

PAWEŁ S. DULA

Rola ptaków w odnawianiu drzew ciężkonasiennych ze szczególnym uwzględnieniem buka *Fagus sylvatica* L.

The role of birds in natural regeneration of large-seed trees with special reference to beech *Fagus sylvatica* L.

ABSTRACT

The paper is a brief description of the role of birds in forest tree seed dispersal by synzoochory and seed consumption, as well as ecological consequences of these phenomena. Special attention has been drawn to the way seeds are stored by birds or in other words if the seeds can survive and be able to germinate. An overview of the most recent world literature connected with this subject was presented. An attempt has been made to assess the role of seed – eating birds in the natural forest ecosystem.

KEY WORDS

seed predation, seed dispersal, birds, natural regeneration, large-seeded trees, beech, coevolution, jay, nutcracker, nuthatch

Negatywnym skutkiem utrwalonego wśród ekologów podziału na ekologię roślin i ekologię zwierząt [Andrzejewski i Falińska 1986; Begon i Mortimer 1989], było ignorowanie wpływu zwierząt na skład, strukturę i funkcjonowanie zbiorowisk roślinnych. Rozwój współczesnej ekologii wymaga uwzględnienia wzajemnego oddziaływania na siebie roślin i zwierząt [Greenwood 1985]. Jednym z zagadnień, w których połączenie badań nad roślinnością i nad zwierzętami odgrywa szczególnie ważną rolę, jest naturalne odnawianie lasu.

Wpływ ptaków na odnawianie lasu jest dwojaki: z jednej strony ograniczający – przez zjadanie diaspor, z drugiej strony wspomagający – przez ich rozsiewanie. Badań nad ograniczającym wpływem ptaków na odnawianie lasu jest niewiele, gdyż zanikanie diaspor przypisuje się prawie wyłącznie aktywności gryzoni. Mimo to, badania niektórych autorów zdecydowanie nie potwierdzają tej tezy [Engler i in. 1979; Linhard 1986]. Nadal istnieje niedosyt informacji dotyczących potencjalnych możliwości konsumpcyjnych ptaków, ich roli w zjadaniu nasion na tle innych konsumentów, natężenia presji na nasiona w zależności od wielkości podaży nasion czy przestrzennego zróżnicowania tej presji [Nilsson 1979; Nilsson i Wästljung 1987].

Więcej jest natomiast informacji dotyczących rozprzestrzeniania nasion przez ptaki (ornitochoria), zwłaszcza tych odnoszących się do aktywności krukowatych (synzoochoria). Ten sposób rozsiewania za pośrednictwem ptaków jest o tyle ważny, że zwykle dotyczy ekspansji gatunków lasotwórczych o ciężkich nasionach. Różni autorzy zwracają uwagę na odległości transportowania, charakterystykę miejsc magazynowania nasion pod kątem warunków kiełkowania, zagrożenia ze strony konsumentów czy warunków wzrostu i rozwoju odnowienia

PAWEŁ S. DULA

Katedra Botaniki Leśnej i Ochrony Przyrody
Wydział Leśny AR
Al. 29 Listopada 46
31-425 Kraków
paweld2000@poczta.onet.pl

[Nilsson 1985; Kollmann i Schill 1996; Dula 2002]. Rozważano także jakość magazynowanych nasion, ich ilość w stosunku do realnych potrzeb oraz okres ich przechowywania [Bossema 1979; Mattes 1985; Dula 2002]. Zwraca się uwagę na efektywność rozsiewania,

a także na jego rolę w kształtowaniu zmienności genetycznej w populacjach roślin drzewiastych i między nimi [Tomback i Shuster 1994; Bruederle i in. 1998; Tomback i in. 2001]. Wypukła się szczególnie związki drzew z ptakami – siewcami ich diaspor, mające charakter symbiotyczny [Bossema 1979; Mattes 1985; Dula 2002].

Rodzaje ornitochorii

Ornitochoria może mieć charakter epizoochoryczny lub endozoochoryczny. Rozsiewanie sposobem epizoochorycznym następuje wskutek przyczepiania się diaspor do piór ptaka. Zasięg działania epizoochorii jest duży, gdyż dotyczy często wędrownych gatunków ptaków. W prowincji Manitoba (Kanada), spośród 146 schwytych w sieć ptaków, 5,5 % miało przyklejone do piór diasporę jemioli *Arceutobium americanum* [Punter i Gilbert 1989].

Endozoochoryczne rozsiewanie diaspor charakterystyczne jest dla grupy miękkojadów. Ptaki połykają owoce o atrakcyjnej barwie, po czym niestrawione nasiona wydalają wraz z odchodami. Nasiona w przewodzie pokarmowym ptaka znajdują się tylko przez około 0,5 godz., ale jest to wystarczający czas do pokonania przez ptaka znacznych odległości [Podbielkowski 1995]. Przykładem endozoochorii w zbiorowiskach leśnych jest rozsiewanie nasion drzew z rodzaju *Sorbus* przez jemioluszki *Bombycilla garrulus* L. czy kwiczoły *Turdus pilaris* L. Ptaki te w przypadku niedoboru pokarmu zimą na północy Europy formują olbrzymie stada, by pojawić się w środkowej Europie [Jonsson 1998; Dula 2002]. Rozsiewanie pionierskiej jarzębiny umożliwia w konsekwencji sukcesję gatunków cieniznośnych.

Ptaki mogą rozprzestrzeniać diasporę przypadkowo (dysochorycznie). Może ono następować wskutek upuszczania transportowanych diaspor lub gdy np. ptak niosący diasporę w swoim przewodzie pokarmowym, zostanie uśmiercony przez drapieżnika. Hemberg [cyt. za Nilsson 1985] spekulował, że w ten sposób może być rozprzestrzeniana bukiew na duże odległości przez krzyżówki *Anas platyrhynchos* oraz grzywacze *Columba palumbus*, podczas jesiennych migracji. Autor ten wykazał, że bukiew w żołądku kaczki zachowuje zdolność kiełkowania do 8 godzin. Dysochoryczne rozsiewanie zachodzi także wtedy, gdy ptak potrząsa owocostanami lub szyszkami, jak np. krzyżodziób świerkowy *Loxia curvirostra* L. podczas żerowania na szyszkach *Picea abies*.

