

METODY – METHODS

Przemysław Busse

NOWE METODY INTERPRETACJI ZMIENNOŚCI BIOMETRYCZNEJ WĘDROWNYCH PTAKÓW

PRACE AKCJI BAŁTYCKIEJ. Nr 71

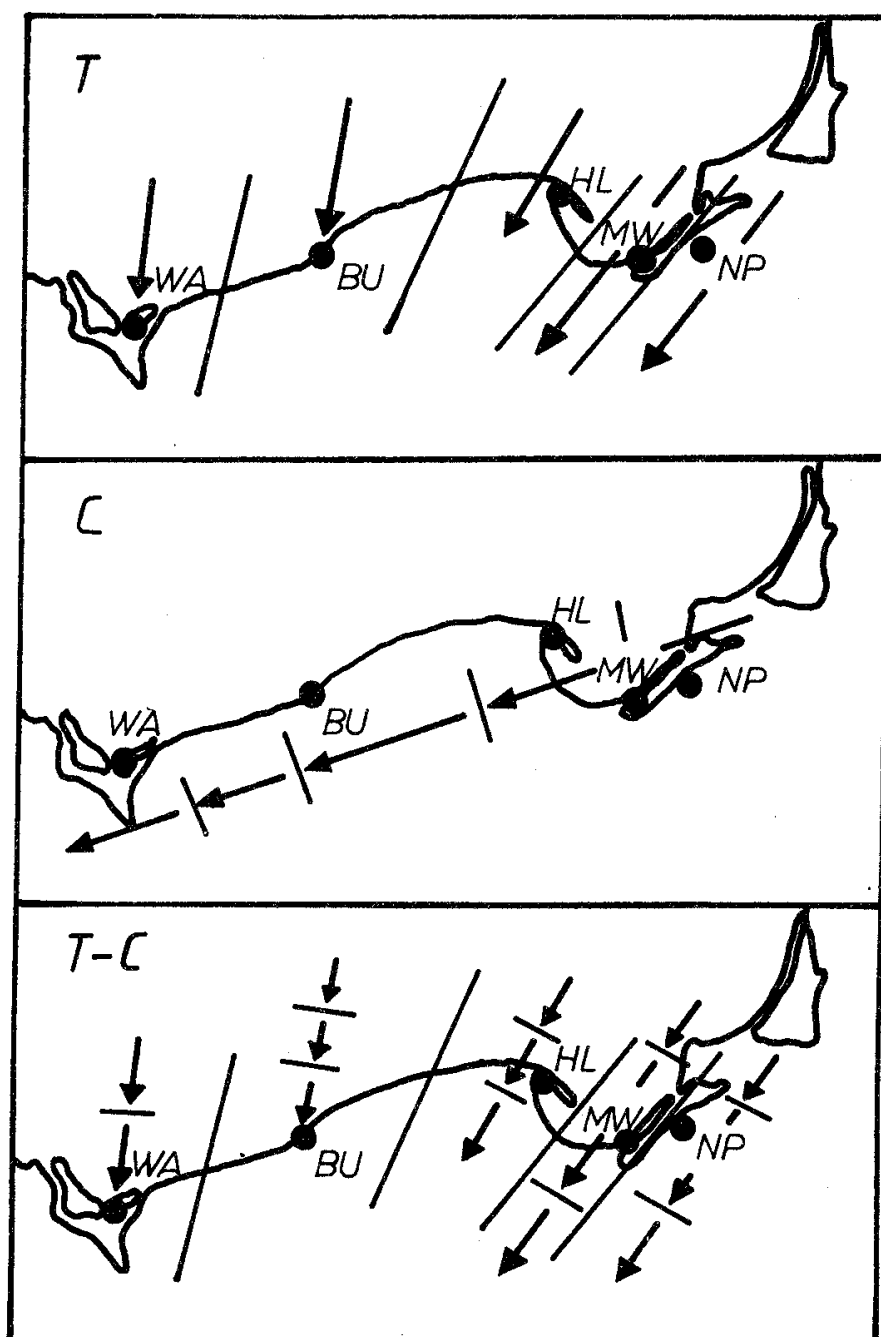
Rozwój każdej dyscypliny nauki wymaga co jakiś czas swego rodzaju rekapitulacji zdobytej dotychczas wiedzy i opracowania modeli badanych zjawisk. Z przedstawionego modelowo przebiegu lub struktury zjawiska wynikają dedukcyjne wnioski, które na następnym etapie badań można weryfikować, potwierdzając lub podważając prawdziwość przyjętego modelu. Tworzenie spójnych i możliwie kompletnych logicznie modeli nabiera coraz większego znaczenia w dobie powszechnego stosowania komputerowego przetwarzania danych obserwacyjnych. Bez takich modeli nie jest bowiem możliwe przygotowanie efektywnych programów analizujących dane dotyczące badanego zjawiska.

Z punktu widzenia przyszłych badaczy konieczne jest, by opracowany na jakimś etapie rozwoju danej dziedziny model zawierał trzy elementy: 1) założenia, na których oparto konstrukcję modelu, 2) opis idealnego przebiegu lub idealnej struktury danego zjawiska, 3) wnioski metodyczne umożliwiające weryfikację modelu i dyskusję możliwych efektów niedotrzymania któregoś z założeń danego modelu. Dzięki trzeciemu z wymienionych elementów możliwy staje się wybór między alternatywnymi modelami dotyczącymi określonego zjawiska.

W dziedzinie wędrówek ptaków poziom konstrukcji modeli i weryfikacji hipotez osiągnęli w większym zakresie tylko badacze orientacji i nawigacji ptaków podejmujący badania eksperymentalne, które z samego założenia wymuszają klasyczną procedurę eksperymentu przyrodniczego: obserwacja — hipoteza 1 — weryfikacja — hipoteza 2 — Na pozostałych obszarach zainteresowań wędrówkami ptaków dominowały dotychczas prace o charakterze opisowym, przy czym stosowane metody analizy opierały się często na

milczących założeniach, przyjmowanych na podstawie bardzo ogólnych i nieprecyzyjnych wyobrażeń o opisywanym zjawisku. Sytuacja ta zmieniła się w czasie technicznej konferencji Europejskiej Unii Obrączkowania Ptaków (EURING) w Wageningen w 1986 r., gdzie przedstawiono konkurujące ze sobą modele przeżywalności w populacjach ptasich i modele populacyjnej struktury wędrówek ptaków w Europie.

Badania biometryczne ptaków są dyscypliną stosunkowo młodą, datującą swój rozwój na początek lat 60. W większości prac dotyczących biometrii analizowane materiały są bardzo skąpe ilościowo, dotyczą ptaków mierzonych w jednym miejscu lub ograniczają się do jednego tylko pomiaru (zwykle długości skrzydła lub ciężaru). Jedynym programem badawczym zajmującym się biometrią w rzeczywiście szerokim zakresie pozostaje, jak dotychczas, jedynie Akcja Bałtycka, której ogromne materiały stymulują autora niniejszej pracy do zajmowania się problematyką metodyki badań biometrycznych. Podejmując w początkach lat 70. pierwszą próbę stworzenia komputerowego systemu analizy danych biometrycznych przedstawiłem w specjalnej publikacji (Busse 1972) logiczną strukturę tej analizy. W pracy tej problem stojący przed badaczem zróżnicowań biometrycznych został sformułowany następująco: „Podstawowym problemem do rozwiązania jest znalezienie zróżnicowań populacyjnych w posiadanym materiale biometrycznym, pochodzącym z szeregu punktów badawczych, z szeregu lat obserwacji”. Teoretycznie uwzględnione zostały możliwości wykrycia zróżnicowań terytorialnych (różnice między ptakami wędrującymi przez różne stacje badawcze), czasowych (różnice między ptakami przelatującymi w kolejnych falach przelotu) oraz zróżnicowań terytorialno-czasowych. Przyjęto tu więc założenie istnienia populacji różniących się między sobą pod względem wymiarów ciała oraz założenie, że różne populacje wędrują oddzielnie przez różne stacje lub/i w kolejnych falach przelotu. Rysunek 1 ilustruje przyjęty model struktury przelotu przez położone na polskim wybrzeżu Bałtyku stacje badawcze Akcji Bałtyckiej. Do określenia, który z wariantów modelu ma zastosowanie do opisu przelotu badanego gatunku, przyjęto procedurę umożliwiającą wykrycie największych zróżnicowań biometrycznych. Miejsca (w sensie zarówno terytorialnym, jak i czasowym) wystąpienia największych zróżnicowań miały wskazywać na granice między ptakami należącymi do zróżnicowanych genetycznie populacji danego gatunku. Mniejsze wykryte zróżnicowania miały być interpretowane jako zróżnicowania subpopulacyjne (gdyby różnice między próbami były istotne statystycznie) lub jako nieistniejące w rzeczywistości (nieosiągnięcie przyjętego poziomu statystycznej istotności różnicy między średnimi). Przyjęty model ograniczał się więc do przedstawienia relacji międzypopulacyjnych możliwych gdzieś na trasie wędrówki. Pochodzenie wyróżnionych populacji, ich rozmieszczenie na lęgowiskach i cel ich wędrówki nie zostały tu w ogóle uwzględnione. Kolejna praca dyskutująca problemy metodyki badań biometrycznych (Busse 1976) opierała się na tych samych generalnych założeniach i mimo przedstawienia bardzo obfitych danych biometrycznych dotyczących różnych gatun-



Rys. 1. Schematy teoretycznych możliwości zróżnicowania populacyjnego ptaków przelatujących przez polskie wybrzeże Bałtyku, przyjęte za podstawę rozważań w pracy Busse (1972). *T* – zróżnicowanie terytorialne, *C* – zróżnicowanie czasowe, *T-C* – zróżnicowanie terytorialno-czasowe. Cienkimi liniami zaznaczono granice międzypopulacyjne. Stacje badawcze: BU – Bukowo, HL – Hel, MW – Mierzeja Wiślana, NP – Nowa Pasłęka, WA – Wapnica

Fig. 1. Theoretical patterns of possible populational differentiations in birds migrating through the Polish Baltic coast accepted as a basis for discussion in a paper of Busse (1972). *T* – territorial differentiation, *C* – differentiation in time of migration, *T-C* – compound differentiation. Thin lines show interpopulational limits. Operation Baltic stations are specified by two letter codes (see Polish explanation to the figure)

ków nie przyniosła zmiany modelu, choć komentarz do rysunku przedstawiającego korelację długości skrzydła i ogona u kolejnych grup przelatujących rudzików (*Erithacus rubecula*) zawierał pierwsze sugestie dotyczące możliwości identyfikacji terenów lęgowych, z których pochodzą wędrujące ptaki.

Przeprowadzone w następnych latach (Busse, Maksalon 1978, 1986; Busse 1983; Maksalon 1983) kompleksowe badania nad drozdem śpiewakiem (*Turdus philomelos*) oraz nie publikowane jeszcze wyniki badań biometrycznych nad drożdżikiem (*T. iliacus*) i sosnowką (*Parus ater*) skłaniają do ponownej, bardziej gruntownej, dyskusji problemów związanych z interpretacją zmienności biometrycznej migrantów.

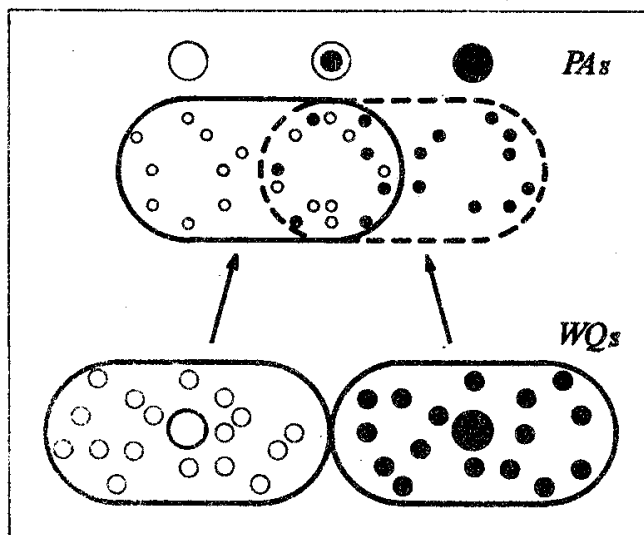
Na rezultaty biometrycznych badań nad wędrującymi ptakami mają wpływ czynniki uzależnione zarówno od struktury falowej i populacyjnej przelatujących ptaków, jak i od biometrycznej struktury przestrzennej terenów lęgowych, z których ptaki te pochodzą. Wymienione struktury mogą być ze sobą skorelowane, wzajemnie zależne lub w dużym stopniu autonomiczne, lecz wpływające na rezultaty badań przez występowanie w rozmaitych kombinacjach i wariantach. Złożoność uwarunkowań oddziałujących na stwierdzoną zmienność biometryczną skłania do uwzględnienia w dyskusji problemu modeli wszystkich wymienionych struktur.

Modele populacyjnej i falowej struktury przelotu

Modele populacyjnej struktury lęgowisk i zimowisk zostały przedstawione i przedyskutowane w osobnej pracy (Busse 1986). Dla większej jasności dalszych rozważań konieczne jest jednak przedstawienie głównych elementów populacyjnego modelu wędrowki, który został uznany w tej pracy za bardziej ogólny od alternatywnego modelu klinarnego.

Według omawianego modelu (rys. 2) areał lęgowy gatunku składa się z obszarów zamieszkiwanych przez pojedyncze populacje, charakteryzujące się przede wszystkim wrodzoną tendencją do zimowania na określonym zimowisku, a także z obszarów będących strefami mieszanymi i zamieszkiwanych przez osobniki będące mieszańcami międzypopulacyjnymi. Osobniki takie mogą wędrować w kierunku różnych zimowisk, mimo że pochodzą z jednego obszaru lęgowego, a nawet jednego gniazda.

Zimowanie na określonym zimowisku definiuje przynależność populacyjną osobnika (choć nie wyklucza możliwości, że genetycznie jest on mieszańcem międzypopulacyjnym). Z przedstawionego modelu wynika, że w trakcie wędrowki następuje segregacja osobników wykazujących zachowanie charakterystyczne dla członków różnych populacji, gdyż udają się one na różne zimowiska wędrując różnymi drogami. Odmienne terminy przelotu różnych populacji mogą spowodować, że przez ten sam punkt na trasie wędrowek ptaki należące do tych samych populacji będą przelatywać w różnym czasie, tworząc fale o różnym składzie populacyjnym. Zbliżone terminy wędrowki ptaków z



Rys. 2. Schemat wędrówki i struktury populacyjnej gatunku na lęgówiskach według modelu populacyjnego (wg Busse 1986). *PAs* – arealy lęgowe populacji, *WQs* – zimowiska populacji.

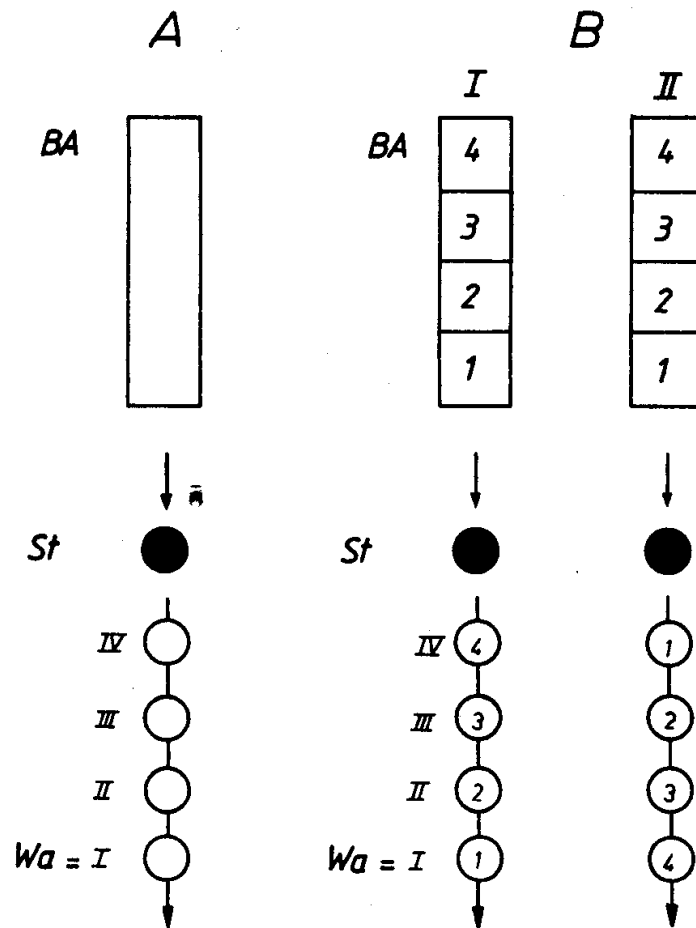
Omówienie modelu w tekście

Fig. 2. Scheme of migration pattern and population structure of the species on breeding grounds according to populational model (after Busse 1986). *PAs* – breeding areas of populations, *WQs* – winter quarters of populations

różnych terenów mogą być przyczyną występowania w jednej fali osobników należących do różnych populacji.

Falowość przelotu jest jedną z najłatwiej zauważalnych cech charakterystycznych tego zjawiska. Mimo tego mechanizm powstawania fal nie został dotychczas dostatecznie poznany. Z punktu widzenia badacza biometrycznej zmienności migrantów ważny jest jednak nie tyle mechanizm kształtowania się fali, co określenie, jakie osobniki wchodzi w jej skład: czy jest to grupa osobników jednorodna pod względem terytorialnym (pochodząca z tego samego terenu lęgowego), czy zróżnicowana pod tym względem lub też jest jednorodna populacyjnie, czy stanowi mieszaninę osobników różnych populacji.

W przypadku, gdy wszystkie osobniki wędrujące przez określoną stację badawczą należą do jednej populacji, możliwe są dwa podstawowe modele tworzenia się fali: 1) wszystkie fale powstały na jednym terenie (rys. 3A), a przyczyną takiego zróżnicowania przelotu są wyłącznie mechanizmy fizjologicznego dojrzewania do podjęcia wędrówki, i 2) fale powstają w wyniku sekwencyjnego podejmowania wędrówki przez ptaki zamieszkujące sąsiednie tereny (rys. 3B). W pierwszym przypadku wszystkie fale będą obejmowały osobniki o tych samych wartościach cech biometrycznych, w drugim zaś mogą, choć nie muszą (patrz następny rozdział), być zróżnicowane pod tym względem. Ptaki podejmujące wędrówkę o typie sekwencyjnym mogą mijać stację badawczą znajdującą się na trasie przelotu w różnej kolejności: przy przelocie „dywanowym” (rys. 3B–I) w pierwszej fali wędrują osobniki pochodzące z najbliższych stacji terenów lęgowych, potem z coraz dalszych, a przy



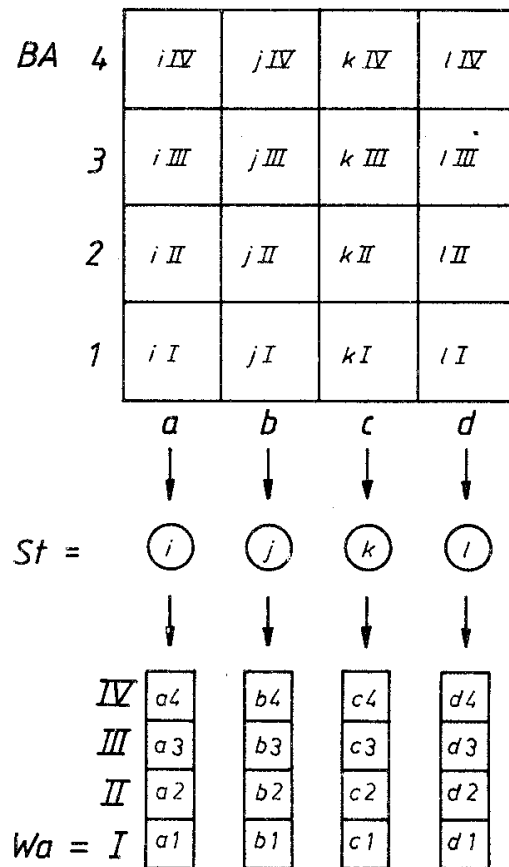
Rys. 3. Modele tworzenia się fal przelotu na terenach lęgowych. A – kolejne fale ptaków ($Wa = I-IV$) wędrujące przez stację obserwacyjną (St) powstają na wspólnym terenie (BA); B – kolejne fale ptaków ($Wa = I-IV$) powstają w wyniku sekwencyjnego podejmowania wędrówki przez osobniki z sąsiadujących ze sobą sektorów (1-4) areálu lęgowego. I – przelot dywanowy, II – przelot z przeskokiem; w kółkach oznaczających fale zaznaczone numery sektorów areálu lęgowego, skąd te fale pochodzą

Fig. 3. Models of creation of migration waves at breeding grounds. A – subsequent waves ($Wa = I-IV$) migrating through bird station (St) are generated from common, large breeding area (BA); B – subsequent waves of migrants ($Wa = I-IV$) are generated as cohorts of birds inhabiting sectors (1-4) of breeding area (BA). I – „carpet” migration, II – „leap-frog” migration; in the circles representing waves there are numbers of their native sectors

przelocie „z przeskokiem” (tzw. leap-frog migration) najpierw wędrują ptaki z lęgowisk najdalszych (rys. 3B – II). Na podstawie obecnej wiedzy o wędrówkach wydaje się, że równoczesne generowanie fal na całym terenie dotyczyć może stosunkowo małych obszarów, a więc w skali areálu gatunku wędrówka odbywa się według modelu sekwencyjnego. W modelu tym obie wersje (dywanowa i z przeskokiem) są równoważne logicznie i dalsze rozważania będą zasadniczo dotyczyły wersji dywanowej jako wygodniejszej do omawiania.

