

Instytut Botaniki im. Władysława Szafera

Polska Akademia Nauk

Międzynarodowe Studium Doktoranckie Nauk Przyrodniczych

Polskiej Akademii Nauk w Krakowie

000325831

INSTYTUT BOTANIKI im. Wł. Szafera
POLSKIEJ AKADEMII NAUK
31-512 Kraków, ul. Lubicz 46
centr. tel. 12-424-17-00, fax 12-421-97-90
NIP: 675 000 18 11.



MIĘDZYNARODOWE
STUDIUM DOKTORANCKIE
NAUK PRZYRODNICZYCH
Polskiej Akademii Nauk
w Krakowie

Przemysław Kurek

Depozycja nasion a rozmieszczenie endozoochorycznych drzew i krzewów rozprzestrzenianych przez ssaki drapieżne

Rozprawa doktorska

wykonana w Zakładzie Ekologii

Instytutu Botaniki im. W. Szafera Polskiej Akademii Nauk

pod kierunkiem

prof. dr hab. Jana Holeksy

Kraków 2012



104077

08.11.2012

Serdeczne podziękowania składam:

*Mojemu Mistrzowi i Promotorowi
Profesorowi Janowi Holeksie za nieustające wsparcie, cierpliwość,
dobrą radę, opiekę naukową, ...*

*Dyrektorowi Kampinoskiego PN
Panu Jerzemu Misiakowi za udostępnienie terenu
oraz serdeczną pomoc podczas mojego pobytu w Puszczy,
a także pracownikom KPŃ, szczególnie Annie Otrębie,
Pawłowi Kamoli oraz Jackowi Kozłowskiemu*

*Pani Profesor Barbarze Godzik za okazaną życzliwość, pomoc i dobrą radę
oraz pracownikom Zakładu Ekologii, w szczególności Pawłowi Kapuście,
Magdalenie Żywiec i Pani Grażynie Szarek-Lukaszewskiej*

*Przyjaciołom za żywe zainteresowanie moją pracą,
przede wszystkim Łukaszowi Piechnikowi za przygotowanie ryciny na stronę tytułową*

Pracę tę poświęcam moim Rodzicom

SPIS TREŚCI

1. WSTĘP	6
2. TEREN BADAŃ	17
3. METODY	21
3.1. Ilość i skład gatunkowy nasion wydalanych przez ssaki drapieżne	21
3.1.1. Transekty	21
3.1.2. Zbiór odchodów i analiza laboratoryjna ich zawartości	22
3.1.3. Skupienia siewek	23
3.2. Penetracja terenu i depozycja nasion przez ssaki drapieżne na tle przestrzennego zróżnicowania warunków siedliskowych	25
3.3. Wpływ użytkowanych norowisk lisów i borsuków na roślinność w ich otoczeniu	27
3.3.1. Wyszukiwanie norowisk	27
3.3.2. Porównanie występowania gatunków roślin na norowiskach ssaków drapieżnych i w ich sąsiedztwie	27
3.3.3. Porównanie warunków glebowych na norowiskach i w ich sąsiedztwie	30
4. WYNIKI	32
4.1. Ilość i skład gatunkowy nasion wydalanych przez ssaki drapieżne	32
4.1.1. Zebrany materiał badawczy	32
4.1.2. Rozprzestrzenianie nasion na tle zróżnicowania warunków siedliskowych	33
4.1.3. Zawartość nasion w odchodach	44
4.1.4. Frekwencja nasion stwierdzonych w odchodach drapieżników	46
4.1.5. Ilość nasion poszczególnych gatunków roślin stwierdzonych w	48

odchodach ssaków drapieżnych	
4.1.6. Podobieństwo składu gatunkowego rozprzestrzenianych nasion pomiędzy ssakami drapieżnymi	54
4.1.7. Wielkość owoców a żerowanie ssaków drapieżnych	55
4.1.8. Frekwencja i udział masowy nasion a ich liczebność w odchodach	55
4.1.9. Zmienność sezonowa obecności i ilości nasion w odchodach ssaków drapieżnych	57
4.1.10. Sezonowa dynamika rozsiewania nasion wybranych gatunków roślin	61
4.1.11. Mechaniczne uszkodzenie nasion przez drapieżniki	62
4.1.12. Skupienia siewek jako efekt rozsiewania nasion przez drapieżniki	63
4.2. Warunki glebowe i roślinność na norowiskach lisów i borsuków oraz w ich otoczeniu	64
4.2.1. Ogólna charakterystyka środowiska norowisk borsuków i lisów – efekt wybiórczości siedliskowej	64
4.2.2. Właściwości gleb na norowiskach i w ich sąsiedztwie	66
4.2.3. Warstwa runa leśnego na norowiskach i na powierzchniach porównawczych	69
4.2.4. Zróżnicowanie roślinności runa leśnego a zmienność warunków glebowych na norowiskach i na powierzchniach porównawczych	74
4.2.5. Występowanie krzewów i drzew endozoochorycznych przy norowiskach oraz w ich sąsiedztwie	75
4.3. Przynależność gatunkowa nasion rozprzestrzenianych w odchodach ssaków (lisa i borsuka) a skład gatunkowy krzewów endozoochorycznych przy norowiskach	79
4.3.1. Frekwencja występowania nasion w odchodach i roślin endozoochorycznych przy norach	79

5. DYSKUSJA	83
5.1. Ssaki drapieżne, a endozoochoryczne rozprzestrzenianie nasion	83
5.2. Penetracja środowisk przez drapieżniki a depozycja nasion – zmienność sezonowa	93
5.3. Penetracja środowisk przez drapieżniki a depozycja nasion – zmienność przestrzenna	97
5.4. Roślinność na norowiskach jako efekt rozsiewania nasion oraz zmian w środowisku glebowym	101
5.5. Efektywność ssaków drapieżnych w endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion	111
5.6. Rola ssaków drapieżnych w endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion	113
6. WNIOSKI	116
7. LITERATURA	118
ZAŁĄCZNIK:	
MAPY	129
TABELE	137
ZDJĘCIA	145

1. WSTĘP

Brak możliwości czynnego przemieszczania się dojrzałych okazów roślin pociąga za poważne ograniczenia w ich rozprzestrzenianiu. Istota procesu rozprzestrzeniania nasion jest związana z koniecznością „wydostania się” z bliskiego otoczenia okazu rodzicielskiego, co daje szansę osiedlenia się w optymalnych warunkach do dalszego wzrostu, nie zakłócanego przez nierówną konkurencję z dojrzałym osobnikiem rodzicielskim, z dala od specyficznych patogenów i innych organizmów zagrażających kondycji nasion i młodych roślin (Willson 1983, Schaefer, Ruxton 2011). Istotę zagadnienia prezentuje hipoteza Janzen’a-Conell’a sugerująca dwa równoległe, lecz przeciwstawne mechanizmy: wzrost śmiertelności nasion i siewek wraz ze wzrostem ich zagęszczenia oraz wzrost przeżywalności nasion i siewek wraz z powiększaniem się dystansu od osobnika rodzicielskiego (Schaefer, Ruxton 2011). Wobec konieczności rozprzestrzeniania potomstwa, u roślin pojawił się szereg różnych przystosowań umożliwiających im wykorzystanie zwierząt do rozsiewania nasion. Jednym z takich przystosowań jest wytwarzanie jadalnych struktur i powłok (osnówek, owocni) o różnorodnej formie, barwie i zapachu, których celem jest zwabianie potencjalnych rozsiewaczy. Dzięki temu nasiona „przemyczone” w mięszu dostają się do przewodu pokarmowego zwierzęcia, gdzie mogą być przenoszone na różne odległości od osobnika macierzystego. Zależności pomiędzy zwierzętami i rozsiewanymi przez nie roślinami mają cechy mutualizmu, ponieważ obie strony interakcji osiągają pewne korzyści (Herrera, Pellmyr 2002). W zamian za produkowany pokarm, którym są owoce, rośliny „otrzymują” usługę transportu nasion w przewodzie pokarmowym zwierząt.

Zarówno w grupie roślin endozochorycznych jak i zwierząt zjadających owoce można zauważyć pewne adaptacje umożliwiające „komunikację” pomiędzy tymi dwoma grupami organizmów. Ze strony roślin, do najważniejszych adaptacji można zaliczyć okres owocowania zbieżny z okresem jesiennych wędrówek ptaków. W północnych szerokościach geograficznych Europy owoce dojrzewają w okresie letnio-jesiennym, natomiast dalej na południe w rejonie śródziemnomorskim dopiero w okresie jesień-zima. Kolejnym przystosowaniem jest barwa i zapach umożliwiające pelengację owoców przez zwierzęta. W przypadku rozróżniających kolory ptaków adaptacje roślin dotyczą głównie barwy, która u ssaków ma mniejsze znaczenie, ponieważ słabiej rozróżniają one kolory. Ważny jest również skład chemiczny mięszu, będącego źródłem energetycznego posiłku bogatego w cukry i wodę. Ze strony zwierząt do najważniejszych adaptacji należą

adaptacje anatomiczne i morfologiczne wyrażające się większą wątrową, krótszymi jelitami lub odmienną budową zębów. Istotne są również przystosowania fizjologiczne umożliwiające radzenie sobie z niewielką ilością substancji odżywczych zawartych w owocach oraz obecnością wtórnych metabolitów, będących niejednokrotnie substancjami toksycznymi dla nie przystosowanych zwierząt (Herrera, Pellmyr 2002).

W warunkach środkowej Europy nie spotyka się obligatoryjnych owocojadów, tak jak to ma miejsce w strefie tropikalnej. Zarówno ptaki jak i ssaki żywią się owocami jedynie okresowo, w czasie ich letnio-jesiennej obfitości. Interesującym i wciąż słabo rozpoznany zjawiskiem jest endozoochoryczne rozprzestrzenianie nasion przez ssaki drapieżne. Większość gatunków drapieżników jest oportunistami wykorzystującymi różne źródła pokarmu, w zależności od jego dostępności. W warunkach klimatu umiarkowanego środkowej Europy i periodycznie zmieniającej się dostępności pokarmu (np. owoców, bezkręgowców, kręgowców zmiennocieplnych hibernujących w okresie zimy) strategia oportunistyczna wydaje się być najlepszym sposobem zdobywania pożywienia. Umożliwia ona korzystanie z zasobów najobficiej występujących w danym okresie. Wśród 13 lądowych, rodzimych gatunków drapieżników występujących w Polsce do najpospolitszych należą kuny z rodzaju *Martes*, lis *Vulpes vulpes* oraz borsuk *Meles meles*, które korzystają z różnych źródeł pokarmu, co generalnie pozwala określić je mianem oportunistów (Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001). Wszystkie te gatunki charakteryzują się wykorzystaniem bardzo różnorodnego pokarmu, którego skład zmienia się w zależności od pory roku, dostępności oraz regionu (Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001).

Ekolodzy zwykle traktowali tę grupę zwierząt jako ważny czynnik regulacji i ograniczania liczebności swych ofiar (Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001). Naukowa fascynacja zależnościami między drapieżnikami i ich ofiarami uwidacznia się w licznych artykułach dotyczących diety różnych gatunków (Goszczyński 1974, 1976, 1986, Lanszki 2003, 2004, 2005, Połuszyński et al. 2007). Autorzy doskonałej większości tych prac koncentrowali się na udziale zwierzęcych ofiar w diecie drapieżników. Badania, które ujmowały zróżnicowanie pokarmu z wyszczególnieniem frakcji roślinnej (np. nasion i innego materiału roślinnego) należą do rzadkości, a samo zjawisko nie jest dyskutowane w kontekście rozprzestrzeniania diaspor, lecz reakcji na zmiany zasobów pożywienia. Wiadomo jednak, że owoce stanowią ważne źródło pokarmu, dlatego wydaje się być uzasadnionym badanie roli ssaków drapieżnych w kontekście zależności roślina-zwierzę. Interdyscyplinarne podejście do funkcjonowania tych zwierząt w środowisku pozwala

zwrócić uwagę na ich kolejną ważną funkcję – są one istotnymi wektorami w endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion.

W ostatnich latach coraz więcej uwagi poświęca się zjawisku zoochorii w ogóle (Schupp et al. 2010), jak i roli ssaków drapieżnych w endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion (Fedriani, Delibes 2009a, 2009b, Guitián, Munilla 2010). Endozoochoria zwykle kojarzona jest z ptakami, które faktycznie spełniają w tym zjawisku ważną rolę. Jednak różnice wynikające z budowy anatomicznej, morfologicznej oraz behawioru ptaków i ssaków sprawiają, że efekty jakościowy i ilościowy rozsiewania nasion przez obie grupy zwierząt są odmienne (Kurek 2011a). Ogólne informacje świadczące o spożywaniu owoców przez ssaki drapieżne można znaleźć w licznych pracach omawiających dietę poszczególnych gatunków (Rzebik-Kowalska 1972, Goszczyński 1976, Goszczyński 1986, Goszczyński et al. 2000, Sidorovich et al. 2000, Schaumann, Heinken 2002, Posłuszny et al. 2007). Jednak autorzy prac dotyczących składu pokarmu drapieżników z terenu Europy Środkowej, koncentrując się głównie na układzie drapieżca-ofiara, co najwyżej wydzielają zbiorczą kategorię typu: „materiał roślinny” albo „owoce”, lub podają obie te frakcje nie wyszczególniając ich składu gatunkowego (Goszczyński 1974, Borkowski 1994, Baltrūnaitė 2002, Lanszki 2005, Sidorovich et al. 2006). W wyniku takiego podejścia wiele istotnych informacji dotyczących samej diety zwierząt drapieżnych, jak również ich znaczenia w kontekście interakcji roślina-zwierzę zostaje pominiętych. Często pomijanie owocowej frakcji diety ssaków drapieżnych oraz fakt nielicznych prac nakierowanych na to zagadnienie z regionu Europy Środkowej sprawiają, że nie tylko podstawowa wiedza o zawartości owoców w diecie ssaków drapieżnych jest fragmentaryczna, ale także znaczenie tych zwierząt dla populacji roślin jest bardzo słabo rozpoznane.

Główną przesłanką świadcząca o sporym znaczeniu ssaków drapieżnych dla rozprzestrzeniania roślin jest fakt, że u wielu gatunków tych zwierząt owoce stanowią ważne źródło pokarmu i w szczycie okresu owocowania można je stwierdzić nawet w 80% odchodów (Herrera 1989, Posłuszny et al. 2007), a często zdarza się, że odchody całkowicie składają się z resztek owoców (P. Kurek – dane niepublikowane). Podstawą diety ssaków drapieżnych są żywe ofiary, jednak spożywanie owoców może mieć związek z preferencjami pokarmowymi, sezonową dostępnością łatwego do zdobycia pokarmu lub z utrudnionym dostępem do innych źródeł pokarmu (Serafini, Lovari 1993). Ponadto owoce stanowią bogate źródło soli mineralnych, witamin i węglowodanów (Wnękowa

1976). Konsumpcja owoców przez ssaki drapieżne nie jest wynikiem przypadku, gdyż drapieżniki wykazują zachowania wskazujące na celowe poszukiwanie tego typu pokarmu. Może się to wyrażać, np. w częstszym odwiedzaniu drzew, które produkują większe ilości owoców w danym roku (Gutián, Munilla 2010).

Okazuje się, że spożywanie owoców i w konsekwencji rozsiewanie nasion przez ssaki drapieżne jest zjawiskiem rozpowszechnionym, jak same drapieżniki, od strefy tropikalnej (Willson 1983), poprzez śródziemnomorską (Herrera 1989), umiarkowaną (Willson 1993, Kurek 2011a), aż po obszary arktyczne (Graae et al. 2004). Rozprzestrzenianie nasion przez ssaki drapieżne nie ogranicza się tylko do środowisk leśnych, polno-leśnych lub zaroślowych, jak to ma miejsce w Europie, ale ma także miejsce w strefie stepu i półpustyń, gdzie gatunki te przyczyniają się do endozoochorycznego rozsiewania nasion zawartych w owocach suchych (Murdoch et al. 2009).

Pod względem bogactwa gatunkowego rozsiewanych roślin oraz odsetka odchodów zawierających nasiona do najbardziej owocożernych, pospolitych gatunków ssaków drapieżnych należą przede wszystkim kuny *Martes* sp. W środkowej Europie w ich pokarmie stwierdzono nasiona/owoce największej liczby gatunków roślin, zarówno rodzimych jak i obcych (Goszczyński 1976, Goszczyński 1986, Jędrzejewski et al. 1993, Apáthy 1998, Sidorovich et al. 2000, Baltrūnaitė 2001, Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001, Schaumann, Heinken 2002, Lanszki 2003, Posłuszny et al. 2007). Pod tym względem kunom nie ustępuje tylko niedźwiedź brunatny *Ursus arctos* (Frąckowiak, Gula 1992, Vulla et al. 2009), jednak w przeciwieństwie do nich występuje obecnie na ograniczonym terenie. Co ciekawe, kuny potrafią pożywiać się owocami, gdy te jeszcze wiszą na gałązkach i nie są dostępne dla innych zwierząt żerujących na ziemi (Serafini, Lovari 1993, Koike et al. 2008). W nieco mniejszym stopniu z zasobów owoców korzystają kolejno: borsuk *Meles meles* oraz lis *Vulpes vulpes*. Drapieżniki te stanowią podstawowy skład gildii ssaków owocożernych w Polsce i w całej Europie (nie licząc gatunków obcych, takich jak jenot *Nyctereutes procyonoides*, szop pracz *Procyon lotor* i żeneta *Genetta genetta*). Biorąc pod uwagę różnice w zakresie preferencji ekologicznych, zachowania i budowy morfologicznej (wielkość ciała), należy się spodziewać, że gatunki te uzupełniają się rozsiewając nasiona.

Rozprzestrzenianie nasion przez drapieżniki można rozpatrywać pod względem cech jakościowych i ilościowych. Efekt jakościowy dotyczy wpływu przejścia nasienia

przez przewód pokarmowy ssaka na jego kondycję i parametry kiełkowania oraz na późniejszy wzrost siewek. Można przyjąć, że w niektórych sytuacjach ssaki wykazują większy wpływ na los nasion niż ptaki. Następuje to zarówno przez polepszanie jak i pogarszanie parametrów kiełkowania (Traveset 1998). Tylko niewielki procent nasion zostaje uszkodzony mechanicznie (Herrera 1989, Fedriani, Delibes 2009a), ponieważ drapieżniki, w przeciwieństwie do przeżuwaczy, nie rozcierają pokarmu ruchami żuchwy w płaszczyźnie bocznej. Efekt ilościowy wiąże się ze znacznymi rozmiarami ciała i dużym zapotrzebowaniem pokarmowym ssaków drapieżnych. Obie cechy skutkują dużą liczbą nasion w pozostawianych odchodach. Duże rozmiary ciała, w porównaniu z ptakami, pozwalają im zjadać owoce o większej średnicy. Ssaki dodatkowo mogą dzielić duże owoce na małe kęsy, dlatego głównie one są odpowiedzialne za rozsiewanie nasion zawartych w dużych owocach (Willson 1993).

W kontekście relacji roślina-zwierzę znaczenie ssaków drapieżnych można analizować w dwojaki sposób: z perspektywy ekologii zwierząt i ekologii roślin. Z perspektywy ekologii zwierząt ważne są zachowania drapieżników implikujące określone skutki dla populacji roślin. Każdy gatunek ssaka charakteryzuje się określonymi preferencjami pokarmowymi – w konsekwencji koncentruje się na owocach określonego gatunku rośliny. Preferencje te mogą wynikać z wielkości owocu lub jego dostępności. Skutkiem tego jest rozprzestrzenianie nasion w różnych ilościach przez poszczególne gatunki ssaków. Dystans rozsiewania jest funkcją długości dobowej wędrówki i czasu przechodzenia porcji pokarmu przez przewód pokarmowy. Odległości, na jakie rozprzestrzeniane są nasiona, zależą również od wielkości areału zajmowanego przez osobnika lub stado (Murray et al. 1994, Fukui 1996).

Z perspektywy ekologii roślin; drapieżniki zapewniają przepływ diaspor pomiędzy środowiskami oraz kolonizację nowych terenów (Matías et al. 2010). Przepływ diaspor uwarunkowany działalnością zwierząt oprócz zmian w zasięgu ekologicznym (zdobywanie nowych siedlisk) oraz geograficznym (zasiedlanie nowych obszarów), zapewnia także przepływ genów między populacjami roślin. Oprócz rozprzestrzeniania pyłku, rozsiewanie nasion jest dodatkowym sposobem eksportu genów poza zasięg roślin rodzicielskich. Rozprzestrzenianie nasion generowane przez zwierzęta powoduje przepływ genów oraz zwiększa genetyczną homogeniczność populacji roślin w dużej skali przestrzennej. Wobec powyższego napływ nasion z zewnątrz skutecznie „wyrównuje” skutki izolacji genetycznej odległych populacji roślin (Herrera, Pellmyr 2002).

Ssaki drapieżne bardzo szybko uczą się korzystania z zasobów owoców roślin obcych geograficznie, przyczyniając się tym samym do rozprzestrzeniania ich nasion (Herrera 1989, Willson 1993). Rozprzestrzenianie obcych roślin przez ssaki jest zjawiskiem znanym (Bass 1990, Willson 1993). W Ameryce Północnej ssaki żywią się owocami egzotycznych dla tamtejszych flor gatunków z rodzaju *Prunus*, *Malus*, *Pyrus*, *Vitis*, *Eleagnus* i rozsiewają ich nasiona (Willson 1993). Zwykle jednak za głównych rozsiewaczy nasion gatunków obcych uznaje się ptaki (Gosper et al. 2005, Bartuszevige, Gorchov 2006, Deckers et al. 2008). W warunkach środkowej Europy rzadko i lakonicznie wspomina się o ssakach drapieżnych, jako grupie zwierząt przyczyniającej się do rozprzestrzeniania obcych gatunków roślin (Starfinger 1997). Z drugiej strony wiemy, że na przykład owoce gatunku inwazyjnego w Europie, jakim jest *Prunus serotina*, są chętnie zjadane przez drapieżniki na obszarze jego rodzimego występowania (LoGiudice, Ostfeld 2002). Przesłanki o obecności nasion obcych i inwazyjnych gatunków roślin można znaleźć w opracowaniach składu pokarmu niektórych środkowoeuropejskich gatunków ssaków. Autorzy tych prac czasem wymieniają nasiona gatunków udomowionych lub obcych, obecnych w pokarmie drapieżników (Goszczyński 1976, Goszczyński et al. 2000, Schaumann, Heinken 2002, Posłuszny et al. 2007). Wobec powyższych danych wyraźny jest brak szczegółowych informacji dotyczących obecności owoców/nasion nierodzimych roślin w pokarmie ssaków drapieżnych z terenu środkowej Europy. Do tej pory głównym źródłem wiedzy o możliwości rozprzestrzeniania obcych gatunków owocowych są fragmentaryczne dane zawarte w opracowaniach dotyczących pokarmu drapieżników.

Efektom rozprzestrzeniania nasion jest ich kiełkowanie w miejscach, gdzie zostały złożone w odchodach. U ssaków drapieżnych odchody odgrywają ważną rolę w komunikowaniu się między różnymi osobnikami. Zwierzęta najczęściej pozostawiają je w miejscach nieprzypadkowych, np. przy granicy rewirów, w charakterystyczny sposób na wyniosłościach terenu, kamieniach, pniakach, leżących kłodach, padlinie, itp. (Goszczyński 1995). U kun zdarza się, że powtarzają tę czynność wielokrotnie w tym samym miejscu (Sumiński et al. 1993). Szczególnie w lesie odchody często można znaleźć na drogach i ich poboczach, którymi drapieżniki bardzo chętnie się przemieszczają (Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001).

W ustalaniu swojego terytorium ssaki drapieżne znaczą zapachem nie tylko charakterystyczne punkty graniczne, ale także okolice swych norowisk (Kowalczyk et al. 2004). Nory pełnią ważną rolę schronienia oraz stanowią centrum życia rodzinnego, co

wymaga oznaczenia ich przynależności. W związku z tym zwierzęta pozostawiają znaki zapachowe i odchody w ich najbliższej okolicy. Zjawisko to jest znane u lisa i borsuka, które pozostawiają odchody w pobliżu swoich norowisk, np. na kopcach gleby przed wejściem do nory lub w latrynach między wejściami. Pomędzy wspomnianymi gatunkami występują różnice w sposobie użytkowania norowisk. Borsuki są znane z użytkowania wielu typów nor (Neal, Roper 1991, Feore, Montgomery 1999), jednak znaczną część życia, a zwłaszcza okres wychowu młodych oraz sen zimowy spędzają w tzw. norach głównych (Goszczyński, Wójtowicz 2001). Ten typ nor może być zasiedlany przez wiele pokoleń borsuków na przestrzeni wielu lat (Kowalczyk et al. 2004). Znane są przypadki, gdy system nor był zasiedlany przez borsuki nawet przez 100 lat (Kowalczyk 2004). Cechą typową nor borsuczycich jest dobrze rozwinięty system komór i korytarzy poprawiany i powiększany z każdym rokiem. Skutkuje to przekształceniami dna lasu w postaci kopców wykopanej ziemi i latryn obejmujących nieraz dużą powierzchnię. Natomiast norowiska lisów charakteryzują się mniejszą liczbą korytarzy, wejść oraz komór. W porównaniu z borsukiem, lis ogranicza użytkowanie swych nor do okresu wychowu młodych oraz jako schronienia podczas zimy (Travaini et al. 1993). Gatunek ten zmienia nory częściej i rzadziej używa ich przez kilka sezonów, co skutkuje mniejszymi przekształceniami środowiska w obrębie norowisk i w ich otoczeniu. Wieloletnie użytkowanie norowisk oznacza ciągły dopływ odchodów i stałą dostawę znajdujących się w nich nasion. Może to powodować przekształcenia roślinności w okolicy nor przejawiające się częstszym występowaniem gatunków endozoochorycznych.

O występowaniu charakterystycznych gatunków i grup ekologicznych roślin (w tym gatunków endozoochorycznych) przy norach borsuków i lisów donosili Wijngaarden, Peppel (1964), Stubbe (1965), Neal, Roper (1991), Neal, Cheeseman (1996), Bruun et al. (2005), Obidziński, Głogowski (2005) oraz Obidziński, Kiełtyk (2006). Dopływ diaspor na drodze endozoochorii może być jednym z czynników wpływających na skład gatunkowy roślin przy norowiskach. Zbyt dużym uproszczeniem byłoby wyjaśnienie tej zwiększonej różnorodności jedynie endozoochorią, ponieważ najprawdopodobniej jest ona jednym z kilku czynników. Ustalenie faktycznej roli dopływu nasion w kształtowaniu bogactwa gatunkowego roślin przy norowiskach wobec innych czynników wymaga szerzej zakrojonych badań glebowych dotyczących głównie zawartości azotu, fosforu i innych makroelementów. Wynikające z wyżej cytowanych prac, wnioskowanie o wpływie borsuka i lisa na roślinność w otoczeniu nor zwykle nie jest poparte badaniami glebowo-

siedliskowymi. Trudno zatem ustalić znaczenie i rodzaj czynników kształtujących bogactwo gatunkowe roślin przy norowiskach obu gatunków ssaków.

Większość prac, których celem była analiza owocowej frakcji pokarmu ssaków drapieżnych pochodzi z cieplejszych rejonów śródziemnomorskich (Herrera, Pellmyr 2002) lub z tropików i Ameryki Północnej (Willson 1993). W Europie Środkowej podobne badania należą do rzadkości. Braki te dotyczą zarówno podstawowych danych o różnych charakterystykach ilościowych i jakościowych spożywanych owoców, jak również skutków endozoochorii z udziałem ssaków drapieżnych w kontekście zmian składu gatunkowego zespołów roślin owocodajnych w miejscach przebywania tych zwierząt.

Celem niniejszej pracy jest poznanie roli ssaków drapieżnych, jako gatunków rozsiewających nasiona oraz jako jednego z dwóch „elementów” w relacjach roślina-zwierzę w warunkach klimatu umiarkowanego środkowej Europy (na przykładzie środkowej Polski). Głównym przedmiotem pracy jest przestrzenna oraz wewnątrz- i międzysezonowa zmienność rozprzestrzeniania nasion przez poszczególne gatunki ssaków. Kolejny aspekt przeprowadzonych badań stanowi efekt jakościowy endozoochorii. Celem szczegółowym jest rozpoznanie roli ssaków drapieżnych w generowaniu przemian w zespołach roślin endozoochorycznych przy norowiskach. Ważnym problemem podjętym w pracy jest rozpoznanie zjawiska rozsiewania obcych i inwazyjnych gatunków roślin przez ssaki drapieżne. Szczegółowym celem badań w tym zakresie jest uzyskanie zarówno podstawowych informacji ilościowych i jakościowych na temat rozsiewania inwazyjnych gatunków roślin oraz określenie ewentualnych przyczyn, skutków i zakresu tego zjawiska na terenie badań.

W związku z przedstawionymi celami badań postawiono następujące hipotezy badawcze, które można ująć w dwie grupy:

Grupa 1. Hipotezy dotyczące podstawowych zagadnień endozoochorii nasion realizowanej przez ssaki drapieżne

Hipoteza 1.1. Ssaki drapieżne wydajnie rozsiewają nasiona tylko niektórych gatunków roślin spośród tych, które spożywają, a wydajność ta jest determinowana przez warunki, w jakich nasiona są deponowane.

Obecność nasion danego gatunku rośliny w odchodach nie zapewnia jeszcze sukcesu wyrażonego wykiełkowaniem nasion i dalszym rozwojem siewek. Jednym z najważniejszych czynników zapewniających sukces rozprzestrzeniania roślin przez

zwierzęta jest zdolność dostarczenia nasion do miejsc, gdzie mogą bezpiecznie kiełkować (Bustamante et al. 1992). Ssaki przenoszą nasiona różnych gatunków roślin, często w dużych ilościach, przy czym wiele nasion trafia do środowisk, w których nie znajdują optymalnych warunków do dalszego rozwoju. Jest to tym bardziej prawdopodobne, że poszczególne gatunki ssaków preferują odmienne środowiska, w których pozostawiają odchody z nasionami z wcześniejszych posiłków. W części tych środowisk mogą panować niekorzystne warunki do kiełkowania i dalszego wzrostu dla niektórych gatunków roślin.

Hipoteza 1.2. Odmienne strategie zdobywania pokarmu przez różne gatunki ssaków drapieżnych przekładają się na odmienny skład gatunkowy spożywanych owoców, przez co każdy gatunek ssaka rozsiewa nasiona innego zespołu roślin.

Teoretycznie, ssaki drapieżne jako oportuniści pokarmowi mogą korzystać z zasobów owoców w sposób nieograniczony. Badane gatunki ssaków charakteryzują się zróżnicowanymi rozmiarami ciała (tab. 31, załącznik) oraz odmiennymi preferencjami siedliskowymi i pokarmowymi. Różnice te powodują, że pomiędzy poszczególnymi gatunkami ssaków drapieżnych zaznaczają się odmienne strategie zdobywania zdobyczy (aktywne polowanie, pościg za ofiarą, np. lis, kuny lub prezentujących typ zbieracza, np. borsuk) (Sumiński et al. 1993). Powyższe cechy gatunkowe powodują, że dieta owocowa pomiędzy drapieżnikami może charakteryzować się nieco odmiennym składem ilościowym i jakościowym.

Hipoteza 1.3. Różnice w aktywności przestrzennej pomiędzy badanymi gatunkami ssaków drapieżnych generują odmienne wzorce przestrzenne rozsiewania nasion.

Ekologia badanych ssaków drapieżnych wskazuje na istotne różnice w zachowaniach oraz w preferencjach pokarmowych i siedliskowych. Obok podstawowych charakterystyk dotyczących udziału nasion różnych gatunków roślin w odchodach, z perspektywy ekologii roślin bardzo ważną charakterystyką jest przestrzenna dystrybucja ich diaspor. Różnice przestrzenne w rozsiewaniu nasion pomiędzy poszczególnymi gatunkami ssaków drapieżnych wynikają z kształtu i wielkości terytorium, okresu dyspersji młodych, dystansu dobowej wędrówki, ale przede wszystkim z różnych preferencji co do zajmowanych siedlisk. Nisze siedliskowe badanych zwierząt nie

pokrywają się w zupełności, co zapewnia dystrybucję nasion do różnorodnych środowisk i generuje odmienne wzorce przestrzenne rozsiewania nasion.

Hipoteza 1.4. Skład gatunkowy nasion w odchodach wykazuje duże podobieństwo do składu gatunkowego zespołu roślin endozochorycznych przy norowiskach zarówno pod względem jakościowym i ilościowym.

Gatunki, których nasiona częściej i w większej ilości występują w odchodach, powinny osiągać wyższą frekwencję i większą ilościowość w zespole roślin endozochorycznych przy norowiskach, o ile nie zadziała czynnik ograniczający ich dalszy rozwój. Dotyczy to w głównej mierze tych roślin, które są rozprzestrzeniane przede wszystkim przez ssaki drapieżne, czyli wytwarzające owoce o dużych rozmiarach.

Grupa 2. Hipotezy dotyczące przemian roślinności przy norach

Hipoteza 2.1. W otoczeniu norowisk drapieżników występuje większe bogactwo gatunkowe roślin owocowych niż na obszarach poza norowiskami.

W odchodach ssaków drapieżnych znajduje się spora ilość nasion. Jednocześnie odchody służą tym zwierzętom do komunikowania się i oznaczania przynależności nor oraz faktu ich użytkowania (Kowalczyk et al. 2004). Skutkiem takich zachowań nasiona rozprzestrzeniane przez ssaki trafiają w okolice norowisk, gdzie mogą kiełkować. W efekcie dopływu nasion ssaki drapieżne pośrednio mogą generować powstawanie zespołu roślin endozochorycznych przy swoich norowiskach, który różni się składem gatunkowym i ilościowością poszczególnych gatunków od obecnego w sąsiedztwie nor.

Hipoteza 2.2. Różny skład gatunkowy nasion przenoszonych w odchodach oraz różna intensywność użytkowania norowisk przez lisa i borsuka generują odmienny skład gatunkowy roślin endozochorycznych występujących przy norowiskach obu badanych gatunków.

Pomiędzy lisem i borsukiem wyraźnie zaznacza się odmienny sposób i intensywność użytkowania norowisk. Podstawową różnicą jest długość okresu ich użytkowania. Nory borsucze służą wielu pokoleniom tych zwierząt i są zajmowane nie tylko przez wiele lat, ale też przez cały sezon. Z kolei lisy zajmują nory najwyżej przez

kilka lat i jedynie przez krótkie okresy w ciągu roku. Co więcej, borsuki charakteryzują się większym udziałem owoców w pokarmie i tym samym większą liczbą nasion w odchodach niż lisy (Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001). Na tej podstawie można przypuszczać, że dopływ diaspor jest bardziej obfity w okolicy nor borsuczych niż lisich.

Hipoteza 2.3. Z otoczeniem nor związane jest występowanie gatunków roślin będących wskaźnikami wyższej żyzności gleby i obecności zaburzeń.

Ciągły dopływ odchodów, moczu oraz resztek ofiar w okolice norowisk borsuka i lisa (Hutchings et al. 2001 Panek, Bresiński 2002, Jędrzejewski, Sidorowicz 2010) może być przyczyną podwyższonej zawartości pierwiastków pochodzenia organicznego w glebie. Samo kopanie nor oraz stała aktywność zwierząt przyczynia się też do powstawania zaburzeń powierzchni gruntu, co zmniejsza konkurencję między roślinami i ułatwia kiełkowanie nasion. Przemieszanie gleby powoduje również wyniesienie na powierzchnię jej głębszych warstw, zasobniejszych w pierwiastki pochodzenia mineralnego (głównie metale). Dopływ pierwiastków w rejon norowisk spowodowany nawożeniem (odchody) oraz wygrzebywaniem głębszych i zasobniejszych warstw, a także zaburzenia powierzchni gruntu, mogą przyczyniać się do zwiększenia bogactwa gatunkowego roślin w otoczeniu nor ssaków drapieżnych.

2. TEREN BADAŃ

Badania prowadzono w Puszczy Kampinoskiej, która od 1959 roku objęta jest ochroną w formie parku narodowego. Kampinoski Park Narodowy znajduje się na północny-zachód od Warszawy (Polska Środkowa 52,26°-52,40° N; 20,28°-20,88° E) w pradolinie Wisły (mezoregion Kotlina Warszawska), zajmując teren o powierzchni ok. 385 km² (mapa 1, załącznik). Wysokość bezwzględna waha się od 68 do 106 m n.p.m. Puszcza Kampinoska jest pozostałością po rozległych kompleksach leśnych, które w Średniowieczu zajmowały większość obszaru Nizin Mazowieckich. Oprócz niej w skład tych kompleksów wchodziły jeszcze puszcze Bolimowska i Jaktorowska, po których pozostały tylko nazwy, a lasy utrzymały się jedynie w najbardziej nieurodzajnych piaszczystych rejonach (Kondracki 2009).

Puszcza Kampinoska położona jest w szeroko rozumianej dolinie Wisły, na odcinku wchodzącym w skład Pradoliny Warszawsko-Berlińskiej. Dolina Wisły poniżej Warszawy rozszerza się w rozległą kotlinę, zwaną Kotliną Warszawską. Do tego rozległego obniżenia spływają wody kilku znaczących rzek: Bugu, Narwi, Bzury i Wkry, które Wisła wyprowadza stąd na zachód. Fakt ten sprawia, że jest to ważny węzłowy obszar kilku korytarzy ekologicznych. Rzeźba terenu Puszczy została ukształtowana przez procesy lodowcowe, jeziorne, rzeczne oraz eoliczne i jest przykładem rzeźby pradolinnej z dobrze wykształconymi zespołami różnych typów wydm śródlądowych. Ukształtowanie powierzchni jest efektem kilku nakładających się na siebie cykli morfogenetycznych, ze zmieniającymi się wiodącymi czynnikami rzeźbotwórczymi. Początkowo stanowiły je wody lodowcowe. Czynnikiem ten ustąpił procesom fluwialnym z wylewami powodziowymi, którym towarzyszyły procesy eoliczne. Ostatni rozdział w historii tego terenu tworzą procesy jeziorno-bagniskowe, których oddziaływanie zakończyło się wraz z osuszaniem związanym z rozwojem rolnictwa w XIX wieku, prowadzonym przez przybywających na te tereny osadników. Na krajobraz Puszczy składają się ułożone równoleżnikowo i występujące naprzemiennie dwa pasy wydm (północny i południowy) oraz dwa pasy obniżen bagiennych (Zgorzelski, Pawłowska 2003). Na obszarach wydmowych występują głównie gleby bielcowe (z typami: gleby rdzawe, gleby bielcowe i bielice) charakteryzujące się przemymnym typem gospodarki wodnej. W obniżeniach terenu, w miejscach zdominowanych przez gleby semihydrogeniczne i hydrogeniczne przeważa typ przemymno-podsiąkowy lub podsiąkowy. Gleby brunatne występują na niewielkim obszarze. W profilach piasków dominuje kwarc. Na drugim miejscu występują skalenie i

okruchy skał krystalicznych, które w większych ilościach można znaleźć w spagu profilów glebowych (Konecka-Betley 2003).

Badany obszar leży w strefie klimatu umiarkowanego, podlegając przejściowym wpływom morskim i kontynentalnym. Rozległy, zalesiony teren Puszczy oraz bliskość wielkiej rzeki wprowadza pewne modyfikacje klimatu w porównaniu do otaczających obszarów. Średnia roczna temperatura wynosi 7,7 °C i jest niższa w porównaniu z terenami sąsiednimi o około 1,1 °C. Okres wegetacji (okres, gdy temperatura jest wyższa niż 5 °C) trwa tu średnio 185 dni (stwierdzony zakres 164-214 dni). Pierwsze jesienne przymrozki przygruntowe pojawiają się już w pierwszej i drugiej dekadzie września (A. Olszewski – dane niepublikowane). Średnia roczna suma opadów wynosi około 550 mm (Andrzejewska 2003).

Akcja osadnicza na terenie Puszczy zarysowała się szczególnie w XVIII wieku podczas napływu budników trudniących się wyrobem węgla drzewnego na potrzeby hutnictwa i kowalstwa. Od tego czasu zaczęły się pojawić nowe wsie i osady również wewnątrz kompleksu Puszczy (Skielczyński 1990). Od początku lat 70. XX wieku osady ludzkie na obszarze całej Puszczy stale się wyludniają na skutek planowej polityki wykupów prowadzonej przez Park Narodowy. Od początku trwania wykupów zniknęło kilkadziesiąt miejscowości. Zaludnienie Parku od rozpoczęcia wykupów do 1993 roku zmniejszyło się z 16450 osób do około 3000 (Lenartowicz, Markowski 2004). W granicach Parku zagęszczenie zabudowy zmniejsza się stale, a na terenie dawnych wsi i na otaczających je porzuconych polach zachodzi proces spontanicznej sukcesji w kierunku zbiorowisk leśnych. Z kolei intensywny rozwój osadnictwa wokół Puszczy powoduje, że staje się ona coraz bardziej izolowana i pozbawiona kontaktu z innymi kompleksami leśnymi. Poważną barierą jest infrastruktura miejska Warszawy odcinająca komunikację korytarzem doliny Wisły od południowego-wschodu oraz zwarta zabudowa między Wisłą a lasami Puszczy. Problem ten jest o tyle poważny, że rejon Puszczy Kampinoskiej jest obszarem węzłowym, w którym łączą się istotne korytarze ekologiczne prowadzące wzdłuż rzek uchodzących tu do Wisły.

Obecnie lasy zajmują około 73% całkowitej powierzchni Parku, co jest w znacznej części efektem intensywnej gospodarki zalesieniowej prowadzonej w ostatnich dekadach. Wśród roślinności leśnej przeważają oligotroficzne bory sosnowe związane z terenami piaszczystymi (80,9% powierzchni leśnej). Do najczęściej spotykanych zbiorowisk leśnych występujących na piaskach wydmowych należą różne zespoły borów ze związku *Dicrano-*

Pinion (*Quercus roboris*-*Pinetum*, *Leucobryo*-*Pinetum* oraz *Peucedano*-*Pinetum*, *Cladonio*-*Pinetum*, *Molinio*-*Pinetum*, *Vaccinio uliginosi*-*Pinetum*, a także *Serratulo*-*Pinetum*). W obniżeniach terenu, pomiędzy wydmami występują siedliska bagienne (13,6% powierzchni leśnej) z dominującą olszą czarną *Alnus glutinosa*, która buduje drzewostany w fitocenozach *Ribeso nigri*-*Alnetum*. Na przejściu pomiędzy zabagnionymi obniżeniami terenu i wydmami występują zespoły: *Potentillo albae*-*Quercetum* oraz *Tilio*-*Carpinetum* (Kloss 2003). Średni wiek drzewostanów Kampinoskiego Parku Narodowego wynosi zaledwie 67 lat. Drzewostany starsze niż 100 lat zajmują około 15% powierzchni Parku i skupiają się głównie w obszarach ochrony ścisłej, z których największy „Sieraków” ma powierzchnię 1183 ha. Roślinność nieleśna również stanowi ważny składnik krajobrazu Puszczy Kampinoskiej i jest związana z dawnym osadnictwem na jej obszarze oraz z funkcjonującymi obecnie miejscowościami na terenach sąsiednich.

Duże obszary borów oraz upraw leśnych na ubogich siedliskach dawniej wykorzystywanych rolniczo sprawiają, że różnorodność gatunkowa roślin wytwarzających owoce soczyste jest umiarkowana i raczej typowa dla zbiorowisk borów i borów mieszanych. Dominującym krzewem owocowym jest tu kruszyna *Frangula alnus*. Mniej licznymi, lecz pospolitymi gatunkami są: jarzab pospolity *Sorbus aucuparia* oraz jałowiec pospolity *Juniperus communis*. Pozostałe gatunki krzewów owocowych występują rzadko i w dużym rozproszeniu (bez czarny *Sambucus nigra*, bez koralowy *S. racemosa*, kalina koralowa *Viburnum opulus*, tarnina *Prunus spinosa*, dereń świdwa *Cornus sanguinea*, porzeczka czarna *Ribes nigrum*, agrest *Ribes uva-crispa*, szakłak *Rhamnus cathartica*, berberys zwyczajny *Berberis vulgaris*, dzika róża *Rosa* sp., trzmielina zwyczajna *Euonymus europaeus*, trzmielina brodawkowata *E. verrucosus*, głóg *Crataegus* sp.). Wśród gatunków krzewinek i roślin zielnych o soczystych owocach dominują borówki: *Vaccinium myrtillus* i *V. vitis-idaea*, a pospolicie występują też konwalia majowa *Convallaria majalis* i jeżyny *Rubus* spp. Konwalia tworzy miejscami rozległe płaty, w tym również na wydmach. Na terenie Puszczy liczne są drzewa owocowe (archeofity) skupione głównie w miejscach dawnych osad: śliwa domowa *Prunus domestica*, śliwa ałycza *P. cerasifera*, jabłoń domowa *Malus domestica* oraz grusza *Pyrus* sp.

Wśród 44 stwierdzonych na terenie Puszczy Kampinoskiej obcych gatunków roślin jest czeremcha amerykańska *Prunus serotina*. W polskich lasach uważa się ją za uciążliwy drzewiasty chwast, który utrudnia odnawianie się gatunków rodzimych (Otręba i in. 2010). Roślina ta masowo występuje na obszarze około 400 ha (1% powierzchni Parku), licznie

na 1400 ha (3,5%), pojedynczo na 5300 ha (13%). Rozmieszczenie tego gatunku jest nierównomierne i koncentruje się w dwóch regionach Puszczy (okolice Leszna i Opalenia). Jest to wynik związku z miejscami jej wprowadzania do lasów w okresie trwającym od lat pięćdziesiątych do siedemdziesiątych XX wieku (Otręba i in. 2010). W ostatnich latach podejmowane są działania mające na celu ograniczenie populacji tego inwazyjnego gatunku na terenie Puszczy Kampinoskiej.

3. METODY

Prace badawcze były realizowane w dwóch integralnych częściach, lecz różniących się od siebie metodyką. Części te krótko charakteryzują poniższe opisy.

Część I. Główny problem realizowanych badań dotyczył podstawowych charakterystyk sezonowego i przestrzennego rozprzestrzeniania nasion w odchodach ssaków drapieżnych. Prace polegały na regularnych kontrolach dostępnego terenu na transektach i zbiorze próbek odchodów wraz z danymi o ich lokalizacji, gatunku ssaka i terminie poboru. W warunkach laboratoryjnych dokonywano analiz zawartości zebranych odchodów pod kątem zawartości nasion.

Część II. Zadaniem tej części badań była weryfikacja hipotez dotyczących efektu rozprzestrzeniania nasion przez ssaki drapieżne przejawiającego się w postaci przemian w zespole roślin endozoochorycznych przy norowiskach użytkowanych przez zwierzęta. Realizacja tej części badań polegała na określaniu składu gatunkowego roślin endozoochorycznych oraz pomiarach cech drzewostanu i właściwości fizykochemicznych gleb na powierzchniach podstawowych obejmujących norowiska lisa i borsuka oraz na powierzchniach referencyjnych w sąsiedztwie norowisk.

3.1. Ilość i skład gatunkowy nasion wydalanych przez ssaki drapieżne

3.1.1. Transekty

Prace badawcze polegające na zbiorze odchodów realizowano w południowej części Kampinoskiego Parku Narodowego (mapa 2, załącznik) na terenie obrębów ochronnych Zamczysko, Grabina i Rózin. W tym celu wyznaczono 9 transektów przebiegających z północy na południe. Każdy transekt miał długość 4 km i szerokość 2 metrów. Transekty te przebiegały w odstępach co 500-800 m (mapa 3, załącznik). Warunki lokalne spowodowały na niektórych odcinkach transektów pewne odstępstwa od ich głównego kierunku lub nawet wyłączenie niektórych fragmentów z badań. Dotyczyło to szczególnie podtopionych przez większą część sezonu olsów i łąk. Dlatego ostatecznie sumaryczna długość transektów wynosiła 30,39 km, a nie jak pierwotnie planowano $4 \text{ km} \times 9 = 36 \text{ km}$. Transekty zostały zlokalizowane w terenie tak, aby prowadziły przez różnorodne typy środowisk. Uwzględnione zostało zróżnicowanie pod względem krajobrazowym (obszary leśne, tereny otwarte), siedliskowym (bory, bory mieszane,

grądy, mniej wilgotne postacie olsów) oraz struktury zbiorowisk leśnych (wiek drzewostanu, stopień rozwoju runa, podszytu).

3.1.2. Zbiór odchodów i analiza laboratoryjna ich zawartości

Materiał badawczy stanowiły odchody należące do czterech gatunków ssaków drapieżnych *Carnivora*: lisa *Vulpes vulpes*, borsuka *Meles meles* oraz dwóch gatunków kun – kuny leśnej *Martes martes* i kuny domowej *M. foina* (tab. 31, załącznik). Jako, że w przypadku kun nie jest możliwe oznaczenie gatunku na podstawie cech „zewnętrznych” odchodów (Posłuszny i in. 2007, Jędrzejewski, Sidarowicz 2010), dlatego kuny: domowa i leśna zostały potraktowane zbiorczo. Odchody były oznaczane do gatunku na podstawie wyglądu zewnętrznego (kształtu, średnicy) oraz zapachu (Jędrzejewski, Sidarowicz 2010). Przy poważnych wątpliwościach, co do oznaczenia gatunku dla części prób wydzielono kategorię „nieoznaczone” i dane te wykorzystywano jedynie w analizach zbiorczych dla całej gildii ssaków drapieżnych.

Zbiór odchodów prowadzono raz w miesiącu w okresie od czerwca do listopada (zawsze między 10 a 20 dniem miesiąca). W czerwcu pojawiają się pierwsze owoce. Po kulminacji owocowania (sierpień-wrzesień) zasoby owoców zaczynają maleć do tego stopnia, że w listopadzie już znaczna część odchodów nie zawiera śladów spożywania owoców, dlatego ustalono taki okres ich zbioru. Każda znaleziona próbka odchodów była opisywana do gatunku (jeśli możliwe było jej oznaczenie) oraz spisywano jej współrzędne GPS, co było ważne dla dalszych analiz przestrzennych.

Zebrany i opisany co do gatunku i miejsca zbioru materiał był suszony na wolnym powietrzu w papierowych kopertach. Wszystkie próbki na sucho były przeglądane pod binokulem i wstępnie oczyszczane z przyklejonego piasku i ścióły oraz ważone (w ten sposób otrzymywano masę całej próbki). Następnie na sucho wybierano z próbek duże nasiona, określając przy okazji ich liczebność. Unikano na tym etapie prac płukania i przesiewania na sitach ze względu na możliwość utraty drobnych nasion (szczególnie rodzajów *Vaccinium*, *Fragaria* oraz *Rubus*). Przynależność gatunkową nasion oznaczano w oparciu o własne zbiory referencyjne oraz opracowanie Cappera et al. (2006).

