

ALEKSANDRA WRÓBEL

Wpływ gryzoni na regenerację lasu z uwzględnieniem zaburzeń naturalnych i antropogenicznych

Influence of the rodents on forest regeneration considering natural and anthropogenic disturbances

ABSTRACT

Wróbel A. 2014. Wpływ gryzoni na regenerację lasu z uwzględnieniem zaburzeń naturalnych i antropogenicznych. Sylwan 158 (9): 714-720.

The role of the rodents in forest regeneration includes both negative (seed and seedlings consumption) and positive (seed dispersal) aspects. The objective of this paper is to review the knowledge of this dual effect of the rodents on forest regeneration after disturbance, particularly in temperate managed forest stands. Many studies have demonstrated that consumption of seeds and seedlings by rodents can substantially inhibit regeneration of forest stands after disturbance. Small mammal predation on oak, pine and European beech seeds and seedlings contributes to reduced forest regeneration after tree harvest and natural disturbances such as fires. On the other hand, some rodent species may promote seed dispersal towards deforested areas. Moreover, they frequently prefer nesting and caching of acorns near structures providing shelter. Such structures are abundant in disturbed areas and appear to promote higher survival of cached seeds. Furthermore, there are certain techniques of seed and seedling protection against small mammals, e.g., planting seeds in the soil, using polyethylene tubes to raise seedlings, or providing alternative food for rodents. The positive impact of the rodents can be enhanced and negative minimized through proper management, such as providing appropriate microhabitats for seed caching, or maintaining continuity of canopy cover/forest stands.

KEY WORDS

anthropogenic disturbances, forest management, forest regeneration, natural disturbances, rodents

ADDRESSES

Aleksandra Wróbel – e-mail: wrobel_a1@wp.pl

Zakład Zoologii Systematycznej; Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu; ul. Umultowska 89; 61-614 Poznań

Wstęp

Zaburzenia w ekosystemach leśnych są powszechnie występującym zjawiskiem [Dobrowolska 2010]. Definiuje się je jako proces usuwający lub niszczący biomasę [Grime 1979]. Z kolei Szwagrzyk [2000] określił zaburzenia jako „zwykle jednorazowe działanie czynnika zewnętrznego prowadzące do zniszczenia struktury ekosystemu, zbiorowiska lub populacji, a także do znacznej zmiany w dostępności zasobów bądź do znacznej zmiany parametrów fizycznych środowiska”. Ze względu na sposób powstawania dzielimy zaburzenia na naturalne i antropogeniczne [Dobrowolska 2010]. Do zaburzeń naturalnych w ekosystemach leśnych możemy zaliczyć m.in. wiatrolomy, pożary i gradacje owadów, zaś do antropogenicznych przede wszystkim rębnie [Dobrowolska 2010]. W większości lasów strefy umiarkowanej zaburzenia antropogeniczne mają obecnie większe znaczenie niż naturalne [Bogdziewicz, Zwolak 2014]. W nowoczesnym leśnictwie coraz bardziej popularne staje się pozostawianie danej powierzchni po zaburzeniu działaniu spontanicz-

nych procesów regeneracyjnych [Dobrowolska 2007, 2010]. Powstawanie nowych pokoleń wielu gatunków drzew, szczególnie tych z dużymi nasionami, zależy często od aktywności zwierząt. Dobrze poznana jest rola nasionożernych ptaków, w tym sójki zwyczajnej (*Garrulus glandarius*) i innych krukowatych, w dyspersji nasion oraz ich pozytywny wpływ na rozwój lasu [Darley-Hill, Johnson 1981; Mosandl, Kleinert 1998]. Małe ssaki były do niedawna rozpatrywane przede wszystkim jako konsumenci nasion i siewek, ostatecznie ograniczający rozwój roślin. Obecnie bada się także ich pozytywną rolę w dyspersji i lokowaniu nasion w odpowiednich do wykiełkowania siedliskach [Jensen 1985; Vander Wall 1990, 2001]. Niejasny jest jeszcze wpływ gryzoni na regenerację lasu na powierzchniach po zaburzeniach naturalnych i antropogenicznych w strefie klimatu umiarkowanego, a badania stosowane publikowane w czasopiśmie leśnych skupiają się niemal wyłącznie na negatywnej roli gryzoni jako konsumentów nasion i siewek [Kerr 2000; Birkedal i in. 2009; Huggard, Arsenault 2009].