Ptaki mają też udział we wspomnianym na wstępie rozsiewaniu synzoochorycznym. Nasiona transportowane w dziobie lub wolu zostają w sposób nieprzypadkowy zmagazynowane w potencjalnych miejscach kiełkowania. Pokarm jest magazynowany z zamiarem jego eksploatacji w okresie niedoboru. Jednak istnieje wiele czynników, stojących na przeszkodzie wykorzystania tak utworzonych rezerw. W zbiorowiskach leśnych szczególne znaczenie w rozsiewaniu diaspor drzew ciężkonasiennych mają krukowate, tj. sójka *Garrulus glandarius* L. i orzechówka *Nucifraga caryocatactes* L. [np. Nilsson 1985; Kajimoto i in. 1998]. Nie mniej jednak rozważa się też wpływ mniejszych ptaków, jak kowalika *Sitta europaea* L., choć jego rola w rozsiewaniu ma inne znaczenie [Dula 2002].

W rozsiewaniu synzoochorycznym zauważa się wzajemne przystosowania do współistnienia drzew i ptaków – siewców. Drzewa w toku koewolucji ułatwiły swoim siewcom dostęp do nasion. Wg Nilssona [1985], przejawia się to w:

- braku toksyn w nasionach,
- dużej wartości energetycznej nasion,
- możliwości eksploatacji nasion przed opadem na ziemię, gdzie istnieje konkurencja z gryzoniami,
- budowie morfologicznej nasion.

Ptaki również wykazują cechy świadczące o ich przystosowaniu do żerowania na nasionach drzew, z którymi koewoluowały. Są to np. [Mattes 1985]:

- budowa morfologiczna dziobów umożliwiająca efektywne pozyskiwanie nasion, np. z zamkniętych szyszek,
- elastyczne i pojemne wole spotykane u krukowatych, umożliwiające wydajny transport.

Znaczenie rozpraszania w przeżywalności diaspor

Wśród zwierząt występują dwie grupy, wyróżnione ze względu na sposób magazynowania nasion. Pierwsza z nich magazynuje pokarm na dużej przestrzeni i nie podejmuje dalszych prób jego ochrony przed intruzami (ang. scatterhoarders – „rozpraszacze”). Druga grupa zwierząt deponuje nasiona w dużych skupiskach lub na silnie skoncentrowanej powierzchni, w obrębie arealu osobniczego (ang. larderhoarders – „magazynujące w spiżarniach”). Sójki, kowaliki i sikory reprezentują grupę rozpraszaczy [Stapanian i Smith 1984; Bossema 1979; Källander 1993; Jokinen i Suhonen 1995; Hutchins i in. 1996].

Ptaki rozpraszają swoje schowki, ponieważ nasiona skupione na niewielkiej powierzchni w dużej ilości, są szczególnie narażone na zjedanie, wskutek agregacji konsumentów. Nilsson [1989] wykazał, że zagęszczenie ptaków w roku słabego urodzaju wzrastało wraz z zagęszczeniem owocni buka w poszczególnych miejscach. Wraz z rosnącym zagęszczeniem nasion zwiększa się również presja gryzoni na nasiona [Stapanian i Smith 1984; Skrzydłowski 2001]. Nilsson [1985] podaje, że bezpieczne miejsce dla nasion buka nie znajduje się pod okapem drzew macierzystych. Ponadto autor ten znalazł ujemną korelację między liczbą siewek a zagęszczeniem owocni buka. Sikory czarnogłowa *Parus montanus* i czubata *Parus cristatus* zwiększyły dystans transportowania nasion, gdy udostępniono im podaż obfitą i ciągłą [Jokinen i Suhonen 1995].

Na odległości transportowania nasion przez ptaki ma wpływ ich ilość przenoszona jednocześnie [Bossema 1979]. Transportowanie większej ilości nasion oznacza większy zysk energetyczny i pozwala zrekompensować koszty dłuższego lotu. Wykazano ponadto, że obciążenie sójek transportujących żołądź na duże odległości jest zawsze większe niż kowalików, przemieszczających bukiw na krótkie dystanse [Dula 2002].

Ptaki prezentują różne modele rozprzestrzeniania diaspor. Kowaliki nie transportują nasion dalej niż 50 m, ponieważ potrafią tworzyć rezerwy pokarmowe w szczelinach kory drzew, co chroni je przed presją naziemnych ssaków i pokrywą śnieżną. Część nasion umieszczają w ziemi i leżaninie, co jest wyrazem dywersyfikacji ryzyka utraty schowków na różne miejsca w stosunkowo niedużej przestrzeni [Dula 2002]. Sójki: europejska *Garrulus glandarius* L. i błękitna *Cyanocitta cristata* z Ameryki Północnej rozprzestrzeniają orzechy na odległość 4 km, orzechówki *N. caryocatactes* L. do 15 km, a orzechówka *Clarka N. columbiana* do 22 km. [Vander Wall i Balda 1977; Cramp i Perrins 1994; Johnson 1989]. Dowodzi to wyższości rodzaju *Nucifraga* nad *Cyanocitta* i *Garrulus*, w maksymalnych odległościach rozprzestrzeniania diaspor. Duże odległości transportowania nasion przez sójki i orzechówki wynikają m. in. stąd, że ptaki te przenoszą nasiona w granice terytoriów, w których przyszły na świat. Znajdują się one często w dużej odległości od miejsc żerowych [Johnson 1989].

