

Endozoochoria – studium porównawcze ssaków drapieżnych i ptaków

Przemysław KUREK

KUREK P. 2011. **Endozoochory of birds and carnivores – a comparison studies.** *Wiadomości Botaniczne* 55(1/2): 41–50.

Excluding birds, in the endozoochory a great role play carnivores, because significant part of their diet consists of fruits. Considering that fact they may be predicted to be efficient seed dispersers. The most frugivorous families are *Canidae* and *Mustelidae*. Fruits are very nutritious supplement of their diet, containing carbohydrates, lipids, minerals, some proteins and toxins. Fruit-eating carnivores realize so-called optimal foraging strategy, i.e. they use most available source of food. There are many differences in morphology, anatomy and foraging ecology between these mammals and birds. Fruits display some characteristic traits to attract potential seed disperser, i.e. they smell intensively or their egzocarp is brightly colored. The exploitation pattern of food resources by fruit-eating animals shows spatial and temporal differences. It varies depending if resource is localized under the canopy or in the gap, on season (time of birds migration, foraging), on weather conditions (cold or mild temperatures in winter), on species and its behavior, etc. The most important quantity and quality differences in seed dispersal by birds and carnivores are: the distance of seed dispersal, quantity of seeds in faeces, ecosystems to which the seeds are transported, effect on the germination capability and seed species composition in scats.

KEY WORDS: endozoochory, birds, carnivores, morphology and anatomy adaptations

Przemysław Kurek, Zakład Ekologii, Instytut Botaniki im. Wł. Szafera, Polska Akademia Nauk, ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków, e-mail: p.kurek@botany.pl

WSTĘP

W endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion oprócz ptaków ogromną rolę odgrywają ssaki drapieżne, w których diecie stwierdzono znaczny udział owoców (Martinoli et al. 2001, Boesi, Biancardi 2002, Padial et al. 2002, Schumann, Heinken 2002, Traba et al. 2006, Varela, Bucher 2006, Koike et al. 2008). W środkowej Europie na owocową dietę nastawione są dwie grupy zwierząt: ptaki (przedstawiciele rodzajów: *Phoenicurus*, *Luscinia*, *Erithacus*,

Sylvia, *Ficedula*, *Saxicola*, *Hippolais*, *Bombicilla* i *Turdus*; inne gatunki, które nie uchodzą za typowych zjadaczy owoców okazjonalnie również mogą je spożywać, np. dzięcioły) oraz ssaki drapieżne (głównie psowate *Canidae*, niektóre łasicowate *Mustelidae*, niedźwiedziowate *Ursidae*). Wśród ssaków drapieżnych najmniej owoców spożywają przedstawiciele rodziny kotów *Felidae* (Willson 1993, Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001).

W warunkach klimatycznych Europy Środkowej obecność owoców jest zjawiskiem

okresowym, które zaczyna się w czerwcu, z kulminacją w sierpniu – wrześniu. W strefie umiarkowanej nie występują gatunki zwierząt obligatoryjnie żywiące się owocami, jak to ma miejsce w strefie tropikalnej, gdzie owoce są dostępne przez cały rok. Czas dojrzewania owoców jest okresem, kiedy w diecie u wielu gatunków zwierząt zaczynają one odgrywać ważną rolę i stanowią istotne źródło pokarmu.

Owoce stanowią lekkostrawne i bogate źródło substancji odżywczych, głównie węglowodanów prostych (np. glukoza, fruktoza, sacharoza), które szybko wchłaniają się bezpośrednio z przewodu pokarmowego. Ponadto w mniejszych ilościach zawierają one tłuszcze, białka oraz sole mineralne (Johnson et al. 1985, Herrera 1987, Ehrlén, Eriksson 1993). Dość istotną cechą jest zawartość wtórnych metabolitów, trujących dla wielu kręgowców. Rośliny wykorzystują toksyny w celu ochrony przed zgryzaniem, szkodliwymi bezkręgowcami oraz patogenami (Ehrlén, Eriksson 1993, Cipollini, Levey 1997a, 1997b). W większości przypadków stężenie substancji trujących jest mniejsze w miększym niż w roślinie macierzystej i w trakcie dojrzewania owoców ilość toksyn maleje. Największe stężenie metabolitów wtórnych rejestruje się w nasionach (Ehrlén, Eriksson 1993). Owoce charakteryzują się zatem następującymi cechami: 1) substancje odżywcze w nich zawarte są rozcieńczone w soczystym miększym, 2) mogą zawierać substancje toksyczne oraz 3) są ubogim źródłem białka.

Poniższy artykuł stanowi studium porównawcze przystosowań i znaczenia ptaków oraz ssaków drapieżnych w endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion na podstawie przeglądu najważniejszej literatury przedmiotu. Celem tego opracowania jest próba porównania najważniejszych informacji o anatomii, fizjologii i zachowaniach tych grup zwierząt w powiązaniu z ich owocową dietą.

