

ELŻBIETA JANCEWICZ, EMILIA KIELAN

## Znaczenie martwego drewna w funkcjonowaniu populacji małych ssaków

Importance of coarse woody debris in the functioning of small mammals populations

### ABSTRACT

Jancewicz E., Kielan E. 2017. Znaczenie martwego drewna w funkcjonowaniu populacji małych ssaków. Sylwan 161 (6): 519-528.

Coarse woody debris constitutes an important and often indispensable habitat component for a huge number of vertebrates dwelling in temperate forests. The paper collates the results of research on the impact of coarse woody debris on the functioning of the *Rodentia* and *Soricomorpha* populations. In reference to this groups of vertebrates, the subject has been well-documented in the North America. Nevertheless, with regard to small European mammals the issue has not yet been fully recognized. The paper constitutes a review of the available literature on the matter. The cited research revealed that coarse woody debris, in its different decomposition stages, increases the heterogeneity of a habitat. Creating unique micro-habitats for small mammals of high environmental demands, it offers refuge, reproduction site and rich source of nourishment. The abundance of coarse woody debris may have an indirect impact on a population quantity, density and functioning, including area exploitation. The authors stress the fact that in the case of small mammals, associations between coarse woody debris and population features are not universal for all species, since they tend to differ in ecological characteristics. An analysis of the available literature on the matter reveals that the current knowledge of the associations between small mammals and coarse woody debris needs to be broadened and improved. It concerns, in particular, the areas where this type of research has not yet been conducted, including European and Polish forests.

### KEY WORDS

biodiversity, dead wood, rodents, shrews, woody debris

### ADDRESSES

Elżbieta Jancewicz – e-mail: elzbieta\_jancewicz@sggw.pl

Emilia Kielan – e-mail: emilia\_kielan@sggw.pl

Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

### Wstęp

Na temat znaczenia martwego drewna w różnych ekosystemach powstało wiele opracowań [Harmon i in. 1986; Fridman, Walheim 2000; Stokland i in. 2012], a jego ekologiczna rola była i nadal jest szeroko analizowana na różnych poziomach organizacji ekosystemu. W praktycznym ujęciu tematu wielu autorów odnosi się do roli gospodarczej, tempa dekompozycji i ewentualnych skutków gospodarczych wynikających z zalegania martwego drewna na dnie lasu [Gore, Patterson 1986;

Wolski 2003]. W nowoczesnym, zrównoważonym leśnictwie, w którym za priorytet uznaje się zachowanie możliwie maksymalnych korzyści ekonomicznych przy jednoczesnym utrzymaniu wysokiej różnorodności biologicznej, optymalnej produktywności i dobrej kondycji ekosystemu [Angelstam, Kuuluvainen 2004], martwe drewno nie jest już traktowane jako element niepożądany i nie jest systematycznie lub całościowo usuwane z lasu. Wprawdzie intensywne gospodarka leśna prowadzi często do znacznej redukcji jego ilości [Spies i in. 1988], ale realizowany obecnie sposób gospodarowania drzewostanami nakierowany jest na zabezpieczanie tych zasobów w stopniu co najmniej minimalnym [Bobiec, Stachura-Skierczyńska 2007]. W lasach gospodarczych utrzymanie optymalnej ilości martwego drewna przy jednoczesnym zarządzaniu produktami leśnymi jest trudne i wciąż może stanowić wyzwanie dla współczesnego leśnictwa zainteresowanego prowadzeniem zrównoważonej gospodarki [McCay i in. 2002; Pedlar i in. 2002; Fauteux i in. 2012]. Zróżnicowane cele stawiane obecnie leśnictwu i konieczność ich realizacji skutkują jednak tym, że w lasach gospodarczych zasoby martwego drewna są dużo mniejsze niż w lasach niezagospodarowanych [Bunnell, Houde 2010].

Pomimo wzrostu poziomu wiedzy o roli martwego drewna stojącego i leżącego w lasach w kontekście utrzymania różnorodności gatunkowej, a może właśnie z powodu ugruntowania tej wiedzy, lokalne usuwanie martwego drewna z lasów gospodarczych wciąż niesie za sobą obawę o trwałość występowania głównie tych gatunków, dla których kluczowym komponentem siedliska jest właśnie martwe drewno [Stokland i in. 2012]. Wiedza na temat sposobów utrzymywania wysokiej różnorodności biologicznej w lasach gospodarczych oraz wprowadzanie dobrych praktyk w zarządzaniu drzewostanami nadal wymagają rozpoznania i zachowania zwłaszcza tych czynników siedliskowych, które z punktu widzenia biologii gatunku są niezbędne do utrzymania optymalnej kondycji populacji.