Celem niniejszej pracy jest usystematyzowanie wiedzy na temat pozytywnego i negatywnego wpływu tej grupy zwierząt na odnowienie lasu po zaburzeniach, ze szczególnym uwzględnieniem użytkowanych gospodarczo lasów strefy umiarkowanej.

Rola gryzoni w regeneracji ekosystemu leśnego

Wpływ zespołów gryzoni na powstawanie nowych pokoleń drzew jest niezaprzeczalny [Vander Wall 1990, 2001]. Gryzonie uważane są za najważniejszych konsumentów nasion w lasach strefy umiarkowanej. Poprzez selektywne żerowanie mogą one decydować o składzie gatunkowym drzewostanu [Ostfeld i in. 1997; Ivan, Swihart 2000; García i in. 2005]. Z drugiej strony małe ssaki znane są z tworzenia spizarni i zakopywania nasion w ściółce [Vander Wall 1990, 2001]. W ten sposób odgrywają często kluczową rolę w lokowaniu diaspor w mikrosiedliskach odpowiednich do ich wykiełkowania [Jensen 1985; Vander Wall 1990; Wenny 2001]. Niemniej ostateczny wynik interakcji drzewa-gryzonie zależy od wielu czynników środowiskowych, m.in. występowania lat nasiennych (u wielu gatunków drzew) [Jensen 1985; Bogdziewicz, Wróbel 2012], obecności gatunków konkurujących z nimi o pokarm, np. ssaków kopytnych [Muñoz, Bonal 2007], czy występowania efektu krawędzi [Takahashi i in. 2006, 2007]. Ponadto gryzonie w niejednakowy sposób preferują nasiona i siewki poszczególnych gatunków drzew i krzewów [Jensen 1985; Borowski 2007]. Zwykle wybierają gatunki bardziej obfitujące w składniki odżywcze – w naszym klimacie będą to dęby (*Quercus* sp.), klony (*Acer* sp.), leszczyna pospolita (*Corylus avellana*) i buk zwyczajny (*Fagus sylvatica*), a w dużo mniejszym stopniu sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris*) i świerk pospolity (*Picea abies*) [Jensen 1985; Borowski 2007]. Wszystkie te czynniki mogą wpływać na decyzje gryzoni względem nasion (selekcja gatunkowa, konsumpcja, zakopywanie), co ostatecznie może oddziaływać na regenerację lasu.

Wpływ gryzoni na regenerację lasu po zaburzeniach

Powierzchnie po zaburzeniach dostarczają dodatkowych mikrosiedlisk, chętnie wykorzystywanych przez gryzonie do żerowania i gniazdowania: mogą to być powalone drzewa, kupy chrustu, szybko rozwijające się kępy traw itp. [Takahashi i in. 2006, 2007]. Niektóre gatunki, np. mysz leśna (*Apodemus flavicollis*) i norniki (*Microtus* sp.), często nawet zwiększają swoją liczebność po zaburzeniach, właśnie ze względu na powstanie korzystnych siedlisk, które stanowią dla nich ważne refugia przed drapieżniczą [Bogdziewicz, Zwolak 2014].

Na terenach po zaburzeniu odnawiający się drzewostan zwykle cechuje się składem gatunkowym sprzed wystąpienia zaburzenia [Dobrowolska 2007]. Niekoniecznie więc muszą pojawiać się jako pierwsze gatunki powszechnie uważane za pionierskie, tj. brzozy (*Betula* sp.) bądź sosny

(*Pinus* sp.) [Dobrowolska 2007]. Wcześniej mogą się odnowić np. dęby i buk zwyczajny [Dobrowolska 2007], u których dyspersja i przeżywalność nasion są w dużym stopniu zależne od gryzoni [Jensen 1985].

Fragmentacja lasu, która jest częstym efektem zarówno zaburzeń naturalnych, jak i antropogenicznych, może negatywnie wpływać na przeżywalność nasion wykorzystywanych przez gryzonia [Santos, Tellería 1997]. Badania prowadzone na dębie ostrolistnym w centralnej Hiszpanii (*Quercus ilex*) wskazują, że im mniejsza powierzchnia drzewostanu, tym konsumpcja żołądździ jest intensywniejsza (nawet ponad trzydziestokrotnie) [Tellería i in. 1991; Santos, Tellería 1997]. Jest to głównie spowodowane dużo wyższą liczebnością gryzoni w mniejszych fragmentach lasu. Niemniej gryzonia mogą ograniczać rozmnażanie płciowe dębu, nie wpływając na rozwój ramet [Santos, Tellería 1997]. Efekt ten może być szczególnie negatywny dla gatunków rozmnażających się przede wszystkim lub wyłącznie za pomocą nasion.