W przypadku nasion drobnych występujących w bardzo dużych ilościach (dotyczy głównie *Vaccinium myrtillus*) przyjmowano odmienny sposób określania ich liczebności niż w przypadku nasion dużych. Zważone i oczyszczone próbki zawierające drobne

nasiona moczoło przez dobę i następnie wyplukiwano z nich drobne resztki strawionego pokarmu pod bieżącą wodą na sicie o średnicy 0,5 mm. Pozostałe na sicie nasiona pozbawione zanieczyszczeń suszono na powietrzu i znów ważono (w ten sposób otrzymano masę nasion). Liczebność drobnych nasion w tak zważonej próbce obliczano z proporcji na podstawie znanej masy 100 nasion, którą ustalono jako średnią z pomiarów pięciu setek nasion. W niniejszych badaniach ustalono następującą masę stu nasion: *Vaccinium myrtillus* – 0,024 g, *Rubus* sp. – 0,28 g. Metoda ta sprawdziła się, gdy odchody składały się głównie z nasion i dobrze strawionych resztek po owocach. Natomiast w przypadku ich niewielkich liczebności (przy dużym ładunku resztek) nasiona były liczone tradycyjnie pod binokulem.

3.1.3. Skupienia siewek

Na transektach oprócz odchodów ssaków drapieżnych zbierano także dane o składzie gatunkowym skupień siewek wyrastających z nasion pozostawionych w odchodach. Za skupienie powstałe na drodze endozoochorii uznawano rosnące w grupie siewki lub młode okazy roślin, które kiełkowały z powierzchni gruntu lub bezpośrednio z latryn borsuczycych. O kiełkowaniu nasion na powierzchni gruntu świadczyły również obecne połówki łupin nasiennych. Zwracano na to szczególną uwagę, ponieważ zwłaszcza pestkowce (rodzaj *Prunus*) mogą być także rozsiewane przez gryzonie. Wówczas jednak nasiona kiełkują z podziemnych schowków. Aby uniknąć pomyłki założono, że notowane będą tylko te skupienia, które znajdowały się poza obrysem korony obradzających osobników tego samego gatunku. Może się bowiem zdarzyć, że opadające na grunt całe owocostany kiełkują w postaci podobnych skupień. Najbardziej charakterystyczne skupienia powstałe wskutek przenoszenia nasion przez borsuki wyrastały z ich latryn (fot. 1 i 2, załącznik).

Informacje potrzebne do przeprowadzenia analiz, dotyczące fenologii owocowania poszczególnych gatunków, wielkości/średnicy owoców oraz ich chemicznego składu pod kątem zawartości substancji toksycznych zaczerpnięto z literatury (Ożarowski, Jaroniewski 1989, Ehrlén, Eriksson 1993, Tomanek 1997, Seneta, Dolatowski 2004) oraz własnych obserwacji prowadzonych w okresie trwania badań na obszarze Puszczy. Część z nich prezentuje tabela 1.

Tabela 1. Ogólna charakterystyka gatunków roślin, których nasiona były stwierdzone w pokarmie badanych ssaków drapieżnych (dane literaturowe oznaczone cyframi w górnym indeksie + dane własne bez oznaczeń). Oznaczenie +/- w przypadku rodzaju *Sambucus* oznacza ustępowanie właściwości toksycznych miąższu w miarę dojrzewania owoców.

Gatunek	Średnica owocu [mm]	Liczba nasion w owocu	Toksyczność
<i>Fragaria vesca</i>	7,0 ³	46,8-88,0 ¹	
<i>Sambucus nigra</i>	7,0 ³	2,6 ¹	+/- ¹
<i>Sambucus racemosa</i>	4,5 ³	3,0 ¹	+/- ¹
<i>Vaccinium myrtillus</i>	8,0 ³	25-50 ¹	
<i>Frangula alnus</i>	7,0 ³	2,0-2,6 ¹	+ ¹
<i>Rubus</i> sp.	10,0 ³	35-39 ¹	
<i>Cerasus</i> sp.	12,5 ³	1,0	
<i>Malus</i> sp.	36,5 ^{2,3}	3,3 ¹	
<i>Convallaria majalis</i>	10,0 ²	3,5-3,9 ¹	+ ¹
<i>Sorbus aucuparia</i>	8,5 ³	1,4-2,5 ¹	
<i>Viscum album</i>	8,0 ³	1,0	+ ¹
<i>Pyrus</i> sp.	35,0 ²	5,0 ³	
<i>Vitis</i> sp.	8,0 ³	2-4 ³	
<i>Prunus domestica</i>	50,0 ^{2,3}	1,0	
<i>Prunus cerasifera</i>	25,0 ³	1,0	
<i>Prunus serotina</i>	8,5	1,0	

Dane cytowane w tabeli: 1 – Ehrlén, Eriksson 1993, 2 – Tomanek 1997, 3 – Seneta, Dolatowski 2004.

Na podstawie analizy odchodów otrzymano informacje o przynależności gatunkowej nasion oraz o liczbie nasion, które w odchodach znajdowano. Dla każdego gatunku ssaka drapieżnego obliczono następnie: (a) odsetek odchodów zawierających nasiona, (b) średnią liczbę nasion przypadających na jedną próbkę odchodów, (c) udział wagowy nasion w odchodach obliczany według wzoru:

$$D = \frac{\text{sucha masa nasion}}{\text{sucha masa całej próbki}} \times 100\%$$

Uwzględnienie wskaźnika *D* przy porównywaniu drapieżników pod względem ilości rozprzestrzenianych nasion pozwoliło wyeliminować różnice między nimi wynikające z różnej masy odchodów.

Analizy statystyczne w oparciu o testy nieparametryczne dla powyższego zbioru danych wykonywano przy użyciu programu STATISTICA 9 (Statsoft Inc.). Nieliniowe

zależności pomiędzy zmiennymi opisanymi wyżej (np. zależność średnicy owocu od frekwencji nasion danego gatunku w odchodach) weryfikowano przy pomocy testu rang Spearmana.

Różnice w średnim udziale masy nasion w odchodach pomiędzy badanymi gatunkami ssaków drapieżnych weryfikowano za pomocą testu Kruskala-Wallisa.

W celu określenia stopnia pokrywania się preferencji pokarmowych (pod względem spożycia owoców) opisywanych drapieżników wykorzystano wskaźnik Morisoty (Goszczyński 1986) obliczony dla danych ilościowych i jakościowych:

$$c = \frac{2\sum x_i y_i}{\sum x_i \sum y_i}$$

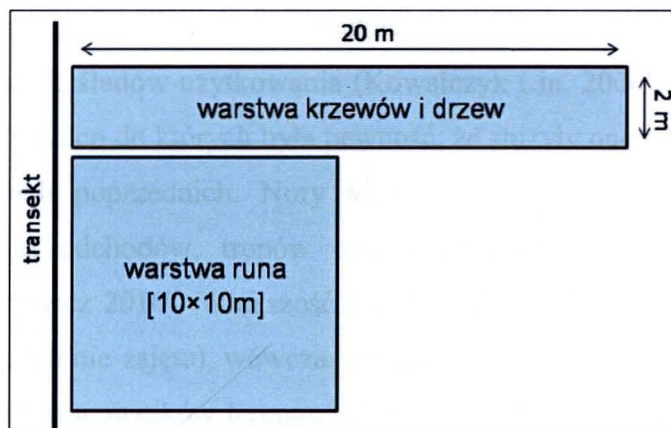
gdzie dla danych jakościowych: x_i ; y_i – procent/frekwencja nasion danego gatunku rośliny w pokarmie drapieżnika „x” oraz drapieżnika „y”. Natomiast dla danych ilościowych x_i oraz y_i oznaczały całkowitą masę nasion każdego gatunku rośliny w pokarmie drapieżnika „x” oraz drapieżnika „y”. Wartość wskaźnika zawiera się w przedziale (0-1), im wyższa wartość, w tym większym stopniu preferencje pokarmowe drapieżników pokrywają się.

3.2. Penetracja terenu i depozycja nasion przez ssaki drapieżne na tle przestrzennego zróżnicowania warunków siedliskowych

Obrazem penetracji przestrzeni (różnych środowisk) przez ssaki drapieżne jest rozmieszczenie wszystkich znalezionych w terenie odchodów, natomiast przez depozycję nasion w niniejszej pracy rozumie się przestrzenne rozmieszczenie odchodów zawierających nasiona. W celu ujęcia obu tych zjawisk wykonano opis warunków środowiska na transektach w oparciu o dane pozyskane na 261 wyznaczonych punktach pomiarowych oddalonych od siebie o 120 m (próba systematyczna). W każdym punkcie zbierano dane dotyczące runa, podszytu i podrostu oraz drzewostanu:

- (a) procentowe pokrycie warstwy runa oraz ilościowość *Vaccinium myrtillus* określaną za pomocą skali Braun-Blanqueta,
- (b) procentowe pokrycie oraz skład gatunkowy warstwy krzewów,
- (c) wiek, skład gatunkowy drzewostanu, udział sosny w drzewostanie, zadrzewienie (teren otwarty lub leśny).

Warstwę runa opisywano na kwadracie o boku 10 m, natomiast podrost, podszyt i drzewostan na pasie 2 m szerokości, 20 m długości zlokalizowanym prostopadle do przebiegu transektu (ryc. 1). Ze względu na to, że część transektów przebiegała po drogach powierzchniowo pomiarowe musiały być lokalizowane tak, aby transekt przebiegał obok, a nie przez ich środek. Przyjęto, że charakterystyki środowiska pomierzone na każdym z punktów odnoszą się do 120 m odcinków transektu z punktem pomiarowym w centrum każdego odcinka. W ten sposób powstała warstwa danych zawierająca charakterystyki środowiska i zbuforowana na odcinki transektu. Po jej przecięciu z warstwą danych o rozmieszczeniu odchodów za pomocą aplikacji ArcView każdej znalezionej próbce odchodów przypisano odpowiednie charakterystyki środowiska.



Ryc. 1. Schemat pomiaru cech środowiska w punktach rozmieszczonych co 120 m wzdłuż transektu (tu przedstawiony jako linia, w rzeczywistości o szerokości 2 m).

Istotność różnic w penetracji terenu i depozycji odchodów w zależności od cechy środowiska pomiędzy ssakami drapieżnymi sprawdzano przy pomocy testu Kruskala-Wallisa. Skalę Braun-Blanqueta przekształcano do dalszych obliczeń zastępując symbol „+” wartością 0,5, natomiast symbol „r” wartością 0,1 (Dzwonko 2007). W przypadku cechy „zadrzewienie” zastosowano test χ^2 . W tym celu konstruowano tabele licznosci (zwykle 2×2 oraz 2×3 – dwie kategorie: tereny leśne i otwarte oraz dwa lub trzy gatunki zwierząt), których komórki zawierały liczbę odchodów każdego gatunku ssaka zebraną na terenach otwartych i leśnych.

3.3. Wpływ użytkowanych norowisk lisów i borsuków na roślinność w ich otoczeniu

3.3.1. Wyszukiwanie norowisk

W tych badaniach uwzględniono norowiska borsuków i lisów, które są wykorzystywane w okresie rozrodu oraz zimowego letargu (fot. 3 i 4, załącznik). Poszukiwania norowisk prowadzono na całym obszarze leśnym Kampinoskiego Parku Narodowego (około 282 km²) w latach 2009-2010. W efekcie poszukiwań zlokalizowano 190 norowisk należących do obu gatunków, charakteryzujących się bardzo różnym statusem użytkowania. Podczas poszukiwań status każdej nory oraz gatunek ją zajmujący były określane na podstawie tropów, śladów porządkowania, włóczenia i obecności ścieżek. Do dalszych badań wybrano tylko nory użytkowane i zajęte. W przypadku borsuków wykorzystano wszystkie znane w wyniku przeprowadzonej inwentaryzacji tzw. nory główne – siedziby użytkowane okrągły rok przez całą rodzinę/klan borsuków. Norowiska borsucze określano jako „główne” na podstawie śladów użytkowania (Kowalczyk i in. 2000). Z kolei spośród nor lisich wybrano tylko te, co do których była pewność, że służyły one jako nory rozrodcze w danym roku i latach poprzednich. Nory lęgowe lisów rozpoznawano na podstawie pozostawianych tam odchodów, tropów oraz resztek ofiar (Panek, Bresiński 2002, Jędrzejewski, Sidarowicz 2010). Większość z nich lokalizowano wiosną i jeśli ich status był niejasny (zajęte lub nie zajęte), wówczas ponawiano kontrolę w terminie późniejszym. Na podstawie relacji pracowników terenowych Kampinoskiego Parku Narodowego udało się ustalić przybliżony wiek/czas użytkowania niektórych norowisk lisa i borsuka.

3.3.2. Porównanie występowania gatunków roślin na norowiskach ssaków drapieżnych i w ich sąsiedztwie

Do badań wybrano 17 norowisk lisich i 20 norowisk borsucznych, które niewątpliwie były użytkowane w ostatnich latach. W niektórych analizach wielkości prób są nieco mniejsze niż te podane wyżej ze względu na niekompletne dane lub wyłączenie części norowisk z obliczeń. Obiekt badań stanowił system nor/norowisko oznaczające kilka „okien” (nor) będących otworami w powierzchni gruntu, służącymi jako wejścia lub wyjścia. Na każdym systemie nor (norowisku) zakładano kołową powierzchnię podstawową o promieniu 5,64 m (100 m²). Przy każdej powierzchni podstawowej w odległości 50 m na wylosowanym wcześniej azymucie 40° zakładano powierzchnię porównawczą, dbając aby była ona zlokalizowana w podobnych warunkach siedliskowych,

czyli reprezentowała ten sam typ siedliskowy lasu oraz charakteryzowała się podobnym wiekiem, zwarcie i składem gatunkowym drzewostanu, a także brakiem dróg, ścieżek i innych zaburzeń dna lasu spowodowanych, np. buchtowaniem przez dziki. Jeśli warunki siedliskowe nie były podobne, wyznaczano nową lokalizację powierzchni porównawczej poprzez wylosowanie nowego azymutu. Wielkość powierzchni badawczej przyjęto zgodnie z zaleceniami dla wielkości powierzchni zdjęcia fitosocjologicznego dla runa w lasach środkowej Europy (Dzwonko 2007). Ze względu na niewielkie powierzchniowo norowiska lisów przyjęto tu dolną granicę zalecanego przedziału wielkości powierzchni spisu roślin runa. Na każdej powierzchni badawczej (podstawowej i porównawczej) opisywano takie charakterystyki środowiska jak: wiek drzewostanu, skład gatunkowy warstwy drzew, pole pierśnicowego przekroju dominującego gatunku drzewa (zwykle sosny zwyczajnej) oraz gatunków domieszkowych. Ponadto na powierzchniach podstawowych i porównawczych badano warunki świetlne. Charakterystykę tę ustalano wykorzystując do tego przezroczystą płytkę, na której naniesiono 25 kropek – po 5 kropek w pięciu rzędach – w odległości 3 cm od siebie. Spoglądając przez płytkę trzymaną w określonej odległości od oka (dzięki przymocowanemu sznurkowi) zliczano liczbę kropek, które wypadły na tle nieba widocznego przez okap drzewostanu. Tę samą czynność wykonywano na powierzchniach z norowiskami oraz na powierzchniach porównawczych. Metoda ta służyła do porównania zwarcia drzewostanu, a pośrednio do porównania warunków świetlnych pomiędzy powierzchniami. Pomiarów cech środowiska (drzewostanu) służyły głównie porównywaniu warunków między powierzchniami podstawowymi i referencyjnymi, a także uchwyceniu różnic wynikających z odmiennych preferencji siedliskowych badanych gatunków zwierząt do zakładania swych norowisk.

Na każdej powierzchni kołowej z norowiskami oraz powierzchni porównawczej wykonano spisy gatunkowe roślinności runa określając ilościowość według skali Braun-Blanqueta oraz całkowite pokrycie warstwy C (rośliny naczyniowe) i D (mszaki i porosty). Oddzielnie wykonano spisy gatunkowe dla warstwy drzew i krzewów wytwarzających owoce soczyste określając liczebności każdego gatunku. Ze względu na trudności w oznaczania młodych osobników śliw domowych w tej części pracy *Prunus domestica* oraz *Prunus cerasifera* traktowano jako gatunek zbiorczy i podawano jako *P. cerasifera*.

Stopień podobieństwa składu gatunkowego roślinności między powierzchniami określano przy pomocy wskaźnika Jaccarda (IJ):

$$IJ = \frac{S_{ab}}{S_a + S_b - S_{ab}}$$

gdzie: S_a – liczba gatunków roślin występujących na pierwszej powierzchni lub w pierwszej grupie powierzchni, S_b – liczba gatunków roślin występujących na drugiej powierzchni lub w drugiej grupie powierzchni, S_{ab} – liczba gatunków wspólnych dla obu powierzchni lub grup powierzchni. Wartość wskaźnika Jaccarda zawiera się w przedziale od 0 do 1, przy czym wartość 1 oznacza zupełne podobieństwo powierzchni lub grup powierzchni pod względem składu gatunkowego roślinności. Wskaźnik ten obliczano dla: (a) każdej pary powierzchni podstawowej i porównawczej, (b) grup powierzchni znajdujących się na norowiskach lisów i borsuków.

Wpływ typu powierzchni badawczej (podstawowa lub kontrolna) oraz gatunku drapieżnika (lis lub borsuk) na cechy roślinności – bogactwo gatunkowe roślin zielnych oraz ich pokrycie, bogactwo gatunkowe i zagęszczenie drzew i krzewów wytwarzających owoce soczyste weryfikowano przy pomocy testu Kruskala-Wallisa.

W celu wykazania związku gatunków roślin z typem powierzchni (borsuk-nory, borsuk-powierzchnie porównawcze, lis-nory oraz lis-powierzchnie porównawcze) obliczono ich wskaźnik przywiązania do danego typu powierzchni badawczej. Analizę gatunków wskaźnikowych (ang. Indicator Species Analysis; Dufrene, Legendre 1997) wykonano w programie R (www.r-project.org) przy użyciu pakietu „labdsv” (Roberts 2012). W przypadku określania wskaźnika przywiązania różnych gatunków krzewów do typu powierzchni badawczej posłużono się danymi o liczebności okazów poszczególnych gatunków. Dla roślin zielnych wykorzystano dane ilościowe wyrażone przekształconą skalą Braun-Blanqueta („+” zastąpiono wartością 0,5). Z analizy wykluczono gatunki roślin rzadkich i występujących sporadycznie, ponieważ ich obecność może wynikać z przypadku. Taksony występujące przypadkowo mogą utrudniać dalszą interpretację otrzymanych wyników, szczególnie gdy liczba gatunków występujących sporadycznie jest duża. W analizach przeprowadzonych dla krzewów wyłączono gatunki, które wystąpiły tylko jeden raz, natomiast w przypadku roślin zielnych gatunki o liczbie wystąpień mniejszej niż 4.

3.3.3. Porównanie warunków glebowych na norowiskach i w ich sąsiedztwie

Spośród norowisk, na których prowadzono prace nad roślinnością, do badań warunków glebowych wytypowano po 9 norowisk lisów i borsuków. Wybrano norowiska najstarsze, rozbudowane, co do których była pewność, że są użytkowane przez dłuższy czas. Ważnym kryterium były podobne warunki siedliskowe, w których znajdowały się nory każdego z gatunków zwierząt. Dlatego wyeliminowano norowiska z terenów otwartych lub zlokalizowanych na siedliskach charakteryzujących się niskim udziałem powierzchniowym, odbiegające od przeciętnie panujących warunków troficznych (siedliska grądowe). Założenie takie ograniczało wpływ zmienności siedliska na otrzymane wyniki w obrębie każdego gatunku.

Próbki do analiz chemicznych pobierano z powierzchniowych warstw gleby do głębokości 15 cm używając w tym celu próbnika o średnicy 50 mm. W obrębie norowisk po pięć próbek pobierano z kopców usypanych przed wejściami do nor (w dalszej części oznaczonych symbolem „k” – kopiec) oraz z miejsc znajdujących się pomiędzy wspomnianymi kopcami, jednak w dalszym ciągu w obrębie norowisk (oznaczenie symbolem „m” – między kopcami, fot. 3 i 4, załącznik). Na powierzchniach porównawczych, na których nie było oznak działalności zwierząt, pobierano pięć próbek glebowych z poziomu próchnicznego „A” usuwając poziom organiczny „O”. Próbki te pobierano po okręgu w odległości 2 metrów od środka powierzchni co około 70° (oznaczenie symbolem „p” – powierzchnia porównawcza). W każdym przypadku z pięciu próbek sporządzano pojedynczą próbkę mieszaną uzyskując dla każdego norowiska i jego sąsiedztwa po jednej próbce gleby dla każdej kategorii „k”, „m” i „p”. Próby glebowe pobrano na 9 norowiskach lisów i na 9 norowiskach borsuków, uzyskując łącznie po 18 próbek dla każdej kategorii „k”, „m” oraz „p” (N = 54 próbki gleby).

Próbki przed poddaniem analizom chemicznym i fizycznym przesiano na sitach o 2 mm okach. Następnie zmierzono pH (H₂O) oraz ogólną zawartość pierwiastków: C (zawartość określana metodą spalania prób przy użyciu aparatu LECO SC-144), N (zawartość całkowita, określona metodą Kjeldahla aparatem Kjetec 2300), P (zawartość określona za pomocą spektrofotometru – Hach-Lange DR 3800 – fosfor ogólny po mineralizacji w HClO₄, fosfor dostępny dla roślin w 0,5 M roztworze NaHCO₃ – metoda Olsena). Całkowita zawartość Fe, Mn, Na, Ca, Mg oraz K w glebach była określana metodą spektrometryczną (aparat Varian AA280FS) po wcześniejszej mineralizacji próbek w HClO₄.

Dla każdej próbki określono także skład granulometryczny uwzględniając trzy kategorie: piasek (ϕ : 2,0-0,05 mm), pył (ϕ : 0,05-0,002 mm) oraz il (ϕ : < 0,002 mm). Zawartość procentową poszczególnych frakcji gleby określano metodą areometryczną dla surowych prób oczyszczonych z substancji organicznej.

Oprócz programu STATISTICA 9 (Statsoft Inc.) w tej części badań analizy statystyczne wykonano również przy użyciu programu CANOCO 4.5. Do analizy różnic w koncentracji nutrientów w zależności od miejsca poboru prób glebowych (kopiec, między kopcami i powierzchnia porównawcza) na norowiskach lisa i borsuka wykorzystano test Kruskala-Wallisa. W celu ustalenia zależności między składem gatunkowym roślin zielnych i warunkami środowiska (właściwości fizykochemiczne gleb oraz obecność zaburzeń generowanych przez ssaki drapieżne) zastosowano analizę DCCA. Na potrzeby tej ostatniej analizy uśredniono wartości cech fizykochemicznych dla norowisk (kategorie „k” oraz „m” potraktowano łącznie).

Nazewnictwo łacińskie roślin oraz ich status we florze Polski (archofit, neofit) przyjęto za Mirkiem et al. (2002).

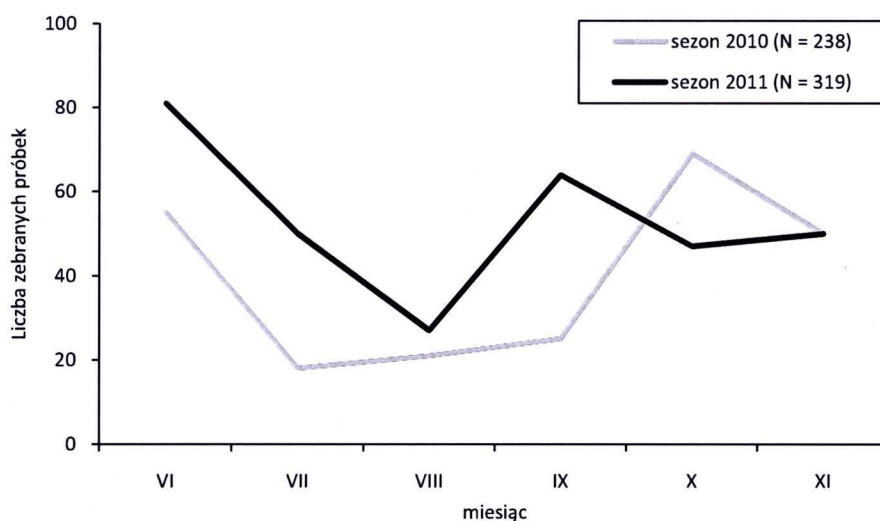
4. WYNIKI

4.1. Ilość i skład gatunkowy nasion wydalanych przez ssaki drapieżne

4.1.1. Zebrany materiał badawczy

W latach 2010-2011 na wyznaczonych transektach zebrano 619 próbek odchodów należących do czterech gatunków ssaków drapieżnych. Niemal połowa zebranych i oznaczonych odchodów należała do dwóch gatunków kun, będących pospolitymi drapieżnikami w Puszczy Kampinoskiej, a po 25% do borsuka i lisa (tab. 2). Aż 59 próbek (9,5%) nie zostało oznaczonych do gatunku, wykorzystano je jednak w niektórych analizach ogólnych, w których nie było potrzeby uwzględniania gatunku ssaka drapieżnego.

Oba sezony różniły się między sobą istotnie pod względem ilości zebranego materiału w poszczególnych miesiącach badań ($\chi^2 = 30,92$, $df = 5$, $P < 0,001$). W ciągu sezonu można zauważyć wyraźnie mniejszy zbiór próbek w okresie lipiec-sierpień (pełnia lata), niż w pozostałych miesiącach (ryc. 2). Maksimum zbioru zanotowano w czerwcu oraz w miesiącach jesiennych (październik, listopad). Podobny rozkład liczby próbek w ciągu sezonu badań dotyczył wszystkich badanych gatunków ssaków drapieżnych (tab. 2). Rozmieszczenie zebranych odchodów na transektach przedstawiono na mapach 3-5 (załącznik).



Ryc. 2. Liczba wszystkich próbek odchodów zebranych w poszczególnych miesiącach dwóch sezonów badań.

Tabela 2. Liczba zebranych próbek odchodów dla poszczególnych drapieżników.

Gatunek	Miesiąc (sezony 2010 i 2011)						Suma
	VI	VII	VIII	IX	X	XI	
Kuny	69	32	32	48	55	49	285
Lis	38	17	10	16	29	27	137
Borsuk	46	35	20	15	13	9	138
Nieoznaczone	5	7	3	10	19	15	59
Suma	158	91	65	89	116	100	619

4.1.2. Rozprzestrzenianie nasion na tle zróżnicowania warunków siedliskowych

Penetracja terenu przez ssaki drapieżne na podstawie rozmieszczenia wszystkich odchodów

Rozmieszczenie wszystkich odchodów badanych ssaków drapieżnych potraktowanych zbiorczo wskazuje na istotne różnice względem próby systematycznej w przypadku cech: „pokrycie warstwy B” (test Kruskala-Wallisa, $H = 4,54$, $P = 0,0330$), „udział sosny” (test Kruskala-Wallisa, $H = 5,92$, $P = 0,0150$) oraz „liczba gatunków drzew budujących drzewostan” (test Kruskala-Wallisa, $H = 6,41$, $P = 0,0113$). Istotnie częściej drapieżniki pozostawiały swoje odchody w miejscach o niższym pokryciu warstwy B, w mniej różnorodnych gatunkowo drzewostanach o wyższym udziale sosny. Drzewostany penetrowane przez ssaki drapieżne charakteryzowały się niższą średnią liczbą gatunków drzew niż w przypadku próby systematycznej. W przypadku pozostałych cech nie wykazano istotnych różnic w penetracji terenu przez ssaki drapieżne (tab. 3).

Tabela 3. Porównanie średnich wartości cech fitocenozy leśnych w próbie systematycznej i w miejscach znalezienia odchodów pozostawionych przez badane gatunki ssaków drapieżnych potraktowane łącznie.

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska		P
	Próba systematyczna (N = 213)	Próba z odchodami (N = 336)	
Pokrycie warstwy runa C [%]	47,4	49,5	0,6761
Ilościowość <i>V. myrtillus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	1,8	2,2	0,0606
Pokrycie warstwy podrostu i podszyciu B [%]	28,0	22,4	0,0330
Liczba gatunków w warstwie B	2,9	2,8	0,5702
Udział sosny zwyczajnej w	81,8	85,7	0,0150

drzewostanie [%]			
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,6	1,4	0,0113
Wiek drzewostanu	72,7	72,6	0,6770

Ssaki drapieżne penetrowały tereny otwarte i tereny leśne proporcjonalnie do ich dostępności deponując odchody w obu typach środowisk (tab. 4).

Tabela 4. Penetracja terenu przez ssaki drapieżne w zależności od stopnia zadrzewienia.

Zadrzewienie	Próba systematyczna (N = 261)	Próba z odchodami (N = 416)	P
	$\chi^2 = 0,03, df = 1$		
Tereny otwarte	48	80	0,8644
Tereny leśne	213	336	

Depozycja nasion przez ssaki drapieżne na podstawie rozmieszczenia odchodów zawierających nasiona

W przypadku depozycji odchodów zawierających nasiona przez wszystkie badane ssaki drapieżne nie stwierdzono żadnych preferencji co do cechy środowiska (test Kruskala-Wallisa, $P > 0,05$ we wszystkich przypadkach; tab. 5).

Tabela 5. Porównanie średnich wartości cech fitocenoz leśnych w próbie systematycznej i w miejscach znalezienia odchodów zawierających nasiona, pozostawionych przez badane gatunki ssaków drapieżnych potraktowane łącznie.

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska		P
	Próba systematyczna (N = 213)	Próba z odchodami (N = 179)	
Pokrycie warstwy runa C [%]	47,4	48,2	0,9105
Ilościowość <i>V. myrtillus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	1,8	2,0	0,3662
Pokrycie warstwy podrostu i podszytu B [%]	28,0	24,3	0,2939
Liczba gatunków w warstwie B	2,9	2,8	0,7504
Udział sosny zwyczajnej w drzewostanie [%]	81,8	84,0	0,1363
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,6	1,5	0,1867
Wiek drzewostanu	72,7	72,9	0,8672

Depozycja nasion przez ssaki drapieżne w zależności od stopnia zadrzewienia nie wykazywała różnic w stosunku do próby systematycznej (tab. 6).

Tabela 6. Penetracja terenu przez ssaki drapieżne w zależności od stopnia zadrzewienia.

Zadrzewienie	Próba systematyczna (N = 261)	Próba z odchodami (N = 225)	P
	$\chi^2 = 0,21, df = 1$		
Tereny otwarte	48	46	0,6481
Tereny leśne	213	179	

Różnice między ssakami drapieżnymi w penetracji terenu i depozycji odchodów zawierających i nie zawierających nasiona

Wyraźne różnice w penetracji terenu przez ssaki drapieżne dotyczą znakomitej większości badanych cech poza liczbą gatunków w warstwie B (tab. 7). Zwykle najniższe wartości średnie w stosunku do pozostałych gatunków oraz próby systematycznej wykazywał lis. Lisy pozostawiały odchody w miejscach o istotnie niższych wartościach charakterystyk środowiska pod względem: pokrycie warstwy runa C, ilościowości *V. myrtillus*, liczby gatunków warstwy B oraz wieku drzewostanu. Miejsca pozostawiania odchodów przez borsuki najbardziej wyróżniały się wysokim udziałem sosny w drzewostanie. Kuny penetrowały środowiska zbliżone do tych odwiedzanych przez borsuki, pozostawiając odchody w lasach z największym pokryciem warstwy B oraz najwyższym wiekiem drzewostanu.

Stwierdzono również odmienną dystrybucję odchodów pomiędzy terenami otwartymi i lasami – cecha „zadrzewienie” (tab. 8). Borsuki rozprzestrzeniały nasiona głównie na obszarach leśnych ($\chi^2 = 17,58, df = 1, P < 0,0000$), natomiast lisy istotnie częściej na terenach otwartych ($\chi^2 = 36,92, df = 1, P < 0,0000$). Kuny charakteryzowały się pośrednim zachowaniem rozprzestrzeniając nasiona w obu typach środowisk ($\chi^2 = 1,74, df = 1, P = 0,1876$, patrz także mapa 4, załącznik).

Tabela 7. Porównanie średnich wartości cech fitocenoz leśnych w próbie systematycznej i w miejscach znalezienia odchodów pozostawionych przez poszczególne gatunki ssaków drapieżnych. Różne litery w indeksie górnym oznaczają istotne różnice między wartościami średnich dla $P < 0,05$ (czcionka wytłuszczona).

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska				P
	Próba systematyczna (N = 213)	Lis (N = 65)	Kuny (N = 176)	Borsuk (N = 95)	
Pokrycie warstwy runa C [%]	47,4 ^{ab}	35,0 ^a	54,6 ^b	49,9 ^{ab}	0,0012
Ilościowość <i>V. myrtillus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	1,8 ^{ab}	1,3 ^a	2,3 ^{bc}	2,6 ^c	0,0001
Pokrycie warstwy podrostu i podszytu B [%]	28,0 ^a	21,8 ^{ab}	26,7 ^{ab}	14,6 ^b	0,0065
Liczba gatunków w warstwie B	2,9	2,5	2,9	2,8	0,0973
Udział sosny zwyczajnej w drzewostanie [%]	81,8 ^b	82,2 ^{ab}	83,7 ^b	91,8 ^a	0,0004
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,6 ^a	1,4 ^{ab}	1,5 ^{ab}	1,2 ^b	0,0014
Wiek drzewostanu	72,7 ^b	55,1 ^a	78,3 ^b	74,0 ^b	0,0000

Tabela 8. Penetracja terenu przez poszczególne ssaki drapieżne w zależności od stopnia zadrzewienia. Wytłuszczona czcionka oznacza istotne różnice.

Zadrzewienie	Próba systematyczna (N = 261)	Lis (N = 106)	Kuny (N = 213)	Borsuk (N = 97)
Tereny otwarte	48	41	37	2
Tereny leśne	213	65	176	95

Różnice między ssakami drapieżnymi w depozycji odchodów zawierających nasiona

W przestrzennej depozycji odchodów z nasionami lisy wyróżniają się istotnie najniższymi wartościami pod względem wieku drzewostanu. Niższe wartości wystąpiły także w przypadku ilościowości *Vaccinium myrtillus* (brak istotności statystycznej). Kuny, podobnie jak w poprzedniej analizie, pozostawiały swoje odchody w miejscach charakteryzujących się najwyższymi wartościami pokrycia warstwy B oraz wieku drzewostanu (tab. 9).

Tabela 9. Porównanie średnich wartości cech fitocenoz leśnych w próbie systematycznej i w miejscach znalezienia odchodów zawierających nasiona pozostawione przez poszczególne gatunki ssaków drapieżnych. Różne litery w indeksie górnym oznaczają istotne różnice między wartościami średnich dla $P < 0,05$ (czcionka wytłuszczona).

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska				P
	Próba systematyczna (N = 213)	Lis (N = 21)	Kuny (N = 98)	Borsuk (N = 60)	
Pokrycie warstwy runa C [%]	47,4	38,4	51,7	45,8	0,0817
Ilościowość <i>V. myrtillus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	1,8 ^a	1,2 ^{ab}	2,0 ^{ab}	2,3 ^b	0,0046
Pokrycie warstwy podrostu i podszytu B [%]	28,0	20,0	30,7	15,3	0,0837
Liczba gatunków w warstwie B	2,9	2,7	2,8	3,0	0,2957
Udział sosny zwyczajnej w drzewostanie [%]	81,8 ^b	81,4 ^{ab}	79,9 ^b	91,7 ^a	0,0000
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,6 ^b	1,4 ^{ab}	1,7 ^a	1,2 ^b	0,0016
Wiek drzewostanu	72,7 ^b	50,5 ^a	76,7 ^b	74,5 ^b	0,0038

Stwierdzono również odmienną dystrybucję odchodów pomiędzy terenami otwartymi i lasami – cecha „zadrzewienie” (tab. 10). Borsuki charakteryzowały się rozprzestrzenianiem nasion głównie na obszarach leśnych ($\chi^2 = 10,68$, $df = 1$, $P = 0,0011$), natomiast lisy w znacznej mierze na terenach otwartych ($\chi^2 = 13,05$, $df = 1$, $P < 0,0003$). Kuny pod względem tej cechy nie wykazywały szczególnych preferencji ($\chi^2 = 0,67$, $df = 1$, $P = 0,4121$).

Tabela 10. Depozycja nasion przez poszczególne ssaki drapieżne w zależności od stopnia zadrzewienia. Wytłuszczona czcionka oznacza istotne różnice.

Zadrzewienie	Próba systematyczna (N = 261)	Lis (N = 37)	Kuny (N = 126)	Borsuk (N = 62)
Tereny otwarte	48	16	28	2
Tereny leśne	213	21	98	60

Depozycja odchodów z nasionami i bez nasion

Nie stwierdzono różnic w rozmieszczeniu odchodów z nasionami i bez nasion dla wszystkich ssaków drapieżnych traktowanych łącznie (test Kruskala-Wallisa, $P > 0,05$ dla

wszystkich cech; tab. 11). Również w zależności od stopnia zadrzewienia nie wykazano różnic w stosunku do próby systematycznej (tab. 12).

Tabela 11. Porównanie średnich wartości cech fitocenozy leśnych w miejscach znalezienia odchodów zawierających nasiona i odchodów nie zawierających nasion (ssaki drapieżne traktowane łącznie).

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska		P
	Odchody z nasionami (N=179)	Odchody bez nasion (N=158)	
Pokrycie warstwy runa C [%]	48,2	54,1	0,5631
Ilościowość <i>V. myrtillus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	2,0	1,9	0,1492
Pokrycie warstwy podrostu i podszyciu B [%]	24,3	16,6	0,1032
Liczba gatunków w warstwie B	2,8	2,3	0,8705
Udział sosny zwyczajnej w drzewostanie [%]	84,0	72,0	0,2401
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,5	1,1	0,0935
Wiek drzewostanu	72,9	72,2	0,7388

Tabela 12. Różnice w depozycji odchodów z nasionami i bez nasion przez ssaki drapieżne w zależności od stopnia zadrzewienia.

Zadrzewienie	Odchody z nasionami (N=225)	Odchody bez nasion (N=191)	P
	$\chi^2 = 0,48, df = 1$		
Tereny otwarte	46	33	0,4869
Tereny leśne	179	158	

Zmienność depozycji odchodów między sezonami badań

Pod względem większości cech środowiska przestrzenne rozmieszczenie odchodów traktowanych łącznie dla wszystkich gatunków nie różniło się istotnie między sezonami. Jedynie w przypadku ilościowości *V. myrtillus* oraz udziału sosny zwyczajnej przestrzenne rozmieszczenie odchodów w obu sezonach różniło się istotnie od próby systematycznej (tab. 13). Wartości te jednak nie różniły się między sezonami.

Tabela 13. Porównanie obu sezonów badań pod względem średnich wartości cech fitocenoz leśnych w miejscach znalezienia odchodów pozostawionych przez ssaki drapieżne traktowane łącznie. Różne litery w indeksie górnym oznaczają istotne różnice między wartościami średnich dla $P < 0,05$ (czcionka wytłuszczona).

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska			P
	Próba systematyczna (N = 213)	Sezon 2010 (N = 146)	Sezon 2011 (N = 190)	
Pokrycie warstwy runa C [%]	47,4	52,3	47,3	0,1072
Ilościowość <i>V. myrtillus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	1,8 ^a	2,1 ^b	2,2 ^b	0,0001
Pokrycie warstwy podrostu i podszytu B [%]	28,0	20,7	23,6	0,7503
Liczba gatunków w warstwie B	2,9	2,7	2,9	0,1367
Udział sosny zwyczajnej w drzewostanie [%]	81,8 ^a	83,9 ^b	87,1 ^b	0,0000
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,6	1,4	1,4	0,0806
Wiek drzewostanu	72,7	74,4	71,1	0,6194

Nie stwierdzono istotnych różnic pomiędzy dwoma sezonami badań w deponowaniu odchodów przez ssaki drapieżne na terenach otwartych i w lasach (tab. 14).

Tabela 14. Różnice w depozycji odchodów z nasionami i bez nasion przez ssaki drapieżne w zależności od stopnia zadrzewienia.

Zadrzewienie	Sezon 2010 (N = 183)	Sezon 2011 (N = 233)	P
	$\chi^2 = 0,11, df = 1$		
Tereny otwarte	37	43	0,7431
Tereny leśne	146	190	

Zmienność depozycji odchodów między sezonami badań w zależności od gatunku ssaka

Mimo pewnych międzysezonowych różnic w wartościach charakterystyk środowiska – widocznych szczególnie w przypadku lisa pod względem pokrycia warstwy C, ilościowości *V. myrtillus* oraz pokrycia warstwy B, we wszystkich przypadkach nie wykazano ich istotności (tab. 15).

Tabela 15. Porównanie obu sezonów badań pod względem średnich wartości cech fitocenozy leśnych w miejscach znalezienia odchodów poszczególnych gatunków ssaków drapieżnych (10 – sezon 2010, 11 – sezon 2011; Porównań dokonano tylko w obrębie poszczególnych gatunków.

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska					
	Lis		Kuny		Borsuk	
	10 (N=28)	11 (N=37)	10 (N=89)	11 (N=87)	10 (N=29)	11 (N=66)
Pokrycie warstwy runa C [%]	47,1	25,8	58,2	50,9	39,3	54,6
Ilościowość <i>V. myrtilus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	1,8	0,9	2,2	2,3	2,1	2,8
Pokrycie warstwy podrostu i podszytu B [%]	15,9	26,4	25,1	28,4	12,1	15,7
Liczba gatunków w warstwie B	2,3	2,8	3,0	2,8	2,2	3,0
Udział sosny zwyczajnej w drzewostanie [%]	78,6	84,9	81,1	86,3	97,6	89,2
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,4	1,4	1,4	1,6	1,3	1,2
Wiek drzewostanu	56,8	53,7	81,8	74,6	68,6	76,4

Ssaki drapieżne nie wykazały istotnych różnic w penetrowaniu terenów otwartych i leśnych między dwoma sezonami badań (tab. 16).

Tabela 16. Różnice w penetracji terenu przez poszczególne gatunki ssaków drapieżnych w zależności od stopnia zadrzewienia między dwoma sezonami badań. Porównań dokonano tylko w obrębie poszczególnych gatunków.

Zadrzewienie	Lis		Kuny		Borsuk	
	10 (N=46)	11 (N=60)	10 (N=106)	11 (N=107)	10 (N=31)	11 (N=66)
	$(\chi^2 = 0,01, df = 1, P = 0,90)$		$(\chi^2 = 0,11, df = 1, P = 0,74)$		$(\chi^2 = 1,74, df = 1, P = 0,19)$	
Tereny otwarte	18	23	17	20	2	0
Tereny leśne	28	37	89	87	29	66

Zmienność depozycji odchodów w ciągu sezonu badań (podział na okresy: letni VI-IX oraz jesienny X-XI)

Depozycja odchodów w okresie letnim (VI-IX) nie różniła się istotnie pod względem wszystkich charakterystyk środowiska od próby systematycznej (tab. 17). Charakterystyki środowiska, do którego trafiały odchody w okresie X-XI w stosunku do próby systematycznej osiągały natomiast istotnie wyższe wartości pod względem udziału sosny

w drzewostanie. Depozycja odchodów w obu okresach charakteryzowała się niższą średnią liczbą gatunków budujących drzewostan. Analiza *post-hoc* w tym przypadku nie pozwala rozstrzygnąć który okres generuje różnice. Można przypuszczać, że obie wartości odstają od próby systematycznej.

Tabela 17. Porównanie okresu letniego i okresu jesiennego pod względem średnich wartości cech fitocenozy leśnych w miejscach znalezienia odchodów pozostawionych przez ssaki drapieżne traktowane łącznie. Różne litery w indeksie górnym oznaczają istotne różnice między wartościami średnich dla $P < 0,05$ (czcionka wytłuszczona).

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska			P
	Próba systematyczna (N = 213)	Okres VI-IX (N = 217)	Okres X-XI (N = 119)	
Pokrycie warstwy runa C [%]	47,4	47,2	53,6	0,1941
Ilościowość <i>V. myrtillus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	1,8	2,1	2,4	0,0635
Pokrycie warstwy podrostu i podszytu B [%]	28,0	21,4	24,0	0,0896
Liczba gatunków w warstwie B	2,9	2,9	2,7	0,4729
Udział sosny zwyczajnej w drzewostanie [%]	81,8 ^a	82,8 ^{ab}	90,9 ^b	0,0118
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,6	1,4	1,4	0,0404
Wiek drzewostanu	72,7	69,8	77,7	0,1754

W okresie jesiennym ssaki drapieżne częściej deponowały odchody na terenach otwartych niż na obszarach leśnych w porównaniu z okresem letnim (tab. 18).

Tabela 18. Różnice w penetracji terenu przez poszczególne gatunki ssaków drapieżnych w zależności od stopnia zadrzewienia między okresem letnim i jesiennym.

Zadrzewienie	Okres VI-IX (N = 257)	Okres X-XI (N = 159)	P
	$\chi^2 = 5,22, df = 1$		
Tereny otwarte	40	40	0,0224
Tereny leśne	217	119	

Depozycja odchodów zawierających nasiona *Vaccinium myrtillus* na tle warunków środowiskowych

Niska liczebność próby (zaledwie pięć próbek odchodów z *V. myrtillus*) nie pozwoliła na uzyskanie wiarygodnych wyników w przypadku lisa, dlatego ten gatunek wyłączono z analizy. Borsuki deponowały odchody zawierające nasiona borówki w płatach charakteryzujących się wyższą ilościowością gatunku w porównaniu do kun i punktów próby systematycznej, natomiast niższym pokryciem warstwy B i wiekiem drzewostanu (tab. 19). Kuny odznaczały się deponowaniem odchodów z nasionami borówki czarnej w miejscach charakteryzujących się wyższym pokryciem warstwy runa C.

Tabela 19. Porównanie średnich wartości cech fitocenoz leśnych w próbie systematycznej i w miejscach znalezienia odchodów zawierających nasiona *Vaccinium myrtillus*. Różne litery w indeksie górnym oznaczają istotne różnice między wartościami średnich dla $P < 0,05$ (czcionka wytłuszczona).

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska			P
	Próba systematyczna (N = 213)	Kuny (N = 36)	Borsuk (N = 30)	
Pokrycie warstwy runa C [%]	47,4 ^a	68,5 ^b	65,7 ^{ab}	0,0018
Ilościowość <i>V. myrtillus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	1,8 ^a	2,6 ^{ab}	3,4 ^b	0,0000
Pokrycie warstwy podrostu i podszytu B [%]	28,0 ^a	24,3 ^{ab}	11,3 ^b	0,0073
Liczba gatunków warstwy B	2,9	3,2	3,0	0,3656
Udział sosny zwyczajnej w drzewostanie [%]	81,8	71,4	88,0	0,0575
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,6	1,6	1,2	0,0654
Wiek drzewostanu	72,7 ^a	68,5 ^{ab}	59,8 ^b	0,0049

W porównaniu z próbą systematyczną zarówno kuny ($\chi^2 = 5,71$, $df = 1$, $P = 0,0169$), jak również borsuki ($\chi^2 = 4,47$, $df = 1$, $P = 0,0346$) deponowały odchody zawierające nasiona borówki tylko na obszarach leśnych (tab. 20).

Tabela 20. Depozycja odchodów zawierających nasiona *Vaccinium myrtillus* przez kuny i borsuka. Wytłuszczona czcionka oznacza istotne różnice.

Zadrzewienie	Próba systematyczna (N = 261)	Kuny (N = 36)	Borsuk (N = 30)
Tereny otwarte	48	0	0
Tereny leśne	213	36	30

Depozycja odchodów zawierających nasiona *Pyrus* sp. na tle warunków środowiska

Grusza trafiała do najstarszych drzewostanów za sprawą borsuka, natomiast do istotnie młodszych w porównaniu z próbą systematyczną za sprawą kun (tab. 21). Pod względem pozostałych cech fitocenozy leśnych zarówno kuny jak i borsuki deponowały odchody w sposób losowy. Niewielka liczebność prób w przypadku obu gatunków ssaków utrudnia otrzymanie wiarygodnych wyników testu istotności. Ze względu na niewielką ilość odchodów lisa zebranych na terenach leśnych, zawierających nasiona gruszy, drapieżnika tego nie uwzględniono w poniższych analizach.

Tabela 21. Porównanie średnich wartości cech fitocenozy leśnych w próbie systematycznej i w miejscach znalezienia odchodów zawierających nasiona *Pyrus* sp. Różne litery w indeksie górnym oznaczają istotne różnice między wartościami średnich dla $P < 0,05$ (czcionka wytłuszczona).

Cecha środowiska	Średnia wartość cechy środowiska			P
	Próba systematyczna (N = 213)	Kuny (N = 19)	Borsuk (N = 9)	
Pokrycie warstwy runa C [%]	47,4	58,6	48,3	0,7498
Ilościowość <i>V. myrtillus</i> (według przekształconej skali Braun-Blanqueta)	1,8	1,1	2,4	0,0852
Pokrycie warstwy podrostu i podszytu B [%]	28,0	23,8	20,6	0,5669
Liczba gatunków w warstwie B	2,9	2,6	3,0	0,5954
Udział sosny zwyczajnej w drzewostanie [%]	81,8	90,5	87,8	0,1208
Liczba gatunków drzew budujących drzewostan	1,6	1,3	1,2	0,2182
Wiek drzewostanu	72,7 ^b	51,3 ^a	78,7 ^{ab}	0,0001

Zarówno kuny ($\chi^2 = 12,67$, $df = 1$, $P = 0,0004$) oraz lis ($\chi^2 = 13,51$, $df = 1$, $P = 0,0002$) okazały się ważnymi rozsiewaczami gruszy na terenach otwartych (tab. 22). Lisy charakteryzowały się rozprzestrzenianiem nasion gruszy na terenach otwartych w większym stopniu niż kuny, które wykazywały zachowania pośrednie między lisem i borsukiem. Borsuki deponowały odchody z nasionami gruszy głównie na terenach leśnych, jednak z powodu niewielkiej próby nie potwierdzono podobnych preferencji ($\chi^2 = 0,33$, $df = 1$, $P = 0,5667$).

Tabela 22. Depozycja nasion *Pyrus* sp. w odchodach borsuka, lisa i kun. Wytluszczona czcionka oznacza istotne różnice.

Zadrzewienie	Próba systematyczna (N = 261)	Lis (N = 15)	Kuny (N = 37)	Borsuk (N = 10)
Tereny otwarte	48	10	18	1
Tereny leśne	213	5	19	9

4.1.3. Zawartość nasion w odchodach

Na 619 znalezionych próbek odchodów, w 340 występowały nasiona (54,9%). Wśród wszystkich zebranych odchodów lisa (z nasionami i bez nasion, N = 137), 36,5% (n = 50) stanowiły próbki zawierające nasiona. Większy odsetek odchodów z nasionami wystąpił w przypadku borsuka: 63,0% (n = 87, N = 138) oraz kun: 60,7% (n = 173, N = 285).