Dla ekologów zajmujących się badaniem złożoności ekosystemów i procesów w nich zachodzących martwe drewno jest obiektem obserwowanym/analizowanym przez pryzmat korzyści płynących dla gatunków w jakikolwiek sposób (bezpośrednio i pośrednio) z tym drewnem związanych. Wiele prac dokumentuje rolę martwego drewna jako ważnego komponentu środowiska – niezbędnego do życia licznych gatunków (jak ma to miejsce w przypadku kilku gatunków dzięciołów, m.in. dzięcioła białogrzbiatego *Dendrocopos leucotos* [Czeszczewik, Walankiewicz 2006]; nietoperzy, m.in. borowca wielkiego *Nyctalus noctula* i borowca Leislera *Nyctalus leisleri* [Ruczyński, Bogdanowicz 2005; Ruczyński 2006]; różnych gatunków owadów, w szczególności saproksylicznych chrząszczy *Coleoptera* [Gutowski i in. 2004; Stokland i in. 2012]; roślin, m.in. glonów, wątrobowców, mchów i roślin naczyniowych [Gutowski i in. 2004]; grzybów, w tym grzybów rzadkich i chronionych [Ódor i in. 2006], m.in. czarki szkarłatnej *Sarcoscypha coccinea*, soplówki gałęzistej *Hericium coralloides* oraz grzybów mikoryzowych [Gutowski i in. 2004]), czyniącego siedlisko gatunku bardziej zasobnym w ukrycia i pokarm (tak jest m.in. w przypadku rysia *Lynx lynx*, niektórych gatunków gadów, w szczególności węży i jaszczurek [Davis i in. 2010a]) albo sprzyjającego tworzeniu nowych mikrosiedlisk (np. dla różnych gatunków płazów, w tym ropuch, żab i salamander [Whiles, Grubaugh 1996]). W przypadku wielu gatunków ta wiedza jest już ugruntowana i skutkuje realizacją tzw. dobrych praktyk, ale wciąż liczna jest grupa gatunków, w stosunku do których nie ma wystarczających danych o tym, jak martwe drewno wpływa na ich funkcjonowanie i jak istotne są różne parametry martwego drewna – miąższość, struktura, wiek, orientacja przestrzenna i stopień jego rozkładu.

Taką ważną grupą gatunków w lasach klimatu umiarkowanego są małe (inaczej drobne) ssaki *Micromammalia* – według systematyki zaliczane do rzędów gryzoni *Rodentia* i ryjówkokszałtnych *Soricomorpha*. Charakteryzują się one stosunkowo niewielkimi rozmiarami (średnia masa ciała

dorośli osobniki najbardziej pospolitych polskich gatunków gryzoni nie przekracza 30 g, a ryjówkowatych *Soricidae* kilku-kilkunastu gramów [Aulak 1970; Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001]). Ich wysokie zagęszczenie oraz całoroczna aktywność [Pucek i in. 1993] sprawiają, że są one – zwłaszcza gryzonie – niezwykle ważnym, bo przewidywalnym źródłem pożywienia drapieżnych ptaków i ssaków [Jędrzejewski, Jędrzejewska 1996]. Gryzonie, same odżywiając się zielonymi częściami roślin, pędami, nasionami oraz związanymi bezpośrednio również z martwym drewnem porostami i grzybami (w tym grzybami mykoryzowymi) [Maser i in. 1978; Li i in. 1986], uczestniczą w rozprzestrzenianiu się konsumowanych gatunków. Z kolei żywiące się przede wszystkim bezkręgowcami ssaki ryjówkowate, choć nie tak chętnie jak gryzonie wybierane przez drapieżniki jako ofiary, mogą – wobec wysokiego poziomu metabolizmu i związane go z tym ogromnego zapotrzebowania pokarmowego [Hanski 1984; Gliwicz, Taylor 2002; Churchfield, Rychlik 2006; Taylor 2013a, b] – w dużym stopniu ograniczać liczebność owadów przyczyniających się do istotnych zmian w ekosystemach leśnych [Carey, Johnson 1995]. Z tego powodu małe ssaki są ważnym ogniwem w skomplikowanym i mocno rozbudowanym łańcuchu pokarmowym i tym samym stanowią jeden z podstawowych komponentów wpływających na różnorodność gatunkową i funkcjonowanie ekosystemów leśnych strefy klimatu umiarkowanego. Znaczący ich udział w budowaniu skomplikowanych sieci troficznych wskazuje, że różnorodność gatunkowa, liczebność i kondycja populacji tych zwierząt mają istotny wpływ na gatunki z innych szczebli łańcucha pokarmowego [Jędrzejewski, Jędrzejewska 1996; Krebs 1999; Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001]. Wobec tego faktu wydaje się, że poznanie parametrów siedliska, które mogą mieć istotny wpływ na populacje drobnych ssaków, powinno stanowić jedno z ważnych zadań leśników i badaczy, by możliwe było zachowanie jak najlepszej kondycji ekosystemów w lasach gospodarczych.

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie w oparciu o opublikowane dane roli martwego drewna w kształtowaniu liczebności i różnorodności gatunkowej zespołów drobnych ssaków ze szczególnym uwzględnieniem lasów gospodarczych strefy klimatu umiarkowanego. Praca ma charakter przeglądowy.