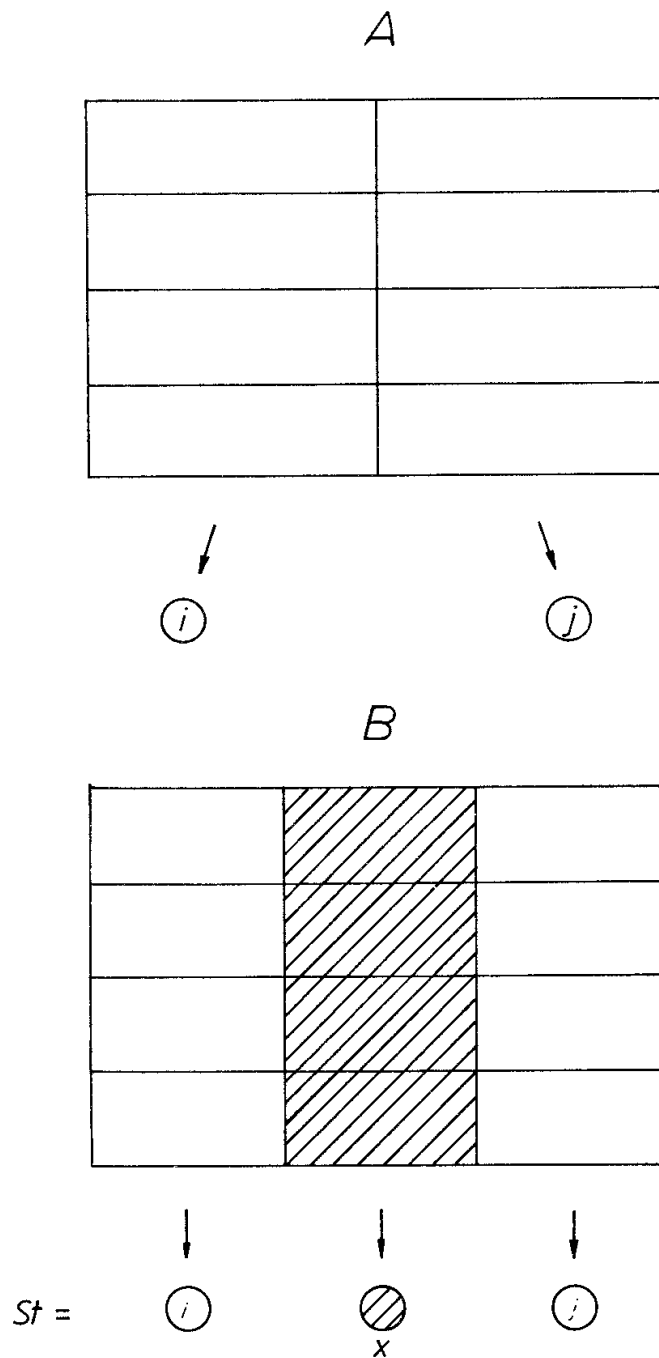
W nowoczesnych badaniach biometrycznych opracowanie materiałów pochodzących z jednej tylko stacji badawczej daje tak mało informacji o

biometrycznej strukturze lęgówisk, że tworząc modele tej struktury trzeba bezwzględnie zakładać opracowanie materiałów z wielu stacji. Podstawowym modelem wędrówki ptaków pochodzących z jakiegoś większego terenu i należących do jednej populacji będzie rysunek 4, ukazujący któredy i w której fali wędrują osobniki z różnych wycinków (sektorów) całego obszaru. Rysunek ten stanowi oczywiście znaczne uproszczenie, gdyż między każdymi dwoma stacjami badawczymi (rys. 5A) można by teoretycznie utworzyć dodatkową



Rys. 4. Rozszerzony schemat wędrówki według modelu B – I (rys. 3) – ptaki z rozległego terenu lęgowego (*BA*) wędrują przez kilka stacji badawczych (*St* = *i...l*). Sektory arealu lęgowego oznaczone zostały literami (*a-d*) i cyframi (1-4) na marginesie kwadratu przedstawiającego areal lęgowy; symbole sektorów, z których pochodzą ptaki, wpisane zostały do kwadracików symbolizujących fale przelotu w poszczególnych stacjach (np. ptaki z sektora *a*₂ wędrują przez stację *i* w fali II). Ptaki wędrujące przez określoną stację w kolejnych falach oznaczone są symbolem stacji i fali (np. *i*_{III}); symbol ten wpisany w sektor arealu lęgowego informuje o tym, przez którą stację i w której fali wędrują ptaki pochodzące z danego sektora (np. ptaki z sektora *b*₂ wędrują przez stację *j* w fali II)

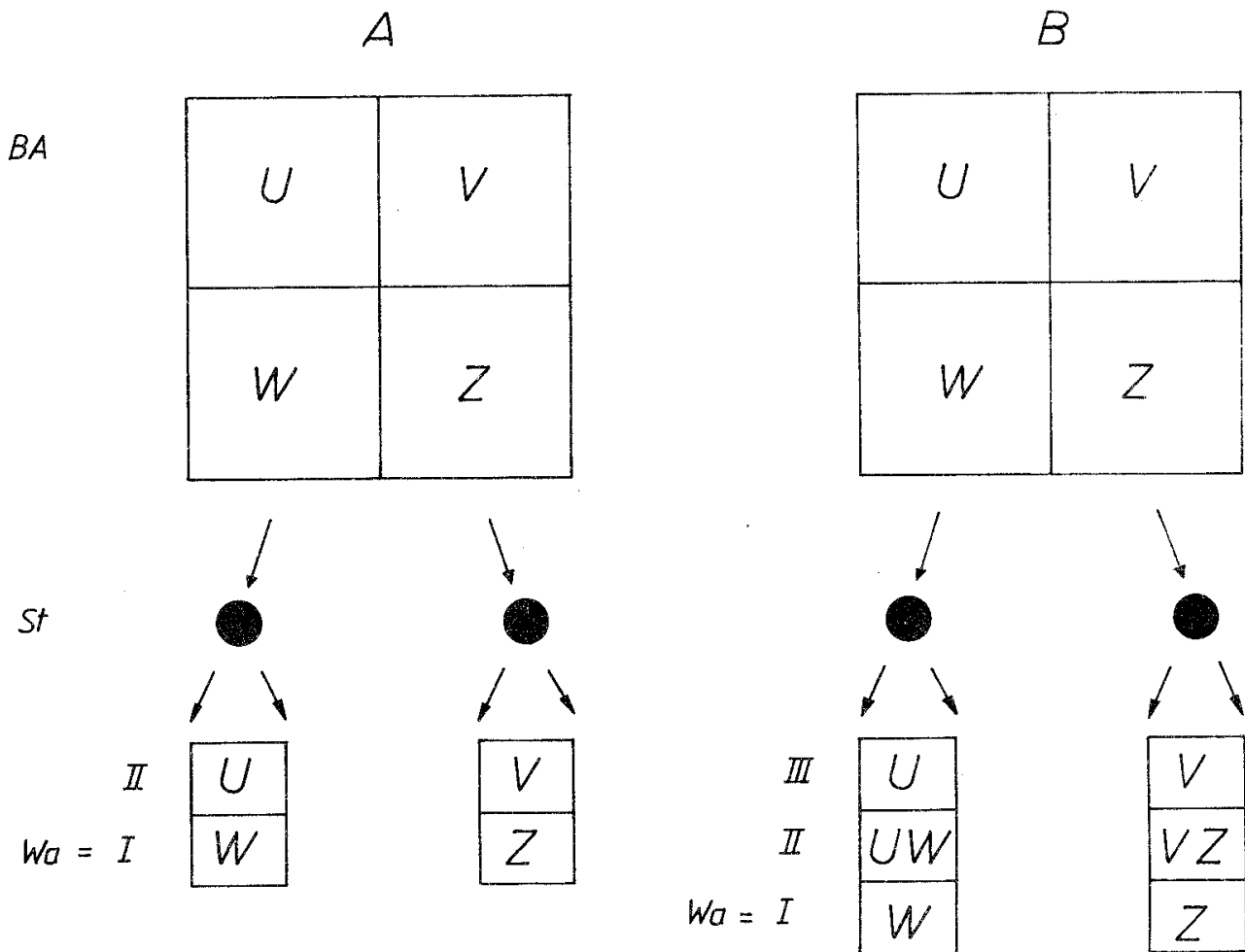
Fig. 4. Widened scheme of migration according to model B – I (Fig. 3) – the birds from wide breeding area (*BA*) migrate through some bird stations (*St* = *i...l*). Sectors of breeding area are indicated by letters (*a-d*) and numbers (1-4) placed at sides of a big square representing breeding area; symbols of sectors native to birds migrating through stations in subsequent waves are inscribed into small squares representing the waves (e.g. birds from the sector *b*₂ migrate through station *i* in the wave II). Birds migrating through station in a wave are labeled with symbol of station and number wave (e.g. *i*_{III}); such label inscribed into sector of breeding area informs of the station and wave in which migrate the birds native to the sector (e.g. birds from sector *b*₂ migrate through station *j* in the wave II)



Rys. 5. Zasada tworzenia sektorów arealu lęgowego. A – analizowany materiał pochodzi z dwóch stacji badawczych ($St = i, j$); B – między stacjami i oraz j występuje dodatkowa stacja x
 Fig. 5. Rules of creating the sectors at breeding area: A – data originate from two bird stations ($St = i, j$); B – additional station x there was established between stations i and j

(rys. 5B), przez którą będą wędrować osobniki z terenów przyporządkowanych uprzednio stacjom istniejącym pierwotnie. Nie zmienia to jednak podstawowego schematu wędrówki.

W przypadku istnienia na lęgowiskach ostro zarysowanych granic między populacyjnymi struktura falowa migrantów może zmienić się i w zależności od stopnia zróżnicowania terminów podejmowania wędrówki przez poszczególne populacje, kolejne fale mogą obejmować osobniki należące do pojedynczych

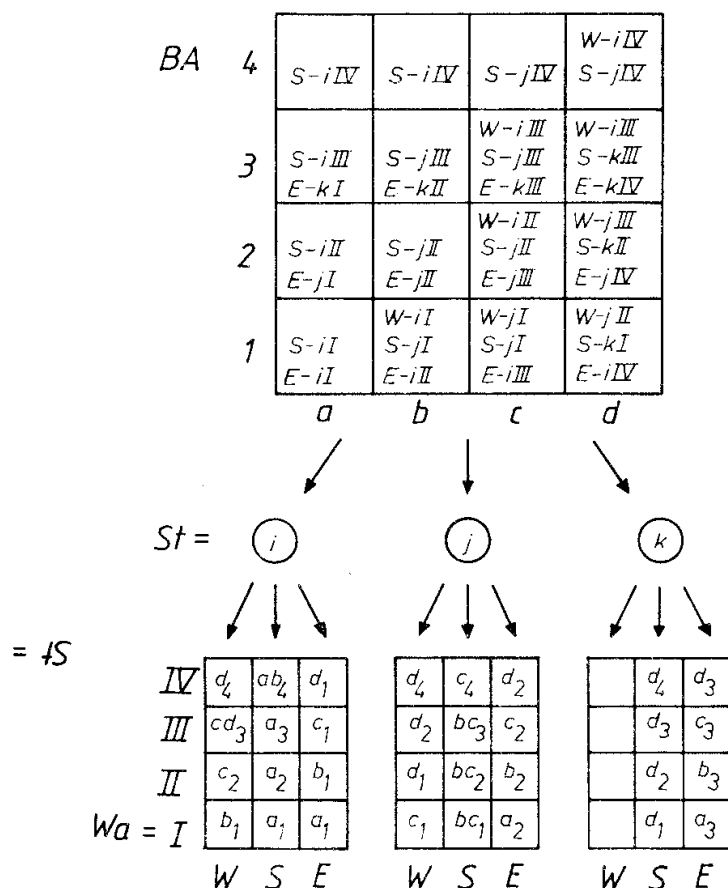


Rys. 6. Schematy wędrówki czterech populacji różniących się trasą i czasem przelotu. A – populacje $U-V-W-Z$ wyraźnie różniące się trasą i czasem przelotu; B – te same populacje, lecz czas wędrówki mało zróżnicowany, skutkiem czego fala III zawiera ptaki należące do dwu populacji. BA, St, Wa – jak na rys. 3

Fig. 6. Schemes of migration of four populations differentiated by route and timing of passage. A – populations $U-V-W-Z$ are well differentiated as to route and timing of passage; B – the same populations, but poorly differentiated as to timing of migration, so wave III contains members of different populations. BA, St, Wa – as at Fig. 3

populacji (rys. 6A) lub składać się z członków różnych populacji (rys. 6B). W pierwszym przypadku powstaje układ odpowiadający przelotowi sekwencyjnemu, w drugim zaś środkowe fale obejmują ptaki pochodzące z różnych terenów.

Najbardziej złożony obraz wystąpi wtedy, gdy teren, z którego pochodzą wędrujące ptaki, jest strefą zamieszkaną przez osobniki będące mieszkańcami międzypopulacyjnymi (rys. 7). Z każdej części areálu lęgowego różne osobniki lecą na rozmaite zimowiska, wybierając drogę i termin wędrówki dyktowane przez odziedziczone po przodkach geny. Osobniki pochodzące z jednego sektora można spotkać na różnych stacjach i w różnych falach przelotu (rys. 8A). W jednej fali na jednej stacji spotkają się natomiast osobniki pochodzące z zupełnie innych sektorów areálu lęgowego (rys. 8B). Rozpatrując jednak wędrówkę różnych populacji osobno możemy stwierdzić, że odbywa się ona

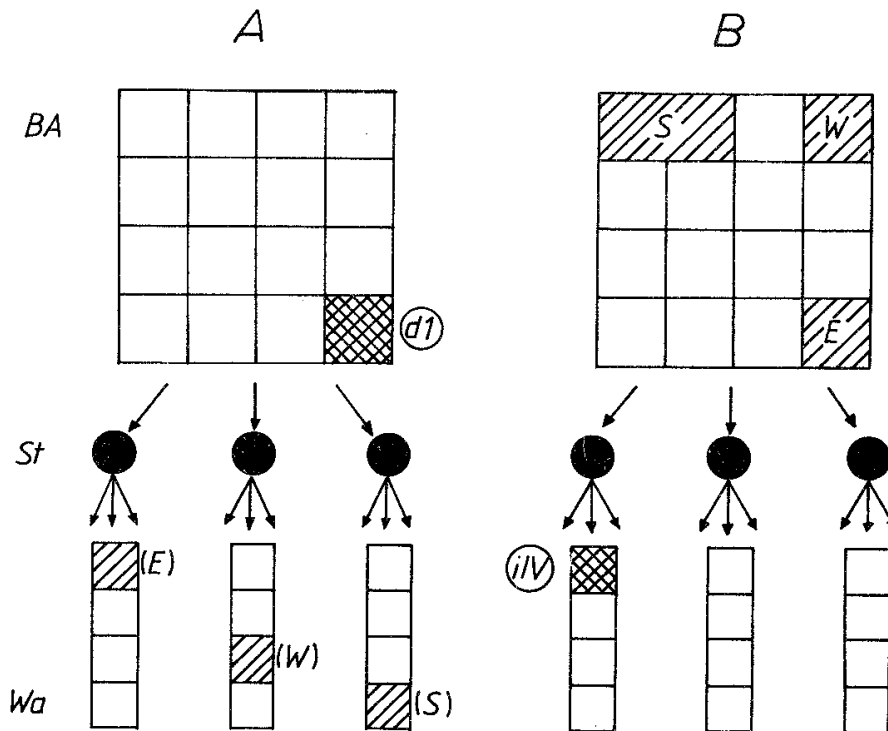


Rys. 7. Złożony obraz wędrówki ptaków pochodzących z terenów zamieszkałych przez mieszańce międzypopulacyjne. Osobniki wykazujące cechy trzech populacji ($W-S-E$) wędrują w kilku falach ($Wa = I-IV$), mieszając się po drodze (na terenie stacji $St = i, j, k$). Zasady zapisu informującego skąd, którędy i w której fali wędrują ptaki należące do wyróżnionych populacji jak na rys. 4

Fig. 7. Complex pattern of migration of birds originated from a territory inhabited by interpopulation hybrids. Individuals behaving as members of three populations ($W-S-E$) migrate in some waves ($Wa = I-IV$) mixing with each other at migration route (passing stations $St = i, j, k$). Symbols informing on origin, route and wave of migration of birds belonging to specified populations as at Fig. 4

według prostych reguł wędrówki sekwencyjnej (rys. 9), tyle, że osie zmienności terminów rozpoczęcia się wędrówki są dla wyróżnionych populacji różne.

Z przytoczonego przykładu widać wyraźnie, jak skomplikowana może być struktura przelotu i w jakim stopniu może wpłynąć na rezultaty badań biometrycznych. Rozpoczynając badania nad określonym gatunkiem ptaków nie znamy zazwyczaj ani struktury populacyjnej czy falowej, ani rodzaju zmienności biometrycznej na terenach lęgowych. Konieczne staje się więc kompleksowe podejście do problemu, gdyż poznanie każdego elementu złożonej struktury ułatwia określenie innych. Poznanie np. składu populacyjnego migrantów za pomocą interpretacji rozkładów wiadomości powrotnych ułatwia interpretację danych biometrycznych, a odpowiednie zestawienie danych biometrycznych może być podstawą do eliminacji któregoś z możliwych modeli struktury falowej.

