

Występowanie zwierząt w pofragmentowanym środowisku leśnym – wpływ czynników w skali wyspy i krajobrazu

Animal occurrence in fragmented forest habitats – important factors at the patch and landscape scale

Rafał Banul^{1*}, Agnieszka Kosewska², Jakub Borkowski¹

Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie, Wydział Kształtowania Środowiska i Rolnictwa, ¹Katedra Leśnictwa i Ekologii Lasu, Pl. Łódzki 2, 10-727 Olsztyn; ²Katedra Entomologii, Fitopatologii i Diagnostyki Molekularnej, ul. Prawocheńskiego 17, 10-720 Olsztyn

*Tel. + 48 604649407, e-mail: rafal.banul@uwm.edu.pl

Abstract. To date, in research, the main determinants influencing animal assemblages in fragmented forests have been considered to be forest island area and degree of isolation. Such a simplistic approach may have detrimental effects on the obtained results and conclusions, since there are a large number of other factors determining animal persistence in forest islands. In order to identify these factors and evaluate their importance, we reviewed the scientific literature on the topic. In addition to the island area, also patch shape, edge effects and local plant community structure are crucial factors affecting animal assemblages at the forest island scale. At the landscape scale, the total number of forest islands and their combined area, matrix permeability, occurrence of wide ecological corridors as well as isolated trees and woodlands appear to be the most significant factors.

Our review further indicates that many of these elements also tend to interact. For instance, edge effects may reduce the area of suitable habitat in a forest patch. Furthermore, some fragmentation effects may be masked by species traits e.g. mobility, food preferences or habitat specialisation. The landscape context also plays a crucial role in animal persistence in fragmented forests. We thus conclude that there is a strong need to investigate the above-mentioned components of habitat fragmentation at the local and landscape scale using appropriate bio-indicators.

Keywords: habitat fragmentation, biodiversity, animals

1. Wstęp

Rolnictwo, wylesienia, urbanizacja i budowa dróg to aspekty działalności człowieka, które często przyczyniają się do negatywnych zmian w środowisku przyrodniczym (Broadbent et al. 2008; Fuentes-Montemayor et al. 2013; Kosewska et al. 2014). Przede wszystkim nieodwracalnie traci się naturalne i półnaturalne zbiorowiska leśne kosztem pól uprawnych (Brockerhoff et al. 2008). Obszary rolnicze w Europie stanowią ok. 50% powierzchni (Stoate et al. 2009), podczas gdy leśne od kilku do kilkudziesięciu procent, w zależności od kraju (FOREST EUROPE, UNECE, FAO 2011). Niekorzystny wpływ rolnictwa wynika głównie z intensyfikacji prowadzącej do powstawania monokulturowych upraw wielkoobszarowych, a także stosowania środków ochrony roślin i nawozów sztucznych, niejednokrotnie w nadmiernych ilościach (Opotovsky et al. 2010). W celu łagodzenia negatywnego wpływu niezbędna jest wiedza wyjaśniająca jego istotę i konsekwencje. Lasy stanowią ostoję różnorodności biologicznej, ponad

połowa gatunków roślin i zwierząt lądowych żyje w lasach. Z tego względu ekosystemom leśnym powinno się poświęcać szczególną uwagę (Brockerhoff et al. 2008). Szacuje się, że w ciągu ostatnich stuleci powierzchnia lasów na Ziemi została zredukowana niemal o połowę. W skali globalnej ich powierzchnia zmalała o około 70 mln ha zaledwie w ciągu kilkunastu (1990–2005) lat (FAO 2012a). Ubytek lasów jest szczególnie zauważalny w przypadku strefy międzyzwrotnikowej, gdzie zbiorowiska leśne doznały silnej ekspansji rolnictwa (Harvey et al. 2006). W Afryce w ciągu ubiegłego stulecia minimum 10 mln ha obszarów leśnych zostało bezpowrotnie utraconych, a 80% pierwotnie ciągłych zbiorowisk leśnych uległo fragmentacji (Norris et al. 2010). W dalszym ciągu na większości kontynentów (z wyjątkiem Europy) widoczny jest nieustanny spadek powierzchni lasów w wyniku deforestacji. W rezultacie powstaje mozaika terenów leśnych oraz antropogenicznych (Broadbent et al. 2008; Fuentes-Montemayor et al. 2012; Fuentes-Montemayor et al. 2013).

Wpłynęło: 5.09.2017 r., zrecenzowano: 4.01.2018 r., zaakceptowano: 17.01.2018 r.

Obszary leśne w pofragmentowanym środowisku charakteryzują się zróżnicowaną powierzchnią oraz różnym stopniem izolacji płatów/wysp (Fahrig 2003). Ponadto w nowopowstałych środowiskach wyspowych zachodzi szereg innych zmian, wśród których zazwyczaj wymienia się: niekorzystny stosunek długości granicy wyspy do jej powierzchni (Fuentes-Montemayor et al. 2012), efekty skraju (Broadbent et al. 2008), przekształcone warunki mikroklimatyczne (Cabrera-Guzmán, Reynoso 2012), zachwiane powiązania ekologiczne między gatunkami flory i fauny (Bruna et al. 2005; Rodriguez-Cabal et al. 2007) lub zmiany w ich strukturze gatunkowej (Broadbent et al. 2008; Gaublomme et al. 2008; Filgueiras et al. 2011). W konsekwencji proces ten prowadzi do utraty różnorodności biologicznej zarówno na pojedynczych wyspach, jak i w całym krajobrazie (Brosi 2009).

Badania wpływu fragmentacji na organizmy żywe można umieścić w obrębie jednego z dwóch nurtów badań ekologicznych: teorii biogeografii wysp lub dynamiki metapopulacji. W ramach pierwszej teorii uwaga badaczy koncentruje się na charakterystyce wyspy oraz stopniu jej izolacji, w ramach drugiej na łączności pofragmentowanego środowiska oraz możliwościach dyspersji izolowanych subpopulacji zwierząt (Collinge 1996). Wpływ fragmentacji na zwierzęta można zatem rozpatrywać w różnej skali. Niektóre z czynników (np. kształt wyspy) determinują strukturę zgrupowań zwierząt na poziomie pojedynczego płatu, inne zaś oddziałują w skali krajobrazu (np. liczba wysp). Większość opracowań skupia się głównie na powierzchni wysp leśnych (tab. 1). Pominiecie pozostałych czynników charakteryzujących fragmentację może być przyczyną niepoprawnego wnioskowania o jej wpływie na stan różnorodności biologicznej. Ponadto w literaturze dotyczącej fragmentacji znaleźć można zróżnicowane informacje mówiące o negatywnym, pozytywnym lub żadnym wpływie poszczególnych cech fragmentacji środowiska na kształtowanie się struktury całego zgrupowania zwierząt zamieszkujących wyspy leśne. Istnieje zatem potrzeba usystematyzowania informacji dotyczących procesów fragmentacji środowiska leśnego oraz ich wpływu na zgrupowania fauny.

Praca w szczególności przedstawia reakcje zwierząt na zmiany w środowisku ich bytowania. Ponadto wskazuje ona elementy modyfikujące wspomniane reakcje, związane m.in. z uwzględnianą skalą przestrzenną lub charakterystyką uwzględnionego w badaniach gatunku zwierząt (np. preferencje pokarmowe, wykorzystanie środowiska). Wnioski wyciągnięte na tej podstawie można wykorzystać w gospodarowaniu środowiskiem leśnym w przekształconym przez człowieka krajobrazie i ograniczaniu negatywnych dla różnorodności biologicznej skutków fragmentacji siedlisk leśnych.

Niniejsza praca ma na celu zebranie i usystematyzowanie istniejących w literaturze zasadniczych czynników kształtujących strukturę fauny zarówno na poziomie pojedynczej wyspy, jak również całego krajobrazu. Przeszukano bazę ogólnodostępnej wyszukiwarki artykułów naukowych Google Scholar. Zastosowanym kryterium wyszukiwania były wyrazy: habitat, fragmentation, forest, animals. Literatura dotycząca tematyki fragmentacji środowiska jest obszerna.

W celu usystematyzowania dostępnych informacji wybrane zostały prace badające wpływ fragmentacji lasów na występowanie zwierząt, w tym analizujące wpływ powierzchni wyspy, kształtu, efektów skraju oraz jej otoczenia (całego krajobrazu).

2. Czynniki oddziałujące na zgrupowania zwierząt w skali pojedynczej wyspy leśnej

2.1. Efekty skraju

Tylko w samej Amazonii w wyniku deforestacji w skali rocznej powstaje do 40 000 km długości granicy między lasami a obszarami antropogenicznymi (Broadbent et al. 2008). Granica ta może przyjmować zasadniczo dwa rodzaje przejścia z jednego układu ekologicznego w drugi: ostre i gwałtowne lub łagodne i stopniowe (Collinge, Palmer 2002). Na styku obu układów ekologicznych struktura i warunki funkcjonowania fauny są inne niż w ich wnętrzu. Zjawisko to jest określane mianem efektów skraju (Babak, He 2009), czyli zmian zachodzących w biocenozie i biotopie w środowisku leśnym graniczącym z przestrzenią otwartą (Mesquita et al. 1999). Zasięg tych zmian determinowany jest przez wspomniany sposób przejścia układów ekologicznych (Didham, Lawton 1999). Przykładowo granicę o stopniowym i łagodnym charakterze generują łagodniejszy negatywny wpływ przestrzeni otwartej na środowisko leśne niż ma to miejsce przy ostrej granicy (Sławski, Sławska 2000).