## Materiał i metody

Opracowanie niniejszego materiału rozpoczęto od wyszukania w bazach danych Web of Science oraz Google Scholar publikacji naukowych traktujących o wpływie martwego drewna na zespoły małych ssaków – gryzoni i ryjówkokształtnych. Artykuły wyszukiwano poprzez kombinację słów-kluczy: „coarse woody debris”, „small mammals”, „rodents”, „shrews”, „dead wood”, „woody debris” i innych powiązanych określeń. Publikacje odnalezione w bazach bibliograficznych zostały przeanalizowane pod kątem poruszanych zagadnień i cytowanej w nich literatury, aby w miarę możliwości uniknąć pominięcia opracowań istotnych dla poruszanego tematu. Spośród wszystkich dostępnych publikacji wybrano te, które bezpośrednio (w tytule i słowach kluczowych) odnosiły się do martwego drewna i gatunków drobnych ssaków. Wyszukiwanie artykułów odbyło się w okresie listopad-grudzień 2015 i zostało powtórzone w lutym 2017 roku. Znalezione 46 artykułów prezentujących wyniki różnorodnych badań bezpośrednio z zakresu powiązań martwego drewna z małymi ssakami. Do tej pory większość badań dotyczących tego zagadnienia prowadzono w USA i w Kanadzie. Opublikowano stosunkowo niewiele wyników badań empirycznych prowadzonych w leśnych kompleksach Europy, zaś opracowania dotyczące krajowych gatunków kręgowców mają skromny udział w dostępnej literaturze i nie dotyczą bezpośrednio wpływu martwego drewna na populacje drobnych ssaków. W dalszej części pracy polskie nazwy gatunków obcych podano za Cichockim i in. [2015].

## Po co drobnym ssakom martwe drewno?

W badaniach ekologicznych zwraca się szczególną uwagę na fakt, że martwe drewno na różnych etapach rozkładu pełni ważną funkcję w utrzymaniu naturalnych procesów zachodzących w środowisku. Stanowi cenne mikrosiedlisko o wysoce specyficznych warunkach abiotycznych (szczególnie wilgotności, temperaturze, warunkach świetlnych, ukształtowaniu powierzchni dna lasu), optymalnych dla licznych gatunków organizmów żywych, w tym zwierząt kręgowych [Maser i in. 1979; Bowman i in. 2000; Bull 2002]. Martwe drewno sprzyja zwiększaniu heterogeniczności i mozaikowości siedlisk leśnych [Franklin i in. 1981; Lee 1995], a to z kolei ma znaczenie dla różnorodności gatunkowej żyjących tam organizmów. W zróżnicowanych, niejednorodnych siedliskach zespoły małych ssaków zawsze charakteryzują się większym bogactwem gatunków i bardziej stabilnymi parametrami populacyjnymi, co w dużej mierze wiąże się ze zwiększoną dostępnością schronień przed drapieżnikami [Stenseth 1980].

Taką pozytywną zależność między objętością martwego drewna w środowisku i różnorodnością gatunkową ssaków (w tym małych ssaków) zaobserwowano w USA w stanie Oregon [Maguire 2002]. Co ciekawe, taki związek potwierdzono dla całego zespołu drobnych ssaków, ale w rozbiu na grupy systematyczne – tylko dla ssaków z rzędu ryjówkowskich, a dla gryzoni (jako oddzielnej grupy) – już nie. To koresponduje z wiedzą, że ryjówki i gryznie funkcjonują w odmienny sposób i kierują nimi inne mechanizmy ekologiczne [Gliwicz, Taylor 2002; Jancewicz, Gliwicz 2009]. Ta swoista niezgodność reakcji na udział martwego drewna w środowisku pokazuje, że gryznie wykazują mniejszy niż ryjówkowate związek z określonymi cechami środowiska i są w stosunku do niego mniej wymagające.

## Czy rodzaj martwego drewna i stopień jego rozkładu mają znaczenie?

Powstawaniu martwego drewna sprzyja wiele czynników. Pożary, gradacje owadów, choroby grzybowe i pasożytnicze, długotrwałe susze, powodzie, silne wiatry oraz konkurencja międzyosobnicza i międzygatunkowa stanowią naturalne czynniki sprzyjające powstawaniu martwego drewna w lasach [Harmon i in. 1986]. Duże znaczenie mają też czynniki antropogeniczne, a w szczególności zabiegi towarzyszące pozyskaniu surowca drzewnego, przy czym tzw. biomasa leśna w postaci odpadów zrębowych w większości zostaje zebrana, wywieziona i wykorzystana dla potrzeb energetycznych [Bies 2006; Riffell i in. 2011; Moskalik 2013].

Czynniki powodujące zamieranie drzew bardzo często determinują formę występowania martwego drewna. Powszechnie wyróżnia się: drewno stojące (całe strzały, złomy, pniaki), gruby materiał leżący (długie pnie i kłody) oraz materiał drobny (gałęzie, konary, obumarłe korzenie leżące na dnie lasu) [Stevens 1997]. Orientacja przestrzenna (drewno leżące, drewno stojące), wiek, stopień rozkładu, wymiary (długość drewna leżącego, wysokość drewna stojącego, obwód pnia), gatunek drzewa oraz miąższość (tj. ilość martwej materii w przeliczeniu na jednostkę powierzchni) stanowią o sposobie wykorzystania martwego drewna przez zwierzęta kręgowie [Harmon i in. 1986; Bull 2002]. W badaniach nad pospolitym, szeroko rozprzestrzenionym gryzoniem amerykańskim – myszakiem leśnym *Peromyscus maniculatus* – zauważono, że na powierzchniach badawczych o dużym udziale martwego drewna osobniki (głównie samice) wykazywały istotnie mniejszą średnią długość wędrówki niż w miejscach ubogich w martwe drewno, przy czym dystans ten istotnie zwiększał się w okresie rozrodczym (średnio o około 16 metrów) [Lee 2004]. Z wyników tych można wnioskować, że większa ilość martwego drewna zapewnia małym ssakom korzystniejsze warunki życia, w większym stopniu zaspokajając ich wymagania prze-

strzenne – przede wszystkim pokarmowe, ale i te związane z dostateczną liczbą ukryć. To potwierdza uniwersalną dla zwierząt kręgowych teorię, że w środowiskach bardziej zasobnych areale osobników mogą być mniejsze [Powell 2000].

