

TOMASZ SKRZYDŁOWSKI

Wpływ gryzoni na naturalne odnawianie się drzew i krzewów w zbiorowiskach leśnych

The impact of rodents on natural regeneration of trees and shrubs in forest communities

Abstract. The paper presents the relationship between the rodents and seeds of forest trees and shrubs based on a literature review. The objective of the paper was to demonstrate the intensity of the pressure of rodents on seeds with reference to seed properties and density in terms of the temporal and spatial variation. An attempt was also made to assess the impact of rodents on the stand natural regeneration.

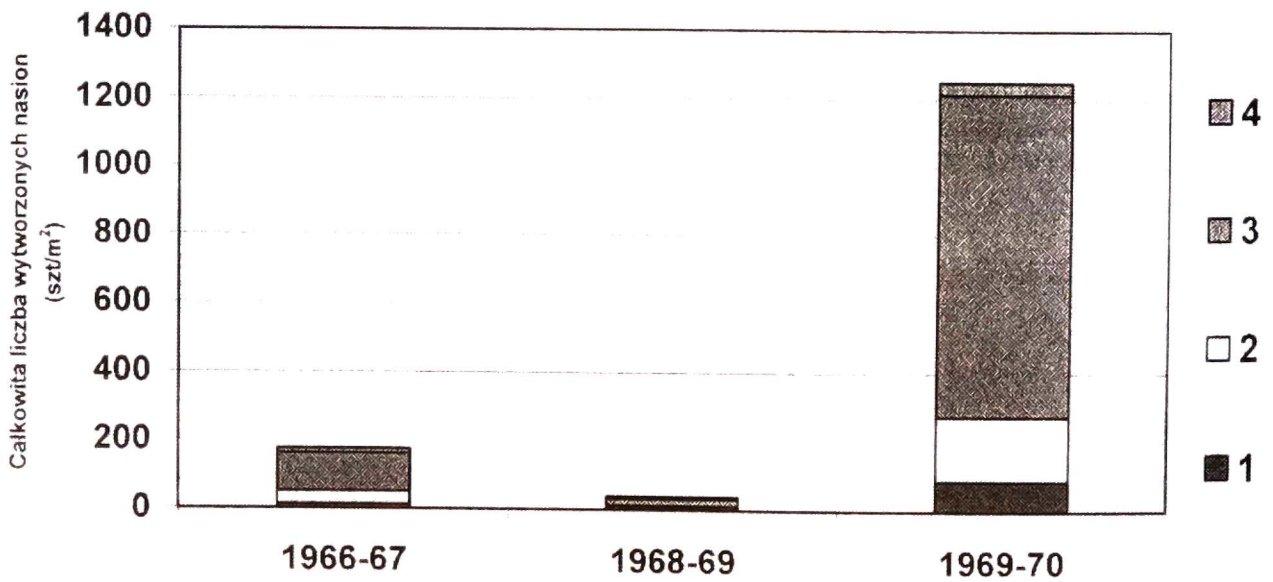
Key words: post-dispersal seed predation, rodents, survival, seed dispersal

W badaniach nad rozwojem najmłodszej generacji lasu, tj. przeżywalnością nasion i siewek, ogromna część prac skoncentrowana jest wokół selektywnej roli gryzoni. Pod tym pojęciem należy rozumieć zmieniające się w czasie i przestrzeni preferencje gryzoni względem nasion różnych gatunków drzew i krzewów.

Aktywność gryzoni w stosunku do nasion przejawia się m.in. ich zjadaniem, przemieszczaniem z pierwotnego położenia (rozpraszenie) na różne odległości (rozsiewanie) oraz gromadzeniem w określonych miejscach (koncentracja) [12].

Każdy z wymienionych aspektów ma duże znaczenie na kształtowanie się przyszłego obrazu odnowień. Ekologiczny aspekt zjawiska zjadania, przechowywania i transportu diaspor jest szeroko omówiony w kilku pracach o charakterze monograficznym [5, 12, 15, 18, 29]. Autorzy prezentują ogromną złożoność relacji gryzonia – diaspor, zwracając szczególną uwagę na takie zagadnienia jak sposób żerowania gryzoni (prawdopodobieństwo wykrycia, rozsiewania, magazynowania czy wreszcie zjadania nasion przez gryzonia), właściwości chemiczne i fizyczne nasion, czy losy zebranych i zmagazynowanych nasion. Prezentowane przykłady odnoszone są zazwyczaj do różnej skali przestrzennej i czasowej.

