

ADAM OLSZEWSKI, BOGDAN BRZEZIECKI

Rola sójki (*Garrulus glandarius*) w inicjowaniu przemian sukcesyjnych zbiorowisk leśnych z udziałem dębu (*Quercus* sp.)

Role of jay (*Garrulus glandarius*) in initializing successional changes in forest communities with the participation of oak (*Quercus* sp.)

ABSTRACT

Olszewski A., Brzeziecki B. 2019. Rola sójki (*Garrulus glandarius*) w inicjowaniu przemian sukcesyjnych zbiorowisk leśnych z udziałem dębu (*Quercus* sp.). Sylwan 163 (6): 479-488. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2019006>.

The ability of spatial expansion and conquering of new locations, suitable for growth, is one of the most important properties enabling different plant species (including forest trees) a permanent existence in a constantly changing (in space and in time) environment. In the course of evolution, plants developed several adaptations and mechanisms enabling them to capture new localities appropriate for life. The key role in this process is played by so called propagules, i.e. differently built spores, seeds and fruits. The main sources of forces and major transportation vectors for propagules are such mechanisms as: power of gravity (barochory), wind (anemochory), water (hydrochory), animals (zoochory) and man (antropochory). Among them, in case of tree species producing large seeds, containing bulky amounts of food resources, the most important role is played by zoochory. The special variant of zoochory is ornitochory, i.e. dispersion of plant propagules by birds. One of the best known and documented examples of ornitochory is dispersal of oak acorns by jays (*Garrulus glandarius*). The contemporary research shows that during a vegetation period one single bird is able to deposit even several thousands of acorns within the area of 10 to 100 ha. The dispersal distance in case of acorns distributed by jays is variable and depends on several factors, first of all, climatic conditions and degree of environmental heterogeneity. On average, acorns are distributed within a distance of several hundred meters from seed trees; sometimes they are disseminated at a distance of several (4-8, maximum 20) kilometers. As a rule, only a part of deposited acorns is uncovered and consumed by birds, thus at least some of them can germinate and produce new oak seedlings. It was also recently demonstrated that jays preferably put down acorns under the stand canopies composed by tree species other than oak, for instance, under Scots pine trees. Under favourable conditions, this initiates natural successional processes and leads to a significant conversion of tree stand composition. Considering a large scale and commonness of this phenomenon, it deserves an interest and attention, not in the case of natural forests only, but in the case of managed forests as well, in which the quasi-natural, successional processes, initiated by jays, can considerably contribute to a greater compositional and structural diversity of tree stands.

KEY WORDS

acorn, jay, oak, ornitochory, seed dispersal, stand heterogeneity, tree succession, zoochory

ADDRESSES

Adam Olszewski ⁽¹⁾ – e-mail: ad.ol@wp.pl

Bogdan Brzeziecki ⁽²⁾ – e-mail: bogdan_brzeziecki@sggw.pl

⁽¹⁾ Kampinoski Park Narodowy; ul. Tetmajera 38, 05-080 Izabelin

⁽²⁾ Katedra Hodowli Lasu, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

Wstęp

Możliwość trwania w środowisku i sukces życiowy każdego z gatunków roślin zależą nie tylko od tego, czy potrafi on biernie utrzymywać się na dotychczasowych miejscach swego występowania (tzw. stanowiskach), lecz także od tego, czy jest on w stanie czynnie zdobywać nowe miejsca, odpowiednie dla swojego rozwoju. To ostatnie zjawisko (tzw. efekt geograficzny) zależy od wielu właściwości rośliny, w tym zwłaszcza od bezpośrednio związanych z reprodukcją, czyli z wytwarzaniem i rozprzestrzenianiem zarodników, nasion i owoców (tzw. diaspor) [Paczoski 1933].

Zdolność do ekspansji w przestrzeni jest szczególnie istotna w przypadku roślin drzewiastych, a zwłaszcza wytwarzających duże i ciężkie nasiona, jak np. dąb, co znacznie ogranicza możliwość samosiewnego rozprzestrzeniania i wymaga istnienia innych, wystarczająco efektywnych i skutecznych mechanizmów dyspersyjnych.

Jednym z takich mechanizmów jest zjawisko zoochorii. Mimo że zjawisko zoochorii, a zwłaszcza ornitochorii (tj. rozprzestrzeniania nasion i owoców przez ptaki) znane jest od dawna i było często opisywane w literaturze leśnej i ekologicznej [Vander Wall 1990; Fabijanowski 1995; Forget i in. 2005, 2011; Gallagher 2013; Kurek, Dobrowolska 2016], to w praktyce nie zawsze doceniana jest zarówno skala tego zjawiska, jak i jego konsekwencje dla przemian sukcesyjnych zbiorowisk leśnych.

Niniejsza praca jest próbą uporządkowania i przedstawienia w syntetycznej formie wiedzy na temat zjawiska zoochorii, ze szczególnym uwzględnieniem relacji sójka – dąb. Zjawisko to stanowi bardzo interesujący przykład interakcji występujących na styku roślin i zwierząt, a przy tym odgrywa dużą rolę w przemianach sukcesyjnych zachodzących zarówno w naturalnych zbiorowiskach leśnych, jak i w lasach zagospodarowanych, czyli takich, których rozwój odbywa się pod kontrolą człowieka.