Wyniki niektórych badań terenowych potwierdzają, że drewno wykazujące wyższy stopień rozkładu jest chętniej i częściej wykorzystywane przez małe ssaki niż drewno słabo rozłożone [Kaminski i in. 2007; Fauteux i in. 2013], przy czym nie jest to trend typowy dla wszystkich gatunków i regionów. Martwe drewno rozłożone w niewielkim stopniu zapewnia małym ssakom schronienie przed drapieżnikami i osłonę przed niekorzystnymi warunkami atmosferycznymi. Drewno w zaawansowanym stadium rozkładu jest dodatkowo bogatym źródłem pokarmu (w szczególności owadów saproksylicznych [Lassauce i in. 2011]), miejscem zakładania gniazd i wychowu młodych. Może także pełnić funkcję spiżarni oraz tras migracyjnych ułatwiających przemieszczanie się w terenie [Loeb 1999; Bull 2002; Davis i in. 2010b; Fauteux i in. 2012], szczególnie w miejscach dostępnych dla potencjalnych drapieżników [Davis i in. 2010b]. Wśród badaczy nie ma jednak zgodności co do wpływu obecności martwego drewna w zaawansowanych stadium rozkładu na liczebność małych ssaków, np. wspomniany myszak leśny taką zależność wykazuje [Lee 2012], a należąca do tej samej rodziny nornica amerykańska *Clethrionomys gapperi* – nie [Bowman i in. 2000]. Czy ma to związek z właściwościami ekologicznymi gatunków?

### **W jaki sposób ilość i rozmieszczenie martwego drewna może wpływać na liczebność i zagęszczenie populacji małych ssaków?**

Obecność martwego drewna w środowisku okazuje się mieć szczególnie znaczenie dla wiosennej i letniej liczebności małych ssaków, ponieważ zwiększa szansę przeżycia zimy i rozpoczęcia kolejnego sezonu rozrodczego. Ssakom-ofiarom dużo łatwiej uniknąć ataku drapieżnika dzięki liczным kryjóvkom, które zapewnia rozkładające się drewno. Ponadto większa ilość pokarmu, np. bezkręgowców [Jabin i in. 2004] i grzybów [Ure, Maser 1982] związanych z martwym drewnem, ułatwia niehibernującym gatunkom drobnych ssaków przeżycie w warunkach zimowego niedoboru pożywienia [Fauteux i in. 2012]. Ponieważ ryjóvkowate i gryzonie cechują się odmiennymi właściwościami ekologicznymi, różnymi wymaganiami względem środowiska, różnym, często odmiennym sposobem zdobywania pożywienia i różnymi strategiami postępowania ze zdobytym pokarmem, różnymi systemami socjalno-rozrodczymi i odmiennymi parametrami rozrodu oraz różnym zapotrzebowaniem na przestrzeń i związaną z tym wielkością arealów osobniczych, te dwie grupy małych kręgowców zostaną przedstawione oddzielnie.

**RYJÓWKOKSZTAŁTNE *SORICOMORPHA*, RYJÓWKOWATE *SORICIDAE*.** Wszystkie gatunki należące do rodziny ryjóvkowatych *Soricidae* charakteryzuje wysokie zapotrzebowanie pokarmowe [Churchfield 1990] oraz specyficzne wymagania względem siedliska, w dużej mierze związane z jego wilgotnością. Dostęp do wody i wysoka wilgotność gleby są kluczowe w środowiskach zamieszkiwanych przez gatunki ryjówek z rodzaju *Sorex* [Spencer, Pettus 1966; Rychlik 2000; Churchfield i in. 2012]. Ryjówki są ściśle zależne od zasobów pokarmowych i warunków siedliskowych w obrębie ich stosunkowo niewielkich arealów osobniczych i mogą wykazywać wysoką wrażliwość na wszelkie zmiany wewnątrz specyficznych mikrosiedlisk dna lasu [Ochocińska, Taylor 2005].