Efekty skraju utożsamiane są z trzema typami zmian zachodzących na skraju środowiska leśnego. Abiotyczne efekty (dotyczące zmiany fizycznych warunków środowiska) powodują m.in. różnice w wilgotności i temperaturze powietrza między wnętrzem i skrajem wyspy. Zmiany te prowadzą często do kolejnego typu efektów skraju posiadających charakter biotyczny. Przede wszystkim dotyczą one różnic w liczebności i dyspersji organizmów żywych między wspomnianymi strefami. Ostatni typ to pośrednie efekty skraju, niezwiązane z bezpośrednim wpływem czynników abiotycznych na zwierzęta, np. poprzez zwiększoną insolację, zmianę w obfitości bazy pokarmowej, zarówno roślinnej, jak i zwierzęcej. Pośrednie efekty skraju obejmują zatem modyfikacje szeroko rozumianych interakcji ekologicznych między organizmami żywymi, np. drapieżnictwo, konkurencję czy zapylenie (Murcia 1995). Gdy istnieje duży udział środowiska skraju względem powierzchni wyspy, efekty skraju mogą przyczyniać się do zmian w zgrupowaniach fauny nawet głęboko we wnętrzu wysp leśnych (Ewers, Didham 2008; Banks-Leite et al. 2010). Zmiany te przejawiają się głównie w zmniejszaniu liczebności oraz całkowitym ustępowaniu gatunków związanych ze środowiskiem leśnym (Ewers, Didham 2008). W konsekwencji efekty skraju są jednym z czynników (obok np. powierzchni i izolacji) determinujących stan różnorodności biologicznej pofragmentowanych lasów (González et al. 2015).

Z uwagi na złożony charakter oraz zmienność w miejscu i czasie pojawiającego się oddziaływania, ważnym elementem staje się miara intensywności wpływu efektów skraju

Tabela 1. Przegląd niektórych prac przyrodniczych analizujących wpływ fragmentacji środowiska na zgrupowania zwierząt
 Table 1. An overview of selected papers analyzing the impact of habitat fragmentation on animals assemblages

Lp. No.	Referencje References	Wybrane grupy zwierząt Animals used in surveys	Cecha wyspy/ krajobrazu Patch/landscape feature investigated					
			powierzchnia / area	izolacja / isolation	kształt wyspy / patch shape	efekty skraju / edge effects	roślinność / vegetation	otoczenie / matrix
1	Halme, Niemelä (1993)	biegaczowate / carabid beetles	+	+				
2	Delin, Andre (1999)	wiewiórka ruda / red squirrel	+	+			+	
3	Haddad (1999)	motyle / butterflies		+				
4	Gibb, Hochuli (2002)	stawonogi / arthropods	+				+	
5	Watson et al. (2004)	ptaki / birds	+	+	+		+	+
6	Antongiovanni, Metzger (2005)	ptaki / birds	+					+
7	Bruna et al. (2005)	mrówki / ants	+	+			+	
8	Feer, Hingrat (2005)	chrząszcze / beetles	+	+				
9	Pardini et al. (2005)	ssaki / mammals	+	+			+	
10	Uezu et al. (2005)	ptaki / birds	+	+				
11	Brosi et al. (2008)	pszczoly / bees					+	+
12	Gaublomme et al. (2008)	biegaczowate / carabid beetles	+				+	+
13	Martensen et al. (2008)	ptaki / birds	+	+			+	
14	Brosi (2009)	pszczoly storczykowe / orchid bees	+	+	+			+
15	Cherkaoui et al. (2009)	ptaki / birds	+	+	+		+	
16	Banks-Leite et al. (2010)	ptaki / birds	+				+	+
17	Opatovsky et al. (2010)	pająki / spiders						+
18	Filgueiras et al. (2011)	poświętnikowate / scarab beetles	+	+			+	
19	Cabrera-Guzmán, Reynoso (2012)	plazy, gady / amphibians reptiles	+		+		+	
20	Fuentes-Montemayor et al. (2012)	ćmy / moths	+	+	+		+	+
21	Arroyo-Rodríguez et al. (2013)	wyjec czarny / black howler	+	+	+			+
22	Fuentes-Montemayor et al. (2013)	nietoperze, owady / bats, insects	+		+		+	+
23	Carrara et al. (2015)	ptaki / birds					+	+
24	González et al. (2015)	stawonogi / arthropods	+	+			+	+

na zwierzęta wewnątrz obszarów leśnych. Intensywność oddziaływania (siła i zasięg) otoczenia wysp na ich wnętrze jest funkcją szeregu elementów. Oprócz charakteru samej granicy istotną rolę pełnią tu m.in.: kontrast między granicą i wnętrzem danego układu ekologicznego, usytuowanie gra-

nicy płatu lasu względem kierunków geograficznych, jego powierzchnia, pora roku, preferencje siedliskowe zwierząt oraz struktura roślinności w otoczeniu wyspy (Matlack 1993; Didham, Lewton 1999; Niemelä et al. 2007; Banks-Leite et al. 2010; Lenz et al. 2014). W porównaniu do strefy we-

wewnętrznej skraj wysp leśnych charakteryzuje się zazwyczaj większą insolacją i mniejszą wilgotnością powietrza (Shaw et al. 2007; Sławski 2008) oraz gleby (Gehlhausen et al. 2000), co często prowadzi do różnic w strukturze roślinności między tymi strefami (Hofmeister et al. 2013). W porównaniu z wnętrzem wyspy leśnej struktura na jej skraju jest zazwyczaj bardziej zróżnicowana pod względem jakościowym, ilościowym oraz przestrzennym. W większym zagęszczeniu występują w niej m.in. siewki drzew i roślinność krzewiasta (de Casenave et al. 1995; Gehlhausen et al. 2000). Wywiera to wpływ na zgrupowania zwierząt poprzez modyfikacje w dostępności pokarmu czy miejsc schronienia i rozrodu (Batáry et al. 2014). W efekcie, niektóre zwierzęta (np. owady roślinożerne) na granicy środowiska leśnego mogą reagować wzrostem liczby gatunków i ich liczebności. W konsekwencji w strefie tej obserwuje się również podwyższone zagęszczenie owadożernych gatunków zwierząt (Grow et al. 2013; González et al. 2015). Zdarza się jednak, że zwierzęta (np. leśne gatunki płazów wymagające zacienionego i wilgotnego środowiska) unikają tej strefy ze względu na zbyt zróżnicowane warunki mikroklimatyczne, strukturę roślinności czy zwiększone ryzyko ataku drapieżników pochodzących z przestrzeni otwartej (Schneider-Maunoury et al. 2016; Sosa, de Casenave 2016).

W związku z powyższym pominięcie intensywności oddziaływania efektów skraju przy ocenie skutków fragmentacji może generować liczne błędy (Ewers, Didham 2008). Według niektórych badaczy (Ewers, Didham 2008; Schneider-Maunoury et al. 2016) to właśnie efekty skraju są czynnikiem determinującym zmiany w zgrupowaniach zwierząt zachodzące w środowiskach wyspowych, zwłaszcza tych o niewielkiej powierzchni. W ich przypadku zasięg oddziaływania skraju jest relatywnie większy, często powodując brak stabilnej strefy wnętrza wyspy (Banks-Leite et al. 2010).