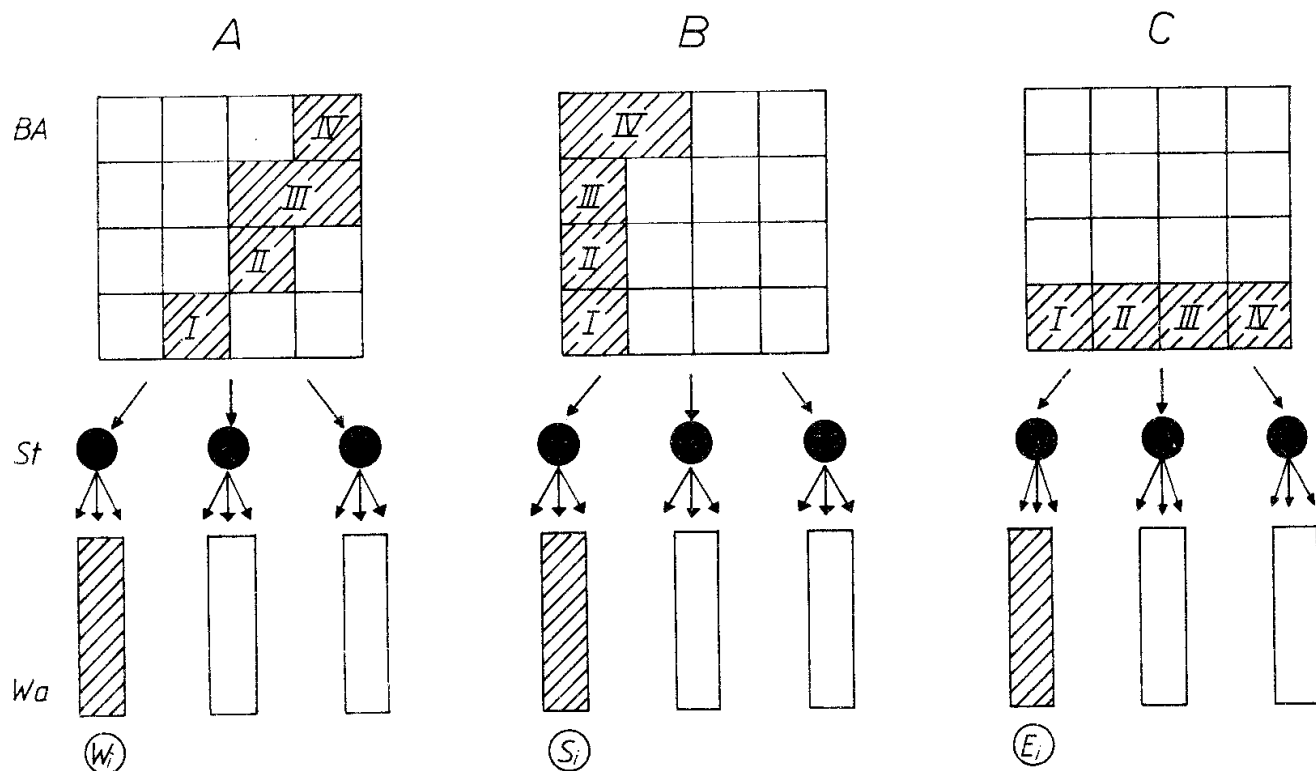


Rys. 8. Analiza obrazu wędrówki przedstawionego na rysunku 7 – przykłady zróżnicowania drogi i terminu wędrówki ptaków pochodzących z jednego sektora (A) i zróżnicowania pochodzenia ptaków wędrujących przez jedną stację w jednej fali (B). A. Osobniki pochodzące z sektora d1 areálu lęgowego, lecz wykazujące cechy różnych populacji, wędrują przez różne stacje w odrębnych falach ($E - iIV, W - jII, S - kI$). B. Osobniki wędrujące przez stację i w fali IV (iIV) pochodzą z różnych sektorów areálu lęgowego ($E - d1, W - d4, S - a4 + b4$). Symbole jak na rysunku 4

Fig. 8. Analysis of migration pattern shown at Figure 7 – examples of differentiation of the route and timing of passage of birds originated from one sector of breeding area (A) and of differentiation of origin of birds migrating through one station in one wave (B). A. Individuals originated from sector d1 of breeding area, but behaving as members of different populations, migrate by bird stations in various waves ($E - iIV, W - jII, S - kI$). B. Birds migrating through the station i in the wave IV (iIV) originate from different sectors of breeding area ($E - d1, W - d4, S - a4 + b4$). Symbols as at Fig. 4

Modele biometrycznej struktury przestrzennej areálu lęgowego

Początkowe zainteresowania ornitologów zmiennością morfologiczną ptaków koncentrowały się na problemach systematyki wewnątrzgatunkowej, a wyniki pomiarów skórek ptasich zgromadzonych w zbiorach muzealnych stanowiły jeden z argumentów za wyróżnieniem podgatunków w obrębie areálu jakiegoś gatunku ptaka. Stworzyło to w świadomości ornitologów pewien model skokowych zmian wymiarów osobników na granicach między podgatunkami, stając się później podstawą do rozciągnięcia tego modelu na zróżnicowania na poziomie populacyjnym. Równoległe z pracami systematyków szukających jak najwyraźniejszych różnic między podgatunkami stwierdzono, że można wykazać regularnie powtarzające się różnice morfologiczne między ptakami zamieszkującymi bardziej północne i bardziej południowe obszary areálu gatunku – ptaki podgatunków północnych okazywały się z



Rys. 9. Analiza obrazu wędrówki przedstawionego na rysunku 7 – przykład zróżnicowania pochodzenia ptaków wędrujących przez jedną stację w kolejnych falach (I-IV): A – osobniki wykazujące cechy populacji W; B – osobniki wykazujące cechy populacji S; C – osobniki wykazujące cechy populacji E

Fig. 9. Analysis of migration pattern shown at Figure 7 – an example of differentiation of the origin of birds migrating through one station (*i*) in subsequent waves (I-IV). A – individuals behaving as members of population W; B – these behaving as members of population S; C – those behaving as members of population E

reguły większe niż osobniki podgatunków południowych. Znalazło to swój wyraz w regule sformułowanej przez Bergmana w połowie XIX w. Dalsze prace na materiale muzealnym wykazały, że w niektórych przypadkach można wykazać istnienie stopniowych zmian średnich wartości jakiegoś pomiaru ciała ptaka na przestrzeni tysięcy kilometrów. Przykładem może tu być praca Blondela (1967), który na podstawie pomiarów długości skrzydła pleszki (*Phoenicurus phoenicurus*), dokonanych na okazach muzealnych, stwierdził stopniowe klinarne zmiany tego parametru na przestrzeni od Portugalii do Syberii. Zarysowały się więc możliwości stworzenia odmiennego od poprzednio wspomnianego modelu zmian skokowych modelu ciągłych zmian wartości określonego parametru biometrycznego (w tym przypadku długości skrzydła). Badania biometryczne prowadzone na okazach muzealnych są poważnie ograniczone przez brak dostatecznego z punktu widzenia zasad statystyki materiału pomiarowego – nawet poważne muzea nie gromadzą zwykle więcej niż kilkadziesiąt skórek jednego gatunku, pochodzących w dodatku z terenów ciągnących się setkami i tysiącami kilometrów. Dla poznania struktury biometrycznej populacji lęgowych na takich obszarach potrzebne byłyby setki,

a nawet tysiące pomiarów. Warunek ten można by spełnić jedynie metodą pomiaru osobników żywych schwytych w różnych okolicach badanego arealu, a to z kolei wymagałoby ogromnego nakładu pracy setek ornitologów chwytających ptaki w okresie lęgowym lub przedwędrowkowym. Program taki jest praktycznie niewykonalny. Jako jedyna droga do poznania struktury biometrycznej obszarów lęgowych pozostaje więc interpretacja wyników badań biometrycznych prowadzonych w stacjach zajmujących się chwytaniem ptaków w okresie wędrowki, gdyż liczby schwytych tam ptaków sięgają wielu tysięcy w ciągu jednego sezonu. Ze względu na nie znaną zazwyczaj, a często złożoną strukturę przelotu, wymaga to jednak równoległego badania tej struktury i jej wpływu na rezultaty badań biometrycznych oraz zmiany dominującego obecnie podejścia do tych badań. W zakresie zbierania danych niezbędne jest zwiększenie liczby badanych parametrów biometrycznych (zazwyczaj mierzy się tylko długość skrzydła i dokonuje pomiarów ciężaru) i poważne zwiększenie liczby mierzonych osobników. W zakresie opracowania materiału konieczne jest dzielenie zmierzonych osobników na grupy (opierając się na wykresach dynamiki przelotu — podział falowy) oraz branie pod uwagę materiałów pochodzących z wielu stacji badawczych. Przeniesienie punktu ciężkości z zainteresowań wykrywaniem różnicowań statystycznych na próby rekonstrukcji struktury biometrycznej na terenach, z których pochodzą wędrujące ptaki, jest warunkiem dalszego rozwoju badań biometrycznych.

Przystępując do tworzenia modeli zmienności biometrycznej, jaka występuje na terenach lęgowych, i metod ich weryfikacji na podstawie danych zebranych w okresie wędrowek, przyjmujemy założenie wstępne, że każda wartość parametru biometrycznego obliczona dla grupy ptaków wyodrębnionej na podstawie lokalizacji w czasie (fala przelotu) i przestrzeni (stacja badawcza) niesie informację o wartości tego parametru na określonym (choć na razie nie znanym) terenie na obszarze lęgowisk. W przypadku przelotu sekwencyjnego dywanowego, jaki przedstawiony jest przykładowo na rysunku 10, wartość parametru obliczona dla ptaków schwytych w stacji j , w III fali przelotu i umieszczona w odpowiednim miejscu tabeli roboczej wyników charakteryzuje ptaki zamieszkujące sektor b_3 rekonstruowanego arealu lęgowego. Jeśli więc rzeczywista struktura przelotu jest zgodna z założonym tu modelem, to układ wartości P w tak skonstruowanej tabeli wynikowej przedstawia bezpośrednio strukturę biometryczną lęgowisk. Odstępstwa od dywanowej struktury przelotu wprowadzają zakłócenia do tabeli wyników traktowanej jako rekonstrukcja lęgowisk.

Model zmienności skokowej

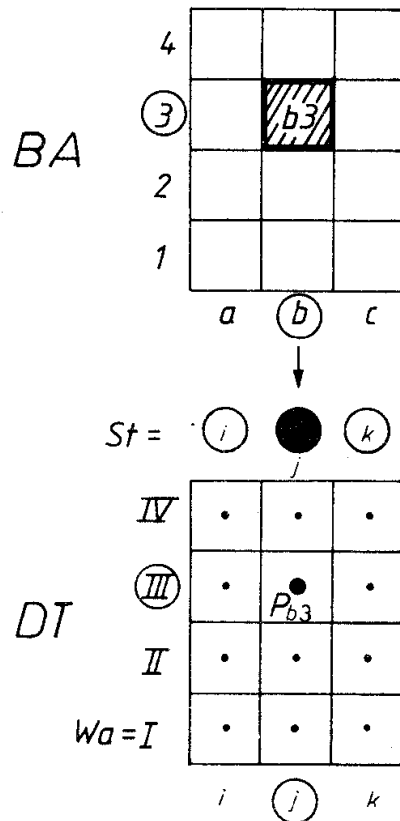
Założenia:

1. Na terenach lęgowisk występują wyraźnie rozgraniczone populacje.
2. Wartości poszczególnych parametrów biometrycznych są określone

tylko przez właściwości dziedziczne populacji: konserwatyzm genetyczny dominuje nad aktualnie działającymi procesami doboru naturalnego.

Wnioski:

1. W obrębie areалу populacji występuje tylko zmienność losowa wartości określonego parametru biometrycznego,



Rys. 10. Ilustracja odtwarzania struktury biometrycznej gatunku na lęgowskich (BA) na podstawie tabeli danych (DT): przy założonym sposobie dywanowym przelotu wartość parametru P obliczona dla grupy ptaków schwytanych w stacji j w fali III przelotu charakteryzuje osobniki zamieszkujące sektor b_3 areалу lęgowego ($= P_{b_3}$). Objaśnienia innych symboli jak przy rysunku 4

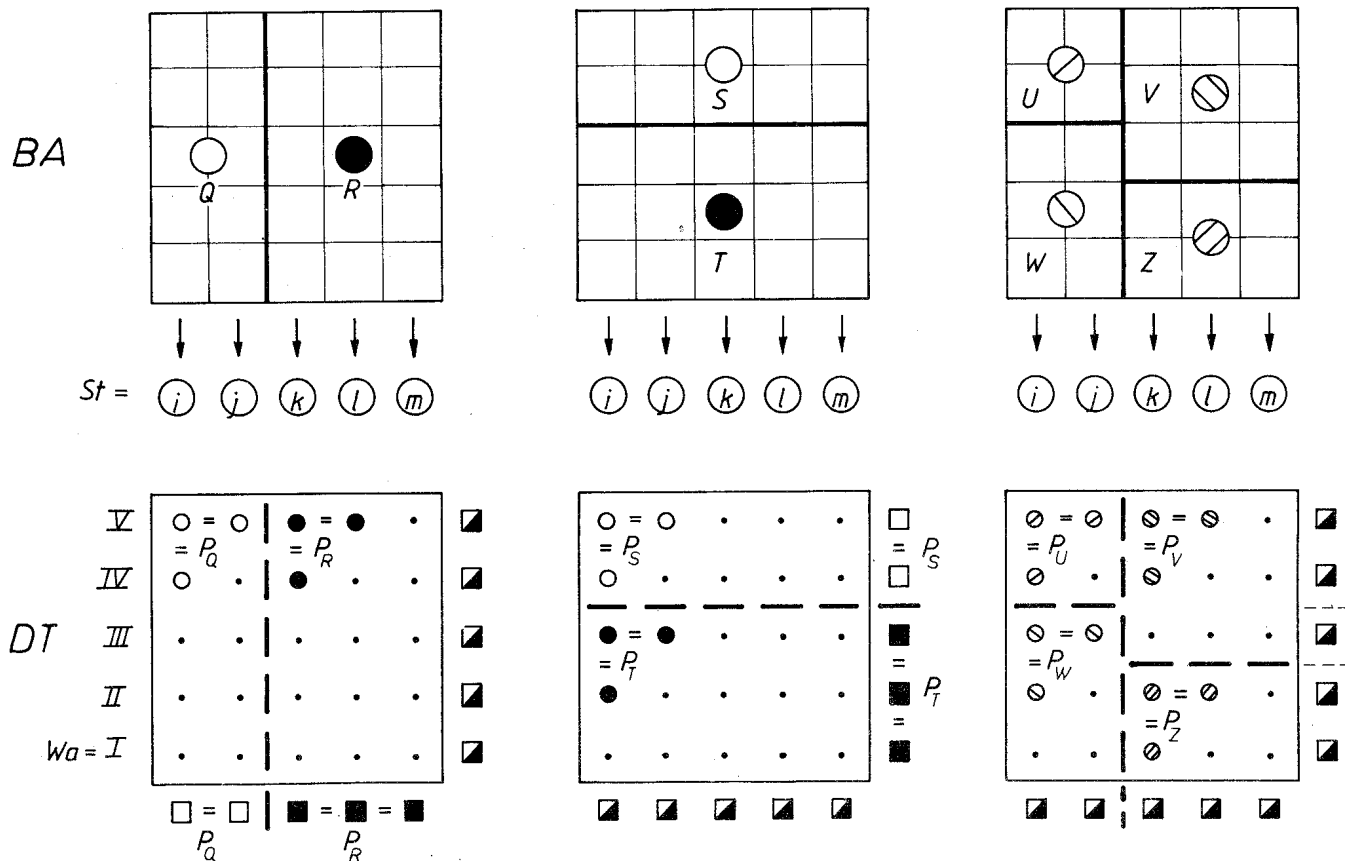
Fig. 10. Illustration of the rules of reconstruction of biometrical structure of population at breeding area (BA) on basis of biometrical data table (DT): if assumed „carpet” method of the passage is a case, value of parameter P calculated from measurements of birds migrating through station j in the wave III characterises the birds inhabiting sector b_3 of breeding area ($= P_{b_3}$). Other symbols as at Figure 4

2. Na granicach międzypopulacyjnych można oczekiwać skokowej zmiany wartości wszystkich lub większości parametrów biometrycznych.

Konsekwencje metodyczne:

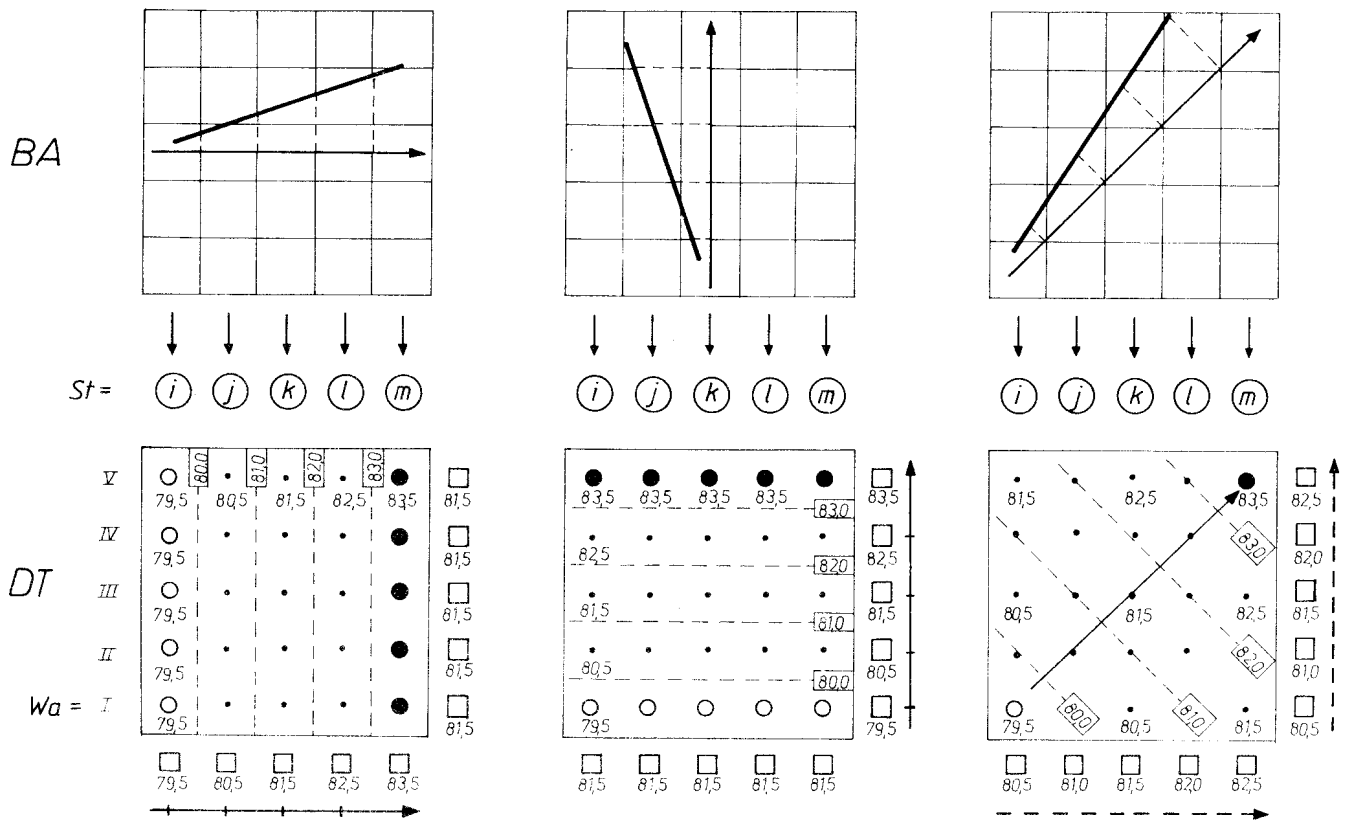
1. Podstawowym sposobem wykorzystania danych biometrycznych jest wyszukanie istotnych statystycznie różnic między sąsiadującymi ze sobą terytorialnie lub czasowo grupami wędrujących ptaków:

a) w przypadku, gdy przelot odbywa się ściśle według modelu sekwencyjnego (rys. 11), układ stwierdzonych statystycznie istotnych różnic pozwala na odtworzenie biometrycznej i populacyjnej struktury lęgowskich (rys. 11) lub



Rys. 11. Model zmienności skokowej – założenia ogólne. Struktura tabel danych (DT) zależna od struktury populacyjnej gatunku na terenach lęgowych (BA) przy założonym dywanowym sposobie wędrówki: rozkład wartości parametru w tabeli wynikowej jest traktowany jako odbicie rozkładu tych wartości na terenach, z których pochodzą badane ptaki. BA – koła z oznaczeniami Q...Z = symbole populacji, linie grube = granice międzypopulacyjne. DT – wewnątrz kwadratu: linie grube = oznaczenia istotnych różnic wartości parametru P między sąsiednimi grupami ptaków; kółka z oznaczeniami $P_q...P_z$ = wartości parametru P charakteryzujące odpowiednie populacje: wszystkie wartości w danym sektorze tabeli wynikowej, również zaznaczone tylko kropkami, winny być sobie równe; na marginesach kwadratu: kwadraciki symbolizujące wartości sumaryczne dla ptaków schwytanych w danej stacji we wszystkich falach (u dołu) lub w danej fali we wszystkich stacjach (z boku): □, ■ – grupy monopopulacyjne, ◻ – grupy mieszane; linie ciągłe – miejsca oczekiwanych istotnych zróżnicowań wartości parametru, linie przerywane – miejsca możliwego, lecz niepewnego występowania takich zróżnicowań. Pozostałe symbole jak na rys. 4

Fig. 11. Step variability model – general assumptions. Structure of biometrical tables (DT) in relation to population structure of the species at breeding grounds (BA), when carpet migration is assumed: result table pattern is treated as a reconstruction of biometrical pattern at breeding area. BA – circles with letters Q...Z = symbols of populations, thick lines = interpopulational limits. DT – inside of big square: thick lines = significant differences between parameter P values of neighbouring groups of birds; small circles with symbols $P_q...P_z$ – values of parameter P characterizing different populations of birds: all values (both pointed by circles and marked by dots) in one sector of the table should be equal; at margins of big square: small squares symbolise total values of the parameter calculated for all birds caught in one station (during all waves of migration) or all birds migrating in one wave (through all stations): □, ■ – monopopulational groups, ◻ – mixed groups; solid lines – expected significant differences between neighbouring values of the parameter, broken lines – significant differences are possible only. Other symbols as at Fig. 4



Rys. 14. Model zmienności płynnej – założenia ogólne. Struktura tabel danych (DT) zależy od struktury biometrycznej gatunku na lęgowskach (BA), przy złożonym dywanowym sposobie wędrówki: tabela wynikowa jest traktowana jako rekonstrukcja struktury biometrycznej gatunku na terenach lęgowych. BA – zaznaczony przebieg klinów zmienności biometrycznej; DT – wewnątrz kwadratu zaznaczone wartości parametru dla poszczególnych grup ptaków (wartości liczbowe przykładowe): \circ – wartość minimalna dla danej tabeli, \bullet – wartość maksymalna, \cdot – wartości pośrednie; liniami przerywanymi oznaczone izolinie wartości parametru; na marginesach kwadratu: \square – wartości sumaryczne dla ptaków wędrujących przez poszczególne stacje ($St =$) lub w kolejnych falach ($Wa =$) – por. objaśnienia do rys. 11; \rightarrow – osie zmienności parametru odtworzone na podstawie przebiegu izolinii wartości parametru

Fig. 14. Flucent variability model – general assumptions. Structure of data tables (DT) in relation to biometrical structure of species at breeding grounds (BA), when carpet migration is assumed: result table pattern is treated as the reconstruction of biometrical pattern of species at breeding area. BA – clines of variability of the parameter are shown. DT – inside of big square the values of the parameter for different groups of birds are shown (exemplary data only): \circ – minimum, \bullet – maximum, and \cdot – intermediate values for the result table; broken lines – isolines of the parameter values; at margins of the big square: \square – total values of the parameter for birds migrating through stations ($St =$) or subsequent waves ($Wa =$) – compare explanation to the Figure 11; \rightarrow – axes of clinal variability reconstructed from directions of isolines

stanowi informację o względnym rozmieszczeniu arealów poszczególnych populacji; do realnej rekonstrukcji tego rozmieszczenia niezbędna jest dodatkowa informacja o tym, według którego z wariantów modelu (przelot dywanowy czy z przeskokiem) odbywa się wędrówka;

b) w przypadku, gdy w układzie sekwencyjnym wędrują całe populacje (rys. 12A), na podstawie układu różnic statystycznie istotnych można ustalić jedynie liczbę wędrujących populacji, bez możliwości odtworzenia rozmieszczenia ich na lęgowskich, gdyż rozmieszczenie populacji w falach zależy od czasu ich przelotu (rys.13); przy niewielkim zróżnicowaniu czasu przelotu (rys. 12 B) zanika nawet możliwość określenia liczby wędrujących populacji, gdyż mieszanie się osobników z różnych populacji w falach pośrednich (na rys. 12B w fali II) uniemożliwia wykrycie istotności zróżnicowań między populacjami wędrującymi przez daną stację.