Zależność pomiędzy ilością martwego drewna a liczebnością ryjówek nie jest jasna, bo wyniki amerykańskich badań nie dały jednoznacznych odpowiedzi. W dwóch różnych eksperymentach przeprowadzonych w Appalachach na terenie USA stwierdzono, że liczebność amerykańskich gatunków: ryjówki okopconej *Sorex fumeus*, ryjówki popielatej *S. cinereus* i blariny krótkoogonowej *Blarina brevicauda* jest pozytywnie skorelowana z obecnością martwego drewna w postaci leżących na dnie lasu kłód [Ford i in. 1997; Brannon 2000]. Z kolei w badaniach prowadzonych

w kanadyjskiej części Appalachów nie potwierdzono tej zależności dla wspomnianej blariny krótkoogonowej, wykazując brak związku między ilością i stopniem rozkładu martwego drewna a liczebnością populacji [Bowman i in. 2000]. Podobnie w przypadku badań nad innymi amerykańskimi gatunkami ryjówek w lasach gospodarczych Oregonu – ryjówką daglezwową *Sorex trowbridgii*, bagienną *S. bendirii*, wędrowną *S. vagrans* i ryjówką pacyficzną *S. pacificus* – nie wykazano jednoznacznie, aby ilość martwego drewna miała istotne znaczenie dla obecności i liczebności gatunków (ilość martwego drewna na porównywanych powierzchniach badawczych wynosiła od 14 do 859 m<sup>3</sup>/ha) [Butts 1997]. U ryjówki wędrownej stwierdzono wręcz ujemny wpływ ilości martwego drewna na liczebność populacji [Lee 1995, 2012], a to dlatego, że gatunek ten preferuje siedliska suche i mało urozmaicone pod względem pokrycia terenu [Brown 1967], a więc odmienne od tych, które tworzą się ze współudziałem rozkładającego się drewna. Jednocześnie stwierdzono dużo większe fluktuacje liczebności populacji tego gatunku ryjówki w miejscach o mniejszym udziale martwego drewna, co sugeruje, że zasoby martwego drewna stabilizują liczebność populacji ryjówki wędrownej [Lee 2012].

W prezentowanych badaniach analizowano też wpływ zasobności i stopnia rozkładu martwego drewna nie tylko na liczebność, ale również na inne parametry populacyjne, m.in. na rozrodczość małych ssaków. W obszarach o wysokiej objętości martwego drewna (170-325 m<sup>3</sup>/ha) udział aktywnych rozrodczo samic ryjówki ciemnej *Sorex monticolus* i ryjówki daglezwowej jest istotnie większy niż w miejscach, w których objętość martwego drewna jest niska (17-57 m<sup>3</sup>/ha) [Lee 1995]. Na powierzchniach z dużą ilością martwego drewna aktywne rozrodczo samice ryjówki ciemnej stanowiły 30-50% wszystkich samic w populacji, podczas gdy na powierzchniach z małą ilością martwego drewna 0-33%. U ryjówki daglezwowej różnice nie były aż tak wyraźne: udział aktywnych płciowo samic w grupie wszystkich samic w populacji wynosił odpowiednio 24-33% i 19-22%. I chociaż w swoich badaniach na zachodnim wybrzeżu USA Lee [1995] dowiódł roli martwego drewna w kształtowaniu liczebności ryjówki ciemnej poprzez udział rozradzających się samic, to według Careya i Johnsona [1995] ilość martwego drewna nie może być dobrym wskaźnikiem liczebności tego gatunku ryjówki, podobnie jak i liczebności ryjówki wędrownej. W literaturze nadal nie ma więc jednoznacznej odpowiedzi na temat wpływu martwego drewna na funkcjonowanie drobnych ssaków ryjówkowatych i zapewne ma to związek z odmienną ekologią gatunków.

**GRYZONIE RODENTIA.** W wynikach amerykańskich badań obserwuje się zależność pomiędzy ilością martwego drewna a liczebnością i zagęszczeniem większości zbadanych do tej pory gatunków gryzoni. Wykazano, że w lasach o wysokim udziale martwego drewna dojrzałe samice charakteryzuje niższa śmiertelność oraz lepsza kondycja rozrodcza [Loeb 1999; Lee 2004]. Ogólna przeżywalność osobników zamieszkujących obszary z dużą ilością martwego drewna jest większa w sezonie rozrodczym i poza nim [Lee 2004]. Stwierdzono też, że w siedliskach o dużej zawartości martwego drewna osobniki małych ssaków mogą tworzyć tzw. agregacje, wspólnie wykorzystując przestrzeń i zwiększając tym samym lokalne zagęszczenie [Bowman i in. 2001]. Podobne zależności wykazano w badaniach przeprowadzonych w prowincji Quebec we wschodniej Kanadzie [Fauteux i in. 2012].

W kanadyjskiej populacji nornicy amerykańskiej wykazano pozytywny związek zagęszczenia z dużą ilością powalonych drzew i złamanych gałęzi pokrywających dno lasu [Bondrup-Nielsen 1987]. Dla innych przedstawicieli tej samej rodziny – myszaka leśnego [Lee 2004] i nornika długoogonowego *Microtus longicaudus* [Craig i in. 2015] – udowodniono, że istotnym elementem siedlisk jest nie sama objętość martwego drewna, lecz ogólna liczba sztuk i kawałków martwych drzew, konarów, kłód i gałęzi na użytkowanej powierzchni. W lasach o niskich zasobach martwego drewna zagęszczenia populacji są z reguły wysoce zmienne i mogą szybko



spadać do niskiego poziomu. Z kolei duża ilość martwego drewna wpływa pozytywnie na stabilność populacji, tak jak stwierdzono to u myszaka leśnego, i populacje te osiągają dużo wyższą liczebność niż w środowiskach mało zasobnych w martwe drewno [Lee 2012].