ZMYSŁY ZWIERZĄT A ICH OWOCOWA DIETA

Cały proces odżywiania zaczyna się od zlokalizowania źródła pokarmu za pomocą

wyspecjalizowanych narządów zmysłów (najczęściej wzroku lub węchu). Ptaki mają najlepiej rozwinięte oczy wśród kręgowców (Szarski 1978), a co za tym idzie także zmysł wzroku (Willson, Thompson 1982). Ich oczy w porównaniu z oczami ssaków są bardzo duże w stosunku do wielkości czaszki, a wzrok jest dla ptaków najważniejszym ze zmysłów. Skomplikowana budowa oka odzwierciedla jego możliwości, które wyróżniają tę gromadę kręgowców. Przede wszystkim są one zdolne dobrze rozróżniać kolory (Sillman 1973). Oczy ptaków zaopatrzone są w kropelki tłuszczu, spełniające rolę filtrów barwnych. Prawdopodobnie, ich zadaniem jest wzmocnienie kontrastowości odbieranych barw. Na przykład żółte kropelki wzmacniają obraz na niebieskim tle (np. nieba), natomiast czerwone kropelki tłuszczu wzmacniają kontrastowość na zielonym tle, np. liści (Sillman 1973).

Ptaki posiadają cztery rodzaje fopigmentów, odpowiadające za tetrachromatyczne widzenie barw, które obejmuje również zakres bliskiego ultrafioletu (320–400 nm, cały zakres widzenia barw u ptaków zawiera się w przedziale 320–700 nm). Receptory w oku człowieka rejestrują trzy długości fal, bez ultrafioletu, w zakresie 400–700 nm. Zdolność odbioru przez ptaki dodatkowego zakresu fal świetlnych może być wykorzystywana podczas zdobywania pokarmu, zważywszy, że wiele niebieskich i fioletowych gatunków owoców odbija promienie UV, szczególnie te z woskowym nalotem (Willson, Whelan 1989, Siitari et al. 1999).

Większość naszych krajowych roślin jądowych wytwarza owoce koloru czerwonego (około 45%) lub w ciemnej tonacji barw (czarne lub niebieskie – odpowiednio po około 20%). Owoce koloru czerwonego i czarnego są pospolite nie tylko w Europie (Herrera, Pellmyr 2002), lecz dominują we florze na całym świecie (Willson, Whelan 1990). Dla podniesienia kontrastu z otoczeniem występowanie wyrazistych barw owoców ma uzasadnienie szczególnie w czasie wegetacji (zielone tło liści) niż w okresie późniejszym, gdy liście opadają i rozpoczyna się jesienna migracja ptaków (Willson, Thompson 1982). Przewaga owoców czerwonych w naszej

florze oraz szczególne właściwości ptasiego oka w percepcji jaskrawych barw świadczą o doskonałym przystosowaniu roślin do rozsiewania ornitochorycznego oraz ptaków do wyszukiwania kolorowych owoców. Wykorzystania umiejętności rozróżniania barw w zdobywaniu pokarmu przez ptaki dowodzą doświadczenia, w których ptaki częściej wybierały owoce charakteryzujące się kontrastowym ubarwieniem (Morden-Moore, Willson 1982, Willson, Melampy 1983). Kontrastowe ubarwienie owoców może wynikać z ich nierównoczesnego dojrzewania (na krzewie obecne zarówno dojrzałe i niedojrzałe owoce) oraz obecności wielobarwnych elementów, np. szypułki ubarwionej odmiennie niż jagoda. W strefie umiarkowanej czerwona barwa owoców może być jednocześnie cechą „kamouflującą” przed niszczącymi je owadami (Willson, Thompson 1982, Willson, Whelan 1990), ponieważ z wyjątkiem niektórych motyli dziennych, owady nie widzą czerwieni (Willson 1983).

U ssaków szczególnie rozwinęły się zmysły węchu i smaku (Szarski 1978), natomiast większość z nich nie rozróżnia barw lub rozróżnia je znacznie słabiej niż ptaki (Willson, Melampy 1983). Wiąże się to przeważnie z nocnym trybem życia ssaków drapieżnych. Podczas poszukiwania pokarmu drapieżniki posługują się głównie węchem. Na podstawie różnic w rozwoju poszczególnych zmysłów (u ptaków – dominacja wzroku, u ssaków – węchu) zakładano, że owoce rozsiewane przez ssaki miałyby być słodkie, intensywnie pachnieć, posiadać stonowane kolory, większe rozmiary i spadać zaraz po dojrzewaniu z roślin macierzystych. Zatem posiadałyby cechy, na które zmysły ssaków są w stanie reagować. W przypadku ptaków owoce cechowałyby się przede wszystkim jaskrawością kolorów, niewielkimi rozmiarami – dopasowanymi do średnicy przełyku, bezwonnością oraz powinny utrzymywać się na krzewach przez dłuższy czas po dojrzewaniu. Założenia powyższe, określane mianem „fruit syndrome” nie zawsze dają się jednoznacznie potwierdzić (Herrera, Pellmyr 2002) i właściwie każdy gatunek owocu może być zjadany przez ssaki drapieżne lub ptaki, jeśli tylko jest dla nich dostępny (nisze

te pokrywają się). U owoców ze strefy tropikalnej i subtropikalnej stwierdzono jednak, że gatunki konsumowane głównie przez ssaki są najczęściej pomarańczowe, żółte lub brązowe. W strefie umiarkowanej nie potwierdzono wyraźnego podziału pod kątem barwy na owoce rozsiewane przez ptaki lub ssaki (Debussche, Isenmann 1989, Willson, Whelan 1990).