Udział wagowy nasion w odchodach

Średnia masa odchodów, w których stwierdzono nasiona, u wszystkich badanych ssaków drapieżnych wynosiła 6,15g (SD = 8,52), natomiast zawartość nasion wynosiła średnio 30,9% masy odchodów (SD = 33,1). Największą średnią masą odchodów i jednocześnie największą średnią masą nasion przypadającą na próbkę odchodów charakteryzował się borsuk, mimo że gatunek ten odznaczał się najniższym procentowym udziałem masy nasion w odchodach (tab. 23). W mniejszych odchodach kun znaleziono mniejszą ilość nasion, jednak średnia procentowa zawartość nasion była w ich odchodach największa. Lis stanowi przypadek pośredni pod względem analizowanych charakterystyk. Masa odchodów pomiędzy gatunkami ssaków różniła się istotnie (test Kruskala-Wallisa, borsuk-lis: $P = 0,044$; borsuk-kuna oraz lis-kuna: $P < 0,0000$), jednak masa nasion przypadających na próbkę odchodów różniła się istotnie jedynie między kunami i borsukiem (test Kruskala-Wallisa, $H = 8,08$, $P = 0,0183$). Różnica między lisem i borsukiem była zbliżona do statystycznej istotności ($P = 0,0747$). Między kunami a lisem średnia masa nasion różniła się dwukrotnie na korzyść lisa, jednak różnice te okazały się nieistotne statystycznie.

Największy średni masowy udział nasion w odchodach stwierdzono u kun. Zacznie mniejsza wartość wystąpiła u borsuków i lisów (tab. 23). Różnice te były bliskie istotności w przypadku lisa i kun (test Kruskala-Wallisa, $H = 7,85$, $P = 0,0591$) oraz borsuka i kun (test Kruskala-Wallisa, $H = 7,85$, $P = 0,0915$). Zakres udziału masy nasion w całkowitej masie odchodów w przypadku wszystkich analizowanych gatunków ssaków wynosił od

0,1% (śladowe ilości nasion drobnych) do 100% (np. odchody złożone z samych pestkowców *Cerasus* sp.).

Tabela 23. Masa nasion w odchodach badanych ssaków drapieżnych. Różne litery w indeksie górnym oznaczają istotne różnice między wartościami średnich dla $P < 0,05$.

Cecha	Kuny	Lis	Borsuk
Masa odchodów [g] (średnia \pm SD)	2,26 \pm 1,67 ^a	6,47 \pm 4,92 ^b	15,48 \pm 13,18 ^c
Masa nasion [g] (średnia \pm SD)	0,81 \pm 1,05 ^a	1,81 \pm 3,77 ^{ab}	2,98 \pm 4,09 ^b
Średnia zawartość nasion [%]	37,3	25,3	20,6

Liczba nasion w odchodach

We wszystkich badanych próbkach odchodów stwierdzono występowanie 194965 nasion różnych gatunków roślin przy ogromnym zakresie zmienności zawierającym się od 1 do 27500 nasion przypadających na jedną próbkę odchodów (średnia: 523).

Lis. W odchodach lisów stwierdzono występowanie 12341 nasion przy zakresie od 1 do 9664. Średnio w jednej próbce odchodów (obliczenia dotyczą tej części prób, w których występowały nasiona) znajdowało się 220 nasion. W okresie letnim (VI-IX) w odchodach tego drapieżnika wykazano 11922 nasion (średnio 331) przy zakresie od 1 do 7292. W okresie jesiennym (X-XI) stwierdzono już tylko 419 nasion (średnio 21), zakres od 1 do 145. Na podstawie sumarycznej liczby nasion w odchodach lisów, można przyjąć, że zwierzęta te odpowiadały za rozprzestrzenianie 6,3% wszystkich nasion, które znaleziono w odchodach badanych ssaków drapieżnych.

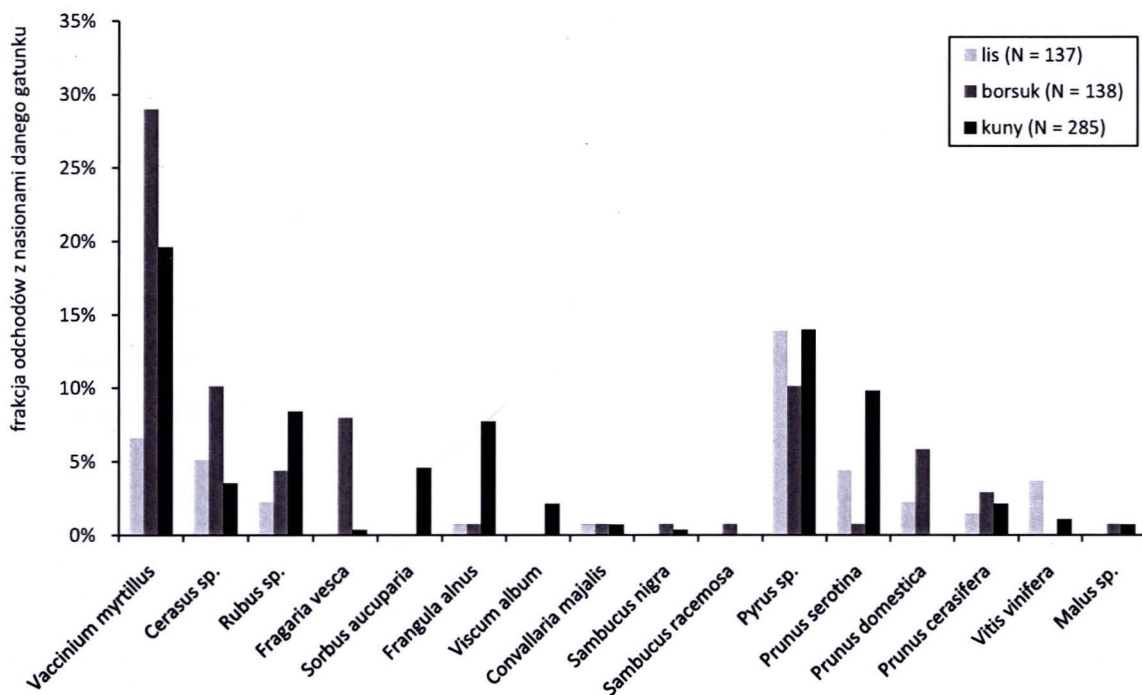
Borsuk. W sumie w odchodach tego ssaka stwierdzono występowanie 110035 nasion (średnia 1068, zakres 1-27500). W okresie letnim (VI-IX) w odchodach borsuka wykazano 109872 nasion (średnia: 1181, zakres: 1-27500). Na jesieni (X-XI) zaznaczył się wyraźny spadek liczby nasion w odchodach – 163 sztuki (średnia: 14, zakres: 1-58). Wkład borsuka w rozprzestrzenianie nasion wynosił 56,4% ogółu nasion stwierdzonych w odchodach wszystkich badanych ssaków drapieżnych.

Kuny. W odchodach kun stwierdzono 72589 nasion (średnia: 339, zakres: 1-6875). Z tej liczby na okres letni (VI-IX) przypadało 71980 (średnia: 453, zakres: 1-6875), natomiast na okres jesienny 609 nasion (średnia: 11, zakres: 1-288). Wkład kun w rozprzestrzenianie

nasion wynosił 37,2% ogółu nasion i stanowił wartość pośrednią między lisem i borsukiem.

4.1.4. Frekwencja nasion stwierdzonych w odchodach drapieżników

W pokarmie analizowanych gatunków ssaków drapieżnych stwierdzono w sumie nasiona 16 rodzimych i obcych gatunków roślin produkujących owoce soczyste (ryc. 3). Pełny przegląd gatunków roślin endozoochorycznych, których nasiona stwierdza się w odchodach ssaków drapieżnych prezentuje tabela 30 (załącznik).



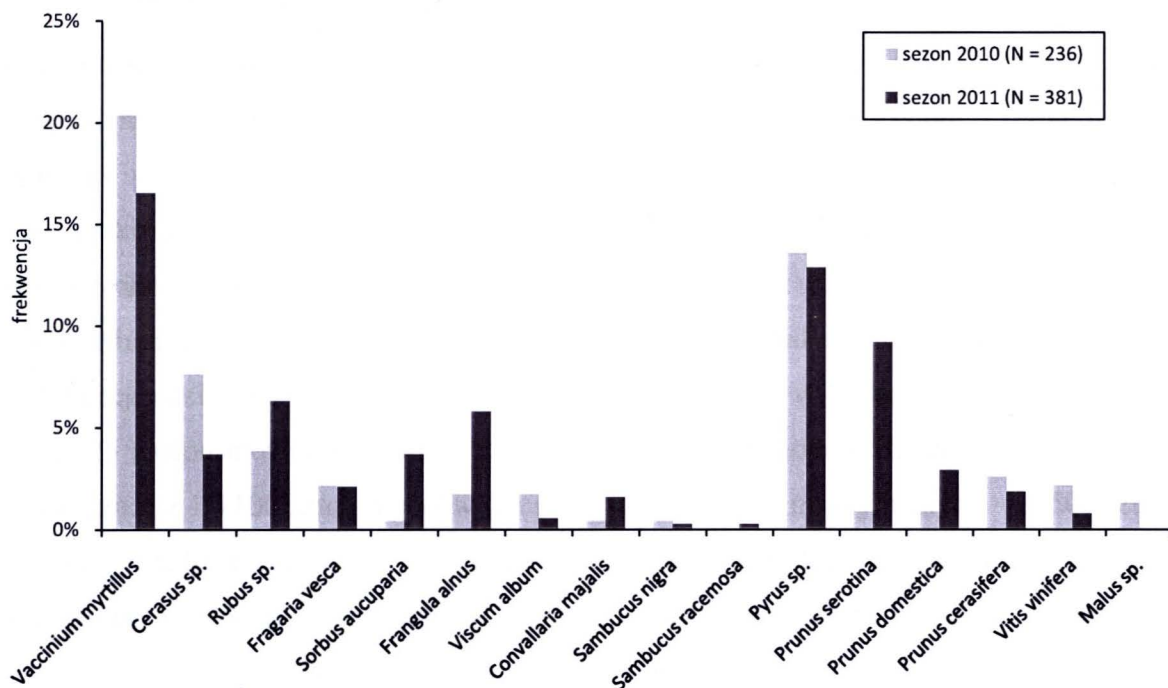
Ryc. 3. Udział odchodów zawierających poszczególne gatunki nasion (wyrażony jako frakcja wszystkich próbek odchodów należących do poszczególnych gatunków ssaków drapieżnych). Na osi poziomej kolejno prezentowane są grupy: gatunki rodzime nie toksyczne, gatunki rodzime toksyczne oraz gatunki obce.

Wyraźnie dużym udziałem spośród gatunków rodzimych charakteryzowały się nasiona *Vaccinium myrtillus* (za wyjątkiem lisa). Nasiona pozostałych gatunków rodzimych występowały ze znacznie niższą frekwencją, zwykle nie przekraczając 10%. Wśród gatunków obcych jedynie nasiona *Pyrus sp.* występowały w próbkach odchodów wszystkich drapieżników z frekwencją powyżej 10%. Frekwencja nasion gatunku inwazyjnego – *Prunus serotina* jedynie w odchodach kun zbliżyła się do progu 10%.

Lis. Drapieżnik ten rozprzestrzenił nasiona 10 gatunków roślin, w tym 4 gatunków obcych. Frekwencją powyżej 10% charakteryzowały się jedynie nasiona: *Pyrus* sp. Nasiona *Vaccinium myrtillus*, *Cerasus* sp. osiągnęły frekwencję powyżej 5%. Pozostałe nasiona należy zaliczyć do gatunków występujących akcesorycznie w diecie lisa (frekwencja poniżej 5%), w tym nasiona pozostałych gatunków obcych: *Prunus domestica*, *P. cerasifera*, *P. serotina*, *Vitis* sp.

Borsuk. W odchodach borsuka stwierdzono nasiona 13 gatunków roślin (3 gatunki obce – brak *Vitis vinifera*) z bardzo wyraźną dominacją *Vaccinium myrtillus*, *Pyrus* sp. oraz *Cerasus* sp. (frekwencja powyżej 10%). Z częstością powyżej 5% stwierdzono dwa gatunki: *Prunus domestica* oraz *Fragaria* sp. Lista gatunków notowanych z frekwencją poniżej 5% zawiera zarówno taksony rodzime jak i obce: *P. cerasifera*, *P. serotina*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Frangula alnus*, *Rubus* sp., *Malus* sp., *Convallaria majalis*.

Kuny. Najwięcej, bo 14 gatunków nasion rozprzestrzeniają kuny (w tym 3 obce – brak *Prunus domestica*). Dominują: *V. myrtillus*, *Pyrus* sp. i *Prunus serotina* z frekwencją 9,8%. Z frekwencją powyżej 5% zanotowano: *Frangula alnus* oraz *Rubus* sp. U kuny notuje się najliczniejszą grupę gatunków występujących akcesorycznie: *P. cerasifera*, *Fragaria* sp., *Sambucus nigra*, *Cerasus* sp., *Malus* sp., *Convallaria majalis*, *Sorbus aucuparia*, *Viscum album* oraz *Vitis* sp.



Ryc. 4. Różnice w występowaniu nasion poszczególnych gatunków roślin w odchodach ssaków drapieżnych między dwoma kolejnymi sezonami badań.

Pomiędzy dwoma sezonami badań skład gatunkowy nasion w odchodach ssaków drapieżnych nie zmienił się zasadniczo. Zarówno w roku 2010 i 2011 stwierdzono nasiona należące do 15 gatunków roślin (ryc. 4). Gatunkami różniącymi jakościowo oba sezony były incydentalnie występujące nasiona *Malus* sp. w 2010 r i *Sambucus racemosa* w 2011 r.

Mimo nikłych różnic jakościowych między sezonami istotnie zmieniła się frekwencja występowania nasion poszczególnych gatunków roślin ($\chi^2 = 18,38$, $df = 8$, $P < 0,02$, ryc. 4). Szczególnie wyraźne różnice wystąpiły w przypadku *Frangula alnus* oraz *Sorbus aucuparia*. Spośród gatunków obcych na uwagę zasługuje również duża ilościowa zmiana *Prunus serotina* pomiędzy sezonami.

4.1.5. Ilość nasion poszczególnych gatunków roślin stwierdzonych w odchodach ssaków drapieżnych

W odchodach wszystkich ssaków drapieżnych stwierdzono 194965 nasion z czego 182776 (93,7%) stanowiły nasiona *Vaccinium myrtillus*. Nasiona wszystkich pozostałych gatunków roślin stanowiły nieco ponad 6% ogólnej liczby rozprzestrzenianych diaspor (tab. 24).

Nasiona rodzimych gatunków roślin o owocach nietoksycznych

***Vaccinium myrtillus*.** Gatunek rozsiewany przez wszystkie badane ssaki drapieżne, choć występujący w odchodach z różną frekwencją i liczebnością nasion. Liczba nasion borówki w odchodach charakteryzowała się ogromną zmiennością: 9-27500 sztuk i niejednokrotnie występowały one w bardzo dużych ilościach. W sumie najwięcej nasion stwierdzono w odchodach borsuka: 105453, następnie kun: 67659 oraz najmniej u lisa: 9664. Między dwoma sezonami badań zaznaczyła się jedynie niewielka różnica we frekwencji nasion tego gatunku (3,8%). Przy założeniu, że w każdej jagodzie występuje około 25 nasion można oszacować, iż w jednej próbce odchodów znajdowały się nasiona pochodzące z 1-1100 sztuk owoców (na podstawie wartości maksymalnych – 27500 sztuk nasion, przedstawionych w tabeli 1). Najwięcej odchodów zawierających nasiona *Vaccinium myrtillus* stwierdzano w czerwcu i w lipcu. Jednak obecność diaspor na niewielkim poziomie utrzymywała się do końca okresu badań, tj. aż do listopada.

***Rubus* sp.** Nasiona tej grupy gatunków były stwierdzane w odchodach wszystkich ssaków drapieżnych. Również ten drobnonasienny gatunek charakteryzował się dużym zakresem

liczby nasion w odchodach: 1-2043 sztuk. Najwięcej nasion stwierdzono w próbkach pochodzących od kun: 3124, lisa: 2084 oraz borsuka: 763. Udział nasion gatunków roślin z rodzaju *Rubus* zmienił się nieznacznie między sezonami wykazując niewielki wzrost w roku 2011 (różnica: 2,5%). Przy założeniu, że owoce złożone zawierają średnio około 35 nasion można oszacować, że zwierzęta wydalają nasiona pochodzące nawet z 59 owoców (obliczono na podstawie stwierdzonej wartości maksymalnej - 2043 nasion). Największą frekwencję nasion tego gatunku w odchodach odnotowano w sierpniu. Nielicznie występowały one do końca sezonu badań.

***Cerasus* sp.** W skład tego rodzaju na terenie Puszczy Kampinoskiej mogą wchodzić również gatunki udomowione, jednak można przyjąć, że większość znalezionych nasion pochodzi od *Cerasus avium*. Nasiona stwierdzono w odchodach wszystkich badanych ssaków i występowały w próbkach w liczbie 1-321 sztuk. Najwięcej nasion tego gatunku stwierdzono u borsuka: 869, lisa: 188 oraz kun: 112. Różnica we frekwencji nasion tego gatunku w odchodach wyniosła między dwoma sezonami badań 3,9%. Na podstawie liczby nasion można przyjąć, że borsuki wydalają jednorazowo pestki pochodzące nawet z 321 owoców trześni. Gatunek był rozprzestrzeniany w odchodach głównie w czerwcu i lipcu.

***Fragaria* sp.** Większość nasion pochodzi zapewne od najpospolitszego na terenie badań gatunku *F. vesca*, jednak podobieństwo nasion u pozostałych gatunków występujących na tym terenie wymaga ujęcia z dokładnością do rodzaju *Fragaria* sp. Nasiona tego gatunku były rozprzestrzeniane głównie przez borsuka (w sumie 2762 nasiona) i w mniejszym stopniu przez kuny (w sumie 60 nasion). W odchodach lisa nasion gatunków z rodzaju *Fragaria* nie stwierdzono. Liczba nasion występujących w odchodach zawierała się w przedziale 10-2479 sztuk. Frekwencja w odchodach drapieżników w obu sezonach badań wynosiła po równo 2,1%. Owoczek poziomki zawiera średnio 47 nasion, co pozwala oszacować jednorazowe wydalanie nasion pochodzących nawet z 53 owoców. Nasiona tego gatunku stwierdzano tylko w dwóch miesiącach, głównie w czerwcu oraz w mniejszej ilości w lipcu.

***Sorbus aucuparia*.** Nasiona tego gatunku stwierdzono tylko w odchodach kun (w sumie 248 sztuk, zakres: 1-57). Nasiona tego gatunku odznaczały się największą, bo aż 9 krotną zmianą frekwencji między sezonami (sezon 2010 – frekwencja 0,4%, sezon 2011 – frekwencja 3,7%). Owoce jarzębu pospolitego zawierają średnio 2,5 nasiona, zatem

jednorazowo kuny wydalają nasiona pochodzące z 1-23 owoców. Jarzębinę stwierdzano w odchodach głównie w sierpniu-wrześniu. Pojedyncze przypadki zdarzały się w listopadzie.

Tabela 24. Liczba próbek odchodów z nasionami roślin rodzimych nie toksycznych w zależności od gatunku ssaka drapieżnego (w nawiasach podano zakres stwierdzonej liczby nasion).

Gatunek	Lis (N = 137)	Borsuk (N = 138)	Kuny (N = 285)	Razem + próbki nieoznaczone
<i>Vaccinium myrtillus</i>	9 (12-7292)	40 (20-27500)	56 (9-6875)	111 (9-27500)
<i>Rubus</i> sp.	3 (1-2043)	6 (3-602)	24 (1-1079)	33 (1-2043)
<i>Cerasus</i> sp.	7 (1-101)	14 (3-321)	10 (4-21)	32 (1-321)
<i>Fragaria</i> sp.	-	11 (3-2479)	1 (60)	13 (3-2479)
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	13 (1-42)	15 (1-57)
Liczba próbek	19	71	104	204

Nasiona rodzimych gatunków roślin o owocach toksycznych

W odchodach badanych ssaków drapieżnych stwierdzono nasiona roślin wytwarzających owoce toksyczne (tab. 25). Należą tu gatunki o owocach zawierających substancje trujące, w większych ilościach szkodliwe dla organizmów żywych – *Convallaria majalis*, lub wywołujące silny efekt przeczyszczający – *Frangula alnus* oraz *Viscum album*. W pojedynczych przypadkach stwierdzono obecność nasion gatunków z rodzaju *Sambucus*, których owoce tracą właściwości toksyczne wraz z dojrzewaniem ich miąższu.

***Frangula alnus*.** Do często zjadanych, a uważanych za toksyczne, należą owoce kruszyny. Nasiona tego gatunku najczęściej występowały w diecie kun osiągając prawie 8% frekwencję (ryc. 3). U pozostałych badanych ssaków drapieżnych stwierdzano je wyjątkowo. W sumie w odchodach kun stwierdzono 741 sztuk nasion tego gatunku (zakres: 1-109). U lisa i borsuka po jednej sztuce. Zanotowano trzykrotny wzrost frekwencji nasion kruszyny między sezonami – z 1,7% w 2010 do 5,8% w 2011. W owocach kruszyny występują zwykle 2 nasiona, co pozwala oszacować jednorazowe wydalanie nasion pochodzących nawet z 55 owoców. Nasiona stwierdzano w odchodach głównie w sierpniu-wrześniu, jednak w mniejszych ilościach również obecne od lipca do listopada.

Viscum album. Nasiona tego gatunku stwierdzono tylko u kun (2% przypadków) w łącznej liczbie 36 sztuk (zakres: 1-15). Wielokrotnie notowano kiełkowanie nasion na kłodach, tj. w miejscu pozostawienia odchodów przez kuny. Frekwencja nasion tego gatunku w 2010 wynosiła 1,7%, natomiast w 2011 tylko 0,5%. Kuny wydalają jednorazowo nasiona z 1-15 owoców jemioli (przy założeniu, że jeden owoc zawiera 1 nasiono). Nasiona jemioli stwierdzano w odchodach zwierząt na jesieni (X-XI), kiedy spora część owoców opada na ziemię.

Convallaria majalis. Nasiona konwalii majowej stwierdzano sporadycznie w odchodach wszystkich badanych gatunków ssaków drapieżnych (w sumie 1,1% wszystkich przypadków, zakres: 1-83). W odchodach kun stwierdzono w sumie 14 nasion, u borsuka 1 i u lisa 1. Nie udało się określić przynależności gatunkowej odchodów zawierających większą liczbę nasion: 59 i 83 sztuki. Jednorazowo ssaki mogły wydalac nasiona pochodzące aż z 21 jagód konwalii. Udział nasion tego gatunku w roku 2010 wynosił 0,4%, natomiast w roku 2011 – 1,6%. Pięć spośród siedmiu przypadków spożycia owoców konwalii majowej zanotowano w listopadzie, pozostałe dwa stwierdzono we wrześniu.

Sambucus nigra*, *S. racemosa. Pojedyncze nasiona obu tych gatunków stwierdzono u borsuka, natomiast w przypadku kuny zanotowano tylko *S. nigra*. Bez koralkowy pojawił się w próbce z czerwca, natomiast bez czarny stwierdzono na jesieni (X-XI).

Tabela 25. Liczba próbek odchodów z nasionami roślin toksycznych w zależności od gatunku ssaka drapieżnego (w nawiasach podano zakres liczby nasion stwierdzanych w odchodach).

Gatunek	Lis (N = 137)	Borsuk (N = 138)	Kuny (N = 285)	Razem + próbki nieoznaczone
<i>Convallaria majalis</i>	2 (1)	1 (1)	2 (3-11)	7 (1-83)
<i>Frangula alnus</i>	1 (1)	1 (1)	22 (5-109)	26 (5-109)
<i>Viscum album</i>	0	0	6 (1-15)	6 (1-15)
<i>S. nigra</i> oraz <i>S. racemosa</i>	0	2 (1)	1 (1)	3 (1)
Liczba próbek	3	4	31	42

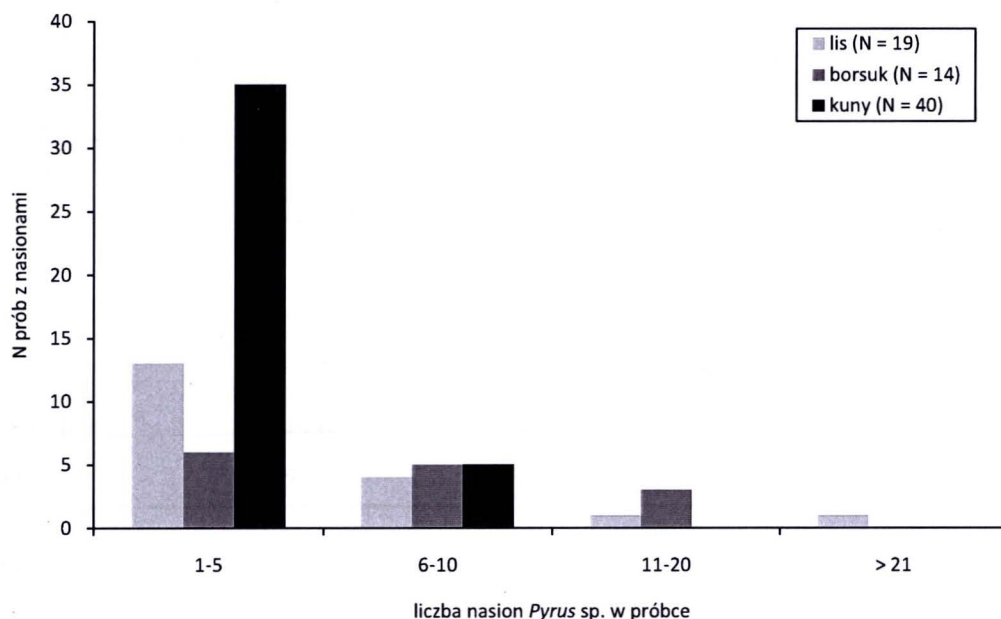
Nasiona obcych gatunków roślin

Prunus domestica, *P. cerasifera*. Nasiona domowych gatunków śliw najliczniej występowały w odchodach większych ssaków drapieżnych, np. lisa (w sumie 36 sztuk) i borsuka (62 sztuki). W przypadku kun notowano najczęściej pojedyncze pestki – 13 sztuk (tab. 26). W odchodach stwierdzano od 1 do 27 pestek, co bezpośrednio przekłada się na liczbę spożytych owoców (jedna pestka = jeden owoc). Między sezonami zaznaczył się niewielki wzrost udziału nasion śliw w odchodach z 3,3% w 2010 do 4,7% w 2011. Największa frekwencja nasion wymienionych gatunków wystąpiła w sierpniu. Nasiona były obecne w odchodach ssaków drapieżnych jeszcze tylko do października.

Pyrus sp. Nasiona gruszy okazały się najczęściej rozsiewanymi spośród gatunków obcych przez wszystkie badane gatunki drapieżników. W odchodach kun stwierdzono 106 nasion gruszy, u lisa: 124, natomiast u borsuka: 96. Liczba nasion w odchodach zawierała się w przedziale 1-44. W jednej próbie odchodów były zatem nasiona pochodzące z 1-9 owoców gruszy. Występowanie nasion tego gatunku charakteryzowało się podobną frekwencją w obu sezonach badań – różnica wynosiła zaledwie 0,7%. Pierwsze nasiona gruszy w odchodach pojawiały się już w sierpniu, natomiast najwyższa frekwencja nasion tego gatunku wystąpiła w październiku.

Poza 83 (13,4%) próbkami odchodów, w których stwierdzono nasiona tego gatunku w kolejnych 28 natrafiono jedynie na resztki struktur owocni gruszy, nie wykazując żadnych nasion. Pozwoliło to ustalić, że frakcja owoców gruszy spożytych przez drapieżniki jest przynajmniej o 4,5% większa niż wynikało by to z wyliczeń na podstawie prób zawierających nasiona.

Częste występowanie nasion tego gatunku w odchodach wszystkich ssaków umożliwia przeprowadzenie testów na istotność różnic pomiędzy średnimi wartościami nasion występujących w odchodach badanych zwierząt. Istotne różnice pomiędzy średnią liczbą nasion gruszy stwierdzono pomiędzy borsukiem i kunami (test Kruskala-Wallisa, $H = 10,99$; $P = 0,014$). W przypadku kun dominowały odchody zawierające mniej nasion gruszy niż w przypadku borsuka (ryc. 5). Pod względem tej cechy lis plasuje się pomiędzy wcześniejszymi gatunkami i wykazuje wyższą średnią liczbę nasion niż kuna, jednak na granicy statystycznej istotności (test Kruskala-Wallisa, $H = 10,99$; $P = 0,064$). Charakterystycznym jest duży rozrzut wartości skrajnych u lisa, u którego stwierdzono podobną jak u borsuka średnią liczbę nasion.



Ryc. 6. Rozkład liczby nasion *Pyrus* sp. w odchodach w zależności od gatunku ssaka drapieżnego.

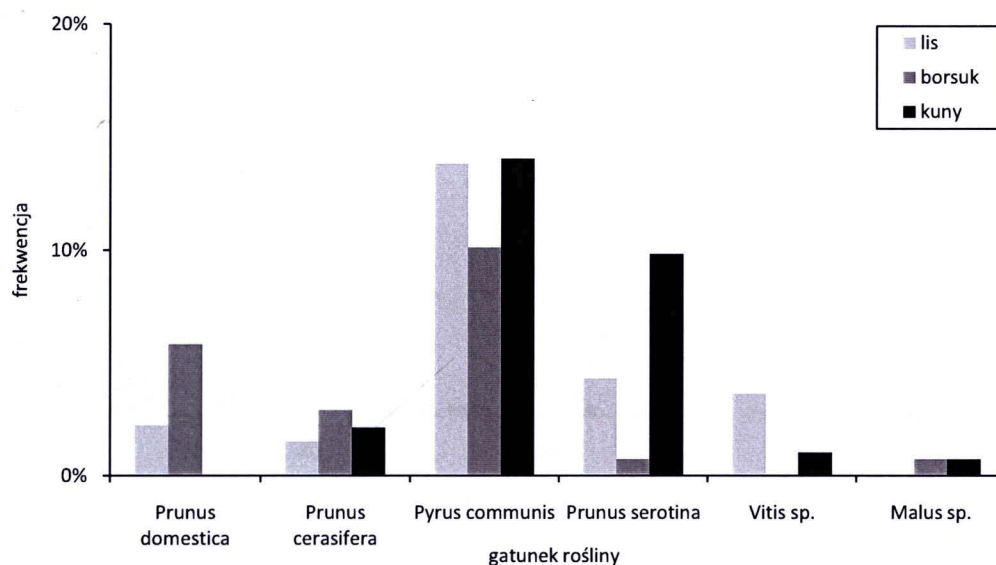
***Malus* sp.** Gatunek wykazany z odchodów incydentalnie – raz w odchodach borsuka (4 nasiona) oraz dwa razy w odchodach kuny (w sumie 2 nasiona). Odchody zawierające nasiona tego gatunku pochodzą z października i były stwierdzone tylko w sezonie 2010.

***Vitis* sp.** Nasiona tej typowej dla zieleni przydomowej rośliny stwierdzono w pokarmie lisa (40 nasion) i kun (60 nasion). Zakres 1-54 wskazuje, że ssaki mogły jednorazowo wydaląc nasiona pochodzące z 1-27 owoców winorośli. W odchodach borsuka nie stwierdzono nasion z rodzaju *Vitis*. Frekwencja nasion zmieniła się między sezonami z 2,1% (2010) na 0,8% (2011). Nasiona tego gatunku stwierdzano w odchodach od czerwca do listopada.

***Prunus serotina*.** Nasiona tego gatunku stwierdzono w odchodach wszystkich ssaków drapieżnych (ryc. 6). W odchodach kun stwierdzono występowanie w sumie 413 nasion czarernchy amerykańskiej, u lisa – 203 nasiona, natomiast u borsuka czarerncha wystąpiła tylko w jednej próbce odchodów w liczbie 22 nasion. Zakres nasion wynosił 1-145 sztuk na próbkę. Cechą charakterystyczną nasion czarernchy w odchodach badanych ssaków drapieżnych jest bardzo duża różnica w ich frekwencji między sezonami badań – 2010: 0,8%; 2011: 9,2%. Najczęściej nasiona czarernchy amerykańskiej występowały w odchodach we wrześniu, w mniejszych ilościach były rozprzestrzeniane przez ssaki od sierpnia do końca okresu badań w listopadzie.

Tabela 26. Liczba próbek odchodów z nasionami roślin obcych w zależności od gatunku ssaka drapieżnego (w nawiasach podano stwierdzoną liczbę nasion).

Gatunek	Lis (N = 137)	Borsuk (N = 138)	Kuny (N = 285)	Razem + próbki nieoznaczone
<i>Prunus domestica</i>	3 (1-3)	8 (1-12)	-	13 (1-12)
<i>Prunus cerasifera</i>	2 (3-27)	4 (1-3)	6 (1-4)	15 (1-27)
<i>Pyrus sp.</i>	19 (1-44)	14 (1-17)	40 (1-10)	83 (1-44)
<i>Malus sp.</i>	-	1 (4)	2 (1)	3 (1-4)
<i>Vitis sp.</i>	5 (1-16)	-	3 (3-54)	8 (1-54)
<i>Prunus serotina</i>	6 (1-145)	1 (22)	28 (1-75)	37 (1-145)
Liczba próbek	35	28	79	159



Ryc. 6. Frekwencja występowania w odchodach drapieżników nasion obcych gatunków roślin.

4.1.6. Podobieństwo składu gatunkowego rozprzestrzenianych nasion pomiędzy ssakami drapieżnymi

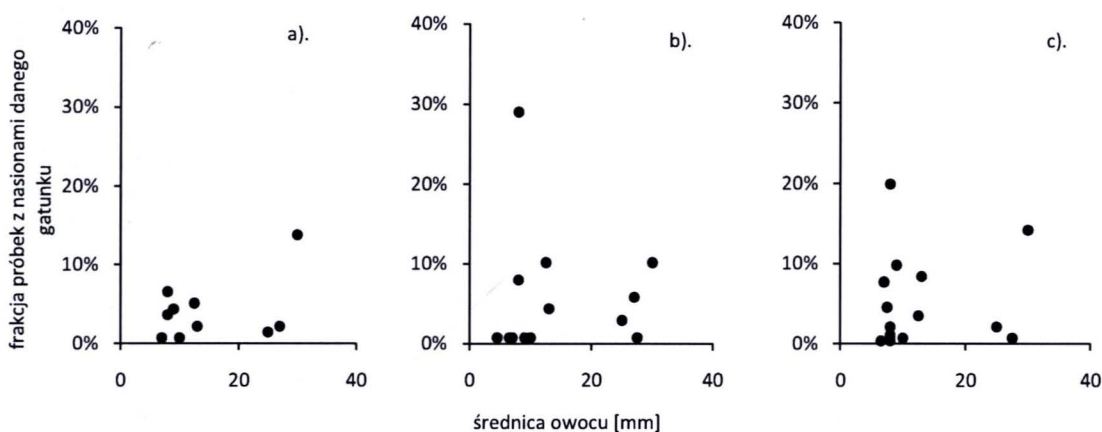
Dla danych uwzględniających frekwencję występowania nasion danego gatunku w odchodach drapieżników wskaźnik Morisoty wykazał niski stopień pokrywania się nisz pokarmowych (pod względem spożytych owoców) pomiędzy analizowanymi ssakami: kuna-lis 0,27, lis-borsuk 0,27 oraz borsuk-kuna 0,29.

Wskaźnik Morisoty obliczony dla danych ilościowych uwzględniających średnią masę nasion stwierdzoną w odchodach w przypadku par: kuna-lis i borsuk-kuna osiągał

podobne wartości jak przy uwzględnieniu frekwencji, odpowiednio 0,27 i 0,25. Natomiast w przypadku pary lis-borsuk wskaźnik ten osiągnął nieco wyższą wartość 0,37.

4.1.7. Wielkość owoców a żerowanie ssaków drapieżnych

Lisy wykazywały dodatnią zależność wielkości spożycia owoców danego gatunku od ich średnicy na granicy istotności (test rang Spearmana, $r_s = 0,49$, $P = 0,0539$). W przypadku borsuków zależność ta była nieco słabsza (test rang Spearmana, $r_s = 0,46$, $P = 0,0693$). Kuny spożywają owoce w ilościach zupełnie niezależnych od ich średnicy (test rang Spearmana, $r_s = 0,14$, $P = 0,5881$, ryc. 7c) użytkując zarówno zasoby owoców drobnych, jak również owoców dużych.

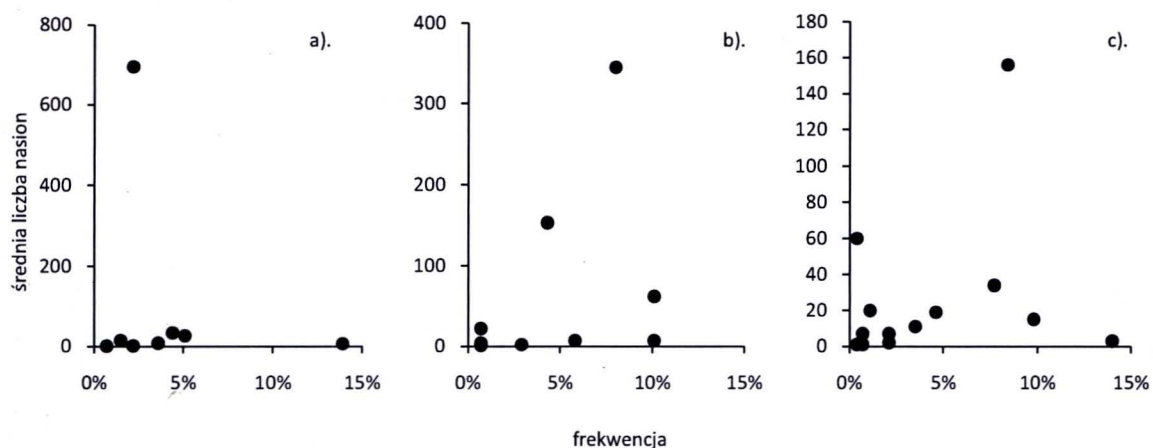


Ryc. 7. Udział owoców różnej średnicy w pokarmie drapieżników (za miarę udziału przyjęto frakcję próbek zawierających nasiona danego gatunku rośliny). a) – lis, b) – borsuk oraz c) – kuny.

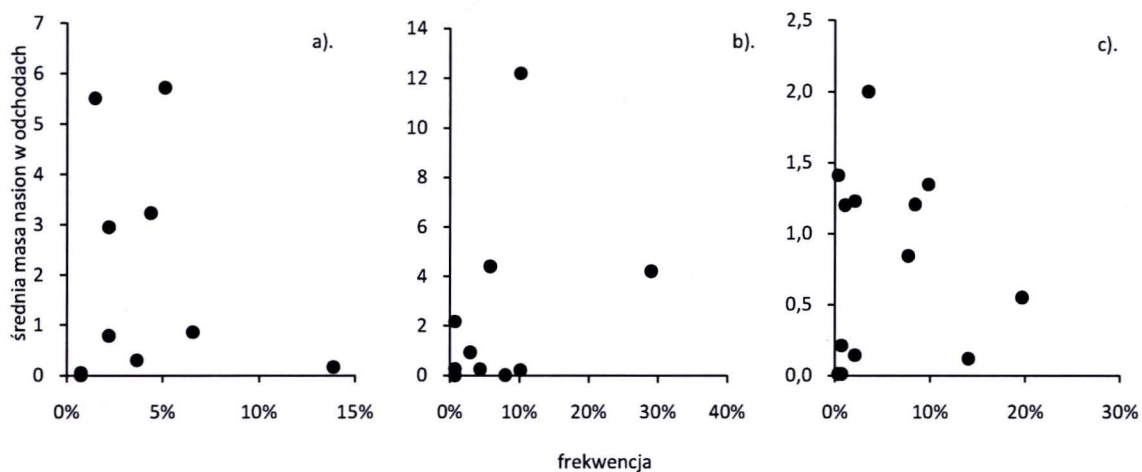
4.1.8. Frekwencja i udział masowy nasion a ich liczebność w odchodach

Zależność między frekwencją nasion poszczególnych gatunków roślin a ich liczebnością w odchodach najwyraźniej występuje w przypadku borsuka (test Spearmana, $r_s = 0,77$, $P = 0,002$, ryc. 8b). W przypadku kuny zależność ta była zbliżona do poziomu statystycznej istotności (test Spearmana, $r_s = 0,51$, $P = 0,0528$, ryc. 8c), natomiast w przypadku lisa frekwencja nasion nie pozostaje w istotnej zależności z liczebnością nasion (test Spearmana, $r_s = 0,51$, $P = 0,1341$, ryc. 8a). Znaczna różnica w poziomie istotności między kunami a lisem przy identycznej wartości współczynnika korelacji wynika z mniejszej liczby gatunków roślin, których nasiona rozsiewane są przez lisa (10 gatunków) niż przez kunę (14 gatunków). Bardzo wysoką liczbą i wysoką frekwencją nasion w odchodach

wszystkich gatunków drapieżników charakteryzuje się *Vaccinium myrtillus*. Po wyłączeniu tego gatunku z analiz wspomniane zależności są słabsze i również tylko w przypadku borsuka pozostaje ona istotna (borsuk: $r_s = 0,70$, $P = 0,011$). W przypadku kun wartości wspomnianych statystyk zmieniły się zasadniczo ($r_s = 0,39$, $P = 0,1636$), natomiast u lisa pozostały na podobnym poziomie ($r_s = 0,50$, $P = 0,1726$).



Ryc. 8. Zależności między frekwencją nasion danego gatunku rośliny a ich średnią liczbą w odchodach badanych ssaków drapieżnych. a) – lis, b) – borsuk oraz c) – kuny. Dla przejrzystości wykresu nie uwzględniono *Vaccinium myrtillus*, ponieważ nasiona tego gatunku osiągają bardzo wysokie liczebności.



Ryc. 9. Zależności między frekwencją nasion danego gatunku rośliny a ich średnią masą w odchodach badanych ssaków drapieżnych. a) – lis, b) – borsuk oraz c) – kuny.

Zależności między frekwencją nasion poszczególnych gatunków roślin a ich masą w odchodach również najwyraźniej zaznaczają się w przypadku borsuka (test Spearmana, $r_s = 0,58$, $P = 0,0307$, ryc. 9b). W przypadku pozostałych gatunków ssaków zależność ta

była nieistotna statystycznie (lis: $r_s = 0,33$, $P = 0,3528$, ryc. 9a; kuna: $r_s = 0,16$, $P = 0,5889$, ryc. 9c).

4.1.9. Zmienność sezonowa obecności i ilości nasion w odchodach ssaków drapieżnych

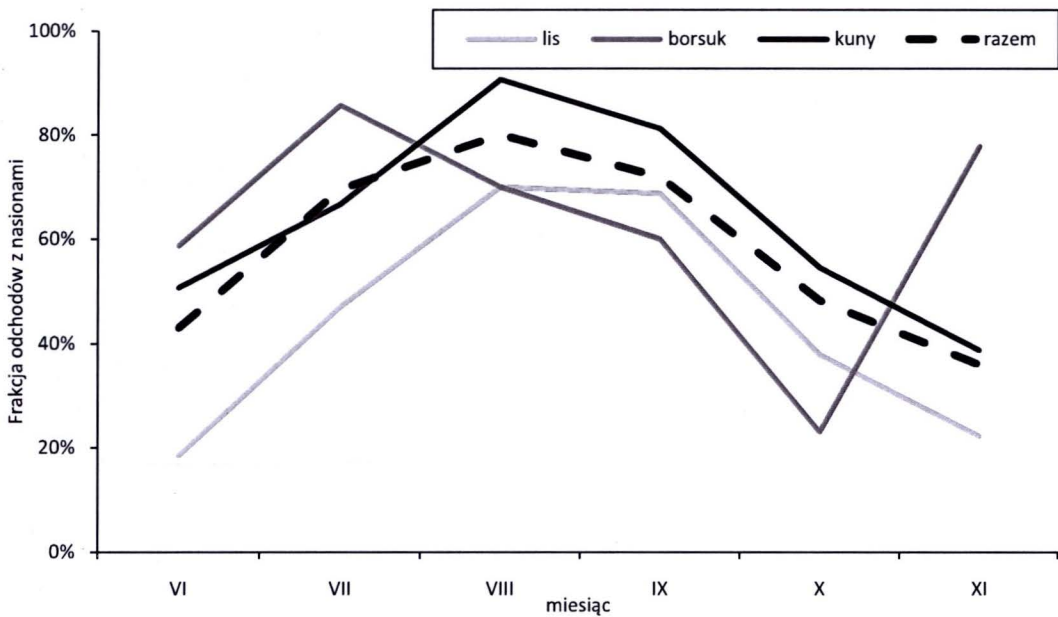
Liczba próbek odchodów zawierających nasiona (łącznie dla wszystkich gatunków ssaków) wznosi się od początku okresu owocowania (czerwiec), by w sierpniu osiągnąć swe maksimum (ryc. 10). Od tego miesiąca obserwuje się tendencję spadkową z minimum występowania odchodów z nasionami w listopadzie.

Przebieg krzywych dla poszczególnych gatunków ssaków drapieżnych jest dość zróżnicowany szczególnie w pierwszej połowie sezonu – od czerwca do sierpnia ($\chi^2 = 34,98$, $df = 10$, $P < 0,001$). Cechą różniącą te trzy rozkłady, oprócz odsetka odchodów zawierających nasiona w poszczególnych miesiącach, jest czas wystąpienia maksimum – najwcześniejszy u borsuka, oraz długość jego utrzymywania się. Jedynie w przypadku lisa maksimum spożycia owoców wystąpiło podczas dwóch miesięcy badań i było przesunięte na późne lato (wrzesień).

Lis. Gatunek ten charakteryzował się najmniejszą frakcją odchodów zawierających nasiona w ciągu roku spośród badanych zwierząt. Wartości minimalne z czerwca i listopada są najniższe. Krzywa spożycia owoców przez lisa osiągnęła swe maksimum w sierpniu (ryc. 10), lecz w przeciwieństwie do pozostałych ssaków krzywa ta utrzymywała się na podobnym poziomie również we wrześniu.

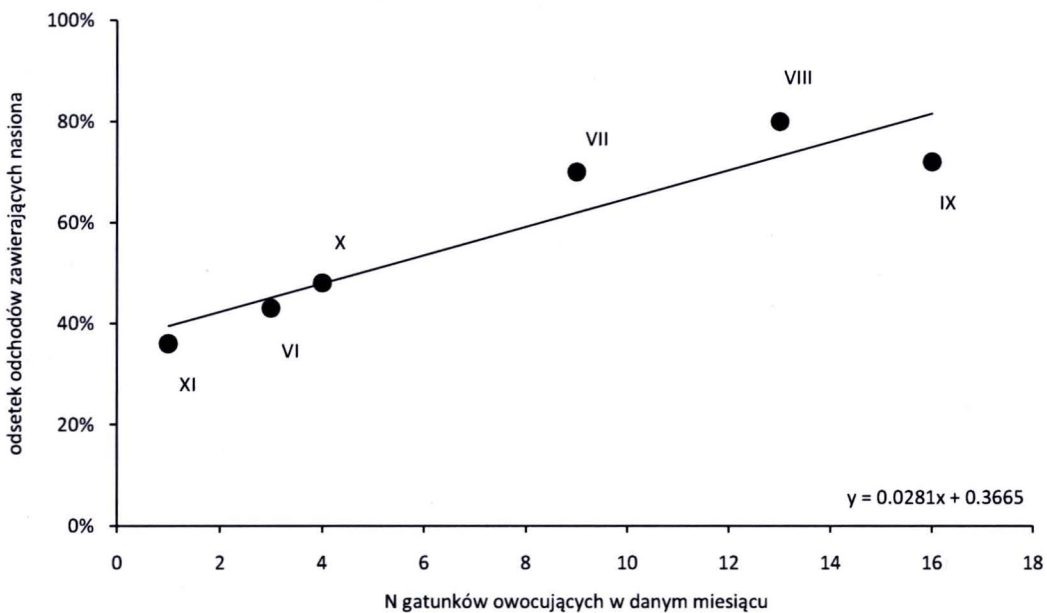
Borsuk. Cechą typową dla tego gatunku ssaka była wysoka frakcja odchodów z nasionami w czerwcu z maksimum zaznaczającym się już w lipcu. Listopadowy wzrost frakcji odchodów z nasionami był najprawdopodobniej wynikiem przypadkowym, spowodowanym małą próbą odchodów pochodzącą z tego miesiąca (tab. 1).

Kuny. Na początku sezonu kuny plasowały się pomiędzy borsukiem i lisem. Natomiast już od momentu kulminacji spożycia owoców osiągniętej w sierpniu zwierzęta te charakteryzowały się największym odsetkiem odchodów z nasionami spośród badanych gatunków ssaków, szczególnie w drugiej połowie sezonu wegetacyjnego.



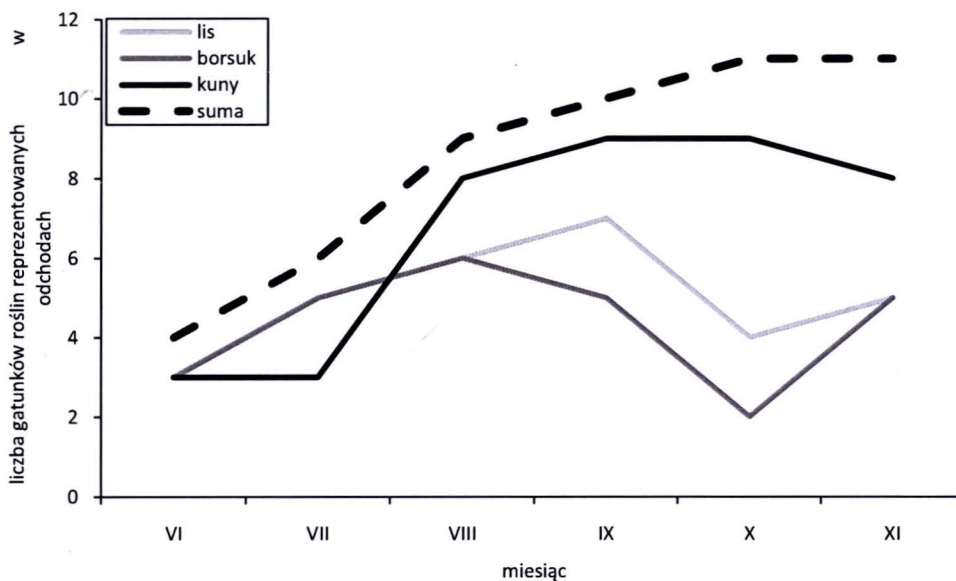
Ryc. 10. Zmienność sezonowa występowania odchodów zawierających nasiona pochodzące z owoców soczystych dla wszystkich badanych gatunków drapieżników (linia przerywana) oraz dla każdego gatunku ssaka traktowanego osobno.

Odsetek odchodów zawierających nasiona dla poszczególnych miesięcy wykazywał silny, dodatni związek z liczbą owocujących gatunków roślin (dostępnością owoców) w ciągu sezonu wegetacyjnego (test rang Spearmana, $r_s = 0,94$, $P = 0,0048$, ryc. 11).