2. W omawianym modelu obliczanie sumarycznych wartości parametru biometrycznego dla osobników wędrujących w czasie wszystkich fal przez daną stację lub wędrujących w określonej fali przez wszystkie stacje nie ma sensu (w wielu przypadkach — patrz rysunki 11 i 12 — nie charakteryzują one żadnej grupy populacyjnej czy terytorialnej).

3. Przy opracowywaniu dostatecznie obfitych ilościowo materiałów zwiększenie liczby parametrów nie wprowadza dodatkowej informacji, gdyż z założenia istotne różnice powinny wystąpić jedynie na granicach między populacyjnymi; przy skąpych materiałach uwzględnienie kilku parametrów biometrycznych zwiększa możliwość wykrycia różnic tylko ze względu na właściwości testowania statystycznego.

Model zmienności płynnej

Założenia:

1. Wartości wszystkich parametrów biometrycznych zmieniają się na obszarach lęgowych płynnie wzdłuż określonych osi.

2. Przebieg zmienności wynika z presji selekcyjnej aktualnie działających czynników środowiskowych (naturalnych lub wynikających z działalności człowieka): wpływ doboru naturalnego przeważa nad konserwatywnym genetycznym populacji.

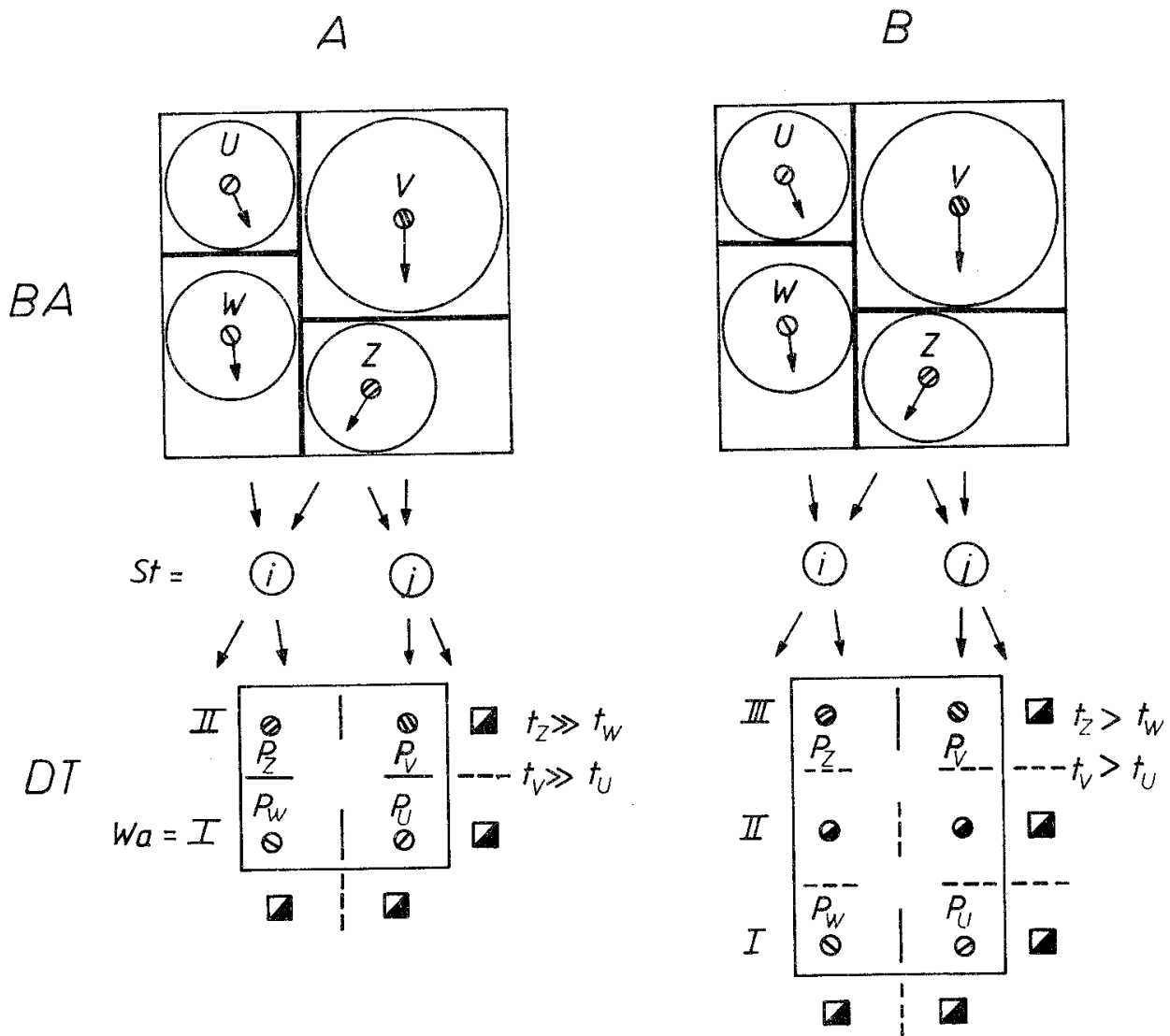
Wnioski:

1. Gradient zmienności biometrycznej pozostaje stały niezależnie od tego, czy jest mierzony w obrębie populacji, czy na granicy międzypopulacyjnej.

2. Zmienność poszczególnych parametrów może zależeć od różnych czynników środowiskowych, więc przebieg osi zmienności tych parametrów może być odmienny.

Konsekwencje metodyczne:

1. Wykrycie w materiale biometrycznym dotyczącym określonego parametru istotnych statystycznie różnic między dwoma grupami nie oznacza, że grupy te należą do różnych populacji; poszukiwanie zróżnicowań istotnych na



Rys. 12. Model zmienności skokowej. Struktura tabel wynikowych przy założonym sekwencyjnym, lecz nie dywanowym sposobie przelotu całych populacji. A – duże zróżnicowanie terminów przelotu populacji wędrujących przez każdą stację ($t_2 \gg t_1$); B – małe zróżnicowanie terminów przelotu ($t_2 > t_1$). Symbole i zasady oznaczeń jak na rys. 11

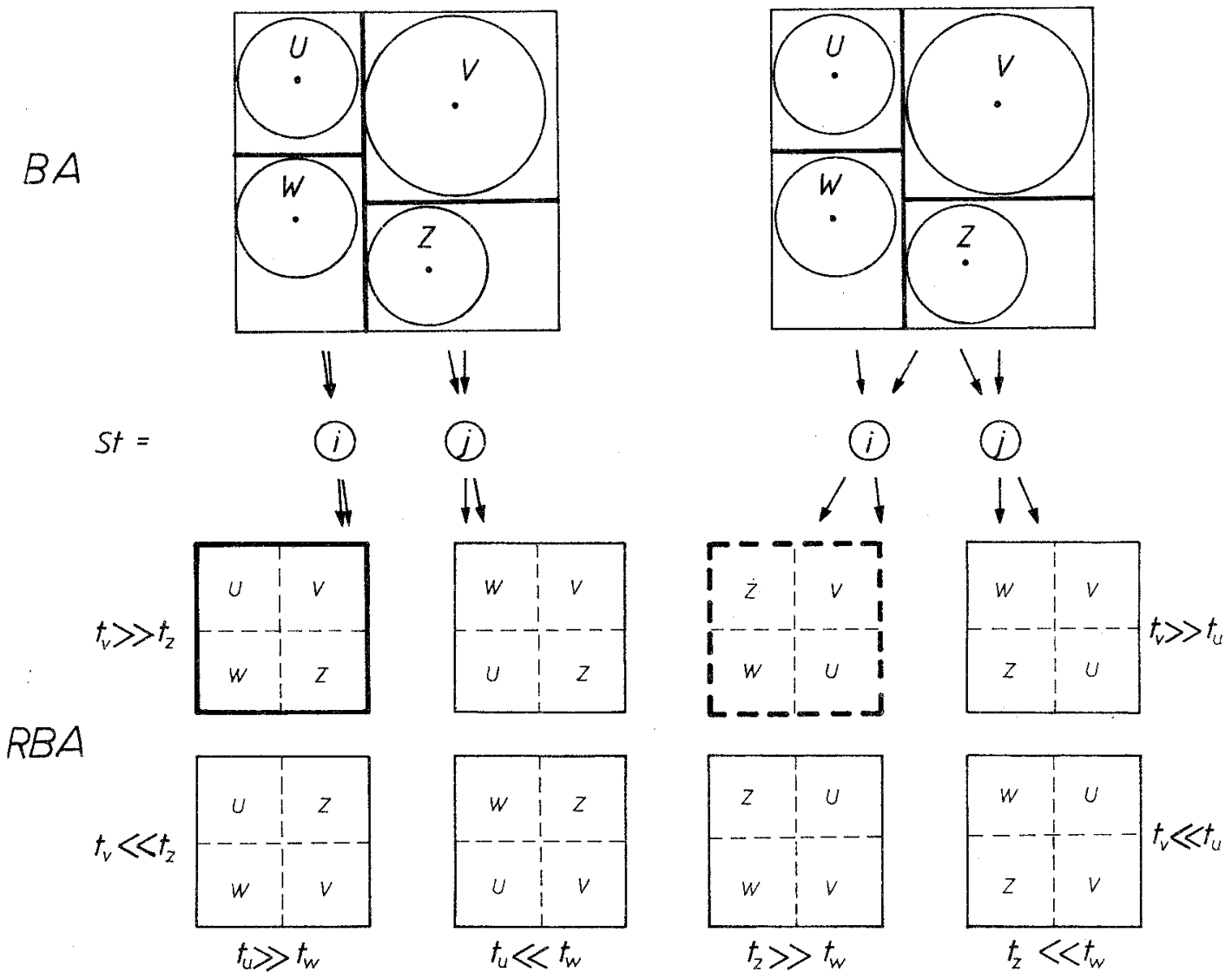
Fig. 12. Step variability model. Structure of result tables, when whole populations migrate in sequential, but not carpet method. A – pronounced differentiation in timing of passage at a station ($t_2 \gg t_1$); B – slight differentiation in timing of passage ($t_2 > t_1$). Symbols and signs as at Fig. 11

określonym poziomie ufności przestaje więc być celem badań biometrycznych.

2. Zbadanie tabeli roboczej wyników analizy biometrycznej parametru może pozwolić na ustalenie, że przelot odbywa się według modelu regularnie sekwencyjnego (rys. 14):

a) na podstawie układu wartości tej tabeli (równoległego układu izolinii na rysunku rekonstruującym obszar lęgowski) można określić przebieg osi zmienności danego parametru na terenach, z których pochodzą badane ptaki; geograficzne usytuowanie osi pozostanie jednak nieznanne,

b) na podstawie nierównoległego przebiegu izolinii na rysunku rekonstruującym obszar lęgowski można twierdzić, że przelot nie odbywa się według regularnie sekwencyjnego modelu przelotu.

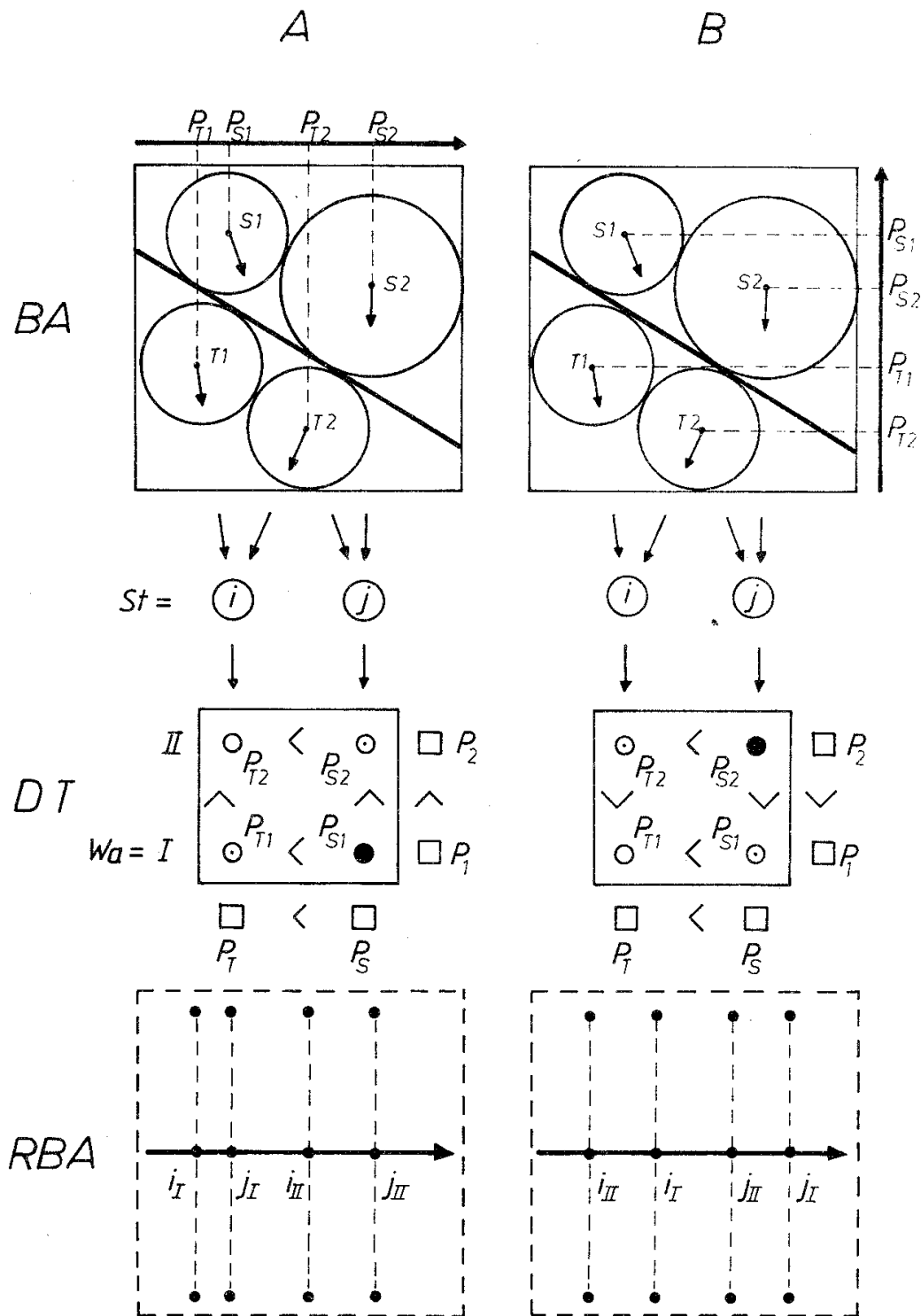


Rys. 13. Model zmienności skokowej. Przykład zależności wyników prób rekonstrukcji rozmieszczenia populacji na terenach lęgowych od zróżnicowania kierunków i czasu przelotu tych populacji. *RBA* – wyniki rekonstrukcji rozmieszczenia populacji na podstawie tabel wynikowych.

Pozostałe oznaczenia jak na rys. 11 i 12

Fig. 13. Step variability model. Example of dependence of reconstruction of breeding area populational structure of species on directions and timing of migration. *RBA* – results of reconstruction of breeding area populational structure of species at a basis of result tables. Other symbols as at Fig. 11 i 12

3. Wielkość różnic wartości pojedynczego parametru biometrycznego określa względną odległość terenów lęgowych, z których pochodzą dane grupy migrantów: grupy bardziej się od siebie różniące pochodzą z terenów bardziej od siebie oddalonych niż grupy mniej zróżnicowane; znaleziona wartość parametru lokalizuje miejsce pochodzenia badanej grupy na osi zmienności tego parametru (rys. 15, 16); przy różnym zorientowaniu osi zmienności danego parametru w terenie względne lokalizacje uzyskane dla tych samych grup ptaków będą się jednak od siebie różniły (rys. 15) – podobnie rozmaite wyniki otrzymamy w przypadku przelotu odbywającego się według różnych wariantów modelu populacyjno-sekwencyjnego (rys. 16). Dane dotyczące jednego



Rys. 15. Model zmienności płynnej – analiza jednego parametru biometrycznego. Przykłady wyników prób rekonstrukcji rozmieszczenia terenów lęgowych grup migrantów wędrujących w układzie populacyjno-sekwencyjnym: przy tym samym sposobie przelotu wyniki zależą od ukierunkowania osi zmienności tego parametru. A – równoleżnikowe usytuowanie osi zmienności; B – południkowe usytuowanie osi zmienności. BA (areal lęgowy) – kołami oznaczono tereny lęgowe grup migrantów należących do dwu populacji (S, T – rozdzielone linią ciągłą) i wędrujących sekwencyjnie (kolejność przelotu przez stacje badawcze, $St =$, oznaczona cyframi 1, 2, terminy przelotu znacznie zróżnicowane: $t_1 \ll t_2$); na marginesie oznaczono przebieg osi zmienności parametru i wartości tego parametru dla wyróżnionych grup migrantów ($P_{S1}, P_{S2}, P_{T1}, P_{T2}$). DT (tabela danych): \circ, \bullet, \bullet – jak na rys. 14, – relacje między wartościami P . RBA (rekonstrukcja arealu lęgowego): $\bullet-\bullet$ – linie, na których mogą się znajdować centra terenów lęgowych poszczegól-

tylko parametru biometrycznego nie pozwalają więc na ustalenie lokalizacji na obszarze łągowisk terenu, z którego pochodzi badana grupa ptaków.

4. Na względną lokalizację terenów, z których pochodzą dane grupy migrantów, pozwala dopiero wprowadzenie do rozważań co najmniej dwóch parametrów biometrycznych o nie pokrywających się ze sobą przebiegach osi zmienności (rys. 17).

5. W modelu płynnej zmienności biometrycznej wartości parametru używane przez sumowanie wartości charakteryzujących poszczególne grupy migrantów mają swe znaczenie będąc średnimi wartościami dla ptaków pochodzących z jakiegoś większego obszaru (rys. 18).