Głównie średnica owocu (cecha ilościowa) determinuje, przez jakie gatunki zwierząt może on być zjedzony. Większe gatunki ptaków (np. grzywacz *Columba palumbus*) są zdolne spożywać owoce o większej średnicy, co oczywiście zależy od światła przełyku (Wheelwright 1985). Nie można jednak wykluczyć przypadkowego zjadania nasion większych owoców przez małe gatunki ptaków (np. pokrzewki *Sylvidae*), żywiące się ich kawałkami (Debussche, Isenmann 1989). Ssaki natomiast zjadają duże owoce bez przeszkód (np. gruszy *Pyrus* sp.), rozdrabniając je zębami na kawałki możliwe do przełknięcia. Cechy jakościowe (barwa, zapach) w warunkach środkowej Europy nie mają decydującego znaczenia, przez którą grupę zwierząt (ptaki lub ssaki) owoce są zjadane. Jednak uznaje się, że kolorowe owoce szczególnie oddziałują na ptaki i ma to głębokie uzasadnienie w ich percepcji bodźców wzrokowych (Willson, Thompson 1982, Willson, Melampy 1983). Ssaki drapieżne z racji swych większych rozmiarów zjadają owoce charakteryzujące się większym przedziałem średnic niż ptaki. Należy przypuszczać, że zapach owoców jest ważną cechą „naprowadzającą” żerujące nocą ssaki. Herrera (1989) stwierdził, że owoce pozostające po dojrzewaniu na krzewach są z reguły bezwonne (cecha predestynująca do rozsiewania przez ptaki). Natomiast owoce spadające wkrótce po dojrzewaniu na ziemię wytwarzają zapach (przystosowanie do rozsiewania przez ssaki). Trzeba jednak zaznaczyć, że praktycznie u wszystkich gatunków roślin przynajmniej część dojrzałych owoców opada na ziemię, nawet gdy większość z nich jeszcze długo utrzymuje się na gałązkach. Ssaki drapieżne charakteryzują się lepiej rozwiniętym zmysłem powonienia niż człowiek, dlatego owoce uchodzące wedle ludzkiej opinii za

bezwonne, dla drapieżników mogą charakteryzować się wyraźnym i wyczuwalnym zapachem. Dowodem tego jest fakt, że w diecie ssaków drapieżnych stwierdza się różne rodzaje owoców. Nie można wykluczyć, że zapach owoców jest cechą wspomagającą rozprzestrzenianie zawartych w nich nasion przez dodatkowe wektory (ssaki drapieżne). Dywersyfikacja dróg rozsiewania nasion usprawnia proces rozprzestrzeniania roślin.

CECHY ANATOMICZNE A OWOCOWA DIETA U ZWIERZĄT

Ptaki, w których diecie stwierdzono znaczące ilości owoców, posiadają przeciętnie mniejsze żołądki, większe wątroby i krótsze jelita. Cechy te są interpretowane jako przystosowania zwiększające zdolność trawienia tego rodzaju pokarmu. Badania te dotyczyły gatunków głównie owocożernych, jak: *Bombycilla*, *Dicaeus*, *Euphonia*, *Phainopepla*, *Ducula*. Analizy dotyczące gatunków europejskich nie potwierdziły jednoznacznie takich tendencji. Relatywnie duża wątroba w stosunku do masy ciała występuje również u ptaków mających wysokobiałkową dietę (Herrera 1984). Liczne prace naukowe poświęcone tym zależnościom różnią się jednak pod względem wniosków, co generalnie wskazuje na brak dowodów na istnienie morfologicznych przystosowań do owocowej diety (Levey, Grajal 1991). W Europie poza okresem dojrzewania owoców ptaki żywią się także białkiem zwierzęcym (owadami i innymi bezkręgowcami). Można zatem przyjąć, że budowa organów wewnętrznych jest zoptymalizowana do odżywiania się dwojakim rodzajem pokarmu. Efekt końcowy jest wypadkową indywidualnych preferencji pokarmowych danego gatunku ptaka (Herrera 1984). Obecność większej wątroby u owocojadów jest jednak uzasadniona koniecznością neutralizacji substancji trujących zawartych w miększym. Substancje te z jelit przenikają do krwi płynącej żyłą wrotną bezpośrednio do wątroby. Stwierdzono zależność, że w miarę wzrostu znaczenia owoców w diecie ptaków, wzrasta także udział owoców

trujących, a ich toksyczne oddziaływanie jest neutralizowane m.in. przez efekt rozcieńczenia. Większe zdolności detoksykacyjne organizmu ptaka w porównaniu z organizmami ssaków owocożernych powodują, że są one bardzo odporne na działanie toksyn (Herrera, Pellmyr 2002). U roślin toksyny spełniają rolę obronną przed organizmami patogenicznymi (Cipollini, Levey 1997a, 1997b), mogą one także przyspieszać przechodzenie porcji pokarmu przez przewód pokarmowy ptaków. Zabezpiecza to nasiona przed nadmiernym uszkodzeniem, gdyż dla niektórych z nich zbyt długie przebywanie w układzie pokarmowym może zmniejszać zdolność kiełkowania (Murray et al. 1994). Niektórzy autorzy podają, że znaczącą rolę w rozsiewaniu diaspor zawartych w owocach toksycznych spełniają gryzonie (Ehrlén, Eriksson 1993).

U niektórych ptaków owocożernych wole jest skrajnie zredukowane lub może ogóle nie występować (Traveset 1998). Miękkie i soczyste owoce nie wymagają ich dalszego zmiekczenia, jak to ma miejsce w przypadku ziarniaków i suchych nasion, zatem wole nie musi być rozwinięte, gdyż jego rola jest tu mniej ważna (np. w porównaniu z klasycznym wolem u gołębi *Columbiformes*).