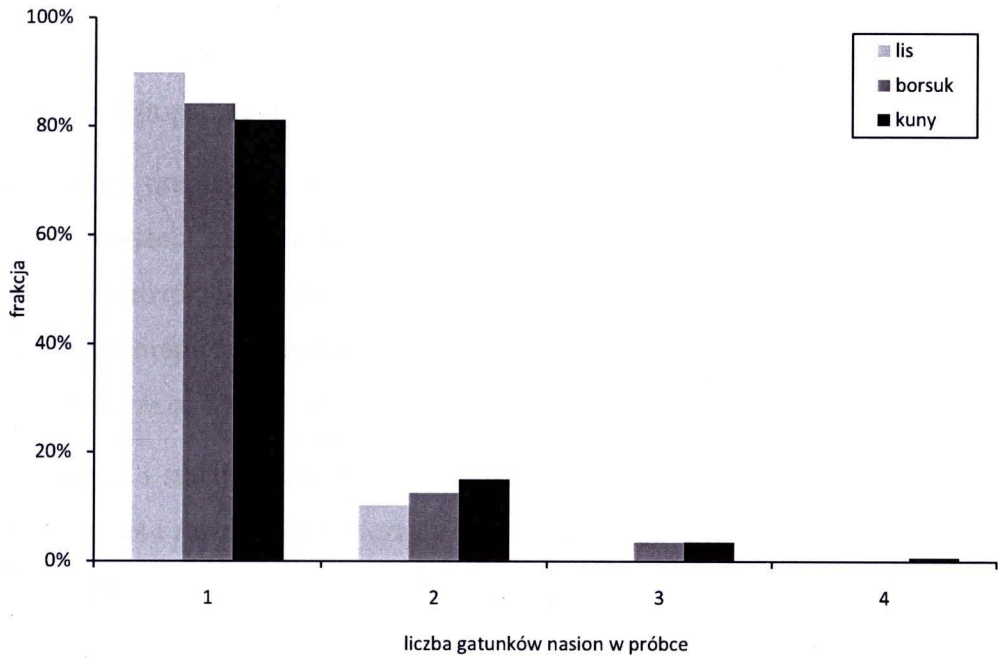
Ryc. 11. Zależność między liczbą owocujących gatunków roślin wytwarzających owoce soczyste i odsetkiem odchodów zawierających nasiona (test rang Spearmana, $r_s = 0,94$, $P = 0,0048$ – dla lepszego zobrazowania zależności wykreślono linię trendu). Liczby rzymskie oznaczają poszczególne miesiące badań. Liczbę gatunków owocujących określono na podstawie danych literaturowych (opis w rozdziale „metody”).

Sumaryczna liczba gatunków roślin, których nasiona zostały stwierdzone w odchodach (ryc. 12) w trakcie trwania sezonu osiągnęła maksimum w październiku-listopadzie. Nasiona największej liczby gatunków roślin poszczególne gatunki ssaków rozsiewały w sierpniu (borsuk), we wrześniu (lis), a nawet we wrześniu-październiku (kuny). W porównaniu z odsetkiem odchodów z nasionami (ryc. 10) wartości maksymalne występowały w późniejszym okresie. Na początku okresu badań wszystkie gatunki ssaków charakteryzowały się podobnym składem gatunkowym roślin, których nasiona rozprzestrzeniały w odchodach. Wartości te zaczęły się różnicować wraz z upływem sezonu. Największe różnice w liczbie gatunków rozprzestrzenianych roślin zanotowano w październiku.

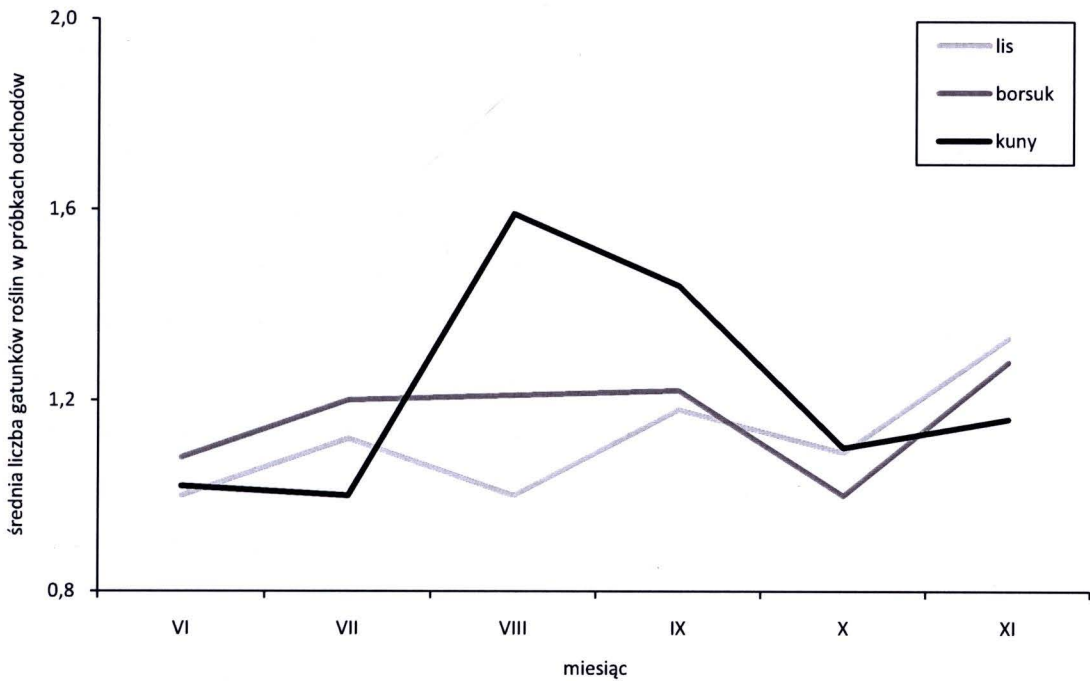


Ryc. 12. Zmienność sumarycznej liczby gatunków roślin, których nasiona stwierdzono w odchodach w ciągu sezonu wegetacyjnego w zależności od gatunku ssaka drapieżnego. Przedstawiono dane ogólne dla wszystkich gatunków ssaków traktowanych łącznie (linia kreskowana) oraz dla każdego gatunku osobno.

Znakomita większość próbek z nasionami zawierała tylko jeden gatunek rośliny. Prawidłowość ta była właściwa wszystkim badanym gatunkom ssaków drapieżnych (ryc. 13). Niezależnie od gatunku zwierzęcia częstość występowania próbek zawierających nasiona 1, 2, 3 lub 4 gatunków roślin była podobna ($\chi^2 = 2,89$, $df = 6$, $P > 0,05$). Również w przypadku średniej liczby gatunków roślin, których nasiona stwierdzano w odchodach w trakcie sezonu badań nie zanotowano istotnych różnic pomiędzy ssakami drapieżnymi ($\chi^2 = 0,22$, $df = 10$, $P > 0,05$, ryc. 14).



Ryc. 13. Odsetek odchodów zawierających nasiona 1, 2, 3 lub 4 gatunków roślin w zależności od gatunku ssaka drapieżnego.



Ryc. 14. Zmienność średniej liczby gatunków roślin, których nasiona wystąpiły w pojedynczych próbkach odchodów w ciągu sezonu wegetacyjnego w zależności od gatunku ssaka drapieżnego.

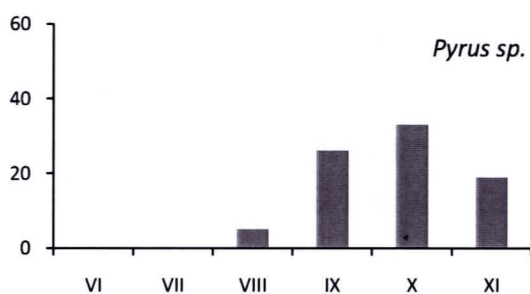
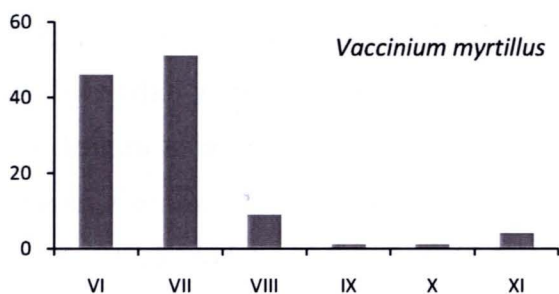
Lis. Nasiona największej liczby gatunków roślin zanotowano w odchodach we wrześniu (ryc. 12), natomiast kulminację średniej liczby gatunków roślin na próbkę odchodów stwierdzono w listopadzie (ryc. 14).

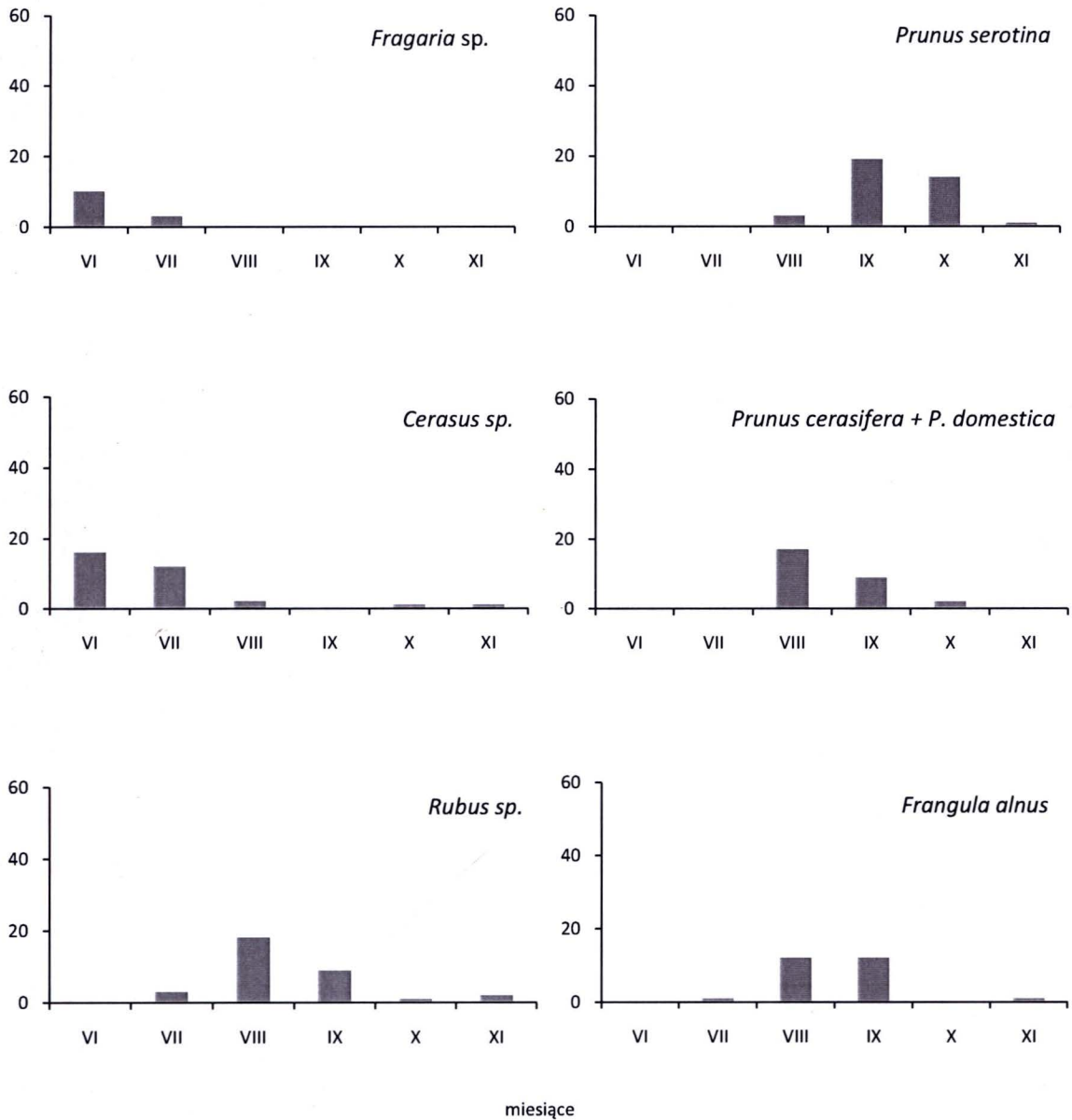
Borsuk. Jedyny drapieżnik, u którego maksimum liczby rozprzestrzenianych gatunków roślin w odchodach zaznaczyło się najwcześniej, bo w sierpniu (ryc. 12). W drugiej połowie sezonu rozprzestrzeniał najmniej gatunków roślin. Podobnie jak u lisa, również w przypadku tego drapieżcy średnia liczba rozprzestrzenianych gatunków roślin na próbkę odchodów najwyższą wartość osiągała w listopadzie.

Kuny. Po małej i stałej liczbie gatunków rozprzestrzenianych na początku sezonu badań nastąpiła wyraźna i rozciągnięta w czasie kulminacja w okresie od sierpnia do października (ryc. 12). Natomiast w okresie od sierpnia do listopada, kuny charakteryzowały się największą różnorodnością gatunkową roślin, których nasiona rozprzestrzeniały w swych odchodach.

4.1.10. Sezonowa dynamika rozsiewania nasion wybranych gatunków roślin

Sezonową zmienność rozsiewania wybranych roślin przedstawiono dla gatunków, których nasiona wystąpiły więcej niż 10 razy w odchodach u wszystkich badanych ssaków drapieżnych traktowanych łącznie (ryc. 15). Przynajmniej trzy gatunki wykazują maksimum występowania w odchodach już na początku lata: *Vaccinium myrtillus*, *Fragaria* sp. oraz *Cerasus* sp. Natomiast nasiona *Pyrus* sp. oraz *Prunus serotina* są rozprzestrzeniane głównie późnym latem i na jesieni. Grupę pośrednią stanowią *Prunus domestica* + *P. cerasifera*, *Rubus* sp. oraz *Frangula alnus*. Zwraca uwagę, że nasiona niektórych gatunków roślin po osiągnięciu kulminacji rozsiewania pojawiają się w odchodach w niewielkich ilościach praktycznie przez cały okres badań. Zjawisko to jest widoczne do późnej jesieni.





Ryc. 15. Sezonowa zmienność (czerwiec-listopad) występowania nasion wybranych gatunków roślin w odchodach wszystkich badanych ssaków drapieżnych wyrażona liczbą odchodów zawierających nasiona danego gatunku rośliny.

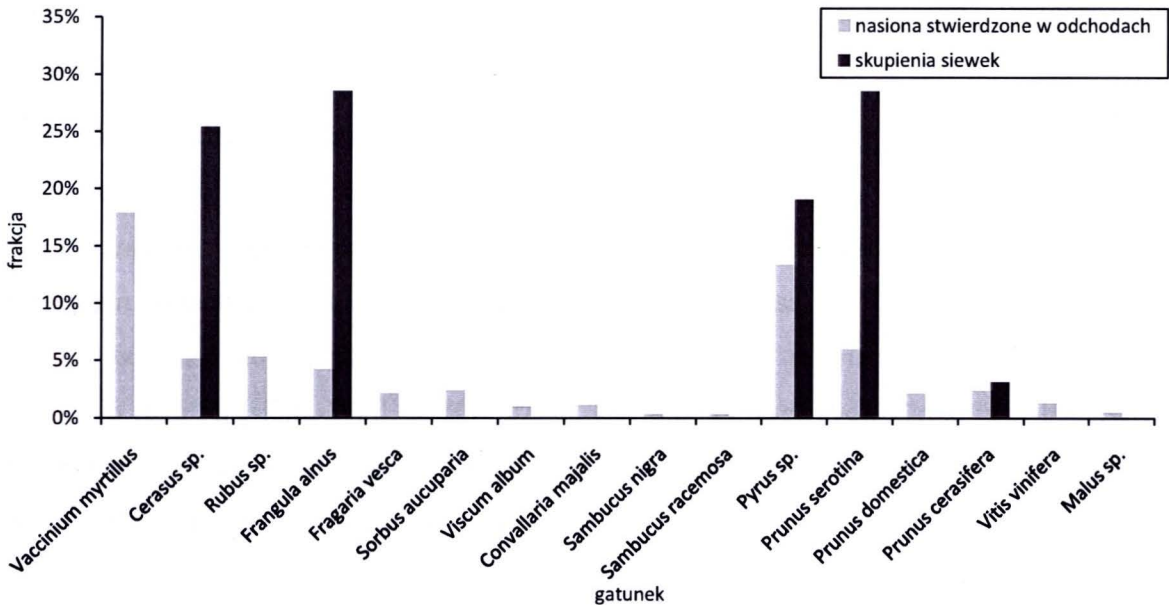
4.1.11. Mechaniczne uszkodzenie nasion przez drapieżniki

Określenie odsetka nasion uszkodzonych mechanicznie podczas zjadania owoców jest możliwe tylko w przypadku nasion dużych, na których łatwo rozpoznać ślady miażdżenia lub dziurawienia spowodowane zębami. Dotyczy to głównie nasion z rodzajów *Pyrus*, *Prunus*, *Cerasus*, *Sorbus*, *Viscum*. Na 201 próbek odchodów z nasionami wymienionej grupy gatunków tylko 11 próbek (5,4%) zawierało pojedyncze uszkodzone nasiona. W

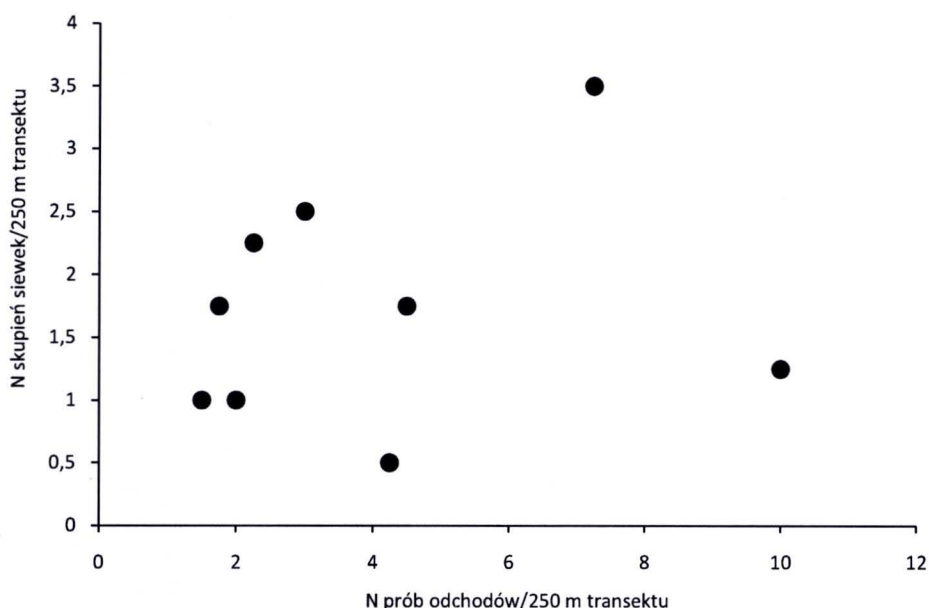
ogólnej liczbie nasion stwierdzonych w 201 próbach wynoszącej 2667 sztuk, uszkodzonych było 12 nasion (0,45%). Uszkodzenia dotyczyły głównie gruszy – 8 na 12 przypadków. Najczęściej uszkodzone nasiona wystąpiły u kuny (5 próbek) i borsuka (3 próbki). Przynależność gatunkowa pozostałych trzech próbek z uszkodzonymi nasionami nie została ustalona.

4.1.12. Skupienia siewek jako efekt rozsiewania nasion przez drapieżniki

Na badanych transektach stwierdzono 63 skupienia siewek/młodych okazów należących do pięciu gatunków roślin (ryc. 16). Stwierdzono istotne różnice między częstością występowania poszczególnych gatunków w skupieniach i w odchodach ($\chi^2 = 19,89$, $df = 4$, $P < 0,001$). Generalnie nie wszystkie gatunki często spotykane w odchodach miały duży udział w skupieniach (przykład *Vaccinium myrtillus*). Co ciekawe, gatunki, których nasiona występowały z niską frekwencją w odchodach miały znaczny udział w skupieniach, np. *Frangula alnus*, *Cerasus* sp. (ryc. 16). Dominowały skupienia jednogatunkowe (97% stwierdzeń). Tylko w dwóch przypadkach (3%) zanotowano skupienia złożone z dwóch i z trzech gatunków każde (*P. serotina* - *Pyrus* sp. oraz *P. serotina* - *Pyrus* sp. - *P. cerasifera*). W przeciwieństwie do niskiej częstości występowania w odchodach, jednym z dominantów wśród skupień siewek była inwazyjna *Prunus serotina*.



Ryc. 16. Frekwencja gatunków roślin w skupieniach powstałych na drodze endozoochorycznego rozsiewania nasion przez ssaki drapieżne (N = 63) oraz frekwencja nasion wybranych gatunków roślin w odchodach wszystkich badanych gatunków ssaków drapieżnych traktowanych łącznie (N = 339).



Ryc. 17. Zależność między liczbą odchodów a liczbą skupień siewek na 250 m odcinkach transektów.

Nie stwierdzono zależności pomiędzy liczbą skupień siewek a liczbą zebranych próbek odchodów w przeliczeniu na 250 m transektu (test Spearmana, $r_s = 0,28$, $P = 0,47$, ryc. 17).

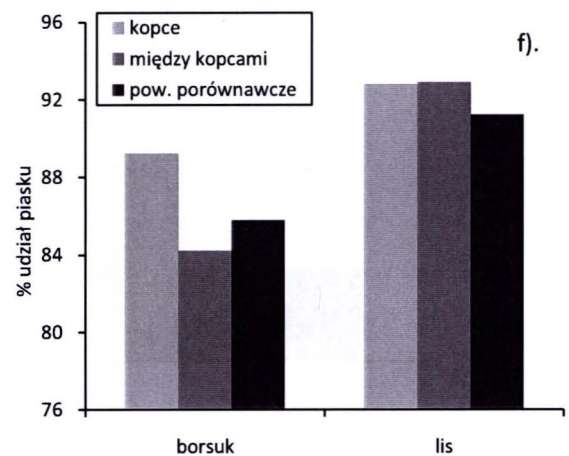
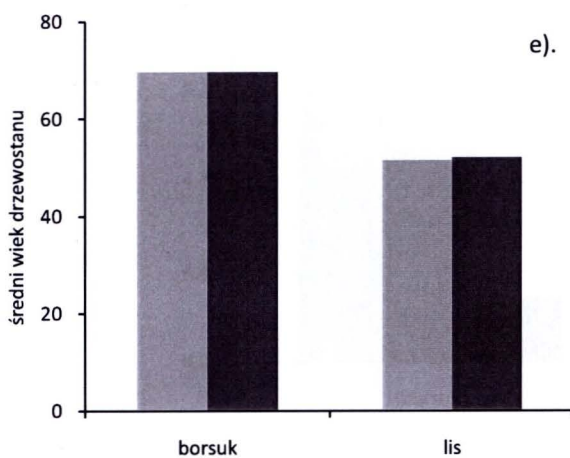
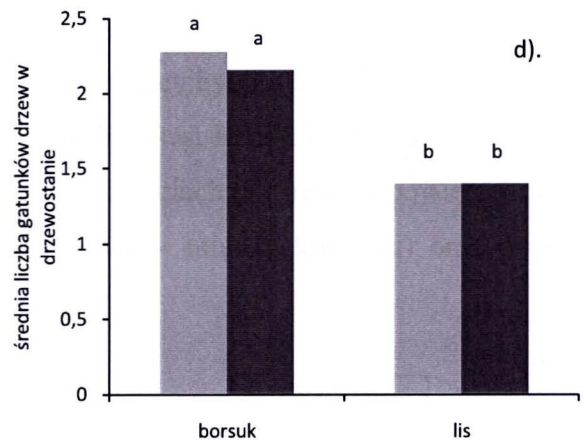
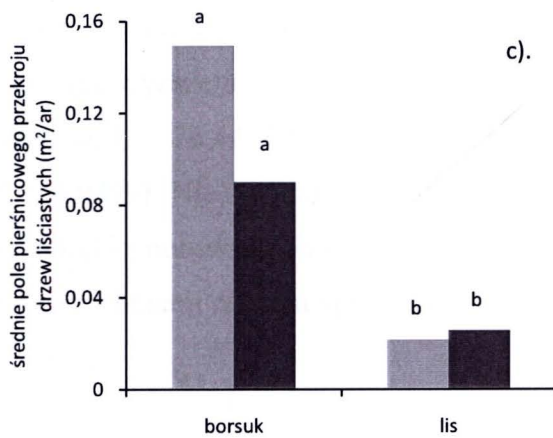
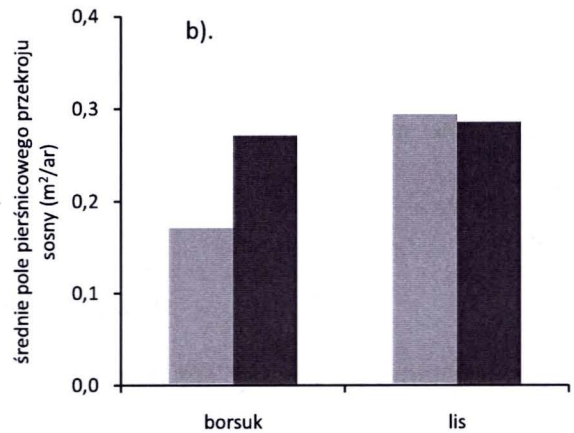
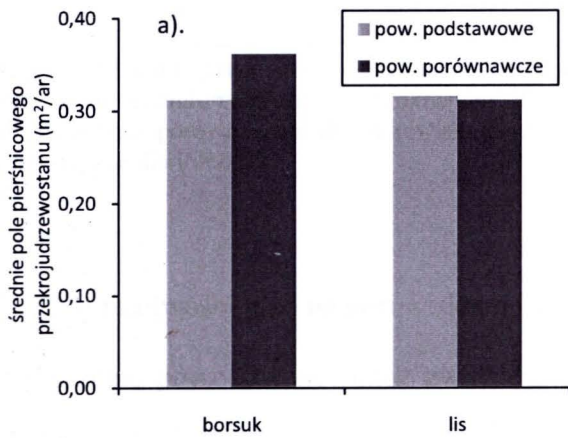
4.2. Warunki glebowe i roślinność na norowiskach lisów i borsuków oraz w ich otoczeniu

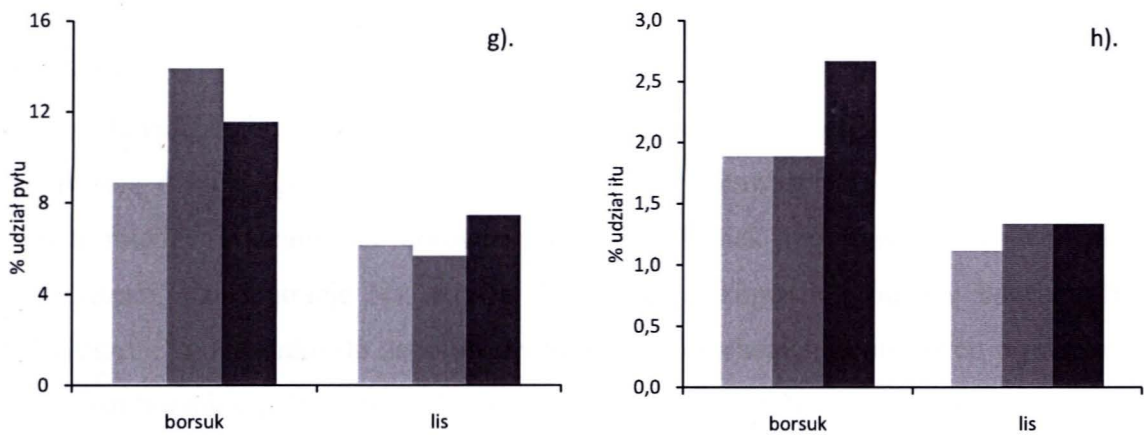
4.2.1. Ogólna charakterystyka środowiska norowisk borsuków i lisów – efekt wybiórczości siedliskowej

Wszystkie badane stanowiska (norowiska) znajdowały się w lasach iglastych, zdominowanych przez sosnę zwyczajną *Pinus sylvestris* (mapa 6 i 7, załącznik; ryc. 18b). Nory borsucze w porównaniu z norami lisimi były zlokalizowane w lasach z istotnie większym bogactwem gatunków drzew (test Kruskala-Wallisa, $H = 18,53$, $P = 0,0262$; ryc. 18d) i większą domieszką drzew liściastych wyrażoną powierzchnią pierścicowego przekroju (test Kruskala-Wallisa, $H = 22,95$, $P = 0,0009$, ryc. 19c). Gatunkiem liściastym towarzyszącym sośnie był zazwyczaj *Quercus robur*. Natomiast nory lisów były związane prawie wyłącznie z monokulturami sosny zwyczajnej. Borsuki lokalizowały swe nory w starszych wiekowo drzewostanach ($69,6 \pm 30,3$ lat) niż lisy ($51,5 \pm 24,4$ lat) (ryc. 18e), choć różnica ta nie była istotna statystycznie (test Kruskala-Wallisa, $H = 5,12$, $P = 0,1630$). Nie wykazano różnic w zwarcu drzewostanu pomiędzy gatunkami ssaków oraz

powierzchniami podstawowymi i porównawczymi (test Kruskala-Wallisa, $H = 1,34$, $P = 0,7183$).

Stwierdzono istotne różnice we frakcjach piasku, pyłu oraz iłu między norowiskami lisa i borsuka (test Kruskal-Wallisa, piasek: $H = 13,15$, $P = 0,0220$, pył: $H = 13,44$, $P = 0,0196$, ił: $H = 12,35$, $P = 0,0303$, ryc. 18f-h). Analiza *post-hoc* nie pozwoliła jednak wykazać bardziej szczegółowych różnic między kategoriami.

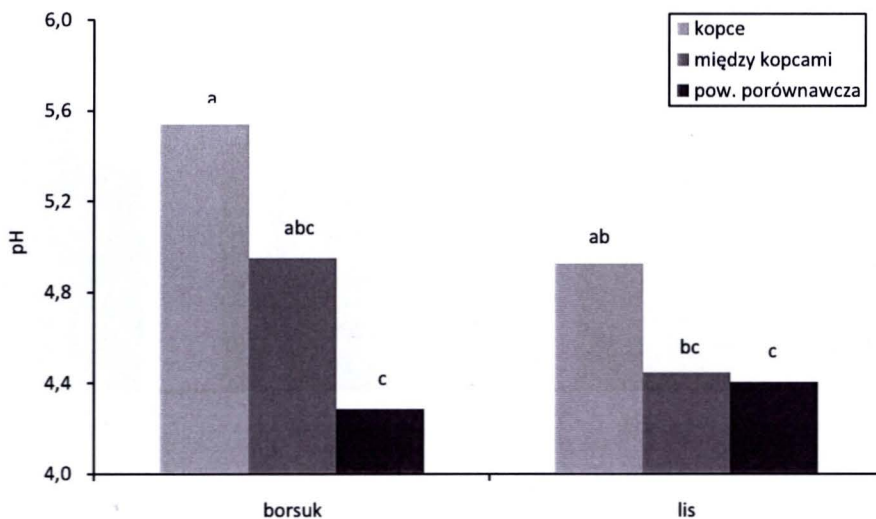




Ryc. 18. Charakterystyka drzewostanu na powierzchniach podstawowych i porównawczych dla lisa i borsuka oraz skład granulometryczny gleb określony dla trzech kategorii zaburzeń – kopiec, między kopcem i powierzchnia porównawcza dla norowisk lisów oraz borsuków. Różne litery oznaczają istotne różnice statystyczne dla $P > 0,05$.

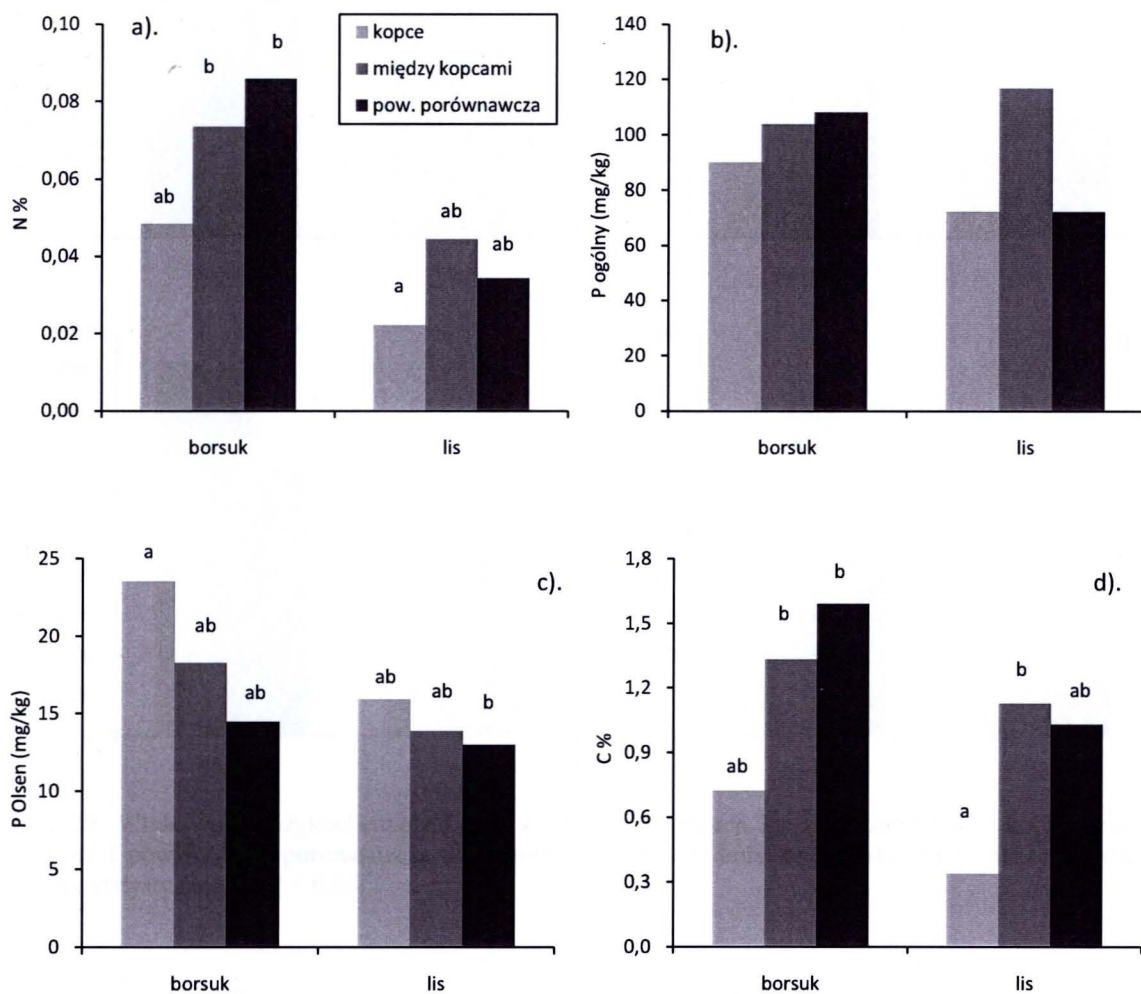
4.2.2 Właściwości gleb na norowiskach i w ich sąsiedztwie

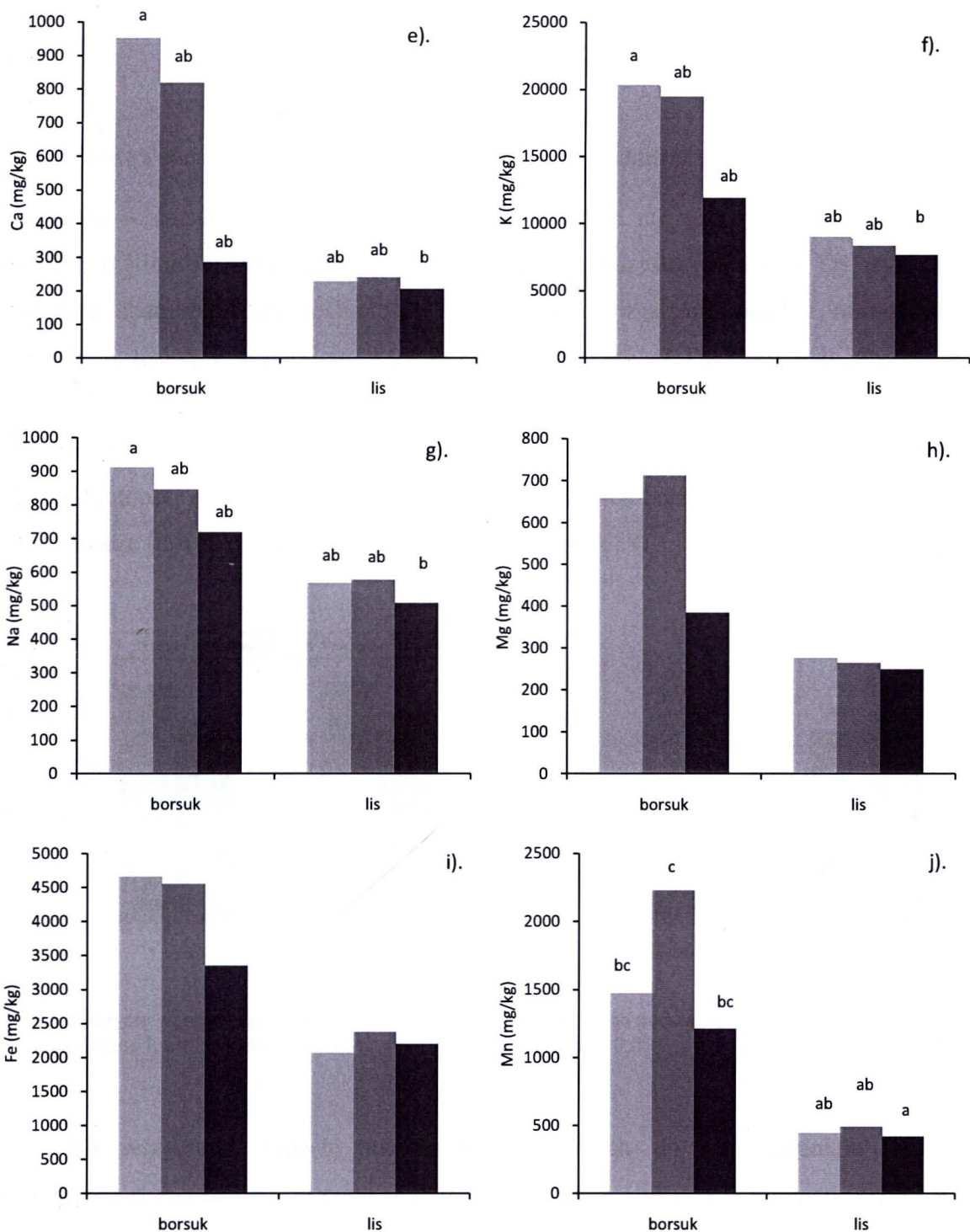
Zaburzenia powodowane przez zwierzęta wywołały znaczne zmiany fizykochemicznych właściwości wierzchniej warstwy gleby (ryc. 19). Intensywne przekopywanie gleby wpływa w dużym stopniu na pH gleby – jej wartości średnie uzyskane dla kopców były znacznie wyższe niż wartości na powierzchniach referencyjnych u borsuka (test Kruskala-Wallisa, $H = 26,44$, $P = 0,0009$) oraz w przypadku lisa (test Kruskala-Wallisa, $H = 26,44$, $P = 0,0499$). Nie stwierdzono istotnych różnic w wartościach pH między powierzchniami w obrębie norowisk obu ssaków drapieżnych (kopce – między kopcami) oraz między powierzchniami referencyjnymi ($P > 0,05$).



Ryc. 19. Wartości pH między trzema kategoriami zaburzeń na powierzchniach badawczych lisa i borsuka. Różne litery oznaczają istotne różnice statystyczne dla $P < 0,05$.

Przemy wykopanego na powierzchnię materiału kopców zawierały istotnie mniej całkowitego C i N w porównaniu z próbkami zebranymi między kopcami i na powierzchniach referencyjnych (ryc. 20a, c). Kopce charakteryzowały się najwyższą zawartością dostępnego fosforu (P Olsen; ryc. 20c). Zawartość fosforu ogólnego była wyższa między kopcami na norowiskach lisów, jednak nie była to różnica istotna statystycznie. Koncentracje Na, K, Ca, Mg i Fe na kopcach i między kopcami były podwyższone w stosunku do zanotowanych na powierzchniach kontrolnych zwłaszcza w przypadku borsuka, jednak nie w każdym przypadku były to różnice istotne statystycznie (test Kruskala-Wallisa; ryc. 20e-i). Zawartość Mn odbiegała nieco od powyższego wzorca i jego najwyższe wartości stwierdzono między kopcami na norowiskach borsuka (ryc. 20j).





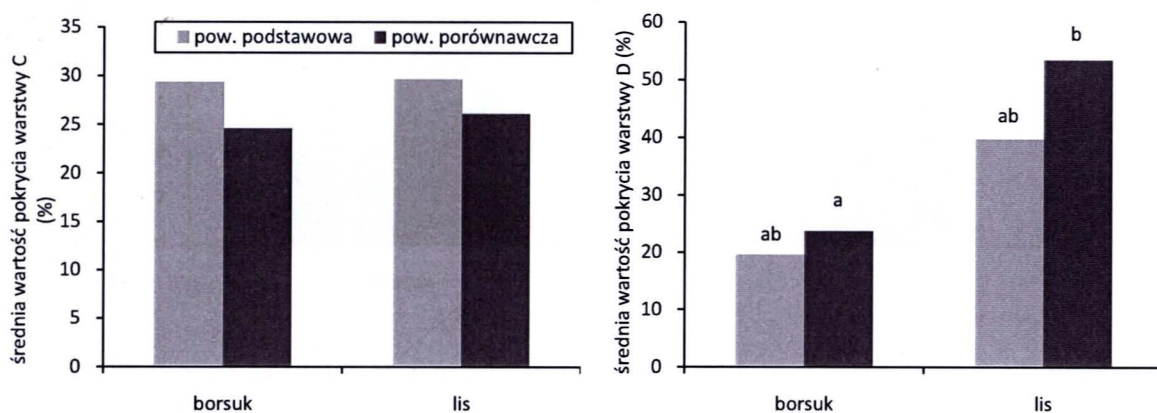
Ryc. 20. Właściwości fizykochemiczne gleb określone dla trzech kategorii zaburzeń – kopiec, międzykopcami i powierzchnia porównawcza dla norwisk lisów oraz borsuków. Różne litery oznaczają istotne różnice statystyczne dla $P < 0,05$.

Można przyjąć, że borsuk ma tendencję do wywierania większego wpływu na właściwości gleby niż lis. W porównaniu z powierzchniami referencyjnymi, na kopcach gleby usypanej przez borsuka występowały prawie dwukrotnie wyższe zawartości K, Mg i P dostępnego dla roślin (P_{Ols}), oraz ponad trzykrotnie więcej Ca, natomiast około dwa razy

mniej N (ryc. 20 oraz tab. 33, załącznik). W przypadku lisa różnice te były znacznie mniejsze.

4.2.3. Warstwa runa leśnego na norowiskach i na powierzchniach porównawczych

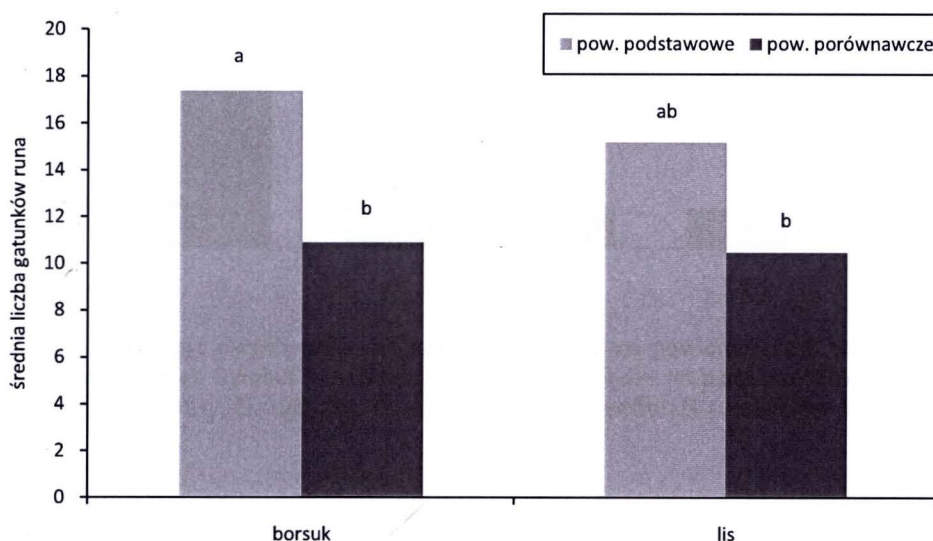
Norowiska w stosunku do powierzchni porównawczych nie różniły się w wartościach pokrycia roślinności runa (warstwa C) i warstwy mszystej (warstwa D) (ryc. 21). Powyższe charakterystyki roślinności nie różnią się znacznie między norowiskami borsuków i lisów, z wyjątkiem wartości pokrycia warstwy D, która była wyższa na powierzchniach porównawczych lisa odróżniając je istotnie od powierzchni porównawczych borsuka (test Kruskala-Wallisa, $H = 11,82$, $P = 0,0302$; ryc. 21b). Na granicy istotności różniły się powierzchnie na norowiskach borsuczych i ich powierzchnie porównawcze (test Kruskala-Wallisa, $H = 11,82$, $P = 0,0689$).



Ryc. 21. Pokrycie warstwy runa i warstwy mszystej na powierzchniach podstawowych i porównawczych lisa i borsuka. Różne litery oznaczają istotne różnice statystyczne dla $P < 0,05$.

Na wszystkich typach powierzchni należących do obu gatunków ssaków drapieżnych stwierdzono występowanie 100 gatunków roślin (z wyłączeniem krzewów i drzew). Najwięcej gatunków występowało na norowiskach borsuków – 84, na powierzchniach porównawczych – 49 gatunków. Na norowiskach lisa i w ich sąsiedztwie wartości te wynosiły odpowiednio: 57 i 36. Spośród ogólnej liczby taksonów 28 (28%) gatunków pojawiło się wyłącznie na norowiskach borsuków. Charakteryzowały się one zazwyczaj pojedynczymi stwierdzeniami. W przypadku lisa 6 (6%) gatunków występowało wyłącznie w obrębie jego norowisk (tj. na powierzchniach podstawowych).

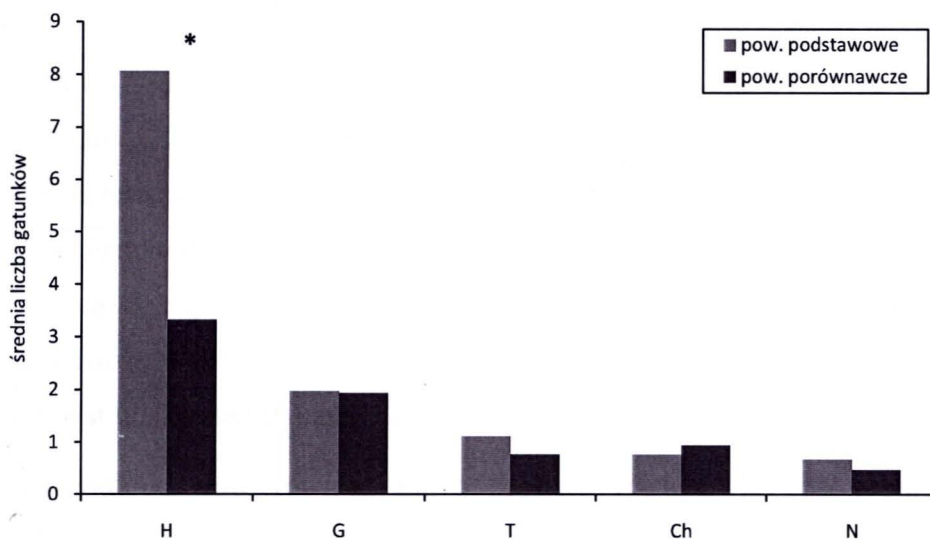
Średnia liczba gatunków roślin w warstwie runa osiągała najwyższe wartości na norowiskach borsuczych (17,4) oraz lisich (15,2), między którymi nie stwierdzono istotnych różnic (test Kruskala-Wallisa, $H = 13,37$, $P > 0,05$, ryc. 22). Tylko norowiska borsucze pod względem tej zmiennej wyróżniały się w stosunku do powierzchni porównawczych (test Kruskala-Wallisa, $H = 13,37$, $P = 0,0245$). U lisa istotnej różnicy w średniej liczbie gatunków runa między powierzchniami podstawowymi i porównawczymi nie stwierdzono (test Kruskala-Wallisa, $H = 13,37$, $P = 0,2069$).



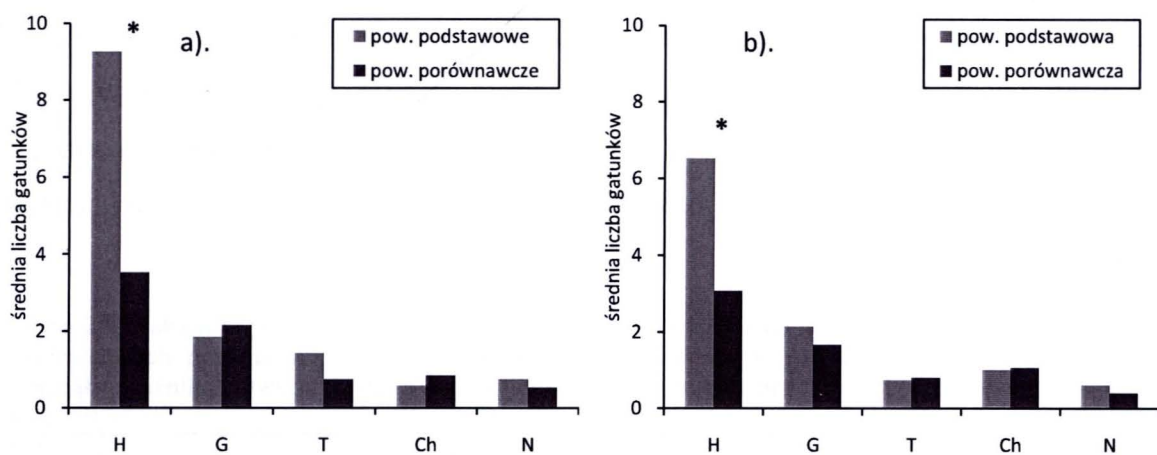
Ryc. 22. Porównanie średnich liczb gatunków runa na norowiskach lisa i borsuka oraz w ich sąsiedztwie. Różne litery oznaczają istotne różnice statystyczne dla $P < 0,05$.