Zoochoria, czyli zwierzęcosiewność

Wyróżnia się dwa podstawowe sposoby rozsiewania diaspor roślinnych: autochoria (samosiewność) i allochoria (obcosiewność). Głównymi źródłami sił i środków transportu są takie mechanizmy jak grawitacja (barochoria), wiatr (anemochoria), woda (hydrochoria), zwierzęta (zoochoria) i człowiek (antropochoria) [Kornaś, Medwecka-Kornaś 2002].

Na szczególną uwagę zasługuje zjawisko zoochorii. Zoochoryczne rozsiewanie diaspor roślinnych przez zwierzęta jest przykładem powiązań o charakterze mutualistycznym, ponieważ obie strony interakcji osiągają w tym przypadku pewne korzyści [Kornaś, Medwecka-Kornaś 2002]. W zamian za produkowany pokarm, którym są owoce, rośliny „otrzymują” usługę transportu swoich nasion przez zwierzęta. Zarówno w grupie roślin zoochorycznych, jak i zwierząt zjadających owoce można zauważyć pewne adaptacje umożliwiające odpowiednią „komunikację” pomiędzy tymi dwiema grupami organizmów.

Ze strony roślin do najważniejszych adaptacji można zaliczyć: zharmonizowanie rytmu wytwarzania diaspor z sezonową rytmiką warunków pogodowych i pojawów zwierząt pośredniczących przy rozsiewaniu, dużą wartość energetyczną nasion, brak lub niewielką ilość toksyn i odpo-

wiednią budowę morfologiczną nasion. Nie mniej istotne znaczenie mają także atrakcyjna barwa, zapach i smak oraz odpowiednie umieszczenie diaspor na roślinie i sposób ich uwalniania [Nilsson 1985; Herrera, Pellmyr 2002; Kornaś, Medwecka-Kornaś 2002].

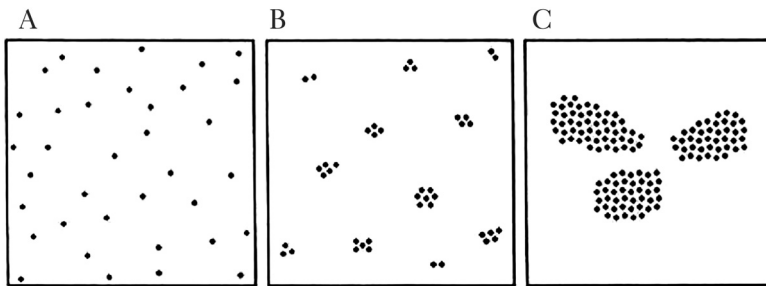
Ze strony zwierząt, ze szczególnym uwzględnieniem ptaków, do najważniejszych przystosowań należą adaptacje anatomiczne i morfologiczne, w tym odpowiednia budowa morfologiczna dzioba (umożliwiająca efektywne pozyskiwanie nasion), obecność większej wątroby, krótszych jelit oraz elastycznego i pojemnego wola (u krukowatych). Istotne są również przystosowania fizjologiczne umożliwiające radzenie sobie z niewielką ilością substancji odżywczych zawartych w owocach oraz z obecnością metabolitów wtórnych, będących dla nieprzystosowanych zwierząt niejednokrotnie substancjami toksycznymi [Herrera, Pellmyr 2002].

W zależności od sposobu przenoszenia diaspor przez zwierzęta rozróżnia się następujące rodzaje zoochorii:

- epizoochoria – mimowolne przenoszenie nasion czepliwych lub lepkich na powierzchni ciał zwierząt;
- endozoochoria – nasiona połknięte, przenoszone w przewodach pokarmowych i wraz z kałem pozostawiane na nowych stanowiskach. Nasiona w przewodzie pokarmowym przebywają krótko i podlegają naturalnej stratyfikacji, która znacznie ułatwia kiełkowanie;
- dyszoochoria (dyschoria) – przypadkowe upuszczanie nasion przed spożyciem lub magazynowaniem;
- synzoochoria – nasiona i owoce gromadzone są przez zwierzęta w różnych kryjówkach (magazynach). W rozsiewaniu poprzez magazynowanie uczestniczą głównie ptaki, m.in. orzechówka (limba i leszczyna), sójka (dąb) i kowalik (buk).

Wśród zwierząt istnieją dwie grupy, wyróżniane ze względu na sposób ukrywania nasion. Pierwsza z nich magazynuje pokarm na dużej przestrzeni i nie ochrania go, zaś druga grupa zwierząt deponuje nasiona w skupiskach lub na silnie skoncentrowanej powierzchni, w obrębie arealów osobniczych. Powoduje to, że nasiona są szczególnie narażone na zjedanie przez inne zwierzęta (ryc. 1).

Sposób rozprzestrzeniania nasion przez ptaki z rodziny krukowatych polega na ich rozpraszaniu na dużej przestrzeni [Bossemma 1979]. Szczególnie orzechówki i sójki mają istotny



Ryc. 1.