Sposób magazynowania nasion a warunki kiełkowania

Ptaki wybierają prawie wyłącznie zdrowe i dojrzałe nasiona do magazynowania. Jakość nasion oceniają wzrokowo lub przez dotyk [Bossema 1979; Clayton i in. 1994]. Orzechówka posiada

zdolność „interpretacji” rezonansu powstającego wskutek uderzania dziobem w nasiona. Spośród 500 nasion limby znalezionych w wolu tych ptaków, jedynie 0,6% stanowiły nasiona zepsute [Mattes 1985]. Dojrzałe nasiona mają z reguły większą zdolność kiełkowania.

Ptaki rozsiewające nasiona tworzą rezerwy pokarmowe w miejscach odpowiednich do kiełkowania. Jest to głównie gleba, niektóre gatunki np. u *Sitta europaea*, wykorzystują także martwe drewno leżące czy szczeliny skalne. Głębokość magazynowania nasion przez kowaliki w ziemi wynosi około 0,5 cm, natomiast orzechówki magazynują je na głębokości 2,5-3,5 cm. Sójki natomiast magazynują żołędzie na głębokości 1-3 cm (tab.). Wszystkie trzy gatunki przykrywają nasiona materiałem dostępnym w pobliżu (trawa, mech ściółka i in.) [Bossema 1979; Källander 1993; Hutchins i in. 1996; Kollmann i Schill 1996].

Zarówno fakt zakopywania nasion w ziemi oraz umieszczania ich w rozkładającym się drewnie, jak również element przykrycia ma co najmniej dwa istotne aspekty ekologiczne.

Tabela

Porównanie rozprzestrzeniania nasion przez orzechówkę, sójkę i kowalika
Seed dispersal by the nutcracker, jay and nuthatch

	Sójka (<i>Garrulus glandarius</i> L.)	Orzechówka (<i>Nucifraga caryocatactes</i> L.)	Kowalik (<i>Sitta europaea</i> L.)
Jakość transportowanych nasion	wyraźnie preferuje zdrowe żołędzie średniej wielkości [Bossema 1979]	pełne nasiona <i>Pinus koraiensis</i> [Hutchins i in., 1996]	pełne i nieprzebarwione [Hutchins i in., 1996]
Liczba nasion transportowanych jednorazowo	do 9 żołędzi (90 nasion limby, 15 orzeszków buka lub 10 leszczyny), najczęściej 1-3 [Bossema 1979; Cramp i Perrins 1994]	max. 62 nasiona <i>P. koraiensis</i> , [Hutchins i in., 1996]	1 orzeszek buka [Källander, 1993; Dula 2002]; nasiona mniejsze, np.: <i>Helianthus</i> , do 3 szt.
Odległość transportowania	średnio 4 km (Cramp i Perrins 1994)	najdalsze min. 4 km [Hutchins i in. 1996]; 12-15 km [Cramp i Perrins 1994]	do 40 m [Moreno i in. 1981] do 50 m [Hutchins i in. 1996; Dula 2002]
Głębokość magazynowania w ziemi	1-3 cm [Kollmann i Schill 1996] wyjątkowo do 5 cm [Turček, 1966]	2,5-3,5 cm [Hutchins i in., 1996]	do 0,5 cm [Hutchins i in. 1996]
Przykrywanie	obecne; ściółka, mech [Kollmann i Schill 1996]	obecne; liście, trawa, patyki, mech etc. [Hutchins i in. 1996]	obecne w 80-90 % przypadków [Källander, 1993]
Liczba nasion w schowku	najczęściej 1 żołędź [Bossema 1979]	max 9, najczęściej 2 nasiona <i>P. koraiensis</i> [Hutchins i in. 1996]	zawsze 1 nasiono buka [Källander, 1993; Dula 2002]
Liczba rozprzestrzenianych nasion	5000 żołędzi na jednego ptaka podczas jesieni [Cramp i Perrins 1994]	do 100 000 nasion <i>Pinus sibirica</i> na jednego ptaka 40 000-250 000 nasion na 1 ha [Cramp i Perrins 1994]	do 10 000 nasion buka na 1 ha lasu [Dula 2002]

Po pierwsze, przykryte nasiona są z zewnątrz niewidoczne i trudniej lokalizowane przez konsumentów. Przykrywanie jest szczególnie istotne w przypadku dużych nasion, które są bardziej narażone na zjadanie niż mniejsze [Bossema 1979; Kollmann i Schill 1996; Crawley 2000]. Bossema [1979] udowodnił eksperymentalnie, że nasiona wyeksponowane zanikały w dużo szybszym tempie w stosunku do zakopanych na głębokości zaledwie 0,5 cm.

Drugim bardzo ważnym aspektem takiego behawioru ptaków jest stwarzanie magazynowanym nasionom zdecydowanie lepszych warunków kiełkowania, niż mają na powierzchni gleby. Na kiełkowanie nasion drzew ciężkonasiennych ma wpływ wilgotność podłoża, grubość i stopień rozłożenia ściółki. Po wykiełkowaniu na grubej, zbitej i słabo rozłożonej ściółce, korzenie siewek często nie dosięgają gleby mineralnej i giną wskutek jej przeschnięcia [Dzwonko 1990]. Nielsen [1977] zbadał, że jedynie 0,1% nienaruszonych nasion buka stało się siewkami, mimo że skiełkowało 50%. Zatem umieszczanie nasion przez ptaki w ziemi daje im olbrzymią przewagę w warunkach kiełkowania i stabilizacji siewek nad nasionami wyeksponowanymi na powierzchni.