Podobieństwo zespołów roślin endozochorycznych między powierzchniami podstawowymi i porównawczymi lisa i borsuka, obliczone za pomocą wskaźnika Jaccarda, wynosiło odpowiednio: $JI = 0,47$ oraz $JI = 0,50$. Podobieństwo zespołu gatunków między powierzchniami podstawowymi lisa i borsuka wynosiło $JI = 0,50$, natomiast między powierzchniami porównawczymi $JI = 0,52$. Wartość wskaźnika Jaccarda obliczona jako średnia z wartości uzyskanych dla poszczególnych par powierzchni podstawowych i porównawczych oddzielnie u lisów i borsuków wynosiła odpowiednio: $JI = 0,41$ ($SD = 0,17$, $N = 15$), $JI = 0,24$ ($SD = 0,13$, $N = 19$ – niższe wielkości próby N w tej analizie niż podano w metodach są efektem brak kompletnych danych dla części nor). Wartości te różniły się istotnie (test U, $Z = -3,09$, $P = 0,002$). Rozpiętość otrzymanych wyników pomiędzy parami porównywanych powierzchni u lisa zawierała się w przedziale od 0,17

do 0,87, natomiast u borsuka od 0 do 0,59. Nie stwierdzono zależności między wiekiem norowiska/okresem jego użytkowania, a wartością podobieństwa zespołu roślin między powierzchniami podstawową i porównawczą (test Spearmana, $r_s = -0,11$, $P > 0,05$).



Ryc. 23. Rozkład form życiowych roślin na norowiskach oraz na powierzchniach referencyjnych (lisy i borsuki traktowane łącznie). Symbol * oznacza istotną różnicę między grupami powierzchni. Oznaczenia osi poziomej: H – hemikryptofity, G – geofity, T – terofity, Ch – chamefity, N – nanofanerofity.



Ryc. 24. Rozkład form życiowych roślin na norowiskach oraz na powierzchniach referencyjnych u borsuka (a) i lisa (b). Symbol * oznacza istotną różnicę między grupami powierzchni. Oznaczenia osi poziomej: H – hemikryptofity, G – geofity, T – terofity, Ch – chamefity, N – nanofanerofity.

Na wszystkich powierzchniach oprócz geofitów (łącznie 17 gatunków), terofitów (9 gatunków), nanofanerofitów (3 gatunki) i chamefitów (6 gatunków) najliczniej reprezentowaną grupą były hemikryptofity (65 gatunków). Średnia liczba gatunków hemikryptofitów była istotnie wyższa na norowiskach (obu gatunków traktowanych łącznie) niż na powierzchniach porównawczych (test U, $Z = 4,74$, $P < 0,0000$). Pomiędzy

pozostałymi grupami roślin istotnych różnic nie stwierdzono. Różnice między powierzchniami podstawowymi i porównawczymi dla obu gatunków traktowanych oddzielnie zachowują istotność jedynie w przypadku grupy hemikryptofitów (test Kruskala-Wallisa, $H = 24,70$, borsuk: $P = 0,0005$, lis: $P = 0,0421$, ryc. 23 i 24).

Do grupy hemikryptofitów należą gatunki, które występowały częściej na obszarze norowisk borsuków (*Urtica dioica*, *Chelidonium maius*, *Geum urbanum*, *Festuca gigantea*, *Geranium robertianum*, *Dryopteris filix-mas*, *Galeopsis tetrahit*, *Torilis japonica*, *Mycelis muralis*). Istotnie częstszym występowaniem na norowiskach lisów niż na powierzchniach porównawczych charakteryzował się *Hieracium pilosella*. Blisko statystycznej istotności występowały: *Leontodon* sp. oraz *Veronica officinalis* (tab. 27). Jedynie na powierzchniach porównawczych lisów istotnie częściej niż na norowiskach występował *Melampyrum pratense*. Natomiast blisko statystycznej istotności stwierdzono *Calluna vulgaris*.

Niektóre gatunki traw również nieco częściej występowały na zaburzonych powierzchniach z norowiskami niż na powierzchniach porównawczych. Dotyczy to, poza wspomnianą wcześniej *Festuca gigantea*, szczególnie gatunków: *Danthonia decumbens*, *Deschampsia flexuosa*, *Agrostis tenuis*, *Holcus lanatus*, *Milium effusum*.

Warto zwrócić uwagę na gatunki związane z runem zbiorowisk leśnych, które częściej (choć nie zawsze istotnie) były stwierdzane na powierzchniach referencyjnych. Dotyczy to, np. *Calluna vulgaris*, *Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*. Pełną listę roślin zawierającą również gatunki występujące incydentalnie zawiera tabela 32 (załącznik).

Tabela 27. Wskaźniki przywiązania wybranych gatunków roślin runa do norowisk lisów i borsuków lub do powierzchniach porównawczych. Prezentowana w tabeli wartość P dotyczy najwyższej wartości, jaką osiągnął wskaźnik przywiązania dla danego gatunku rośliny. Pogrubioną czcionką przedstawiono wskaźniki dla $P < 0,05$.

Gatunek	N	Borsuk nory	Borsuk pow. porówn.	Lis nory	Lis pow. porówn.	P
<i>Urtica dioica</i>	15	38,9	1,4	2,6	0	0,002
<i>Geum urbanum</i>	10	32,5	0,7	0,6	0	0,002
<i>Mycelis muralis</i>	12	30,9	5,6	0	0	0,001
<i>Festuca gigantea</i>	9	28,0	0	3,2	0	0,007
<i>Geranium robertianum</i>	9	26,3	3,0	0	0	0,007
<i>Chelidonium maius</i>	9	25,8	1,1	0,6	0	0,01
<i>Hieracium pilosella</i>	11	3,4	1,5	25,6	0	0,007
<i>Galeopsis tetrahit</i>	23	24,6	6,9	5,3	2,4	0,065

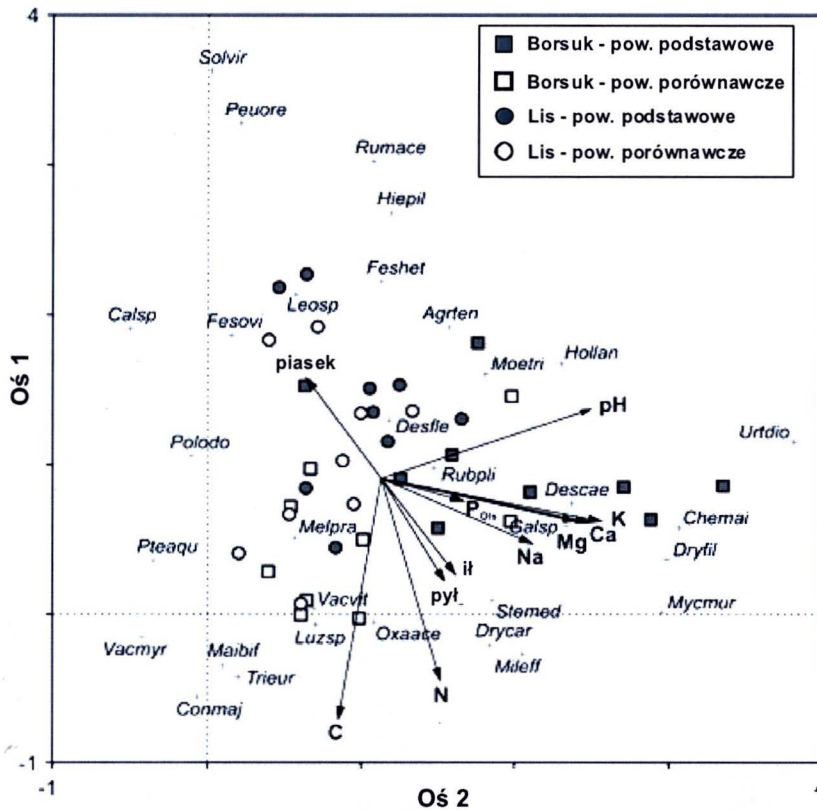
<i>Melampyrum pratense</i>	15	1,2	4,8	1,9	23,8	0,028
<i>Deschampsia flexuosa</i>	20	5,9	3,4	23,5	3,1	0,054
<i>Dryopteris filix mas</i>	13	22,9	4,8	2,0	0	0,023
<i>Torilis japonica</i>	4	21,1	0	0	0	0,009
<i>Festuca ovina</i>	28	2,5	6,8	19,3	20,8	0,229
<i>Calluna vulgaris</i>	10	0	4,1	2,2	19,2	0,053
<i>Leontodon sp.</i>	14	8,3	1,3	19,2	0,5	0,056
<i>Agrostis tenuis</i>	22	19,0	4,2	18,9	0,2	0,233
<i>Maianthemum bifolium</i>	17	4,6	18,4	4,1	1,8	0,137
<i>Stellaria media</i>	9	17,2	3,9	0,7	0	0,059
<i>Convallaria majalis</i>	27	8,5	16,6	5,3	9,8	0,547
<i>Veronica officinalis</i>	4	1,1	0	15,8	0	0,058
<i>Calamagrostis sp.</i>	9	1,6	1,6	0,7	15,8	0,083
<i>Hieracium murorum</i>	11	15,7	0,4	2,8	2,8	0,185
<i>Rubus plicatus</i>	33	13,2	13,0	15,2	7,6	0,920
<i>Vaccinium myrtillus</i>	25	3,0	13,8	7,5	14,8	0,690
<i>Solidago virgaurea</i>	13	5,6	0,3	14,0	5,0	0,287
<i>Fallopia convolvulus</i>	8	13,6	1,6	2,5	0	0,152
<i>Corynephorus canescens</i>	5	0	0	13,3	4,4	0,136
<i>Polygonatum odoratum</i>	21	3,3	12,9	11,8	5,3	0,669
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	9	0,5	2,0	12,7	3,2	0,313
<i>Deschampsia caespitosa</i>	14	12,6	2,7	9,6	0,5	0,416
<i>Holcus lanatus</i>	12	12,6	1,8	7,2	0,5	0,354
<i>Bidens tripartitus</i>	5	0,9	0	12,5	1,4	0,176
<i>Rumex acetosella</i>	9	2,8	0	12,0	5,0	0,342
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	15	1,0	4,0	9,6	11,9	0,509
<i>Oxalis acetosella</i>	13	2,4	2,4	11,9	5,1	0,424
<i>Dryopteris carthusiana</i>	22	7,5	11,6	8,3	5,3	0,903
<i>Moehringia trinervia</i>	14	11,4	2,9	6,1	2,0	0,533
<i>Festuca heterophylla</i>	9	4,1	0	3,3	11,1	0,367
<i>Conyza canadensis</i>	4	11,1	0	2,0	0	0,195
<i>Viola reichenbachiana</i>	7	10,8	0	9,7	0	0,245
<i>Pteridium aquilinum</i>	9	1,8	10,7	0,7	2,9	0,351
<i>Trientalis europaea</i>	11	0,4	3,7	5,9	10,5	0,642
<i>Luzula sp.</i>	18	2,3	6,4	10,2	10,2	0,862
<i>Milium effusum</i>	8	9,9	2,5	1,0	1,0	0,321
<i>Danthonia decumbens</i>	5	8,6	0	6,1	0	0,376
<i>Taraxacum officinale</i>	4	4,6	0	7,5	0	0,359
<i>Carex caryophylla</i>	4	0	1,1	7,0	1,8	0,514

<i>Ajuga reptans</i>	3	6,4	0	2,6	0	0,616
<i>Impatiens parviflora</i>	5	4,3	5,1	0	0,7	0,720
<i>Solanum dulcamara</i>	4	4,9	1,2	2,0	0	0,799
<i>Lysimachia nummularia</i>	4	4,6	0	1,9	1,9	0,893
<i>Polygonatum multiflorum</i>	5	3,8	1,0	1,5	1,5	1,000

4.2.4. Zróżnicowanie roślinności runa leśnego a zmienność warunków glebowych na norowiskach i na powierzchniach porównawczych

Analiza ordynacyjna wykazała, że różnice w składzie gatunkowym warstwy runa na norowiskach lisów i borsuków wynikają głównie z odmiennych preferencji siedliskowych obu gatunków ssaków pod względem lokalizacji norowisk (ryc. 25). Gradient żyzności siedlisk, reprezentowany przez zawartość azotu, udział frakcji piaszczystej i pylastej przebiega od powierzchni badawczych na norowiskach lisa znajdujących się w górnej, lewej stronie diagramu do powierzchni badawczych na norowiskach borsuka usytuowanych w dolnej, prawej części diagramu. Zgodnie z tym gradientem zespół gatunków charakteryzujących siedliska uboższe – stwierdzone głównie na powierzchniach badawczych lisa (*Peucedanum oreoselinum*, *Festuca ovina*, *Leontodon* sp.) ustępuje gatunkom roślin typowych dla siedlisk żyzniejszych – stwierdzanych na powierzchniach badawczych borsuka (*Milium effusum*, *Chelidonium majus*, *Stellaria media*).

Obecność drugiego gradientu zdradzają zmieniające się zawartości metali i pH. Wzrost pH i zawartości takich pierwiastków jak Ca, Na, K i Mg wskazują na efekt zaburzenia powierzchni gruntu spowodowany przekopywaniem gleby. Można przyjąć, że gradient zaburzeń przebiega równoległe do poziomej osi diagramu. Opisywany gradient przechodzi z chmury punktów reprezentujących niezaburzone powierzchnie kontrolne oraz gatunków wykazujących związek ze stabilnymi siedliskami leśnymi (*Vaccinium myrtillus*, *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*). Po drugiej stronie tego gradientu (prawa strona diagramu) znajdują się zaburzone powierzchnie z norowiskami, szczególnie borsuczymi. Rejon ten charakteryzuje się obecnością gatunków roślin związanych z zaburzeniami i nawożeniem, np. *Urtica dioica*, *Mycelis muralis*, *Chelidonium maius*.

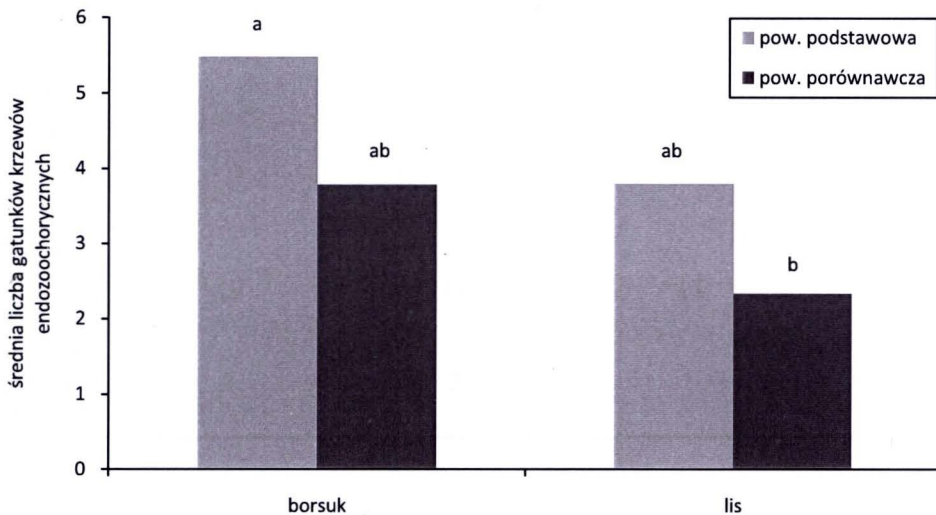


Ryc. 25. Diagram DCCA pokazujący związek pomiędzy zróżnicowaniem właściwości fizykochemicznych gleb a zróżnicowaniem składu gatunkowego warstwy runa. W analizie uwzględniono 36 powierzchni badawczych pogrupowanych w 4 kategorie (patrz legenda) oraz 32 gatunki roślin zielnych zestawionych w tabeli 27. Skróty nazw gatunkowych stworzono z trzech pierwszych liter nazwy rodzajowej i gatunkowej. Wartości własne dla osi 1 i 2 wynosiły odpowiednio 0,415 oraz 0,283. Obie osie wyjaśniają 18,8% zmienności danych dotyczących gatunków roślin i 45,3% zmienności w relacjach między gatunkiem i środowiskiem.

4.2.5. Występowanie krzewów i drzew endozoochorycznych przy norowiskach oraz w ich sąsiedztwie

Na wszystkich typach powierzchni badawczych należących do lisa i borsuka łącznie stwierdzono występowanie 22 gatunków krzewów i drzew endozoochorycznych. W przypadku lisa norowiska charakteryzowały się większym bogactwem gatunkowym niż powierzchnie porównawcze, natomiast w przypadku borsuka na powierzchniach obu typów wystąpiła niemal identyczna liczba gatunków (tab. 28). Na norowiskach obu gatunków ssaków stwierdzono 13 wspólnych gatunków tej grupy roślin, natomiast na powierzchniach referencyjnych: 8. Do gatunków, które wystąpiły tylko na jednym typie powierzchni zalicza się głównie gatunki akcesoryczne pojawiające się w obrębie powierzchni raczej przypadkowo. Należą tu: *Rosa* sp., *Berberis vulgaris*, *Ribes uva-crispa* (borsuk – powierzchnie podstawowe), *Sorbus intermedia*, *Amelanchier* sp. (borsuk – powierzchnie porównawcze), *Euonymus europaeus* (lis – powierzchnie podstawowe). Na

znacznej liczbie powierzchni każdego typu stwierdzano grupę gatunków typowych dla siedliska, w którym zakładane były norowiska: *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus* oraz *Juniperus communis*. Gatunki te częściej występowały na powierzchniach porównawczych. Bogactwo gatunkowe roślin owocowych na norowiskach kształtowało się w zależności od gatunku ssaka użytkującego dane norowisko. Największą średnią liczbę krzewów i drzew endozoochorycznych stwierdzono na norowiskach borsuka, jednak wartość ta różniła się istotnie tylko od średniej dla powierzchni porównawczych lisa (test Kruskala-Wallisa, $H = 18,23$, $P = 0,0002$, ryc. 26).

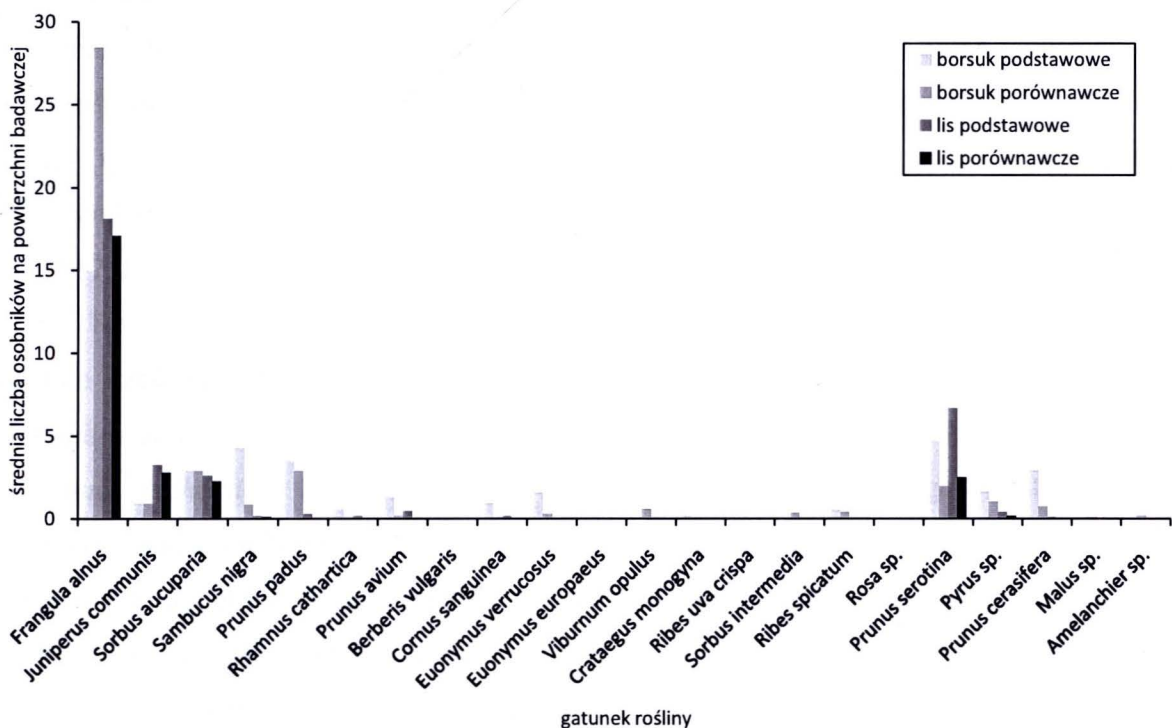


Ryc. 26. Średnia liczba gatunków krzewów i drzew endozoochorycznych na powierzchniach podstawowych i porównawczych lisa oraz borsuka. Różne litery oznaczają istotne różnice statystyczne dla $P < 0,05$.

Tabela 28. Liczba wystąpień i stałość występowania poszczególnych gatunków roślin endozoochorycznych w zależności od typu powierzchni badawczej i gatunku ssaka użytkującego norowiska. Symbol N oznacza liczbę wystąpień, S% oznacza stałość występowania (stosunek liczby powierzchni badawczych, na których stwierdzono dany gatunek rośliny do liczby wszystkich powierzchni danej grupy).

Gatunek	Borsuk (N = 20)				Lis (N = 17)			
	Pow. podstawowa		Pow. porównawcza		Pow. podstawowa		Pow. porównawcza	
	N	S%	N	S%	N	S%	N	S%
<i>Frangula alnus</i>	16	80	17	85	13	76	12	71
<i>Sorbus aucuparia</i>	15	75	16	80	9	53	6	41
<i>Pyrus sp.</i>	13	65	8	40	7	41	2	12
<i>Prunus cerasifera</i>	13	65	4	20	2	12		
<i>Sambucus nigra</i>	12	60	3	15	2	12	1	6
<i>Prunus serotina</i>	7	35	5	25	8	47	4	23
<i>Prunus padus</i>	7	35	5	25	2	12	1	6
<i>Juniperus communis</i>	6	30	6	30	9	53	9	47

<i>Cerasus avium</i>	5	25	2	10	2	12
<i>Rhamnus cathartica</i>	4	20	1	5	2	12
<i>Cornus sanguinea</i>	2	10	1	5	1	6
<i>Viburnum opulus</i>	2	10	3	15	1	6
<i>Crataegus sp.</i>	1	5	1	5		
<i>Malus sp.</i>	1	5	1	5	1	6
<i>Rosa sp.</i>	1	5				
<i>Ribes uva crisa</i>	1	5				
<i>Ribes spicatum</i>	1	5	1	5		1 6
<i>Berberis vulgaris</i>	1	5				
<i>Euonymus verrucosus</i>	1	5	1	5		
<i>Euonymus europaeus</i>					1	6
<i>Sorbus intermedia</i>			1	5		
<i>Amelanchier sp.</i>			1	5		
Sumaryczna liczba gatunków		19		18		14
Gatunki występujące tylko na danym typie powierzchni		3		2		1



Ryc. 27. Średnia liczba osobników poszczególnych gatunków roślin z uwzględnieniem typu powierzchni badawczej i gatunku ssaka użytkującego norowisko.

Również liczba okazów krzewów jest zwykle większa na powierzchniach z norowiskami niż na powierzchniach porównawczych. Jedyne wyjątki stanowią *Frangula alnus*, która występuje znacznie liczniej na powierzchniach porównawczych w sąsiedztwie norowisk borsuka niż na jego norowiskach (ryc. 27), jednakże nie jest to różnica istotna statystycznie (Kruskal-Wallis, $H = 3,05$, $P = 0,3836$). Jest to jeden z trzech gatunków rodzimych występujących często na powierzchniach wszystkich typów (wraz z *Juniperus communis* oraz *Sorbus aucuparia*).

Wskaźnik podobieństwa Jaccarda charakteryzujący podobieństwo między powierzchniami podstawowymi i porównawczymi w przypadku lisa i borsuka wynosił odpowiednio: $JI = 0,47$ oraz $JI = 0,76$. Podobieństwo zespołu gatunków roślin endozoochorycznych między powierzchniami podstawowymi lisa i borsuka wynosiło $JI = 0,65$, natomiast między powierzchniami porównawczymi $JI = 0,44$.

Średnia wartość wskaźnika Jaccarda obliczona dla wszystkich par powierzchni podstawowych i porównawczych w przypadku lisa i borsuka wynosiła odpowiednio: $JI = 0,47$ ($SD = 0,30$, $N = 17$), $JI = 0,46$ ($SD = 0,21$, $N = 20$). Wartości te były niemal identyczne i nie różniły się istotnie (test U, $Z = -0,36$, $P > 0,05$). Ten sposób obliczania wartości indeksu Jaccarda generuje nieco odmienne wyniki niż ten sam indeks obliczony dla sumarycznej liczby gatunków, szczególnie w przypadku borsuka. Rozpiętość otrzymanych wyników pomiędzy parami porównywanych powierzchni u lisa zawierała się w przedziale od 0 do 1, natomiast u borsuka od 0 do 0,86. Nie stwierdzono zależności między wiekiem norowiska/okresem jego użytkowania, a wartością podobieństwa zespołu roślin endozoochorycznych na norowisku i na powierzchni porównawczej (test Spearmana, $r_s = 0,17$, $P > 0,05$).

Na powierzchniach usytuowanych na norowiskach borsuka krzewami/drzewami istotnie częściej notowanymi niż gdziekolwiek indziej były: *Sambucus nigra*, *Prunus cerasifera* oraz *Pyrus* sp. Blisko poziomu statystycznej istotności była wyższa frekwencja *Rhamnus cathartica* na norowiskach borsucznych. Efekt częstszego występowania gatunków endozoochorycznych dotyczył tylko norowisk borsuków (tab. 29). Zjawiska takiego nie stwierdzono w przypadku pozostałych powierzchni badawczych. Wyraźnie wyższa choć nieistotnie statystycznie była frekwencja *Frangula alnus* na powierzchniach referencyjnych przy norowiskach borsuka.

Gatunkami obcymi związanymi z norowiskami były *Pyrus* sp. oraz *Prunus cerasifera*. Obecność *Prunus serotina* oraz *Malus* sp. przy norowiskach okazała się

przypadkowa. Pozostałe gatunki obce (*Sorbus intermedia* oraz *Amelanchier* sp.) wystąpiły tylko raz i nie uwzględniono ich w niniejszych analizach.

Tabela 29. Wskaźniki przywiązania wybranych gatunków drzew i krzewów do norowisk lisów i borsuków oraz do powierzchni porównawczych. Prezentowana w tabeli wartość P dotyczy najwyższej wartości wskaźnika przywiązania. Pogrubioną czcionką przedstawiono wskaźniki dla $P < 0,05$.

Gatunek	N	Borsuk nory	Borsuk pow. porówn.	Lis nory	Lis pow. porówn.	P
<i>Sambucus nigra</i>	13	51,8	1,1	0	0	0,001
<i>Prunus cerasifera</i>	14	48,8	1,4	0,1	0	0,002
<i>Frangula alnus</i>	37	7,1	30,2	9,2	8,7	0,089
<i>Pyrus sp.</i>	15	26,6	10,8	0,2	0	0,022
<i>Sorbus aucuparia</i>	30	17,9	22,4	5,6	2,2	0,241
<i>Rhamnus cathartica</i>	3	15,8	0	0	0	0,063
<i>Prunus serotina</i>	11	13,1	5,8	0,2	0,6	0,417
<i>Prunus padus</i>	8	12,6	8,2	0	0	0,327
<i>Cerasus avium</i>	4	11,8	1,3	0	0	0,123
<i>Juniperus communis</i>	17	1,5	4,2	11,2	10,8	0,775
<i>Viburnum opulus</i>	2	0	10,5	0	0	0,236
<i>Cornus sanguinea</i>	3	9,5	0,5	0	0	0,195
<i>Euonymus verrucosus</i>	3	4,3	0,8	0,2	0	0,812
<i>Crataegus monogyna</i>	2	3,9	1,3	0	0	0,759
<i>Malus sylvestris</i>	3	2,0	2,0	1,6	0	1,000

4.3. Przynależność gatunkowa nasion rozprzestrzenianych w odchodach ssaków (lisa i borsuka) a skład gatunkowy krzewów endozoochorycznych przy norowiskach

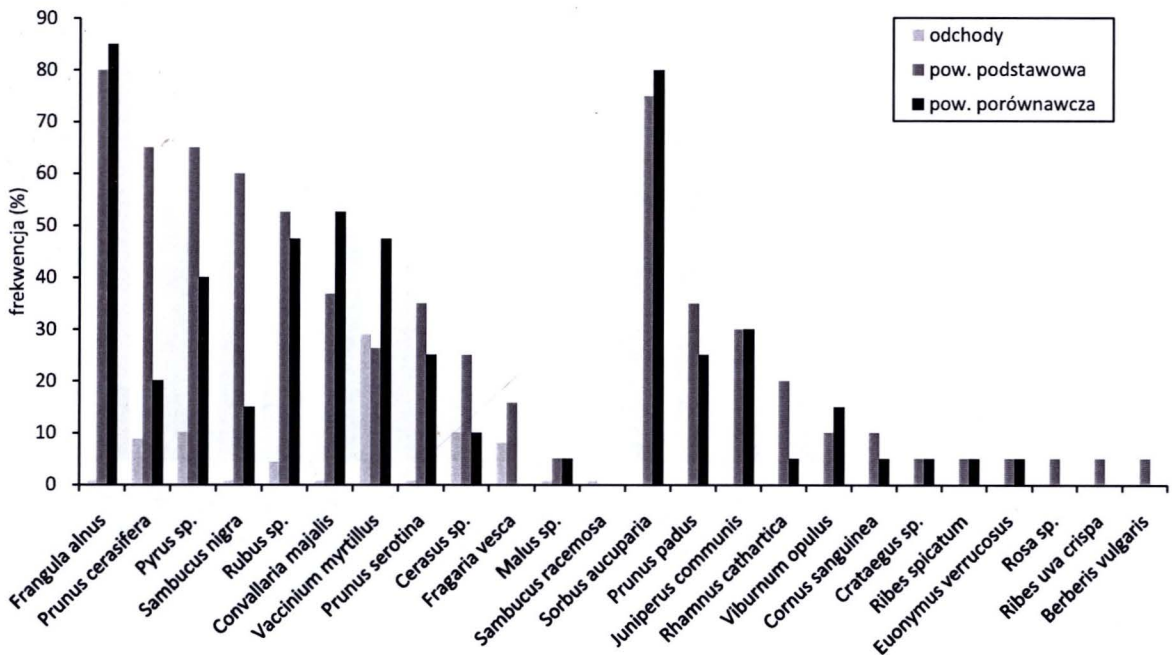
4.3.1. Frekwencja występowania nasion w odchodach i roślin endozoochorycznych przy norach

Borsuk. Duży udział nasion *Vaccinium myrtillus* w odchodach borsuka nie przekłada się na większy udział tego gatunku w runie powierzchni na norowiskach. Roślina ta wręcz ustępuje z norowisk, charakteryzując się większą frekwencją na powierzchniach porównawczych.

Sambucus nigra, którego nasiona stwierdzono incydentalnie w odchodach borsuka jest gatunkiem częstym i licznym na norowiskach tego ssaka.

Nasiona *Pyrus* sp. oraz *Prunus cerasifera* (tu traktowana łącznie z *P. domestica*) były stwierdzane w pokarmie borsuka. Częstsze występowanie tych roślin stwierdzono przy norowiskach borsuków (ryc. 28 i tab. 29).

Spośród roślin endozoochorycznych, których nasiona nie zostały wykazane w odchodach, a rosły przy norowiskach borsuka należy wymienić: *Sorbus aucuparia*, *Juniperus communis*, *Rhamnus cathartica*, *Prunus padus* (występujące z frekwencją ponad 10%) oraz charakteryzujące się pojedynczymi wystąpieniami: *Cornus sanguinea*, *Crataegus* sp., *Rosa* sp. *Viburnum opulus*, *Ribes uva-crispa*, *Ribes spicatum*, *Berberis vulgaris*, *Euonymus verrucosus*.



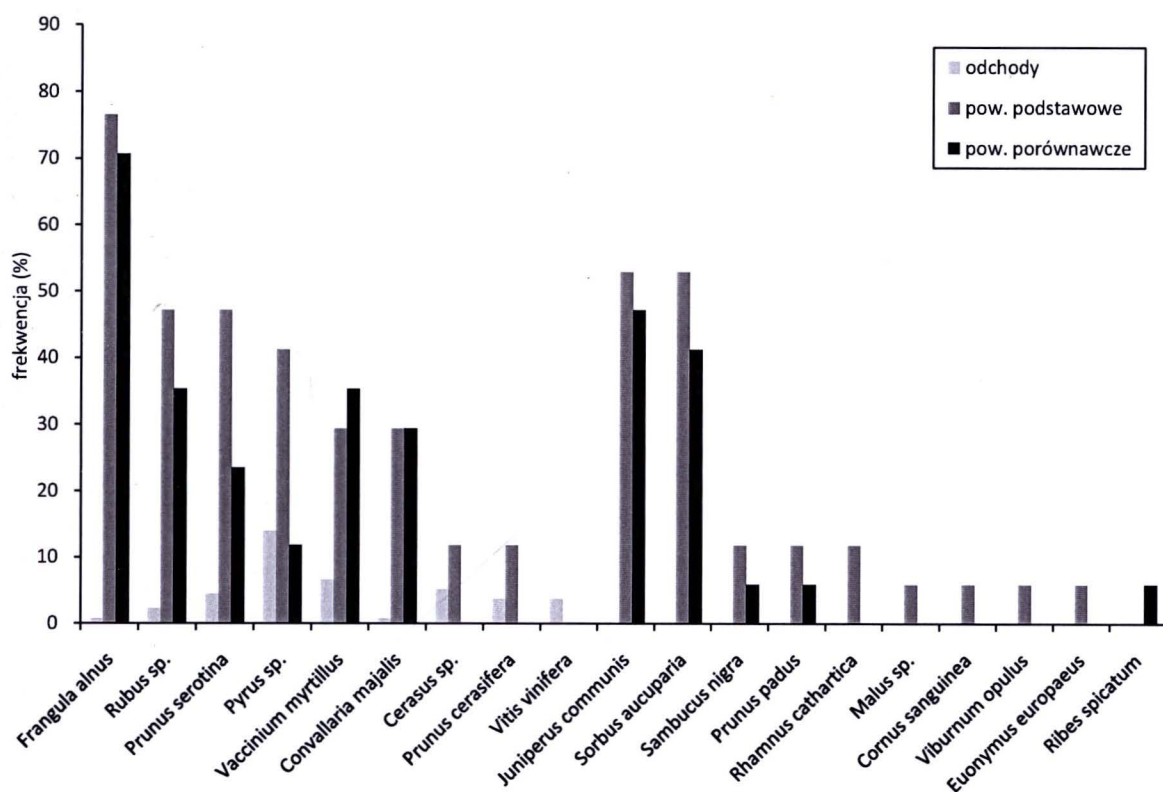
Ryc. 28. Frekwencja nasion poszczególnych gatunków roślin stwierdzonych w odchodach borsuka oraz frekwencja roślin endozoochorycznych stwierdzonych na norowiskach (powierzchnie podstawowe) oraz w ich sąsiedztwie (powierzchnie porównawcze).

Lis. Nasiona *Pyrus* sp., które częściej można spotkać w odchodach lisa również częściej występują na norowiskach (ryc. 29 i tab. 29). W dwóch przypadkach: *Cerasus* sp. oraz *Prunus cerasifera/domestica* – gatunki stwierdzone w pokarmie oraz na powierzchniach podstawowych, nie zanotowano ich natomiast na powierzchniach porównawczych.

Zarówno skład gatunkowy nasion w odchodach lisa oraz skład gatunkowy krzewów endozoochorycznych przy jego norowiskach są uboższe niż w przypadku borsuka. Spośród roślin endozoochorycznych, których nasiona nie zostały wykazane w odchodach lisa,

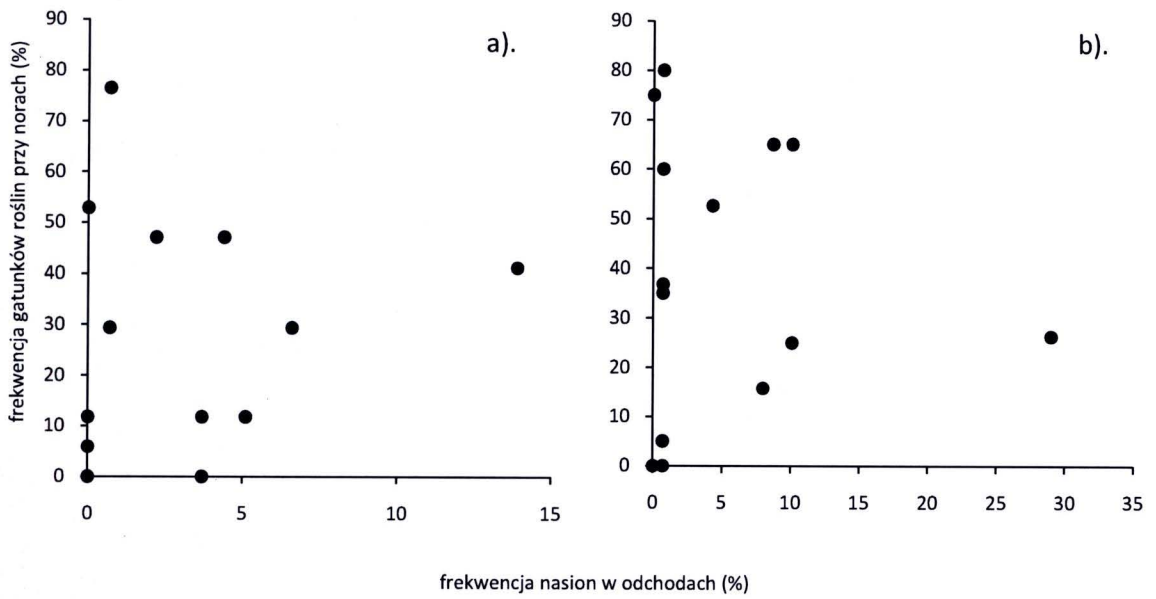
natomiast rosły one przy jego norowiskach należy wymienić: *Sorbus aucuparia*, *Juniperus communis* (dominanty), oraz gatunki akcesoryczne: *Rhamnus cathartica*, *Prunus padus*, *Malus* sp., *Euonymus europaeus*, *Cornus sanguinea*, *Viburnum opulus*, *Sambucus nigra*.

Podobieństwo składu gatunkowego nasion z odchodów i roślin endozoochorycznych przy norach wyrażone wskaźnikiem Jaccarda w przypadku lisa wynosiło 0,53, natomiast u borsuka $IJ = 0,55$.



Ryc. 29. Frekwencja nasion poszczególnych gatunków roślin stwierdzonych w odchodach lisa oraz frekwencja roślin endozoochorycznych stwierdzonych na norowiskach (powierzchnie podstawowe) oraz w ich sąsiedztwie (powierzchnie porównawcze).

Pomiędzy frekwencją nasion gatunków roślin stwierdzonych w odchodach a frekwencją tych samych gatunków roślin endozoochorycznych występujących przy norach (w tej analizie wykorzystano dane tylko z powierzchni podstawowych) nie stwierdzono istotnych zależności: lis (test Spearmana, $r_s = 0,26$, $P = 0,3721$), borsuk (test Spearmana, $r_s = 0,05$, $P = 0,8606$, ryc. 30).



Ryc. 30. Zależność między frekwencją nasion danego gatunku w odchodach a frekwencją tego gatunku rośliny endozoochorycznej na norowiskach (powierzchnia podstawowa). Wykres a). lis, b). borsuk.

5. DYSKUSJA

5.1. Ssaki drapieżne a endozoochoryczne rozprzestrzenianie nasion

Można przyjąć, że najbardziej owocożernymi ssakami drapieżnymi (pod względem liczby zjadanych gatunków owoców oraz odsetka odchodów z nasionami, a także masowego udziału nasion w odchodach) są kuny. Prawdopodobnie zjawisko to dotyczy całego zasięgu geograficznego rodzaju *Martes*, ponieważ do podobnych wniosków dochodzą również inni badacze (Tsuji et al. 2011). Interesującym jest fakt, że pod względem wspomnianej powyżej owocożerności w warunkach środkowej Europy kunom dorównują borsuki. Lisy charakteryzują się mniejszym udziałem owoców w diecie pod względem liczby rozprzestrzenianych gatunków, jak również odsetka odchodów zawierających owoce (ale już nie koniecznie pod względem liczby i masy rozprzestrzenianych nasion). Zdarza się, że jednorazowo przenoszą one więcej nasion niż kuny. Dzieje się tak ze względu na różnice w rozmiarach ciała i masie odchodów między tymi drapieżnikami (tab. 31, załącznik). Z ekologicznego punktu widzenia ewaluacja wagi ssaków drapieżnych jako wektorów nie ogranicza się tylko do charakterystyk ilościowych. Ważne jest jaki zespół nasion dany gatunek rozsiewa i jakie przestrzenie/środowiska penetruje zapewniając przepływ diaspor między nimi (Bustamante et al. 1992). Okazuje się, że gatunki spożywające owoce okazjonalnie również w istotnym stopniu przyczyniają się do rozprzestrzeniania nasion (Pratt, Stiles 1983). W niniejszych badaniach takim gatunkiem jest właśnie lis.

Na podstawie powyższych badań w diecie ssaków drapieżnych stwierdzono nasiona 10 rodzimych gatunków roślin, co stanowi przynajmniej 0,7% miejscowej flory naczyniowej (1426 gatunków – baza danych KPN) i przynajmniej 19% roślin wytwarzających owoce soczyste (53 rodzime gatunki – baza danych KPN). Po uwzględnieniu dodatkowo nasion gatunków obcych (w pokarmie ssaków drapieżnych stwierdzono jeszcze nasiona 6 gatunków obcych) można przyjąć, że ssaki drapieżne rozprzestrzeniają również około 19% gatunków roślin wytwarzających owoce soczyste (53 gatunki rodzime + 33 obce – baza danych KPN). W rodzimej florie roślin endozoochorycznych Polski stanowi to około 13,5% gatunków. Dla Polski obliczenia te wykonano przy założeniu, że w naszym kraju występują przynajmniej 74 gatunki wytwarzające owoce soczyste – jest to jednak trudne do ustalenia ze względu na taksony bardzo do siebie podobne, np. w obrębie rodzajów: *Rosa*, *Rubus*, *Crataegus*).

Jak wynika z cytowanej literatury (tab. 30, załącznik), w diecie badanych ssaków drapieżnych stwierdzono owoce 31 gatunków rodzimych (42% flory owocowej kraju). Dla porównania w południowo-wschodniej Hiszpanii ssaki drapieżne rozprzestrzeniają 40% zespołu roślin owocowych, w południowej Francji 89%, Ameryce Północnej 69%, a w Japonii 50% (Koike et al. 2008, Guitián, Munilla 2010). Dość duża liczba gatunków owoców stwierdzonych w pokarmie badanych drapieżników może być wynikiem przekształcenia środowiska dawną działalnością gospodarczą człowieka przejawiającą się wprowadzaniem obcych gatunków roślin owocodajnych (odmian hodowlanych jak *Prunus domestica*, *P. cerasifera*, *Pyrus sp.* oraz domieszek w składzie drzewostanu – *P. serotina*) lub tworzeniem nisze dla nowych zbiorowisk i gatunków owocowych (okrajki, polany, poręby, itp.). Badania z Puszczy Białowieskiej dowodzą o nikłym udziale ilościowym i jakościowym owoców w diecie ssaków drapieżnych (Jędrzejewski, Jędrzejewska 1992, Goszczyński et al. 2000, Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001). Zapewne w warunkach pierwotnych puszczy środkowej Europy obraz rozprzestrzeniania nasion przez ssaki drapieżne mógł być zbliżony do obecnych wyników białowieskich. Co ciekawe, zupełnie odmiennie sytuacja przedstawia się w rejonie śródziemnomorskim, gdzie w warunkach zaburzonego środowiska stwierdza się mniejszą zawartość owoców/nasion w diecie drapieżników w porównaniu do warunków zbliżonych do naturalnych. Dzieje się tak, ponieważ w rejonach tych większość roślin owocowych to gatunki późno-sukcesyjne (Herrera 1989).

Nisze pokarmowe badanych drapieżników pod względem ilości spożytych owoców wyrażone w dwojaki sposób: przez frekwencję nasion w odchodach oraz ich masę, zachodzą na siebie w niewielkim stopniu, na co wskazują dość niskie wartości wskaźnika Morisoty. Wyniki te sygnalizują, że każdy gatunek ssaka realizuje swoistą strategię pokarmową, spożywając owoce/nasiona różnych gatunków roślin w dodatku w odmiennych proporcjach. Rola każdego gatunku drapieżnika w rozprzestrzenianiu nasion jest przez to inna, przy czym role te najwyraźniej się uzupełniają.

Zróznicowanie zespołu rozprzestrzenianych nasion pomiędzy drapieżnikami wynika z ich odmiennych strategii i preferencji pokarmowych względem owoców. Różnice uwidaczniają się już na początku sezonu, kiedy badane ssaki drapieżne w różnym stopniu użytkują zasoby borówki pojawiające się na przełomie czerwca i lipca (ryc. 3, 10 i 12, podrozdział 4.1.5). Eksperymentalnie dowiedziono, że pokarm owocowy latem i jesienią jest bardziej preferowany przez kuny niż pokarm zwierzęcy. W okresie tym spożywają one nawet 0,5-0,8 kg jagód na dobę (Goszczyński et al. 1994), co sprawia że

kuny są uważane za najważniejszych rozsiewaczy nasion borówki (Schaumann, Heinken 2002). Niniejsze badania wykazały jednak, że równie ważnym rozsiewaczem nasion borówki jest borsuk (ryc. 3).

Lisy, jako typowi oportuniści i fakultatywni owocożercy w pierwszej połowie sezonu badań rozprzestrzeniają niewielkie ilości nasion – bazując głównie na dostępnych w tym czasie większych owocach *Cerasus avium*, ignorując natomiast drobne, ale występujące w dużej obfitości owoce *Vaccinium myrtillus*. Lisy zawężają krąg spożywanych owoców (w efekcie rozprzestrzesianych nasion) do gatunków łatwo dostępnych, ale wielkoowocowych. Drapieżniki te minimalizują nakłady energii na czasochłonne zbieranie drobnych owoców żerując na owocach dużych. Paradoksalnie duża plastyczność pokarmowa lisa (Goszczyński 1986) zapewnia udział owoców w jego diecie, z drugiej jednak strony uniezależnia go od tego typu pokarmu. W przypadku lisów nie wystarczy duża dostępność owoców danego gatunku, ale ważna jest również ich jakość wyrażona wielkością (ryc. 7a). Okazało się, że lisy na badanym terenie skupiają się na owocach dużych. Interesujące, że inni autorzy u tych oportunistycznych pokarmowo drapieżników stwierdzili preferowanie mniejszych owoców w obrębie jednego gatunku rośliny (Traba et al. 2006, Cazetta, Galetti 2009). Wyniki te wskazywałyby, że oportunizm w spożywaniu owoców nie polega tylko na wyborze największych spośród nich. Możliwe jest tu zatem działanie innych mechanizmów. Dlaczego drapieżniki w cytowanych badaniach preferowały mniejsze owoce? Zwierzęta zwykle wybierają większe porcje pokarmu, nie rozróżniając, że za większą ilością pożywienia nie zawsze idzie jego lepsza jakość (Grodziński, Sawicka-Kapusta 1970). Trzeba pamiętać, że ssaki drapieżne (z wyjątkiem kun) żerują głównie na owocach opadłych na powierzchnię gruntu, nie mając dostępu do całego zasobu owoców produkowanych przez daną roślinę. Wobec tego zjadają one jedynie określoną frakcję wyprodukowanych owoców. Na podstawie tych faktów rodzi się pytanie czy w przypadku prac Traba et al. (2006) oraz Cazetta i Galetti (2009) można tu mówić o preferencjach w stosunku do owoców o mniejszych średnicach? Czy w tym wypadku żerujące zwierzęta miały faktycznie szeroki wybór wielkości owoców, aby można było mówić o preferencjach co do ich średnicy? Zwłaszcza, że w pierwszej kolejności opadają na grunt owoce porażone przez patogeny (Kapuściński 1966), mniej rozwinięte, a przez to charakteryzujące się mniejszymi średnicami.

Kuny i borsuki żerują na znacznie szerszej grupie owoców (zarówno małych jak i dużych) niż lisy i tym samym rozprzestrzeniają większą liczbę gatunków roślin (ryc. 3). Zwierzęta te zjadają więcej nasion pochodzących z drobnych owoców (podrozdział 4.1.4).

Odmienne strategie żerowania na owocach sprawiają, że każdy gatunek ssaka spełnia nieco inną rolę rozprzestrzeniając odmienny zespół nasion.

Dane ilościowe wyrażone odsetkiem odchodów z nasionami potwierdzają, że wszystkie badane gatunki ssaków drapieżnych rozsiewają największe ilości nasion właściwie tylko dwóch gatunków najczęściej spotykanych w odchodach – borówki czernicy oraz gruszy. Druga grupa to gatunki, których udział jest znacznie mniejszy, jednak w krótkim okresie czasu lub lokalnie mogą stanowić ważne źródło pokarmu (np. *Cerasus avium*, *Prunus cerasifera*). Nasiona pozostałych gatunków (grupa trzecia) stanowią niewielki udział ze względu na krótki okres owocowania lub rzadkie występowanie na badanym terenie (np. *S. nigra*, *S. racemosa*). Oprócz stopnia owocożerności na ilość rozprzestrzanianych nasion mają wpływ rozmiary ciała zwierząt (tab. 31, załącznik). Kuny, u których stwierdzono duży udział odchodów z nasionami rozprzestrzeniają ich mniej w przeliczeniu na jedną próbkę odchodów w porównaniu z mniej owocożernymi, ale większymi drapieżnikami – szczególnie lisem. Efekt ilościowy jest tu jednak kompensowany dużym spożyciem nasion/owoców, co wyraża się istotnie większym udziałem masowym nasion w badanych próbkach odchodów kun w porównaniu z większymi gatunkami ssaków – lisem i borsukiem. Z kombinacji dwóch charakterystyk: frekwencji odchodów zawierających nasiona oraz udziału masowego nasion w próbce odchodów, można wyróżnić trzy typy wektorów ze względu na ilościowy aspekt rozprzestrzeniania nasion.

Typ 1. Często i dużo – czyli frekwencja odchodów z nasionami wysoka przy wysokim ich udziale masowym w każdej próbce. Model ten dotyczy gatunków, w których diecie owoce stanowią znaczny i ważny udział, a wskutek tego rozprzestrzeniają duże ilości nasion (kuny).

Typ 2. Rzadko i dużo – przy niskiej frekwencji odchodów z nasionami ich udział masowy w próbkach jest wysoki. Dotyczy to bardziej fakultatywnych owocojadów, które żerują na owocach rzadko, jednak jednorazowo w dużych ilościach (lis).

Typ 3. Często i mało (mniej) – duża frekwencja odchodów z owocami przy relatywnie najmniejszym (spośród badanych tu ssaków) ich udziale masowym (borsuk).