Sposoby gromadzenia zapasów przez sójkę (A), orzechówkę (B) i gryzonia (C) według Vander Walla [1990], zmienione

Different methods of food storage by jay (A), nutcracker (B) and rodents (C) according to Vander Wall [1990], modified

Gromadzenie rozproszone (A, B) – jedna wizyta w miejscu kryjówki, mało atrakcyjne dla innych zwierząt; gromadzenie w „spizarniach” (C) – wiele wizyt w magazynie, bardzo atrakcyjne dla innych konkurencyjnych zwierząt

Scatter hoarding (A, B) – one visit in the cover place, inattractive for other animals; larder hoarding, also called depositing in cupboards (C) – multiple visits, very attractive for other, competitive animals

wpływ na kształtowanie leśnych krajobrazów strefy umiarkowanej jako wektory rozprzestrzeniania dębów (*Quercus* sp.) i buków (*Fagus* sp.) w Eurazji i Ameryce Północnej [Bossemma 1979; Nilsson 1985; Dula 2003; Bugała 2006]. U tych przedstawicieli krukowatych udokumentowano istnienie długoterminowej (kilkumiesięcznej) pamięci przestrzennej lokalizacji schowków nasion [Vander Wall 1990]. Gatunki ptaków wysoko wyspecjalizowane w magazynowaniu pokarmu mają większą objętość hipokampu, który odpowiada za pamięć i orientację przestrzenną [Garamszegi, Eens 2004].

Odległość, na jaką zwierzęta przenoszą nasiona, jest bardzo różna. Okresy intensywnych migracji sezonowych ptaków są przykładem zjawisk umożliwiających rozprzestrzenianie nasion na duże odległości, niekiedy nawet na tysiące kilometrów [Proctor 1968; Nathan i in. 2008]. Potwierdza to, że ptaki mogą brać udział zarówno w ekologicznej ekspansji gatunku (wewnątrz zasięgu), jak i w ekspansji chorologicznej (poszerzanie zasięgu gatunku). Rozprzestrzenianie nasion na dalekie dystanse warunkowało zapewne szybkie zajmowanie przez rośliny nowych obszarów, np. po ustępującym lodowcu. Niestety, ptaki przyczyniają się także do rozsiewania diaspor gatunków obcych [Bartkowiak 1970; Bartuszevige, Gorchov 2006].

Fabijanowski [1995] podaje, że spośród 186 gatunków drzew, krzewów i krzewinek rodzimego pochodzenia i aklimatyzowanych aż 135 jest rozprzestrzenianych przez ptaki. Przy tym wśród drzew przeważa synzoochoria (56%), wśród krzewów endozoochoria (około 94%), a wśród krzewinek występuje tylko endozoochoria (100%).

Sójka jako główny wektor propagacji nasion dębu

Wśród krajowych zwierząt, które rozprzestrzeniają i magazynują nasiona dębu, należy w pierwszym rzędzie wymienić krukowate Corvidae (sójka *Garrulus glandarius*, gawron *Corvus frugilegus*, wrona *Corvus corone*, sroka *Pica pica* i kawka *Corvus monedula*) oraz gryzonie Rodentia (wiewiórka *Sciurus vulgaris*, myszowate Muridae i nornikowate Arvicolinae) [Moller 1983; Waite 1985; Vander Wall 1990; Reif, Gärtner 2007; Kucharczyk, Kucharczyk 2009; Bleberich i in. 2016].

Rozprzestrzenianie i magazynowanie nasion (w tym okazyjnie żołądździ) przez gawrona, wronę, srokę i kawkę występuje najczęściej w krajobrazie otwartym, gdyż gatunki te unikają zwartych lasów o dużej powierzchni [Waite 1985]. Transportują one pokarm na odległość nie większą niż kilkaset metrów, a często mniej niż 50 m od jego źródła. Maksymalna odległość transportu różnych nasion wynosi u gawrona 2,5 km, a u kawki 500 m [Waite 1985; Vander Wall 1990]. Kawka magazynuje pokarm w swoich gniazdach i w innych ciemnych zakamarkach (nie w podłożu), najczęściej w dziuplach [Vander Wall 1990]. Wrona i sroka odzyskują schowany pokarm w ciągu kilku godzin lub co najwyżej w ciągu kilku dni po jego schowaniu [Vander Wall 1990].

Gryzonie transportują nasiona (w tym żołądździe) do składowisk na niewielkie odległości, zazwyczaj na 10-30 m [Vander Wall 1990]. Wiewiórki gromadzą pokarm, zakopując go pod korzeniami lub chowając w dziuplach drzew, bardzo rzadko na odległość ponad 100 m od miejsca jego pozyskania [Vander Wall 1990; Romanowski 1998]. Schowki z żołądździ zawierają zazwyczaj kilka ich sztuk [Wauters, Casale 1996]. Drobne gryzonie chowają żołądździe w niewielkiej odległości od miejsca pozyskania (2-50 m), średnio kilka do kilkunastu metrów [Soné, Kohno 1999; Skrzydłowski 2001; Forget i in. 2005; Gallagher 2013]. Myszy robią to w dwóch etapach. Najpierw kryją żołądździe pojedynczo w glebie, a później przenoszą je do swoich gniazd, które znajdują się zbyt głęboko, aby nasiona mogły wykiełkować [Soné, Kohno 1999; Bugała 2006]. Mimo dobrych warunków do skielkowania żołądździ 79-100% z nich zostaje zjedzonych w pierwszym etapie magazynowania [Soné, Kohno 1999; Skrzydłowski 2001; Kühne 2004]. W ich lokalizacji pomagają gryzoniom doskonały węch. Pozostałe nasiona kiełkują często w grupach [Skrzydłowski 2001].