2.2. Powierzchnia wyspy

Jak wspomniano, fragmentacja lasów wiąże się przede wszystkim z powstawaniem szeregu kompleksów leśnych (wysp) o mniejszej powierzchni. W konsekwencji dochodzi do jakościowych i ilościowych zmian w lokalnych zgrupowaniach zwierząt (Schoereder et al. 2004; Magura, Kődöbocz 2007). Jednym z istotniejszych czynników modyfikujących intensywność tych zmian jest powierzchnia płatu. Bardzo często wraz z jej zmniejszeniem maleje liczba oraz liczebność gatunków w nim występujących (Filgueiras et al. 2011; Cabrera-Guzmán, Reynoso 2012; Fuentes-Montemayor et al. 2012). Zależność ta jest jednym z filarów teorii biogeografii wysp MacArthura i Wilsona (Magura et al. 2001), jednakże znaleźć można doniesienia ilustrujące odwrotny trend (Halme, Niemelä 1993; Niemelä 2001; Cabrera-Guzmán, Reynoso 2012). Tłumaczy się to zwykle faktem, że na małych wyspach oprócz gatunków stenotopowych, silnie przystosowanych do warunków jednego rodzaju środowiska, występują również gatunki eurytopowe, które charakteryzują się znacznymi możliwościami adaptacyjnymi do zmieniających

się warunków środowiska. Pozwala im to na wykorzystywanie wielu różnych siedlisk. Dodatkowo na małych wyspach mogą pojawiać się gatunki napływające ze środowiska sąsiadującego, traktujące taką niedużą wyspę jako element tego środowiska. Zwierzęta te zamieszkują zasadniczo przestrzeń otwartą, są jednak w stanie penetrować środowisko leśne w sposób oportunistyczny. Ich występowanie na małych wyspach wiąże się z charakterystycznym dla takich środowisk niekorzystnym stosunkiem obwodu do powierzchni, zwiększającym relatywny udział środowiska skraju kosztem strefy wewnętrznej o charakterze typowo leśnym (Halme, Niemelä 1993; Magura et al. 2001; Schoereder et al. 2004). Dla przykładu Halme i Niemelä (1993) badając zgrupowania biegaczowatych (Carabidae) w zbiorowiskach leśnych o różnej powierzchni, stwierdzili że wraz ze zmniejszaniem się powierzchni płatu lasu wzrastał udział gatunków typowych dla powierzchni otwartej, a w efekcie również całkowite bogactwo gatunkowe. Podobne wyniki otrzymali Magura i in. (2001) oraz Gibb i Hochuli (2002). Należy jednak wyraźnie stwierdzić, że z punktu widzenia ochrony różnorodności biologicznej znacznie ważniejsza jest obecność gatunków typowo leśnych (ustępujących na skutek procesów fragmentacji) niż eurytopowych, czy gatunków charakterystycznych dla terenów przekształconych przez człowieka, zwłaszcza że zwierzęta te na małych wyspach decydują o zjawisku konkurencji, w wyniku której gatunki leśne ustępują (Halme, Niemelä 1993).

Istnieją też inne przyczyny, dla których wielkopowierzchniowe wyspy nie zawsze odznaczają się większą różnorodnością biologiczną zwierząt (Filgueiras et al. 2011). Relacja między powierzchnią wyspy a zgrupowaniami fauny może być na przykład modyfikowana przez dostępność pokarmu lub miejsc do zimowania czy rozrodu (Halme, Niemelä 1993; Magura et al. 2001; Watson et al. 2004; Feer, Hingrat 2005). Zdarza się, że gatunki o podobnych wymaganiach siedliskowych, przy odmiennych preferencjach pokarmowych, reagują w różny sposób na zmianę powierzchni wyspy (Uezu et al. 2005; Martensen et al. 2008). Watson i in. (2004) badając bogactwo gatunkowe awifauny, stwierdzili obecność gatunków owocożernych przede wszystkim w dużych płatach lasu. Wiązało się to jednak głównie z pozytywnym oddziaływaniem powierzchni na występowanie roślin owocodajnych. Podobną zależność zauważyli Magura i in. (2001) w odniesieniu do wielkości wyspy, ilości martwych drzew i występowania niektórych gatunków owadów np. biegacza pomarszczonego *Carabus intricatus* L., który zimuje w martwym drewnie. Natomiast Feer i Hingrat (2005) wykazali pośredni związek między powierzchnią wyspy i występowaniem gatunków chrząszczy koprofagicznych. W badaniach tych autorów liczba gatunków i ich liczebność nie tyle była związana z samą powierzchnią wyspy, co z występowaniem dużych ssaków determinowanym przez powierzchnię płatu (Feer, Hingrat 2005). Elementem modyfikującym wpływ wielkości wyspy na zwierzęta może być również miejsce gatunku w łańcuchu pokarmowym. Stwierdzono przykładowo, że zwierzęta z wyższych poziomów troficznych (np. pająki, parazytoidy) są najbardziej podatne na spadek powierzchni wyspy

leśnej. Zwierzęta te niejednokrotnie cechują się ograniczoną liczbą preferowanych gatunków ofiar. W sytuacji, gdy brakuje ofiar na małych wyspach na skutek dużego zagęszczenia drapieżników, zwierzęta te nie są w stanie zmienić swoich nawyków żywieniowych i wymierają (Gibb, Hochuli 2002).

Dla badań nad wpływem wielkości wyspy na zbiorowiska fauny istotne znaczenie ma wybór gatunków (Nietupski et al. 2011). W zależności bowiem od grupy taksonomicznej zwierzęta w odmienny sposób mogą reagować na spadek powierzchni lasów w wyniku fragmentacji (Cabrera-Guzmán, Reynoso 2012). Stwierdzono na przykład, że płazy liczniej występują na wielkopowierzchniowych fragmentach lasu, podczas gdy w przypadku gadów występuje zależność odwrotna. Płazy do życia i rozwoju potrzebują wilgotnego środowiska, którego na małych wyspach praktycznie nie ma na skutek zwiększonej cyrkulacji powietrza i insolacji. Zwierzęta te, w przeciwieństwie do gadów, oddychają nie tylko płucami, ale również przez skórę, co czyni je szczególnie wrażliwymi na przesuszenie środowiska (Cabrera-Guzmán, Reynoso 2012). Powyższe rozważania ponownie prowadzą do wniosku, że gatunkami najbardziej odpowiednimi do badań nad wpływem fragmentacji na różnorodność biologiczną są te związane ze środowiskiem leśnym. Zwierzęta te potrzebują zazwyczaj stabilnych warunków bytowania (m.in. mikroklimatu, struktury roślinności), które znajdują tylko we wnętrzu dużych wysp leśnych (Magura et al. 2001; Watson et al. 2004). Zdarza się jednak, że niektóre z nich nie reagują negatywnie (np. zmniejszeniem liczebności gatunku) na spadek powierzchni wysp. W większości przypadków będzie to dotyczyć gatunków o arealach osobniczych mniejszych niż powierzchnia najmniejszego uwzględnianego w badaniach fragmentu leśnego. Negatywne zmiany w ich występowaniu będą możliwie do zaobserwowania dopiero w momencie spadku powierzchni wyspy poniżej określonego progu (Cherkaoui et al. 2009). Tak więc, pomimo wspomnianych wcześniej rozbieżności w relacji między wielkością wyspy a występowaniem zwierząt, stwierdzić należy, że z punktu widzenia ochrony różnorodności biologicznej, wpływ fragmentacji środowiska leśnego i zachodzący w jej następstwie spadek wielkości zbiorowisk leśnych mają jednoznacznie negatywny wpływ na różnorodność biologiczną.

2.3. Kształt wyspy

Kolejnym czynnikiem wpływającym na strukturę zgrupowań zwierząt we wnętrzu fragmentu lasu jest jego kształt (Orrock et al. 2011; Fuentes-Montemayor et al. 2012). Uwzględniono go w nielicznych badaniach nad wpływem fragmentacji środowiska leśnego na zgrupowania zwierząt (tab. 1), jednak jego znaczenie wydaje się istotne (Ewers, Didham 2006; Cherkaoui et al. 2009; Orrock et al. 2011). Płaty lasu o takiej samej powierzchni i podobnej strukturze roślinności, na skutek swojego kształtu, mogą się istotnie różnić pod względem panujących w nich warunków bytowania zwierząt. Jako przykład Coligne (1996) podaje dwa obszary o identycznej powierzchni, lecz o innym kształ-

cie (wydłużonym i pełnym). Zasadniczo wyspy o pełnym kształcie – zbliżone do kwadratu lub koła – cechują się mniejszym udziałem środowiska skraju, które jak wspomniano jest podatne na wpływ przestrzeni otwartej (Coligne 1996; Fuentes-Montemayor et al. 2012). Więcej tego rodzaju środowiska znajduje się w wyspach lasu o kształcie wydłużonym lub posiadających silnie rozwiniętą granicę (duża liczba półwyspów i zatok). W takiej sytuacji wyspa lasu, podobnie jak jej mały odpowiednik, nie zawiera w swoim wnętrzu środowiska o stabilnych warunkach bytowania zwierząt i nawet jej duża powierzchnia nie jest w stanie niwelować negatywnych skutków działania efektów skraju (Ewers, Didham 2006; Cherkaoui et al. 2009). W rezultacie może to ograniczać występowanie niektórych gatunków zwierząt (np. leśnych gatunków motyli) we wnętrzu fragmentów leśnych (Hamazaki 1996; Fuentes-Montemayor et al. 2012). Może to powodować, że wyspy o odmiennym kształcie – wydłużonym lub pełnym zamieszkiwane są przez różne gatunki zwierząt (Cherkaoui et al. 2009). Z tego względu weryfikacja kształtu stanowi ważne narzędzie w ocenie warunków biotycznych i abiotycznych bytowania zwierząt w pofragmentowanym środowisku (Helzer, Jelinski 1999; Cherkaoui et al. 2009).