Zastosowana w powyższych badaniach metoda określania składu pokarmu, która polega na analizie odchodów „na sucho” jest użyteczna, gdy chodzi o odzyskiwanie nasion. Przez przewód pokarmowy przechodzą jedynie najbardziej odporne na procesy

trawienne fragmenty tkanki roślinnej – w tym wypadku nasiona oraz inne fragmenty, np. komórki kamienne. Struktury delikatne ulegają strawieniu i nie są wykrywalne w odchodach (Rzebik-Kowalska 1972). Brak specyficznych oznak danego rodzaju owocu powoduje niedoszacowanie jego udziału. Problem ten dotyczy raczej gatunków owoców, które wytwarzają stosunkowo dużo miąższu przy niewielkiej liczbie nasion, np. grusza. Może się zdarzyć, że nasiona nie zostaną pobrane podczas odżywiania się kawałkami owocni. W przypadku owoców drobnych zawierających liczne nasion jest to raczej mało prawdopodobne (np. borówka, malina, jeżyna, poziomka). W przypadku wspomnianej gruszy można jednak uzupełnić dane na temat wielkości spożycia owoców/nasion na podstawie zachowanych struktur budujących owocnię. Trzeba jednak przyznać, że dla rozważań nad modelem rozprzestrzeniania nasion w ciągu sezonu wegetacyjnego niedoszacowanie spożycia owoców nie stanowi poważnego błędu, warto jednak to zjawisko mieć na względzie.

Obecność fragmentów owocni przy jednoczesnym braku nasion w próbce może dowodzić istnienia ważnego z punktu widzenia rozprzestrzeniania roślin zjawiska, jakim jest wydalanie przyjętego pokarmu w kilku porcjach. O stopniowym uwalnianiu nasion po spożyciu owoców dowodzą także próbki, które w połowie złożone były z materiału zawierającego nasiona, natomiast drugą połowę stanowiły resztki ofiar. Ponadto stwierdzone w próbkach pojedyncze nasiona, np. borówki, jeżyn czy poziomek stanowią pozostałości po posiłku, którego zasadnicza masa opuściła już przewód pokarmowy wcześniej. Na zjawisko stopniowego uwalniania nasion wskazują prace dotyczące ptaków żywiących się owocami, u których defekacja następuje bardzo szybko po przyjęciu pokarmu, jednak pojedyncze nasiona mogą pozostawać w układzie pokarmowym nieco dłużej i zostać wydalone po pewnym czasie. Inaczej mówiąc, w pojedynczej próbce ptasich (czy bardziej ogólnie – zwierzęcych) odchodów jest mniej nasion niż zwierzę zjadło w porcji pokarmu (Barnea et al. 1992). Taki system rozprzestrzeniania nasion zwiększa ich szanse na rozproszenie w przestrzeni. To samo dotyczy ssaków, u których wydalanie resztek (w tym nasion) porcjami jest faktem (Rzebik-Kowalska 1972).

Interesującym i słabo zbadanym zagadnieniem jest rola ssaków drapieżnych w rozprzestrzenianiu nasion pochodzących z owoców, które zawierają większe ilości wtórnych metabolitów. Toksyny występują w różnym stężeniu w zależności od części rośliny. Najwięcej tych substancji jest gromadzonych w bielmie nasion, następnie w zielonych częściach roślin, natomiast najmniejsze (co nie znaczy, że małe) ilości toksyn występują właśnie w owocni (Ehrlén, Eriksson 1993). Według jednej z zakładanych

hipotez (Cipollini, Levey 1997) zjawisko to jest swego rodzaju kompromisem pomiędzy ilością toksyn niezbędnych do ochrony przed patogenami (grzybami, bezkręgowcami) z jednoczesnym zachowaniem możliwości endozoochorycznego rozprzestrzeniania diaspor. W odchodach badanych ssaków drapieżnych stwierdzono również obecność nasion roślin wytwarzających owoce toksyczne. Na podstawie liczby nasion można stwierdzić, że zwierzęta jednorazowo spożywają niewielkie ilości tych owoców. Przyjmuje się, że owoce toksyczne mają działanie odrobaczające i jest to główny powód dla którego pojawiają się w diecie ssaków drapieżnych (Murdoch et al. 2009). Do grupy tej niektórzy autorzy zaliczają także jarząb pospolity (Schaumann, Heinken 2002). Kwas parasorbowy zawarty w miększu był uważany za toksyczny, jednak ostatecznie okazało się, że nie jest on substancją silnie działającą, dlatego jest dopuszczany nawet do spożycia przez ludzi. Kruszyna pospolita zawiera antrazwiązki, które pobudzają perystaltykę jelita grubego jednocześnie hamując resorbcję wody, co powoduje rozrzedzenie i zwiększenie mas kałowych (Ożarowski, Jaroniewski 1989). Na podstawie konsystencji pobieranych prób można stwierdzić, że działanie przeczyszczające u zwierząt przejawia się praktycznie w 100% przypadków. Jeśli efekt ten u zwierząt występuje z podobnym opóźnieniem jak u ludzi (glikozydowe połączenia antrazwiązków dopiero po kilku godzinach ulegają przemianie w aktywne metabolity wywołujące działanie przeczyszczające), to roślina może odnieść dużą korzyść zwiększając prawdopodobieństwo transportu nasion daleko poza zasięg występowania osobnika rodzicielskiego. Odległość transportu nasion jest funkcją czasu, dlatego (jednak do pewnych granic) korzystnym jest opóźnienie opuszczenia przez porcję nasion układu pokarmowego.

Drugą grupę roślin toksycznych stwierdzonych w pokarmie drapieżników, charakteryzującą się silniejszym działaniem, stanowią jemiola pospolita oraz konwalia majowa. Również te rośliny mają działanie przeczyszczające u zwierząt. W przypadku jemioli zjawisko to jest koniecznym dla zachowania zdolności przyklejania się nasion do gałęzi i ma znaczenie właściwie tylko w sytuacji rozsiewania jej przez ptaki. Szybko przechodząca porcja owoców jemioli zostaje jedynie nadtrawiona. Kleisty miąższ zachowuje jednak swoje właściwości zapewniając przyklejenie się wydalonych nasion do gałęzi. Tylko taki mechanizm zapewnia kolonizowanie nowych miejsc przez jemiolę. Mechanizm fizjologiczny w przypadku ssaków drapieżnych jest dokładnie taki sam. Ssaki zbierają jednak owoce jemioli, które spadły z krzewów macierzystych na ziemię. Zjedzone zwykle na ziemi zostają wydalone również na ziemi. Korzyści tego zjawiska z punktu widzenia rośliny są tu wątpliwe, dlatego trudno o nich mówić w przypadku ssaków

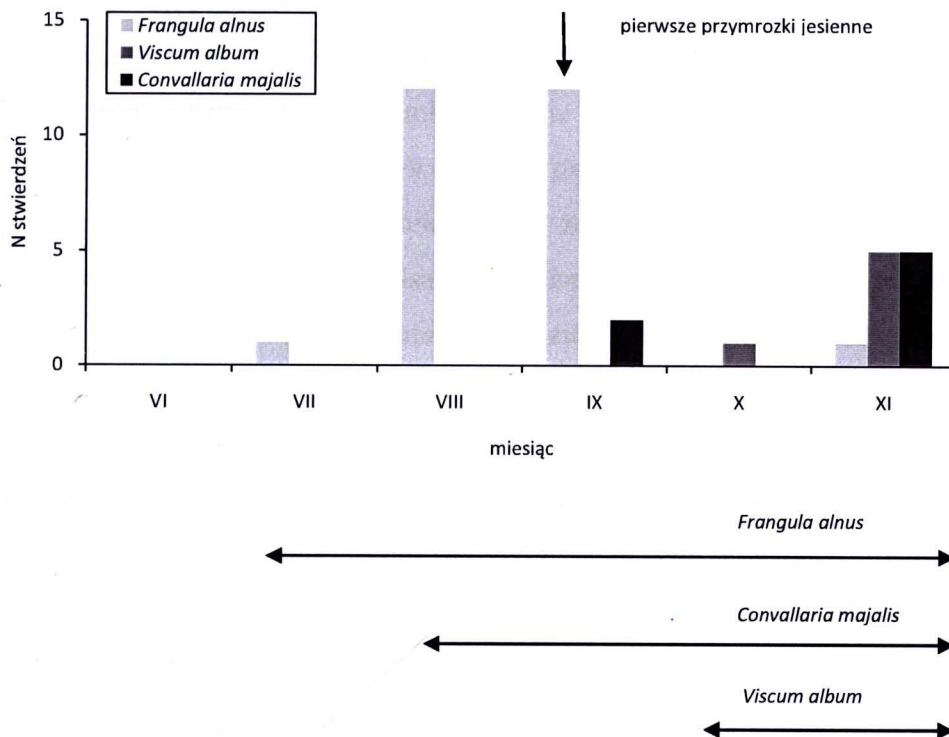
drapieżnych i jemioly, której skuteczne rozprzestrzenianie zdają się zapewniać głównie ptaki. Nasiona jemioly po przejściu przez przewód pokarmowy ssaków drapieżnych zachowują (przynajmniej częściowo) zdolność kiełkowania. Zawarte w odchodach pozostawianych przez kuny na leżących kłodach często kiełkują, nie znajdując jednak odpowiedniego podłoża do dalszego rozwoju po pewnym czasie obumierają. Dlatego rozsiewanie nasion jemioly przez ssaki drapieżne defekujące wyłącznie „na gruncie”, nie ma większego znaczenia dla rozprzestrzeniania tego gatunku rośliny (Herrera 1989).

Mimo długiego okresu owocowania oraz powszechnego występowania konwalii majowej na badanym terenie nasiona tego gatunku zostały stwierdzone w pokarmie drapieżników zaledwie 7 razy, głównie późną jesienią (ryc. 31). Swoje silne działanie gatunek ten zawdzięcza kilku związkom glikozydowym. Są to konwalatoksol, konwalozyd oraz lokundiozyd (Ożarowski, Jaroniewski 1989). Liczba stwierdzonych w odchodach nasion (zwykle 1-11) pozwala sądzić, że zwierzęta konsumowały przynajmniej 1-3 jagód konwalii. Jedynie w przypadku stwierdzenia 59 i 83 nasion można oszacować, że zwierzę zjadło około 15-21 jagód – przy założeniu, że jedna jagoda zawiera średnio 4 nasiona (Ehrlén, Eriksson 1993). Ciekawostką jest fakt, że owoce konwalii pojawiły się w pokarmie ssaków drapieżnych dopiero po pierwszych przymrozkach przygruntowych, mimo że są one dostępne właściwie już od początku sierpnia (ryc. 31). W Kampinosie pierwsze lekkie przymrozki przygruntowe pojawiają się na przełomie pierwszej i drugiej dekady września. Poza działaniem niskich temperatur toksyczność miąższu zmniejsza się w czasie dojrzewania owoców (Ehrlén, Eriksson 1993, Schaefer, Ruxton 2011). Dojrzałe i przemrożone owoce zawierają prawdopodobnie mniejszą ilość toksyn nie stanowiąc już zatem niebezpieczeństwa dla zdrowia zwierzęcia, zachowując jednak w dalszym ciągu właściwości odrobaczające i lekko przeczyszczające.

Do tej pory nie stwierdzano nasion z rodziny *Liliaceae* w pokarmie ssaków drapieżnych (Schaumann, Heinken 2002). Niezależnie od przyczyn tego zachowania faktem jest, że obok ptaków również ssaki drapieżne (choć zapewne w mniejszym stopniu) przyczyniają się do endozoochorycznego rozprzestrzeniania nasion zawartych w owocach toksycznych.

Niewielkie spożycie owoców gatunków toksycznych (dotyczy głównie konwalii oraz jemioly) może świadczyć, że raczej nie spełniają one roli pokarmowej. Zjadanie tego typu owoców może być spowodowane: (a) pomyłką, która jest wynikiem uczenia się na własnych błędach o przydatności poszczególnych gatunków owoców do spożycia, (b) celowym (instynktownym?) działaniem nastawionym na właściwości odrobaczające

(porażenie robaków niewielką ilością toksyn przy niewielkich stężeniach nie szkodliwych jeszcze dla samego gospodarza i/lub przez mechaniczne usunięcie pasożytów z jelit w wyniku wzmożonej perystaltyki i właściwości przeczyszczających). Nie można oczywiście wykluczyć przykrych skutków spożywania tego typu pokarmu, np. w przypadku przedawkowania.



Ryc. 31. Liczba stwierdzeń nasion z owoców toksycznych w odchodach ssaków drapieżnych w poszczególnych miesiącach. Strzałką pionową zaznaczono pierwsze przygruntowe przymrozki z lat 2010-2011 (dane meteorologiczne ze Stacji Pożary KPN). Strzałki poziome symbolizują przybliżony okres owocowania danej rośliny.

Endozoochoryczne rozprzestrzenianie nasion obcych gatunków przez ssaki drapieżne jest zjawiskiem słabo udokumentowanym, jednakże nie jest czymś wyjątkowym (Richardson et al. 2000) i ssaki drapieżne mogą wносить znaczący wkład w zależności typu: rodzimy gatunek zwierzęcia/rozsiewacza – obcy gatunek rośliny (Traba et al. 2006). W niniejszych badaniach szczególnie zwraca uwagę duży udział gruszy w diecie wszystkich analizowanych drapieżników. Grusza stwierdzana w odchodach pochodzi głównie z upraw prowadzonych dawniej przez człowieka. Nawet zdziczałe i wybujałe okazy występujące w naturze najprawdopodobniej mają znaczną domieszkę genów pochodzących od kultywarów gruszek powszechnie uprawianych przez człowieka. Nawet jeśli *Pyrus communis* zajmuje dziś podobną niszę, jak niegdyś *Pyrus pyraeaster*, to pozostaje ona

genetycznie nierodzimy element naszej flory – zważywszy, że grusza domowa jest mieszańcem kilku azjatyckich gatunków (Seneta, Dolatowski 2004). Duże owoce gruszy są atrakcyjnym pokarmem dla ssaków drapieżnych, które prawdopodobnie jednorazowo mogą zjadać ich wiele. Świadczą o tym próbki odchodów niemal w 100% złożone z resztek owoców gruszy (szypuły, fragmenty owocni, nasiona) znajdowane od września do listopada, w szczycie dojrzewania tego gatunku. W przypadku gruszy oraz śliw: domowej oraz ałyczy, a więc gatunków „wielkoowocowych” ssaki drapieżne są niewątpliwie ważnymi wektorami, które mogą skutecznie rozprzestrzeniać znaczne ilości nieuszkodzonych nasion. Inne gatunki ssaków (dzik *Sus scrofa*, przeżuwacze, np. jeleniowate *Cervidae*) również spożywają duże owoce. Jednak w ich przypadku znaczna liczba nasion jest niszczone w wyniku pracy zębów przystosowanych do rozcierania pokarmu (Fedriani, Delibes 2009a). Ssaki drapieżne charakteryzujące się sekodontycznym (tnącym) typem uzębienia i ograniczeniami w poziomych (rozcierających) ruchach żuchwy nie generują uszkodzeń nasion w tak znacznym stopniu jak dziki czy przeżuwacze (Kurek 2011a). Herrera (1989) podaje, że łącznie dla wszystkich gatunków roślin odsetek nasion uszkodzonych po przejściu przez przewód pokarmowy ssaków drapieżnych wynosił zaledwie 0,89%, a liczba nasion uszkodzonych była zależna od gatunku rośliny. Również Pigozzi (1992) wykazuje odsetek nasion uszkodzonych poniżej 1%. Natomiast niniejsze badania wskazują na 0,45% nasion uszkodzonych. Większość uszkodzeń wystąpiło w przypadku borsuka oraz kun. Biorąc pod uwagę sposób odżywiania oraz szerokie (jak na ssaki drapieżne) powierzchnie zębów trzonowych wynik ten w przypadku borsuka specjalnie nie powinien dziwić. Mimo to, niewielka liczba przypadków oraz niski odsetek nasion uszkodzonych sprawia, że zaznaczające się różnice pomiędzy poszczególnymi ssakami są zupełnie nieistotne z punktu widzenia rozprzestrzeniania nasion.

Ptaki nie są w stanie przełknąć w całości dużych owoców. Żywią się kawałkami ich mięszu nie zjadając przy tym nasion – nie licząc pewnych przypadków, kiedy nasiona mogą być pobrane przypadkowo z kawałkami owocu (Debussche, Isenmann 1989). Światło przełyku ptaków jest znacznie mniejsze niż ssaków. Ssaki natomiast charakteryzują się znacznie większą średnicą przełyku, a w dodatku mogą dzielić pokarm zębami na kęsy (Kurek 2011a) nie oddzielając mięszu od nasion. Wedle zasady „większe zwierzęta owocożerne konsumują więcej gatunków owoców charakteryzujących się szerszym zakresem średnic” (Wheelwright 1985) ssaki drapieżne są w stanie przenosić nasiona zawarte również w dużych owocach. Jest to kolejny dowód podnoszący wagę tej grupy zwierząt, jako głównych wektorów w rozprzestrzenianiu wielkoowocowych

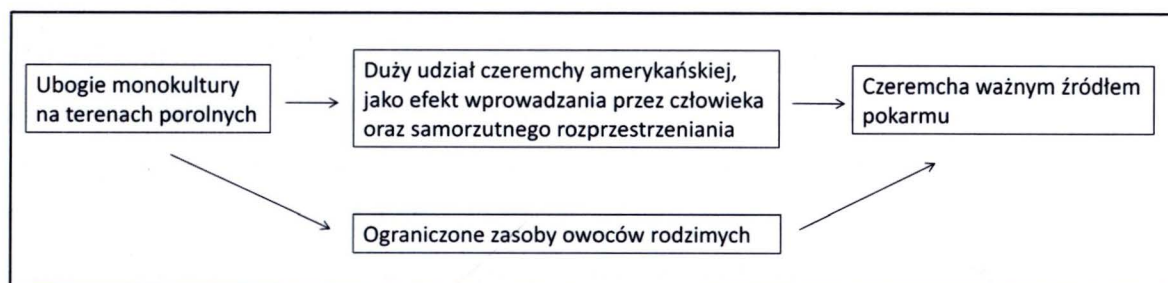
gatunków roślin w Europie. Na przykładzie gruszy (*sensu Pyrus communis*) można spekulować o znaczeniu ssaków drapieżnych w rozsiewaniu nasion jej dzikiego przodka (*Pyrus pyraster*), jak również innego gatunku wielkoowocowego: *Malus sylvestris* w dawnej historii lasów. Rozprzestrzenianie oraz trwałość populacji niektórych gatunków roślin rozsiewanych endozoochorycznie w dużej mierze zależy od gildii ssaków drapieżnych również w innych rejonach Europy (Herrera 1989).

Obecnie największe zainteresowanie budzi czeremcha amerykańska, której inwazja stwarza problemy szczególnie na obszarach chronionych (Kampinoski Park Narodowy). Za jedną z przyczyn niekontrolowanego rozprzestrzeniania się czeremchy uznano rolę ptaków, wśród których liczne gatunki (przynajmniej 18 taksonów) żywią się jej owocami (Deckers et al. 2008). Nasiona czeremchy stwierdziłem w diecie wszystkich analizowanych ssaków, a szczególnie często w przypadku kun. Wynika z tego wyraźnie, że czeremcha amerykańska może stanowić cenne źródło i uzupełnienie pokarmu w okresie późnego lata i jesieni. Mniej więcej od września spożycie owoców rodzimych spada, co jest spowodowane coraz mniejszą ich dostępnością wskutek ciągłej eksploatacji ich zasobów. Jednocześnie w okresie tym zaczynają być dostępne zasoby dojrzewającej czeremchy amerykańskiej. Wobec tego drapieżniki zjadają jej owoce przyczyniając się w ten sposób do rozprzestrzeniania tego gatunku. Na podstawie uzyskanych wyników można jedynie przyjąć, że czeremcha stanowi dodatkowe źródło pokarmu, a w niektórych przypadkach prawdopodobnie nawet substytut rodzimych gatunków.

Pierwsze owoce czeremchy amerykańskiej w naszych warunkach pojawiają się dość późno, bo dopiero pod koniec sierpnia (Halarewicz 2011). Niniejszy przykład skutecznego rozprzestrzeniania tego gatunku przez ssaki drapieżne sugeruje, że ważną przyczyną tego stanu jest właśnie fenologia owocowania czeremchy amerykańskiej. Obecność jej owoców w okresie, gdy zaczyna brakować tych rodzimych wydaje się być ważnym czynnikiem, który decyduje o dużym udziale jej nasion w pokarmie drapieżników. Obok licznych i często wymienianych cech, którymi zwykle charakteryzują się gatunki inwazyjne, m.in. wysoka płodność, trwałość nasion, odporność na warunki środowiska, a także wysoka konkurencyjność i zmienność fenotypowa (Jackowiak 1999, Faliński 2004) ważnym czynnikiem w mechanizmie inwazji okazuje się fenologia owocowania gatunku obcego. W porównaniu z innymi cechami roślin predestynującymi je do miana gatunków inwazyjnych „cecha fenologiczna” jest prosta do określenia, ponieważ łatwo można ustalić czas kwitnienia i owocowania gatunku. Na podstawie tej cechy (oczywiście w powiązaniu z pozostałymi uwarunkowaniami) ustalenie ryzyka związanego

z potencjalną inwazyjnością wprowadzanego do środowiska gatunku/odmiany jest bardziej prawdopodobne.

Z drugiej strony duży udział owoców/nasion czeremchy amerykańskiej w diecie może być uwarunkowany czynnikami środowiskowymi. Wiadomo bowiem, że gatunek ten w pierwszej kolejności zajmuje środowiska mocno przekształcone przez działalność człowieka (np. monokultury sosnowe zakładane na terenach porolnych). Środowiska te charakteryzują się małym bogactwem rodzimych gatunków roślin owocowych, natomiast w pierwszej kolejności kolonizowane są przez czeremchę w sposób naturalny (lub była tam celowo wprowadzana). W konsekwencji czeremcha staje się dominującym składnikiem podszytu. Wobec tego może ona stanowić podstawowe źródło owoców (ryc. 32). Na podstawie powyższych uwag zdaje się, że o skuteczności rozprzestrzeniania gatunku inwazyjnego decydują: fenologia owocowania lub uwarunkowania środowiskowe (lub kombinacje tych czynników).



Ryc. 32. Model przedstawiający środowiskowe uwarunkowania dużego udziału nasion czeremchy amerykańskiej w diecie ssaków drapieżnych. W konsekwencji takiego układu warunków czeremcha odnosi sukces w rozprzestrzenianiu endozoochorycznym.

5.2. Penetracja środowisk przez drapieżniki a depozycja nasion – zmienność sezonowa

Ilość zebranych odchodów na transektach wykazywała bardzo dużą zmienność w czasie trwania obu sezonów badań. Szczególnie wyraźnie zaznaczała się depresja w liczbie zebranych próbek w okresie lata. Do prawdopodobnie najważniejszych przyczyn dużej zmienności w wielkości zbioru prób odchodów pomiędzy poszczególnymi miesiącami (podrozdział 4.1.1) można zaliczyć panujące warunki atmosferyczne oraz aktywność koprofagów. Bardzo wyraźne minimum w środku lata z jednocześnie dużym zbiorem na początku i na końcu sezonu badań wynikało najprawdopodobniej z wysokiej aktywności żuków leśnych (*Scarabaeidae*), które w ciepłym okresie roku bardzo szybko przyczyniają się do „dekompozycji” odchodów. W lecie świeże odchody są zagrzebywane w glebie w czasie 1-5 dni (Rembiałkowska 1980). Intensywność tego zjawiska nie może pozostać bez

wyraźnego wpływu na efekt zbioru. Maksima wiosenne i jesienne są prawdopodobnie wynikiem spowolnienia procesu rozkładu odchodów w chłodniejszych okresach roku. Odchody z wczesnej wiosny składające się najczęściej ze zbitej sierści ofiar lub scementowane resztkami kości zachowują trwałość bardzo długo – nawet 4 miesiące, a czasem znacznie dłużej (P. Kurek – dane niepublikowane). Dlatego obfity zbiór czerwcowy jest w jakiejś mierze efektem kumulacji próbek pochodzących z wcześniejszego okresu, a wyniki jego analizy mają również odniesienie do wcześniejszego okresu i nie można ich utożsamiać wyłącznie z czerwcem. W przypadku maksimum jesiennego nie ma mowy o zjawisku kumulacji odchodów z wcześniejszego okresu, ponieważ zbiór był prowadzony w miesiącach poprzednich. Mimo to, wielkość zbioru jesiennego dorównuje wielkości zbioru z czerwca. Jest prawdopodobne, że oprócz spowolnionego tempa dekompozycji za maksimum zbioru w okresie jesiennym mogą być odpowiedzialne jeszcze dwa dodatkowe czynniki.

1. *Jesienna dyspersja młodych*. Młode ssaków drapieżnych z tegorocznej kohorty usamodzielniają się i opuszczają rewiry rodziców na jesieni, przy czym zjawisko to nasila się mniej więcej od października (Goszczyński et al. 1994, Goszczyński 1995). Pewna część młodych nie zajmuje stałych areałów, wciąż poszukując optymalnych siedlisk. Prowadząc koczowniczy tryb życia, przemieszczają się wówczas na dużych obszarach przebywając w ciągu doby długie dystanse (Goszczyński et al. 1994). Młode zwierzęta odwiedzają wtedy różne typy siedlisk, również te suboptymalne, które są z reguły odwiedzane rzadziej w pełni sezonu przez dorosłe, terytorialne osobniki. Skutkuje to liczniejszym pojawianiem się odchodów z nasionami w miejscach, do których wcześniej trafiały rzadziej lub nie docierały w ogóle. Słuszność tego założenia potwierdza również liczna próba odchodów zebrana na transektach podczas krótszego okresu jesiennego (2 miesiące) w stosunku do okresu letniego, który liczył 4 miesiące (ryc. 2). Zwiększona liczba odchodów może być efektem częstszej obecności osobników przechodnich na badanych odcinkach transektów.

2. *Zwiększona częstotliwość defekacji spowodowana obecnością owoców w pokarmie*. Owoce wielu gatunków roślin charakteryzują się właściwościami w różnym stopniu przeczyszczającymi, co powoduje częstsze defekacje. Rośliny posiadające wtórne metabolity wywołują nimi przyspieszenie defekacji, które zapewnia zachowanie żywotności nasion przechodzących przez przewód pokarmowy zwierzęcia (Cipollini, Levey 1997). Na przykład u niedźwiedzi stwierdzono znacznie częstsze defekacje w

okresie jesiennym, kiedy udział owoców w ich diecie jest znacznie wyższy niż wiosną (Dahle et al. 1998). Zakładając, że właściwości przeczyszczające dotyczą również innych gatunków ssaków drapieżnych, które żywią się owocami w dużych ilościach, to w efekcie zjawisko to może przyczyniać się do generowania maksimum jesiennych zbiorów odchodów oraz szerszego rozsiewania nasion w skali przestrzennej (podrozdział 4.1.2). Zwiększona częstotliwość defekacji również stanowi pewne wyjaśnienie, jednak jak wspomniano wcześniej okres jesienny (X-XI) łączy się z czasem, gdy odsetek odchodów zawierających nasiona/owoce (czyli domniemane laksygeny) zmniejsza się (ryc. 10), zatem wyjaśnienie tego zjawiska w oparciu jedynie o zwiększającą częstotliwość defekacji działanie owoców może budzić wątpliwości.

Powyższe dywagacje wskazują, że jesienna dyspersja młodych jest bardzo istotnym czynnikiem w mechanizmie rozprzestrzeniania nasion w ciągu roku. Dorosłe osobniki deponują swe odchody w granicach własnych rewirów, rzadko wynosząc je na obszary ościenne („przestrzenna” stagnacja). Przełom następuje w momencie, gdy pojedyncze młode osobniki opuszczają rewiry rodziców. Dopiero opuszczanie rewirów rodziców przez ich potomstwo również dla roślin endozoochorycznych oznacza czas „wędrówki”. Dzięki temu rośliny mogą zdobywać nowe obszary, na których wcześniej nie występowały z różnych przyczyn. Również wskutek dyspersji młodych populacje roślin endozoochorycznych mogą się dogęszczać, tzn. pojawiają się nowe osobniki na obszarach pomiędzy źródłami diaspor. Jest to efekt endozoochorii w przestrzennej mikroskali. Wagę tego zjawiska dla istoty endozoochorycznego rozprzestrzeniania roślin podnosi fakt, że występuje ono masowo (tzn. dotyczy każdego młodego osobnika).

Rozprzestrzenianie nasion (tu wyrażone odsetkiem odchodów je zawierających) w ciągu sezonu wegetacyjnego kształtuje się zgodnie z modelem prezentowanym przez innych autorów z obszaru Europy (Herrera 1989, López-Bao, González-Varo 2011) z pewnymi niewielkimi różnicami w fenologii wynikającymi z odmiennego klimatu. W warunkach Puszczy Kampinoskiej wraz z pojawianiem się pierwszych owoców w czerwcu (głównie *Cerasus avium*) odsetek odchodów zawierających nasiona zwiększa się w przypadku wszystkich gatunków ssaków drapieżnych, jednak z różną intensywnością (ryc. 10), co jest wynikiem odmiennych preferencji względem różnych owoców. Mimo obfitości owoców w okresie letnim (głównie borówki) w przypadku lisa w okresie tym nie zaznacza się obecność nasion w odchodach tak intensywnie jak w przypadku kun i borsuków. Najwyższy odsetek odchodów zawierających nasiona obserwujemy w sierpniu i jest to efektem szczytu owocowania roślin, występującego w tym okresie (ryc. 10 i 11).

Sezonowa zmienność występowania nasion w odchodach ssaków drapieżnych jest istotnie silnie zależna od sezonowej zmienności owocowania. Wraz z upływem okresu wegetacyjnego kulminacja owocowania wyrażona liczbą gatunków, których owoce dojrzewają znajduje odzwierciedlenie nie tylko w odsetku odchodów zawierających nasiona, ale również średniej liczbie gatunków roślin, których nasiona występowały w próbkach odchodów. Powyższe charakterystyki wraz z sumaryczną liczbą nasion w odchodach ściśle zależą od okresu kulminacji owocowania roślin. Po okresie kulminacji frakcja odchodów zawierających nasiona maleje i w listopadzie osiąga już bardzo niski poziom. W czasie tym zasoby owoców są już w znacznym stopniu wyeksploatowane. Po zakończeniu okresu wegetacji z reguły już nieliczne owoce pozostają na krzewach, jednak nie są one przez to dostępne dla ssaków (nie licząc kun, które mogą się wspinać po krzewach).

Najwięcej gatunków roślin owocuje w sierpniu-wrzeźniu, jednak każdy gatunek charakteryzuje się własnym okresem kulminacji owocowania. Maksimum zaznaczające się w miesiącach sierpień-wrzesień jest efektem nakładania się okresów owocowania gatunków, których owoce dojrzewają wiosną/wczesnym latem (np. *Cerasus* sp., *Fragaria* sp., *Vaccinium myrtillus*) i późnym latem/jesienią (np. *Prunus serotina*, *Pyrus* sp.). W przypadku niektórych gatunków roślin mimo przejścia kulminacji ich owoce choć w mniejszej ilości w dalszym ciągu są obecne w środowisku. Zjawisko to jest szczególnie widoczne w przypadku *Vaccinium myrtillus*, *Frangula alnus* czy *Rubus* sp., które owocują przez większą część okresu wegetacyjnego. W efekcie takiej strategii ich nasiona przez równie długi okres w roku występują w odchodach ssaków drapieżnych. Drugą grupę roślin stanowią gatunki, których okres owocowania jest krótki – klasycznym przykładem jest tu *Fragaria* sp. Nasiona gatunków zaliczanych do tej grupy są znajdowane w odchodach przez znacznie krótszy okres i z mniejszą frekwencją, jednak niekoniecznie w małych ilościach, bowiem liczba nasion *Fragaria* sp. może dochodzić do znacznych wartości w jednej próbce odchodów. Krótki okres owocowania może być kompensowany właśnie dużą ilością produkowanych nasion. Jednak również krótkim okresem owocowania charakteryzują się, np. *Prunus cerasifera* i *Cerasus* sp. wytwarzające jednonasienne pestkowce.

Na podstawie powyższej dyskusji można sądzić, że zmienność endozochorycznego rozprzestrzeniania nasion w ciągu trwania sezonu wegetacyjnego jest uwarunkowana procesami wynikającymi z: (a) biologii i ekologii zwierząt (fizjologia trawienia owoców, dyspersja polęgowa) oraz (b) fenologii owocowania poszczególnych

gatunków roślin (termin owocowania). Poza tą grupą czynników dochodzi jeszcze zmienność rozprzestrzeniania nasion pomiędzy sezonami. Zmienność występowania nasion poszczególnych gatunków roślin w odchodach ssaków drapieżnych jest prawdopodobnie wynikiem zmienności urodzaju owocowania w kolejnych sezonach. Zróznicowane plonowanie między sezonami w przypadku roślin wytwarzających owoce soczyste jest zjawiskiem znanym, np. u *Prunus serotina* (Halarewicz 2011) i *Sorbus aucuparia* (Guitián, Munilla 2010) – roślin, których frekwencja nasion w odchodach charakteryzowała się dużą zmiennością pomiędzy sezonem 2010 i 2011.

5.3. Penetracja środowisk przez drapieżniki a depozycja nasion – zmienność przestrzenna

Grupa wszystkich badanych ssaków traktowanych łącznie rozprzestrzeniła nasiona w sposób losowy, nie wykazując preferencji w stosunku do jakiegokolwiek z badanych środowisk. Jedną z przyczyn tego stanu może być nakładanie się nisz przestrzennych badanych zwierząt. Jednak wiemy, że badane gatunki ssaków charakteryzują się odmiennymi preferencjami w penetrowaniu przestrzeni, dlatego przypuszczenie o nakładaniu się nisz należy tu wykluczyć. W analizowanym przypadku każdy gatunek ssaka deponował odchody w nieco odmiennych środowiskach. Jednak gdy zwierzęta potraktujemy łącznie, to otrzymujemy zbiór różnorodnych środowisk, który jest podobny do zbioru środowisk, jakie spotykamy w terenie (reprezentowany przez próbę systematyczną). Dlatego przy łącznym traktowaniu wszystkich badanych gatunków ssaków drapieżnych nie wykazano żadnych różnic w depozycji nasion w porównaniu z próbą systematyczną obrazującą rzeczywistą dostępność środowisk. Zatem gdy traktujemy dane łącznie dla wszystkich gatunków ssaków różnice między depozycją nasion w terenie a dostępnością środowisk zacierają się. Natomiast gdy dane traktujemy dla każdego gatunku ssaka oddzielnie, to wówczas pojawiają się wyraźne różnice w depozycji nasion i dostępności środowisk. Łączne potraktowanie danych pozwala dowieść wcześniej prezentowaną tezę, że role poszczególnych gatunków ssaków w endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion uzupełniają się, przynajmniej pod względem przestrzennym. W tym wypadku uzupełnianie się ról polega na rozprzestrzenianiu nasion przez ssaki drapieżne do wszystkich dostępnych na terenie badań środowisk.

O ile cała grupa drapieżników nie wykazuje preferencji środowiskowych, to zachodzą zasadnicze różnice w penetracji terenu przez poszczególne gatunki ssaków, co można już zauważyć na załączonych mapach (mapy 3-5, załącznik). Wynika z nich

wyraźnie, że ssaki drapieżne dzielą się przestrzenią pod względem podziału na tereny otwarte i obszary leśne. Znaczna część odchodów lisów została zebrana właśnie na terenach otwartych, gdy w przypadku borsuka niemal wszystkie latryny lokalizowane były w lasach. Pod względem tej cechy kuny również penetrowały tereny otwarte, choć znaczna część ich odchodów znajdowana była w lesie. Być może jest to efekt różnic gatunkowych pomiędzy kuną domową i leśną, ale nie jest to pewne, ponieważ również kuny leśne penetrują tereny otwarte przemieszczając się wzdłuż alei drzew, sadów i innych zadrzewień (Goszczyński et al. 1994).

Różnice w rozprzestrzenianiu nasion pomiędzy poszczególnymi gatunkami ssaków dotyczą również innych cech środowiska. Znamienne, że penetracja terenu i depozycja odchodów z nasionami u każdego z badanych gatunków ssaków zwykle wyróżnia się pod względem pewnej grupy cech. Lisy najczęściej deponowały nasiona w lasach charakteryzujących się niskim wiekiem drzewostanu oraz małą różnorodnością gatunkową warstwy podszytu i drzew. Środowiska do których trafiały nasiona z odchodami lisów stanowiły mocno przekształcone monokultury sosnowe w niższych klasach wieku, najczęściej na terenach porolnych, na pograniczu zwartych obszarów leśnych i terenów antropogenicznych. Pod względem tych cech zupełnie inaczej przedstawia się rozprzestrzenianie nasion przez borsuki, które w odróżnieniu od lisów najczęściej deponowały swoje odchody w drzewostanach bardziej dojrzałych, starszych i charakteryzujących się większym bogactwem gatunków drzew i krzewów. Na podstawie tych różnic można stwierdzić, że nisze przestrzenne, a tym samym rozprzestrzenianie nasion przez lisy i borsuki, różnią się zasadniczo. Kuny rozprzestrzeniały nasiona w środowiskach o cechach charakteryzujących się wartościami pośrednimi, zwykle jednak wykazując pod tym względem większe podobieństwo do borsuka. Borsuk i kuny jako rozsiewacze zapewniały depozycję nasion głównie w lasach starych i dojrzałych.

Dla ekspansji chorologicznej roślin, których nasiona stwierdzono w odchodach badanych ssaków drapieżnych najważniejsze wydają się być różnice w wieku drzewostanów oraz typie środowiska (leśne lub otwarte). Głównymi wektorami zapewniającymi przepływ nasion pomiędzy lasami a terenami otwartymi są niewątpliwie lisy i, jak się okazało, także kuny. Przykładem takiej aktywności mogą być skupienia siewek *P. serotina* pojawiające się na terenach otwartych (źródłem nasion są osobniki występujące głównie na terenach leśnych). Natomiast przykład skupień siewek *Pyrus sp.* stanowi dowód przepływu diaspor, jednak zwykle w kierunku przeciwnym. Ssaki drapieżne w okresie owocowania odwiedzają dojrzałe grusze, których najdorodniejsze

okazy, najobficiej owocujące, rosną zwykle na miedzach wśród pól. W ten sposób dokonuje się swego rodzaju transfer diaspor pomiędzy środowiskami. W przypadku borsuka zjawisko to zaznacza się w znacznie mniejszym stopniu, ponieważ gatunek ten jest aktywny głównie na obszarach leśnych (mapa 5, załącznik). Należy pamiętać, że przestrzenna aktywność zwierząt wygląda nieco odmiennie na terenach otwartych i leśnych. W środowisku leśnym kluczową rolę w przemieszczaniu się zwierząt drapieżnych odgrywają drogi (Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001). W efekcie dyspersja nasion za sprawą ssaków drapieżnych w przestrzeni leśnej jest w znacznej części skanalizowana drogami. W przypadku terenów otwartych, na których nie ma trudnej do przebycia roślinności, ich penetracja zdaje się być bardziej równomierna i niezależna od przebiegu dróg.

Głównym czynnikiem ograniczającym wędrówki roślin (w ogóle, jak również między środowiskami) jest zdolność „przemieszczania się nasion” na duże odległości (Dzwonko, Loster 1992, Brunet, Oheimb 1998). Endozoochoria jest skutecznym sposobem transportu nasion na większy dystans. Przytoczony wyżej przykład „transferu” nasion dowodzi, że ssaki drapieżne stanowią ważne medium w procesie przepływu nasion pomiędzy środowiskami. Ma to odniesienie zarówno do wędrówek nasion pomiędzy tzw. „starymi” i „młodymi” lasami, ale także między „wypami” roślinności w krajobrazie rolniczym. Okazuje się, że m.in. gatunki endozoochoryczne stanowią jedną z liczniej reprezentowanych grup roślin we wtórnych („młodych”) lasach (Dzwonko, Loster 1992).

Depozycja nasion *Vaccinium myrtillus* w odchodach ssaków drapieżnych pozwala stwierdzić, że zarówno kuny jak i borsuk są właściwymi rozsiewaczami dla tego gatunku. Przemawia za tym fakt, że zwierzęta te deponują odchody z nasionami borówki w środowisku z dużym udziałem sosny (siedliska borowe). Ponadto nie stwierdzono, aby nasiona tego gatunku rośliny, związanego ze środowiskiem leśnym, były wynoszone na tereny otwarte, gdzie raczej nie znajdowałyby odpowiednich warunków do dalszego rozwoju.

Dobrym przykładem efektywności rozprzestrzeniania diaspor *Vaccinium myrtillus* jest dystrybucja odchodów w zależności od stopnia pokrycia runa przez tę roślinę. Można założyć, że najlepszy efekt chorologiczny borówce zapewniałoby przenoszenie jej nasion do środowisk charakteryzujących się niskim jej pokryciem. Jak już wspomniano wcześniej największym spożyciem owoców borówki charakteryzował się borsuk, jednak większość jego odchodów trafiała do płatów, w których borówka występowała w średniej ilościowości wynoszącej 3,4 w skali Braun-Blanqueta. Borsuki większość swych odchodów składają zatem w dobrze rozwiniętych płatach borówki, a więc w bezpośrednim

sąsiedztwie osobników tego samego gatunku rośliny. Pod względem zajmowania nowych przestrzeni przez rośliny efekt jest tu nikły, zważywszy że borsuki przez długi czas składają swe odchody do tych samych latryn. Jeśli jednak nasiona przeniesione do dobrze rozwiniętego płatu tego samego gatunku zwiększają różnorodność genetyczną w populacji roślin, to nawet takie zachowanie może mieć duże znaczenie, ponieważ przełamuje izolację i zapewnia dostawę nowych genów.

Natomiast w przypadku kuny, jak się okazuje ważnego, ale nie głównego wektora nasion borówki, jej odchody trafiały najczęściej do płatów o pokryciu równym 2 lub 3 w skali Braun-Blanquet'a. Wartość ta sugeruje lepszy efekt chorologiczny niż w przypadku borsuka. Mimo nikłego udziału borówki w pokarmie lisa nie można wykluczać go jako mniej efektywnego rozsiewacza. Do takiego podejścia nakłania przykład fakultatywnych owocojadów (Pratt, Stiles 1983).

Wyraźny podział przestrzeni, szczególnie między borsukiem i lisem, zaznaczył się w przypadku rozsiewania nasion gruszy. Lisy deponowały nasiona tego gatunku w drzewostanach młodszych i mniej różnorodnych niż borsuki, zapewniając dopływ diaspor gruszy do wtórnych lasów. Obecność tej rośliny w wykształcającym się podszybie lasów na terenach porolnych jest głównie (ale nie wyłącznie) zasługą lisów. Borsuki natomiast charakteryzowały się rozprzestrzenieniem nasion tego gatunku na terenach leśnych, gdzie deponowały swoje odchody. Dlatego zwierzęta te nie przyczyniały się do rozprzestrzeniania nasion gruszy poza obszarem lasu. Należy jednak podkreślić, że nasiona gruszy znajdowane w odchodach borsuków najprawdopodobniej pochodziły z owoców zjedzonych pod sędziwymi okazami drzew macierzystych występującymi głównie na terenach otwartych. Kuny znów wykazywały wzorzec pośredni między analizowanymi wyżej gatunkami drapieżników. Przepływ nasion gruszy odbywa się za sprawą wszystkich badanych gatunków ssaków drapieżnych. W świetle powyższych faktów można uznać, że grusza jest dobrym przykładem wspomnianego wcześniej „transferu” nasion między środowiskiem leśnym i terenami otwartymi, który dokonuje się dzięki ssakom drapieżnym.

Endozoochoryczne rozsiewanie nasion w przestrzeni ma przede wszystkim związek z usytuowaniem źródeł nasion oraz zachowaniami zwierząt. Do zachowań tych można zaliczyć opisywaną wyżej dyspersję młodych oraz preferencje siedliskowe badanych ssaków drapieżnych. Poza tym ważne są zachowania terytorialne związane ze znakowaniem granic rewirów. Widać to szczególnie w przypadku borsuków, które przez cały sezon (jednak z pewną zmiennością) deponują odchody w stałych miejscach zwanych latrynami. Skutkiem tego jest duże „nawarstwianie się” punktów oznaczających zebrane

próbki odchodów (mapa 5, załącznik). Również kuny wielokrotnie składają swe odchody w tych samych miejscach (Goszczyński et al. 1994). Niejednokrotnie zdarzało się, że kilka prób znajdowano bardzo blisko siebie.

Przestrzenna depozycja nasion w pewnym sensie jest uwarunkowana zjawiskami sezonowymi, a rozkład przestrzenny odchodów w ciągu roku może charakteryzować się dużą zmiennością (López-Bao, González-Varo 2011). Najlepszym tego przykładem są różnice w depozycji odchodów pomiędzy dwoma okresami w roku: letni (VI-IX) oraz jesienny (X-XI), jak uzasadniano wyżej wynikającymi w głównej mierze z dyspersji młodych osobników z tegorocznych miotów. Generalnie odchody z okresu jesiennego trafiają do środowisk charakteryzujących się niższymi średnimi wartościami wskaźników, np. mniejszą liczbą gatunków budujących podszyt i drzewostan. Są to zatem środowiska „uboższe”, mniej zasobne i przypuszczalnie suboptymalne. Pozostaje to w związku z założeniem, że młode osobniki podczas dyspersji jesiennej częściej penetrują środowiska, do których zwierzęta dorosłe (posiadające już swoje terytoria) zaglądną rzadziej.

Zmienność przestrzenna depozycji nasion w odchodach zaznacza się między sezonami (López-Bao, González-Varo 2011), jednak w niniejszych badaniach rozprzestrzenianie nasion do różnych środowisk przez poszczególne gatunki ssaków drapieżnych nie wykazywało zmienności pomiędzy sezonami. Być może przyczyną tego stanu była stałość warunków środowiska i stała z roku na rok obecność tych samych źródeł owoców.

Na podstawie powyższej dyskusji można przyjąć, że do najważniejszych czynników determinujących przestrzenną zmienność endozoochorycznego rozprzestrzeniania nasion przez ssaki drapieżne należą: (a) odmienna ekologia zwierząt, czyli różnice między gatunkami, (b) mechanizmy populacyjne, czyli polegowa dyspersja młodych oraz (c) elementy krajobrazu wpływające na koncentrację odchodów, np. owocujące drzewa.

5.4. Roślinność na norowiskach jako efekt rozsiewania nasion oraz zmian w środowisku glebowym

Na wstępie rozważań o wpływie działalności różnych gatunków ssaków drapieżnych na otoczenie nor, trzeba zwrócić uwagę na to, że różnice pomiędzy gatunkami ssaków mogą być skutkiem odmiennych preferencji siedliskowych (Kurek 2011b). Otrzymane dane wskazują, że właśnie one decydują o różnych warunkach glebowych i

fitocenotycznych w miejscach, w których swoje norowiska lokalizują lisy i borsuki. Ogólnie rzecz biorąc, borsuki z reguły zasiedlają siedliska żyzniejsze i tym samym bardziej różnorodne gatunkowo niż lisy. Podobny wynik uzyskali Neal i Roper 1991. W przypadku Puszczy Kampinoskiej na większą żyzność gleby w otoczeniu norowisk borsuczyczych niż lisich wskazuje większa liczba gatunków drzew, krzewów i roślin zielnych na powierzchniach referencyjnych, a zatem nie znajdujących się pod bezpośrednim wpływem aktywności drapieżników.

Odmienne preferencje siedliskowe obu drapieżników są prawdopodobnie związane z różnicami w użytkowaniu nor. Borsuki zasiedlają swe nory przez wiele sezonów oraz intensywniej je użytkują w skali roku (Goszczyński, Wójtowicz 2001). Takie zachowanie wymaga trwałości ośrodka, w którym kopane są korytarze i komory podziemne służące do wychowu młodych oraz do zimowego snu. Spoistość gruntu wzrasta wraz z zawartością części spławialnych w jego składzie granulometrycznym (np. pyłu), dlatego borsuki chętniej kopią nory na stanowiskach, gdzie tej frakcji w glebie jest więcej. W efekcie borsuki osiedlają się na glebach żyzniejszych, np. brunatnych tworzących się właśnie na gruntach z większą domieszką części spławialnych (Neal, Roper 1991). Z kolei pierwiastki stanowiące o żyzności siedlisk pochodzą głównie z minerałów, których zawartość jest największa w drobnej frakcji substratu glebowego. Dlatego gleby na stanowiskach borsuczyczych zawierają mniej piasku na rzecz drobnej frakcji ($\phi < 0,05$ mm, tab. 33, załącznik). Efekt wybiórczości siedliskowej przejawia się również przy analizach właściwości chemicznych gleb. Wyższe zawartości pierwiastków na powierzchniach referencyjnych (Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn) występują zwykle w przypadku borsuka. Różnice te są najbardziej wyraźne w zawartości C i N (ryc. 20). Przy dalszych analizach wpływu działalności ssaków drapieżnych na kształtowanie otoczenia swych nor trzeba mieć na względzie powyższe różnice wynikające z uwarunkowań siedliskowych. Na to pierwotne zróżnicowanie nakłada się dodatkowo zespół czynników związany właśnie z szeroko rozumianą działalnością ssaków drapieżnych w obrębie norowisk. Działalność ta wiąże się głównie z przekształceniami powierzchni gruntu i dopływem diaspor, m. in. wraz z odchodami.

Charakterystyczną cechą gleb leśnych rozwijających się w klimacie umiarkowanym jest znaczne zakwaszenie ich powierzchniowych warstw. Jest to spowodowane nagromadzeniem kwasów organicznych (produktów rozkładu ściółki drzew) i nieorganicznych (efekt respiracji prowadzonej przez mikroorganizmy), a także wydzielaniem jonów wodorowych przez korzenie roślin w procesie pobierania nutrientów

(Jobbágy, Jackson 2001). Efektem i zarazem przyczyną zakwaszenia jest też ucieczka kationów alkalicznych w głąb profilu glebowego, gdzie stają się niedostępne dla roślin o płytkich systemach korzeniowych. Zjawisko wypłukiwania pierwiastków z organicznej warstwy gleby w głąb profilu powoduje, że ich zawartość może wzrastać wraz z głębokością (Konecka-Betley et al. 2002). Ssaki drapieżne średniej wielkości, takie jak borsuk i lis, podczas rozbudowy i pogłębiania nor docierają do głębszych poziomów gleby i wynosząc je na powierzchnię burzą naturalną stratyfikację warstw. Wynoszony na powierzchnię materiał jest uformowany w pryzmy, których chemizm jest odmienny od tego, jaki stwierdzano na powierzchniach porównawczych. Wraz z kolejnymi latami użytkowania norowisk, wygrzebywania coraz większej ilości gleby (szczególnie w przypadku borsuków), przestrzenny zasięg przekształceń ulega zwiększeniu. Przekształcenia te przyczyniają się lokalnie do zmian właściwości fizykochemicznych podłoża. W przypadku różnych gatunków zwierząt przede wszystkim na kopcach wygrzebanej gleby obserwujemy zwiększone pH i zawartość makronutrientów, m.in. takich jak: Ca, K, Mg (Eldridge, Myers 2001, Kerley et al. 2004, Eldridge, Whitford 2009) jak również NO_3^- oraz NH_4^+ (Canals, Sebastiá 2000, Kerley et al. 2004). Ponadto przemieszanie gleby poprawia jej przewietrzenie, respirację, rozwój mikroorganizmów glebowych, przez co zwiększa się dostępność pierwiastków (Breland, Hansen 1996, Arvidsson 1999). Efekt ten silniejszy jest u borsuka, który kopie zwykle głębsze i rozleglejsze nory z długimi korytarzami, wygrzebuje głębiej zalegające warstwy gleby oraz większe jej ilości niż lis (Neal, Roper 1991, Goszczyński 1995).