Generalnie gryzonie rozprzestrzeniają żołądź na obszarze o wielkości 0,1-1 ha [Corbet, Harris 1991].

Poza sójką pozostali siewcy żołądź w praktyce w niewielkim stopniu przyczyniają się do rozprzestrzeniania dębów [Waite 1985; Forget i in. 2005; Reif, Gärtner 2007; Wróbel 2014]. Gromadzenie zapasów sójki rozpoczynają już w sierpniu, korzystając głównie z drzew znajdujących się na skrajach lasów lub rosnących osobno, ponieważ produkują one więcej nasion [Jones 1959; Ovington, Murray 1964; Glutz von Blotzheim 1993; obserwacje własne]. Sójki tworzą wtedy często grupy społeczne, które wspólnie korzystają z tych samych drzew, ale magazynują żołądź na własnych terytoriach [Chettleburgh 1952; Bossema 1979]. Te zapasy odgrywają później ważną rolę w ich zimowej diecie [Chettleburgh 1952].

Początkowo sójki zrywają żołądź w godzinach 9-12, a od połowy października czynią to już od świtu do zmierzchu, po 10-11 godzin dziennie. Główna faza żerowania trwa wtedy 10-20 dni. Skala zbiorów około połowy listopada jest już dużo niższa i trwa do 3 godzin dziennie [Vander Wall 1990; Glutz von Blotzheim 1993]. Żołądź zbierane są także z powierzchni gruntu, jednak większość z nich, czasami nawet ponad 90%, zrywana jest bezpośrednio z drzew [Forget i in. 2005]. Sójki wyraźnie preferują zdrowe żołądź średniej wielkości, oceniając je wzrokowo lub przez dotyk [Bossema 1979; Clayton i in. 1996].

W przypadku występowania nasion różnych gatunków dębów sójka przy ich wyborze kieruje się przede wszystkim ich pochodzeniem gatunkowym, a w mniejszym stopniu rozmiarem. Może to wynikać z odmiennych właściwości odżywczych oraz poziomu taniny w żołądźkach różnych gatunków dębów [Pons, Pausas 2007a]. Sójki preferują żołądź dębu szypułkowego w porównaniu do nasion dębu bezszypułkowego i czerwonego [Bossema 1979; Petit i in. 2003; Myszko i in. 2014; Bleberich i in. 2016].

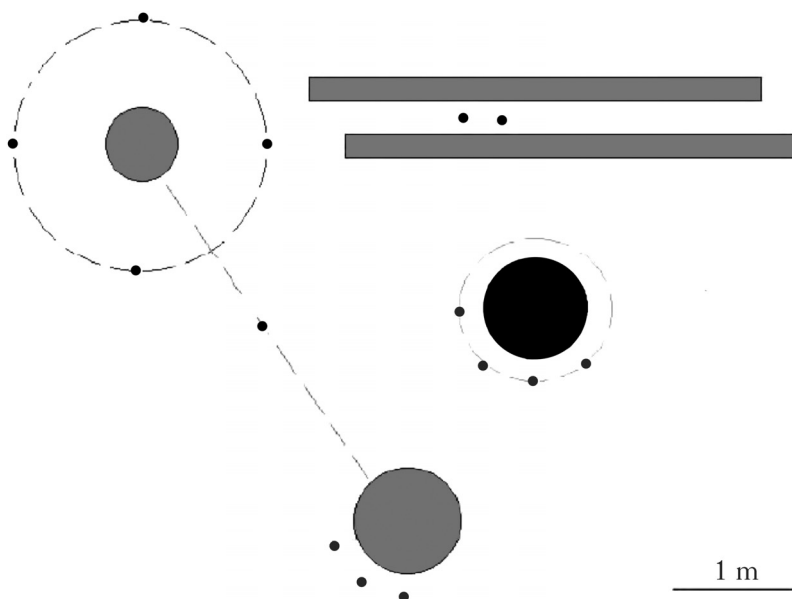
Odległość dyspersji nasion dębu za sprawą sójki jest bardzo zróżnicowana i zależy od wielu czynników, przede wszystkim od warunków klimatycznych i zróżnicowania środowiskowego [Gómez 2003]. Żołądź mogą być rozpraszane średnio na kilkaset metrów [Chettleburgh 1952; Bossema 1979; Kollmann, Schill 1996; Gómez 2003], 4-8 kilometrów [Schuster 1950; Glutz von Blotzheim 1993; Cramp i in. 1994], a maksymalnie nawet do 20 km [Gallagher 2013]. W warunkach Hiszpanii odległości te dla dębów *Quercus ilex* i *Q. suber* były znacznie mniejsze i wynosiły średnio 68-200 m, a maksymalnie od 550 m do 1 km [Gómez 2003; Pons, Pausas 2007b]. Bossema [1979] stwierdził, że odległość przenoszenia nasion jest związana z liczbą żołądźki jednocześnie transportowanych przez sójki. Loty z jednym żołądźkiem odbywały się na krótkim dystansie (<20 m), natomiast z trzema lub ich większą liczbą na większym (>100 m).