Do odżywiania się miękkim pokarmem owocowym nie jest także potrzebny duży i silny żołądek mięśniowy, jak u ziarnojadów, gdzie skurcze jego potężnych mięśni w połączeniu z gastrolitami działają jak żarna. Brak znaczących sił trących w żołądku umożliwia przejście przez przewód pokarmowy nasion, które nieuszkodzone mogą kiełkować po wydaleniu. Małe nasiona najczęściej wydalone są z kałem, natomiast duże są zwracane w odruchu wymiotnym (Murray et al. 1994). W przypadku gatunków ptaków, które przystosowane są do pokarmu trudno strawnego i włóknistego (np. kuraki; silny żołądek mięśniowy, połykanie gastrolitów) nasiona mają mniejsze szanse na uniknięcie uszkodzeń i późniejsze wykiełkowanie. Zatem najskuteczniejszymi rozsiewaczami nasion są zwierzęta nie posiadające szczególnych przystosowań do pobierania ciężkostrawnego pokarmu (Wróblówna 1949). Wykazano, że zaledwie

0,3% spożytych przez kuropatwy *Perdix perdix* nasion szarłatu szorstkiego *Amaranthus retroflexus* pozostaje po wydaleniu nieuszkodzonych i zdolnych do kiełkowania (Orłowski, Czarnecka 2009), ale nawet tak niewielkie ilości nasion zachowujących żywotność mogą mieć znaczenie w skutecznym rozprzestrzenianiu roślin.

Oprócz typowych owocojadów, krótszy przewód pokarmowy występuje również u gatunków, których pokarm stanowi głównie białko zwierzęce. Również tu można przyjąć, że długość jelit (tym samym szybkość przechodzenia treści pokarmowej przez trzewia) jest wypadkową pobierania pokarmu owocowego i białkowego (Herrera 1984). Lekkostrawność pokarmu złożonego z owoców nie wymaga rozbudowanego odcinka jelitowego. Jak wspomniano wcześniej, wchłanianie cukrów prostych jest szybkie i treść pokarmowa w trzewiach nie zalega długo. To samo dotyczy jelita ślepego, które największe rozmiary osiąga u gatunków żywiących się pokarmem bogatym w celulozę. Jelito ślepe jest zredukowane zarówno u „owocojadów” jak i u gatunków żywiących się białkiem zwierzęcym.

U drapieżników z rodziny łasicowatych, psowatych oraz niedźwiedziowatych w różnych regionach Europy notuje się różny udział owoców w diecie, latem dochodzący nawet do 70% (Boesi, Biancardi 2002), przy czym należy pamiętać, że im dalej na południe tym udział owoców w diecie jest większy (Goszczyński et al. 2000). W lasach środkowej Europy najbardziej owocożernymi gatunkami są kuna leśna oraz borsuk. Również w diecie lisa stwierdzono obecność owoców (Baltrūnaitė 2001, Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001). Występowanie niedźwiedzia brunatnego w Europie Środkowej jest ograniczone do stosunkowo niewielkiego obszaru, głównie za sprawą działalności człowieka. Jednak na terenach, gdzie gatunek ten występuje, prawdopodobnie jest ważnym wektorem rozprzestrzeniającym nasiona różnych gatunków roślin (Jakubiec 2001).

Zęby ssaków usprawniają pobieranie różnorodnego pokarmu. U drapieżników w budowie przedtrzonowców i trzonowców można

wyróżnić zewnętrzną część tnącą *pars secatoria* oraz część miażdżącą *pars masticatoria*. Część miażdżąca jest to swego rodzaju wypłaszczenie korony zęba umożliwiające zgniatanie odcinanych przez *pars secatoria* cząstek pokarmu. Pomiedzy poszczególnymi rodzinami można zauważyć dość dużą zmienność morfologiczną w budowie zębów (w zależności od udziału części roślinnych w diecie): od typowych dla drapieżników zębów kotowatych (nielicznych, głównie tnących), przez psowate i łasicowate (o widocznych płaszczynach *pars masticatoria*), po niedźwiedziowate o zębach szerokich i płaskich. W budowie zębów u kotowatych brak jest wyraźnej części miażdżącej (Szarski 1978), co idealnie łączy się z faktem śladowych wręcz ilości materiału pochodzenia roślinnego w ich pokarmie (Willson 1993, Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001). Różnice te pogłębiają się, jeśliby wziąć pod uwagę długość jelita ślepego. U psa osiąga ono do 30 cm, natomiast u kota występuje w postaci szczątkowej (Szarski 1978). U drapieżników górne i dolne powierzchnie zębów nie przylegają do siebie ściśle. W czasie gdy szczęki są zaciśnięte pomiędzy górnymi i dolnymi przedtrzonowcami oraz trzonowcami występuje szczelina. W związku z budową zębów ssaków drapieżnych oraz ograniczonymi możliwościami w ruchach żuchwy w płaszczynie poziomej (rozcierającej), większość spożytych z owocami nasion pozostaje nieuszkodzona (Herrera 1989). Wynikająca z konsystencji, łatwa obróbka soczystych i miękkich tkanek owoców nie wymusza szczególnych przystosowań morfologicznych w budowie zębów. Brak struktur w budowie morfologicznej i anatomicznej pomocnych w pobieraniu pokarmów bogatych w błonnik (jak u przeżuwaczy) sprawia, że ssaki drapieżne są skutecznymi rozsiewaczami nasion.