Innym wzorcem pionowego zróżnicowania w profilu glebowym charakteryzują się pierwiastki organiczne (C i N). Pierwiastki te związane są z materią organiczną zakumulowaną w wierzchnich warstwach gruntu, dlatego gleba wykopana z głębszych warstw jest zawsze uboższa w te pierwiastki. Dotyczy to szczególnie świeżo wyrzuconej i jałowej gleby znajdującej się na kopcach. Można się spodziewać, że wzorec ten może być zaburzony przez efekt użyźniania generowany przez działalność ssaków drapieżnych – deponują one na terenie norowisk pewne ilości odchodów i moczu, które pełnią funkcje oznaczania terytorium. W przypadku lisa wchodzi w grę także szczątki ofiar, tzn. pojedyncze i niewielkie kości oraz resztki skór. Dopływ nutrientów z odchodami i resztkami ofiar nie jest jednak na tyle duży, aby mógł niwelować rozcieńczanie azotu przez ubogi w te pierwiastki piasek pochodzący z głębszych warstw gleby.

W przypadku całkowitego fosforu nie zanotowano istotnych różnic pomiędzy kopcami, między-kopcami i powierzchniami referencyjnymi, mimo że na kopcach osiągał

on najmniejsze wartości, co koresponduje z generalnym modelem zróżnicowania dla pierwiastków pochodzących głównie z materii organicznej. Jest prawdopodobne, że pewna frakcja fosforu może pochodzić ze wspomnianych szczątków ofiar, które były znajdowane przy norowiskach lisów. Świadczy o tym szczególnie wartość fosforu ogólnego między kopcami na norowiskach lisów (ryc. 20). Zastanawiające jest, czy nieliczne fragmenty kości i inne części padliny mogą mieć tak duży wpływ na zawartość fosforu w glebie. Zaskakujące, że podobną sytuację obserwujemy także w przypadku zawartości azotu ogólnego (przy braku istotności statystycznej). Mimo spójnego i logicznego uzasadnienia przytoczonego powyżej, podwyższone wartości pierwiastków pochodzenia organicznego mogą być jednak wynikiem większego zanieczyszczenia próbek pochodzących z międzykopców substancją organiczną z wierzchnich warstw gleby (poziom próchniczny A). Za tym wyjaśnieniem mocno przemawia fakt, że powierzchnia gleby w okolicy norowisk lisów jest w mniejszym stopniu zaburzona niż przy norach borsuków. Niejednokrotnie struktura gleby strefy między-kopców na norowiskach lisów przypominała niezaburzoną działalnością zwierząt powierzchnię referencyjną. Skądinąd wiadomo, że wkładki próchniczne w próbkach gleby podnoszą istotnie zawartość pierwiastków (Konecka-Betley et al. 2002).

Fosfor dostępny dla roślin najwyższe wartości osiąga na kopcach (ryc. 20). Mechanizm uruchomienia fosforu z ogólnej puli tego pierwiastka należy wiązać z odczynem gleb na kopcach. Oba modele zróżnicowania przestrzennego (P_{Olsen} oraz pH) ściśle od siebie zależą. Fosfor jest trudno dostępny dla roślin przy bardzo kwaśnym i bardzo zasadowym odczynie gleby (Havlin et al. 1999). Jego dostępność wzrasta i osiąga najwyższe wartości w odczynie mniej więcej obojętnym (pH = 7,0). Najwyższe wartości pH, zbliżające się do obojętnego notuje się właśnie na kopcach, co ma bezpośredni wpływ na zwiększenie dostępności fosforu dla roślin. Jednocześnie właśnie fosfor dostępny może mieć pewne znaczenie dla rozwoju bogactwa gatunkowego roślin okolic norowisk.

Skład gatunkowy roślinności jednoznacznie wskazuje na wyższy trofizm gleb przy norowiskach w porównaniu z powierzchniami referencyjnymi, przy czym dotyczy to głównie borsuka. Zjawisko to wiąże się szczególnie z częstszym występowaniem nitrofilnych gatunków roślin (w niniejszych badaniach *Urtica dioica*, *Galeopsis* sp., *Geum urbanum*), co różni autorzy (m.in. Wijngaarden, Peppel 1964, Stubbe 1965, Neal, Roper 1991, Neal, Cheeseman 1996) wiązali z użyźnianiem gleby przez zwierzęta w obrębie norowisk. Zwracano zwłaszcza uwagę na zwyczaj borsuków polegający na pozostawianiu znaków moczu oraz odchodów w okolicy norowisk (Neal, Roper 1991, Hutchings et al.

2001, Kowalczyk et al. 2004). Wyniki niniejszych badań wskazują jednak, że efekt użyźniania jest mniej wyraźny we właściwościach chemicznych gleby niż można było się spodziewać na podstawie obrazu roślinności nitrofilnej, lub inaczej: na podstawie występowania roślin o wysokich wymaganiach troficznych. Nie można jednak efektu użyźniania zupełnie wykluczyć, gdyż zarówno borsuki jak i lisy pozostawiają odchody i mocz w bliskim sąsiedztwie swych norowisk. Dopływ azotu w rejon norowisk za pośrednictwem zwierząt zdaje się być jednak nie dość intensywny, aby zrównoważyć obniżanie jego zawartości na skutek ciągłego dosypywania świeżego i jałowego w azot materiału z głębszych pokładów gleby.

Oprócz wspomnianych gatunków azotolubnych (*Urtica dioica*, *Galeopsis* sp., *Geum urbanum*) w obrębie norowisk, głównie borsuków, ale również lisów, częściej występowały rośliny ruderalne/synantropijne: *Fallopia convolvulus*, *Leontodon* sp., *Taraxacum officinale*, *Conyza canadensis*, *Artemisia vulgaris* oraz *Plantago major*. Obecność grupy gatunków związanych z zaburzeniami pozwala przypuszczać, że zwiększone bogactwo gatunkowe w obrębie norowisk nie jest wyłącznie efektem użyźniania gleby, jak sądzono do tej pory, lecz ma związek z zaburzeniami jej powierzchni w wyniku ciągłego wydeptywania i przekopywania gruntu. Rola zaburzeń w generowaniu różnorodności (Mayer et al. 2004) polega głównie na zmniejszaniu konkurencji ze strony gatunków dominujących (Wilson, Tilman 1993) oraz stwarzaniu szans wykiełkowania nasion i przeżycia siewek innych gatunków (Hofmann, Isselstein 2004, Schnoor, Olsson 2010). Wieloletnie użytkowanie nor związane z powtarzającymi się zaburzeniami powierzchni gleby umożliwia osiedlanie się większej liczbie gatunków roślin (Hobbs, Mooney 1985). Skutkuje to zwłaszcza pojawianiem się jednorocznych roślin związanych ze środowiskami niestabilnymi, np. *Leontodon* sp., *Fallopia convolvulus*, *Plantago major*. W dalszej kolejności może otwierać możliwości w osiedlaniu się gatunków obcych i inwazyjnych (Hobbs, Mooney 1985, Page Kyle et al. 2007).

Wobec powyższych faktów wydaje się, że właśnie zaburzenia powierzchni gleby powodują w obrębie norowisk liczniejsze występowanie *Urtica dioica*, gatunku w gruncie rzeczy ruderalnego (dotyczy to zapewne także innych gatunków roślin). Roślina ta może występować na siedliskach z różną zawartością azotu, charakteryzując się szerokim zakresem tolerancji (Taylor 2009). Dowodzi tego fakt, że ilościowość *U. dioica* nie jest skorelowana z zawartością azotu w badanych glebach. Co więcej, na norowiskach, gdzie stwierdzono jej istotnie częstsze występowanie, ogólne zawartości azotu i fosforu są mniejsze niż na powierzchniach porównawczych, gdzie nie stwierdzono tego gatunku.

Mniejsza różnorodność gatunkowa roślin na powierzchniach porównawczych jest zapewne spowodowana obecnością ściółki, której gruba warstwa uniemożliwia kiełkowanie wielu gatunkom nasion. Wobec powyższych przypuszczeń nie jest zaskakującym fakt, że gatunki zielne istotnie częściej występujące na norowiskach (np. *Urtica dioica*, *Mycelis muralis*, *Galeopsis tetrahit*) charakteryzują się tworzeniem trwałego banku nasion. W dodatku fotoblastyczne nasiona tych roślin korzystają z pojawiania się zaburzeń powierzchni gleby i kiełkują w odpowiedzi na zmianę składu spektralnego światła, które zaczyna do nich docierać (stosunek frakcji R/Fr). Zmiany składu spektralnego światła padającego na nasiona mogą być wywołane, np. przemieszaniem gleby oraz przzerwaniem zwartej darni runa (Jankowska-Błaszczuk, Grubb 1997, Milberg et al. 2000). Wiele zatem wskazuje na to, że głównym czynnikiem generującym większą różnorodność gatunkową w obrębie norowisk są zaburzenia powierzchni gruntu. W dalszym ciągu jednak nie można zupełnie wykluczyć wpływu użyźniania gleb odchodami, ponieważ mimo poznania zawartości azotu ogólnego nie mamy wiedzy o zawartości azotu dostępnego dla roślin (formy NH_4^+ , NO_3^-). Metodyczne i techniczne trudności w uzyskaniu danych o zawartości tych form skutkują pomijaniem ich w analizach, co jest częstym mankamentem prac glebowo-siedliskowych (Canals, Sebastiá 2000). Z drugiej jednak strony, prowadzone równoległe do niniejszych badań, obserwacje intensywnie użytkowanych latryn borsucznych poza norowiskami (na granicy rewirów) nie wskazują na zwiększony udział roślin azotolubnych w ich sąsiedztwie mimo ciągłego i bardzo wyraźnego dopływu nutrientów. Pozwala to sądzić, że dopływ azotu z zewnątrz nie jest na tyle istotny, aby mieć wyraźny wpływ na kształtowanie się roślinności w okolicach norowisk na tle innych podawanych w niniejszych badaniach czynników.

Na zaburzenia, jako główny (ale oczywiście nie jedyny) czynnik determinujący różnorodność gatunkową wskazuje również spektrum ekologiczne roślin występujących na norowiskach i na powierzchniach referencyjnych. Szczególną uwagę zwraca grupa hemikryptofitów w skład których wchodzi wspomniane gatunki o nasionach fotoblastycznych oraz trawy *Gramineae*. Wykazano, że kłącza i korzenie traw wykazują większą odporność na uszkodzenia mechaniczne niż inne gatunki zielne (Jonasson, Callaghan 1992). Jest to przejaw przystosowań do środowisk zaburzonych, czego wyrazem jest większa frekwencja traw w obrębie norowisk (tab. 27). Większy udział gatunków tolerujących zaburzenia stwierdzono także w innych badaniach (Obidziński, Głogowski 2005, Obidziński, Kiełtyk 2006). Ogólnie rzecz ujmując, na norowiskach spotyka się istotnie więcej roślin z grupy hemikryptofitów (ryc. 23 i 24).

Dotychczasowe opracowania dotyczące różnorodności roślin na norowiskach opierały się głównie na wrywkowych obserwacjach (m.in. Wijngaarden, Peppel 1964, Stubbe 1965, Neal, Roper 1991, Neal, Cheeseman 1996) lub ich analizach w oparciu o wyliczone wskaźniki (Bruun et al. 2005). Częstsze występowanie *U. dioica* oraz teoretycznie uzasadnione użyźnianie gleb moczem i odchodami głównie przez borsuki, sugerowało autorom oczywiste powiązania występowania gatunku nitrofilnego i potencjalnie użyźnionego siedliska. Również w niniejszych badaniach diagnozowanie żyzności siedliska na podstawie liczb wskaźnikowych słusznie sugerowało większą żyzność okolic norowisk niż powierzchni porównawczych (P. Kurek – dane niepublikowane). Ponieważ w oparciu o liczby wskaźnikowe (np. Ellenberga) nie jesteśmy w stanie ustalić relacji pomiędzy zawartością poszczególnych pierwiastków w glebie, dlatego przyjmujemy uzasadnienia najbardziej prawdopodobne – niekoniecznie jednak prawdziwe (przypadek z wnioskowaniem o azocie i sposobie jego dopływu z odchodami w okolicy norowisk). Głównym mankamentem takiego wnioskowania jest brak badań fizykochemicznych gleb i opieranie się na liczbach wskaźnikowych, które w warunkach zaburzeń nie powinny w ogóle być stosowane (Dzwonko 2007). Nawet rośliny nitrofilne charakteryzują się pewną amplitudą ekologiczną i ich obecność nie musi wcale świadczyć o użyźnieniu podłoża azotem. Niniejsze badania dowodzą, że obecność *U. dioica* nie musi wskazywać podwyższonego poziomu azotu w glebie. Nie można jednak wykluczyć, że w niektórych przypadkach działalność borsuków może w pewnym stopniu powodować podwyższenie zawartości azotu w obrębie norowisk. Może to mieć miejsce, gdy borsuki występując w małych zagęszczeniach (z powodu niekorzystnych warunków środowiska), ograniczają znakowanie terytorium do najbliższej okolicy nory (Feore, Montgomery 1999). Na podstawie poniższych badań można stwierdzić, że wpływ ten jest na tyle niewielki, że zawartość tego pierwiastka nie kształtuje się na wyższym poziomie w porównaniu do otaczających terenów (powierzchnie referencyjne).

Pojawianie się korzystnych warunków wzrostu i osiedlania się roślin to wstępny warunek powstawania bogatych gatunkowo układów roślinnych na terenach norowisk. W dalszej kolejności musi zaistnieć możliwość pojawienia się nasion w obrębie norowisk. Jedną z dróg dopływu diaspor jest ich transport za pośrednictwem zwierząt. W przypadku gatunków roślin wytwarzających owoce soczyste transport nasion odbywa się na drodze endozoochorii. Częstsze występowanie tych gatunków w obrębie norowisk jest spowodowane przynoszeniem ich nasion wraz z kałem przez zwierzęta. Jest to zrozumiałe, ponieważ nory pełnią również funkcję informacyjną, dlatego zwierzęta te znaczą ich

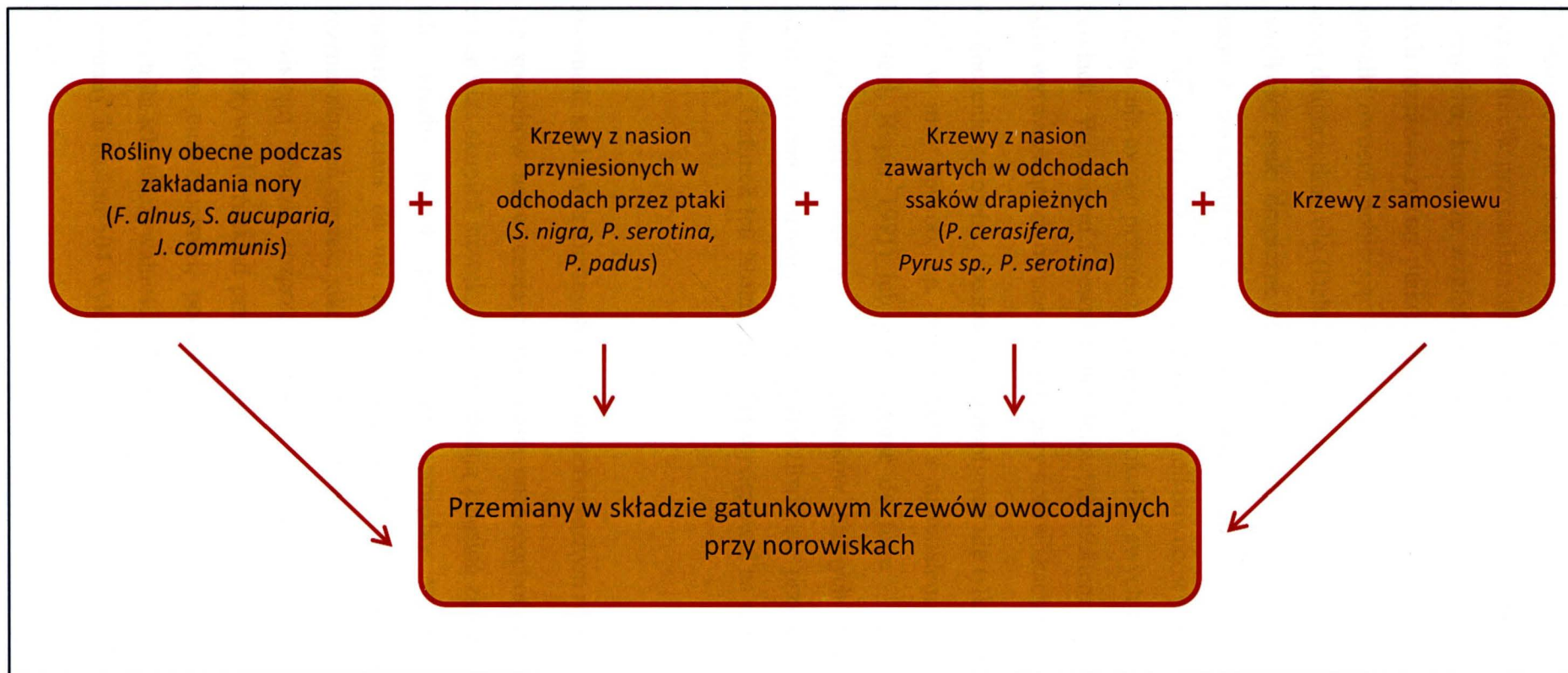
okolice zapachem i odchodami (Kowalczyk et al. 2004). Stwierdzono, że 56% odchodów borsuków zostaje złożonych w promieniu 10 metrów od nor (Neal, Roper 1991). Między innymi, wskutek endozoochorii w obrębie norowisk pojawia się więcej gatunków roślin owocowych niż na terenach sąsiednich. Część odchodów może być składowana nawet wewnątrz nor (Kowalczyk et al. 2004), z których nasiona trafiają na powierzchnię gruntu razem z glebą wykopaną podczas pogłębiania i porządkowania podziemnych korytarzy. W trakcie niniejszych badań w kilku przypadkach znaleziono nasiona *Prunus cerasifera/domestica* na kopcach świeżo usypanej gleby przed wejściem do nor.

Nie licząc „tła” złożonego z gatunków owocowych obecnych na obu typach powierzchni badawczych (*Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Juniperus communis*, ryc. 33) występujące przy norowiskach rośliny endozoochoryczne można podzielić na trzy grupy. Do pierwszej należy zaliczyć gatunki o owocach drobnych rozsiewane głównie przez ptaki (np. *Sambucus nigra*). Gatunek ten silnie związany jest z norowiskami, szczególnie borsuków. Co ciekawe w pokarmie tych zwierząt udział *S. nigra* stwierdziłem incydentalnie, jedynie w 0,7% odchodów, zatem borsuki nie stanowią ważnego wektora w rozprzestrzenianiu tej rośliny w badanych warunkach. Nasiona *S. nigra* stwierdzano natomiast w odchodach ptaków (P. Kurek – dane niepublikowane). W przypadku *S. nigra* oraz innych drobnoowocowych (jednocześnie drobnonasiennych) gatunków należy się spodziewać, że ich nasiona łatwiej kiełkują na odkrytej glebie obecnej w obrębie norowisk. Gruba ściółka na powierzchniach referencyjnych prawdopodobnie skutecznie ogranicza kiełkowanie nasion i dalszy rozwój siewek. Drugą grupę stanowią gatunki korzystające z rozsiewania za pośrednictwem ptaków, jak również ssaków drapieżnych – mieszany sposób dyspersji (np. *Cerasus avium*, *P. serotina*). Ptaki nie są natomiast w stanie skutecznie rozsiewać nasion zawartych w dużych owocach (grupa trzecia), jak: *Pyrus* sp., *Prunus cerasifera*, *P. domestica*, *Malus* sp., których owoce mogą być jedzone w całości zarówno przez lisy jak i borsuki (ale nie przez ptaki). Z reguły wielkoowocowe gatunki roślin są rozsiewane najczęściej przez ssaki (Fedriani et al. 2010). Obecność tych gatunków roślin w wielu przypadkach wiąże się z otoczeniem norowisk obu drapieżników, w szczególności jednak borsuków (tab. 29). Na badanym terenie, w odchodach lisów i borsuków nasiona *P. cerasifera* wystąpiły z frekwencją: 3,6% i 8,7%, natomiast nasiona *Pyrus* sp. z frekwencją: 13,8% i 10,1%.

W obrębie norowisk borsuków można zaobserwować dwa przeciwstawne procesy: pojawiania się wielu nowych gatunków owocowych przy jednoczesnym ustępowaniu innego gatunku, mianowicie kruszyny pospolitej. Gatunek ten na powierzchniach

porównawczych osiągał znacznie większą liczebność niż na norowiskach. Intensywne zaburzenia powierzchni gruntu na norowiskach przełamywały dominację kruszyny w podszybie i powodowały powstanie bardziej różnorodnych gatunkowo zespołów roślin owocowych. W takich warunkach, gatunek ten nie może egzystować w tak dużym zagęszczeniu jak na powierzchniach referencyjnych, gdzie żadne zaburzenia go nie ograniczają. W wyniku działalności zwierząt obszary norowisk „uwolnione” od kruszyny stają się dostępne dla innych gatunków roślin owocowych, występujących już jednak w mniejszych liczebnościach. Oprócz efektu zaburzenia, jako kolejną przyczynę większego bogactwa gatunkowego roślin na norowiskach można upatrywać w mniejszej konkurencji ze strony dominanta, jakim jest kruszyna.

Istotnie wyższa frekwencja niektórych gatunków roślin owocowych przy norowiskach wskutek przynoszenia ich nasion w odchodach jest dowodem na jakościowy efekt endozoochorii (Fedriani, Delibes 2009a) z udziałem ssaków drapieżnych. Jednym z czynników świadczącym o korzystnym wpływie zwierząt na przenoszone rośliny/nasiona jest tzw. „disperser efficiency” – efektywność rozsiewacza (Bustamante et al. 1992). Oznacza ona, że przenoszone nasiona trafiają do bezpiecznych miejsc, gdzie mogą kiełkować i dalej wzrastać. W tym wypadku jest to rejon norowisk. Co więcej, efekt jakościowy endozoochorii zależy od gatunku ssaka drapieżnego. W przypadku borsuków dopływ diaspor w odchodach jest bardziej długotrwały niż w przypadku lisów. Wynika to z wieloletniego użytkowania norowisk przez borsuki i ciągłego dopływu diaspor, dzięki temu następuje kumulacja gatunków owocowych. Pewne przesłanki pozwalają twierdzić, że im starszy system nor, tym bogatszy zespół roślin owocowych występuje w jego otoczeniu. W niniejszych badaniach takiej zależności nie udało się jednak wykazać. Kumulacji nasion przy norowiskach sprzyja też zwiększająca się intensywność użytkowania latryn borsucznych w pobliżu norowisk zaznaczająca się od późnego lata (Hutchings et al. 2001), czyli mniej więcej od momentu, gdy owocowanie roślin osiąga swój szczyt.



Ryc. 33. Prawdopodobne mechanizmy generujące zwiększone bogactwo gatunkowe krzewów owocowych przy norowiskach lisów i borsuków. Model przedstawia drogi dopływu diaspor gatunków wytwarzających owoce soczyste.

O jakościowym efekcie endozoochorii za sprawą ssaków drapieżnych możemy mówić szczególnie w przypadku roślin wytwarzających duże owoce jak np. *Pyrus sp.* oraz *Prunus cerasifera*, które ze względu na swe rozmiary nie mogą być rozprzestrzeniane przez innych rozsiewaczy (np. ptaki). W przypadku dużych owoców ptaki mogą spożywać jedynie kawałki owocni, pobierając przypadkowo pojedyncze nasiona, dlatego odgrywają one tu raczej drugorzędną rolę (Debussche, Isenmann 1989). Właściwie tylko ssaki, w tym średniej wielkości ssaki drapieżne jak: lis, borsuk oraz kuny, są w stanie spożywać całe owoce razem z zawartymi w środku nasionami, dlatego to one uznaje się za głównych rozsiewaczy w rozprzestrzenianiu gatunków wielkoowocowych (Willson 1993). Lisy i borsuki jedząc całe owoce przenoszą nasiona w okolice swych norowisk, gdzie zostawiają je w odchodach. Wyraźnym i pewnym jakościowym efektem tego zjawiska jest wyższy udział roślin wytwarzających owoce soczyste przy norowiskach tych ssaków.

W otoczenie norowisk, nasiona mogą dopływać nie tylko na drodze endozoochorii, ale również w inny sposób, np. przyciągane z materiałem służącym jako wyściółka legowisk (Neal, Roper 1991) lub przyczepione do futra – epizoochoria. Taki rodzaj transportu zapewniałby dopływ nasion gatunków zielnych. Klasycznym przykładem rośliny, której nasiona posiadają przydatki umożliwiające przyczepianie się do futra jest *Geum urbanum*. Gatunek ten istotnie częściej występował na norowiskach należących do borsuka.

5.5. Efektywność ssaków drapieżnych w endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion

Jednym ze sposobów uchwycenia efektywności endozoochorycznego rozprzestrzeniania nasion jest analiza skupień siewek, które wyrastają z nasion zawartych w pozostawionych odchodach. Trzeba jednak pamiętać, że pomiędzy wydaleniem nasion a ich wykiełkowaniem działa na nie szereg trudnych do uchwycenia czynników. Dlatego rozmieszczenie skupień siewek, jako pozostałości po odchodach, może znacznie odbiegać od rzeczywistego obrazu rozprzestrzeniania diaspor (rozmieszczenia odchodów z nasionami). Oczywiście rozkład przestrzenny opisywanych skupień nie jest ostatecznym obrazem efektu endozoochorii, ponieważ na siewki działa jeszcze wiele czynników wpływających na ich przeżywalność. Dla przykładu, Fedriani i Delibes (2009b) podają, że na 3200 wysianych nasion 504 wykiełkowało w siewki, natomiast pierwsze lato przeżyło tylko 5 okazów.

Na podstawie analizy składu i dominacji gatunkowej w skupieniach, posiłkując się danymi ilościowymi i jakościowymi uzyskanymi z analiz odchodów, możemy w sposób pośredni wnioskować o znaczeniu poszczególnych drapieżników w procesie rozsiewania nasion. Przykładem może tu służyć *Prunus serotina*, której nasiona w największej ilości stwierdzono u kun, choć jest ona rozsiewana także przez pozostałe badane gatunki. Wśród nasion stwierdzonych w odchodach nie zajmuje ona czołowego miejsca, natomiast jest jednym z dominujących gatunków budujących skupienia siewek. Zjawisko to wpisuje się w dyskusję o potencjale inwazyjnym gatunku. Na tej podstawie można wnioskować, że zdolność kiełkowania tej rośliny jest znacząca, czego dowodzą inni autorzy (Starfinger 2006). Wysoki odsetek nasion kiełkujących może kompensować w niektórych przypadkach jej mniejszy udział w diecie. Natomiast na terenach, gdzie jest dominującym gatunkiem owocowym (i przez to może stanowić znaczącą frakcję pokarmu ssaków drapieżnych) zjawisko to może istotnie wspomagać opanowywanie przestrzeni przez ten gatunek.

W skupieniach siewek stwierdzono tylko pięć gatunków roślin, natomiast na podstawie analizy odchodów uzyskano informację, że badane ssaki drapieżne rozprzestrzeniają w sumie nasiona 16 gatunków. Faktycznie gatunki ze skupień stanowią najliczniejszą frakcję nasion stwierdzonych w odchodach. Nasiona części gatunków występowały w odchodach rzadko, co mogło powodować ich brak w skupieniach. Ma to zapewne słuszną przyczynę w przypadku *Sambucus nigra*, *Fragaria* sp., *Convallaria majalis*, których nasiona osiągały niewielkie frekwencje w odchodach. Jednak mimo częstego występowania nasion *Vaccinium myrtillus* w odchodach u kuny i borsuka, nie stwierdzono skupień siewek tego gatunku. Posługując się tym przykładem możemy wnioskować, że skupienia mogą nam mówić odnośnie jakich gatunków roślin rozprzestrzenianie ich nasion przez ssaki drapieżne jest na tyle wydajne, że jego efektem jest kiełkowanie nasion i przeżycie siewek. Być może nasiona pozostałych gatunków, mimo że również stwierdzone w pokarmie nie są w stanie kiełkować i odnosić takich korzyści z transportu endozoochorycznego jak pozostałe. Jeśli przypuszczenia te okazałyby się prawdziwe, to można pozytywnie zweryfikować hipotezę, że ssaki drapieżne są efektywnymi rozsiewaczami, ale tylko dla niektórych gatunków roślin (w tym wypadku dla gatunków stwierdzanych w skupieniach). Natomiast pozostałe gatunki nie odnoszą już tak wymiernych korzyści, mimo że są stwierdzane w odchodach, nawet w dużych ilościach. O

słuszności tych uwag świadczą różnice w składzie gatunkowym oraz w strukturze dominacji gatunków nasion/roślin stwierdzanych w skupieniach oraz w odchodach.

Warto zwrócić uwagę, że wśród roślin tworzących skupienia dominują gatunki wytwarzające całkiem spore nasiona, z dużą ilością substancji zapasowych (najmniejsze nasiona w opisywanej grupie posiada *Frangula alnus*). Wobec tego potwierdza się, że korzyści z endozoochorii z udziałem ssaków drapieżnych odnoszą tylko niektóre gatunki roślin, charakteryzujące się wystarczająco dużymi nasionami. Ważność wielkości nasion może nasuwać przypuszczenie, że efektywność endozoochorii zależy nie od samego gatunku wektora, ale od warunków środowiska, w którym proces ten zachodzi. Wydaje się, że czynnikiem limitującym efektywność zoochorii (i właściwie nie tylko tej z udziałem ssaków drapieżnych) może być typ ścioty leśnej. Na omawianym terenie dominuje gruba warstwa surowej ścioty złożonej głównie z igliwia sosny zwyczajnej. Trudno rozkładające się szczątki roślin mogą stanowić poważną barierę w rozwoju siewek, szczególnie gatunków o małych nasionach ubogich w substancje zapasowe, które wyczerpują się zanim korzeń osiągnie warstwę mineralną gleby. Przy założeniu, że skupienia borówki są w miarę możliwości wykrywalne (mimo niewielkich rozmiarów siewek) mechanizm taki może być odpowiedzialny za brak skupień złożonych z siewek tego gatunku. Co ciekawe, w obrębie norowisk, gdzie wierzchnie warstwy gleby są zaburzone częstym przekopywaniem można zanotować częstsze występowanie gatunków endozoochorycznych o małych nasionach, np. *Sambucus nigra*. Mechanizm ten może wskazywać na limitujące znaczenie ścioty w efektywności endozoochorii nasion. Pewne wątpliwości nasuwa jednak brak borówki w rejonie norowisk. Ten drobnonasienny gatunek występuje w tym środowisku znacznie rzadziej.

5.6. Rola ssaków drapieżnych w endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion

Jedną z dróg endozoochorycznego rozprzestrzeniania nasion jest udział w tym procesie ssaków drapieżnych. Jak wspomniano wcześniej wiele przesłanek pozwala zaliczyć te zwierzęta do grupy efektywnych i właściwych rozsiewaczy nasion, co wyraża się: niskim odsetkiem nasion uszkodzonych, zachowywaniem żywotności nasion po przejściu przez przewód pokarmowy, spożywaniem owoców znacznej liczby gatunków roślin (Traveset 1988, Herrera 1989). Z punktu widzenia roślin są to niespecyficzne charakterystyki typowe również dla innych grup rozsiewaczy, np. ptaków. W celu podkreślenia roli ssaków w

procesie rozprzestrzeniania nasion należałoby ukazać ich specyficzną rolę, której nie mogą pełnić ptaki.

W ujęciu przestrzennym rośliny wynoszą korzyść wynikającą z penetracji różnorodnych siedlisk przez ssaki drapieżne. Szczególnym okresem w procesie dyspersji nasion jest zapewne okres jesienny związany z koczowaniem młodych zwierząt poszukujących swych rewirów. Okres ten może być kluczowym w procesie rozsiewania nasion w dużej skali przestrzennej i skokowym zwiększaniu ekologicznego i chorologicznego zasięgu rośliny.

Ważnym warunkiem efektywnego dla roślin rozprzestrzeniania nasion jest ich trąfanie do odpowiednich mikrosiedlisk zapewniających im dalszy rozwój (Bustamante et al. 1992). W szczególności sposób warunek ten jest spełniany przez ssaki drapieżne, które użytkując swe norowiska zapewniają dopływ diaspor wraz z odchodami. Jednoczesne zaburzenia wierzchnich warstw gleby zmniejszają konkurencję ze strony roślinności runa i umożliwiają rozwój roślin z endozoochorycznie przenoszonych nasion. Mamy tu do czynienia nie tylko z rozprzestrzenianiem nasion, ale również z generowaniem nowych mikrosiedlisk zapewniających lepszy start młodym roślinom.

Po okresie dojrzewania owoców znaczna ich część opada na ziemię stając się niewidoczna w roślinności zielnej lub ściole i przez to nieosiągalna dla ptaków, które żerują głównie na owocach wiszących na gałęziach. Nasiona zawarte w opadłych owocach narażone są na uszkodzenia ze strony, np. gryzoni. Ponadto nawet w przypadku uniknięcia strat na etapie nasiona, roślina potomna wzrasta z dużym ryzykiem porażenia przez specyficzne patogeny grzybowe oraz w warunkach konkurencji z osobnikiem rodzicielskim (Howe 1986). Z punktu widzenia roślin korzyści płynące z takiej sytuacji są dla nich wątpliwe. Teoretycznie rośliny wiele zyskują, gdy opadłe owoce są zjadane przez ssaki drapieżne, ponieważ zapewnia to wyniesienie nasion poza zasięg osobnika rodzicielskiego i zmniejszenie śmiertelności wynikającej z jego bliskości (Cazetta, Galetti 2009). Zatem opadnięcie owoców na grunt nie przekreśla jeszcze procesu dyspersji nasion głównie dzięki działalności ssaków drapieżnych.

W warunkach europejskiej strefy umiarkowanej ważnym czynnikiem determinującym rozsiewacza jest średnica owocu. Cechy jakościowe owoców (barwa, zapach) zdają się nie mieć tu większego znaczenia (Debussche, Isenmann 1989). Nasiona roślin, które wytwarzają duże owoce mogą być z powodzeniem rozprzestrzeniane tylko

przez ssaki, w tym ssaki drapieżne (Willson 1993). Wśród europejskich ptaków nie ma gatunków tak dużych, które byłyby w stanie połykać duże owoce, np. dzikiej gruszy lub dzikiej jabłoni. Obecnie do gatunków roślin posiadających duże owoce można zaliczyć kilka kultywarów (*Prunus domestica*, *P. cerasifera*), których rozprzestrzenianie zależy ściśle od ssaków drapieżnych.

6. WNIOSKI

1. Na podstawie zaobserwowanych skupień siewek, można stwierdzić, że ssaki drapieżne efektywnie przyczyniają się do rozprzestrzeniania przynajmniej 5 z 16 gatunków roślin, których nasiona zanotowano w odchodach. Są to: *Cerasus* sp., *Frangula alnus*, *Pyrus* sp., *Prunus serotina* oraz *Prunus cerasifera*. Ponadto, sądząc po marginalnym odsetku uszkodzonych diaspor ssaki drapieżne są właściwymi wektorami w procesie endozoochorycznego rozprzestrzeniania nasion. Dotyczy to również nie rodzimych gatunków roślin.
2. W przypadku czeremchy amerykańskiej ważną cechą umożliwiającą skuteczne rozsiewanie nasion jest fenologia owocowania tego gatunku zapewniająca obecność jej owoców w środowisku w okresie, gdy rodzime zasoby ulegają wyczerpaniu. Również dywersyfikacja dróg rozsiewania czeremchy amerykańskiej (ptaki + ssaki drapieżne) może zwiększać sukces rozprzestrzeniania tej rośliny.
3. Na różnice w endozoochorycznym rozprzestrzenianiu nasion między poszczególnymi gatunkami ssaków drapieżnych składają się przede wszystkim odmienne preferencje pokarmowe badanych ssaków, będące wynikiem odmiennych strategii zdobywania pokarmu. Różnice te wyrażają się w liczbie i proporcjach rozprzestrzenianych gatunków roślin oraz w zróżnicowanym ładunku nasion przenoszonych w próbkach odchodów.
4. Różnice w dystrybucji odchodów zawierających nasiona pomiędzy środowiskami w zależności od gatunku ssaka dowodzi, że każdy gatunek drapieżnika spełnia w procesie rozprzestrzeniania nasion nieco odmienne, lecz uzupełniające się funkcje.
5. Ssaki drapieżne mają szczególne znaczenie w przypadku rozprzestrzeniania wielkoowocowych gatunków roślin (np. rodzaje *Pyrus*, *Prunus*, prawdopodobnie także *Malus*). Jedynie w przypadku gatunków wielkoowocowych możemy mieć dużą pewność, że nasiona tych roślin pojawiają się w okolicach norowisk wraz z odchodami ssaków drapieżnych. Świadczy o tym istotnie większa frekwencja tej grupy gatunków endozoochorycznych rosnących przy norowiskach lisa i borsuka niż poza nimi. Jest to efekt dopływu nasion w odchodach. Wysoka frekwencja nasion wybranych gatunków roślin w odchodach koresponduje z wysoką frekwencją tych gatunków rosnących przy norowiskach. Zatem bogactwo gatunkowe roślin endozoochorycznych na norowiskach jest większe niż na terenach ościennych.

6. Zespoły gatunków roślin endozoochorycznych na norowiskach lisa i borsuka różnią się między sobą, co jest wynikiem różnej intensywności użytkowania norowisk u tych ssaków.
7. Duże bogactwo gatunkowe roślin w obrębie norowisk jest wynikiem przebiegu przynajmniej dwóch procesów: zaburzania powierzchni gruntu powodowanego przekopywaniem warstw gleby i ścioly oraz osiedlania się roślin przenoszonych na drodze endozoochorii (choć nie można wykluczyć innych niż endozoochoryczne dróg dopływu diaspor, np. epizoochoria). Z otoczeniem norowisk związane jest zatem występowanie zespołu roślin będących wskaźnikami zaburzeń oraz zespołu roślin endozoochorycznych.
8. Wygrzebywanie materiału z głębszych poziomów glebowych (bogatszych w niektóre pierwiastki oraz o wyższym pH) jest głównym powodem zwiększonej zasobności gleb okolic norowisk. Jednakże nie można zupełnie wykluczyć eutrofizującego wpływu odchodów i moczu, których dopływ w okolice norowisk jest faktem. Na podstawie uzyskanych wyników można jednak uznać, że zjawisko to ma mniejsze znaczenie niż zakładano we wcześniejszych opracowaniach.

7. LITERATURA

- Andrzejewska A. 2003. Klimat. W: Andrzejewski R. (red.). Kampinoski Park Narodowy. Tom 1. Kampinoski Park Narodowy. Izabelin. ss. 41-68.
- Apáthy M. T. 1998. Data to the diet of the urban stone marten *Martes foina* in Budapest. *Opuscula Zoologica Budapest* 31: 113-118.
- Arvidsson J. 1999. Nutrient uptake and growth of barley as affected by soil compaction. *Plant and Soil* 208: 9-19.
- 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.
- Baltrūnaitė L. 2002. Diet composition of the red fox *Vulpes vulpes*, pine marten *Martes martes* and raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in clay plain landscape, Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 12: 362-368.
- Baltrūnaitė L. 2006. Diet and winter habitat use of the red fox, pine marten and raccoon dog in Dzūkija National Park, Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 16: 46-53.
- 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.
- Bartushevige A. M., Gorchov D. L. 2006. Avian seed dispersal of an invasive shrub. *Biological Invasions* 8: 1013-1022.
- Bass D. A. 1990. Dispersal of an introduced shrub *Crataegus monogyna* by the Brush-tailed Possum *Trichosurus vulpecula*. *Australian Journal of Ecology* 15: 227-229.
- Borkowski J. 1994. Food composition of red fox in the Tatra National Park. *Acta Theriologica* 39: 209-214.
- Breland T. A., Hansen S. 1996. Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 655-663.
- Brunet J., Oheimb G. 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86: 429-438.
- Bruun H. H., Österdahl S., Moen A., Angerbjörn A. 2005. Distinct patterns in alpine vegetation around dens of the arctic fox. *Ecography* 28: 81-87.

- 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.
- Cappers R. T. J., Bekker R. M., Jans J. E. A. 2006. Digital seed atlas of the Netherlands. Barkhuis Publishing & Groningen University Library. Groningen. ss. 1-502.
- Canals R. M., Sebastiá M. T. 2000. Soil nutrient fluxes and vegetation changes on molehills. *Journal of Vegetation Science* 11: 23-30.
- Cazetta E., Galetti M. 2009. The crab-eating fox *Cerdocyon thous* as a secondary seed disperser of *Eugenia umbelliflora* (Myrtaceae) in a Restinga forest of southwestern Brazil. *Biota Neotropica* 9: 271-274.
- Cipollini M. L., Levey D. J. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypothesis and implications for seed dispersal. *The American Naturalist* 150, 3: 346-372.
- Dahle B., Sørensen O. J., Wedul E. H., Swenson J. E., Sandegren F. 1998. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries*. *Wildlife Biology* 4: 147-158.
- Debussche M., Isenmann P. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56: 327-338.
- Deckers B., Verheyen K., Vanhellemont M., Maddens 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.
- Dufrene M., Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Dzwonko Z. 2007. Przewodnik do badań fitosocjologicznych. Wydawnictwo Sorus. Poznań-Kraków. ss. 262-275.
- Dzwonko Z., Loster S. 1992. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19: 195-204.
- Ehrlén J., Eriksson O. 1993. Toxicity in fleshy fruits – a non-adaptive trait? *Oikos* 66: 107-113.

- Eldridge D. J., Myers C. A. 2001. The impact of warrens of the European rabbit *Oryctolagus cuniculus* on soil and ecological processes in a semi-arid Australian woodland. *Journal of Arid Environments* 47: 325-337.
- Eldridge D. J., Whitford W. G. 2009. Badger *Taxidea taxus* disturbances increase soil heterogeneity in a degraded shrub-steppe ecosystem. *Journal of Arid Environments* 73: 66-73.
- Faliński J. B. 2004. Inwazje w świecie roślin: mechanizmy, zagrożenia, projekt badań. *Phytocoenosis* 16 (N.S.) Sem. Geobot. 10: 5-31.
- Fedriani J. M., Delibes M. 2009a. Seed dispersal in the iberian pear, *Pyrus bourgaeana*: a role for infrequent mutualists. *Ecoscience* 16: 311-321.
- Fedriani J. M., Delibes M. 2009b. Functional diversity in fruit-frugivore interactions: a field experiment with Mediterranean mammals. *Ecography* 32: 983-992.
- Fedriani J. M., Wiegand T. and Delibes M. 2010. Spatial pattern of adult trees and the mammal-generated seed rain in the iberian pear. *Ecography* 32: 1-11.
- Feore S., Montgomery W. I. 1999. Habitat effects on the spatial ecology of the European badger *Meles meles*. *J. Zool., London* 247: 537-549.
- Frąckowiak W., Gula R. 1992. The autumn and spring diet of brown bear *Ursus arctos* in the Bieszczady Mountains of Poland. *Acta Theriologica* 37: 339-344.
- Fukui A. 1996. Retention time of seeds in bird guts: costs and benefits for fruiting plants and frugivorous birds. *Plant Species Biology* 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. 1974. Studies on the food of foxes. *Acta Theriologica* 19: 1-18.
- Goszczyński J. 1976. Composition of the food of martens. *Acta Theriologica* 21: 527-534.
- Goszczyński J. 1986. Diet of foxes and martens in central Poland. *Acta Theriologica* 31: 491-506.

- Goszczyński J. 1989. Spatial distribution of red foxes *Vulpes vulpes* in winter. *Acta Theriologica* 34: 361-372.
- Goszczyński J. 1995. Lis. Monografia przyrodniczo-łowiecka. Oficyna Wydawnicza Oikos. Warszawa. ss. 34-88.
- Goszczyński J., Romanowski J., Zalewski A. 1994. Kuny. Wydawnictwo Świat. Warszawa. ss. 1-61.
- 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, London* 250: 495-505.
- Goszczyński J., Wójtowicz I. 2001. Annual dynamics of den use by red foxes *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles* in central Poland. *Acta Theriologica* 46: 407-417.
- Goszczyński J., Juszko S., Pacia A., Skoczyńska J. 2005. Activity of badgers *Meles meles* in Central Poland. *Mammalian Biology* 70, 1: 1-11.
- Graae B. J., Pagh S., Bruun H. H. 2004. An experimental evaluation of the arctic fox *Alopex lagopus* as a seed disperser. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 36: 468-473.
- Grodziński W., Sawicka-Kapusta K. 1970. Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. *Oikos* 21: 52-58.
- Gutián J., Munilla I. 2010. Responses of mammal dispersers to fruit availability: Rowan *Sorbus aucuparia* and carnivores in mountain habitats of northern Spain. *Acta Oecologica* 36: 242-247.
- Halarewicz A. 2011. Przyczyny i skutki inwazji czeremchy amerykańskiej *Prunus serotina* w ekosystemach leśnych. *Leśne Prace Badawcze* 72: 267-272.
- Havlin J. L., Beaton J. D., Tisdale S. L., Nelson W. L. 1999. Soil Fertility and Fertilizers. Prentice Hall. Upper Saddle River. New York. ss. 1-499.
- Herrera C. M. 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* 55: 250-262.
- Herrera C. M., Pellmyr O. (red.) 2002. Plant-animal interactions. An evolutionary approach. Blackwell Publishing, UK. ss. 185-208.

- Hobbs R. J., Mooney H. A. 1985. Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance. *Oecologia* 67: 342-351.
- Hofmann M., Isselstein J. 2004. Seedling recruitment and agriculturally improved mesic grassland: the influence of disturbance and management schemes. *Applied Vegetation Science* 7: 193-200.
- Howe H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. W: Murray D. R. (red.). *Seed Dispersal*. Academic Press. Sydney. ss. 123-189.
- Hutchings M. R., Service K. M., Harris S. 2001. Defecation and urination patterns of badgers *Meles meles* at low density in south west England. *Acta Theriologica* 46: 87-96.
- Jackowiak B. 1999. Modele ekspansji roślin synantropijnych i transgenicznych. *Phytocoenosis* 11 (N.S.) Sem. Geobot. 6: 1-20.
- Jankowska-Błaszczuk M., Grubb P. J. 1997. Soil seed banks in primary and secondary deciduous forest in Białowieża, Poland. *Seed Science Research* 7: 281-292.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B. 1992. Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to variable food resources in Białowieża National Park, Poland. *Ecography* 15: 212-220.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 2001. *Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy Białowieskiej*. Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa. ss. 1-461.
- Jędrzejewski W., Zalewski A., Jędrzejewska B. 1993. Foraging by pine marten *Martes martes* in relation to food resources in Białowieża National Park, Poland. *Acta Theriologica* 38: 405-426.
- Jędrzejewski W., Sidarowicz W. 2010. *Sztuka tropienia zwierząt*. Zakład Badania Ssaków PAN. Białowieża. ss. 93-129.
- Jobbágy E. G., Jackson R. B. 2001. The distribution of soil nutrients with depth: Global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry* 53: 51-77.
- Jonasson S., Callaghan T. V. 1992. Root mechanical properties related to disturbed and stressed habitats in the Arctic. *New Phytologist* 122: 179-186.
- Kapuściński S. 1966. *Szkodniki owadzie nasion drzew leśnych*. PWRiL. Warszawa. ss. 156.

- Kerley G. I. H., Whitford W. G., Kay F. R. 2004. Effects of pocket gophers on desert soils and vegetation. *Journal of Arid Environments* 58: 155-166.
- Kloss M. 2003. Zbiorowiska leśne i zaroślowe. W: Andrzejewski R. (red.). *Kampinoski Park Narodowy. Tom 1. Kampinoski Park Narodowy. Izabelin*. ss. 285-313.
- Koike S., Morimoto H., Goto Y., Kozakai C., Yamazaki K. 2008. Frugivory of carnivores and seed dispersal of fleshy fruits in cool-temperate deciduous forests. *Journal of Forest Research* 13: 215-222.
- Kondracki J. 2009. *Geografia regionalna Polski*. Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa. ss. 188-193.
- Konecka-Betley K. 2003. Gleby. W: Andrzejewski R. (red.). *Kampinoski Park Narodowy. Tom 1. Kampinoski Park Narodowy. Izabelin*. ss. 97-130.
- Konecka-Betley K., Czępińska-Kamińska D., Janowska E., Okołowicz M. 2002. Gleby stref ochrony ścisłej i częściowej w Rezerwacie Biosfery: Puszcza Kampinoska. *Roczniki Gleboznawcze* 53, 3-4: 5-21.
- Kowalczyk R. 2004. Badgers – digging after earthworms. *Essays on Mammals of Białowieża Forest*. Zakład Badania Ssaków PAN. Białowieża. ss. 93-102.
- Kowalczyk R., Bunevich A. N., Jędrzejewska B. 2000. Badger density and distribution of setts in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) compared to other Eurasian populations. *Acta Theriologica* 45: 395-408.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jędrzejewska B. 2004. Seasonal and spatial pattern of shelter use by badgers *Meles meles* in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Acta Theriologica* 49: 75-92.
- Kurek P. 2011a. Endozoochoria – studium porównawcze ssaków drapieżnych i ptaków. *Wiadomości Botaniczne* 55: 41-50.
- Kurek P. 2011b. Spatial distribution of badger *Meles meles* setts and fox *Vulpes vulpes* dens in relation to human impact and environmental availability. *Acta Zoologica Lituanica* 21: 17-23.
- Lanszki J. 2003. Feeding habits of stone martens in a Hungarian villages and its surroundings. *Folia Zoologica* 52: 367-377.

Lanszki J. 2004. Diet of badgers living in a deciduous forest in Hungary. *Mammalian Biology* 69: 354-358.

Lanszki J. 2005. Diet composition of red fox during rearing in a moor: a case study. *Folia Zoologica* 54: 213-216.

Lenartowicz W., Markowski M. 2003. Wykupy gruntów w Kampinoskim Parku Narodowym. W: Andrzejewski R. (red.). *Kampinoski Park Narodowy. Tom 2. Kampinoski Park Narodowy. Izabelin*. ss. 77-86.

LoGiudice K., Ostfeld R. S. 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecologia* 130: 420-425.