Spośród wymienionych wcześniej różnych form aktywności gryzoni opisujących ich wpływ na nasiona, najwięcej uwagi poświęca się zjadaniu nasion. W terminologii angielskiej zjawisko to opisywane jest jako "seed predation" [15]. W odniesieniu do gatun-



RYC. 1. Czynniki wpływające na przeżywalność nasion jesionu dla trzech kolejnych lat (wg Gardner 1977, zmodyfikowane). 1. Nasiona nieprawidłowo wykształcone, 2. Nasiona uszkodzone przez owady, 3. Nasiona zjedzone przez gryzonia, 4. Nasiona kiełkujące

ków zjadających nasiona, w literaturze polskiej funkcjonuje natomiast określenie "grabieżcy nasion" [6]. Zjadanie nasion przez gryzonia stanowi zwykle najistotniejszą przyczynę ich śmiertelności. (ryc. 1).

Chcąc ograniczyć liczbę opisywanych prawidłowości, z jakimi mamy do czynienia w lasach różnego typu na różnych szerokościach geograficznych, chciałbym zwrócić uwagę tylko na niektóre z nich, najczęściej powtarzalne, ze szczególnym uwzględnieniem procesów zachodzących w strefie klimatu umiarkowanego.

Gryzonia należą do tej grupy zwierząt, których wpływ na nasiona ma charakter ciągły, chociaż intensywność tego wpływu może się zmieniać. Zasadniczo ogranicza się on do okresu po opadnięciu nasion na ziemię (*postdispersal seed predation*). Aktywność gryzoni obserwowana jest również w koronach drzew lub krzewów (*predispersal seed predation*) [16, 35], ale wydaje się ona w stosunku do naziemnej znacznie ograniczona.

W strefie lasów liściastych i mieszanych gatunkami gryzoni mającymi szczególne znaczenie na odnawianie się roślin drzewiastych są: mysz leśna (*Apodemus flavicollis* Melch.), mysz zaroślowa (*Apodemus sylvaticus* L) oraz nornica ruda (*Clethrionomys glareolus* Schreber).

Właściwości nasion determinujące ich atrakcyjność dla gryzoni

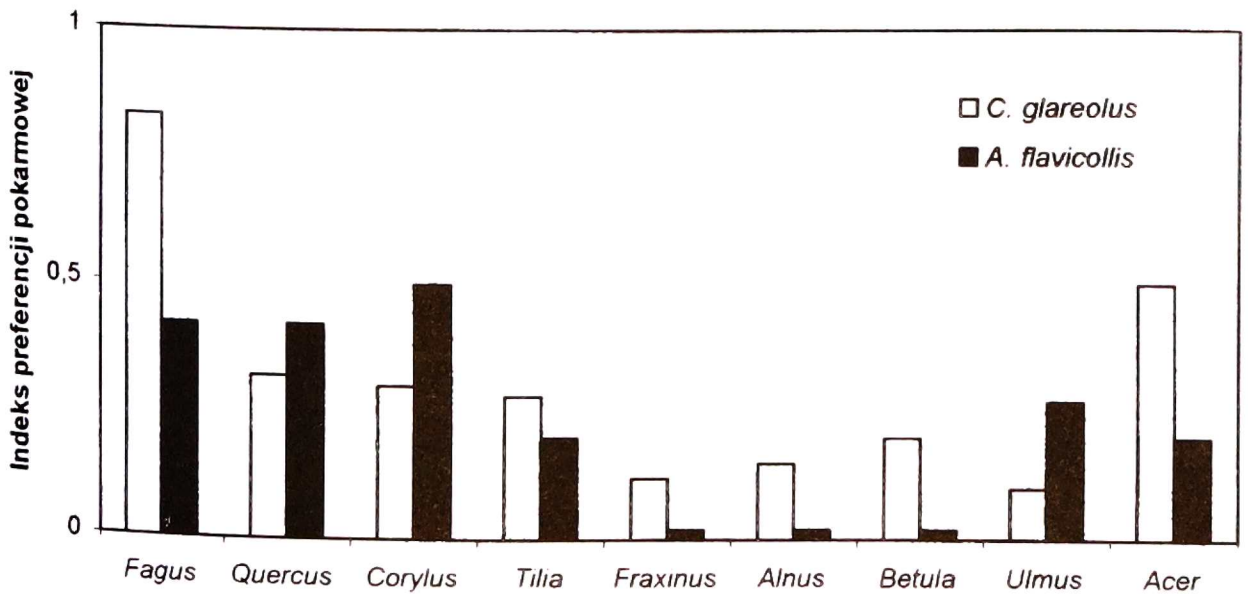
Badania eksperymentalne wykazały, że gryzonia w poszukiwaniu pokarmu posługują się zarówno węchem jak i wzrokiem [37, 31]. Niezmiernie trudno jednak wskazać na pojedyncze cechy (właściwości) nasion, które byłyby jednoznacznym kryterium atrakcyjności dla gryzoni. Duży wpływ na zanikanie nasion wskutek aktywności gryzoni, a następnie na ich dalsze losy, mają ich cechy morfologiczne. Większe nasiona są łatwo dostrzegalne, a ponadto zawierają więcej energii niż małe, stąd też, abstrahując od innych właściwości