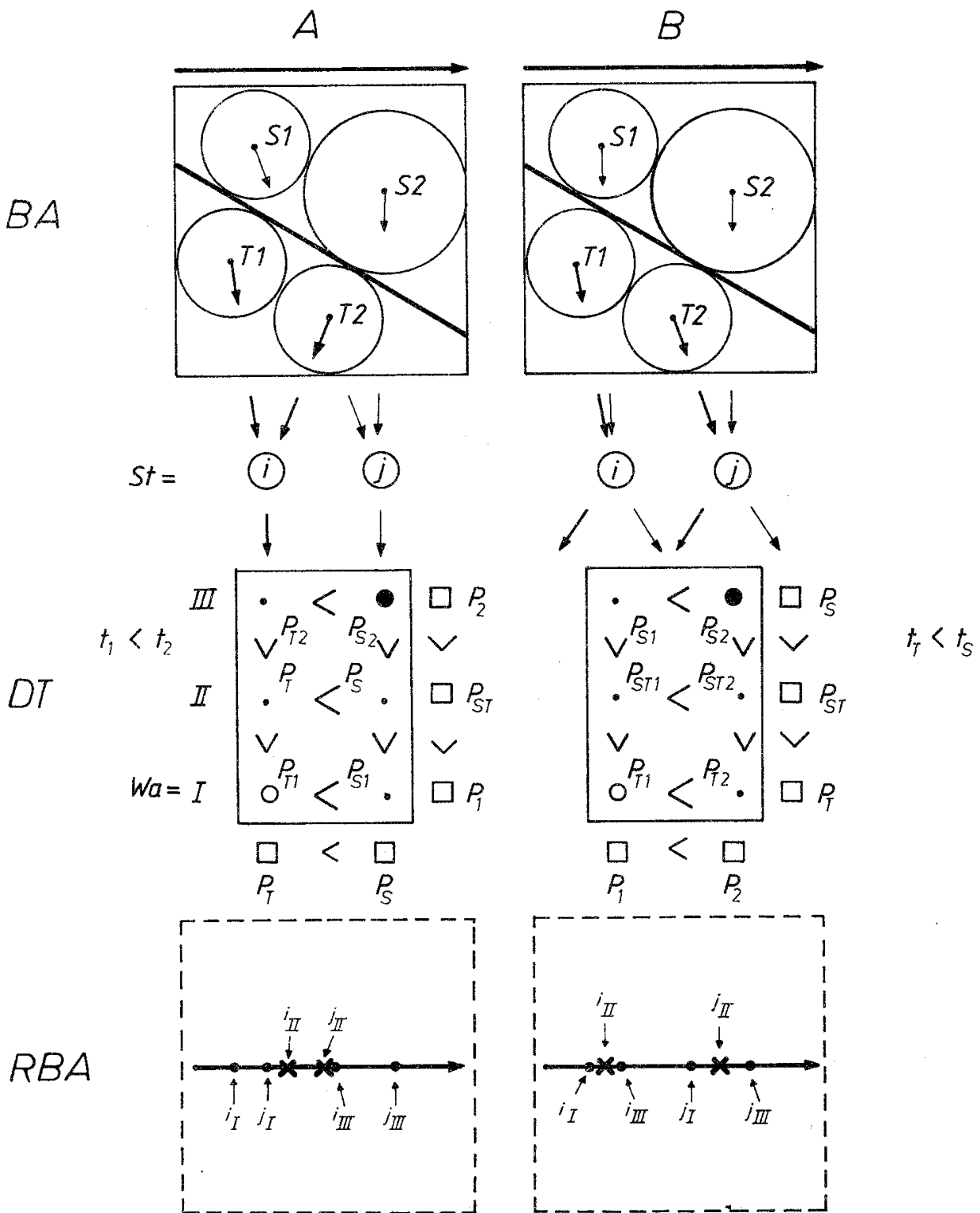
Porównanie modeli zmienności biometrycznej

Oba przedstawione modele zmienności opierają się na poprawnych z punktu widzenia genetyki populacyjnej, choć wykluczających się, założeniach. Kluczowym problemem jest tu siła wpływu aktualnie działającej presji selekcyjnej środowiska. Jeśli wartości parametrów biometrycznych podlegają słabemu tylko wpływowi selekcyjnemu obecnego układu warunków środowiskowych, a konserwatyzm genetyczny populacji jest duży, gatunek będzie przykładem na istnienie modelu zmienności skokowej.

Duża adaptatywność wymiarów ciała ptaka do mających strukturę ciągłą warunków klimatycznych prowadzi do ukształtowania się ciągłej zmienności tych wymiarów w obrębie arealu gatunku, a więc wykształcenia drugiego z omawianych modeli struktury biometrycznej. Konserwatyzm genetycznych struktur odpowiadających za populacyjne różnicowanie wędrowników, konieczny ze względu na złożone mechanizmy orientacji i nawigacji wędrownych ptaków, utrzymuje podziały populacyjne, lecz nie ma wpływu na plastyczność adaptacji wymiarów ciała osobników. Wyrównywanie zmienności biometrycznej na granicach międzypopulacyjnych nie wynika więc z przepływu genów

gólnych grup: oznaczenia grup wg zasad przyjętych na rys. 4; rzeczywiste ukierunkowanie klinów zmienności parametru nie wynika z tabel danych (jak na rys. 14), gdyż przelot nie odbywa się według modelu dywanowego

Fig. 15. Fluent variability model – analysis at one biometrical parameter only. Exemplary reconstructions of distribution of natal areas of groups of migrants passing bird stations according to population-sequential model of migration: result of reconstruction depends on orientation of cline axis at breeding grounds. A – latitudinal orientation of variability axis; B – meridional orientation of the axis. BA (breeding area) – circles represent breeding areas of groups of birds belonging to two migrational populations (S, T – separated by thick line) and migrating one after the other (sequence listed by numbers 1, 2); at the margin the orientation of cline axis and values of parameter for each group (P_{S1} , P_{S2} , P_{T1} , P_{T2}) are shown. DT (data table): ○, ●, ● – as at Fig. 14, < – relations between values of the parameter P. RBA (reconstruction of breeding area): ●--● – lines on which centres of natal areas of groups can be distributed: symbols of groups after rules explained at Fig. 4; real orientation of cline axes does not result from the data tables (as at Fig. 14), because of not carpet model of migration



Rys. 16. Model zmienności płynnej – analiza jednego parametru biometrycznego. Przykłady wyników prób rekonstrukcji rozmieszczenia terenów lęgowych grup migrantów wędrujących według dwóch wariantów modelu sekwencyjno-populacyjnego przy niewielkim zróżnicowaniu terminów przelotu ($t_x < t_y$): przy identycznej orientacji osi zmienności wyniki lokalizacji grup zależą od modelu wędrówki. A – przez każdą stację wędrują grupy ptaków należących do jednej populacji ($St = i: T, j: S$) – wariant odpowiada sytuacji przedstawionej na rys. 15; B – przez

przez te granice, lecz z odrębnego mechanizmu adaptacji do lokalnych warunków środowiska.

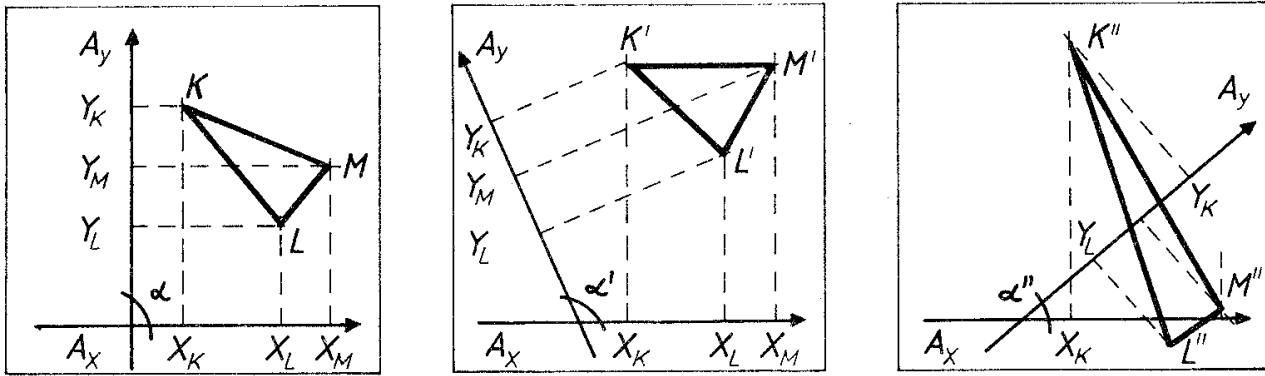
Z punktu widzenia badań nad wędrówkami ptaków i przydatności metod biometrycznych do lokalizacji terenów, z których pochodzą określone grupy wędrujących ptaków, znacznie użyteczniejszy jest model płynnej zmienności wartości parametrów biometrycznych. W przypadku prawdziwości dla danego gatunku modelu zmienności skokowej jedyną drogą do lokalizacji w obrębie areалу lęgowego terenów zamieszkałych przez różne populacje jest organizacja masowych i obejmujących znaczne obszary programów chwytania i mierzenia ptaków w okresie połęgowym a przedwędrowkowym. Ponieważ jest to okres krótki, a poza tym mało efektywny pod względem chwytania ptaków, koncepcja taka jest praktycznie niewykonalna, szczególnie na ubogich w ornitologów terenach Europy Północnej i Wschodniej. Model płynnej zmienności parametrów biometrycznych daje teoretyczne możliwości lokalizacji (co najmniej lokalizacji względnej) pod warunkiem jednak zbierania danych biometrycznych obejmujących więcej niż jeden parametr pomiarowy. Podstawowym problemem metodycznym jest opracowanie sposobów określania kątów, pod jakimi krzyżują się w przestrzeni osie zmienności badanych parametrów.

Określenie, który z modeli zmienności jest adekwatny do zmienności badanego gatunku, może nie być sprawą prostą. W pewnych przypadkach analiza wstępnej tabeli wyników, obejmującej wartości parametru wyliczone dla każdej wyróżnionej fali na wszystkich dostępnych stacjach badawczych, pozwala na eliminację niektórych teoretycznie możliwych wariantów struktury zmienności i struktury przelotu.

Przedstawione wyżej konsekwencje metodyczne przyjęcia któregoś z modeli i ich wariantów mają służyć pomocą przy weryfikacji pojawiających się hipotez. Dodatkowe informacje o populacyjnej strukturze przelotu, uzyskane przez analizę wyników obrączkowania ptaków, mogą być cennym elementem wstępnej analizy problemu.

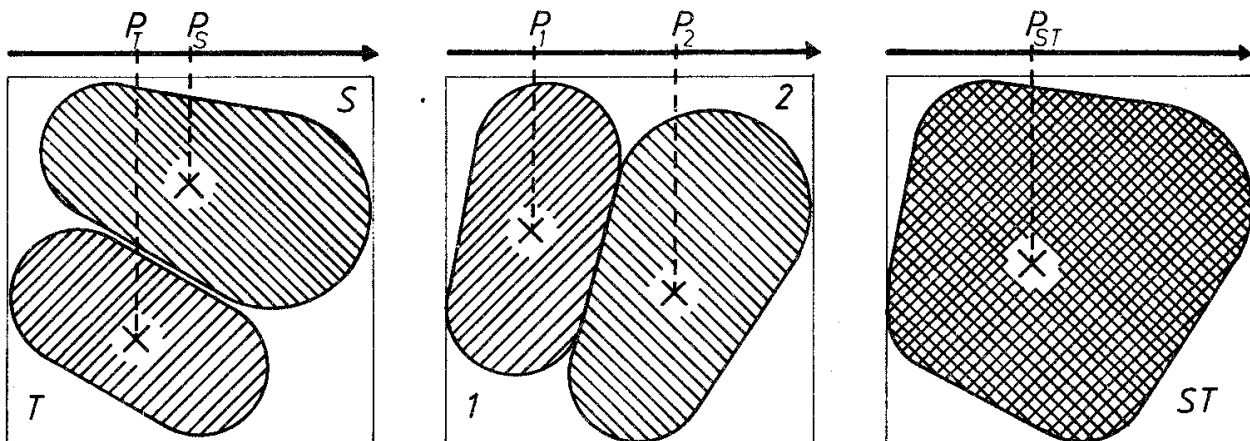
każdą stację wędrują grupy należące do dwóch populacji ($St = i: S1 - ST1 - T1, j: S2 - ST2 - T2$). *BA* — jak na rys. 15, uproszczone, *DT* — t_x — oznaczenie terminu przelotu grupy, pozostałe oznaczenia jak na rys. 15. *RBA* — jak na rys. 15, uproszczone

Fig. 16. Fluent variability model — analysis of one biometrical parameter only. Exemplary reconstructions of distribution of home areas of groups of migrants passing bird stations in different variants of populational-sequential model of migration with small differentiation of passage timing ($t_x < t_y$): nevertheless that variability axes are identical, the results depend on variant of the model. A — through one station migrate groups of birds belonging to one migrational population only ($St = i: T, j: S$) — the variant corresponds to that at fig. 15; B — through every station migrate groups of birds belonging to two populations ($St = i: S1 - ST1, - T1, j: S2 - ST2 - S2$). *BA* — as at Fig. 15, simplified, *DT* — t_x — symbol of migration timing of the group, other symbols as at Fig. 15. *RBA* — as at Fig. 15, simplified



Rys. 17. Model zmienności płynnej – zasada lokalizacji przestrzennej grup migrantów oparta na znanych wartościach dwóch parametrów biometrycznych. A_x , A_y – osie zmienności odpowiednio parametru X i Y . Położenie każdej z badanych grup (K , L , M) względem układu osi zmienności jest określone parą wartości parametrów X i Y : $K(X_K, Y_K)$, $L(X_L, Y_L)$, $M(X_M, Y_M)$. Przy różnych położeniach osi A_x i A_y względem siebie (różne wartości α) uzyskuje się różne lokalizacje przestrzenne grup (K , K' , K'' itd.), w wyniku czego otrzymuje się różne położenia względne badanych grup ($\Delta KLM \neq \Delta K'L'M' \neq \Delta K''L''M''$); znajomość kąta α pozwala na prawidłową lokalizację grup

Fig. 17. Fluent variability model – rules of space localisation of groups of migrants according to known values of two biometrical parameters. A_x , A_y – axes of variability of parameters X and Y . Localisation of every studied group (K , L , M) in relation to axes of variability is fixed by pairs of values of X and Y : $K(X_K, Y_K)$, $L(X_L, Y_L)$, $M(X_M, Y_M)$. When variability axes cross each other in different angles (α , α' , α'') the localisations of groups are differentiated (K , K' , K'' etc.), which leads to various relative localisations of studied groups ($\Delta KLM \neq \Delta K'L'M' \neq \Delta K''L''M''$); however, knowledge about value of angle α allows correctly to localise groups in relation to each other



Rys. 18. Ilustracja interpretacji wartości sumarycznych w tabelach danych biometrycznych. Wartość sumaryczna wskazuje na położenie względem osi zmienności środka ciężkości areálu zamieszkiwanego przez osobniki z grup składowych. Na rysunku przyjęto, że grupy składowe były jednakowo liczne bez względu na wielkość ich terenów lęgowych (patrz rys. 15 i 16)

Fig. 18. Illustration of interpretation of total values in biometrical data tables. Total value characterises localisation at the variability axis the heavy points of areas inhabited by members of summarised groups. At the figure there was assumed that all groups were equally numerous despite of a surface of their home areas (shown at Figures 15 and 16)

Metody biometrycznej lokalizacji terenów lęgowych migrantów

Przedstawione niżej metody lokalizacji oparte są na modelu płynnej zmienności parametrów biometrycznych. Wymagają one określenia układu współrzędnych, w odniesieniu do którego prowadzona jest później względna lokalizacja badanych grup migrantów. Po określeniu lokalizacji w odniesieniu do osi układu współrzędnych można podjąć próby orientacji tego układu względem mapy terenów lęgowych, a więc konkretnej lokalizacji geograficznej terenów, skąd pochodzą wędrujące grupy ptaków.

Określanie biometrycznego układu współrzędnych

Dotychczas zostały opracowane dwie metody określania układu osi współrzędnych: metoda empiryczna, mająca głównie znaczenie teoretyczne, i prostsza w zastosowaniu metoda obliczeniowa. Pierwsza z nich omawiana jest po raz pierwszy w niniejszej pracy, zasadnicze elementy drugiej były już publikowane wcześniej (Busse 1983).

Metoda empiryczna opiera się na wniosku dedukcyjnym wynikającym z modelu płynnej zmienności parametrów biometrycznych i sformułowanym we wnioskach metodycznych z przyjęcia tego modelu („Konsekwencje metodyczne” pkt 3). Wniosek ten podkreśla jedną z zasadniczych właściwości modelu: wielkości różnicowań wartości parametrów biometrycznych charakteryzujących badane grupy ptaków są określone przez rzeczywiste odległości między terenami, z których te grupy pochodzą. Jeśli więc, np. grupa ptaków *K* różni się pod względem długości skrzydła od grupy *L* o 2 mm, a od grupy *M* o 4 mm, to można twierdzić, że względem osi zmienności skrzydła tereny lęgowe grupy *K* są położone dwukrotnie dalej od terenów macierzystych grupy *M* niż grupy *L*. Zsumowanie różnicowań wszystkich dostępnych parametrów biometrycznych daje uściślenie tych relacji, gdyż każda pojedyncza wartość różnicowania jest obarczona większym błędem losowym niż zespół różnicowań obliczonych niezależnie od siebie. Ponieważ bezwzględne wartości różnicowań (wyrażone w milimetrach czy gramach) różnych parametrów są ze sobą nieporównywalne (przy małej ogólnej zmienności, np. długości skrzydła 1 mm różnicy może mieć znacznie większą relatywną wartość niż 1 mm bardzo u tego gatunku zmiennej długości ogona) do określenia różnicowań trzeba zastosować jakąś uniwersalną wartość wskaźnikową. W pracy niniejszej, podobnie jak w już publikowanych (Busse 1981; Busse, Maksalon 1986) użyłem wskaźnika różnicowań *D* określonego wzorem:

$$D = \frac{M_A - M_B}{\sqrt{\delta_A^2 + \delta_B^2}}, \quad (1)$$

gdzie: M_A i M_B — średnie wartości parametru dla porównywalnych grup, δ_A i δ_B — odchylenia standardowe charakteryzujące ich wewnętrzną zmienność. W pierwszej kolejności obliczone są wartości wskaźnika D_{AB} dla wszystkich

parametrów rozpatrywanych w danym opracowaniu, potem zaś, drogą obliczenia średniej arytmetycznej, jedna wartość \bar{D}_{AB} charakteryzująca ogólnie zróżnicowanie biometryczne między badanymi grupami A i B .

Do określenia względnego położenia osi zmienności parametrów biometrycznych potrzebna jest znajomość wartości tych parametrów dla trzech grup ptaków i wynikająca z tego znajomość wszystkich wartości \bar{D} w tym układzie.

Empiryczna procedura wyznaczania względnego przebiegu osi zmienności przedstawiona jest na przykładzie trzech grup ptaków (K , L , M) zróżnicowanych między sobą w stopniu określonym przez wartości \bar{D} podane w tabeli 1.

Tabela 1

Przykładowa tabela zróżnicowań biometrycznych trzech grup ptaków. Podane średnie wartości wskaźnika zróżnicowania \bar{D} obliczone z wartości D wszystkich badanych parametrów

Example table of biometrical differentiation of three groups of birds. Average values of differentiation coefficient \bar{D} , calculated from D values of all studied biometrical parameters. (1) — group, (2) — differentiation

| Grupa: (1) | K | L | M |
|-------------------|----------|----------|-----|
| Zróżnicowanie (2) | • 0,76 • | • 0,51 • | • |
| \bar{D} | • | 0,95 | • |

Określanie przebiegu osi zmienności parametru X ma przebieg następujący:

1. Na podstawie tabeli 1 konstruuje się trójkąt KLM (rys. 19) spełniający warunki:

$$\frac{KL}{\bar{D}_{KL}} = \frac{KM}{\bar{D}_{KM}} = \frac{LM}{\bar{D}_{LM}} \quad (2)$$

2. Przez dowolny wierzchołek trójkąta KLM (tu przez wierzchołek K) prowadzi się dowolną prostą A' , na którą robi się rzuty pozostałych wierzchołków (tu L , M), otrzymując punkty L' , M' , i mierzy długości odcinków KL' i KM' , uzupełniając nimi tabelę zmienności biometrycznej (prawa część tabeli 2).

3. Sprawdza się, czy dla prostej A' spełniony jest warunek

$$\frac{KL}{KM'} = \frac{\Delta X_{KL}}{\Delta X_{KM}}, \quad (3)$$

gdzie: $\Delta X_{KL} = |X_K - X_L|$ i odpowiednio ΔX_{KM} .