U obligatoryjnych roślinożerców (np. przeżuwaczy) zęby mają bardziej przylegające do siebie, płaskie powierzchnie umożliwiające rozcieranie pokarmu. Taki poziom wyspecjalizowania zmniejsza szanse na przejście nienaruszonych nasion przez przewód pokarmowy. Przeżuwacze rozsiewają głównie mniejsze

nasiona, które z racji swych rozmiarów są w stanie uniknąć trącej pracy zębów podczas przeżuwania. W odchodach żubra *Bison bonasus* z Puszczy Białowieskiej stwierdzono głównie drobne nasiona endozochoryczne takich gatunków jak: malina właściwa *Rubus idaeus* oraz w niewielkich ilościach malina kamionka *Rubus saxatilis*, borówka brusznica *Vaccinium vitis-idaea* i borówka czarna *V. myrtillus*. Wyjątkowo zdarzają się np. nasiona jabłoni *Malus domestica* (Jaroszewicz, Pirożnikow 2008, Jaroszewicz et al. 2008). Wynikiem różnic w budowie zębów/typie użębienia jest znacznie mniejszy odsetek nasion uszkodzonych w odchodach borsuków (sekodontyczny typ użębienia – zęby tnące) w porównaniu z nasionami z odchodów dzika *Sus scrofa* (bunodontyczny typ użębienia – zęby miażdżące) (Fedriani, Delibes 2009).

ZACHOWANIA ZWIERZĄT I ICH ZNACZENIE DLA ROZSIEWANIA ROŚLIN

W większości badanych przypadków nasiona po przejściu przez przewód pokarmowy ssaków drapieżnych i ptaków zachowują lub podnoszą swą zdolność kiełkowania (Holthuijzen et al. 1987, Bustamante et al. 1992, Murray et al. 1994, Traveset 1998, Bas et al. 2006, Fedriani, Delibes 2009). U ssaków drapieżnych niewielka ich część może być uszkodzona mechanicznie zębami (Herrera 1989). Wkład ssaków drapieżnych w rozprzestrzenianie roślin jagodowych jest potwierdzony znaczącym udziałem owoców w ich diecie w pewnych okresach roku (Baltrūnaitė 2001). W ich pokarmie stwierdzono obecność owoców wielu gatunków roślin, m.in.: borówki czarnej *Vaccinium myrtillus*, borówki bagiennej *V. uliginosum*, maliny właściwej *Rubus idaeus*, porzeczki *Ribes* spp., jemioli *Viscum album*, jałowca pospolitego *Juniperus communis*, głógu jednoszyjkowego *Crataegus monogyna*, róży *Rosa* sp., jarzębu pospolitego *Sorbus aucuparia*, jarzębu mącznego *S. aria*, czerechwy amerykańskiej *Prunus serotina* i czereśni ptasiej *P. avium* (Goszczyński et al. 2000, Martinoli et al. 2001, Boesi, Biancardi 2002, Padial et al. 2002, Schaumann, Heinken 2002,

P. Kurek – dane własne). Ssaki drapieżne zjadają również owoce gatunków roślin obcych dla danej flory, co zwiększa skuteczność ich inwazji w rodzimych zbiorowiskach (Gosper et al. 2005, Deckers et al. 2008). W diecie drapieżników można także spotkać nasiona gatunków, których owoce ze względu na swoją wielkość nie mogą być spożywane w całości przez ptaki. Dotyczy to śliwy ałczy *Prunus cerasifera*, śliwy domowej *P. domestica*, gruszy *Pyrus* sp. oraz jabłoni *Malus* sp. (P. Kurek – dane własne).

Dystans, na jaki są przenoszone nasiona, jest funkcją czasu ich przechodzenia przez przewód pokarmowy. Im dłużej porcja pokarmu jest trawiona, tym prawdopodobnie dalej od przyrodzonego źródła pokarmu zostaną wydalone resztki. Odległości, na jakie rozprzestrzeniane są nasiona, zależą od wielu czynników, np. od wielkości arealu występowania danego gatunku, osobnika lub stada (Murray et al. 1994, Fukui 1996). U ptaków wróblowatych duże nasiona opuszczają przewód pokarmowy szybciej (są zwykle zwracane) niż nasiona małe, które zalegają dłużej przechodząc przez całą długość przewodu pokarmowego i dlatego mogą być przenoszone na większe dystanse (Levey, Grajal 1991).

Połknięte przez ptaki owoce są szybko trawione, a zawarte w nich nasiona wydalone. W przypadku kosa *Turdus merula* wykazano, że większość nasion zawartych w pokarmie opuszcza przewód pokarmowy w ciągu kilku godzin po posiłku (pierwsze nasiona mogą być wydalone już po kilkunastu minutach). Mimo to ostatnie i nieliczne już nasiona pozostają w przewodzie pokarmowym jeszcze dość długo (Barnea et al. 1992). Zwiększa to szanse wyniesienia przynajmniej pojedynczych diaspor poza zasięg osobników rodzicielskich. W przypadku ptaków defekacja następuje później niż zwracanie nasion, lecz nie jest to regułą (Murray et al. 1994, Traveset 1998). Borsuki defekują 2–3 razy w ciągu nocy (Kruuk 1978). U lisów natomiast pokarm przechodzi przez przewód pokarmowy w ciągu 5–10 godzin (Debussche, Isenmann 1989). U kún czas ten jest krótszy (Schaumann, Heinken 2002). Ssaki drapieżne ze względu na rozmiary ciała, przenoszą w odchodach znacznie większe ilości

nasion niż ptaki, dlatego nasiona przeniesione w ich odchodach kiełkują w postaci charakterystycznych skupień mogących się składać nawet z kilkudziesięciu siewek (Ryc. 1, 2).