Rola rezerw pokarmowych i ich wykorzystanie przez ptaki

Istotnym czynnikiem wpływającym na szanse przetrwania diaspor do momentu kiełkowania może być okres magazynowania nasion przez ptaka. Długi okres przechowywania rezerw powinien zwiększać te szanse. Chociaż tworzenie zapasów pokarmu przypuszczalnie spełnia istotną rolę w wyrównywaniu sezonowych fluktuacji szczególnie w geograficznych rejonach o wyraźnie zaznaczonych porach roku, względnie niewiele gatunków ptaków ujawniło tendencje do magazynowania długoterminowego (ang. long-term hoarding). Poza krukowatymi, dotychczas tylko u czarnogłówki *Parus montanus* oraz kowalika *Sitta europaea*, odkryto zjawisko magazynowania pokarmu przez kilka miesięcy [Bossema 1979; Mattes 1982; Nilsson i in. 1993; Pravosudov i Pravosudova 1996].

Ptaki magazynują więcej nasion niż wynika to z ich potrzeb. Nadwyżka może być tworzona celem zmniejszenia ryzyka nie odzyskania pewnej części zmagazynowanych nasion wskutek wykradania przez konkurentów, zapomnienia, zepsucia, braku dostępu do niektórych schowków zimą, zbyt wczesnego skiełkowania części nasion. Większa liczba schowków zwiększa również prawdopodobieństwo ich odnalezienia w określonym czasie [Vander Wall i Balda 1977]. Kowaliki odnajdują zimą następującą po roku nasiennym zmagazynowaną bukiew czterokrotnie szybciej niż po roku o słabym urodzaju buka. Magazynowanie dużych ilości nasion przez ptaka, wpływa na jego „status odżywczy” (ang. nutritional status). Kowaliki, którym udostępniono sztuczną podaż, szybciej regenerowały wyrwane pióra („ptilochronology”), które ponadto wyrastały większe niż u ptaków kontrolnych [Nilsson i in. 1993]. Dodatkowa podaż pożywienia wpłynęła pozytywnie na zagęszczenie gniazdujących par niektórych gatunków ptaków, choć nie znaleziono pozytywnej korelacji między urodzajem buka, a przeżyciem okresu zimowego przez kowalika [Enoksson i Nilsson 1983]. W roku nasiennym buka następuje agregacja drobnego ptactwa – konsumentów bukwi (inwazje), co natychmiast pociąga za sobą wzrost zagęszczenia i eskalację ataków ptaków drapieżnych. Källander [1993] zauważył, że brak korelacji między podażą nasion, a przeżywalnością ptaków może być skutkiem śmiertelności indukowanej zagęszczeniem (density – dependent mortality) na poziomie drapieżca – ofiara, która maskuje pozytywny wpływ dodatkowych rezerw pożywienia na przeżywalność.

Tworzenie rezerw aprowizacyjnych ponad realne potrzeby odkryto u *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*; na Syberii jedna orzechówka pozyskiwała prawdopodobnie ok. 100 000 nasion *Pinus sibirica*, podczas gdy potrzebuje tylko 27 000 [Cramp i Perrins 1994]. Inna orzechówka

– *Nucifraga columbiana* w Ameryce Północnej, magazynuje między 22 000 a 33 000 nasion *Pinus albicaulis*, a od połowy października do połowy kwietnia nie skonsumuje więcej niż 10 000 sztuk [Vander Wall i Balda 1977]. Natomiast dorosła sikora północna *Parus cinctus* z północnej Europy, magazynuje rocznie 15 kg świeżej masy pożywienia (14 kg stanowią owady i pająki), podczas gdy do przeżycia jednej zimy wystarcza jej z tego 15%. Rezerwy te są rzadko eksploatowane poza sezonem zimowym [Cramp i Perrins 1993].

Efekty synzoochorycznego rozsiewania

Sójka jest przystosowana do żerowania na żołędziach [Bossema 1979]. Zbadano, że w przypadku jednoczesnego owocowania dębu i buka, sójki transportują żołędzie ignorując bukiw. Bukiew jest natomiast rozprzestrzeniana przez sójki w czasie nieurodzaju dębu [Bossema 1979; Nilsson 1985]. Jednak dane z Rumunii i Słowacji nie potwierdzają tych doniesień. Zaobserwowano tam sójki żerujące na bukwi i w sposób widoczny ignorujące żołędzie [Cramp i Perrins 1994]. Podaje się, że wędrówki tego gatunku są indukowane nieurodzajem nasion dębu. Kiedy skandynawskie populacje sójek przemieszczają się corocznie na południe, są licznie notowane w rejonie stacji ornitologicznej Falsterbo (Płd. Szwecja), a mimo to, w 1955 i 1983 roku osiągnęły jedynie SkaÅne, które jest położone bardziej na północ od Falsterbo. Prawdopodobnie ciąg migracyjny zatrzymał obfity urodzaj buka w jego północnym zasięgu [Cramp i Perrins 1994].

Efekty rozsiewania przez europejskie sójki są jednak szczególnie widoczne w przypadku dębów. Jedna sójka podczas jesieni jest w stanie pozyskać około 5000-5700 żołędzi [Chettleburgh 1952]. Wykazano, że zagęszczenie siewek dębu może być 4-5 razy większe pod drzewostanem świerkowym lub sosnowym, niż dojrzałym dębowym [Bossema 1979; Nilsson 1985]. Także siewki buków, zwykle po kilka sztuk obok siebie, pojawiają się wskutek rozsiewania przez sójki w czystych drzewostanach świerkowych [Nilsson 1985; Dula 2002]. Mimo iż stosunkowo nieduża ilość siewek buka powstaje wskutek rozprzestrzeniania w drzewostanach świerkowych, to jednak odnowienie to ma lepsze warunki rozwoju niż w drzewostanie macierzystym. Nilsson [1985] wykazał, że śmiertelność młodych buków była istotnie mniejsza w drzewostanach zdominowanych przez świerk niż przez buk.

Nilsson [1985] uważa, że sójka *Garrulus glandarius* L. mogła spowodować ekspansję buka na północ Europy, z jego południowych refugium w holocenie. Jej odpowiednikiem w Ameryce północnej jest sójka błękitna *Cyanocitta cristata*. Mechanizm dyspersji nasion przez tego ptaka może pomóc wyjaśnić rozprzestrzenienie się rodziny *Fagaceae* na północ Ameryki po okresie zlodowacenia, w skoku tak gwałtownym, jak u gatunków lekkonasiennych [Johnson 1989].

