowym. Stosunkowo najmniejsza redukcja ma miejsce w odniesieniu do saprofagów, które w warunkach miejskich znajdują bogatą bazę pokarmową, stąd znaczna liczba ich gatunków podlegających procesowi synantropizacji.
- Zwiększający się udział form eurybiontycznych (Ryc. 11). Zjawisko eliminacji z fauny miast form monofagicznych i oligofagicznych jest dobrze rozpoznane. Najliczniej przechodzą do centrum miast gatunki o szerokich zakresach tolerancji ekologicznej. Proces ten jest udokumentowany na przykładzie licznych grup owadów zasiedlających Warszawę.

Podsumowanie

Wprowadzenie metod ilościowych do faunistyki przekształciło ją w nowoczesną dyscyplinę naukową posiadającą:

- a) własne oryginalne koncepcje teoretyczne oraz specyficzną tematykę badawczą,



Ryc. 11. Rosnący udział gatunków o szerokich spektrach życiowych wśród bzygowatych (*Diptera: Syrphidae*) w gradiencie środowiskowym od gór (mts) do obszarów silnie uprzemysłowionych (ac) (wg PISARSKIEJ, 1980).

Fig. 11. Increasing proportion of species with wide tolerance among hover-flies (*Diptera: Syrphidae*) along an environmental gradient from mountains (mts) to industrial areas (ac) (after PISARSKA, 1980).

- b) bogaty arsenał metod jakościowych i ilościowych służących do zbierania informacji o faunie,
- c) metody matematyczne opracowania materiału dostosowane do charakteru danych faunistycznych.

Współczesna faunistyka posiada odrębną, samodzielną tematykę, dotyczy ona faun lokalnych, jej zainteresowania skierowane są na zasoby faunistyczne, w tym losy gatunków rzadkich. W swych badaniach nad tymi ostatnimi nawiązuje ona do tematyki ochrony przyrody, zawsze jednak zwracając uwagę na całość zasiedlenia oraz warunki dla kształtowania się kompleksów faunistycznych w różnych układach przyrodniczych.

Współczesna analiza faunistyczna otwiera możliwości:

1. ustalania pojemności gatunkowej środowiska w oparciu o precyzyjne metody matematyczne;
2. określania potencjalnej i realizowanej różnorodności gatunkowej w odniesieniu do pojedynczych ekosystemów, grup ekosystemów i krajobrazu;

3. waloryzacji środowisk w oparciu o empirycznie ustalone typy krzywych rozkładu liczebności gatunków;
4. określenie stopnia mozaikowości środowiska poprzez udział gatunków wykazujących rozkład typu „broken stick” w badanym zgrupowaniu (Tab. II);

Tab. II. Wartości wskaźników mozaikowości środowiska: gatunkowego M_s i numerycznego M_n dla pięciu kompleksów leśnych.

Values of habitat mosaic indices: specific (M_s) and numerical (M_n) for five forest complexes.

Lasy (Forests)	S	N	S'	N'	M_s	M_n
Puszcza Białowieska	33	6057	13	33	0.39	0.0054
Puszcza Kampinoska	25	1948	11	64	0.44	0.0329
Bieszczady	17	673	13	88	0.76	0.1308
Pieniny	18	216	16	113	0.89	0.5231
Bory bagienne – Tomsz	19	4795	6	109	0.32	0.0227

5. prognozowanie zmian w faunie przez ustalenie:
 - charakteru przewidywanych lub założonych zmian środowiska;
 - określenie związanych z nimi reakcji fauny:
 - ~ zmian liczebności,
 - ~ imigracji i ekstynkcji,
 - ~ zmian w pozycji gatunków w strukturze zgrupowania taksonomicznego.

SUMMARY

The development of quantitative methods of faunistic studies has opened new opportunities for investigations concerned with the fundamental question of how many animal species occur in a given area and why. The quantitative methods allow assessment of phenomena occurring in fauna both in natural habitats and in those transformed as a result of various forms of anthropopressure. Three issues are of particular importance here:

1. The species capacity of a habitat. A basic characteristic investigated in natural studies, it is estimated by measuring the actual number of species inhabiting the area or ecosystem under study. This value can be defined as: a) a raw number, b) a product of the processes of inflow and outflow of species, c) it may be estimated from a function.
2. Faunal richness. Measured using a number of indices, the most adequate of which are those of species diversity. The difficulty of interpreting the results can be overcome by using reference measures.

3. The structure of faunistic systems is an extended index allowing a broader interpretation of the observed phenomena. It is assessed with the help of rankings of distribution of species abundance. Four types of structure-related formulae can also serve as indices of the condition of ecosystems.

The phenomena observed in faunal communities are affected by: a) the size of the area and its history, b) differences between individual ecosystems, c) patchiness of the habitat, d) degree of transformation of the habitat.

Contemporary faunistics has developed tools making it possible to precisely evaluate natural systems in terms of structural normality and degree of transformation due to various forms of anthropopressure.

Faunistic studies on insects are the only source of information on the condition and richness of their communities as well as threats to and protection of these resources. Scientific exploration of these issues is a standing duty of contemporary faunistics and a way of fulfilling the obligations set forth in agenda 21 of the Rio de Janeiro convention.

PIŚMIENNICTWO

- BLONDEL J., 1979: Biogéographie et écologie. Masson, Paris, 173 ss.
- CANCELA DA FONSECA J. P., 1991: Ecological diversity and ecological systems complexity; local or global approach? *Rev. Écol. Biol. Sol*, **21**, 3: 299-327.
- HAGVAR S., 1982: *Collembola* in Norwegian coniferous forest soils I. Relations to plant communities and soil fertility. *Pedobiologia*, **24**: 255-296.
- HUTCHINSON G.E., 1959: Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natural.*, **93**: 145-159.
- MACARTHUR R. H., 1957: On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, **43**: 293-295.
- MARGALEF R., 1958: Information theory in ecology. *General Systems*, **3**: 36-71.
- PRESTON F. W., 1948: The commonness and rarity of species. *Ecology*, **29**: 254-283.
- SHANNON C. E., WEAVER W., 1949: The mathematical theory of communication. Urbana, 117 ss.
- SIMPSON E. H., 1949: Measurement of diversity. *Nature*, **163**: 688.
- TROJAN P., 1980: Współczesne problemy faunistyki. *Wiad. entomol.*, **1**: 3-14.
- Trojan P., 1992: Analiza struktury fauny. *Memorab. zool.*, **47**: 1-121.
- TROJAN P., GÓRSKA D., WEGNER E., 1982: Processes of synanthropization of competitive animal associations. *Memorab. zool.*, **37**: 125-135.
- WHITTAKER R. H., 1972: Evolution and measurements of species diversity. *Taxon*, **21**: 213-251.