López-Bao J. V., González-Varo J. P. 2011. Frugivory and spatial patterns of seed deposition by carnivorous mammals in anthropogenic landscapes: A multi-scale approach. *PLoS ONE* 6, 1: e14569. doi:10.1371/journal.pone.0014569.

Matías L., Zamora R., Mendoza I., Hódar J. 2010. Seed dispersal patterns by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restoration Ecology* 18: 619-627.

Mayer P., Abs C., Fischer A. 2004. Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian Forest – key factors and relevance for forest dynamics. *Forest Ecology and Management* 188: 279-289.

Milberg P., Andersson L., Thompson K. 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research* 10: 99-104.

Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H., Zając A., Zając M. 2002. Flowering plants and pteridophytes of Poland. A checklist. W: Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences. ss. 1-442.

Murdoch J. D., Buyandelger S., Cypher B. L. 2009. Patterns of seed occurrence in corsac and red fox diets in Mongolia. *Journal of Arid Environments* 73: 381-384.

Murray K. G., Russell S., Picone C. M., Winnett-Murray K., Sherwood W., Kuhlman M. L. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75: 989-994.

Neal E. G., Roper T. J. 1991. The environmental impact of badgers *Meles meles* and their setts. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 63: 89-106.

- Neal E. G., Cheeseman C. 1996. Badgers. Poyser Natural History. London. ss. 62-63.
- Obidziński A., Głogowski R. 2005. Changes of forest flora composition in vicinity of dens of red fox and setts of Eurasian badger. *Polish Journal of Ecology* 53, 2: 197-213.
- Obidziński A., Kiełtyk P. 2006. Changes in ground vegetation around badger setts and fox dens in the Białowieża Forest, Poland. *Polish Botanical Studies* 22: 407-416.
- 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.
- Otręba A., Ferchmin M., Kębłowska A., Kloss M., Michalska-Hejduk D. 2010. Ochrona flory i roślinności w Kampinoskim Parku Narodowym. W: Obidziński (red.). *Z Mazowsza na Polesie i Wileńszczyznę. Zróżnicowanie i ochrona szaty roślinnej pogranicza Europy Środkowej i Północno-Wschodniej*. Wyd. PTB. Warszawa. ss. 41-56.
- Ożarowski A., Jaroniewski W. 1989. Rośliny lecznicze i ich praktyczne zastosowanie. IWZZ. Warszawa. ss. 182-215.
- Page Kyle G., Beard K. H., Kulmatiski A. 2007. Reduced soil compaction enhances establishment of non-native plant species. *Plant Ecology* 193: 223-232.
- Panek M., Bresiński W. 2002. Red fox *Vulpes vulpes* density and habitat use in rural area of western Poland in the end of 1990s, compared with the turn of 1970s. *Acta Theriologica* 47: 433-442.
- Pigozzi G. 1992. Frugivory and seed dispersal by the european badger in a Mediterranean habitat. *Journal of Mammalogy* 73: 630-639.
- Posłuszny M., Pilot M., Goszczyński J., Gralak B. 2007. Diet of sympatric pine marten *Martes martes* and stone marten *Martes foina* identified by genotyping of DNA from faeces. *Annales Zoologici Fennici* 44: 269-284.
- Pratt T. K., Stiles E. W. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *The American Naturalist* 122: 797-805.
- Rembiałkowska E. 1980. Rola chrząszczy koprofagicznych z rodziny *Scarabaeidae* w ekosystemach łąkowych i leśnych strefy umiarkowanej. *Wiadomości Ekologiczne* 23, 3: 253-263.

- Richardson D. M., Allsopp N., D'Antonio C. M., Milton S. J., Rejmánek M. 2000. Plant invasions – the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93.
- Roberts D. 2012. Package “labdsv”. <http://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/labdsv.pdf>
- Russell A. J. M., Storch I. 2004. Summer food of sympatric red fox and pine marten in the German Alps. *European Journal of Wildlife Research* 50: 53-58.
- Rzebik-Kowalska B. 1972. Badania nad pokarmem ssaków drapieżnych w Polsce. *Acta Zoologica Cracoviensia* 17: 415-506.
- Schaefer H. M., Ruxton G. D. 2011. *Plant-Animal Communication*. Oxford, Oxford University Press. ss. 48-115.
- Schaumann F., Heinken T. 2002. Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, *M. martes*) in two woodland habitats. *Flora* 197: 370–378.
- Schnoor T. K., Olsson P. A. 2010. Effects of soil disturbance on plant diversity of calcareous grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 139: 714-719.
- Schupp E. W., Jordano P., Gómez J. M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333-353.
- Seneta W., Dolatowski J. 2004. *Dendrologia*. Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa. ss. 243-245.
- Serafini P., Lovari S. 1993. Food habits and trophic niche overlap of the red fox and the stone marten in a Mediterranean rural area. *Acta Theriologica* 38: 233-244.
- Sidorovich V. E., Polozov A. G., Lauzhel G. O., Krasko D. A. 2000. Dietary overlap among generalist carnivores in relation to the impact of the introduced raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* on native predators in northern Belarus. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65: 271-285.
- Sidorovich V. E., Sidorovich A. A., Izotova I. V. 2006. Variations in the diet and population density of the red fox *Vulpes vulpes* in the mixed woodlands of northern Belarus. *Mammalian Biology* 71: 74-89.

- Skielczyński Z. 1990. Górki Kampinoskie. Wyd. Archidiecezji Warszawskiej. Warszawa. ss. 3-10.
- Starfinger U. 1997. Introduction and naturalization of *Prunus serotina* in Central Europe. W: Brock J. H., Wade M., Pysek P., Green D. Plant invasions: Studies from North America and Europe. Buckhuys Publishers. Leiden. ss. 160-171.
- Starfinger U. 2006. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Prunus serotina*. Online Database of North European and Baltic Network on Invasive Alien Species NOBANIS. www.nobanis.org.
- Stubbe M. 1965. Zur Biologie der Raubtiere eines abgeschlossenen Waldgebietes. Zeitschrift für Jagdwissenschaft. 11: 73-102.
- Sumiński P. 1975. Borsuk. PWRiL. Warszawa. ss. 1-127.
- Sumiński P., Goszczyński J., Romanowski J. 1993. Ssaki drapieżne Europy. PWRiL. Warszawa. ss. 1-294.
- Taylor K. 2009. Biological flora of the British Isles: *Urtica dioica* L. Journal of Ecology 97: 1436-1458.
- Tomanek J. 1997. Botanika leśna. PWRiL. Warszawa. ss. 184-370.
- 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.
- Travaini A., Aldama J. J., Laffitte R., Delibes M. 1993. Home range and activity patterns of red fox *Vulpes vulpes* breeding females. Acta Theriologica 38: 427-434.
- Traveset A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 1: 151–190.
- Tsuji Y., Tatewaki T., Kanda E. 2011. Endozoochorous seed dispersal by sympatric mustelids, *Martes melampus* and *Mustela itatsi*, in western Tokyo, central Japan. Mammalian Biology 76: 628-633.

Vulla E., Hobson K. A., Korsten M., Leht M., Martin A-J., Lind A., Männil P., Valdmann H., Saarma U. 2009. Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: evidence from brown bears, badgers and pine martens. *Annales Zoologici Fennici* 46: 395-415.

Wheelwright N. T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808-818.

Wijngaarden A., Peppel J. 1964. The Badger *Meles meles* in the Netherlands. *Lutra* 6: 16-20.

Wilson S. D., Tilman D. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599-611.

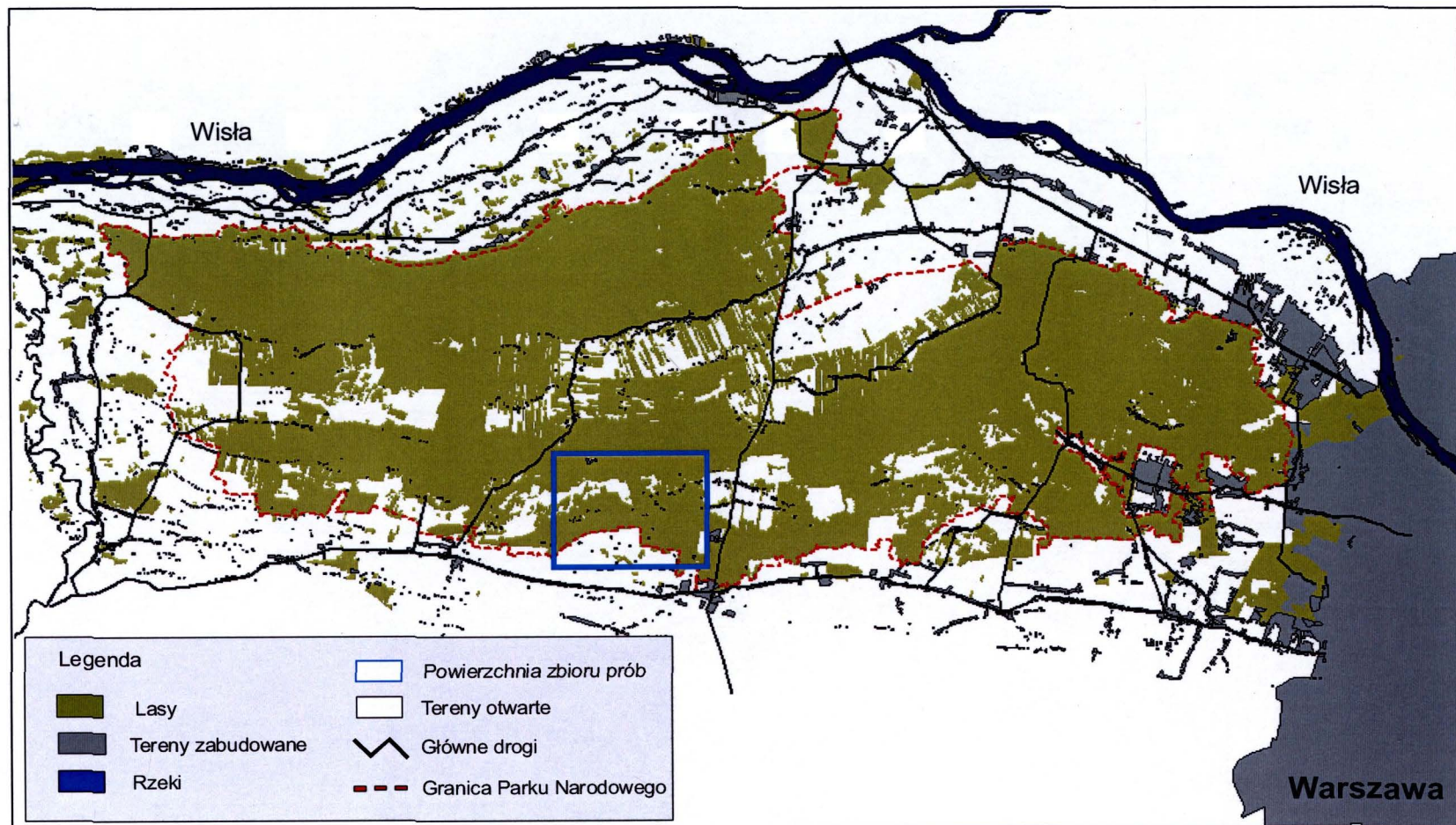
Willson M. F. 1983. *Plant reproductive ecology*. John Wiley and Sons. New York. ss. 227-245.

Willson M. F. 1993. Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos* 67, 1: 159-176.

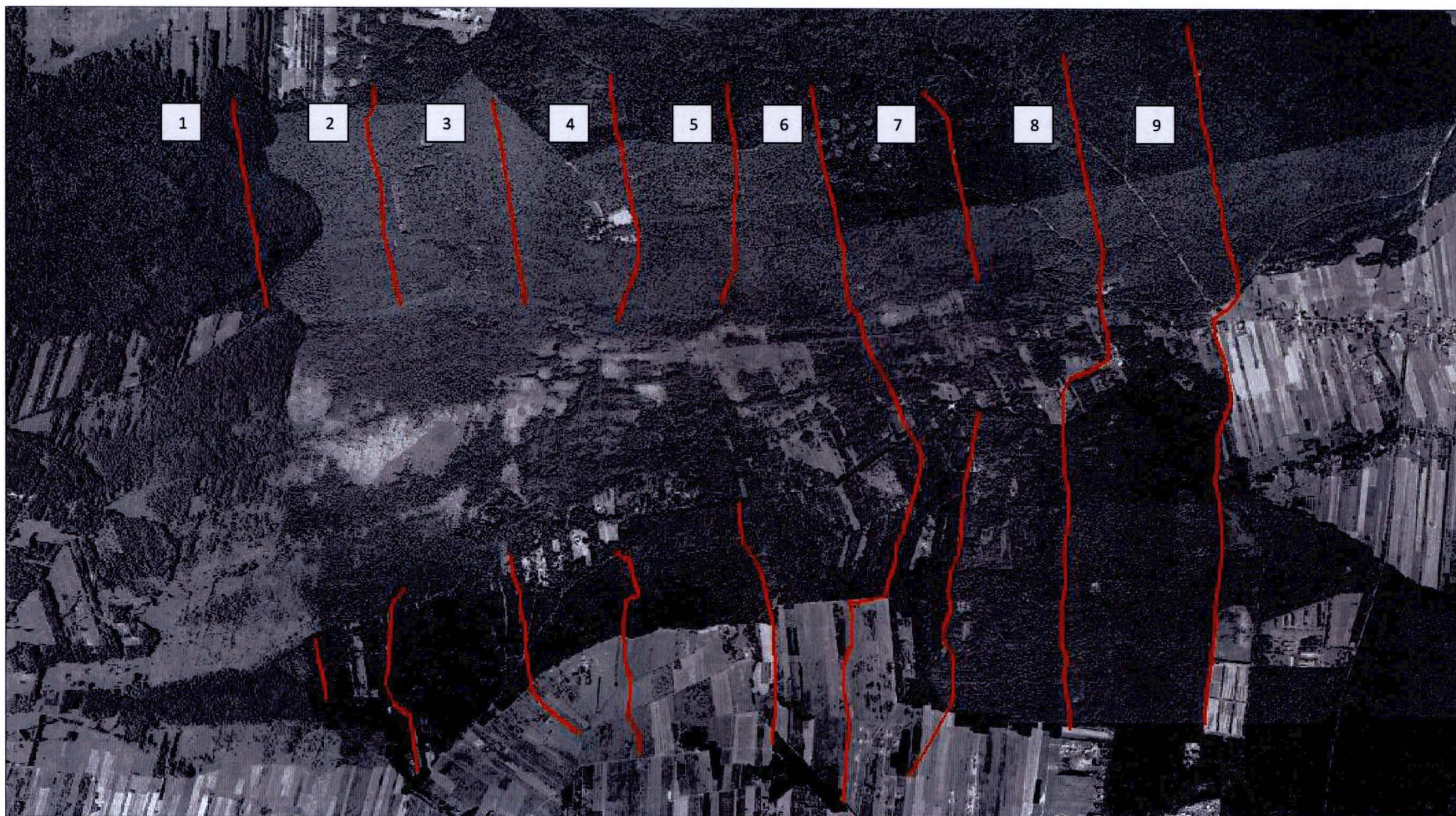
Wnękowa Z. 1976. Skład chemiczny owoców drzew i krzewów dziko rosnących i ich wartość jako surowca w przemyśle spożywczym. *Sylwan* 120, 9: 21-34.

Zgorzelski M., Pawłowska T. 2003. *Geomorfologia*. W: Andrzejewski R. (red.). *Kampinoski Park Narodowy. Tom 1. Kampinoski Park Narodowy. Izabelin*. ss. 87-95.

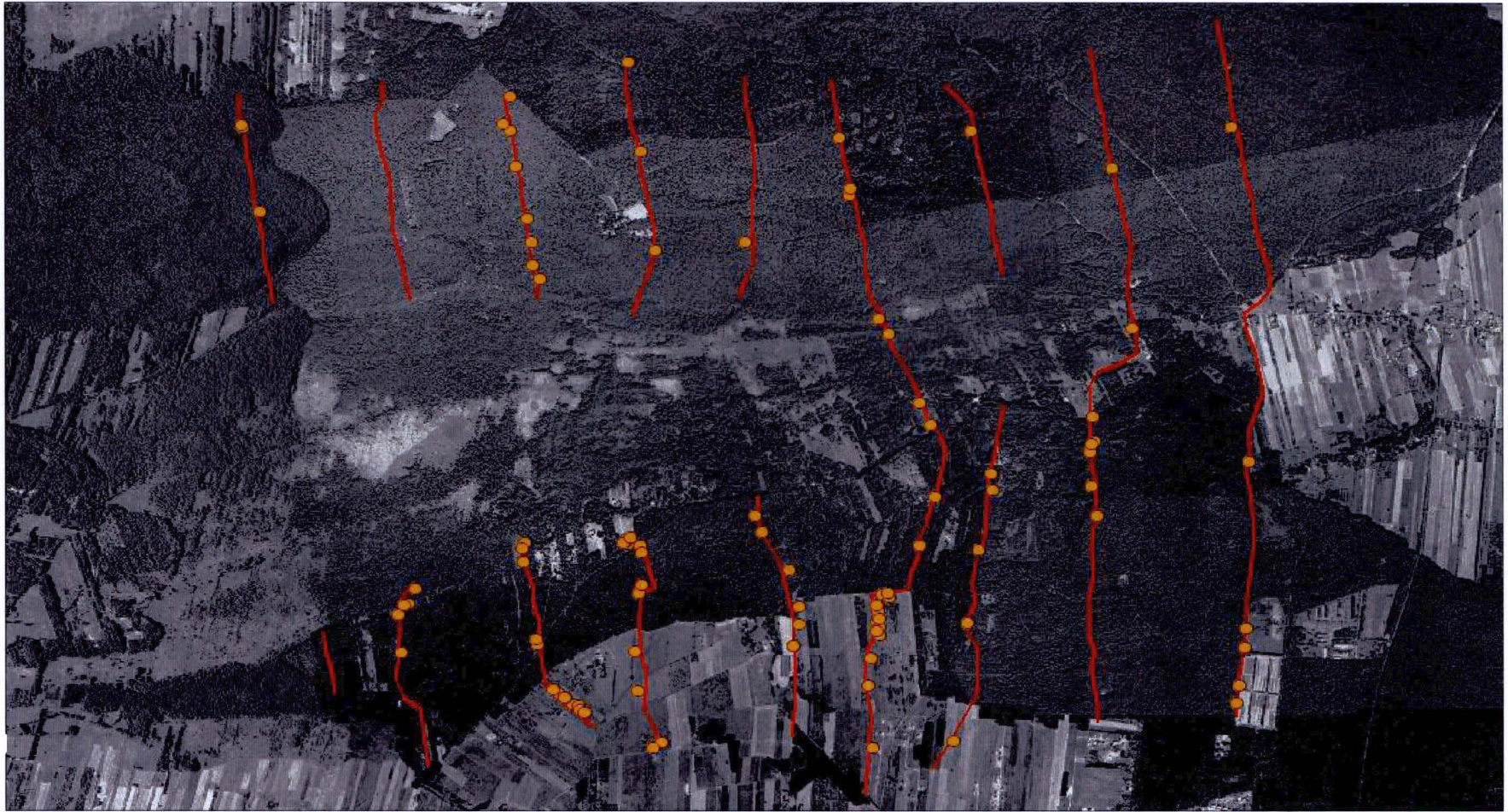
MAPY



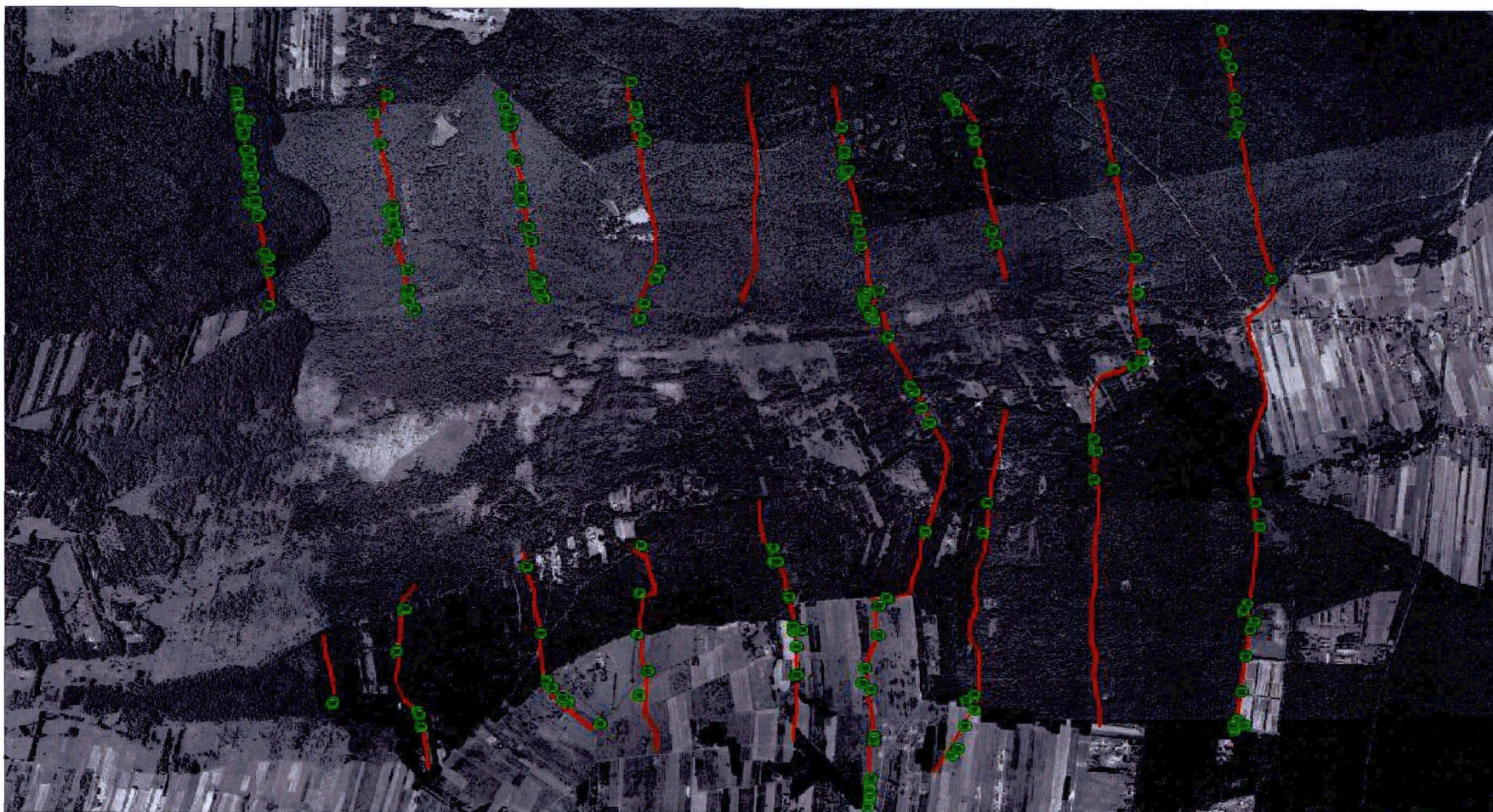
Mapa 1. Położenie oraz warunki przyrodnicze Puszczy Kampinoskiej oraz lokalizacja powierzchni, na której zbierano próbki odchodów (opracowanie na podstawie cyfrowej bazy danych oraz Operatu Urzędniowego dla Kampinoskiego Parku Narodowego).



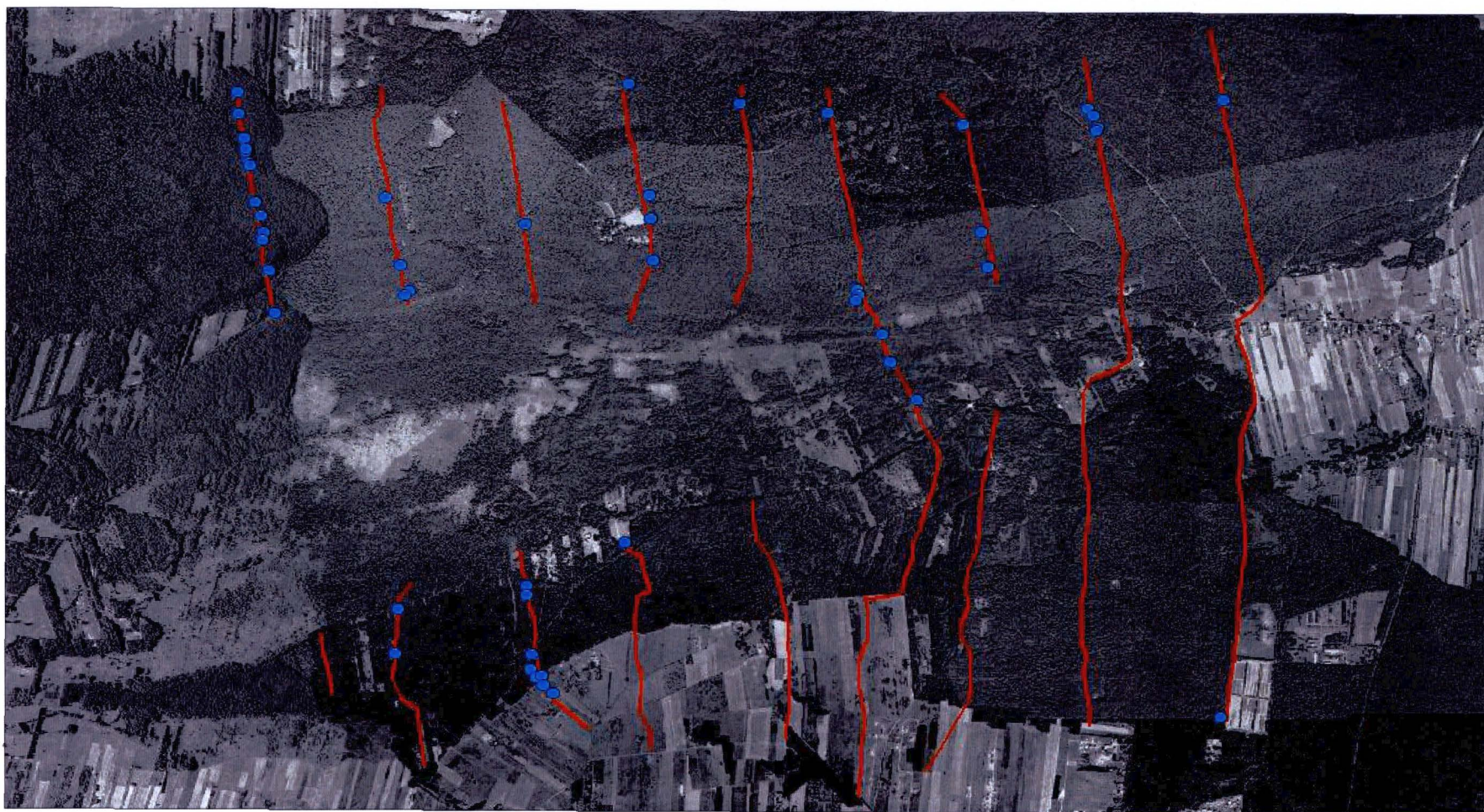
Mapa 2. Przebieg transektów na powierzchni badawczej na tle ortofotomapy terenu badań. Liczby w kwadratach oznaczają numery transektów.



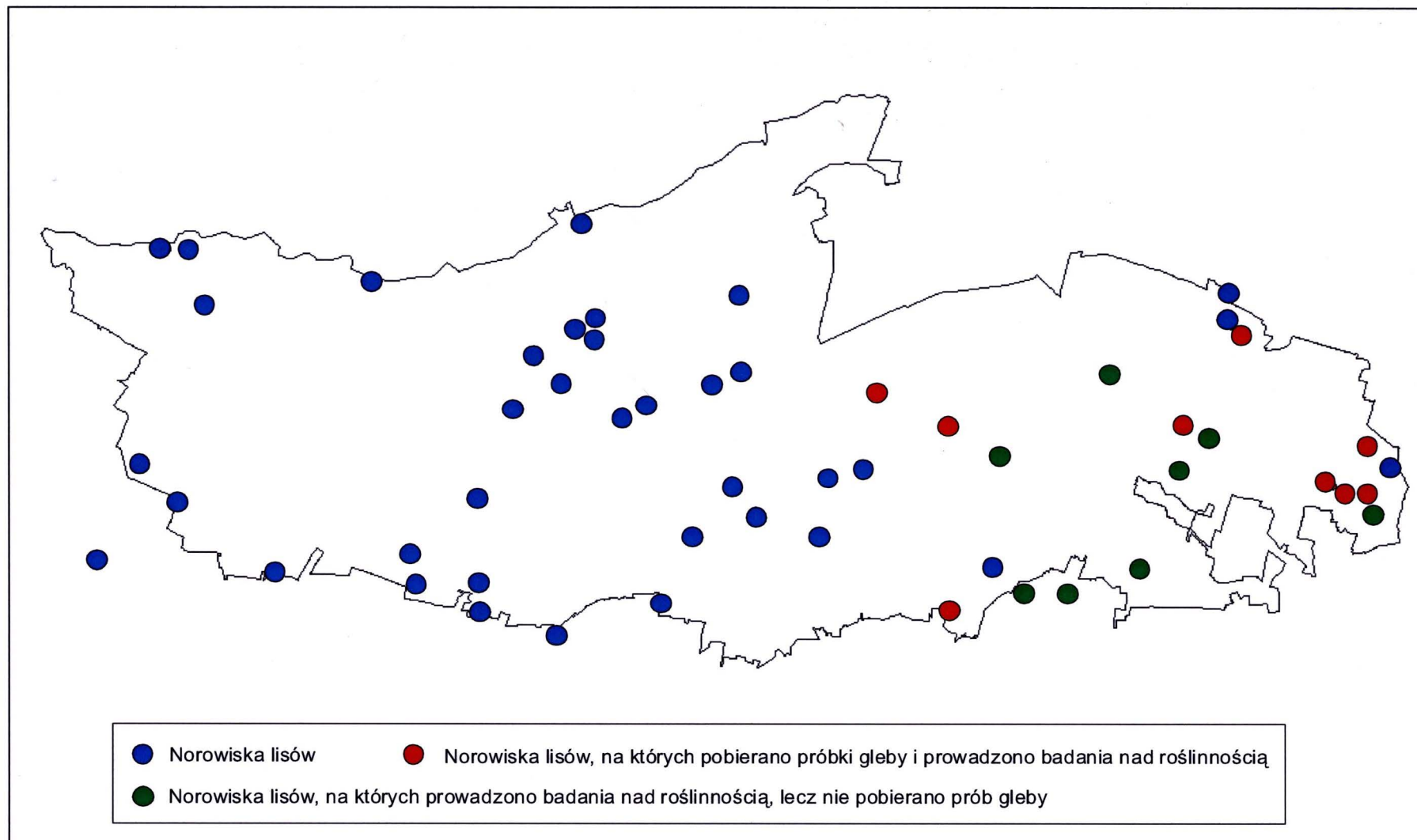
Mapa 3. Rozmieszczenie zebranych odchodów lisów na transektach w sezonach 2010 i 2011.



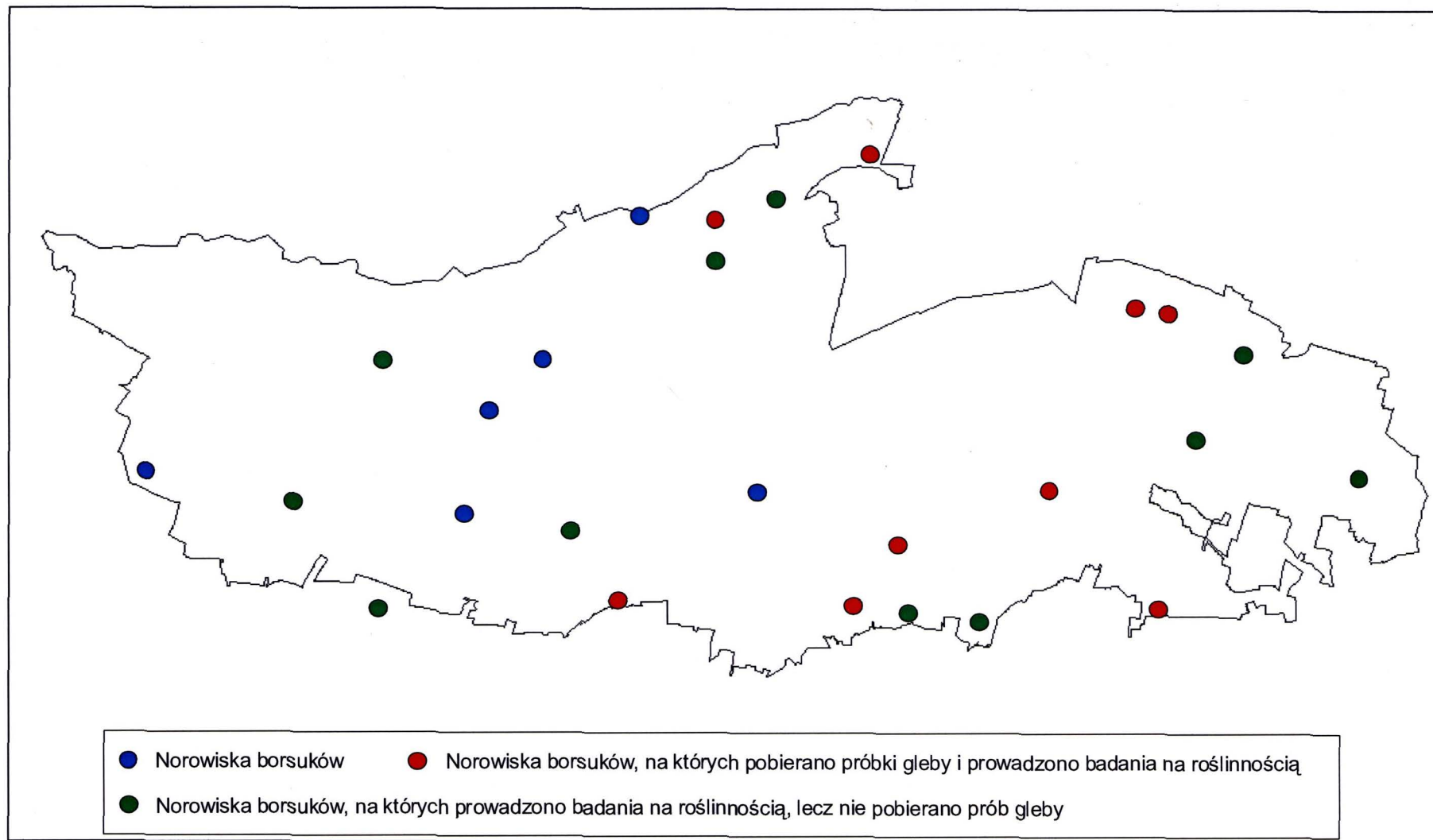
Mapa 4. Rozmieszczenie zebranych odchodów kun na transektach w sezonach 2010 i 2011.



Mapa 5. Rozmieszczenie zebranych odchodów borsuków na transektach w sezonach 2010 i 2011.



Mapa 6. Rozmieszczenie norowisk lisów zajętych w 2010 i 2011 roku w granicach Kampinoskiego Parku Narodowego (dane własne).



Mapa 7. Rozmieszczenie norowisk borsuków zajętych w 2010 i 2011 roku w granicach Kampinoskiego Parku Narodowego (dane własne).

TABELE

Tabela 30. Nasiona roślin endozoochorycznych stwierdzone w pokarmie ssaków drapieżnych w Środkowej Europie (dane literaturowe oznaczone cyframi w górnym indeksie + dane własne bez oznaczeń). Archeofity oraz kultywary (rodzaje: *Prunus*, *Cerasus*) wymieniono razem z gatunkami rodzimymi. Na końcu tabeli podano maksymalne stwierdzone wartości frekwencji i biomasy owoców w pokarmie drapieżników.

Gatunek	Borsuk	Lis	Kuny <i>undet.</i>	Kuna leśna	Kuna domowa
Rodzime gatunki roślin					
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+ ¹	+ ⁶	+ ³	+ ⁶	
<i>Vaccinium vitis idaea</i>		+ ²		+ ¹	
<i>Oxyococcus palustris</i>				+ ⁷	
<i>Prunus spinosa</i>		+ ⁶	+ ⁴	+ ⁶	+ ³
<i>Cerasus avium</i>	+ ¹	+ ^{2,3}	+ ⁴	+ ⁶	+ ³
<i>Prunus cerasifera</i>	+	+	+		
<i>Prunus domestica</i>	+ ¹	+ ^{2,3}	+ ^{1,2}		+ ¹
<i>Prunus padus</i>		+ ⁴	+ ⁶	+ ⁸	+ ³
<i>Prunus sp.</i>	+ ¹	+ ^{5,7}		+ ^{4,8}	+ ³
<i>Cerasus vulgaris</i>			+ ³		+ ³
<i>Rubus sp.</i>	+ ³	+ ^{5,6}	+ ⁴	+ ^{4,6}	+ ³
<i>Rubus caesius/ fruticosus agg.</i>			+ ³		
<i>Rubus idaeus</i>			+ ³	+ ⁵	
<i>Sorbus sp.</i>	+ ¹			+ ^{4,6}	
<i>Sorbus aucuparia</i>		+ ⁵	+ ^{6,7}	+ ^{7,8}	+ ³
<i>Pyrus sp.</i>	+ ³	+ ^{5,7}	+ ^{5,6}	+ ^{4,8}	+ ³
<i>Malus sp.</i>	+ ¹	+ ^{5,7}	+ ^{5,7}	+ ^{4,7}	+ ³
<i>Ribes uva-crispa</i>			+ ^{1,2}		
<i>Ribes nigrum</i>			+ ^{1,2}		
<i>Ribes sp.</i>	+ ²				
<i>Taxus baccata</i>			+ ^{1,2}		
<i>Fragaria sp.</i>	+ ³		+ ⁶	+ ⁸	
<i>Frangula alnus</i>	+	+ ⁷	+ ⁷	+ ⁷	
<i>Juniperus communis</i>	+ ¹	+ ⁷		+ ⁷	
<i>Rosa canina/ Rosa sp.</i>			+ ^{1,2}	+ ^{2,3}	+ ²
<i>Sambucus nigra</i>	+		+ ⁶		+ ³
<i>Sambucus racemosa</i>	+				
<i>Cornus sp.</i>					+ ³
<i>Crataegus sp.</i>		+ ¹	+ ^{1,2}	+ ^{2,3}	
<i>Convallaria majalis</i>	+	+	+		
<i>Viscum album</i>			+		

Nierodzące gatunki roślin

<i>Morus sp.</i>					+ ³
<i>Fragaria ananassa</i>	+ ¹				
<i>Vitis sp.</i>		+ ⁶	+ ⁴		+ ³
<i>Prunus serotina</i>	+	+	+ ²		
Liczba gatunków nasion	18	18	25	18	15
Maksymalna stwierdzona frekwencja owoców w pokarmie [%]	71,4	40,0	56,8	37,5	43,0
Maksymalna stwierdzona biomasa owoców w pokarmie [%]	21,6	7,7	-	21,8	-

Dane cytowane w tabeli: **lis *Vulpes vulpes***: 1 – Rzebik-Kowalska 1972, 2 – Goszczyński 1986, 3 – Goszczyński 1989, 4 – Sidorovich et al. 2000, 5 – Baltrūnaitė 2001, 6 – Russell, Storch 2004, 7 – Baltrūnaitė 2006; **kuna leśna *Martes martes***: 1 – Rzebik-Kowalska 1972, 2 – Jędrzejewski et al. 1993, 3 – Sidorovich et al. 2000, 4 – Baltrūnaitė 2001, 5 – Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001, 6 – Russell, Storch 2004, 7 – Baltrūnaitė 2006, 8 – Poślusznny et al. 2007; **kuna domowa *Martes foina***: 1 – Apáthy 1998, 2 – Lanszki 2003, 3 – Poślusznny et al. 2007; **kuny *Martes sp.***: 1 – Goszczyński 1976, 2 – Goszczyński 1986, 3 – Schaumann, Heinken 2002, 4 – Russell, Storch 2004, 5 – Baltrūnaitė 2001, 6 – Poślusznny et al. 2007, 7 – Baltrūnaitė 2006; **borsuk *Meles meles***: 1 – Goszczyński et al. 2000, 2 – Sidorovich et al. 2000, 3 – Lanszki 2004.

Tabela 31. Ogólna charakterystyka badanych gatunków ssaków drapieżnych (tabela prezentuje uśrednione dane orientacyjne dla obu płci łącznie).

Gatunek	Długość ciała bez ogona [cm]	Masa ciała [kg]	Wielkość areалу [km ²]	Długość dobowej wędrówki [km]
Lis	52-85 ⁴	5,0-10,0 ⁴	9,7 ⁴	9,1 ⁴
Borsuk	75-91 ^{1,2}	10,9-16,0 ^{1,2}	3,0-12,8 ^{1,5}	6,0 ⁶
Kuna leśna	39-59 ^{2,3}	0,7-1,5 ^{2,3}	13,5 ³	7,2 ³
Kuna domowa	40-50 ^{2,3}	1,2-2,0 ^{2,3}	5,2 ³	6,4 ³

Dane cytowane w tabeli: 1 – Sumiński 1975, 2 – Sumiński et al. 1993, 3 – Goszczyński et al. 1994, 4 – Goszczyński 1995, 5 – Kowalczyk 2004, 6 – Goszczyński et al. 2005.

Tabela 32. Stałość występowania (S%) oraz liczba wystąpień (n) poszczególnych gatunków roślin zielnych na powierzchniach podstawowych i porównawczych należących do lisa i borsuka.

Gatunek	Borsuk (N = 19)				Lis (N = 14)			
	pow.		pow.		pow.		pow.	
	podstawowe		porównawcze		podstawowe		porównawcze	
	S%	n	S%	n	S%	n	S%	n
<i>Galeopsis tetrahit</i>	52,6	10	31,6	6	23,5	3	17,6	2
<i>Rubus plicatus</i>	52,6	10	47,4	9	47,1	7	35,3	5
<i>Urtica dioica</i>	52,6	10	10,5	2	17,6	2		
<i>Agrostis tenuis</i>	47,4	9	26,3	5	41,2	6	5,9	1
<i>Dryopteris filix mas</i>	42,1	8	15,8	3	11,8	2		
<i>Geum urbanum</i>	42,1	8	5,3	1	5,9	1		
<i>Mycelis muralis</i>	42,1	8	21,1	4				
<i>Chelidonium maius</i>	36,8	7	5,3	1	5,9	1		
<i>Convallaria majalis</i>	36,8	7	52,6	10	29,4	4	29,4	4
<i>Festuca gigantea</i>	36,8	7			11,8	2		
<i>Geranium robertianum</i>	36,8	7	10,5	2				
<i>Deschampsia caespitosa</i>	31,6	6	15,8	3	23,5	3	5,9	1
<i>Dryopteris carthusiana</i>	31,6	6	36,8	7	29,4	4	23,5	3
<i>Hieracium murorum</i>	31,6	6	5,3	1	11,8	2	11,8	2
<i>Holcus lanatus</i>	31,6	6	10,5	2	17,6	2	5,9	1
<i>Moehringia trinervia</i>	31,6	6	15,8	3	17,6	2	11,8	2
<i>Fallopia convolvulus</i>	26,3	5	5,3	1	11,8	2		
<i>Leontodon sp.</i>	26,3	5	10,5	2	35,3	5	5,9	1
<i>Stellaria media</i>	26,3	5	15,8	3	5,9	1		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	26,3	5	47,4	9	29,4	4	35,3	5
<i>Deschampsia flexuosa</i>	21,1	4	21,1	4	47,1	7	23,5	3
<i>Festuca heterophylla</i>	21,1	4			11,8	2	17,6	2
<i>Festuca ovina</i>	21,1	4	31,6	6	47,1	7	47,1	7
<i>Maianthemum bifolium</i>	21,1	4	42,1	8	17,6	2	11,8	2
<i>Milium effusum</i>	21,1	4	10,5	2	5,9	1	5,9	1
<i>Polygonatum odoratum</i>	21,1	4	36,8	7	35,3	5	23,5	3
<i>Solidago virgaurea</i>	21,1	4	5,3	1	29,4	4	17,6	2
<i>Sorbus aucuparia</i>	21,1	4	31,6	6	23,5	3	23,5	3
<i>Torilis japonica</i>	21,1	4						
<i>Viola reichenbachiana</i>	21,1	4			11,8	2		
<i>Aliaria petiolata</i>	15,8	3						
<i>Bromus benekenii</i>	15,8	3						
<i>Conyza canadensis</i>	15,8	3			5,9	1		

<i>Danthonia decumbens</i>	15,8	3			11,8	2		
<i>Fragaria vesca</i>	15,8	3						
<i>Hieracium pilosella</i>	15,8	3	10,5	2	35,3	5		
<i>Luzula sp.</i>	15,8	3	26,3	5	29,4	4	29,4	4
<i>Oxalis acetosella</i>	15,8	3	15,8	3	23,5	3	17,6	2
<i>Rumex acetosella</i>	15,8	3			23,5	3	11,8	2
<i>Veronica chamaedrys</i>	15,8	3						
<i>Ajuga reptans</i>	10,5	2			5,9	1		
<i>Calamagrostis sp.</i>	10,5	2	10,5	2	5,9	1	23,5	3
<i>Impatiens parviflora</i>	10,5	2	10,5	2			5,9	1
<i>Lapsana communis</i>	10,5	2						
<i>Lysimachia nummularia</i>	10,5	2						
<i>Melampyrum pratense</i>	10,5	2	21,1	4	11,8	2	41,2	6
<i>Polygonatum multiflorum</i>	10,5	2	5,3	1	5,9	1	5,9	1
<i>Pteridium aquilinum</i>	10,5	2	21,1	4	5,9	1	11,8	2
<i>Rubus idaeus</i>	10,5	2						
<i>Scrophularia nodosa</i>	10,5	2						
<i>Solanum dulcamara</i>	10,5	2			5,9	1		
<i>Taraxacum officinale</i>	10,5	2			11,8	2		
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	10,5	2	21,1	4	23,5	3	29,4	4
<i>Achillea millefolium</i>	5,3	1	5,3	1				
<i>Agrimonia sp.</i>	5,3	1						
<i>Agropyron sp.</i>	5,3	1			5,9	1		
<i>Arabis arenosa</i>	5,3	1						
<i>Artemisia vulgaris</i>	5,3	1						
<i>Plantago major</i>	5,3	1			5,9	1		
<i>Bidens tripartitus</i>	5,3	1			17,6	2	5,9	1
<i>Cardamine sp.</i>	5,3	1						
<i>Epipactis atrorubens</i>	5,3	1						
<i>Galium sp.</i>	5,3	1						
<i>Glechoma hederacea</i>	5,3	1	5,3	1				
<i>Hypericum maculatum</i>	5,3	1	5,3	1				
<i>Impatiens noli tangere</i>	5,3	1						
<i>Linum sp.</i>	5,3	1						
<i>Lycopus europeus</i>	5,3	1						
<i>Lychnis flos cuculi</i>	5,3	1						
<i>Melica nutans</i>	5,3	1						
<i>Myosotis sp.</i>	5,3	1						
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	5,3	1	10,5	2	23,5	3	11,8	2
<i>Phalaris arundinacea</i>	5,3	1						

<i>Poa nemoralis</i>	5,3	1						
<i>Polygonatum verticillatum</i>	5,3	1						
<i>Polygonum</i> sp.	5,3	1						
<i>Sedum maximum</i>	5,3	1					5,9	1
<i>Stellaria nemorum</i>	5,3	1						
<i>Stellaria holostea</i>	5,3	1						
<i>Trientalis europaea</i>	5,3	1	15,8	3	17,6	2	23,5	3
<i>Veronica officinalis</i>	5,3	1			17,6	2		
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	5,3	1						
<i>Viola tricolor</i>	5,3	1	5,3	1				
<i>Anemone nemorosa</i>					5,9	1		
<i>Calluna vulgaris</i>			15,8	3	11,8	2	29,4	4
<i>Carex caryophylla</i>			5,3	1	11,8	2	5,9	1
<i>Corynephorus canescens</i>					17,6	2	11,8	2
<i>Humulus lupulus</i>			5,3	1				
<i>Juncus effusus</i>			5,3	1				
<i>Koeleria glauca</i>					5,9	1		
<i>Knautia</i> sp.			5,3	1				
<i>Lysimachia vulgaris</i>					5,9	1	5,9	1
<i>Melampyrum nemorosum</i>					5,9	1		
<i>Molinia coerulea</i>					11,8	2		
<i>Rumex thyrsiflorus</i>			5,3	1				
<i>Solidago canadensis</i>			5,3	1				
<i>Solanum dulcamara</i>			5,3	1				
<i>Thymus</i> sp.					5,9	1		
<i>Viola mirabilis</i>					5,9	1		

Tabela 33. Średnie zawartości poszczególnych pierwiastków (mg/kg) oraz skład granulometryczny (%) gleb w obrębie norowisk (kopce i między-kopce) lisów i borsuków oraz na powierzchniach porównawczych. Aby zachować przejrzystość tabeli różnice omówiono w tekście.

Kategoria poboru prób	Właściwości chemiczne [mg/kg]											Skład granulometryczny [%]		
	pH	N	C	P	P Olsen	Ca	K	Na	Mg	Fe	Mn	Piasek	Pył	Ił
Borsuk (N = 9)														
Kopce	5,5	480,0	720,0	90,0	23,5	951,2	20331,7	910,9	657,7	4654,1	1471,0	89,2	8,9	1,9
Między kopcami	4,9	730,0	1331,0	103,8	18,2	817,9	19460,4	845,5	711,7	4553,4	2229,2	84,2	13,9	1,9
Powierzchnia porównawcza	4,3	860,0	1590,0	108,1	14,5	285,2	11890,7	719,4	383,9	3351,6	1212,5	85,8	11,6	2,7
Lis (N = 9)														
Kopce	4,9	220,0	338,0	72,1	15,9	229,0	8991,2	567,1	274,8	2060,3	446,2	92,8	6,1	1,1
Między kopcami	4,4	440,0	1126,0	116,8	13,9	239,9	8353,6	576,4	264,6	2374,2	488,8	92,9	5,7	1,3
Powierzchnia porównawcza	4,4	340,0	1031,0	72,1	13,0	205,5	7668,4	508,0	248,3	2195,3	418,2	91,2	7,4	1,3

ZDJĘCIA



Fot. 1 i 2. U góry – siewki *Cerasus avium* wyrastające z ubiegłorocznej latryny borsuka (obwód ochronny Zamczysko, 2010). U dołu – liczne skupienie siewek *Prunus serotina* na poboczu drogi leśnej, jako efekt endozoochorycznego rozsiewania nasion tego gatunku przez ssaki drapieżne (obwód ochronny Lipków, 2011).



Fot. 3 i 4. U góry – rozległe kopce rdzawej gleby mineralnej wygrzebane na powierzchnię gruntu przez borsuka (obwód ochronny Kaliszki, 2012). U dołu – niewielki kopiec przy norze zajętej przez lisy (obwód ochronny Zaborów, 2012).

INSTYTUT BOTANIKI
im. W. Szafera
POLSKIEJ AKADEMII NAUK
W KRAKOWIE

PRACA DOKTORSKA
115