Nasiona przenoszone przez ptaki przemieszczające się w trakcie żerowania często są wydalane w miejscach kolejnego posiłku. W ten sposób pod krzewami/drzewami owocowymi koncentrują się różne rośliny endozoochoryczne, których nasiona zostały przyniesione z kałem żerujących ptaków (Kurek, Piechnik 2009). Pomijając osobniki wędrujące, odległości endozoochorycznego rozsiewania nasion przez ptaki zwykle nie są duże. Wynika to z krótkiego czasu trawienia, częstego zwracania nasion i niechętnego przemieszczania się bezpośrednio po posiłku (Levey, Grajal 1991, Schaumann, Heinken 2002). Dotyczy to gatunków, których podstawą diety są owoce. Ptaki, które traktują owoce jedynie jako uzupełnienie diety, odwiedzając krzewy zjadają ich niewiele. Nie obciążone obfitym posiłkiem przemieszczają się i mogą kontynuować żerowanie. Na tej podstawie przypuszcza się, że fakultatywne owocojady są lepszymi wektorami w rozprzestrzenianiu nasion niż gatunki, których podstawą diety są owoce (Pratt, Stiles 1983).

Poza osobnikami migrującymi, ptaki najczęściej rozsiewają nasiona na dystansie do



Ryc. 1. Siewki czereśni ptasiej *Prunus avium* wyrastające z latryny borsuka (fot. P. Kurek).

Fig. 1. *Prunus avium* seedlings germinated in badger's latrine (phot. P. Kurek).



Ryc. 2. Charakterystyczne skupienie siewek czerechy amerykańskiej *Prunus serotina* w pobliżu pieńka, wywyższonego miejsca, gdzie drapieżniki chętnie pozostawiają swoje odchody (fot. P. Kurek).

Fig. 2. Characteristic cluster of *Prunus serotina* seedlings, near the tree stump, a place above ground level often marked by carnivores with scats (phot. P. Kurek).

60–80 m (Murray et al. 1994, Bas et al. 2006). Zaobserwowano, że w czasie zimy niektóre paszkioty *Turdus viscivorus*, prawdopodobnie w wyniku zaostrej konkurencji o ograniczone zasoby owoców, bronią źródła pokarmu przed innymi ptakami, np. jemioluszkami *Bombicilla garrulus* (Walaś 2000). Przypuszczalnie takie zachowania nie sprzyjają rozsiewaniu nasion na duże odległości. Stwierdzono jednak, że zimujące populacje ptaków mogą spełniać kluczową rolę w rozsiewaniu nasion, jak w przypadku np. drozda obrożnego *Turdus torquatus* i endemicznego *Juniperus cedrus* na Wyspach Kanaryjskich (Rumeu et al. 2009).

W przeciwieństwie do ptaków, ssaki drapieżne najczęściej pozostawiają swoje odchody (mające znaczenie sygnalizacyjne) w miejscach nieprzypadkowych, demonstracyjnie składając je na wyniosłościach terenu, kamieniach, pniakach, leżących kłodach, padlinie, itp. (Goszczyński 1995) – zdarza się, że wielokrotnie w tym samym miejscu (Sumiński et al. 1993). Szczególnie w lesie odchody często możemy znaleźć na drogach, którymi drapieżniki bardzo chętnie się przemieszczają i rozprzestrzeniają nasiona nieraz na duże odległości. Borsuki gromadząc

zapasy tłuszczu na zimę wykazują zwiększoną aktywność i mogą wówczas przemierzać średnio nawet 6 km na dobę (Goszczyński et al. 2005). W okresie od sierpnia do września pokonują one największe dystanse w poszukiwaniu pokarmu. Czas ten zbiega się z dojrzewaniem większości owoców i w pokarmie borsuków zaznacza się wówczas zwiększony ich udział (Goszczyński et al. 2005). Dobowy dystans u lisów może wynosić nawet 8–10 km (Goszczyński 1995), u kun od 0,4 do 12,7 km (Zalewski et al. 2004). Długość pokonywanego dystansu zależy m.in. od płci, pory roku oraz zasobności siedliska w pokarm.

Migrujące zwierzęta (w tym ssaki) są przykładem czynników warunkujących rozprzestrzenianie nasion na duże odległości (Nathan et al. 2008). Rozprzestrzenianie nasion na dalekie dystanse warunkowało zapewne szybkie zajmowanie przez rośliny nowych obszarów, np. po ustępującym lodowcu. Ptaki przenoszą nasiona na duże odległości szczególnie podczas okresu intensywnych migracji sezonowych (Proctor 1968, Rumeu et al. 2009). Dalekie wędrówki odbywają także ssaki drapieżne. Dotyczy to dyspersji młodych oraz wędrówek osobników dorosłych. Dowodzą tego badania oraz obserwacje (np. wilków, rysi, niedźwiedzi, a także mniejszych drapieżników), poczynione na terenach znacznie oddalonych od obszarów stałego ich występowania.