Jeden ptak w ciągu jednego sezonu jesiennego może zmagazynować 2,2-5,7 tysięcy żołądźki [Schuster 1950; Chettleburgh 1952; Wadewitz 1976; Bossema 1979; Glutz von Blotzheim 1993; Cramp i in. 1994; Stimm 2001]. Fabijanowski [1995] podaje, że jedna sójka wykonująca dziennie około 10 lotów na odległość do 4 km przetransportowuje w ciągu miesiąca około 4600 żołądźki. W Hiszpanii sójki wykonywały loty transportowe z nasionami *Quercus ilex* z częstotliwością 13 na godzinę [Gómez 2003]. Pojedyncze ptaki zwykle transportują kilka żołądźki na raz, najczęściej 1-3, maksymalnie 11, trzymając je w górnej części przełyku (wolu), przy czym ostatni niesiony jest w dziobie. Przenoszone nasiona mogą stanowić nawet 30% masy ciała sójek [Bossema 1979; Vander Wall 1990; Glutz von Blotzheim 1993; Cramp i in. 1994; Fabijanowski 1995; Gómez 2003]. Nasiona chowane są zazwyczaj pojedynczo, choć stosunkowo blisko siebie [Bossema 1979; Gómez 2003]. Przyniesione „tym samym transportem” rozłokowywane są w odległościach 0,2-15 m, z przewagą 0,5-1 m [Bossema 1979]. Jedna sójka rozprzestrzenia żołądźki na obszarze o wielkości 10-100 ha [Andren 1990; Rolando 1998]. Sójka podczas składowania żołądźki robi

dziobem dziurę w ziemi i wciska go w podłoże na głębokość 1-5 cm, pod kątem 45 stopni. Następnie zagrzebuje kryjówkę bocznymi ruchami dzioba, niekiedy przykrywając ją dodatkowo 1-3-centymetrową warstwą ścioly i/lub mchu [Bossema 1979; Kollmann, Schill 1996]. Tak skrupulatny sposób ukrywania żołądzi daje wysokie prawdopodobieństwo kiełkowania i wzrostu [Bossema 1979], ponieważ dodatkowo zabezpiecza je przed wysychaniem i przemarzaniem. Tylkowski i Bujarska-Borkowska [2011] wykazali, że na wykiełkowanie żołądzi duży wpływ ma ich wielkość oraz głębokość umiejscowienia. Duże żołądzie mają większe szanse na wykiełkowanie, a im głębiej są wysiane, tym więcej ich wschodzi. Jednak te posiane głębiej wschodzą nawet do 3 tygodni później niż te ułożone płytko. Żołądzie wysiane głębiej są natomiast mniej narażone na straty powodowane przez przymrozki i zwierzęta, które się nimi odżywiają.

Sójki wyraźnie preferują skrytki w niskiej roślinności w strefach przejściowych między różnymi zbiorowiskami fitosocjologicznymi oraz w otwartych borach sosnowych [Chettleburgh 1952; Bossema 1979; Eisenhauer 1994; Vullmer, Hanstein 1995; Kollmann, Schill 1996; Gómez 2003; Reif, Gärtner 2007]. Vullmer i Hanstein [1995] wykazali, że dużo dębów rośnie na poboczach dróg i ścieżek. Natomiast Reif i Gärtner [2007] podają, że dęby wysiewane przez sójki dobrze wzrastały także na łąkach, pastwiskach i ugorach. Badania na Pojezierzu Olsztyńskim wykazały, że sójki deponowały zapasy głównie pod drzewostanem, mimo dostępności terenów otwartych (zrębów) w najbliższej okolicy [Kurek, Dobrowolska 2016].

Zapamiętanie miejsc ze zdeponowanymi żołądziami ułatwia sójkom ukrywanie ich w pobliżu punktów orientacyjnych, takich jak pnie drzew lub krawędzie płatów roślinności runa. Czasami ptaki posługują się wizualnymi markerami – takimi jak patyczki umieszczone obok magazynów, które służą jako sygnalizatory [Bossema 1979; Gómez 2003]. Poza charakterystycz-



Ryc. 2.

Rozmieszczenie posójkowych dębów względem punktów orientacyjnych [Stimm, Mosandl 2005]

Spatial distribution of oaks germinated from acorns deposited by jays in relation to points of reference after Stimm and Mosandl [2005]

kropki – sadzonki dębu, prostokąty – leżanina, szare koła – drzewa stojące, czarne koło – pniak
dots – oak seedlings, rectangles – coarse woody debris, grey circles – trees, black circle – stump

nymi punktami każda sójka przy chowaniu żołądzi utrzymuje swoje wytyczne – względnie stałe odległości od tych punktów przy zachowaniu prawidłowości geometrycznych [Stimm, Mosandl 2005] (ryc. 2). Jednak wciąż jest zagadką, czym kierują się sójki, odnajdując zmagazynowane przez siebie żołądzie w terenie otwartym [Kollmann, Schill 1996; Stimm, Mosandl 2005].

Sójki wykazują silną preferencję do magazynowania żołądzi dębu pod sosnami, umieszczając tam nawet ponad 95% przenoszonych nasion [Rolando 1998; Gómez 2003], co w wielu przypadkach w bezpośredni sposób przyczynia się do zainicjowania naturalnych procesów sukcesyjnych w drzewostanach sosnowych, z dębem w roli głównej. Z tego względu zagęszczenie siewek dębu może być 4-5 razy większe pod drzewostanem świerkowym lub sosnowym niż pod dojrzałym drzewostanem dębowym [Bossema 1979; Nilsson 1985].