nasion (np. toksyczności), są bardziej preferowane przez gryzonia [18, 39, 5,13]. Poza wielkością nasion, znaczenie dla gryzoni ma również zawartość materiałów odżywczych oraz zdrowotność (preferowane są nasiona zdrowe) [11, 30]. Parametrem mniej istotnym, zdaniem wspomnianych autorów, przynajmniej w odniesieniu do gatunków drzewiastych, jest natomiast wartość energetyczna nasion.

Wysoka wartość energetyczna (6,0 – 6.8 kcal/g) występuje zwłaszcza u gatunków iglastych (*Abies alba* Mill., *Picea abies* L., *Pinus sylvestris* L.), podczas gdy z nasion gatunków drzew liściastych jedynie buk ma zbliżony do nich poziom wartości energetycznej [11]. Mimo wysokiej wartości energetycznej nasiona drzew iglastych zjadane są zwykle mniej chętnie przez gryzonia niż nasiona drzew liściastych. Zjawisko to można tłumaczyć między innymi mniejszymi rozmiarami nasion, a w przypadku jodły dodatkowo obecnością w nasionach terpentyn.

W warunkach europejskich nasionami szczególnie atrakcyjnymi dla gryzoni są nasiona buków, dębów, świerków i lip [10, 11, 20]. Wśród sosen śmiertelność nasion spowodowana przez gryzonia szacowana jest na 35 – 84 % [5]. Dla *Pinus palustris* Mill. wynosi ona na przykład średnio 58 % [3]. Na podstawie badań laboratoryjnych Jensen [20] określił preferencje gryzoni względem nasion różnych gatunków drzew europejskich za pomocą

indeksu preferencji pokarmowej *p.i.* (*preference index*):
$$p.i. = \frac{\sum_1^n C_t}{\left(\sum_1^n C_t + \sum_1^n C_s \right)}$$
, gdzie C_s określa wielkość konsumpcji pożywienia standardowego, a C_t konsumpcje pożywienia testowanego (ryc. 2).



RYC. 2. Indeks preferencji pokarmowej gryzoni w stosunku do nasion dzew (wg Jensen 1985)

Biorąc pod uwagę nasiona niektórych gatunków krzewów, sytuacja jest nieco odmienna niż w przypadku nasion drzew, ponieważ wielkość presji na nie często zależy od właściwości owoców a nie samych nasion. Najczęściej preferowane są owoce gatunków krzewów z rodzaju *Prunus* i *Viburnum*. W dalszej kolejności: *Rosa*, *Rubus*, *Cornus*. Wreszcie najrzadziej gryzonie interesują się owocami gatunków z rodzaju *Sambucus* oraz *Euonymus* [24]. Ekologiczne konsekwencje zjadania nasion przez gryzonie w przypadku krzewów i drzew mogą być bardzo różne. O ile nasiona drzew ulegają wówczas fizycznemu zniszczeniu, o tyle dla nasion krzewów zjadanie stanowi często formę ich rozsiewania.