Dla regeneracji lasu nie bez znaczenia może być rodzaj drzewostanu, jaki otacza płat po zaburzeniu. Nasiona mogą osiągać wyższą przeżywalność, znajdując się na terenie przylegającym do lasu mieszanego aniżeli liściastego [Birkedal i in. 2009]. Może to być spowodowane preferencjami siedliskowymi gryzoni względem lasu liściastego, co przyczynia się do ich zwiększonej liczebności, a tym samym zwiększonej konsumpcji diaspor [Birkedal i in. 2009]. W ten sposób również cykliczne, gwałtowne wzrosty liczebności gryzoni mogą negatywnie oddziaływać na przeżywalność nasion [Pucek i in. 1993].

Działalność gryzoni jest postrzegana jako problem zwłaszcza przy wysiewaniu nasion drzew na terenach zrębów. Badania w Danii i Szwecji wykazały, że mysz leśna, normica ruda (*Myodes glareolus*) i mysz zaroślowa (*Apodemus sylvaticus*) mają silnie negatywny wpływ na sztucznie zasiane żołądździe i bukiew [Birkedal i in. 2009]. Niemalże wszystkie nasiona zostały odnalezione i wykorzystane przez gryzonia, w wyniku czego wykiełkowało tylko niewielka liczba siewek [Birkedal i in. 2009].

Myszaki leśne (*Peromyscus maniculatus*) mogły przyczynić się do ograniczonej regeneracji lasu iglastego po pożarze w stanie Montana w Stanach Zjednoczonych [Zwolak i in. 2010]. W miejscach wystąpienia naturalnego pożaru zwykle tworzą się warunki odpowiednie do rozwoju nowych pokoleń sosny żółtej (*Pinus ponderosa*) i diaglezji zielonej (*Pseudotsuga menziesii*) [Agee 1993; Zwolak i in. 2010], jednak na obszarach spalonych przeżywalność nasion wykorzystywanych przez gryzonia jest drastycznie niższa niż na nietkniętych żywiołem [Zwolak i in. 2010]. Myszaki mogą odgrywać tutaj przede wszystkim rolę konsumentów nasion, a nie przyczyniać się do ich dyspersji. Z kolei sosna alepska (*Pinus halepensis*) w Hiszpanii jest mniej narażona na konsumpcję przez myszy (*Apodemus* spp.) na obszarach popożarowych, a ich wykluczenie przyczyniło się jedynie do niewielkiego wzrostu przeżywalności siewek [Broncano i in. 2008]. W stanie Kalifornia w Stanach Zjednoczonych działalność szczuroskoczka (*Dipodomys agilis*), szczuroskoczka kalifornijskiego (*Chaetodipus californicus*) i myszaka leśnego pozytywnie wpływają na dyspersję nasion sosny Coultera (*Pinus coulteri*), choć niekoniecznie na ich dalszy rozwój [Borchert i in. 2003]. Co najmniej 23% ukrytych przez małe ssaki nasion ma szansę na wykiełkowanie [Borchert i in. 2003], jednak prawdopodobnie nie rekompensuje to strat poniesionych przez roślinę w ramach konsumpcji nasion [Zwolak, Crone 2012]. Nasiona sosny Coultera są w niewielkim stopniu przenoszone przez wiatr, więc gryzonia odgrywają tu istotną rolę. Zatem charakter wpływu gryzoni na regenerację lasu po pożarze w dużym stopniu zależy od położenia geograficznego terenu.