Sójki z reguły magazynują więcej nasion, niż wynika to z ich potrzeb pokarmowych. Nadwyżka może być tworzona celem zmniejszenia ryzyka nieodzyskania części zmagazynowanych nasion wskutek wykradania przez konkurentów, zapomnienia, ich zepsucia i braku dostępu do niektórych schowków zimą. Większa liczba schowków zwiększa również prawdopodobieństwo ich odnalezienia w określonym czasie [Vander Wall 1990]. Warto też wspomnieć, że sójki stanowią znaczną i preferowaną część diety jastrzębia *Accipiter gentilis* w ciągu całego roku kalendarzowego [Zawadzka, Zawadzki 1998; Jędrzejewski, Jędrzejewska 2001]. Stąd śmierć każdej sójki, która wcześniej nie zdążyła skorzystać ze swoich zapasów, dodatkowo zwiększa szansę powstania nowych siewek dębu. Badania Bossemy [1979] w Holandii wykazały, że sójki skorzystały zaledwie z nieco ponad 16% ukrytych żołądzi. Dodatkowe 14% żołądzi zostało zjedzone przez myszy.

Sójka bardzo rzadko spożywa żołądzie w miejscu ich pozyskania. Dziennie zjada około 35 g świeżych lub 22 g suchych nasion dębu, co stanowi 12-23% masy jej ciała [Fabijanowski 1995]. Wczesną wiosną udział żołądzi w diecie sójek znacząco spada. W czerwcu ponownie wzrasta, ale w tym okresie nie korzystają one już z zapasów, lecz zaczynają wyszukiwać pojawiających się siewek, których liścienie mają dużą wartość odżywczą. Gdy siewki są starsze niż tydzień, zazwyczaj przeżywają tę operację i odrastają z żołądzia ponownie [Bossema 1979; Bernadzki 2003]. Jednak Korstian [1927] wykazał, że usunięcie liścieni dębowych w ciągu pierwszego miesiąca po skielkowaniu znacząco zmniejsza wzrost korzeni i pędu siewki w pierwszym roku życia. Sójki rzadko karmią małe pisklęta żołądziami, ale już w diecie opierzonych piskląt nasiona dębów odgrywają istotną rolę [Bossema 1979; Glutz von Blotzheim 1993].

Podsumowanie

Możliwość ekspansji w przestrzeni i zdobywania nowych miejsc przydatnych do wzrostu i rozwoju jest jednym z najważniejszych warunków ciągłości trwania gatunków roślin (w tym także drzew leśnych) w stale zmieniających się w przestrzeni i w czasie warunkach środowiska. W toku ewolucji rośliny wykształciły szereg przystosowań i mechanizmów umożliwiających im zdobywanie nowych miejsc do życia [Brzeziecki, Kienast 1994]. Podstawową rolę w tym procesie odgrywają różnego rodzaju diaspyry, czyli rozmaicie zbudowane zarodniki, nasiona i owoce. Głównym źródłem sił i środków transportu diaspor są takie mechanizmy jak grawitacja (barochoria), wiatr (anemochoria), woda (hydrochoria), zwierzęta (zoochoria) i człowiek (antropochoria). W przypadku gatunków drzew leśnych wytwarzających duże nasiona, obficie zaopatrzone w substancje pokarmowe, podstawową rolę odgrywa zoochoria, czyli zwierzęcosiewność. Szczególnym przypadkiem zoochorii jest ornitochoria, czyli rozsiewanie diaspor roślinnych przez ptaki. Jednym z najlepiej poznanych i udokumentowanych przykładów ornitochorii jest rozsiewanie nasion dębu przez sójki. Z dotychczasowych badań wynika, że jedna sójka w ciągu jednego sezonu we-

getacyjnego może zdeponować nawet do kilku tysięcy żołądździ na obszarze o wielkości od 10 do 100 ha. Odległość dyspersji nasion dębu za sprawą sójek jest zróżnicowana i zależy od wielu czynników, przede wszystkim od warunków klimatycznych i zróżnicowania środowiskowego. Żołądździe są rozpraszane średnio w odległości do kilkuset metrów od drzew nasiennych, czasami przenoszone są nawet na odległość kilku kilometrów (4-8, maksymalnie 20). Z reguły tylko pewien procent żołądździ jest przez sójki odnajdowany i konsumowany, co przynajmniej w przypadku części nasion umożliwia kiełkowanie i dalszy rozwój siewek. Wykazano także, że sójki szczególnie chętnie deponują żołądździe pod okapem drzewostanów składających się z innych niż dąb gatunków, np. z sosny, co w sprzyjających warunkach zapoczątkowuje naturalne procesy sukcesyjne i spontaniczny proces przemiany składu gatunkowego drzewostanu. Ze względu na skalę i powszechność tego zjawiska oraz jego znaczenie ekologiczno-hodowlane zasługuje ono na uwagę i zainteresowanie – nie tylko w przypadku lasów naturalnych, ale także w przypadku drzewostanów zagospodarowanych, w których quasi-naturalne procesy sukcesyjne, zapoczątkowane działalnością sójek, mogą w znaczący sposób przyczynić się do większego urozmaicenia składu gatunkowego i struktury drzewostanów [Brzeziecki i in. 2013].