Kierunek zmian w zgrupowaniach zwierząt (ilości gatunków i ich liczebności) w zależności od kształtu wyspy może się jednak różnić od opisanego powyżej. Dla przykładu Hamazaki (1996) w swoich badaniach nad dwuparcami (*Oxidis gracilis* C.L. Koch) stwierdził zwiększoną liczebność tych bezkręgowców w środowisku wyspowym o kształcie wydłużonym. Brosi i in. (2008) oraz Brosi (2009) stwierdzili, że sposób reakcji zwierząt na kształt wyspy uzależniony jest od ich preferencji siedliskowych. W przypadku pszczołowatych Apidae zwiększający się udział skraju wyspy powodował ustępowanie przedstawicieli plemienia Meliponini oraz większą liczebność plemion Apini i Euglosini, głównie ze względu na ich preferencje w stosunku do granicy zbiorowisk leśnych (Brosi et al. 2008; Brosi 2009). Z kolei zwierzęta niezwiązane z jednym rodzajem środowiska, mogące występować w środowisku leśnym na jego skraju i w przestrzeni otwartej (eurybionty), nie reagują spadkiem lub wzrostem liczby gatunków oraz ich liczebności na skutek zwiększającego się udziału środowiska skraju na wyspie leśnej (Watson et al. 2004). Wśród takich zwierząt można wymienić owady z rodzaju trzyszcz *Cincidela* spp., które występują zarówno na skraju wysp leśnych, jak i w przestrzeni otwartej (Orrock et al. 2011). Kształt wyspy nie wywołuje również żadnych zmian w strukturze zgrupowań gatunków leśnych o małych arealach osobniczych, zamieszkujących zwłaszcza duże wyspy, które mimo niekorzystnego kształtu (np. wyspy wydłużone) posiadają strefę wewnętrzną wystarczającą, aby zapewnić tej grupie zwierząt stabilne warunki bytowania – schronienie, żer, rozród. Do takich zwierząt można zaliczyć gatunki z rzędu wróblowych Passeriformes, które charakteryzują się małymi rozmiarami ciała i niewielkimi arealami osobniczymi (Watson et al. 2004; Cherkaoui et al. 2009).

3. Czynniki oddziałujące na zgrupowania zwierząt w skali całego krajobrazu

W wyniku ekspansywnej działalności człowieka coraz większa część naturalnych ekosystemów poddawana jest przekształceniom. W zależności od regionu świata oraz rozpatrywanej skali przestrzeni antropogeniczna cechuje się różnym udziałem i składem obszarów zmodyfikowanych przez człowieka oraz środowisk stosunkowo naturalnych. W efekcie, coraz większe znaczenie dla ogólnego poziomu różnorodności biologicznej na świecie mają obszary znajdujące się w przestrzeni zmodyfikowanej przez człowieka (Carrara et al. 2015).

Znaczna część autorów w dotychczasowych badaniach nad skutkami fragmentacji skupiała się głównie nad cechami pojedynczych wysp, pomijając przy tym rolę ich otoczenia, które wraz z owymi wyspami tworzy krajobraz. Tymczasem, według niektórych doniesień rola ta jest niezwykle istotna (Collinge, Palmer 2002). Analizowanie skutków fragmentacji przez pryzmat charakterystyki samej wyspy jest podejściem ograniczonym, ponieważ fragmentacja środowiska obejmuje cały krajobraz (Fahrig 2003), a struktura zgrupowań fauny w konkretnym jego miejscu stanowi wypadkową działania wielu czynników nie tylko w mikro- (np. powierzchnia wyspy, kształt, struktura roślinności), ale i w makroskali (np. liczba oraz całkowita powierzchnia wysp leśnych, ich udział w krajobrazie) (Debinski et al. 2001; Arroyo-Rodríguez et al. 2013; Fuentes-Montemayor et al. 2013).

Kluczowym elementem ochrony różnorodności biologicznej w krajobrazie jest zachowanie gatunków zwierząt związanych z lasami. Nie tylko wyspowy charakter ekosystemów leśnych, ale również ubytek ich powierzchni jako efekt fragmentacji prowadzić może do dominacji gatunków eurybiotycznych, inwazyjnych oraz absencji przedstawicieli fauny leśnej (Umetsu, Pardini 2007). Twierdzi się, że istnieje wartość progowa udziału środowiska leśnego w krajobrazie, poniżej której gatunki najbardziej wrażliwe ustępują na skutek wzmożonego działania efektów fragmentacji (Fahrig 2003). Przykładowo dowiedziono, że ubytek lasów w krajobrazie do poziomu poniżej 10% powoduje ustąpienie większości leśnych gatunków ptaków. W związku z tym utrzymanie w krajobrazie wysokiego poziomu różnorodności biologicznej leśnych gatunków zwierząt ściśle uzależnione jest od zachowania dużej powierzchni ekosystemów leśnych (Radford et al. 2005; Carrara et al. 2015). Duża powierzchnia lasów w krajobrazie oznacza ich mniejszą izolację (Fahrig 2003), co sprzyja gatunkom niezdolnym do przemieszczania się na dalekie odległości, np. leśnym gatunkom świerszczy, które nie posiadają zdolności do lotu (Ribas et al. 2005). Istotnym elementem jest również łączna liczba wysp, składających się na sumaryczną powierzchnię lasów. Duża ich liczba wiąże się ze znaczącym udziałem środowiska skraju w krajobrazie, a przez to w strukturze ilościowej i jakościowej zgrupowań zwierząt uwidacznia się dominacja gatunków związanych z tym rodzajem środowiska, np. wzrasta liczebność pszczoły miodnej *Apis mellifera* L. (Watson et al. 2004; Brosi et al. 2008). Istotnym czynnikiem dla utrzymania fauny leśnej w krajobrazie, oprócz

ilości zbiorowisk leśnych, jest również ich pochodzenie. Okazało się bowiem, że lasy pochodzenia sztucznego nie zapewniają takim zwierzętom tych samych warunków, co lasy naturalne lub do nich zbliżone. Las pochodzenia sztucznego, zwłaszcza w początkowych fazach rozwoju, cechuje się uproszczoną strukturą roślinności. Drzewostan jest zasadniczo jednowiekowy, bez dobrze rozwiniętej warstwy roślin krzewiastych i zielnych, które stanowią bazę pokarmową, schronienie oraz miejsce rozrodu. Z tego względu niektóre gatunki nie znajdują warunków dogodnych do życia. Jednym z nich jest ptak drwal jednobarwny *Hylexetastes uniformis* Hellmayr z rodziny garncarzowatych Furnariidae, który występuje tylko w lasach Amazonii o charakterze naturalnym (Moura et al. 2013; Batary et al. 2014).

Łączność jako cecha krajobrazu pełni niebagatelną rolę w ułatwianiu dyspersji zwierzętom. Wykorzystują one różne rodzaje środowiska w zależności od etapu ich cyklu rozwojowego, płci, możliwości dyspersyjnych, pory roku, a przez to muszą przemieszczać się w krajobrazie (Law, Dickman 1998; Debinski et al. 2001; Joly et al. 2001; Fuentes-Montemayor et al. 2013). Charakter środowiska w otoczeniu wysp leśnych determinuje intensywność oddziaływania efektów skraju oraz mobilność zwierząt w krajobrazie. Roślinność drzewiasta oraz krzewiasta w otoczeniu wysp tworzy strefę buforową ograniczającą oddziaływanie przestrzeni otwartej na wewnętrzną część wyspy zapewniającą stabilne warunki środowiska leśnego. Fauna leśna na takich wyspach jest w stanie funkcjonować nie tylko w ich wnętrzu, ale również w strefie ich skraju, a nawet w sposób oportunistyczny penetrować przestrzeń poza wyspą (Antongiovanni, Metzger 2005). Przykładowo, charakter roślinności w otoczeniu wysp leśnych był czynnikiem decydującym o wykorzystaniu przestrzeni poza wyspą przez gerezę angolańską (*Colobus angolensis palliatus* Peters) – gatunek ssaka z rodziny koczokodanowatych (Cercopithecidae) zamieszkujący lasy w środkowej Afryce. Jest to gatunek zasadniczo preferujący lasy. Struktura roślinności w otoczeniu fragmentów lasu (obecność wysokiej roślinności krzewiastej, drzewiastej oraz upraw drzew owocowych) zapewniała warunki zbliżone do środowiska leśnego, dzięki czemu gatunek ten był zdolny do przemieszczania się nawet na znaczne odległości w krajobrazie poza wyspą (Anderson et al. 2007).