Kollmann [24, 26] wykazał na przykładzie świerka i jodły, jak również porównując różne gatunki krzewów, że cechy diaspor (bądź owoców) rozpatrywane osobno, tylko w niewielkim stopniu determinują ich atrakcyjność dla gryzoni. Autor zwraca przy tym uwagę na fakt, że obecność w nasionach substancji toksycznych lub zapachowych powoduje różnice w ich przeżywalności w stopniu nieadekwatnym do rozmiarów [24].

Wpływ zagęszczenia nasion na ich przeżywalność

Duże znaczenie dla gryzoni, obok cech morfologicznych oraz właściwości chemicznych nasion, ma również dostępność (obfitość) diaspor w środowisku.

Zależność między natężeniem zanikania nasion powodowanego przez gryzonie a zagęszczeniem nasion (*density – dependent – predation*) jest częstym tematem badań [18, 39, 27]. Duże zagęszczenie wydaje się być istotnym parametrem określającym prawdopodobieństwo zanikania nasion. Zwykle wraz z rosnącym zagęszczeniem zwiększa się presja gryzoni na nasiona. Zależność ta ma jednak bardzo zmienne nasilenie w różnych warunkach, jak również w stosunku do poszczególnych gatunków drzew. Duże zagęszczenie miało na przykład istotny wpływ na straty w nasionach jesionu, podczas gdy u klonu czynnik ten był bez znaczenia [27]. Wyraźny związek z zagęszczeniem rysuje się również w przypadku nasion krzewów [39]. Autorzy zwracają przy tym uwagę na fakt, że mimo większego prawdopodobieństwa wykrycia nasion w większym zagęszczeniu niż w mniejszym, nasiona w ostatecznym rozrachunku przeżywają częściej w miejscach gdzie było ich więcej. Akashi [2] prowadząc badania nad bukiem *Fagus crenata* Blume zauważył ponadto, że obserwowana redukcja zagęszczenia nasion w jednym miejscu nie oznacza fizycznego ich zniszczenia. Ze względu na zjawisko transportowania nasion, ich zagęszczenie może relatywnie wzrosnąć tam, gdzie pierwotnie było ich niewiele.

Zmienność czasowa presji gryzoni na nasiona

Zmienność czasową presji gryzoni na nasiona rozpatruje się biorąc pod uwagę z jednej strony zmienność obradzenia nasion, natomiast z drugiej strony zmiany w dynamice populacyjnej drobnych ssaków (w obu przypadkach z uwzględnieniem zmian w cyklu wieloletnim jak i sezonowym).

Spośród gatunków lasotwórczych strefy umiarkowanej część drzew charakteryzuje się zróżnicowaną wielkością produkcji diaspor (np. rodzaj *Fagus*, *Quercus*). U tych gatunków obfite owocowanie pojawia się co kilka lat. Brak dokładnej, czasowej synchronizacji produkcji nasion i wzrostu populacji gryzoni sprawia, że przeżywalność nasion w zależno-

ści od ich obfitości jest bardzo zmienna. W roku pełnego urodzaju buka (*Fagus sylvatica* L.) straty szacowane są na 1,0–10,3 % dostępnych na ziemi nasion, u dębu (*Quercus robur* L.) 14,2%. W okresie słabego i średniego urodzaju wartość ta sięga natomiast u buka 30–100% [19], u dębu 98 % [5]. Rozpatrując preferencje gryzoni na tle sezonowej zmienności obradzania nasion i wegetacji roślin runa Jensen [19] doszedł do wniosku, że aktywność pokarmowa gryzoni w okresie wiosennym rozprasza się na nasiona i na części zielone roślin (zwłaszcza *Anemone nemorosa* L. i *Ficaria verna* L.). Udział nasion w diecie małych ssaków wyraźnie natomiast wzrasta jesienią. Potwierdzają to również badania z obszaru Polski. Udział nasion w żołądkach nornic wynosił od 5 % wiosną, 11 % latem do 38 % jesienią i zimą [9]. Większe zainteresowanie nasionami jesienią i latem wydaje się być związane z ich powszechną dostępnością w środowisku oraz ze zwiększonym zagęszczeniem populacji gryzoni na powierzchni [22] [24]. Czynnikiem mającym wpływ na przeżywalność nasion może być również pośrednio grubość i długość zalegania pokrywy śnieżnej. Obecność śniegu utrudnia małym ssakom dostęp do nasion, przez co maleje prawdopodobieństwo ich wykrycia [14].