Literatura

- Andren H. 1990. Despotism distribution, unequal reproductive success, and population regulation in the jay *Garrulus glandarius* L. *Ecology* 71: 1796-1803.
- Bartkowiak S. 1970. Ornitochoria rodzimych i obcych gatunków drzew i krzewów. *Arboretum Kórnickie* 15: 237-259.
- Bartuszevič A. M., Gorchov D. L. 2006. Avian seed dispersal of an invasive shrub. *Biological Invasions* 8: 1013-1022.
- Barzdajn W. 2002. The variability of dimensions of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. acorns in Poland. *Dendrobiology* 47: 21-24.
- Bernadzki E. 2003. Pomagajmy sójkom w siewie dębów. *Poznajmy Las* 3: 3-5.
- Birks H. J. B. 1989. Holocene Isochrone Maps and Patterns of Tree-Spreading in the British Isles. *Journal of Biogeography* 16 (6): 503-540.
- Bleberich J., Lauerer M., Aas G. 2016. Acorns of introduced *Quercus rubra* are neglected by European Jay but spread by mice. *Ann. For. Res.* 59 (2): 249-258.
- Bossera I. 1979. Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70: 1-117.
- Brzeziecki B., Drozdowski S., Bielak K., Buraczyk W., Gawron L. 2013. Kształtowanie zróżnicowanej struktury drzewostanów w warunkach nizinnych. *Sylvan* 157 (8): 597-606. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2013051>.
- Brzeziecki B., Kienast F. 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management* 69: 167-187.
- Bugała W. [red.]. 2006. Dęby: *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Instytut Dendrologii PAN. Poznań – Kórnik.
- Chettleburgh M. R. 1952. Observations on the collection and burial of acorns by jays in Hainault Forest. *British Birds* 45: 359-364.
- Clayton N. S., Mellor R., Jackson A. 1996. Seasonal patterns of food storing in the Jay *Garrulus glandarius*. *Ibis* 138: 250-255.
- Corbet G. B., Harris S. [red.]. 1991. The handbook of British mammals. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cramp S., Simmons K. E. L., Perrins C. M. [red.]. 1994. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palearctic. Vol. 8: Crows to Finches. Oxford University Press, Oxford.
- Dering M., Lewandowski A., Ufnalski K., Kedzierska A. 2008. How far to the east was the migration of white oaks from the Iberian refugium? *Silva Fennica* 42 (3): 327-335.
- Dula P. S. 2003. Rola ptaków w odnawianiu drzew ciężkonasiennych ze szczególnym uwzględnieniem buka *Fagus sylvatica* L. *Sylvan* 147 (5): 65-75.
- Eisenhauer D. R. 1994. Eichenunterstand unter Kiefer. Bedeutung bei der Überführung von Kiefernreinbeständen. *Der Wald* 44: 155-157.
- Fabijanowski J. 1995. Znaczenie ptaków dla naturalnego odnawiania lasu. *Post. Techn. Leśn.* 57: 77-84.
- Forget P.-M., Böhning-Gaese K., Jordano P., Lambert J. E., Traveset A., Wright S. J. [red.]. 2011. Frugivores and Seed Dispersal: Mechanisms and Consequences of a Key Interaction for Biodiversity. *Acta Oecologica* 37: 517-682.
- Forget P.-M., Lambert J. E., Hulme P. E., Vander Wall S. B. [red.]. 2005. Seed Fate: Predation, Dispersal, and Seedling Establishment. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK.