Jeśli, tak jak w podanym przykładzie, lewa strona nie jest równa prawej, uznaje się, że prosta A' nie jest poszukiwaną osią zmienności i rysuje następną, A'' , przesuując ją w prawo lub w lewo, w zależności od tego czy lewa strona wyrażenia (3) jest większa czy mniejsza od prawej. Oś A^0 , spełniająca warunek

Tabela 2

Przykładowa tabela wartości i zróżnicowań parametrów biometrycznych, będąca podstawą empirycznego ustalania przebiegu osi zmienności (strona lewa) oraz wartości pomocniczych przy konstrukcji układu (strona prawa). Objasnienie symboli w tekście (s. 68)

Example table of values and differentiation of biometrical parameters being a basis for empirical construction of variability axes (left side) and auxillary values for the construction (right side). Explanation of symbols in the text (p. 68). (1) – group, (2) – axis, (3) – parameter

| Grupa: (1) | <i>K</i> | <i>L</i> | <i>M</i> | Oś: (2) | <i>A'</i> | <i>A°</i> | <i>A''</i> |
|-------------------------|----------|----------|----------|------------------------|-----------|-----------|------------|
| Parametr (3) <i>X</i> = | 100,00 | 101,84 | 103,56 | | | | |
| Δ_{KL} | • | 1,84 | • | <i>KL</i> (<i>X</i>) | 55 | 46 | 30 |
| Δ_{KM} | • | 3,56 | • | <i>KM</i> (<i>X</i>) | 93 | 89 | 78 |
| Parametr (3) <i>Y</i> = | 83,40 | 80,00 | 79,00 | | | | |
| $\Delta_{Y_{KL}}$ | • | 3,40 | • | <i>KL</i> (<i>Y</i>) | | 34 | |
| $\Delta_{Y_{KM}}$ | • | 1,00 | • | <i>KM</i> (<i>Y</i>) | | 10 | |

Parametr (3) ...

równości obu stron wyrażenia, jest poszukiwaną osią zmienności parametru *X*. Przykładowo z rysunku 19 i tabeli 2 wartości te przedstawiają się następująco:

$$\frac{KL}{KM} = 0,59 > 0,52 \quad \left(= \frac{X_{KL}}{X_{KM}} \right),$$

$$\frac{KL^0}{KM^0} = 0,52 = 0,52,$$

$$\frac{KL''}{KM''} = 0,38 < 0,52.$$

4. Skalę na osi *X* określa się obliczając wartość wyrażenia:

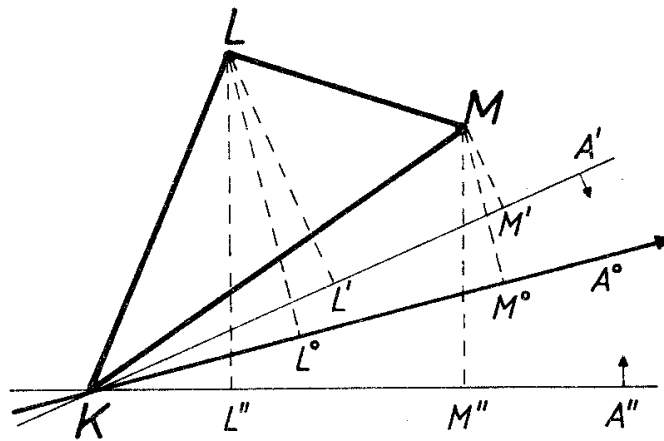
$$\frac{KM^0}{\Delta X_{KM}} \text{ lub } \frac{KL^0}{\Delta X_{KL}}. \quad (4)$$

W podanym przykładzie (tab. 2, rys. 19):

$$\frac{KM^0}{\Delta X_{KM}} = \frac{89}{3,56} = 25,0 \quad \left(\frac{\text{mm na osi}}{1 \text{ mm wartości parametru } X} \right).$$

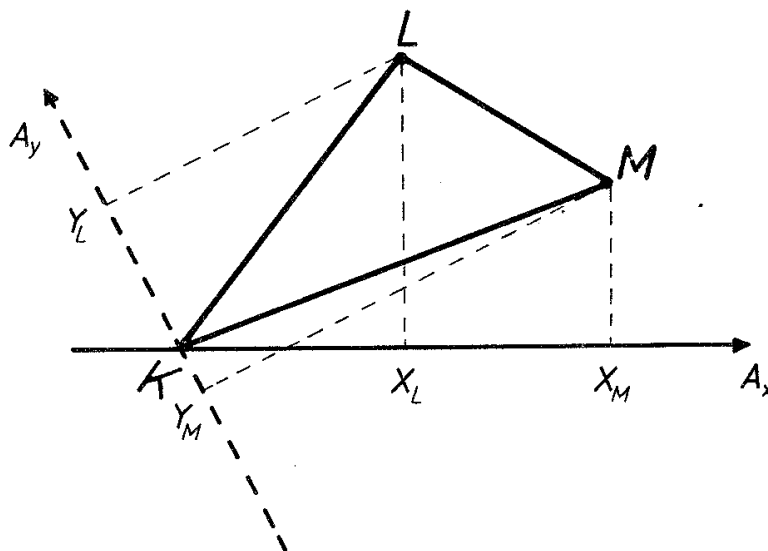
W analogiczny sposób określa się przebieg i skalę osi parametru *Y* i następnych, nanosząc je następnie na wspólny rysunek (jak np. rys. 20), uzyskując układ krzyżujących się osi *A_X*, *A_Y* ..., względem których można lokalizować inne niż użyte do konstrukcji układu grupy badanych ptaków.

Metoda obliczeniowa opiera się na stwierdzeniu, że jeżeli na płaszczyźnie występują dwie osie współrzędnych przecinające się pod nieznanym kątem i dla



Rys. 19. Technika empirycznego określania przebiegu osi zmienności parametru biometrycznego względem centrów arealów trzech grup ptaków o znanych wartościach parametru i znanych różnicowaniach względnych. Objaśnienia w tekście (s. 68)

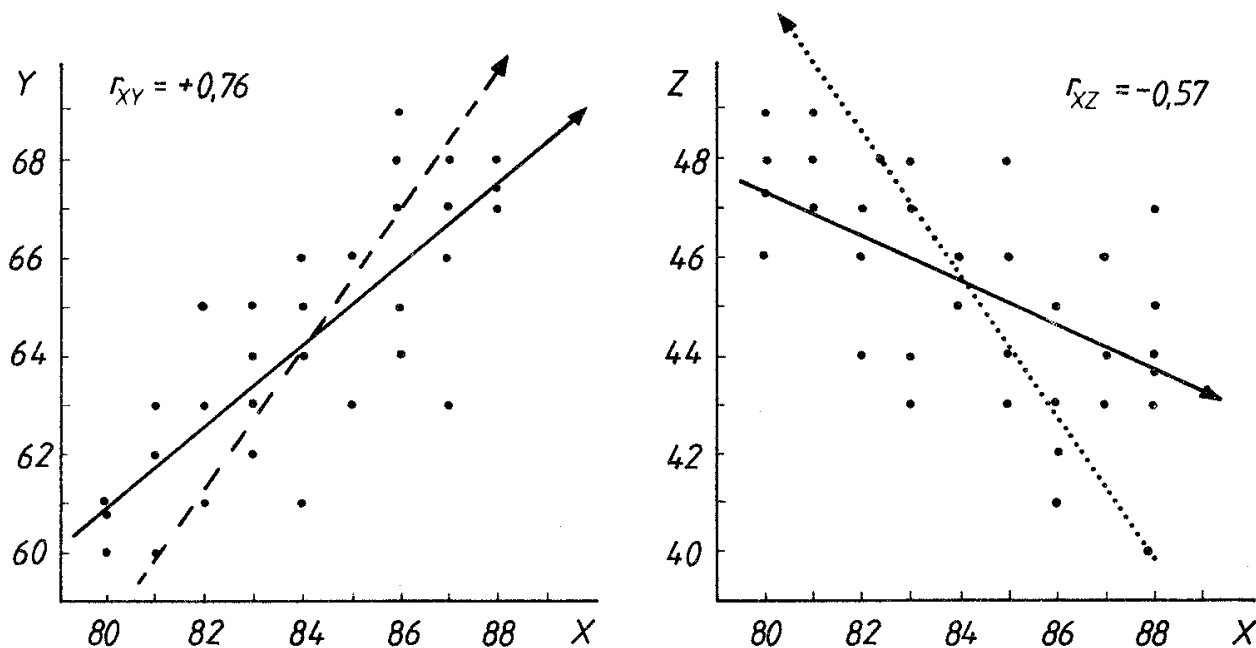
Fig. 19. Technique of empirical determination of orientation of variability axis of biometrical parameter in relation to distribution of three groups of birds of which magnitude of differentiation and values of the parameter are known. For explanations see Summary



Rys. 20. Określanie względnego położenia osi (A_x , A_y) dwóch parametrów biometrycznych (X , Y) – naniesienie na jeden rysunek osi, których przebieg względem trójkąta KLM (rys. 19) został ustalony według procedury przedstawionej na tamtym rysunku. X_L , X_M oraz Y_L , Y_M odpowiadają oznaczeniom L' i M' na rys. 19 oraz w opisie metody w tekście (s. 69) i w tab. 2

Fig. 20. Delimitation of relative localisation of variability axes (A_x , A_y) of biometrical parameters X and Y : putting on a drawing the axes orientation of which in relation to triangle KLM (Fig. 19) was fixed by means of the procedure shown there. X_L , X_M and Y_L , Y_M correspond with symbols L' , M' at Fig. 19, in description of the method in the text and in the Tab. 2

wielu punktów tej płaszczyzny mamy wartości charakteryzujące ich położenie względem tych osi, to możliwe jest odtworzenie kąta, pod jakim te osie się przecinają. Uzyskać to można nanosząc posiadane wartości na układ współrzędnych prostokątnych (rys. 21). Położenie prostych regresji w nowym układzie



Rys. 21. Zasada poszukiwania kąta między osiami zmienności dwóch parametrów na podstawie rozkładu par ich wartości charakteryzujących liczne wyróżnione grupy migrantów: poszukiwany kąt jest równy kątowi utworzonemu przez proste regresji między parametrami. Podano przykłady dla dodatnich i ujemnych wartości współczynnika korelacji r Pearsona. X , Y , Z – symbole parametrów biometrycznych

Fig. 21. General rule of searching for value of an angle between axes of variability of two parameters on a basis of distribution of pairs of their values characterising some defined groups of migrants: searched angle is the angle created by regression lines between these parameters. Examples with positive and negative correlation between parameters. r – Pearson's correlation coefficient; X , Y , Z – symbols of different biometrical parameters studied

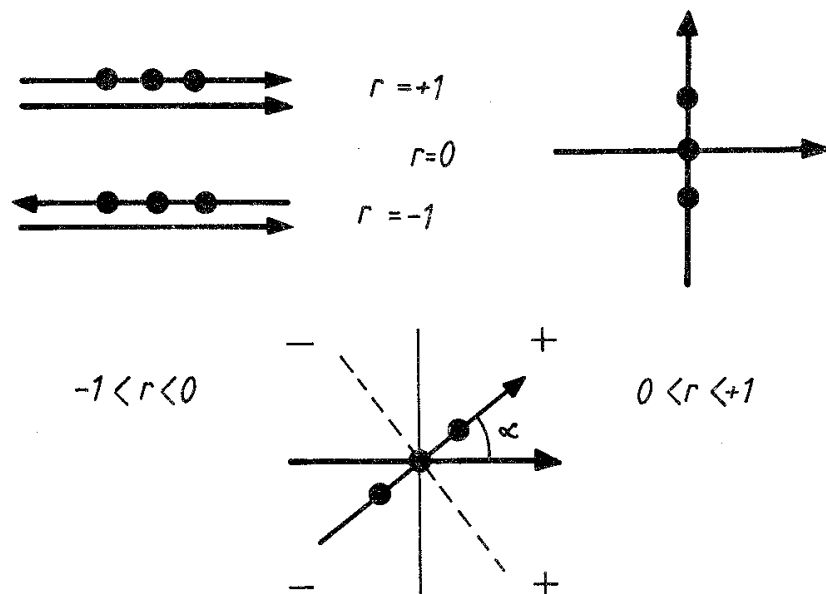
odtwarza położenie względem siebie osi pierwotnego układu współrzędnych. Ponieważ zaś względne położenie prostych regresji określa wartość współczynnika korelacji Pearsona (r), możliwe jest określenie na podstawie wartości r kąta między poszukiwanymi osiami współrzędnych. Zależności między wartościami r i kątami między osiami ilustruje rysunek 22.

Obliczeniowo wartość kąta α można określić według wzoru:

$$\sin \alpha = 1 - |r|, \quad (5)$$

ustalając zwrot osi według rysunku 22.

Równie łatwo można ustalić względne położenie osi metodą konstrukcyjną. Rysunek 23A przedstawia sposób określenia przebiegu osi Y i Z w stosunku do osi X , gdy współczynnik korelacji r przybiera przykładowe wartości $r_{XY} = +0,76$, $r_{XZ} = -0,57$. Porównując rysunek 23A z rysunkiem 21 można z łatwością stwierdzić całkowitą zgodność przebiegu osi.



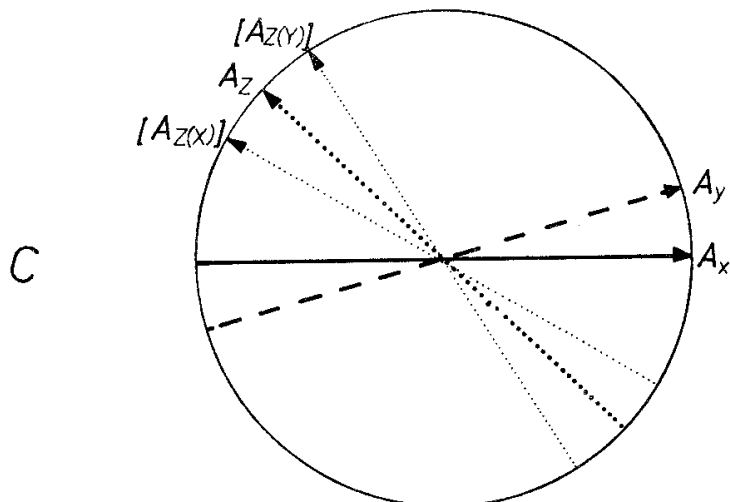
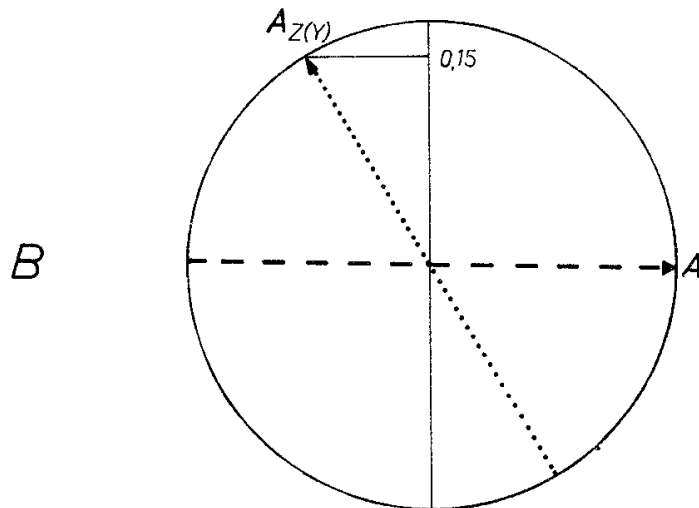
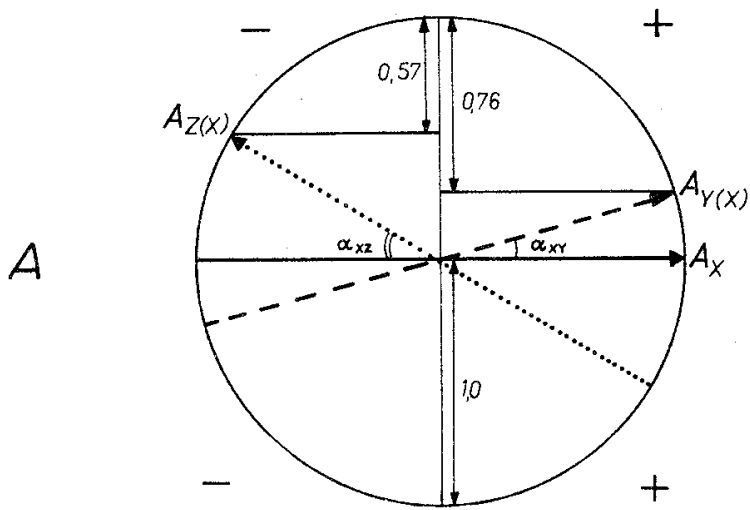
Rys. 22. Układy osi zmienności przy różnych wartościach współczynnika korelacji r Pearsona (według Bussego 1983, zmodyfikowane)

Fig. 22. Relations between axes of variability depending on Pearson's r correlation coefficient values (after Busse 1983, modified)

Operując rzeczywistymi danymi pochodzącymi z pomiarów schwytych ptaków trzeba się liczyć z obciążeniem uzyskanych dla grup wartości parametrów losowymi błędami próby. Obliczone na tej podstawie wartości współczynników korelacji między uwzględnianymi parametrami również będą się losowo odchyłać od wartości idealnych. Wskutek tej niedoskonałości danych kąty krzyżowania się osi ustalone na podstawie wartości współczynników korelacji obliczonych dla różnych kombinacji parametrów mogą się od siebie różnić. Tak więc położenie osi A_z ustalone na podstawie korelacji parametru Z z parametrem X (rys. 23A) może się nie pokrywać z położeniem tej osi ustalonym względem osi A_y (rys. 23B). W praktyce należy przyjąć, że oś A_z leży pośrodku między ustalonymi poprzednio osiami $A_{z(x)}$ i $A_{z(y)}$ (rys. 23C). W przypadku większej liczby parametrów stosuje się średnią ustaloną geo-

Rys. 23. Procedura wykreślnego ustalania układu osi zmienności dla kilku parametrów. A_x – oś zmienności parametru X umownie przyjęta za oś odniesienia, A_y , A_z – ostatecznie przyjęty przebieg osi zmienności parametrów Y i Z . A – wykreślnie ustalanie przebiegu osi zmienności parametrów Y i Z w stosunku do osi zmienności parametru X [$A_{y(x)}$, $A_{z(x)}$] na podstawie wartości r Pearsona ($r_{xy} = +0,76$, $r_{xz} = -0,57$); B – wykreślnie ustalanie przebiegu osi zmienności parametru Z w stosunku do osi zmienności parametru Y [$A_{z(y)}$] ($r_{yz} = -0,15$); C – ostateczne ustalenie przebiegu osi A_z w stosunku do układu osi $A_x - A_y$

Fig. 23. Procedure of graphic determination of scale of variability axes for some biometrical parameters. A_x – variability axis for parameter X fixed arbitrarily as the scale of notation, A_y , A_z – definite variability axes for parameters Y and Z . A – graphic determination of variability axes of Y and Z parameters in relation to X axis [$A_{y(x)}$, $A_{z(x)}$] on a basis of values of Pearson's r coefficient ($r_{xy} = +0.76$, $r_{xz} = -0.57$); B – graphic determination of variability axis Z in relation to Y axis [$A_{z(y)}$] ($r_{yz} = -0.15$); C – definite determination of A_z axis in relation to the scale of A_x and A_y axes



metrycznie. Dla standaryzacji wyników tej procedury przyjąłem, że kolejność ustalania przebiegu osi poszczególnych parametrów określona jest według malejących wartości współczynnika korelacji tych parametrów z długością skrzydła; od narysowania tej osi rozpoczyna się konstrukcję układu.

Osobnym problemem przy stosowaniu tej metody staje się określenie skali na każdej z ustalonych osi zmienności. Skala zależna jest od ogólnej zmienności danego parametru, przyjmuję więc, że jest wprost proporcjonalna do odchylenia standardowego tego parametru obliczonego dla wszystkich zmierzonych ptaków. Dla wszystkich parametrów wartość ich odchylenia standardowego równa się stałemu odcinkowi, np. 10 cm, na konstruowanym rysunku układu osi. Znalezione tym sposobem skale są zbliżone do uzyskanych metodą empiryczną (tab. 3). Dla środka układu (punktu przecięcia się osi) przyjęte są średnie wartości każdego parametru, obliczone również dla wszystkich zmierzonych ptaków, co odpowiada centrum areału, z którego ptaki pochodzą (rys. 18).

Tabela 3

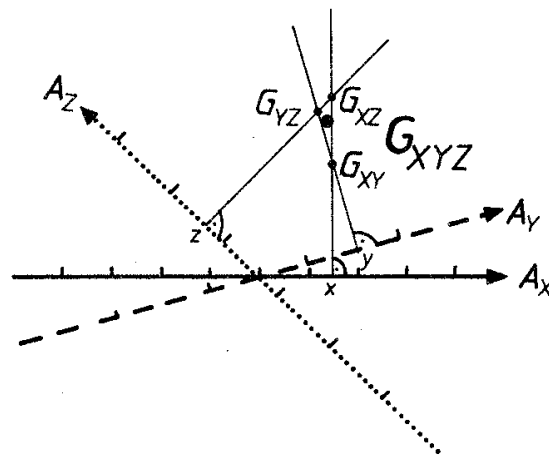
Porównanie skal na osiach zmienności ustalonych dwoma metodami przy badaniach nad zmiennością biometryczną drozdów śpiewaków (*Turdus philomelos*)

Comparison of scales at variability axes constructed by means of two methods in study of Song Thrush biometrical variability. (1) — parameter, (2) — wing-length, (3) — tail-length, (4) — l-index, (5) — weight, (6) — scales of variability fixed by means of (7) empirical and (8) calculation methods

| Parametr: (1) | Skale osi zmienności określone: (6) | |
|----------------------|-------------------------------------|------------------|
| | empirycznie (7) | obliczeniowo (8) |
| Długość skrzydła (2) | 69,0 | 69,0 |
| Długość ogona (3) | 56,0 | 49,9 |
| Wskaźnik l (4) | 34,0 | 36,2 |
| Ciężar (5) | 25,0 | 36,2 |

Lokalizacja grup względem biometrycznego układu współrzędnych

Mając skonstruowany układ współrzędnych i średnie wartości parametru dla badanej grupy G określa się jej lokalizację rysując proste prostopadłe do każdej osi w miejscach zgodnych z wartością danego parametru (rys. 24). W przypadku parametrów X i Y lokalizacją grupy G jest punkt G_{XY} . W idealnym przypadku, gdy średnie wartości parametrów dla zbadanej próby będą zgodne z wartościami rzeczywistymi, lokalizując grupę względem więcej niż dwóch osi otrzymamy zawsze dokładnie tę samą lokalizację G_{XYZ} . W warunkach realnych, gdy każda wartość średnia obciążona jest jakimś błędem losowym,



Rys. 24. Procedura lokalizacji grupy ptaków G w stosunku do układu osi zmienności parametrów X, Y, Z na podstawie charakteryzującego tę grupę zestawu wartości tych parametrów (x, y, z) . A_x, A_y, A_z – osie zmienności parametrów; G_{xy}, G_{xz}, G_{yz} – lokalizacje uwzględniające tylko wskazane pary parametrów, G_{xyz} – ostatecznie przyjęta lokalizacja punktu G

Fig. 24. Procedure of localisation of a group of birds G in relation to the scale of variability axes of parameters X, Y, Z on a basis of a set of values of the parameters characterising the group (x, y, z) . A_x, A_y, A_z – variability axes of the parameters; G_{xy}, G_{xz}, G_{yz} – localisations found when specified pairs of parameters were taken under consideration, G_{xyz} – final localisation of the group G

otrzymuje się kilka punktów lokalizacyjnych i ten najbardziej prawdopodobny trzeba określić metodą geometrycznej konstrukcji środka rozrzutu otrzymanych punktów.