Użytkowanie zasobów pokarmu przez owojadę wykazuje duże zróżnicowanie czasowe i przestrzenne. W zależności od lokalizacji (pod okapem drzewostanu czy na jego obrzeżach lub w lukach) (Thompson, Willson 1978, Willson, Melampy 1983), okresu w roku (czasu migracji, koczowania, intensywnego żerowania), warunków pogodowych (ostre lub łagodne zimy) (Kwit et al. 2004), gatunku i zwyczajów zwierzęcia (Fedriani, Delibes 2009) itp., poszczególne rośliny mogą być odwiedzane z różną częstotliwością. Na podstawie prezentowanej literatury można stwierdzić, że różnice w rozprzestrzenianiu nasion przez ptaki i ssaki drapieżne przejawiają się zarówno w czynnikach jakościowych jak i ilościowych, tj.: w odległościach, na jakie

przenoszone są nasiona, ilości nasion w przeliczeniu na jedną porcję odchodów, miejscach (środowiskach), do których odchody trafiają, różnym wpływie na zdolność kiełkowania oraz w składzie gatunkowym rozsiewanych nasion.

LITERATURA

- BALTRŪNAITĖ L. 2001. Feeding habits, food niche overlap of red fox *Vulpes vulpes* and pine marten *Martes martes* in hilly moraine highland, Lithuania. *Ekologija* 2: 27–32.
- BARNEA A., YOM-TOV Y., FRIEDMAN J. 1992. Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Oecologica* 13(2): 209–219.
- BAS J. M., PONS P., GÓMEZ C. 2006. Exclusive frugivory and seed dispersal of *Rhamnus alaternus* in the bird breeding season. *Plant Ecology* 183: 77–89.
- BOESI R., BIANCARDI C. M. 2002. Diet of the Eurasian badger *Meles meles* in the Natural Reserve of Lago di Piano, northern Italy. *Mammalian Biology* 67: 120–125.
- BUSTAMANTE R. O., SIMONETTI J. A., MELLA J. E. 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. *Acta Oecologica* 13(2): 203–208.
- CIPOLLINI M. L., LEVEY D. J. 1997a. Why are some fruits toxic? Glycoalkaloids in *Solanum* and fruit choice by vertebrates. *Ecology* 78(3): 782–798.
- CIPOLLINI M. L., LEVEY D. J. 1997b. Antifungal activity of *Solanum* fruit glycoalkaloids: implications for frugivory and seed dispersal. *Ecology* 78(3): 799–809.
- DEBUSSCHE M., ISENMANN P. 1989. Fleishy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56(3): 327–338.
- DECKERS B., VERHEYEN K., VANHELLEMONT M., MAD-DENS E., MUYS B., HERMY M. 2008. Impact of avian frugivores on dispersal and recruitment of the invasive *Prunus serotina* in an agricultural landscape. *Biological Invasions* 10: 717–727.
- EHRLÉN J., ERIKSSON O. 1993. Toxicity in fleshy fruits – a non-adaptive trait? *Oikos* 66(1): 107–113.
- FEDRIANI J. M., DELIBES M. 2009. Seed dispersal in the Iberian pear, *Pyrus bourgaeana*: a role for infrequent mutualists. *Ecoscience* 16(3): 311–321.
- FUKUI A. 1996. Retention time of seeds in bird guts: costs and benefits for fruiting plants and frugivorous birds. *Pl. Spec. Biol.* 11: 141–147.
- GOSPER C. R., STANSBURY C. D., VIVIAN-SMITH G. 2005. Seed dispersal of fleshy-fruited invasive plants by birds: contributing factors and management options. *Diversity and Distribution* 11: 549–558.
- GOSZCZYŃSKI J. 1995. Lis. Monografia przyrodniczo-łowiecka. Oikos, Warszawa.