Rola roślinności w otoczeniu wysp jest szczególnie istotna w przypadku gatunków o dużych arealach, zdolnych do pokonywania znacznych odległości (np. drapieżniki), które regularnie opuszczają wyspy leśne w poszukiwaniu pokarmu. Przykładowo nietoperze z rodzaju nocek *Myotis* spp. w krajobrazie przemieszczają się pomiędzy wyspami leśnymi oraz kępami zadrzewień śródpolnych, gdzie znajdują bogatą bazę pokarmową (owady). W przypadku braku dostatecznej ilości takich zbiorowisk roślinnych w krajobrazie zwierzęta te są zmuszone do bardziej intensywnego poszukiwania żeru, a co za tym idzie ponoszą duży wysiłek energetyczny (Tubelis et al. 2007; Umetsu, Pardini 2007; Fuentes-Montemayor et al. 2013). Z tego względu sprzyjający dyspersji zwierząt charakter przestrzeni tła, np. gdy w otoczeniu wysp występuje znaczna ilość zadrzewień i krzewów, jest czynnikiem mogącym w sposób istotny łagodzić negatywne skutki fragmentacji (Antongiovanni, Metzger

2005). Odnowienia roślinności naturalnej w pobliżu wysp leśnych, oprócz ułatwiania dyspersji zwierząt, stanowić mogą alternatywne środowiska ich bytowania (Umestsu, Pardini 2007). Należy jednak nadmienić, że dla zwierząt o ograniczonych możliwościach dyspersji, niewielkich arealach osobniczych oraz ścisłych preferencjach siedliskowych, charakter otoczenia wysp leśnych nie jest istotnym czynnikiem limitującym. Wśród takich zwierząt można wymienić leśne gatunki, należące do motyli mniejszych. W ich przypadku tylko lokalny (we wnętrzu wyspy) charakter struktury ilościowej i jakościowej roślinności (np. duża liczba gatunków i liczebność drzew liściastych) wpływał na liczbę gatunków zwierząt i ich liczebność (Fuentes-Montemayor et al. 2013).

Znaczne kontrasty w warunkach środowiska między wyspami leśnymi a przestrzenią otwartą często skutecznie utrudniają zwierzętom przemieszczanie się w krajobrazie. Najlepszym przykładem są różnice między obszarami leśnymi a rolniczymi (Gascon et al. 1999). Rolnictwo wywiera ogromny wpływ na zgrupowania zwierząt nie tylko w agrocenozach, ale i w otoczonych przez nie wyspach. Wiąże się to przede wszystkim z intensyfikacją i monokulturowością upraw, stosowaniem środków chemicznych oraz homogenizacją całego krajobrazu (Opatovsky et al. 2010; Fuentes-Montemayor et al. 2012; Kosewska et al. 2014). Obszary rolnicze to zasadniczo przestrzeń otwarta, która może charakteryzować się skrajnie różnymi warunkami mikroklimatycznymi w porównaniu ze zbiorowiskiem leśnym. W przestrzeni otwartej występuje m.in. intensywna insolacja, większe amplitudy temperatur oraz mniejsza wilgotność (Harper et al. 2005). W efekcie otoczenie wysp może stanowić swoisty filtr, po którym będą w stanie poruszać się jedynie gatunki zdolne do przetrwania w takich warunkach (Gascon et al. 1999). Obecność wspomnianego filtra może być szczególnie niekorzystna w przypadku zwierząt, których cykl życiowy związany jest z kilkoma rodzajami środowiska. Przykładowo płazy wykorzystują zbiorniki wodne do składania jaj, a środowisko leśne do hibernacji oraz estywacji (letniego spowolnienia procesów życiowych) (Joly et al. 2001). Przestrzeń rolnicza utrudnia przemieszczanie się tych zwierząt, przez co negatywnie wpływa na ich przeżywalność (Joly et al. 2001; Fuentes-Montemayor et al. 2013). Z tego względu w krajobrazie rolniczym powinno się unikać wielkopowierzchniowych i ciągłych pól uprawnych. Należy promować wprowadzanie pasów roślinności trawiastej oraz zielnej, a w szczególności drzewiastej oraz krzewiastej. Ich obecność zwiększa łączność środowiska leśnego (Joly et al. 2001; Ernoult et al. 2013).

Łączność środowiska leśnego o charakterze wyspowym zapewniają również korytarze ekologiczne (Červinka et al. 2013), tj. liniowe elementy w krajobrazie, które zapewniają fizyczne połączenie minimum dwóch wysp (Beier, Noss 1998). Korytarze ekologiczne ułatwiają dyspersję zwierząt w przestrzeni antropogenicznej, pozwalają na utrzymanie względnie stabilnej liczebności populacji gatunku w stosunkowo oddalonych od siebie fragmentach lasu oraz redukują ryzyko erozji puli genetycznej dzięki niezakłóconemu przepływowi genów (Tewksbury et al. 2002; Pardini et al. 2005). Laurance i Laurance (1999) stwierdzili ponadto, że inne elementy w krajobrazie, niebędące

korytarzami *sensu* Beier i Noss (1998), np. płaty ekosystemów o wydłużonym kształcie i bogatej strukturze roślinności, mogą również ułatwiać dyspersję zwierząt, ograniczając tym samym negatywny wpływ fragmentacji (Martensen et al. 2008; Červinka et al. 2013).

Efektywność funkcjonowania korytarzy ekologicznych jako drogi dyspersji zwierząt zależy od szeregu czynników, m.in. struktury roślinności w ich wnętrzu, szerokości oraz długości korytarzy czy obecności barier ekologicznych, np. dróg, rzek (Fleury, Brown 1997; Beier, Noss 1998; Haddad 1999; Laurance, Laurance 1999; Martensen et al. 2008). Struktura roślinności wpływa na wykorzystanie korytarzy przez zwierzęta (Niemelä 2001). Przykładowo Červinka i in. (2013) wykazali, że obecność roślinności krzewiastej wpływała pozytywnie na wykorzystanie korytarzy przez zwierzęta z rodziny łasicowatych (Mustelidae). Obecność takiej roślinności zapewnia zwierzętom pokarm i schronienie (Ruefenacht, Knight 1995; Červinka et al. 2013). O ile struktura roślinności znacząco wpływa na efektywność funkcjonowania korytarzy, rola ich szerokości wydaje się niejednoznaczna. Niektórzy autorzy (Fleury, Brown 1997; Rodríguez-Soto et al. 2013) wskazują szerokość korytarzy jako jeden z elementów decydujących o ich wykorzystaniu przez zwierzęta. Według innych z kolei (Ruefenacht, Knight 1995; Bolger et al. 2001) omawiana cecha nie ma żadnego wpływu na wykorzystanie przez nie tych elementów środowiska. Różnice te wynikają w dużej mierze z indywidualnych wymagań gatunku względem warunków środowiska w nich panujących (Laurance, Laurance 1999; Červinka et al. 2013; Rodríguez-Soto et al. 2013). Dzieje się tak, ponieważ szerokość korytarzy – podobnie jak powierzchnia w przypadku wysp – determinuje względny udział wewnętrznych środowisk o znacznym poziomie ekologicznej stabilności. Wraz ze wzrostem szerokości korytarzy wzrasta możliwość schronienia przed drapieżnikami oraz zdobycia pokarmu. Szerokie korytarze umożliwiają przemieszczanie się między wyspami preferowanego środowiska przede wszystkim gatunkom leśnym, o dużych rozmiarach ciała i znaczących arealach osobniczych np. jaguarowi *Panthera onca* L. Duża szerokość nie wyklucza korzystania z korytarzy przez gatunki o mniej rygorystycznych wymaganiach względem środowiska lub preferujących środowisko skraju wyspy leśnej, np. przez wyraka karłowatego *Tarsius pumilus* Miller & Hollister – gatunek ssaka z rodziny wyrakowatych Tarsiidae w Indonezji. Jednak to wymagania stenobiontów leśnych stanowią podstawę do projektowania korytarzy ekologicznych w krajobrazie. Tworzenie zbyt wąskich korytarzy może obniżyć ich efektywność i spowodować, że będą wykorzystywane głównie przez gatunki oportunistyczne. Ponadto w wąskich korytarzach, z uwagi na ich niedostatek w środowisku, zwierzęta mogą występować w znacznym zagęszczeniu, co w konsekwencji skutkować może nasiloną konkurencją wewnątrz- i międzygatunkową o zasoby środowiska (Fleury, Brown 1997; Lees, Peres 2008; Brosi 2009; Červinka et al. 2013; Grow et al. 2013; Rodríguez-Soto et al. 2013).

Korytarze ekologiczne między wyspami lasu bezsprzecznie stanowią kluczową drogę dyspersji dla zwierząt ściśle związanych z lasami. W przypadku braku korytarzy ekologicznych,

również odległość między wyspami lasu może istotnie wpływać na dyspersję zwierząt (Uezu et al. 2005; Martensen et al. 2008). Przykładowo polatucha syberyjska *Pteromys volans* L. – gatunek ssaka z rodziny wiewiórkowatych Sciuridae – w celu przemieszczania się wykorzystuje korony drzew. W sytuacji, gdy wyspy lasu lub pojedyncze drzewa oddalone są od siebie o kilkadziesiąt metrów, dzięki fałdom skóry między przednimi i tylnymi łapami, potrafi szybować i w ten sposób przemieszczać się w krajobrazie (Selonen, Hanski 2003). W przypadku takich zwierząt – niepotrafiących przemieszczać się w przestrzeni otwartej na duże dystanse – wyspy niepołączone za pomocą korytarzy ekologicznych, lecz nie bardzo od siebie oddalone, są w stanie pełnić rolę przystanków pośrednich. Oznacza to, że zwierzęta w sposób sukcesywny (od wyspy do wyspy) mogą poruszać się w krajobrazie (Magura et al. 2001). Odległość między lasami pełni niebagatelną rolę dla ich różnorodności biologicznej. Fuentes-Montemayor i in. (2012) wykazali, że wyspy znajdujące się blisko innych zbiorowisk leśnych, zwłaszcza tych o dużej powierzchni, cechowały się bogatszą strukturą jakościową i ilościową zgrupowań zwierząt w porównaniu do fragmentów dalej oddalonych. Odległość między środowiskami w krajobrazie ma mniejsze znaczenie w przypadku gatunków o dużych zdolnościach do dyspersji (a więc pokonujących duże przestrzenie) i potrafiących przetrwać w różnych rodzajach środowiska. Dla takich zwierząt (np. pszczoły storczykowej, wiewiórki pospolitej) nawet brak korytarzy ekologicznych między wyspami nie oznacza rzeczywistej izolacji środowisk ich bytowania (Delin, Andre 1999; Uezu et al. 2005; Brosi 2009).