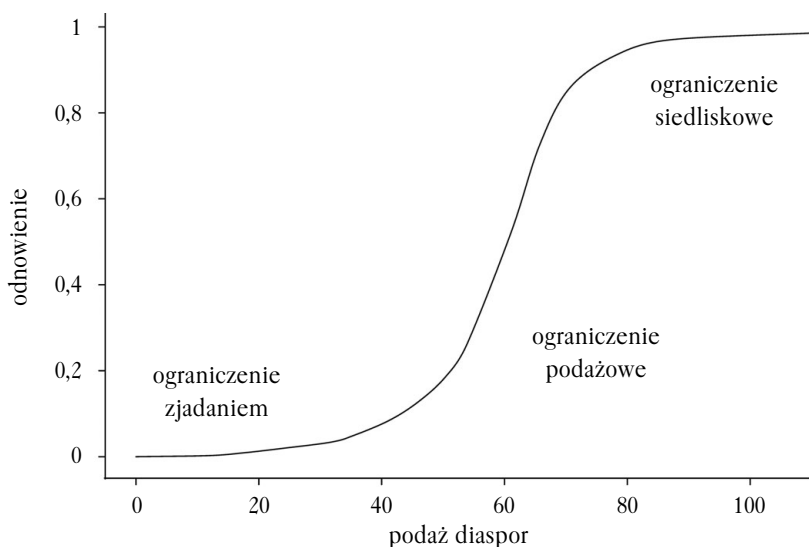
Orzechówki zwykle kojarzy się z rozprzestrzenianiem nasion limb, do żerowania na których są zaadaptowane, jakkolwiek ptaki te mogą odgrywać istotną rolę w rozsiewaniu nasion innych gatunków ciężkonasiennych drzew. Löhr [cyt. za Cramp i Perrins 1994] sugerował lepsze przystosowanie podgatunku *caryocatactes* (z krótszym i mocniejszym dziobem), do żerowania na orzechach laskowych. Turcek [1961] obserwował transportowanie nasion *Fagus sylvatica* przez orzechówki. Populacje orzechówek mogą pozyskać od 40 000-250 000 nasion limby na hektarze [Cramp i Perrins 1994]. Ptaki te najczęściej umieszczają w otworze ziemnym po kilka sztuk nasion. Wówczas w takim miejscu wyrasta kilka siewek, które w przyszłości mogą utworzyć charakterystyczne formy wzrostu, określane w angielszczyźnie od 1990 roku terminem – „tree cluster”. Są to więc kępy złożone z drzew połączonych podstawą pni, przy czym każdy z nich powstał z innego nasiona. Można je odróżnić od form wielopiennych („multi-trunk trees”; „tree clumps”) będących pojedynczymi osobnikami, stosując metody elektroforetyczne. Zjawisko tree cluster zidentyfikowano u sosen rozsiewanych przez rodzaj *Nucifraga*; tj. *P. albicaulis*, *P. flexilis*

i *P. cembra*. Skupiska *Pinus flexilis* z powierzchni położonych w południowych Górach Skalistych (USA) w ok. 20%, a kępy *P. cembra* z Engadynu (Szwajcaria) w co najmniej 70% stanowiły heterogeniczne skupiska osobników. Orzechówki preferują południowe stoki, gdzie zalega cieńsza pokrywa śnieżna [Vander Wall i Balda 1977; Tomback i in. 1993; Carsey i Tomback 1994].

Kowaliki magazynują nasiona m in. w ziemi wokół pni i wzdłuż leżących kłód jak i w kłodach [Källander 1993; Dula 2002]. W ziemi i rozkładającej się leżaninie umiejscawiały 30% pozyskanej bukwi i 70% orzechów leszczyny [Källander 1993]. Bukiew obok orzechów leszczyny jest przynajmniej w Europie najważniejszym rodzajem pozyskiwanych nasion przez te ptaki [Matthysen 1998]. Ponadto Dula [2002] zauważył, że struktura morfologiczna bukwi i behavior żerowania kowalika są zbieżne, wskazując na koewolucję *Fagus* i *Sitta*. Autor ten wykazał również, że populacja kowalika może pozyskać z hektara powierzchni lasu górskiego do 10 000 sztuk nasion buka, przy słabym urodzaju tego drzewa. Giertych [2000] ocenił, że głównie kowalik jest odpowiedzialny za odnowienie 17% populacji cisa w Arboretum Kórnickim. Krzewy cisów wyrastają ze szczelin skalnych w Pieninach, a T. Matosz (informacja ustna) zaobserwował ślady aktywności kowalików w tych miejscach. Kowaliki magazynują też nasiona limb [Hutchins i in. 1996; Mattes 1985]. Rozsiewanie orzechów *Pinus sibirica* przez tego ptaka było tak efektywne, że Bromley i in. [cyt. za Matthysen 1998] sugerowali nawet wykorzystanie tego zjawiska w planach odnowień.

Wpływ konsumentów nasion na dynamikę obradzenia drzew leśnych

Obradzenie nasion zależy od warunków pogodowych, zagęszczenia roślin, struktury wielkości populacji, proporcji roślin zakwitających, wskaźnika zapylenia, poziomu defoliacji, czasu jaki upłynął od ostatniego urodzaju i in. Roczny urodzaj nasion jest bardzo zróżnicowany i nieprzewidywalny. Wyjaśnienie ewolucji dynamiki urodzaju nasion, opiera się na pięciu domniemanych postulatach [Crawley 2000]:



Ryc.