## Podsumowanie

Cytowana literatura przedstawia zróżnicowany wpływ martwego drewna na poszczególne gatunki należące do zespołu drobnych ssaków. Niemniej jednak dla zdecydowanej większości badanych gatunków martwe drewno, zwłaszcza leżące, odgrywa ważną rolę w tworzeniu mikrosiedlisk i utrzymywaniu optymalnych warunków środowiska wpływających na parametry populacji. Co więcej, niektórzy autorzy postulują nawet, że w lasach gospodarczych można wręcz – w oparciu o ilość leżącego martwego drewna – prognozować liczebność niektórych gatunków małych ssaków, zwłaszcza tych, które wykazują silny związek z wysokim udziałem martwego drewna. Dotyczy to np. kreta ryjówkowatego *Neurotrichus gibbsi*, myszaka leśnego oraz nornicy amerykańskiej [Carey, Johnson 1995]. Wobec powyższych faktów wzrasta troska, aby w lasach gospodarczych ograniczać zmniejszanie zasobów martwego drewna [Fauteux i in. 2012].

Na podstawie badań terenowych przeprowadzonych w USA na Wybrzeżu Północno-Zachodnim (Pacific Northwest) wykazano, że 15-20-procentowe pokrycie dna lasu martwym drewnem (leżącymi kłodami i drewnem stojącym) byłoby optymalne dla większości lokalnie występujących gatunków małych ssaków. Niższa zasobność martwego drewna w lasach mogłaby przyczynić się do zmniejszenia potencjalnych liczebności tych kręgowców [Carey, Johnson 1995]. Zgodnie z wytycznymi dotyczącymi retencji martwego drewna w zachodnim Oregonie w USA minimalna ilość martwego drewna w lasach wynosić powinna 37 m<sup>3</sup>/ha, jednak w przypadku naziemnych kręgowców wykorzystujących martwe drewno jako niezbędny komponent siedliska ilość ta jest zbyt niska [Butts 1997]. Danych dotyczących miąższości martwego drewna i wytycznych amerykańskich nie można wprost przenieść na grunt polski ze względu na inną strukturę gatunkową i wiekową drzewostanów. Wobec danych zawartych w literaturze istnieje przekonanie, że ustalanie wskaźników ilości martwego drewna niezbędnej do utrzymywania optymalnej kondycji ekosystemów i tym samym służącej idei zrównoważonej gospodarki leśnej powinno się odbywać z uwzględnieniem lokalnie występujących gatunków kręgowców oraz zmienności przestrzennej i czasowej ekosystemu [Czerepko i in. 2014]. W Polsce według danych BULiGL [Wielkoobszarowa... 2015] przeciętna miąższość martwych drzew stojących i leżących w lasach wszystkich form własności wynosi 5,8 m<sup>3</sup>/ha, przy czym w parkach narodowych 36,7 m<sup>3</sup>/ha, w lasach prywatnych 4,2 m<sup>3</sup>/ha, a w PGL LP 5,3 m<sup>3</sup>/ha. Tymczasem w warunkach lasu naturalnego Puszczy Białowieskiej zasobność martwego drewna szacuje się na około 130-140 m<sup>3</sup>/ha [Gutowski i in. 2004]. Wyników badań prowadzonych w lasach poza granicami Polski nie można zatem przekładać na warunki krajowe, tym bardziej że dotyczą innych gatunków małych ssaków, preferujących często odmienne parametry siedliska. Wobec powyższych faktów istnieje wyraźna potrzeba zbadania wpływu martwego drewna na poszczególne gatunki i zespoły gatunków małych ssaków Polski, co z pewnością przyczynić się może do wypracowania lepszych praktyk ochrony ekosystemów leśnych.

## Literatura

- Angelstam P., Kuuluvainen T. 2004. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective. *Ecological Bulletins* 51: 117-136.
- Aulak W. 1970. Small mammal communities of the Białowieża National Park. *Acta Theriologica* 15 (29): 465-515.
- Bies L. 2006. The biofuels explosion: is green energy good for wildlife? *Wildlife Society Bulletin* 34 (4): 1203-1205.
- Bobiec A., Stachura-Skierczyńska K. 2007. Stare drzewa i martwe drewno w ekosystemach leśnych Polski – założenia, metodyka i wstępne rezultaty projektu. *Studia i Materiały CEPL* 16: 370-379.