4. Implikacje dla gospodarowania krajobrazem

Ocena wpływu fragmentacji środowiska leśnego na zbiorowiska fauny przede wszystkim opiera się, jak dotąd, na czynnikach działających w skali pojedynczego płatu (głównie powierzchni oraz stopniu izolacji wyspy). Powierzchnia fragmentu leśnego odgrywa niebagatelną rolę w kształtowaniu struktury zgrupowań zwierząt, dlatego istotne jest rozróżnienie lasu w kontekście przyrodniczym oraz prawnym. Według FAO (2012b) minimalna powierzchnia lasu wynosi 0,5 hektara, a według krajowych przepisów (Ustawa 1991) lasem jest „grunt o zwartej powierzchni co najmniej 0,10 ha (...)”. Minimalną powierzchnię 0,10 ha przyjęto również w przypadku wytycznych kwalifikowania gruntu do zalesiania (MRiRW 2017). Biorąc pod uwagę wspomniane wymagania gatunków leśnych oraz współdziałanie omawianych wcześniej czynników, należy stwierdzić, że taka powierzchnia jest zbyt mała, by pokrywając ją zbiorowisko roślinne stanowiło las w ujęciu funkcjonalnym. Z ekologicznego punktu widzenia wyspa taka nie będzie cechować się strukturą gatunkową charakterystyczną dla dużych zbiorowisk leśnych (Cabrera-Guzmán, Reynoso 2012), a więc przyrodniczo najcenniejszą. Zakładając, że las jest czymś znacznie ważniejszym niż tylko skupiskiem drzew, wydaje się, że powierzchnia ta powinna być większa. Według Bückinga (2003) dopiero wyspy o powierzchni 1,0 ha, przy założeniu, że mają pełny kształt

(kwadrat, koło) posiadają strefę wewnętrzną pozbawioną oddziaływania przestrzeni otwartej. Dzieje się tak, gdy efekty skraju sięgają zaledwie na dwie wysokości drzewostanu. Zdarza się jednak, że ich zasięg jest wielokrotnie większy – kilkaset metrów (Hofmeister et al. 2013). W takiej sytuacji dopiero wyspy o powierzchni przewyższającej kilkadziesiąt hektarów są w stanie zapewnić faunie leśnej stabilną strefę wewnętrzną, a w przypadku wysp z rozwiniętą granicą styku z przestrzenią otwartą powierzchnia ta jest o wiele większa (Schneider-Maunoury et al. 2016). Z tego względu najmniejsze powierzchniowo wyspy leśne oraz te z rozwiniętą granicą z przestrzenią otwartą powinny stać się centrum zabiegów konserwatorskich. Należy dążyć do maksymalizacji powierzchni i skrócenia linii brzegowej wysp poprzez zalesienia gruntów w ich sąsiedztwie. Ważną kwestią w odniesieniu do wysp leśnych jest strefa ekotonowa. Wiele fragmentów leśnych posiada ostry i gwałtowny charakter granicy z przestrzenią otwartą. W celu znoszenia efektów skraju należy propagować strefy ekotonowe o bogatej strukturze przestrzennej roślinności poprzez rozwój warstwy krzewów i roślinności zielnej (Magura 2002).

Ocena następstw ekologicznych procesu fragmentacji środowiska leśnego, oprócz cech samych fragmentów leśnych, powinna uwzględniać ponadto szerszą skalę, tj. całe ich otoczenie – krajobraz. Elementy takie jak: liczba płatów, ich odległość od dużych kompleksów leśnych, obecność korytarzy ekologicznych, charakter przestrzeni wokół wysp i jej kontrastowość ze środowiskiem leśnym to czynniki mające niebagatelną wpływ na strukturę zgrupowań zwierząt. Martensen i in. (2008) stwierdzili wręcz, że dla zwierząt istotnym negatywnym następstwem fragmentacji lasów jest nie tyle redukcja powierzchni i ich wyspowy charakter, co właśnie utrudniona dyspersja w krajobrazie pozbawionym cech sprzyjających wykorzystaniu przez zwierzęta. Przetrawanie gatunku zwierząt w krajobrazie jest tym bardziej prawdopodobne, im wyspy środowiska leśnego są ze sobą lepiej połączone, tworząc funkcjonalną sieć (Laurance, Laurance 1999). W związku z tym modyfikacja krajobrazu stanowić może jedno z podstawowych narzędzi w niwelowaniu skutków fragmentacji lasów (Beier, Noss 1998; Haddad 1999). Działania te powinny polegać na propagowaniu w krajobrazie korytarzy ekologicznych, kęp odnowień naturalnych, śródpolnych oraz przydrożnych zadrzewień i krzewów a także pojedynczych drzew. Elementy te ułatwiają przemieszczanie się zwierząt w przestrzeni antropogenicznej (Anderson et al. 2007; Umetsu, Pardini 2007). Patrząc z tego punktu widzenia nawet najmniejsze wyspy porośnięte drzewami są w środowisku ważne. Istotne wydaje się, aby przy planowaniu nowych zalesień uwzględniać zarówno cechy pojedynczego płatu, jak i jego usytuowanie względem sąsiadujących wysp i dużych kompleksów leśnych oraz charakter środowiska w otoczeniu. Ważna wydaje się w tym kontekście również edukacja prywatnych właścicieli lasów odnośnie do charakterystyki wysp leśnych. Wyższy poziom różnorodności biologicznej oznacza jednocześnie mniejsze narażenie na szkodliwe wpływy naturalne i antropogeniczne (Brockerhoff et al. 2008). Wspomniani prywatni właściciele lasów powinni być w związku z tym

żywnotnie zainteresowani wzbogacaniem środowiska rolniczego w struktury sprawiające, że będzie ono bardziej przyjazne zwierzętom, ułatwiając im mobilność między poszczególnymi wyspami.

Ochrona różnorodności biologicznej znajduje się wśród najważniejszych działań podejmowanych w celu zachowania zasobów przyrodniczych (Kleiner et al. 2009). Jak wspomniano, lasy uważane są za ostoję różnorodności biologicznej (Brockerhoff et al. 2008). Rozwój przestrzeni antropogenicznej w przyszłości stanowić może szczególne uzasadnienie, a jednocześnie wyzwanie dla działań konserwatorskich zmierzających do ochrony i zachowania różnorodności biologicznej. Nie jest wykluczone, że w przyszłości rola lasów jako ostoi różnorodności biologicznej zyska na znaczeniu. Problemem pozostaje permanentna utrata powierzchni leśnej na prawie wszystkich kontynentach. W ciągu ostatnich kilku stuleci powierzchnia lasów w skali globalnej została zredukowana niemalże o połowę. To właśnie deforestacja oraz przekształcanie zbiorowisk leśnych z pierwotnie wielkopowierzchniowych i ciągłych w szereg zróżnicowanych powierzchniowo i izolowanych wysp, zawieszonych w krajobrazie antropogenicznym, będą najprawdopodobniej stanowić w przyszłości poważne zagrożenie dla różnorodności biologicznej.

Konflikt interesów

Autorzy deklarują brak potencjalnych konfliktów.

Źródła finansowania badań

Badania zrealizowano w ramach grantu sfinansowanego przez Wydział Kształtowania Środowiska i Rolnictwa UWM w Olsztynie: Populacje biegaczowatych (Carabidae) na terenach ekotonów między sąsiadującymi drzewostanami w różnym wieku – 20.620.022-300.