Zróżnicowanie przestrzenne presji gryzoni

Prace nad wpływem gryzoni na diaspory prezentowane są zwykle w dwóch skalach przestrzennych. Część badań dotyczy porównań intensywności żerowania gryzoni pod okapem drzewostanu, na jego krawędzi, w lukach i na terenach otwartych, część zaś opiera się na porównaniach intensywności w skali mikrosiedliskowej, w tym na tle różnych cech dendrometrycznych drzew. Zmienność przestrzenna aktywności gryzoni, a tym samym ich wpływu na nasiona, jest wynikiem określonych preferencji siedliskowych, gwarantujących małym ssakom bezpieczeństwo oraz obfitość pożywienia. Są to zazwyczaj powierzchnie silnie pokryte roślinnością zielną, krzewami oraz znajdujące się w sąsiedztwie roślin obradzających nasiona. Badania prowadzone przez Kollmanna [23, 25] nad *Prunus avium* L. oraz Schuppa [32] nad *Famea occidentalis* L. wskazują na wzmózoną śmiertelność nasion od gryzoni w lukach, w strefie przejściowej oraz na granicy lasu w stosunku do terenów zalesionych, a zatem w miejscach o znacznym pokryciu roślinnością zielną. Różnice dostrzegalne są nawet po uwzględnieniu małopowierzchniowej (poniżej 1 ara) zmienności stopnia pokrycia powierzchni przez runo, będącej następstwem różnego zwarcia drzewostanu. Dzięki eksperymentowi autor wykazał wyraźnie większą przeżywalność nasion na powierzchni, z której usunięto jeżynę. Schupp [33] podkreśla jednak, że prawidłowość dotycząca większej śmiertelności nasion w lukach może okazać się tylko pozorna. Stosując inne metody w odmiennych warunkach autorowi nie udało się potwierdzić tego zjawiska.

Wpływ na przeżywalność nasion ma również wielkość kompleksu leśnego. Liczba zjadanych nasion przez gryzonie jest negatywnie skorelowana z wielkością drzewostanów [28].

Porównując różne mikrosiedliska (sąsiedztwo kłód i podstawy pnia), jak również makrosiedliska (las, otwarta przestrzeń) autorzy badań nad *Cornus* i *Prunus* [38] stwierdzili wprawdzie niewielkie różnice w przeżywalności diaspor, zróżnicowanie to było jednak zmienne z roku na rok i dla poszczególnych gatunków (straty w nasionach obu gatunków sięgały 90%). Podobne kryteria w badaniach nad przeżywalnością diaspor tropikalnego

gatunku z rodzaju *Faramea* zastosował Schupp [33]. Wynika z nich, że intensywność zjadania nasion w sąsiedztwie pnia, pod drzewem macierzystym, jak również w sąsiedztwie kłód jest jednakowo wysoka i wynosi ponad 80 % wyłożonych nasion (po 28 tygodniach), podczas gdy ich śmiertelność z dala od drzewa macierzystego wynosi tylko około 60 %. W przypadku rodzaju *Faramea* i *Fagus* wyraźna jest również zależność między zanikaniem nasion a rozmiarami drzew rodzicielskich. Wraz ze wzrostem średnicy drzewa zwiększona jest presja na nasiona znajdujące się pod nim [33]. Wydaje się to być zresztą logiczną konsekwencją faktu, że wraz z rosnącymi rozmiarami drzew wzrasta liczba, a tym samym dostępność dla gryzoni produkowanych przez nie nasion. Mimo to w przypadku *Quercus rubra* L. prawidłowość ta nie została potwierdzona [34] [27]. Być może brak statystycznie istotnych różnic w przeżywalności nasion dębu czerwonego ma związek z liczbą drzew. Schupp [33] zaobserwował bowiem, że różnice te zacierają się w miarę zwiększania się liczby drzew na powierzchni.