- GOSZCZYŃSKI J., JĘDRZEJEWSKA B., JĘDRZEJEWSKI W. 2000. Diet composition of badgers *Meles meles* in a pristine forest and rural habitats of Poland compared to other European populations. *Journal of Zoology* **250**: 495–505.
- GOSZCZYŃSKI J., JUSZKO S., PACIA A., SKOCZYŃSKA J. 2005. Activity of badgers *Meles meles* in Central Poland. *Mammalian Biology* **70**(1): 1–11.
- HERRERA C. M. 1984. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* **65**(2): 609–617.
- HERRERA C. M. 1987. Vertebrate – dispersed plants of the Iberian peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* **57**(4): 305–331.
- HERRERA C. M. 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* **55**(2): 250–262.
- HERRERA C. M., PELLMYR O. (eds.) 2002. Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Blackwell, Oxford.
- HOLTHUIJZEN A. M. A., SHARIK T. L., FRASER J. D. 1987. Dispersal of eastern red cedar *Juniperus virginiana* into pastures: an overview. *Canad. J. Bot.* **65**(6): 1092–1095.
- JAKUBIEC Z. 2001. Niedźwiedź brunatny *Ursus arctos* w polskiej części Karpat. *Studia Naturae* **47**: 1–108.
- JAROSZEWICZ B., PIROŹNIKOW E. 2008. Diversity of plant species eaten and dispersed by the European bison *Bison bonasus* in Białowieża Forest. *European Bison Conservation Newsletter* **1**: 14–29.
- JAROSZEWICZ B., PIROŹNIKOW E., SAGEHORN R. 2008. The European bison as seed dispersers: the effect on the species composition of a disturbed pine forest community. *Canad. J. Bot.* **86**(5): 475–484.
- JĘDRZEJEWSKA B., JĘDRZEJEWSKI W. 2001. Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy Białowieskiej. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- JOHNSON R. A., WILLSON M. F., THOMPSON J. N. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology* **66**(3): 819–827.
- KOIKE S., MORIMOTO H., GOTO Y., KAZAKAI C., YAMAZAKI K. 2008. Frugivory of carnivores and seed dispersal of fleshy fruits in cool-temperate deciduous forests. *Journal of Forestry Research* **13**: 215–222.
- KRUUK H. 1978. Foraging and spatial organisation of the European badger *Meles meles*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **4**: 75–89.
- KUREK P., PIECHNIK Ł. 2009. Przypadki rozsiewania mahonii *Mahonia aquifolium* × *M. repens* przez ptaki w zbiorowiskach leśnych. *Rocznik Polskiego Towarzystwa Dendrologicznego* **57**: 103–106.
- KWIT C., LEVEY D. J., GREENBERG C. H., PEARSON S. F., MCCARTY J. P., SARGENT S. 2004. Cold temperature increases winter fruit removal rate of a bird-dispersed shrub. *Oecologia* **139**: 30–34.
- LEVEY D. J., GRAJAL A. 1991. Evolutionary implications of fruit-processing limitations in cedar waxwings. *Amer. Naturalist* **138**: 171–189.
- MARTINOLI A., PREATONI D. G., CHIARENZI B., WAUTERS L. A., TOSI G. 2001. Diet of stoats *Mustela erminea* in an Alpine habitat: the importance of fruit consumption in summer. *Acta Oecologica* **22**: 45–53.
- MORDEN-MOORE A. L., WILLSON M. F. 1982. On the ecological significance of fruit color in *Prunus serotina* and *Rubus occidentalis*: field experiments. *Canad. J. Bot.* **60**(8): 1554–1560.
- MURRAY K. G., RUSSELL S., PICONE C. M., WINNETT-MURRAY K., SHERWOOD W., KUHLMANN M. L. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* **75**(4): 989–994.
- 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.
- ORŁOWSKI G., CZARNECKA J. 2009. Granivory of birds and seed dispersal: viable seeds of *Amaranthus retroflexus* recovered from droppings of the grey partridge *Perdix perdix*. *Polish Journal of Ecology* **57**(1): 191–196.
- PADIAL J. M., ÁVILA E., SÁNCHEZ-GIL J. M. 2002. Feeding habits and overlap among red fox *Vulpes vulpes* and stone marten *Martes foina* in two Mediterranean mountain habitats. *Mammalian Biology* **67**: 137–146.
- PRATT T. K., STILES E. W. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *Amer. Naturalist* **122**: 797–805.
- PROCTOR V. W. 1968. Long-distance dispersal of seeds by retention in digestive tract of birds. *Science* **160**: 321–322.
- RUMEU B., PADILLA D. P., NOGALES M. 2009. The key role of a Ring Ouzel *Turdus torquatus* wintering population in seed dispersal of the endangered endemic *Juniperus cedrus* in an insular environment. *Acta Ornithologica* **44**: 199–204.
- SCHAUMANN F., HEINKEN T. 2002. Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, *M. martes*) in two woodland habitats. *Flora* **197**: 370–378.
- SIITARI H., HONKAVAARA J., VIITALA J. 1999. Ultraviolet reflection of berries attracts foraging birds. A laboratory study with redwings *Turdus iliacus* and bilberries *Vaccinium myrtillus*. *Proceedings of the Royal Society of London B* **266**: 2125–2129.
- SILLMAN A. J. 1973. Avian vision. [W]: D. S. FARNER, J. R. KING (red.), Avian biology. Vol. III. Academic Press, New York and London, s. 349–387.

- SUMIŃSKI P., GOSZCZYŃSKI J., ROMANOWSKI J. 1993. Ssaki drapieżne Europy. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- SZARSKI H. (red.) 1978. Anatomia porównawcza kręgowców. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- THOMPSON J. N., WILLSON M. F. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. *Science* **200**: 1161–1163.
- TRABA J., SAGRARIO A., HERRANZ J., CLAMAGIRAND M. C. 2006. Red fox *Vulpes vulpes* favour seed dispersal, germination and seedling survival of Mediterranean Hackberry *Celtis australis*. *Acta Oecologica* **30**: 39–45.
- TRAVERSE A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**(2): 151–190.
- VARELA O., BUCHER E. H. 2006. Passage time, viability, and germination of seeds ingested by foxes. *Journal of Arid Environments* **67**: 566–578.
- WALASZ K. (red.) 2000. Atlas ptaków zimujących Małopolski. Małopolskie Towarzystwo Ornitologiczne, Kraków.
- WHEELWRIGHT N. T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* **66**(3): 808–818.
- WILLSON M. F. 1983. Plant reproductive ecology. John Wiley & Sons, New York.
- WILLSON M. F. 1993. Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos* **67**(1): 159–176.
- WILLSON M. F., MELAMPY M. N. 1983. The effect of bi-colored fruit displays on fruit removal by avian frugivores. *Oikos* **41**(1): 27–31.
- WILLSON M. F., THOMPSON J. N. 1982. Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when they are "green". *Canad. J. Bot.* **60**(5): 701–713.
- WILLSON M. F., WHELAN C. J. 1989. Ultraviolet reflectance of fruits of vertebrate-dispersed plants. *Oikos* **55**: 341–348.
- WILLSON M. F., WHELAN C. J. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *Amer. Naturalist* **136**(6): 790–809.
- WRÓBLÓWNA W. 1949. Obserwacje nad rozmnażaniem wegetatywnym, kielkowaniem i zoochorią maliny właściwej *Rubus idaeus*. *Acta Soc. Bot. Poloniae* **20**(1): 201–222.
- ZALEWSKI A., JĘDRZEJEWSKI W., JĘDRZEJEWSKA B. 2004. Mobility and home range use by pine martens *Martes martes* in a Polish primeval forest. *Ecoscience* **11**(1): 113–122.