Literatura

- Anderson J., Rowcliffe J.M., Cowlishaw G. 2007. Does the matrix matter? A forest primate in a complex agricultural landscape. *Biological Conservation* 135: 212–222 DOI 10.1016/j.biocon.2006.10.022.
- Antongiovanni M., Metzger J.P. 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 122: 441–451. DOI 10.1016/j.biocon.2004.09.005.
- Arroyo-Rodríguez V., González-Perez I.M., Garmendia A., Solá M., Estrada A. 2013. The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler monkey populations in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Landscape Ecology* 28: 1717–1727. DOI 10.1007/s10980-013-9929-2.
- Babak P., He F. 2009. A neutral model of edge effects. *Theoretical Population Biology* 75: 76–83. DOI 10.1016/j.tpb.2008.11.002.
- Banks-Leite C., Ewers R.M., Metzger J.P. 2010. Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos* 119: 918–926. DOI 10.1111/j.1600-0706.2009.18061.x.
- Batáry P., Fronczek S., Normann C., Scherber C., Tschamtké T. 2014. How do edge effect and tree species diversity change bird diversity and avian nest survival in Germany's largest deciduous forest? *Forest Ecology and Management* 319: 44–50. DOI 10.1016/j.foreco.2014.02.004.
- Beier P., Noss R.F. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12: 1241–1252. DOI 10.1111/j.1523-1739.1998.98036.x.
- Bolger D.T., Scott T.A., Rotenberry J.T. 2001. Use of corridor-like landscape structures by bird and small mammal species. *Biological Conservation* 102: 213–224. DOI 10.1016/S0006-3207(01)00028-3.
- Broadbent E.N., Asner G.P., Keller M., Knapp D.E., Oliveira P.J.C., Silva J.N. 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* 141: 1745–1757. DOI 10.1016/j.biocon.2008.04.024.
- Brockerhoff E.G., Jactel H., Parrotta J.A., Quine Ch.P., Sayer J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity Conservation* 17: 925–951. DOI 10.1007/s10531-008-9380-x.
- Brosi B.J. 2009. The effects of forest fragmentation on euglossine bee communities (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Biological Conservation* 142: 414–423. DOI 10.1016/j.biocon.2008.11.003.
- Brosi B.J., Daily G.C., Shih T.M., Oviedo F., Durán G. 2008. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology* 45: 773–783. DOI 10.1111/j.1365-2664.2007.01412.x.
- Bruna E.M., Vasconcelos H.L., Heredia S. 2005. The effect of habitat fragmentation on communities of mutualists: Amazonian ants and their host plants. *Biological Conservation* 124: 209–216. DOI 10.1016/j.biocon.2005.01.026.
- Bücking W. 1999. Are there threshold numbers for protected forests? *Journal of Environmental Management* 67: 37–45. DOI 10.1016/S0301-4797(02)00186-X.
- Cabrera-Guzmán E., Reynoso V.H. 2012. Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. *Biodiversity Conservation* 21: 3243–3265. DOI 10.1007/s10531-012-0312-4.
- Carrara E., Arroyo-Rodríguez V., Vega-Rivera J.H., Schondube J.E., de Freitas S.M., Fahrig L. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184: 117–126. DOI 10.1016/j.biocon.2015.01.014.
- Cherkaoui I., Selemi S., Boukhriss J., Rguibi-Irdissi H., Dakki M. 2009. Factors affecting bird richness in a fragmented cork oak forest in Morocco. *Acta Oecologica* 35: 197–205. DOI 10.1016/j.actao.2008.10.002.
- Collinge S.K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36: 59–77. DOI 10.1016/S0169-2046(96)00341-6.
- Collinge S.K., Palmer T.M. 2002. The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology* 17: 647–656. DOI 10.1023/A:1021536302195.
- Červinka J., Šálek M., Padyšáková E., Šmilauer P. 2013. The effects of local and landscape-scale habitat characteristics and prey availability on corridor use by carnivores: A comparison of two contrasting farmlands. *Journal of Nature Conservation* 21: 105–113. DOI 10.1016/j.jnc.2012.11.004.
- de Casenave J.L., Pelotto J.P., Protomastro J. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-

- arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 72: 61–69. DOI 10.1016/0378-1127(94)03444-2.
- Debinski D.M., Ray C., Saveraid E.H. 2001. Species diversity and the scale of the landscape mosaic: do scales of movement and patch size affect diversity? *Biological Conservation* 98: 179–190. DOI 10.1016/S0006-3207(00)00153-1.
- Delin A.E., Andrén H. 1999. Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. *Landscape Ecology* 14: 67–72. DOI 10.1023/A:1008040001801.
- Didham R.K., Lawton J.H. 1999. Edge Structure Determines the Magnitude of Changes in Microclimate and Vegetation Structure in Tropical Forest Fragments. *Biotropica* 31: 17–30. DOI 10.2307/2663956.
- Ernoul A., Vialatte A., Butet A., Michel N., Rantier Y., Jambon O., Burel F. 2013. Grassy strips in their landscape context, their role as a new habitat for biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166: 15–27. DOI 10.1016/j.agee.2012.07.004.
- Ewers R.M., Didham R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81: 117–142. DOI 10.1017/S1464793105006949.
- Ewers R.M., Didham R.K. 2008. Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 5426–5429. DOI 10.1073/pnas.0800460105.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487–515. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.
- FAO. 2012a. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Global forest land-use change 1990–2005. FAO Forestry Papers 169, 44 s. ISBN 978-92-5-107399-5.
- FAO. 2012b. Food and Agriculture Organization of the United Nations. FRA 2015 Terms and Definitions. Forest Resources Assessment Working Papers 180, 31 s. www.fao.org/forestry/fra [17.11.17].
- Feer F., Hingrat Y. 2005. Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. *Conservation Biology* 19: 1103–1112. DOI 10.1111/j.1523-1739.2005.00087.x.
- Filgueiras B.K.C., Iannuzzi L., Leal I.R. 2011. Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities in the Atlantic Forest. *Biological Conservation* 144: 362–369. DOI 10.1016/j.biocon.2010.09.013.
- Flcury A.M., Brown R.D. 1997. A framework for design of wildlife conservation corridors. With specific application to southwestern Ontario. *Landscape and Urban Planning* 37: 163–186. DOI 10.1016/S0169-2046(97)80002-3.
- FOREST EUROPE, UNECE and FAO. 2011 State of Europe's forests 2011. Status and trends in sustainable forest management in Europe, 344 s. ISBN 978-82-92980-05-7.
- Fuentes-Montemayor E., Goulson D., Cavin L., Wallace J.M., Park K.J. 2012. Factors influencing moth assemblages in woodland fragments on farmland: Implications for woodland management and creation schemes. *Biological Conservation* 153: 265–275. DOI 10.1016/j.biocon.2012.04.019.
- Fuentes-Montemayor E., Goulson D., Cavin L., Wallace J.M., Park K.J. 2013. Fragmented woodlands in agricultural landscapes: The influence of woodland character and landscape context on bats and their insect prey. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 172: 6–15. DOI 10.1016/j.agee.2013.03.019.
- Gascon C., Lovejoy T.E., Bierregaard R.O., Malcolm J.R., Stouffer P.C., Vasconcelos H.L., Laurance W.F., Zimmerman B., Tocher M., Borges S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223–229. DOI 10.1016/S0006-3207(99)00080-4.
- Gaublomme E., Hendrickx F., Dhuyvetter H., Desender K. 2008. The effects of forest patch size and matrix type on changes in carabid beetle assemblages in an urbanized landscape. *Biological Conservation* 141: 2585–2596. DOI 10.1016/j.biocon.2008.07.022.
- Gehlhausen S.M., Schwartz M.W., Augspurger C.K. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed – mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147: 21–35. DOI 10.1023/A:1009846507652.
- Gibb H., Hochuli D.F. 2002. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biological Conservation* 106: 91–100. DOI 10.1016/S0006-3207(01)00232-4.
- González E., Salvo A., Valladares G. 2015. Arthropods on plants in a fragmented neotropical dry forest: a functional analysis of area loss and edge effects. *Insect Science* 22: 129–138. DOI 10.1111/1744-7917.12107.
- Grow N., Gursky S., Duma Y. 2013. Altitude and Forest Edges Influence the Density and Distribution of Pygmy Tarsiers (*Tarsius pumilus*). *American Journal of Primatology* 75: 464–477. DOI 10.1002/ajp.22123.
- Haddad N.M. 1999. Corridor and distance effects on interpatch movements: A landscape experiment with butterflies. *Ecological Applications* 9: 612–622. DOI 10.2307/2641148.
- Halme E., Niemelä J. 1993. Carabid beetles in fragments of coniferous forest. *Annales Zoologici Fennici* 30: 17–30.
- Hamazaki T. 1996. Effects of patch shape on the number of organisms. *Landscape Ecology* 11: 299–306. DOI 10.1007/BF02059857.
- Harper K.A., Macdonald S.E., Burton P.J., Chen J., Brosfoske K.D., Saunders S.C., Euskirchen E.S., Roberts D., Jaiteh M.S., Eeseen P.A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768–782. DOI 10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x.
- Harvey C.A., Gonzlaez J., Somarriba E. 2006. Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 15: 555–585. DOI 10.1007/s10531-005-2088-2.
- Helzer C.J., Jelinski D.E. 1999. The relative importance of patch area and perimeter – area ratio to grassland breeding birds. *Ecological Applications* 9: 1448–1458. DOI 10.2307/2641409.
- Hofmeister J., Hošek J., Brabiec M., Hédli R., Modrý M. 2013. Strong influence of long-distance edge effect on herb-layer vegetation in forest fragments in an agricultural landscape. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic* 15: 293–303. DOI 10.1016/j.ppees.2013.08.004.
- Joly P., Miaud C., Lehmann A., Grolet O. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* 15: 239–248. DOI 10.1111/j.1523-1739.2001.99200.x.
- Kleiner W., Arsenault A., Brockerhoff E.G., Vyse A. 2009. Biodiversity in forest ecosystems and landscapes: A conference to discuss directions in biodiversity management for sustainable forestry. *Forest Ecology and Management* 258: S1–S4. DOI 10.1016/j.foreco.2009.10.037.
- Kosewska A., Skalski T., Nietupski M. 2014. Effect of conventional and non-inversion tillage systems on the abundance and some life history traits of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in winter triticale fields. *European Journal of Entomology* 111: 669–676. DOI 10.14411/eje.2014.078.
- Law B.S., Dickman C.R. 1998. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodiversity and Conservation* 7: 323–333. DOI 10.1023/A:1008877611726.