Czynniki ograniczające odnawianie się roślin wg Crawley'a [2000]
Factors limiting plant regeneration according to Crawley [2000]

- Populacje konsumentów nasion są zredukowane w latach słabego urodzaju, by w konsekwencji nie były zdolne zahamować odnowienia w roku nasiennym;
- Większy urodzaj ma generować rozprzestrzenianie nasion na dłuższe dystanse;
- Uzależnienie od pogody może zwiększyć reprodukcję;
- Odpowiednie uwarunkowania pogodowe mogą także oznaczać optymalne warunki przyszłego kiełkowania i dalszego wzrostu siewek;
- Koncentracja pyłku w roku nasiennym zwiększa prawdopodobieństwo zapylenia u gatunków wiatropylnych.

Crawley [2000] przedstawił model opisujący odnawianie się roślin w zależności od czynników limitujących, którymi są podaż nasion, ich zjadanie i warunki siedliskowe. Autor ten uważa, że przy małej podaży, nasiona są pod silną presją ze strony konsumentów, które wówczas są w stanie ograniczyć lub zupełnie uniemożliwić odnowienie. W miarę zwiększania podaży, następuje ich nasycenie, dlatego wpływ dalszego jej wzrostu na odnowienie zależy już tylko od mikrosiedliska (ryc.). Jest wiele dowodów na zjawisko nasycenia konsumentów. Na przykład w roku nasiennym buka, kręgowce zniszczyły 5,7% a w roku słabego urodzaju 12% nasion. Wiadomo też, że zjadanie bukwi przez kręgowce zmniejsza się wraz ze wzrostem powierzchni drzewostanu, gdzie następuje ich nasycenie [Nilsson i Wästljung 1987].

Przestrzenne zróżnicowanie presji ptaków na nasiona

Teoretyczne modele selekcji nasion przez zwierzęta poszukujące pokarmu, przedstawił szeroko Greenwood [1985], sugerując wybór zależny od ich częstości (ang. frequency-dependent selection). Zwierzęta mają tendencje do zjadania nieproporcjonalnych ilości różnych rodzajów pożywienia znajdujących się w dostępnym spektrum, przesuując swą uwagę od rodzaju do rodzaju, w zależności od zmian jakim podlega ich frekwencja. Ten behavior został nazwany „przełączającym” lub „apostatycznym”. Ponieważ zwierzęta wybierają częstsze typy pożywienia z pewną prawidłowością, dlatego nasiona tych roślin, które nie spełniają normy wskutek ich rzadkości, apostaty, są w selekcyjnej przewadze. Greenwood zaproponował dla tej formy selekcji nazwę „pro-apostatycznej”, faworyzującej apostaty, a dla selekcji przeciwnej, określenie „anty-apostatycznej”. Zjadanie nasion uzależnione od ich frekwencji może promować lub redukować zmienność w zespołach roślinnych jak i wewnątrz populacji [Greenwood 1985].

Ptaki mogą przyczyniać się do niepowodzeń w odnowieniu drzewostanów bukowych [Tacon i Malphettes 1974; Engler i in. 1979; Linhard 1987]. W przeciwieństwie do ssaków i motyla *Cydia fagiglandana*, mogą obejmować wzrokiem rozległe przestrzenie, by gromadzić się w rejonach dużej podaży nasion [Nilsson i Wästljung 1987]. Zdarzający się co kilka lat rok nasienny buka, zapewnia obfitość pożywienia dla ptaków i wiele z nich (np. grubodziób *Coccothraustes coccothraustes*, sikora bogatka *Parus major*, modra *P. caeruleus* czy uboga *P. palustris*) przemieszcza się wówczas do miejsc podaży bukwi, aby ją eksploatować. Jer *Fringilla montifringilla*, nie rozprzestrzeniający nasion ptak z rodziny łuszczaków, wydaje się być specjalnie przystosowany do żerowania na bukwi i zimą koncentruje się w obszarach obfitego urodzaju buka w stadach, wyjątkowo dochodzących do 70 milionów osobników Newton [cyt. za Nilsson 1979].

Kowaliki i sikory w roku słabego urodzaju bukwi mają tendencje do gromadzenia się w miejscach dużej ich podaży, natomiast w roku nasiennym buka zaczynają od nich stronić. Jest to spowodowane gromadzeniem się i eskalacją ataków ptaków drapieżnych w miejscach koncentracji ofiar. Jery i grzywacze zawsze gromadzą się w miejscach dużej podaży nasion wskutek innej strategii obronnej, niż spotykana wśród przedstawicieli gildii sikor [Nilsson 1979].

Udział ptaków w konsumpcji bukwi

Znając zagęszczenie ptaków w danym obiekcie, wartość kaloryczną zjadanych nasion, można oszacować maksymalne możliwości konsumpcji diaspory przez awifaunę, wykorzystując wiedzę o jej zapotrzebowaniu energetycznym (existence energy). Dzielne zapotrzebowanie kaloryczne ptaka z rzędu *Passeriformes* na swobodzie, w temperaturze 0°C wyraża formuła Kendeigh'a [1970] zmodyfikowana przez Nilssona [1979], będąca funkcją jednej zmiennej:

$$EE = 1,75 \cdot 4,3372 \cdot W^{0,5300} \text{ [kcal]}$$

gdzie: W – masa ptaka

Nilsson [1979], który w izolowanym drzewostanie bukowym w płd. Szwecji szacował rozmiar konsumpcji bukwi w roku nasiennym buka przy użyciu równań energetycznych wykazał, że w okresie 6 miesięcy najwięcej nasion skonsumował grzywacz (44%), a następnie jer (33%). Zdolność wywierania silnej presji na nasiona przez grzywacza potwierdza też Bossema [1979]. Podaje on, że za skonsumowanie prawie wszystkich żołądki leżących pod drzewostanem dębowym, był odpowiedzialny ten gatunek ptaka. Grzywacz jest w stanie jednorazowo pomieścić w wolu ponad 270 nasion buka [Cramp 1985]. Wszystkie ptaki skonsumowały 4,5% podaży bukwi, co było ekwiwalentem $2,6 \times 10^6$ wartościowych nasion [Nilsson 1979].