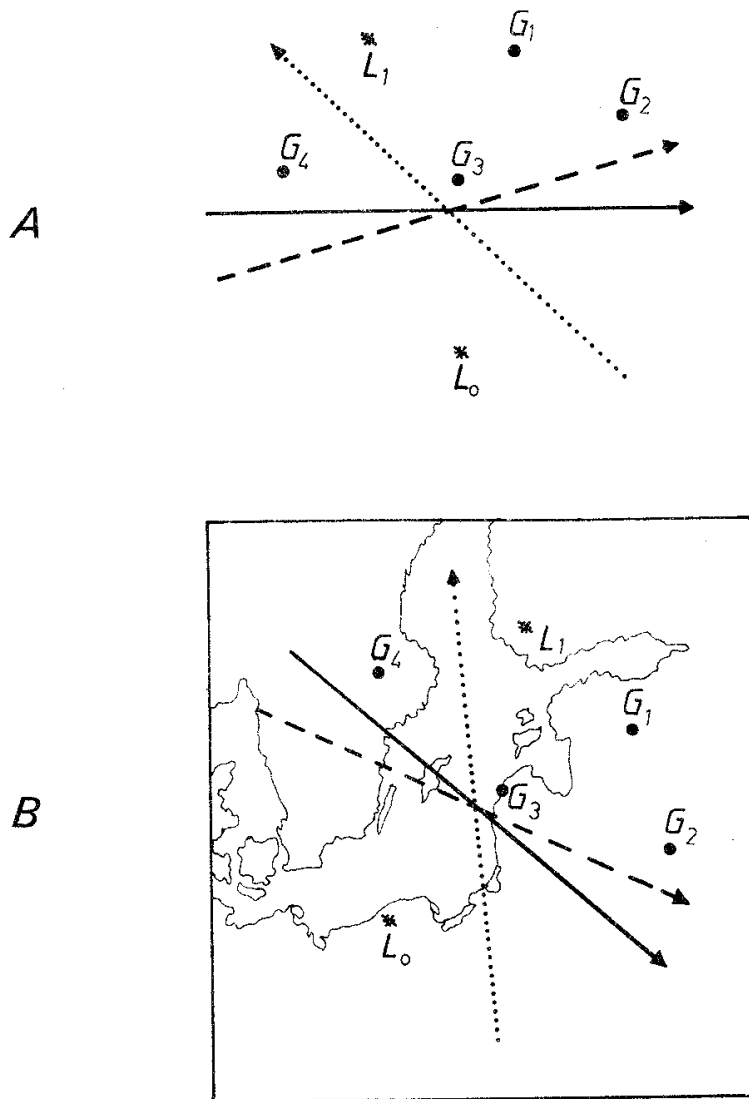
Lokalizując w opisany sposób różne grupy G_1, G_2, \dots ptaków otrzymuje się ich względne rozmieszczenie na terenach lęgowych (rys. 25A), przy czym ani realna skala kilometrowa, ani rozmieszczenie geograficzne nie są znane.

Do uzyskania rzeczywistej lokalizacji geograficznej potrzebne są dwie grupy ptaków, których pochodzenie jest znane, a więc np. grupy ptaków schwytanych na polskim wybrzeżu Bałtyku w okresie przedwędrowkowym i schwytanych w określonej stacji badawczej w Finlandii (oznaczone odpowiednio L_0 i L_1 na rys. 25B). Daje to równocześnie geograficzną lokalizację osi zmienności poszczególnych parametrów, co z kolei może być podstawą do poszukiwania czynników, mających dominujący wpływ na proces ewolucji wymiarów danego gatunku ptaka.

Dyskusja metod biometrycznej lokalizacji terenów lęgowych

Problem wiarygodności biometrycznej lokalizacji terenów macierzystych poszczególnych grup migrantów jest problemem złożonym.

1. W pierwszym rzędzie nie wiemy, w jakim stopniu w przypadku konkretnego gatunku spełnione są założenia płynnej zmienności parametrów biometrycznych. Można bowiem przypuścić, że osie zmienności nie są niezmiennie na znacznych obszarach. Możliwa jest zarówno zmiana ich ukierunkowania, jak i skali zmienności, co może doprowadzić do fałszywych lokali-



Rys. 25. Procedura lokalizacji na mapie terenów macierzystych wyróżnionych grup migrantów. A – ustalenie lokalizacji grup o nieznanym ($G_1...G_4$) i znanym (L_0, L_1) pochodzeniu względem układu osi zmienności; B – przystosowanie skali rysunku i ukierunkowania osi do używanej mapy terenów lęgowych: punkty o znanej lokalizacji na mapie (L_0, L_1) muszą się znaleźć na właściwych miejscach

Fig. 25. Procedure of localisation on a map home areas of studied groups of migrants. A – localisation of the groups with unknown ($G_1...G_4$) and known (L_0, L_1) origin at the scale of variability axes; B – adaptation of size of the drawing and directions of the axes to a map being at disposal: points with known origin must be fixed at proper places

zacji grup pochodzących z odległych terenów lęgowych. Do weryfikacji tych wątpliwości konieczne są liczniejsze prace biometryczne dotyczące ptaków lęgowych na określonych obszarach lub znaczna intensyfikacja obrączkowania ptaków w okresie lęgowym.

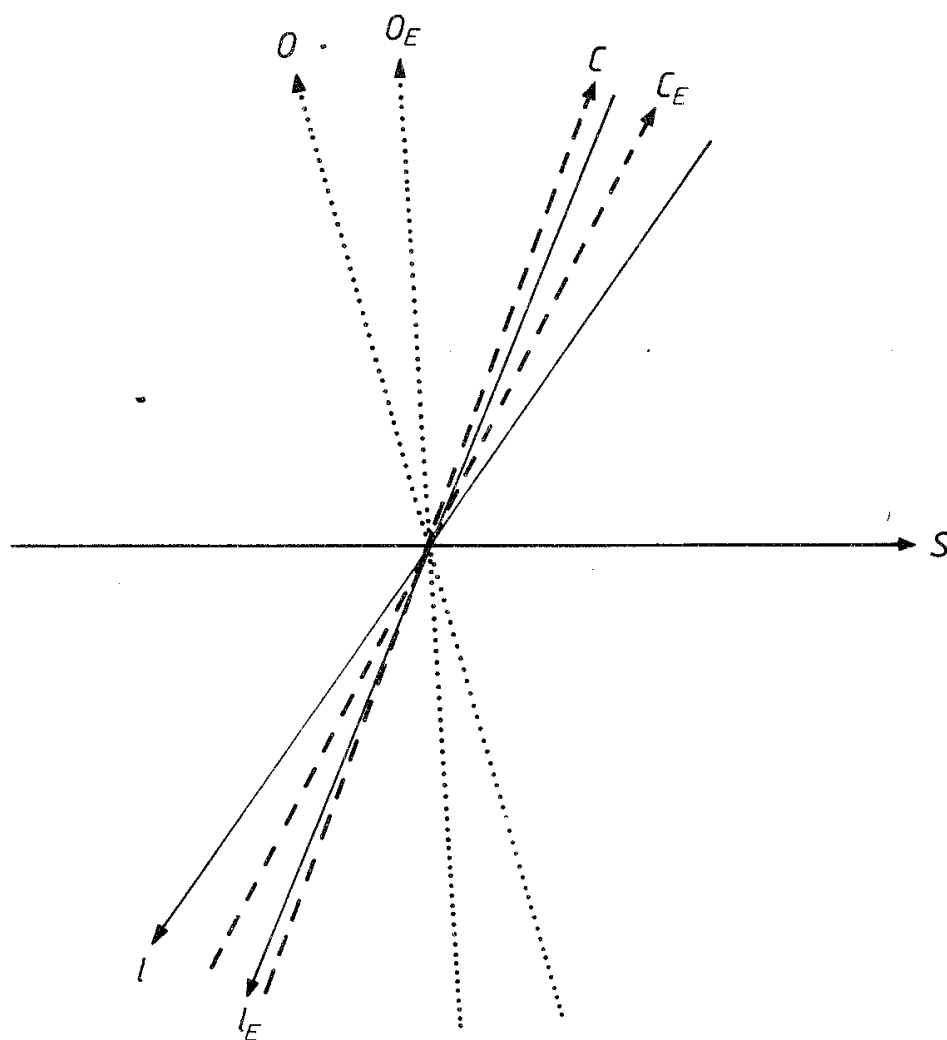
2. Ostateczne wyniki lokalizacji grup zależą w znacznym stopniu od poprawności skonstruowanego układu współrzędnych biometrycznych. Na poprawność tę wpływają:

a) liczebność danych wyjściowych – im większa liczba danych, tym większa wiarygodność średnich wartości parametrów biometrycznych, a więc i

wskaźników pochodnych (D , \bar{D} , r), będących podstawą do konstruowania układu;

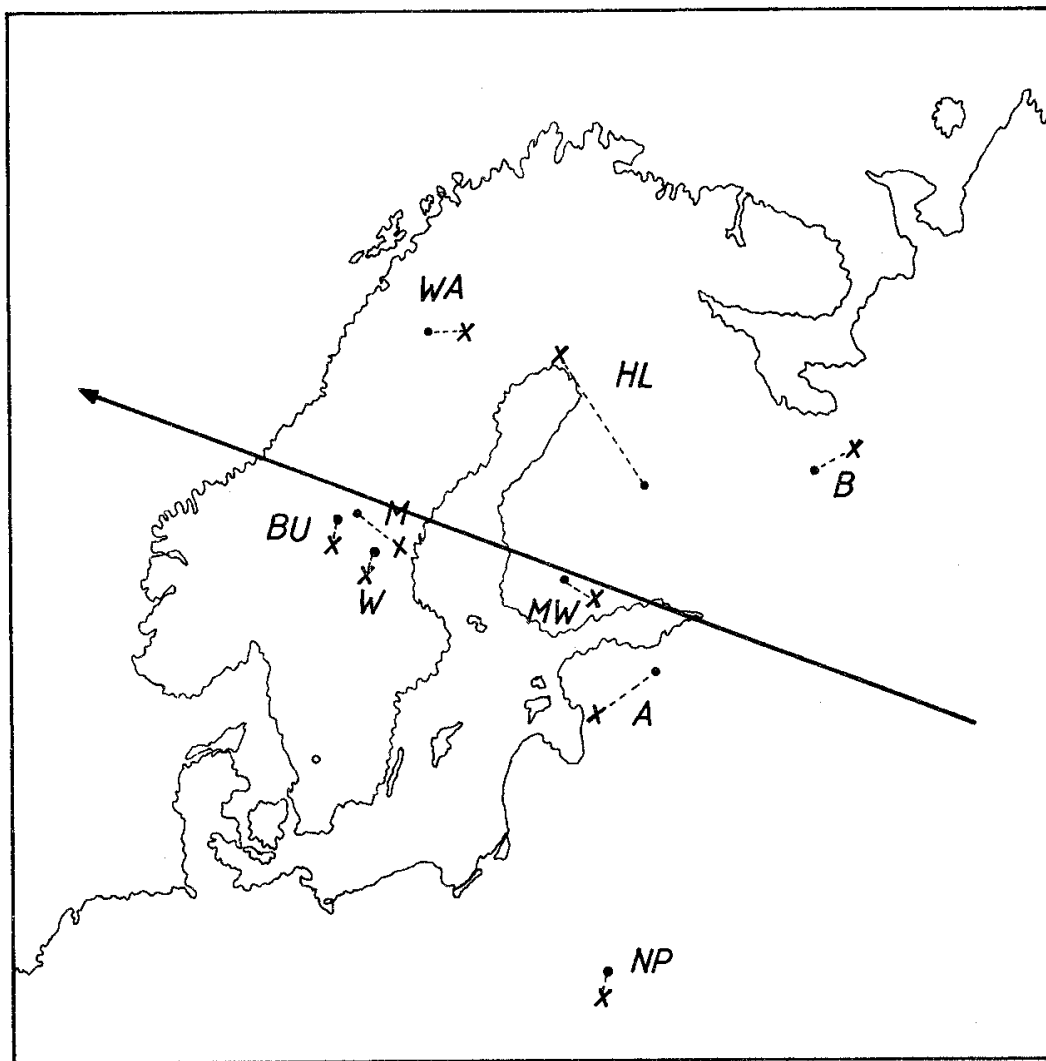
b) przyjęcie najwłaściwszej metody konstrukcji układu – metoda empiryczna daje bezpośrednią informację o skali na poszczególnych osiach, czego brak w metodzie obliczeniowej, która z kolei jest prostsza i opiera się na większej liczbie danych (do obliczania r wykorzystuje się wszystkie, a nie tylko trzy, z wyróżnionych grup). W przypadku drozda śpiewaka, na którym testowałem omawiane metody, zgodność wyników uzyskanych oboma metodami wydaje się być wystarczająca (rys. 26 i 27, tab. 3), a więc przy wyborze metody można się kierować względami praktycznymi.

3. Uzyskane lokalizacje są lokalizacjami punktowymi, co oczywiście nie odpowiada prawdzie. Otrzymane punkty należy więc traktować jako lokali-



Rys. 26. Porównanie przebiegu osi zmienności długości ogona (O), ciężaru ciała (C) i wskaźnika ostrości skrzydła (I) u drozda śpiewaka ustalonych względem osi zmienności długości skrzydła (S) dwiema metodami: graficzną (symbole bez indeksów) i empiryczną (symbole z indeksem E)

Fig. 26. Comparison of the scale of variability axes of tail-length (O), weight (C) and index of wing pointedness (I) in relation to wing-length variability axis (S) for Song Thrush determined by means of two methods: graphic (symbols without indices) and empiric (symbols with index E)



Rys. 27. Porównanie lokalizacji grup drozdów śpiewaków dokonanej dwiema metodami: graficzną (x) i empiryczną (●). Zaznaczony przebieg osi zmienności długości skrzydła. Populacje zimujące: we Włoszech (A), na Bałkanach (B), we wschodniej Hiszpanii i południowej Francji (M), w Hiszpanii i Portugalii (W) – według Bussego, Maksalona 1986; grupy ptaków wędrujące przez stacje Akcji Bałtyckiej; Bukowo (BU), Hel (HL), Mierzeja Wiślana (MW), Nowa Pasłęka (NP), Wapnica (W)

Fig. 27. Comparison of localisation of some groups of Song Thrushes by means of two methods: graphic (x) and empiric (●) ones. Wing-length variability axis is shown. Population of Song Thrushes wintering at: Balkans (B), Italy (A), western Mediterranean (M) and Spain, Portugal (W) – Busse, Maksalon 1986, groups of birds migrating through Operation Baltic stations: Bukowo (BU), Hel (HL), Mierzeja Wiślana (MW), Nowa Pasłęka (NP) and Wapnica (W)

zacje „środka ciężkości” terenu, z którego rzeczywiście pochodzą osobniki zaliczone do określonej grupy migrantów. W przypadku przelotu monopopulacyjnego teren ten może mieć zasięg stosunkowo niewielki, podczas gdy w przypadku niejednorodności populacyjnej badanej grupy jej członkowie mogą pochodzić z dużego obszaru, nawet z terenów nie graniczących ze sobą (por. rys. 7, 8). Wykrycie niejednorodności populacyjnej badanych migrantów zmusza do ostrożniejszej interpretacji uzyskanych lokalizacji i ewentualnego podjęcia dalszych prób metodami bardziej złożonymi.

Kompleksowa metoda lokalizacji terenów macierzystych migrantów

Prowadząc kompleksowe badania nad wędrówką jakiegoś gatunku ptaków można uzyskać informacje, które w powiązaniu z danymi biometrycznymi pozwolą jeszcze głębiej wniknąć w problem lokalizacji terenów macierzystych migrantów niż wówczas, gdy badanie opiera się tylko na danych biometrycznych. Niezbędne do zastosowania niżej opisanej metody informacje dodatkowe pochodzą z analizy rozkładów wiadomości powrotnych o zaobraczkowanych ptakach (opracowanych metodą opisaną w pracach: Busse, Kania 1977; Busse 1981; Kania, Busse 1987). W wyniku zastosowania wymienionej metody można przygotować tabelę określającą procentowy skład populacyjny poszczególnych grup migrantów, taką jak np. tabela 13 w pracy Maksalona (1983).

Przystępując do lokalizacji terenów macierzystych migrantów metodą kompleksową musimy dysponować następującymi danymi:

1. Procentowym składem populacyjnym badanych grup.
2. Zestawem wartości parametrów biometrycznych opisującym wyróżnione grupy migrantów.
3. Ustalonym za pomocą jednej z wcześniej omówionych metod układem osi zmienności uwzględnionych parametrów biometrycznych.

Pierwszym krokiem opracowania jest obliczenie stopnia korelacji wartości parametrów obliczonych dla poszczególnych grup migrantów z zawartością w tych grupach osobników z badanych populacji. Dla poszczególnych stacji badawczych badanymi grupami są kolejne fale migrantów. Opracowana tabela ma postać tabeli 4, która jest zmodyfikowanym fragmentem tabeli 9 z pracy

Tabela 4

Przykładowa tabela korelacji względnej liczebności grup populacyjnych w kolejnych falach przelotu i średnich wartości parametru biometrycznego dla tych fal w różnych stacjach badawczych. Wartości liczbowe są fragmentem z tabeli 9 w pracy Bussego i Maksalona (1986)

Example table of correlation coefficients between relative number of members of different populations migrating in subsequent waves and values of biometrical parameter calculated for these waves. Number values after table 9 in paper by Busse and Maksalon (1986).