Poszczególne gatunki gryzoni występujące na tym samym terenie mogą mieć odmienne oddziaływanie na rośliny. Norniki pensylwańskie (*Microtus pennsylvanicus*) mogą mieć silnie

ograniczający wpływ na rozwój siewek drzew pojawiających się na granicy las-łąka poprzez ich zgryzanie [Ostfeld i in. 1997]. Z drugiej strony pośrednio wywierają pozytywny wpływ na rośliny w fazie nasion, wygrywając konkurencję z myszakami białostopymi (*Peromyscus leucopus*) i zmniejszając liczebność ich populacji [Grant 1972]. W ten sposób bowiem minimalizują działalność myszaków znanych z intensywnej konsumpcji nasion [Ostfeld i in. 1997]. Oba gatunki mogą znacząco spowalniać zalesianie się terenów otwartych, szczególnie jeśli występują w dużych liczebnościach.

Szacuje się, że tylko w 3% polskich nadleśnictw gryzonie, przede wszystkim nornik bury (*Microtus agrestis*), wyrządzają poważniejsze szkody ekonomiczne [Borowski 2007]. Większość z tych nadleśnictw znajduje się w Sudetach, gdzie w latach 70. XX wieku miała miejsce katastrofa ekologiczna spowodowana opadem kwaśnych deszczy [Borowski 2007], stąd straty spowodowane działalnością gryzoni mogą być bardziej wyraźne niż w przeciętnych warunkach. Dodatkowo straty ekonomiczne w leśnictwie spowodowane działalnością gryzoni są w dużym stopniu związane z porami roku. Szacuje się, że w Europie około 70% szkód jest wyrządzanych zimą, zaś latem i jesienią – po około 15%. Wiosną gryzonie zwykle nie powodują strat [Borowski 2007].

Małe ssaki mogą także odgrywać pozytywną rolę w regeneracji lasu po zaburzeniach. Przykładowo żołędzie dębu kasztanolistnego (*Quercus serrata*) znajdujące się na granicy między zrębem zupełnym a lasem liściastym z dębem jako dominującym gatunkiem były intensywniej wynoszone przez myszy (*Apodemus speciosus* i *A. argenteus*) w kierunku otwartej przestrzeni aniżeli lasu [Takahashi i in. 2006]. W latach nasiennych przeżywalność żołędzi była dużo wyższa niż w nienasiennych. Podobne rezultaty uzyskano w wyniku badań trzech innych gatunków drzew i krzewów: kasztana japońskiego (*Castanea crenata*), dębu mongolskiego (*Quercus mongolica*) i orzecha mandżurskiego (*Juglans mandshurica*) [Takahashi i in. 2007]. Zatem gryzonie, kosztem dużej konsumpcji nasion, mogą przyczyniać się do dyspersji nasion w kierunku terenów wylesionych. Siewki wielu gatunków drzew lepiej się rozwijają w płatach powstałych po zaburzeniu aniżeli pod koroną drzew [Gray, Spies 1996]. Co więcej, myszy preferują ukrywanie żołędzi i gniazdowanie w pobliżu chrustu, pni, kłód i powalonych drzew, które występują obficie na powierzchniach po zaburzeniach i gdzie nasiona wykazują większą przeżywalność [Takahashi i in. 2006, 2007]. Biorąc pod uwagę kierunek dyspersji nasion, można więc dojść do wniosku, że gryzonie mogą pozytywnie wpływać na naturalną regenerację lasu na rębniach, szczególnie w roku o dużej podaży nasion. Jednak intensywna dyspersja niekoniecznie rekompensuje straty poniesione przez konsumpcję nasion [Zwolak, Crone 2012].

Sposoby ochrony nasion i siewek przed działalnością gryzoni

Regeneracja drzewostanu ma związek z losem nowych pokoleń drzew w pierwszym roku od zasiewu [Madsen, Löff 2005]. Na jej powodzenie wywiera też duży wpływ pora roku. Drzewa sztucznie zasiane wiosną mają większą szansę na dalszy rozwój aniżeli zasiane jesienią [Madsen, Löff 2005]. Wynika to prawdopodobnie z dostępności dla gryzoni innego rodzaju pokarmu. Dodatkowo coraz częściej odchodzi się od tworzenia monokultur na rzecz lasów mieszanych [Stanturf, Madsen 2002; Madsen, Löff 2005], co, biorąc pod uwagę selektywność pokarmową gryzoni [Jensen 1985; Borowski 2007], może zmniejszać ich presję na dany gatunek drzewa. Rozwijane są też metody ochrony nasion i siewek przed działalnością małych ssaków [Madsen, Löff 2005]. Możemy do nich zaliczyć m.in. wkopywanie nasion w ściółkę na głębokość kilku centymetrów czy stosowanie specjalnych biodegradowalnych polietylenowych rurek ochraniających nasiona [Nilsson i in. 1996; Madsen, Löff 2005]. Metody te nie gwarantują pełnej ochrony, choć na pewno zwiększają szansę rozwoju zasianych drzew. Innym sposobem na zmniejszenie