Godne uwagi jest, że hipotetyczne zapotrzebowanie energetyczne gryzoni (910 tys. kcal) oszacowane przez Nilssona [1979], przy założonym ich zagęszczeniu na 25 sztuk na ha, było znacznie mniejsze niż wykazane u ptaków (ponad 2 mln kcal). Linhard [1987] wykazała, że w zwartej kępie dobrze obradzających buków ptaki zniszczyły dwa razy więcej nasion niż ssaki. Engler [1979] zbadał, że na powierzchni doświadczalnej totalnie eliminującej presję kregowców liczba siewek buka była aż osiem razy większa w stosunku do powierzchni będącej pod potencjalnym wpływem ptaków. O głównej roli ptaków w konsumpcji nasion buka był przekonany także Watt [cyt. za Linhard 1987].

Skrajnie zróżnicowane zdania różnych autorów na temat pierwszorzędnej roli gryzoni, bądź ptaków w ograniczaniu odnowienia buka świadczą, że tych ostatnich nie należy bagatelizować. Ptaki są bardzo mobilne i przez to mniej obliczalne niż gryzonie, dlatego ich wpływ może nie zawsze być zauważany. Ponadto potrafią one tworzyć olbrzymie inwazyjne stada, analogiczne do gwałtownego przyrostu liczebności gryzoni w latach nasiennych buka. Presja ptaków na nasiona na dużym obszarze może być niewielka, natomiast ich ograniczający wpływ powinien dotyczyć miejsc odcinających się od otoczenia wysokim natężeniem urodzaju. Sójki i orzechówki podczas pozyskiwania nasion często powracają na te same najlepiej obradzające drzewa [Johnson 1989; Dula 2002], a orzechówki eksploatują napoczęte wcześniej szyszki i to nawet wtedy, gdy nienaruszone znajdują się w pobliżu [Hutchins i in. 1996]. Ponadto wykazano statystycznie istotną zależność między wzrostem liczby owocni, a zmniejszaniem się ilości siewek buka [Nilsson 1985].

Znaczny udział w zjedaniu nasion dotyczy tych gatunków ptaków, które ich nie rozprzestrzeniają (jer, grzywacz). Są one zwykle wędrowne, liczne i stadne. Przez ograniczanie podaży nasion danego komponentu zespołu leśnego, np. buka, torują drogę ekspansji innych gatunków, np. jodły i świerka. Ptaki magazynujące nasiona są zwykle terytorialne przez cały rok i dość równomiernie rozmieszczone; poza sezonem lęgowym rzadko i tylko lokalnie zbijają się w większe migrujące stada (kowalik, sikora czarnogłowa, sikora uboga, sikora sosnowka, sójka, orzechówka). Jako siewcy a także konsumenci owadów, pozytywnie wpływają na funkcjonowanie zespołów leśnych, równomiernie na dużej przestrzeni. Ograniczające odnowienie skutki konsumowanych przez nie nasion w relacji do efektów rozsiewania powinny być znikome.

Za komentarz do pierwopisu artykułu dziękuję dr. hab. inż. Jerzemu Szwagrzykowi, promotorowi mojej pracy magisterskiej, z której wywodzi się niniejsza publikacja.