(1) – station, (2) – parameter, (3) – population

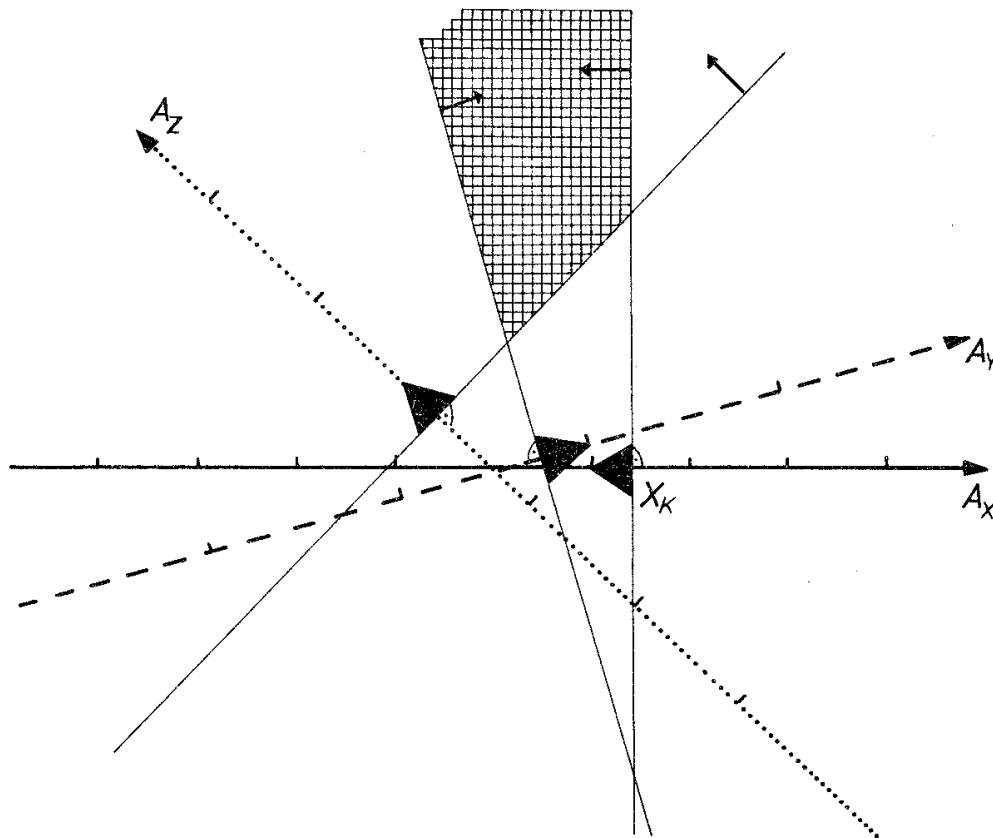
| | Stacja: (1) | | | | |
|--------------------------|-------------|----------|----------|----------|----------|
| | <i>i</i> | <i>j</i> | <i>k</i> | <i>l</i> | <i>m</i> |
| Parametr (2) <i>X</i> | | | | | |
| Populacja (3) <i>P</i> | -0,7 | -0,5 | -0,9 | +0,9 | +0,3 |
| <i>R</i> | +0,7 | -0,2 | 0,0 | -0,5 | +0,7 |
| <i>S</i> | | +0,6 | +0,3 | -0,7 | -0,9 |
| <i>T</i> | | +0,7 | +0,9 | -0,6 | |
| Parametr (2) <i>Y</i> .. | | | | | |

Bussego i Maksalona (1986). Interpretacja zawartości takiej tabeli została przedstawiona w cytowanej pracy, gdzie wyjściowym założeniem było twierdzenie, że „jeżeli wszystkie grupy migrantów należące do określonej populacji, a wędrujące przez różne stacje lub w rozmaitych falach, charakteryzują się tymi samymi średnimi wartościami danego parametru, zawartość ich w ogólnej masie migrantów winna być skorelowana z wartością tego parametru stwierdzoną w rzeczywistości”. Wzrost zawartości osobników w populacji charakteryzującej się np. długim skrzydłem powinien powodować wzrost średniej długości skrzydła całej grupy, czyli w tym przypadku można oczekiwać korelacji dodatniej, natomiast korelacji ujemnej można się spodziewać badając związek liczebności z wartością tego parametru, gdy brana pod uwagę populacja charakteryzuje się krótkim skrzydłem. Obraz taki będzie miał miejsce w przypadku, gdy wszystkie ptaki należące do danej populacji pochodzą ze wspólnego terenu. W rzeczywistości w cytowanej pracy stwierdzono dla każdej z badanych populacji i dla każdego z badanych parametrów zmienność znaku współczynnika korelacji, co oznacza, że przez różne stacje badawcze wędrują osobniki należące co prawda do tej samej populacji, lecz pochodzące z różnych terenów lęgowych. Stwierdzono więc, że przelot odbywa się według modelu przedstawionego na rysunkach 8 i 9, a mającego bardzo złożoną strukturę populacyjno-falową (rys. 7).

Określenie typu struktury przestrzenno-falowej przelotu nie zamyka możliwości badawczych, jeśli dysponuje się układem osi zmienności poszczególnych parametrów biometrycznych. Możliwe jest bowiem dalsze wykorzystanie tabeli znaków korelacji do lokalizacji poszczególnych grup populacyjnych wędrujących przez każdą stację badawczą. Na pierwszym etapie określany jest obszar, na którym może znajdować się centrum areału, skąd pochodzą ptaki należące do określonej populacji i wędrujące przez daną stację badawczą. Obszar ten określany jest względem układu osi badanych parametrów i musi spełniać warunek zgodności z danymi w tabeli korelacji. Rysunek 28 jest przykładem procedury definiowania takiego obszaru dla ptaków należących do populacji P i wędrujących przez stację K :

1. Na osi A_X znajdowana jest wartość X_K (średnia wartość parametru X dla wszystkich ptaków wędrujących przez stację K) i prowadzona przez ten punkt prosta prostopadła do tej osi, prosta ta dzieli płaszczyznę rysunku na dwie części — lewą półpłaszczyznę, na której mieszczą się wszystkie grupy ptaków charakteryzujące się niższą niż wartość X_K wartością parametru X , oraz prawą półpłaszczyznę, na której muszą się znajdować grupy o większej wartości parametru X .

2. Na podstawie ujemnego znaku współczynnika korelacji, tabela 4, wiersz populacji P i kolumna stacji K , stwierdzamy, że lokalizacja grupy ptaków z tej populacji wędrująca przez stację K musi znajdować się na lewej półpłaszczyźnie — korelacja ujemna wskazuje, że są to ptaki mniejsze pod względem wartości parametru X od znanej wartości parametru X_K , charakteryzującej łącznie wszystkie grupy populacyjne wędrujące przez badaną stację.



Rys. 28. Procedura definiowania obszaru, na którym znajduje się centrum lokalizacji grupy populacyjnej wędrującej przez określoną stację badawczą. Objasnienie procedury w tekście s. 80. A_x , A_y , A_z – osie zmienności parametrów biometrycznych, X_K – wartość parametru X dla wszystkich ptaków wędrujących przez stację K . Trójkąty i strzałki wskazują na półpłaszczyzny, na których ze względu na dany parametr może znajdować się poszukiwany obszar (zaznaczony kratką)

Fig. 28. Procedure of determination of area, on which can be localised a centre of distribution of populational group of birds migrating through one bird station. Explanation of the procedure in the summary p. 86. A_x , A_y , A_z – axes of variability of biometrical parameters, X_K – value of X parameter for all birds migrating through station K . Triangles and arrows point out half-plane, on which wanted area (checked) can be localised according to one parameter

3. W analogiczny sposób określa się półpłaszczyzny dla kolejnych parametrów Y , Z ...

4. Obszar należący równocześnie do wszystkich półpłaszczyzn, na których ze względu na poszczególne parametry może się znajdować centrum arealu badanej grupy, jest obszarem dopuszczalnej lokalizacji grupy.

Opisana procedura wskazuje na dopuszczalny obszar lokalizacji, nie wskazując jednak lokalizacji najbardziej prawdopodobnej. Próby dalszego uściślenia lokalizacji zawierają elementy decyzji arbitralnych i przedstawione zostaną w pracy poświęconej drozdowi śpiewakowi (Busse, w druku), na której podstawie łatwiej będzie ocenić ich walory poznawcze w stosunku do możliwych zniekształceń wynikających z pewnej dowolności we wskazywaniu najbardziej prawdopodobnych arealów lęgowych.

Literatura

- Blondel J. 1967. *Étude d'un cline chez le Rouge-queue à front blanc Phoenicurus phoenicurus (L): la variation de la longueur d'aile, son utilisation dans l'étude des migrations*. *Alauda* **35**, 2: 83–105, 163–193.
- Busse P. 1972. *Logiczna struktura analizy biometrycznego zróżnicowania populacyjnego w zastosowaniu do opracowania programu dla elektronicznej maszyny cyfrowej*. *Not. Orn.* **13**, 3-4: 39–54.
- Busse P. 1976. *The Spring Migration of Birds at the East Part of Polish Baltic Coast*. *Acta zool. crac.* **21**, 6: 121–261.
- Busse P. 1981. *A quantitative estimation of the distribution of ringed birds on the basis of recovery dispersal – the method and its application*. *Ring* 108–109: 233–241.
- Busse P. 1983. *Spatial structure of birds as a matter of biometry the method of study on migration*. *Orn. Fenn. Suppl.* **3**: 86–88.
- Busse P. 1986. *Theoretical models in an interpretation of recovery patterns*. *Ring* 128–129: 211–228.
- Busse P. *in press*. *Analiza zmienności biometrycznej drozdów śpiewaków (Turdus philomelos) wędrujących przez polskie wybrzeże Bałtyku*. *Not. Orn.* **30**.
- Busse P., Kania W. 1977. *Metoda ilościowej oceny rozmieszczenia obrączkowanych ptaków na podstawie rozkładu wiadomości powrotnych*. *Not. Orn.* **18**, 3-4: 79–93.
- Busse P., Maksalon L. 1978. *Niektóre aspekty jesiennej wędrówki drozda śpiewaka (Turdus philomelos) przez polskie wybrzeże Bałtyku*. *Not. Orn.* **19**, 1-2: 1–14.
- Busse P., Maksalon L. 1986. *Wędrówki europejskich populacji drozda śpiewaka (Turdus philomelos)*. *Not. Orn.* **27**, 1-2: 3–27.
- Busse P., Maksalon L. 1986. *Zmienność biometryczna drozdów śpiewaków (Turdus philomelos) wędrujących przez polskie wybrzeże Bałtyku*. *Not. Orn.* **27**, 3-4: 105–127.
- Kania W., Busse P. 1987. *An analysis of the recovery distribution based on finding probabilities*. *Acta orn.* **23**, 1: 121–128.
- Maksalon L. 1983. *Jesienny przelot drozda śpiewaka (Turdus philomelos) przez polskie wybrzeże Bałtyku*. *Not. Orn.* **24**, 1-2: 3–31.

NEW METHODS OF INTERPRETATION OF BIOMETRICAL VARIABILITY IN MIGRATING BIRDS

OPERATION BALTIC PAPERS. No 71

Summary

In the first his paper devoted to theoretical problems connected with interpretation of biometrical variability of migrants (Busse 1972), the author formulated the main problem of such studies: „The basic problem which should be solved is finding of between populational biometrical differences among birds migrating through couple of bird stations”. Theoretical possibilities of differentiation are presented at Figure 1. The assumptions were: (1) somewhere exist populations differentiated as to biometrical characteristics, (2) these populations migrate separately by different stations and/or in subsequent waves of migration. The method applied to solving of the problem was looking for the biggest differentiations in some biometrical parameters. Problem of origin of populations and their destination was not touched there.

New studies on Song Thrush (Busse, Maksalon 1978; Busse 1983; Maksalon 1983) and some unpublished data on Redwing and Coal Tit forced the author to more detail theoretical discussion of the problem.

Results of biometrical studies on birds caught durring migration time depends not only on wave and populational structure of migration, but on spatial biometrical structure of bird

population at its breeding area too. Populational structure and biometrical structure can depend on each other or they can be autonomous, but both having influence on obtained results. The models of populational structure of migration were discussed in the paper devoted specially to that problem (Busse 1986). The model accepted (Fig. 2) admits of mixing in one wave of birds belonging to different migrational populations, what complicates biometrical studies very much. In such case a model of creation of migration waves must be taken under consideration (Fig. 3). It is accepted here that model A (Fig. 3A) may be correct for rather small area, while more general is model B (it will be discussed later in version I — „carpet” migration, because of its clarity in discussion). Modern biometrical studies must base on data from at least a couple of stations. Such data allow, theoretically, to reconstruct the biometrical structure of breeding area if sequential model of migration is a case. A rules of this operation are shown at Figures 4 and 5 (it is assumed here that whole studied area is inhabited by one migrational population only). If there are some distinctly separated populations, migration pattern may be less clear (Fig. 6). The most complicated pattern will occur when one studies the birds coming from the area inhabited by mixture of some populations (Fig. 7). In such case individuals originated from one sector of breeding area migrate by different stations in various migration waves (Fig. 8A), while in one wave at one of stations there can be met birds coming from quite different sectors (Fig. 8B). Figure 9 shows however, that this very complicated picture is a result of an addition to each other rather simple sequential patterns of single populations. At the beginning of a study both wave and populational structure of migration is not known and there is necessary to use complex analytical methods.

In the following discussion of biometrical methods there is assumed that any value of biometrical parameter (e.g. wing-length, tail-length etc.) calculated from data taken from a group of birds belonging to one wave and migrating through a station characterises a sector of breeding area (but, at the moment, not known as to size and locality). In the simplest case of monopopulational „carpet” migration data table (Fig. 10) is a simplified picture of breeding grounds.

There are possible two different models of biometrical structure of breeding area:

I. Step variability model (Fig. 11)

Assumptions:

1. At breeding area there are clearly delimited population areas.
2. The values of biometrical parameters depends on genetical load of population, which evolved in the past: genetical conservatism dominates on contemporary selection pressure.

Conclusions:

1. Whole population area is characterised by the same value of biometrical parameter,
2. When between population border is crossed, one may expect clear changes in the values of all, or most, biometrical parameters.

Methodological consequence:

1. The basic method of evaluation of biometrical data is looking for statistically significant differences between values of biometrical parameter calculated for bordering (in sense of space or time) groups of birds: (a) if migration pattern is strictly sequential (Fig. 11), the pattern of data table allows to reconstruct structure of breeding area or, at least, is an information about relative distribution of population areas — for exact reconstruction there is needed additional information about exact variant of migration pattern (carpet or leap-frog migration); (b) if whole populations migrate in sequential, but not simply carpet manner (Fig. 12A), statistically significant differences at data table inform on number of populations, but they not allow to reconstruct biometrical structure of breeding area, as distribution of populations in the time (waves) depends on inherited timing of migration (Fig. 13) — if there are slight differences (Fig. 12B), even fixing of number of populations is not possible.

2. In discussed model, calculation of average, for some waves or stations, values of a parameter is senseless as such averages do not represent any population (Figures 11-12).

3. When numerous data are available, evaluation of more than single parameter is not worthwhile (it has a sense when data are scarce, but because of statistical testing rules only).

II. Fluent variability model (Fig. 14)

Assumptions:

1. Values of all biometrical parameters are fluently differentiated at breeding grounds according to axes situated in different directions.
2. Directions of mentioned axes depends on contemporary selection pressure: genetical conservatism of population is suppressed by the selection pressure.

Conclusions:

1. Gradient of biometrical variability is stable both inside of population area and at borders between populations.
2. Variability of different parameters can depend on different environmental factors, so directions of variability axes of various parameters may be not parallel.

Methodological consequences:

1. Statistically significant differences found in biometrical data does not mean that compared groups of birds belong to different populations — looking for statistically significant differences is no more the aim of biometrical study.

2. Checking of biometrical data table may allow to fix if migration goes according to regularly sequential scheme (Fig. 14): (a) parallel isolines at a picture reflecting contents of data table confirm regularly sequential scheme and shows direction of variability axis (but not fix it geographically), (b) not parallel isolines mean that sequential migration does not occur.

3. Differences in values of one biometrical parameter calculated for various groups of birds reflect relative distances between areas of origin of these groups; the value characterising studied group localise this group at variability axis of the parameter taken under consideration (Fig. 15, 16), but it is not able to fix the home area of the group in a real space (even in relation to other groups) — different directions of the axis lead to different relative localisation of the groups (Fig. 15), analogically various variants of population migration pattern gives different relative localisations (Fig. 16).

4. Two or more biometrical parameters taken under consideration in localisation procedure allow to localise relatively home areas of different groups of migrants if the variability axes of these parameters are not parallel (Fig. 17).

5. In this model, average values of a biometrical parameter calculated for some groups joined together have their own sense — they point at a centre of area covering all subareas of joined groups (Fig. 18).

The fluent variability model gives possibilities of localisation in the geographical space some groups of migrants. A first stage of this procedure is finding of an angle between variability axes of the parameters taken under consideration. There are elaborated two methods of searching for the angle between axes: empirical and numerical (the latter published earlier — Busse 1983).

The empirical method bases on statement presented in „methodological consequences” point 3: differences in measurement values reflect real distances between the centres of areas inhabited by studied groups, i.e. if wing-length of *K*—group birds differs from this, of *I*—group by 2 mm and from *M*—group by 4 mm, one can expect that distance *K*—*M* is twice as distance *K*—*L* (the same is true for tail-length etc.). Absolute differences in various parameters are not directly comparable so in the method there is used universal index *D* (formula 1 — p.67; Busse 1981; Busse, Maksalon 1986), where M_A, M_B — mean values of the parameter for groups *A* and *B*, δ_A, δ_B — standard deviations, analogically. Values of *D* index are calculated for every parameter taken under consideration separately, then average value \bar{D}_{AB} is calculated. The empirical searching for axes orientation is explained here at an example of group \bar{S}, K, L, M differentiated as it is shown in the Table 1 (three groups are always necessary for this procedure).

1. Basing on values \bar{D} from the Table 1, one should construct a triangle *KLM* (Fig. 19) with sides according to formula 2 (p.68).

2. By any vertex of the triangle (here *K* one) one should draw a line *A'* and at it projections of other vertices (here *L, M*) — points *L', M'*, then values *KL* and *KM'* should be measured and included into a table like Table 2 (right side).

3. Then should be checked if for the line *A'*, both sides of the formula 3 (p.68) are equal (there

ΔX_{KL} means $|X_K - X_L|$ and analogically ΔX_{KM} : if so, line A is the searched axis of X parameter; if not, one should look for other (A'' and so on) line being some to the right or left from the first one. Example situations are presented at Fig. 19 and in Table 2.

4. Scale of variability axis X is calculated after formula 4 (p.69, there is example calculation too).

5. Analogically axes for parameter Y etc. are found, and then, after drawing together with axis X scale of co-ordinates is ready.

Numerical method bases on statement that if on the plane there are two axes crossing each other at unknown angle and there are number of points with known co-ordinate values, it is possible to find the angle, by finding positions of points in classic rectangular scale of axes (Fig. 21). An angle between regression lines in this new scale is the wanted angle between the axes. The angle between regression lines is fixed by a value of correlation coefficient r of Pearson, so after calculation of r coefficient from raw co-ordinate values (values of biometrical parameters characterising studied groups) it is possible to find the needed angle between the axes (Fig. 22), according formula 5 (p.71) or by graphic method (Fig. 23). The linear scale at axes is not found directly in this method. It is assumed that the scales are proportional to standard deviation of appropriate parameters (graphic presentation: 1 S. D. = e.g. 10 cm on the drawing). The assumption seem to be right as results obtained are in rather good agreement with those found by empirical method (Table 3). As a point of crossing of all axes there is fixed the point with co-ordinates being the average values of each parameter calculated for all studied groups of birds joined together. It means that there is a centre of whole area studied (after the rules presented at Fig. 18).

The next stage of localisation procedure contain fixing of relative (in relation to the scale of axes) localisation of all groups studied (see Fig. 24). If there are groups of known origin (eg. L_0, L_1 at Fig. 25A) it is possible to go through the last stage of the procedure and localise the scale of axes in the real geographical space on appropriate map (Fig. 25B).

Discussion of presented methods contains some problems:

1. At the moment there is not known to what degree the general assumption on stability of axes direction is fulfilled. There are necessary further studies.

2. Exactness of localisations depends mainly on correctness of construction of the scale of axes, which depends on a number of groups of birds studied and a number of birds measured, as all operations are done on average values. Method of the construction of scale of axes (empirical or numerical) seems to have small influence on results (for Song Thrush see Fig. 26 and 27, Table 3).

3. The method gives point localisation of a group, which is obviously not a case. When migrate one population only such localisation can be close to correct (but remember Fig. 18), while in polypopulation migration it can be fictitious and lying between home areas of some populational subgroups (compare Fig. 7 and 8). If polypopulation migration is expected more complex studies are adequate.

Complex method of localisation needs some data additional to these biometrical ones discussed till now: per cent populational composition of studied groups, by method published elsewhere (Busse, Kania 1977; Busse 1981; Busse, Kania 1987). Example of such data was presented in the Table 13 in a paper by Maksalon (1983). The method contains two steps: (1) creation of a tables of correlation coefficients between group values of biometrical parameters and populational composition of the groups studied (per cent share of every population members in a group), (2) procedure of determination of an area, on which localisation is allowed according to mentioned tables.

The correlation coefficient table is like example Table 4, which is simplified Table 9 from paper by Busse, Maksalon (1986). Analyse of such table allows to decide if all migrants belonging to the same population came from the same territory (signs of correlation coefficients for the same population are the same at all bird stations) or they are differentiated as to origin (the signs are different — as in example Table 4). For more detail discussion of the problem see cited paper.

If it was found that there is intrapopulation differentiation as to origin, and if it is accessible the scale of variability axes discussed previously, one should go through procedure of determina-

tion of home areas of subgroups inside of population: Figure 28 is an example of such procedure carried out for members of population P migrating through station K :

1. At axis A_X there is fixed value X_K (average value of parameter X for all birds passing station K) and draw there perpendicular to the axis line dividing a plane for two subplanes: left one — where can be situated all groups of birds with mean value of the parameter lower than X_K and right one — where must be located groups with higher mean values of the parameter.

2. Data from the table (here Table 4) show at which subplane is localised populational group interesting at the moment; in example table, in line of population P and position of station K there is sign „minus”, what means that localisation of P birds must lie at left side subplane of Figure 28.

3. Analogically as in points 1 and 2 must be delimited appropriate subplanes for other parameters (Y , Z etc.).

4. Subplane belonging simultaneously to all subplanes pointed as to rules from point 2 is the area at which the studied group can be localised.

This area is allowed by the data to be a place where lies a centre of studied populational group, but more exact (or the most probable) localisation is not known at the moment. Further study is, however, possible and it will be continued in detail paper devoted to interpretation of biometrical data on Song Thrushes migrating through Polish Baltic coast (Busse, in press).

Adres autora:

Przebędowo

84-210 Choczewo