Analizując wpływ poszczególnych czynników na śmiertelność nasion z powodu gryzoni należy zdaniem Mystera i Picketta [27] rozpatrywać je w układach interakcyjnych, m.in. uwzględniając rolę ściółki leśnej. W tym przypadku autorzy zwykle zgodnie potwierdzają jej statystycznie istotny wpływ na tempo zanikania nasion. Istotność ta wyraża się tym, że przeżywalność nasion przykrytych ściółką jest znacząco większa.

Rozsiewanie i rozpraszanie nasion

Rozpraszanie nasion i oraz ich chowanie przez gryzonie jest pod wieloma względami korzystne dla nasion, zwłaszcza u gatunków ciężkonasiennych, pozbawionych morfologicznych struktur służących do rozsiewania przez wiatr. Przede wszystkim jest to względna ochrona nasion przed takimi grabieżcami jak dziki, zwierzyna płowa czy dzięcioły, które nie przyczyniają się do rozsiewania nasion a jedynie do ich niszczenia [4]. Poza tym gryzonie zwiększają szansę przeżycia nasion przemieszczając je spod korony drzewa macierzystego, przez co diaspory unikają wpływu wielu specyficznych oddziaływań konkurencyjnych. Zakopywanie nasion powoduje również zwiększone kiełkowanie nasion w stosunku do tych, które znajdują się w ściółce, ponieważ zabezpiecza je przed przesychnieniem i mrozem [20]. Nasiona, które zostały schowane, o ile uniknęły zjedzenia, kiełkują często w grupach. Należy jednak pamiętać, że celem gryzoni nie jest bynajmniej rozsiewanie i zabezpieczanie nasion. Los nasion schowanych w kryjówkach bywa bardzo różny i zależy od wielu zmiennych, związanych z ich lokalizacją jak również z przyzwyczajeniami gryzoni. Ekologiczna strona zjawiska jest oczywista, chodzi bowiem o zmagazynowanie nadmiaru pożywienia na czas, w którym występuje jego niedobór. Przechowywanie nasion jest z jednej strony reakcją gryzoni na sezonowe zmiany ilości produkowanych przez drzewa nasion, z drugiej zaś na zwiększenie się konkurencyjności ze strony innych gryzoni (wzrost liczby osobników).

Na podstawie obserwacji opartych na wielu, czasem specyficznych metodach, zasięg transportowanych nasion szacowany jest maksymalnie na kilkadziesiąt metrów. Jensen [20] prowadząc badania nad bukiem wykazał, że nasiona są transportowane od miejsca ich pierwotnego położenia na odległość od 1 do 13 m (średnio 4,13 m). Przykładowe odległości, na jakie mogą być przenoszone nasiona innych gatunków wynoszą: dla *Quercus serrata*

i *Q. acutissima* – 8,9-22,1 m (maksymalnie 38,5) [17], dla *Q. robur* i *Q. petraea* Liebl. (8,2-15,3 m, maksymalnie 34 m) [21], dla *Pinus jeffreyi* Grev. et Balf. od 2 do 69 m [36].

Charakterystyki miejsc gromadzenia nasion przez gryzonie (schowków nasion) zawierają prace Vander Walla [36], Jensena [20], Abotta, Quinka [1]. W przypadku buka, nasiona najczęściej znajdowano kilka centymetrów pod powierzchnią ziemi w ścianie korytarza gryzoni. Znacznie rzadziej nasiona były zdeponowane w ściółce, wśród roślin runa, czy wreszcie na powierzchni gleby. W miejscach tych znajdowało się średnio 5 bukw (maksymalnie 68) [20]. W przypadku *Pinus strobus* L. i *Pinus jeffreyi* w schowku znajdowano od 1 do 35 nasion. Nasiona przechowywane były odpowiednio na głębokości od 5 do 10 cm dla *P. strobus* oraz 7 do 21 mm u *P. jeffreyi* [36].