- Laurance S.G., Laurance W.F. 1999. Tropical wildlife corridors: use of linear rainforest remnants by arboreal mammals. *Biological Conservation* 91: 231–239. DOI 10.1016/S0006-3207(99)00077-4.
- Lenz B.B., Jack K.M., Spironello W.R. 2014. Edge effects in the primate community of the biological dynamics of Forest Fragments Project, Amazonas, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology* 155: 436–446. DOI 10.1002/ajpa.22590.
- Lees A.C., Peres C.A. 2008. Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian bird and mammals. *Conservation Biology* 22: 439–449. DOI 10.1111/j.1523-1739.2007.00870.x.
- Magura T. 2002. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management* 157: 23–37. DOI 10.1016/S0378-1127(00)00654-X.
- Magura T., Kődöböcz V. 2007. Carabid assemblages in fragmented sandy grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 119: 396–400. DOI 10.1016/j.agee.2006.08.014.
- Magura T., Kődöböcz V., Toóthmeéereész B. 2001. Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. *Journal of Biogeography* 25: 129–138. DOI 10.1046/j.1365-2699.2001.00534.x.
- Martensen A.C., Pimentel R.G., Metzger J.P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation* 141: 2184–2192. DOI 10.1016/j.biocon.2008.06.008.
- Matlack G.R. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66: 185–194. DOI 10.1016/0006-3207(93)90004-K.
- Mesquita R.C.G., Delamônica P., Laurence W.F. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129–134. DOI 10.1016/S0006-3207(99)00086-5.
- Moura N.G., Lees A.C., Andretti C.B., Davis B.J.W., Solar R.R.C., Aleixo A., Barlow J., Ferreira J., Gardner T.A. 2013. Avian biodiversity in multiple-use landscapes of the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* 167: 339–348. DOI 10.1016/j.biocon.2013.08.023.
- MRiRW 2017. Strona internetowa Ministerstwa Rolnictwa i Rozwoju Wsi: www.minrol.gov.pl/Wsparcie-rolnictwa/Program-Rozwoju-Obszarów-Wiejskich-2014-2020/Instrumenty-wsparcia-PROW-2014-2020/Dzialanie-zalesieniowe [04.12.17].
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58–62. DOI 10.1016/S0169-5347(00)88977-6.
- Niemelä J. 2001. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: a review. *European Journal of Entomology* 98: 127–132.
- Niemelä J., Koivula M., Kotze D.J. 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *Journal of Insects Conservation* 11: 5–18. DOI 10.1007/s10841-006-9014-0.
- Nietupski M., Kosewska A., Sądej W., Kordan B. 2011. Zgrupowania naziemnych biegaczowatych (Col., Carabidae) wybranych zarzewień śródmiejskich Olsztyna. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 562: 135–146.
- Norris K., Asase A., Collen B., Gockowski J., Mason J., Phalan B., Wade A. 2010. Biodiversity in a forest-agriculture mosaic – The changing face of West African rainforests. *Biological Conservation* 143: 2341–350. DOI 10.1016/j.biocon.2009.12.032.
- Opatovsky I., Pluess T., Schmidt-Entling M.H., Gavish-Regev E., Lubin Y. 2010. Are spider assemblages in fragmented, semi-desert habitat affected by increasing cover of agricultural crops? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 135: 233–237. DOI 10.1016/j.agee.2009.09.013.
- Orrock J.L., Curler G.R., Danielson B.J., Coyle D.R. 2011. Large-scale experimental landscapes reveal distinctive effects of patch shape and connectivity on arthropod communities. *Landscape Ecology* 26: 1361–1372. DOI 10.1007/s10980-011-9656-5.
- Pardini R., Marques de Souza S., Braga-Neto R., Metzger J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124: 253–266. DOI 10.1016/j.biocon.2005.01.033.
- Radford J.Q., Bennett A.F., Cheers G.J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124: 317–337. DOI 10.1016/j.biocon.2005.01.039.
- Ribas C.R., Sobrinho T.G., Schoereder J.H., Sperber C.F., Lopes-Andrade C., Soares S.M. 2005. How large is large enough for insects? Forest fragmentation effects at three spatial scales. *Acta Oecologica* 27: 31–41. DOI 10.1016/j.actao.2004.08.008.
- Rodríguez-Soto C., Monroy-Vilchis O., Zarco-González M.M. 2013. Corridors for jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: Conservation strategies. *Journal of Nature Conservation* 21: 438–443. DOI 10.1016/j.jnc.2013.07.002.
- Rodríguez-Cabal M.A., Aizen M.A., Novaro A.J. 2007. Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America. *Biological Conservation* 139: 195–202. DOI 10.1016/j.biocon.2007.06.014.
- Ruefenacht B., Knight R.L. 1995. Influences of corridor continuity and width on survival and movement of deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Biological Conservation* 71: 269–274. DOI 10.1016/0006-3207(94)00036-P.
- Schneider-Maunoury L., Lefebvre V., Ewers R.M., Medina-Rangel G.F., Peres C.A., Somarriba E., Urbina-Cardona N., Pfeifer M. 2016. Abundance signals of amphibians and reptiles indicate strong edge effects in Neotropical fragmented forest landscapes. *Biological Conservation* 200: 207–215. DOI 10.1016/j.biocon.2016.06.011.
- Schoereder J.H., Sobrinho T.G., Ribas C.R., Campos R.B.F. 2004. Colonization and extinction of ant communities in a fragmented landscape. *Austral Ecology* 29: 391–398. DOI 10.1111/j.1442-9993.2004.01378.x.
- Selonen V., Hanski I.K. 2003. Movements of the flying squirrel *Pteromyscus volans* in corridors and in matrix habitat. *Ecography* 26: 641–651. DOI 10.1034/j.1600-0587.2003.03548.x.
- Shaw P., Ozanne C., Speight M., Palmer I. 2007. Edge effects and arboreal Collembola in coniferous plantations. *Pedobiologia* 51: 287–293. DOI 10.1016/j.pedobi.2007.04.010.
- Sławski M. 2008. Wewnętrzna fragmentacja lasu i jej skutki przyrodnicze. *Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo-Leśnej* 10.3 (19): 55–60.
- Sławski M., Sławska M. 2000. The forest edge as a border between forest and meadow. Vegetation and Collembola communities. *Pedobiologia* 44: 442–450. DOI 10.1078/S0031-4056(04)70062-1.
- Sosa R.A., de Casenave J.L. 2016. Edge effect on bird nest predation in the fragmented calde'n (*Prosopis caldenia*) forest of central Argentina: an experimental analysis. *Ecological Research* 1–6. DOI 10.1007/s11284-016-1421-4.
- Stoate C., Báldi A., Beja P., Boatman N.D., Herzon I., van Doorn A., de Snoo G.R., Rakosy L., Ramwell C. 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe-A review. *Journal of Environmental Management* 91: 22–46. DOI 10.1016/j.jenvman.2009.07.005.

- Tewksbury J.J., Levey D.J., Haddad N.M., Sargent S., Orrock J.L., Weldon A., Danielson B.J., Brinkerhoff J., Damschen E.I., Townsend P. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 12923–12926. DOI 10.1073/pnas.202242699.
- Tubelis D.P., Lindenmayer D.B., Cowling A. 2007. Bird populations in native forest patches in south-eastern Australia: the roles of patch width, matrix type (age) and matrix use. *Landscape Ecology* 22: 1045–1058. DOI 10.1007/s10980-007-9090-x.
- Uezu A., Metzger J.P., Vielliard J.M.E. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* 123: 507–519. DOI 10.1016/j.biocon.2005.01.001.
- Umetsu F., Pardini R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats – evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology* 22: 517–530. DOI 10.1007/s10980-006-9041-y.
- Ustawa. 1991. Ustawa o lasach z dnia 28 września 1991 r. (Dz.U. 1991 nr 101 poz. 444).
- Watson J.E.M., Whittaker R.J., Dawson T.P. 2004. Avifaunal responses to habitat fragmentation in the threatened littoral forests of south-eastern Madagascar. *Journal of Biogeography* 31: 1791–1807. DOI 10.1111/j.1365-2699.2004.01142.x.

Wkład autorów

R.B. – koncepcja, przegląd literatury, napisanie pracy;
A.K. – przegląd literatury, napisanie pracy; J.B. – koncepcja,
napisanie pracy, korekta tekstu.