Literatura

- Andrzejewski R., Falińska K. 1986. Populacje roślin i zwierząt. Ekologia, studia porównawcze. PWRiL, Warszawa.
- Begon M., Mortimer M. 1989. Ekologia populacji. Studium porównawcze roślin i zwierząt. PWRiL, Warszawa.
- Bossema I., 1979. Jays and oaks: an eco – ethological study of a symbiosis. Behaviour 1-117.
- Bruederle L., Tomback D., Kelly K., Hardwick R. 1998. Population genetic structure in a bird-dispersed pine, *Pinus albicaulis* (Pinaceae). Can. J. Bot. 76: 83-90.
- Carsey K., Tomback D. 1994. Growth form distribution and genetic relationships in tree clusters of *Pinus flexilis*, a bird-dispersed pine. Oecologia 98: 402-411.
- Chettleburgh M. R. 1952. Observations on the collection and burial of acorns by jays in Hainault Forest. British Birds 45: 359-364.
- Clayton N., Griffiths D., Bennett A. 1994. Storage of stones by Jays *Garrulus glandarius*. Ibis 136: 331-334.
- Cramp S. [red.] 1985. The birds of the Western Palearctic, Vol. IV. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S., Perrins C. M. [red.] 1993. The birds of the Western Palearctic, Vol. VII. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S., Perrins C.M. [red.] 1994. The birds of the Western Palearctic, Vol. VIII. Oxford University Press, Oxford.
- Crawley M. J. 2000. Seed Predators and Plant Population Dynamics. In: CAB International 2000. Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities, 2nd edition (ed. Fenner M.) 167-182.
- Darley-Hill S., Johnson W. 1981. Acorn dispersal by the Blue Jay (*Cyanocitta cristata*). Oecol. (Berl) 50: 231-232.
- Dula P.S. 2002. Rola ptaków w procesie naturalnego odnawiania lasów dolnoregionowych na przykładzie powierzchni „Żarnówka” w Babiogórskim Parku Narodowym. Praca magisterska. Wydział Leśny AR, Kraków.
- Dzwonko Z. 1990. Ekologia. W: S. Białobok [red.], Buk zwyczajny *Fagus sylvatica* L., 237-328. PWN, Warszawa.
- Engler J., Louarn H., Le Tacon F. 1979. (Influence of birds and rodents on natural regeneration of beech in the State Forest of Hez-Froidmont, Oise, France). Rev. Forest. Franç. 31(1): 41-49.
- Enoksson B., Nilsson S. 1983. Territory size and population density in relation to food supply in the nuthatch *Sitta europaea* (Aves). Journal of Animal Ecology 52: 927-935.
- Giertych P. 2000. Factors determining natural regeneration of yew (*Taxus baccata* L.) in the Kórnik Arboretum. Dendrobiology 45: 31-40.
- Greenwood J. J. D. 1985. Frequency-dependent selection by seed-predators. Oikos 44: 195-210.
- Hutchins H., Hutchins S., Liu B. 1996. The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics. Oecologia 107: 120-130.
- Jokinen S., Suhonen J. 1995. Food caching by willow and crested tits: a test of scatterhoarding models. Ecology 76(3) 892-898.
- Jonsson L. 1998. Ptaki Europy i obszaru śródziemnomorskiego (tłum. Stawarczyk, Cofta). Warszawa.
- Johnson W. C. 1989. The role of blue jays (*Cyanocitta cristata* L.) in the postglacial dispersal of fagaceous trees in eastern North America. Journal of Biogeography 16: 561-571.
- Kajimoto T., Onodera H., Ikeda S., Daimaru H., Seki T. 1998. Seedling establishment of Subalpine Stone Pine (*Pinus pumila*) by Nutcracker (*Nucifraga*) Seed Dispersal on Mt. Yumori, Northern Japan. Arctic and Alpine Research 30 (4): 408-417.
- Källander H. 1993. Food caching in the European Nuthatch *Sitta europaea*. Ornis Svecica 3: 49-58.
- Kendeigh C. S. 1970. Energy requirement for existence in relation to size of bird. The Condor 72: 60-65.
- Kollmann J., Schill H. P. 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. Vegetatio 125: 193-205.
- Ligon D. J. 1978. Reproductive interdependence of Pinon Jays and Pinon Pines. Ecological Monographs 48: 111-126.
- Linhard S. 1987. The fate of beech mast. Quarterly Journal of Forestry 81: 1, 37-41; 5 ref.
- Mattes H. 1982. Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes* L.) und Arve (*Pinus cembra* L.) und ihre forstliche Bedeutung in der oberen Gebirgswaldstufe. Eidg. Anst. forstl. Versuchsw., Berichte Nr. 241.
- Mattes H. 1985. The role of animals in Cembran pine forest regeneration. Establishment and Tending of Subalpine Forest: Research and Management. H. Turner and W. Tranquilini, eds. Proc. 3rd IUFRO Workshop P 1.07-00, 1984. Eidg. Anst. Forstl. Versuchswes., Ber. 270 (1985): 197-205.
- Matthysen E. 1998. The Nuthatches. T. and A. D. Poyser, London.
- Nielsen B. O. 1977. Beech seeds as an ecosystem compartment. Oikos 29: 268-274.
- Nilsson J., Källander H., Persson O. 1993. A prudent hoarder: effects of long-term hoarding in the European nuthatch, *Sitta europaea*. Behavioral Ecology 4: 369-373.
- Nilsson S.G. 1979. Seed density, cover, predation and the distribution of birds in a beech wood in Southern Sweden. Ibis 121: 177-185.
- Nilsson S. G. 1985. Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals. Oikos 44: 157-164.

- Nilsson S. G., Wästljung U. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* 68(2): 260-265.
- Podbielkowski Z. 1995. Wędrówki roślin. WSiP, Warszawa.
- Pravosudov V. V., Pravosudova E.V. 1996. The diet of nestling Eurasian nuthatches. *Journal of Field Ornithology* 67(1): 114-118.
- Punter D., Gilbert J. 1989. Animal vectors of *Arceutobium americanum* in Manitoba. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 865-869.
- Skrzydłowski T. 2001. Wpływ gryzoni na naturalne odnawianie się drzew i krzewów w zbiorowiskach leśnych. *Sylvan* 12: 93-102.
- Stapanian M., Smith C. 1984. Density - dependent survival of scatterhoarded nuts: an experimental approach. *Ecology* 65(5): 1387-1396.
- Tacon F., Malphettes C. V. 1974. Germination et comportement de semis de hêtre sur six stations de la Forêt demaniale de Villers-Cotterets. *Rev. Forest. franç.* 26: 111-123.
- Tomback D., Holtmeier F., Mattes H., Carsey K., Powell M. 1993. Tree Clusters and Growth Form Distribution in *Pinus cembra*, a Bird - dispersed Pine. *Arctic and Alpine Research* 25, 4: 374-381.
- Tomback D., Shuster W. 1994. Genetic population structure and growth form distribution in bird-dispersed pines. Proceedings - International Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment: the Status of Our Knowledge, St. Moritz, Switzerland, September 5-11, 1992.
- Tomback D., Arno S., Keane R. 2001. *Whitebark Pine Communities. Ecology and Restoration.* Island Press. Washington - Covelo - London.
- Turček F. J. 1961. Okologické Beziehungen der Vogel und Gehölze. *Publ. House Slovak Acad. Sci. Bratislava* 310p.
- Vander Wall S. B., Balda R. P. 1977. Coadaptation of the Clark's Nutcracker and the Pinon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecological Monographs* 47: 89-111.

SUMMARY

The role of birds in natural regeneration of large-seed trees with special reference to beech *Fagus sylvatica* L.

The role of birds in seed dispersal is one of the topics discussed by ecologists in recent decades. In their studies they focus on the role of jays and nutcrackers, but they also suggest the importance of nuthatches. The seeds of beech, oak or Siberian cedar are deprived of morphological structures, which allow them to cover distances only with the aid of animals, and birds in particular (synzoochory). The dispersal of seeds by birds is not incidental. They cache the seeds in places that are favourable for germination and that can protect seeds against predation by other consumers. Information about the limiting effect of birds on regeneration of trees is scarce. This effect is insignificant over large areas, especially in beech mast years. The birds usually gather in the areas abounding in seeds and their pressure there is greatest. In such areas some migrating birds, which are not the vectors of seeds, for example brambling *Fringilla montifringilla* can gather in the herds of even several million individuals.

The consumption of seeds by resident birds, which store seeds, is compensated by seed dispersal.