- Bondrup-Nielsen S. 1987. Demography of *Clethrionomys gapperi* in different habitats. Canadian Journal of Zoology 65 (2): 277-283.
- Bowman J., Forbes G. J., Dilworth T. G. 2001. The spatial component of variation in small-mammal abundance measured at three scales. Canadian Journal of Zoology 79 (1): 137-144.
- Bowman J. C., Sleep D., Forbes G. J., Edwards M. 2000. The association of small mammals with coarse woody debris at log and stand scales. Forest Ecology and Management 129 (1): 119-124.
- Brannon M. P. 2000. Niche relationships of two syntopic species of shrews, *Sorex fumeus* and *S. cinereus*, in the southern Appalachian Mountains. Journal of Mammalogy 81 (4): 1053-1061.
- Brown L. N. 1967. Ecological distribution of six species of shrews and comparison of sampling methods in the central Rocky Mountains. Journal of Mammalogy 48 (4): 617-623.
- Bull E. L. 2002. The value of coarse woody debris to vertebrates in the Pacific Northwest. W: Proceedings of the Symposium on the Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests. General Technical Report PSW-GTR-181. USDA Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Albany, CA. 171-178.
- Bunnell F. L., Houde I. 2010. Down wood and biodiversity – implications to forest practices. Environmental Reviews 18: 397-421.
- Butts S. R. 1997. Associations of Forest Floor Vertebrates with Coarse Woody Debris in Managed Forests, Western Oregon Cascades. The thesis for the degree of Master of Science in Forest Science. Oregon State University.
- Carey A. B., Johnson M. L. 1995. Small mammals in managed, naturally young, and old-growth forests. Ecological Applications 5 (2): 336-352.
- Churchfield S. 1990. The natural history of shrews. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Churchfield S., Rychlik L. 2006. Diets and coexistence in *Neomys* and *Sorex* shrews in Białowieża forest, eastern Poland. Journal of Zoology 269: 381-390.
- Churchfield S., Rychlik L., Taylor J. R. E. 2012. Food resources and foraging habits of the common shrew, *Sorex araneus*: does winter food shortage explain Dehnel's phenomenon? Oikos 121 (10): 1593-1602.
- Cichocki W., Ważna A., Cichocki J., Rajska-Jurgiel E., Jasiński A., Bogdanowicz W. 2015. Polskie nazewnictwo ssaków świata. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Craig V. J., Klenner W., Feller M. C., Sullivan T. P. 2015. Population dynamics of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) and long-tailed voles (*M. longicaudus*) and their relationship to downed wood in early successional forest habitats. Mammal Research 60: 29-38.
- Czerepko J., Hilszczański J., Jabłoński M. 2014. Martwe drewno – żywy problem. Studia i Materiały CEPL 41: 36-45.
- Czeszczewik D., Walankiewicz W. 2006. Logging affects the white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* distribution in the Białowieża Forest. Annales Zoologici Fennici 43: 221-227.
- Davis J. C., Castleberry S. B., Kilgo J. C. 2010a. Influence of coarse woody debris on herpetofaunal communities in upland pine stands of the southeastern Coastal Plain. Forest Ecology and Management 259 (6): 1111-1117.
- Davis J. C., Castleberry S. B., Kilgo J. C. 2010b. Influence of coarse woody debris on the soricid community in southeastern Coastal Plain pine stands. Journal of Mammalogy 91 (4): 993-999.
- Fauteux D., Imbeau L., Drapeau P., Mazerolle M. J. 2012. Small mammal responses to coarse woody debris distribution at different spatial scales in managed and unmanaged boreal forests. Forest Ecology and Management 266: 194-205.
- Fauteux D., Mazerolle M. J., Imbeau L., Drapeau P. 2013. Site occupancy and spatial co-occurrence of boreal small mammals are favoured by late-decay woody debris. Canadian Journal of Forest Research 43 (5): 419-427.
- Ford W. M., Laerm J., Barker K. G. 1997. Soricid response to forest stand age in southern Appalachian cove hardwood communities. Forest Ecology and Management 91 (2): 175-181.
- Franklin J. F., Cromack K. Jr., Denison W., McKee A., Maser C., Sedell J., Swanson F., Juday G. 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. General Technical Report. PNW-GTR-118. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Fridman J., Walheim M. 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. Forest Ecology and Management 131 (1): 23-36.
- Gliwicz J., Taylor J. R. E. 2002. Comparing life histories of rodents and shrews. Acta Theriologica 47 (Suppl.): 185-208.
- Gore J. A., Patterson W. A. 1986. Mass of downed wood in northern hardwood forests in New Hampshire: potential effects of forest management. Canadian Journal of Forest Research 16: 335-339.
- Gutowski J. M., Bobiec A., Pawlaczek P., Zub K. 2004. Drugie życie drzewa. WWF Polska, Warszawa – Hajnówka.
- Hanski I. 1984. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrew (*Sorex* and *Neomys*). Annales Zoologici Fennici 21: 157-165.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K. Jr., Cummins K. W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research 15: 133-302.
- Jabin M., Mohr D., Kappes H., Topp W. 2004. Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak-beech forest. Forest Ecology and Management 194 (1): 61-69.