presji gryzoni na drzewa w początkowych stadiach (nasiona – kiełkowanie – siewka) jest dostarczanie zwierzętom alternatywnego pokarmu [Sullivan, Sullivan 2004]. W ten sposób można zwiększyć przeżywalność siewek aż o 20-25% w przypadku gryzoni o szerokim spektrum pokarmowym, np. norników i nornic [Sullivan, Sullivan 2004] i niektórych gatunków typowo nasionożernych, np. wiewiórek *Tamiasciurus hudsonicus* i *Spermophilus columbianus* [Sullivan, Klenner 1993]. Metoda ta bywa jednak nieskuteczna w przypadku zespołów gryzoni posiadających różne preferencje pokarmowe, np. żyjących na jednym terenie myszaków, norników i myszy *Reithrodontomys megalotis* [Sullivan, Sullivan 2004]. W walce z gryzoniami nieskuteczne okazało się ich usuwanie z danego obszaru [Sullivan 1979]. Małe ssaki są bowiem zdolne do szybkiej rekolonizacji z sąsiadujących terenów, więc wyeliminowane osobniki są szybko zastępowane nowymi [Halle 1993].

Podsumowanie

Wpływ gryzoni na regenerację lasu jest wciąż niejasny i trudny do przewidzenia ze względu na złożoność ekosystemów i aktualnego kontekstu ekologicznego. W naturalnych warunkach rola małych ssaków jako roznośców nasion może być kluczowa dla rozwoju wielu gatunków roślin [Vander Wall 1990, 2001]. Wydaje się jednak, że z ekonomicznego punktu widzenia gryzonie jako konsumenci nasion i siewek mogą zasadniczo spowalniać regenerację drzewostanu po zaburzeniu [Takahashi i in. 2006, 2007; Birkedal i in. 2009; Zwolak i in. 2010]. Pozytywne oddziaływanie małych ssaków może zostać wzmocnione, m.in. poprzez zapewnienie odpowiednich mikrosiedlisk do lokowania nasion (kupy chrustu, powalone drzewa, kłody, pnie itp.). Z kolei przy sztucznym wspomaganiu regeneracji negatywne oddziaływanie gryzoni może zostać zminimalizowane, m.in. poprzez (1) zachowanie spójności drzewostanów, (2) tworzenie nasadzeń i zasiewów wówczas, gdy przewidywana liczebność gryzoni jest niewielka (np. wiosną, a nie jesienią), (3) uwzględnianie rodzaju drzewostanu otaczającego płat przyszłej rębni, (4) unikanie tworzenia monokultur na wylesionych powierzchniach, z uwzględnieniem preferencji pokarmowych danych gatunków gryzoni oraz (5) stosowanie technik chroniących nasiona i siewki przed gryzoniami.

W pracach leśnych coraz częściej zwraca się uwagę na odnowienie naturalne drzewostanu, w którym gryzonie odgrywają niewątpliwie ważną rolę [Dobrowolska 2010]. Dotychczas zanotowane obserwacje spontanicznych odnowień w Polsce, m.in. w lesie ochronnym „Szast” w Puszczy Piskiej, wskazują na możliwość uzyskania zadowalających efektów naturalnej regeneracji różnych gatunków drzew na powierzchniach pozbawionych lasu w wyniku zaburzenia [Dobrowolska 2007, 2010]. Do wyciągnięcia dokładniejszych wniosków niezbędna jest większa liczba badań w tym zakresie, głównie ze względu na złożoność układów ekologicznych. Należy pamiętać, że presja ze strony gryzoni jest tylko jednym z całego szeregu czynników wpływających na rozwój drzewostanu, do których należą m.in. typ gleby i nawodnienie oraz presja na rośliny ze strony ssaków kopytnych.

Podziękowania

Serdecznie dziękuję dr. Rafałowi Zwolakowi za cenne wskazówki i komentarze do pierwszej wersji artykułu.