- Gallagher R. [red.]. 2013. Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. 3rd edition. CABI Publishing. The Pennsylvania State University, USA.
- Garamszegi L. Z., Eens M. 2004. The evolution of hippocampus volume and brain size in relation to food hoarding in birds. *Ecology Letters* 7: 1216-1224.
- Glutz von Blotzheim U. N. [red.]. 1993. *Garrulus glandarius* – Eichelhäher. *Handbuch der Vogel Mitteleuropas* 13 (3): 1380-1435.
- Gómez J. M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26 (5): 573-584.
- Hagemeijer E. J. M., Blair M. J. [red.]. 1997. EBCC Atlas of European Breeding Birds: their distribution and abundance. T & A.D. Poyser, London.
- Herrera C. M., Pellmyr O. [red.]. 2002. Plant-Animal Interactions. Blackwell, New Jersey.
- Huntley B., Birks H. J. B. 1983. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 B.P. Cambridge University Press.
- Jahn G. 1991. Temperate deciduous forests of Europe. W: Röhrig E., Ulrich B. [red.]. *Ecosystems of the World 7. Temperate Deciduous Forests*. Elsevier, Amsterdam. 377-503.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 2001. *Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy Białowieskiej*. PWN, Warszawa.
- Jones E. W. 1959. Biological flora of the British Isles. *Quercus* L. *Journal of Ecology* 47: 169-222.
- Kollmann J., Schill H.-P. 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grasslands by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125: 193-205.
- Kornaś J., Medwecka-Kornaś A. 2002. *Geografia roślin*. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- Korstian C. F. 1927. Factors controlling germination and early survival in oaks. Yale University, New Haven.
- Krahl-Urban J. 1959. Die Eichen. Forstliche Monographie der Traubeneiche und der Stieleiche. Paul Parey, Hamburg/Berlin.
- Kucharczyk M., Kucharczyk H. 2009. Skuteczność rozprzestrzeniania diaspor przez gawrona *Corvus frugilegus*. W: Wiącek J., Polak M., Kucharczyk M., Grzywaczewski G. [red.]. *Ptaki – Środowisko – Zagrożenia – Ochrona. Wybrane aspekty ekologii ptaków*. LTO, Lublin. 371-379.
- Kühne C. 2004. Verjüngung der Stieleiche (*Quercus robur* L.) in oberrheinischen Auenwäldern. Dissertation. Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie. Universität Göttingen.
- Kurek P., Dobrowolska D. 2016. Synzoochoryczne rozsiewanie żołądźi przez sójki *Garrulus glandarius* na powierzchniach zrębowych oraz pod drzewostanem. *Sylvan* 160 (6): 512-518. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2015143>.
- Moller H. 1983. Foods and foraging behaviour of Red (*Sciurus vulgaris*) and Grey (*Sciurus carolinensis*) squirrels. *Mammal Review* 13: 81-98.
- Myczko Ł., Dylewski Ł., Zduniak P., Sparks T. H., Tryjanowski P. 2014. Predation and dispersal of acorns by European Jay (*Garrulus glandarius*) differs between a native (Pedunculate Oak *Quercus robur*) and an introduced oak species (Northern Red Oak *Quercus rubra*) in Europe. *Forest Ecology and Management* 331: 35-39.
- Nathan R., Schurr F. M., Spiegel O., Steinitz O., Trakhtenbrot A., Tsoar A. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 23 (11): 638-647.
- Nilsson S. G. 1985. Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals. *Oikos* 44: 157-164.
- Ovington J. D., Murray G. 1964. Determination of acorn fall. *Quarterly Journal of Forestry* 58: 152-159.
- Paczoski J. 1933. *Podstawowe zagadnienia geografii roślin*. Oddział Pozn. Pols. Tow. Bot., Poznań.
- Petit R. J., Bodénès C., Ducousso A., Roussel G., Kremer A. 2003. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytologist* 161: 151-164.
- Pons J., Pausas J. G. 2007a. Not only size matters: Acorn selection by the European jay (*Garrulus glandarius*). *Acta Oecologica* 31: 353-360.
- Pons J., Pausas J. G. 2007b. Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia* 153 (4): 903-911.
- Proctor V. W. 1968. Long-distance dispersal of seeds by retention in digestive tract of birds. *Science* 160: 321-322.
- Reif A., Gärtner S. 2007. Die natürliche Verjüngung der laubabwerfenden Eichenarten Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* Liebl.) – eine Literaturstudie mit besonderer Berücksichtigung der Waldweide. *Waldökologie online* 5: 79-116.
- Rolando A. 1998. Factors affecting movements and home ranges in the jay (*Garrulus glandarius*). *Journal of Zoology* 246 (3): 249-257.
- Romanowski J. 1998. *Śladami zwierząt*. PWRiL, Warszawa.
- Schaefer H. M., Ruxton G. D. 2011. *Plant-Animal Communication*. Oxford University Press.
- Schuster L. 1950. Über den Sammeltrieb des Eichelhähers (*Garrulus glandarius*). *Vogelwelt* 71: 9-17.
- Skrzydłowski T. 2001. Wpływ gryzoni na naturalne odnawianie się drzew i krzewów w zbiorowiskach leśnych. *Sylvan* 145 (12): 93-102.
- Soné K., Kohno A. 1999. Acorn hoarding by the field mouse, *Apodemus speciosus* Temminck (Rodentia: Muridae). *Journal of Forest Research* 4 (2): 167-175.

- Stimm B. 2001. Die Häher – Gottes erste Förster. W: Die Rabenvögel im Visier. Ökologischer Jagdverein Bayern e.V., Rothenburg. 34-55.
- Stimm B., Mosandl R. 2005. Wälder aus der Häherperspektive – Ein Beitrag zum Verständnis der raum-zeitlichen Dynamik von Hähersaaten. Workshop „Möglichkeiten und Grenzen der Analyse ökologischer Systeme aus organismenzentrierter Perspektive“, 14.-15. April 2005. Technische Universität München.
- Tylkowski T., Bujarska-Borkowska B. 2011. Wpływ wielkości nasion i głębokości siewu na wschody i wysokość siewek dębów (*Quercus robur* L. i *Q. petraea* (Mat.) Liebl.). Sylwan 155 (3): 159-170. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2010037>.
- Vander Wall S. B. 1990. Food Hoarding in Animals. University of Chicago Press, Chicago and London.
- Vullmer H., Hanstein U. 1995. Der Beitrag des Eichelhäfers zur Eichenverjüngung in einem naturnah bewirtschafteten Wald in der Luneburger Heide. Forst und Holz 50 (20): 643-646.
- Wadewitz O. 1976. Die Sammelflüge des Eichelhäfers. Falke 23: 160-164.
- Waite R. K. 1985. Food caching and recovery by farmland corvids. Bird Study 32 (1): 45-49.
- Wauters L. A., Casale P. 1996. Long-term scatterhoarding by Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*). Journal of Zoology 238 (2): 195-207.
- Willson M. F. 1983. Plant reproductive ecology. John Wiley and Sons, New York.
- Wróbel A. 2014. Wpływ gryzoni na regenerację lasu z uwzględnieniem zaburzeń naturalnych i antropogenicznych. Sylwan 158 (9): 714-720. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2014014>.
- Zawadzka D., Zawadzki J. 1998. The Goshawk *Accipiter gentilis* in Wigry National Park (NE Poland) numbers, breeding results, diet composition and prey selection. Acta Ornithologica 33: 181-190.