- Jancewicz E., Gliwicz J. 2009. Czy aktywne metody ochrony przyrody mogą utrzymać bogactwo drobnych ssaków na turzycowiskach? *Studia i Materiały CEPL* 21: 117-123.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 2001. *Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy Białowieskiej*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B. 1996. Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. *Acta Theriologica* 41 (1): 1-34.
- Kaminski J. A., Davis M. L., Kelly M., Keyser P. D. 2007. Disturbance effects on small mammal species in a managed Appalachian forest. *The American Midland Naturalist* 157 (2): 385-397.
- Krebs Ch. J. 1999. *Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Lassauce A., Paillet Y., Jactel H., Bouget C. 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* 11 (5): 1027-1039.
- Lee S. 2012. Association between coarse woody debris and small mammals and insectivores in managed forests. *Journal of Ecology and Environment* 35 (3): 189-194.
- Lee S. D. 1995. Comparison of population characteristics of three species of shrews and the shrew-mole in habitats with different amounts of coarse woody debris. *Acta Theriologica* 40: 415-424.
- Lee S. D. 2004. Population dynamics and demography of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in heterogeneous habitat: role of coarse woody debris. *Polish Journal of Ecology* 52 (1): 55-62.
- Li C. Y., Maser C., Maser Z., Caldwell B. A. 1986. Role of three rodents in forest nitrogen fixation in western Oregon: another aspect of mammal-mycorrhizal fungus-tree mutualism. *Great Basin Naturalist* 46 (3): 411-414.
- Loeb S. C. 1999. Responses of small mammals to coarse woody debris in a southeastern pine forest. *Journal of Mammalogy* 80 (2): 460-471.
- Maguire C. C. 2002. Dead wood and the richness of small terrestrial vertebrates in southwestern Oregon. W: Laudenslayer Jr. W. F., Shea P. J., Valentine B. E., Weatherspoon C. P., Lisle T. E. [red.]. *Proceedings of the Symposium on the Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-181. 331-345
- Maser C., Anderson R. G., Cromack K. Jr., Williams J. T., Martin R. E. 1979. Dead and Down Woody Material. W: Thomas J. W. [red.]. *Wildlife habitats in managed forests the Blue Mountains of Oregon and Washington*. Agriculture Handbook 553. U. S. Department of Agriculture, Forest Service. 78-95.
- Maser C., Trappe J. M., Nussbaum R. A. 1978. Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology* 59 (4): 799-809.
- McCay T. S., Forschler B. T., Komoroski M. J., Ford W. M. 2002. Responses of mammalian insectivores, amphibians, and reptiles to broad-scale manipulation of coarse woody debris. *Proceedings of the USDA Forest Service, Savannah River, New Ellenton, SC (US)*.
- Moskalik T. 2013. Techniczne, technologiczne i organizacyjne uwarunkowania pozyskania i transportu drewna energetycznego. W: Gołos P., Kaliszewski A. [red.]. *Biomasa leśna na cele energetyczne*. Instytut Badawczy Leśnictwa, Sękocin Stary. 107-118.
- Ochocińska D., Taylor J. R. E. 2005. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*). *Physiological and Biochemical Zoology* 78 (5): 808-818.
- Ódor P., Heilmann-Clausen J., Christensen M., Aude E., van Dort K. W., Piltavere A., Sillerf I., Veerkamp M. D., Walley R., Standovar T., van Hees A. F. M., Kosec J., Matocec N., Kraigher H., Grebench T. 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation* 131 (1): 58-71.
- Pedlar J. H., Pearce J. L., Venier L. A., McKenney D. W. 2002. Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management* 158 (1): 189-194.
- Powell R. A. 2000. *Animal home ranges and territories and home range estimators*. W: Boitani L., Fuller T. K. [red.]. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*, Oxford University Press, London. 65-110.
- Pucek Z., Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Pucek M. 1993. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relations to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriologica* 38: 199-232.
- Riffell S., Verschuyll J., Miller D., Wigley T. B. 2011. Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity – a meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 261 (4): 878-887.
- Ruczyński I. 2006. Influence of temperature on maternity roost selection by noctule bats (*Nyctalus noctula*) and Leisler's bats (*N. leisleri*) in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology* 84: 900-907.
- Ruczyński I., Bogdanowicz W. 2005. Roost cavity selection by *Nyctalus noctula noctula* and *N. leisleri* (*Vespertilionidae*, *Chiroptera*) in Białowieża Primeval Forest, eastern Poland. *Journal of Mammalogy* 86: 921-930.
- Rychlik L. 2000. Habitat preferences of four sympatric species of shrews. *Acta Theriologica* 45 (Suppl. 1): 173-190.
- Spencer A. W., Pettus D. 1966. Habitat preferences of five sympatric species of long-tailed shrews. *Ecology* 47 (4): 677-683.
- Spies T. A., Franklin J. F., Thomas T. B. 1988. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology* 69 (6): 1689-1702.

- Stenseth N. 1980. Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences. *Oikos* 35 (2): 165-184.
- Stevens V. 1997. The ecological role of coarse woody debris: an overview of the ecological importance of CWD in B. C. forests. Research Branch, British Columbia Ministry of Forests, Victoria, British Columbia.
- Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G. 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press.
- Taylor J. R. E. 2013a. Sampling volume in root studies: the pitfalls of under-sampling exposed using accumulation curves. *Ecology Letters* 16: 862-869.
- Taylor J. R. E. 2013b. Winter reduction in body mass in a very small, nonhibernating mammal: consequences for heat loss and metabolic rates. *Physiological and Biochemical Zoology* 86 (1): 9-18.
- Ure D. C., Maser C. 1982. Mycophagy of red-backed voles in Oregon and Washington. *Canadian Journal of Zoology* 60 (12): 3307-3315.
- Whiles M. R., Grubaugh J. W. 1996. Importance of coarse woody debris to southern forest herpetofauna. Biodiversity and coarse woody debris in southern forests: effects on biodiversity. US Forest Service. GTR-SE-94. 94-100.
- Wielkoobszarowa inwentaryzacja stanu lasów w Polsce. 2015. Wyniki II cyklu (lata 2010-2014). BULiGL, Sękocin Stary.
- Wolski J. 2003. Martwe drewno w lesie: ocena zapasu i propozycje postępowania. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 2: 23-45.