Literatura

- Agee J. K. 1993. Fire ecology of Pacific Northwest forests. Island Press, Washington, D.C., USA.
 Birkedal M., Fischer A., Karlsson M., Löf M., Madsen P. 2009. Rodent impact on establishment of direct-seeded *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* and *Quercus petraea* on forest land. Scandinavian Journal of Forest Research 24 (4): 298-307.

- Bogdziewicz M., Wróbel A. 2012. Ekologiczne aspekty lat nasiennych u drzew. Kosmos 61: 667-675.
- Bogdziewicz M., Zwolak R. 2014. Responses of small mammals to clear-cutting in temperate and boreal forests of Europe: a meta-analysis and review. European Journal of Forest Research 133 (1): 1-11.
- Borchert M., Johnson M., Schreiner D. S., Vander Wall, S. B. 2003. Early postfire seed dispersal, seedling establishment and seedling mortality of *Pinus coulteri* (D. Don) in central coastal California, USA. Plant Ecology 168 (2): 207-220.
- Borowski Z. 2007. Damage caused by rodents in Polish forests. International Journal of Pest Management 53 (4): 303-310.
- Broncano M. J., Rodrigo A., Retana J. 2008. Post-dispersal seed predation in *Pinus halepensis* and consequences on seedling establishment after fire. International Journal of Wildland Fire 17 (3): 407-414.
- Darley-Hill S., Johnson W. C. 1981. Acorn dispersal by the blue jay (*Cyanocitta cristata*). Oecologia 50 (2): 231-232.
- Dobrowolska D. 2007. Odnowienie naturalne lasu w drzewostanach uszkodzonych przez wiatr na terenie północno-wschodniej Polski. Leśne Prace Badawcze 2: 45-60.
- Dobrowolska D. 2010. Rola zaburzeń w regeneracji lasu. Leśne Prace Badawcze 71 (4): 391-405.
- García D., Obeso J. R., Martínez I. 2005. Rodent seed predation promotes differential recruitment among bird-dispersed trees in temperate secondary forests. Oecologia 144 (3): 435-446.
- Grant P. R. 1972. Interspecific competition among rodents. Annual Review of Ecology and Systematics: 79-106.
- Gray A. N., Spies T. A. 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. Journal of Ecology: 635-645.
- Grime J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, Chichester.
- Halle S. 1993. Wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.) as pioneers of recolonization in a reclaimed area. Oecologia 94 (1): 120-127.
- Huggard D. J., Arsenault A. 2009. Conifer seed predation in harvested and burned dry Douglas-fir forests in southern British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 39 (8): 1548-1556.
- Ivan J. S., Swihart R. K. 2000. Selection of mast by granivorous rodents of the central hardwood forest region. Journal of Mammalogy 81 (2): 549-562.
- Jensen T. S. 1985. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. Oikos: 149-156.
- Kerr G. 2000. Natural regeneration of Corsican pine (*Pinus nigra* subsp. *laricio*) in Great Britain. Forestry 73 (5): 479-488.
- Madsen P., Löf M. 2005. Reforestation in southern Scandinavia using direct seeding of oak (*Quercus robur* L.). Forestry 78 (1): 55-64.
- Mosandl R., Kleinert A. 1998. Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus silvestris* L.) stands. Forest Ecology and Management: 106 (1): 35-44.
- Muñoz A., Bonal R. 2007. Rodents change acorn dispersal behaviour in response to ungulate presence. Oikos 116 (10): 1631-1638.
- Nilsson U., Gemmel P., Löf M., Welander T. 1996. Germination and early growth of sown *Quercus robur* L. in relation to soil preparation, sowing depths and prevention against predation. New Forests 12 (1): 69-86.
- Ostfeld R. S., Manson R. H., Canham C. D. 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. Ecology 78 (5): 1531-1542.
- Pucek Z., Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Pucek M. 1993. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. Acta Theriologica 38 (2): 199-232.
- Santos T., Tellería J. 1997. Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. Forest Ecology and Management 98 (2): 181-187.
- Stanturf J. A., Madsen P. 2002. Restoration concepts for temperate and boreal forests of North America and Western Europe. Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 136 (2): 143-158.
- Sullivan T. P. 1979. Repopulation of clear-cut habitat and conifer seed predation by deer mice. The Journal of Wildlife Management: 861-871.
- Sullivan T. P., Klenner W. 1993. Influence of diversionary food on red squirrel populations and damage to crop trees in young lodgepole pine forest. Ecological Applications 3 (4): 708-718.
- Sullivan T. P., Sullivan D. S. 2004. Influence of a granivorous diversionary food on population dynamics of montane voles (*Microtus montanus*), deer mice (*Peromyscus maniculatus*), and western harvest mice (*Reithrodontomys megalotis*). Crop Protection 23 (3): 191-200.
- Szwagrzyk J. 2000. Rozległe naturalne zaburzenia w ekosystemach leśnych: ich zasięg, charakter i znaczenie dla dynamiki lasu. Wiadomości Ekologiczne 46 (1): 3-19.
- Takahashi K., Sato K., Washitani I. 2006. The role of the wood mouse in *Quercus serrata* acorn dispersal in abandoned cut-over land. Forest Ecology and Management 229 (1): 120-127.
- Takahashi K., Sato K., Washitani I. 2007. Acorn dispersal and predation patterns of four tree species by wood mice in abandoned cut-over land. Forest Ecology and Management 250 (3): 187-195.
- Tellería J. L., Santos T., Alcántara M. 1991. Abundance and food-searching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. Journal of Mammalogy 72 (1): 183-187.

- Vander Wall S. B. 1990. Food hoarding in animals. University of Chicago Press.
- Vander Wall S. B. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. *The Botanical Review* 67 (1): 74-117.
- Wenny D. G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3 (1): 51-74.
- Zwolak R., Crone E. E. 2012. Quantifying the outcome of plant-granivore interactions. *Oikos* 121 (1): 20-27.
- Zwolak R., Pearson D. E., Ortega Y. K., Crone, E. E. 2010. Fire and mice: Seed predation moderates fire's influence on conifer recruitment. *Ecology* 91 (4): 1124-1131.

SUMMARY

Influence of the rodents on forest regeneration considering natural and anthropogenic disturbances

Disturbances, both natural (e.g., windthrow or fires) and anthropogenic (e.g., timber harvest), are a commonly occurring phenomenon in forest ecosystems. Research on the role of rodents in forest regeneration after disturbances used to be focused primarily on seed and seedling consumption, and their influence was recognized as clearly negative. Recently, there is an increase in studies on the positive role of caching and dispersal of tree seeds by small mammals. The objective of this paper is to review the knowledge about the positive and negative impacts of rodents on forest regeneration after disturbance, particularly in temperate managed forest stands.

Many studies demonstrated that consumption of seeds and seedlings by rodents can substantially inhibit regeneration of forest stands after disturbance. In Europe, the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*), the bank vole (*Myodes glareolus*), and the wood mouse (*A. sylvaticus*) are able to consume almost all planted acorns and beech seeds. In North America, seed predation by the deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) may contribute to reduced regeneration of coniferous forest after fire. The Pennsylvania voles (*Microtus pennsylvanicus*) limit succession by grazing seedlings that emerge on the border of forest and old fields. The old field succession is also hindered by intensive consumption of tree seeds by the white-footed mouse (*P. leucopus*).

On the other hand, some rodent species may contribute to seed dispersal towards deforested areas. For example, on the border of a clear-cut and a deciduous forest, the Konara oak (*Quercus serrata*), the Mongolian oak (*Q. mongolica*), the Japanese chestnut (*Castanea crenata*), and the Manchurian walnut (*Juglans mandshurica*) are intensively dispersed by mice (*A. speciosus* and *A. argenteus*) towards open spaces rather than into the forest. Moreover, rodents frequently prefer nesting and caching of acorns near structures providing shelter. Such structures are abundant in disturbed areas and appear to promote higher survival of cached seeds. Furthermore, there are certain methods of seed and seedling protection against small mammals, e.g., planting seeds in the soil to a depth of a few centimeters, the use of biodegradable polyethylene tubes, or providing alternative food for rodents.

The positive impact of small mammals can be enhanced through actions such as providing proper microhabitats for seed caching. In turn, the negative impact of rodents can be minimized by: (1) maintaining continuity of forest stands/canopy cover, (2) planting seedlings and sowing seeds when rodent abundances are low, (3) taking into consideration types of stands that surround proposed harvest units, (4) avoiding planting monocultures on deforested areas and (5) using of techniques of the seed and seedling protection against small mammals. However, it is important to note that rodents constitute only one of many factors that influence forest regeneration.