Aktywność gryzoni sprawia, że nasiona są wielokrotnie przemieszczane i wtórnie gromadzone. W tym czasie część z nich zostaje zjedzona, a tylko niewielki procent kiełkuje następnego roku. Obserwacje nad *Pinus strobus* wykazały, że w następnym roku wykiełkowały siewki zaledwie z 16,2% schowków nasion [1]. Podobny zakres wartości (10-20%) jest podawany przez Vander Walla [36] dla *Pinus jeffreyi*.

Nasiona gatunków drzew i krzewów, w przypadku których o sukcesie rozrodczym w dużym stopniu decyduje aktywność gryzoni przemieszczających i magazynujących je w kryjówkach, są szczególnie zagrożone w latach słabego urodzaju. W sytuacji, kiedy jest niewystarczająca liczba diaspor, może dojść do ich całkowitego wyniszczenia [7]. Skuteczną strategią drzew są wówczas niesystematycznie (w czasie trudnym do przewidzenia) pojawiające się lata nasienne. W strefie klimatu umiarkowanego dotyczy to zwłaszcza nasion buka i dębu. Gryzonie nie są wówczas w stanie zareagować zwiększoną reprodukcją jeszcze tego samego roku, dzięki czemu zdecydowana większość nasion kiełkuje wiosną następnego roku.

Rozpatrując różne względy relacji gryzonie – nasiona zwraca uwagę ogromna złożoność wpływu gryzoni na pojawianie się odnowień naturalnych drzew i krzewów. Przejawia się ona m.in. zróżnicowaniem intensywności zjawiska w zależności od zmieniających się w czasie i przestrzeni warunków środowiskowych. W procesie tym można jednak dostrzec wyraźną dwukierunkowość oddziaływania drobnych ssaków. Związane jest to z tym, że gryzonie z jednej strony przyczyniają się do ograniczania liczby siewek przez zjedanie nasion, natomiast z drugiej strony przyczyniają się skutecznie do rozsiewania nasion. Na podstawie literatury trudno jest jednak określić, na ile te dwa sposoby ich aktywności względem nasion się równoważą.

Katedra Botaniki Leśnej i Ochrony Przyrody
Wydział Leśny AR
Al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków
e-mail: rlskrzyd@cyf-kr.edu.pl

Literatura

1. **Abbott H.G., Quink T. F.**, 1969: Ecology of eastern white pine seed caches made by small forest mammals. *Ecology* 51,2: 270-278.
2. **Akashi N.**, 1997: Dispersion pattern and mortality of seeds and seedlings of *Fagus crenata* in a cool temperate forest in western Japan. *Ecological Research* 12: 159-165.
3. **Boyer W.D.**, 1964: Longleaf Pine Seed Predators in Southwest Alabama. *Journal of Forestry* 62;7: 481-484.
4. **Brewer S., Rejmanek M.**, 1999: Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10: 165-174
5. **Crawley J.M.**, 1992: Seed predators and plant populations dynamics. Pp. 157-192 in Fenner, M. (ed.). *The ecology of regeneration in plant communities*. Cab International, Wallingford, Oxon.
6. **Falińska K.**, 1996: *Ekologia roślin*. PWN Warszawa.
7. **Forget P., Milleron T., Feer F.**, 1998: Patterns in post-dispersal seed removal by neotropical rodents and seed fate in relation to seed size. Pp. 25-49 in Newbery, D. M., Prins, H. T. T. & Brown, N. D. (eds). *Dynamics of tropical communities*. Blackwell Science, Oxford.
8. **Gardner G.**, 1977: The reproductive capacity of *Fraxinus excelsior* on the Derbyshire limestone. *J. Ecol.* 65: 107-118.
9. **Gębczyńska Z.**, 1976: Food Habits of the Bank Vole and Phenological Phases of Plants in an Oak Hornbeam Forest. *Acta Theriologica*. Vol. 21, 16: 223-236.
10. **Górecki A., Gębczyńska Z.**, 1962: Food Conditions for Small Rodents in a Deciduous Forest. *Acta Theriologica* 10: 275-295.
11. **Grodziński W., Kapusta Sawicka K.**, 1970: Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. *Oikos* 21: 52-58.
12. **Harper J. L.**, 1990: *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
13. **Hoshizaki K., Suzuki W., Sasaki S.**, 1997: Impacts of secondary seed dispersal and herbivory on seedling survival in *Aesculus turbinata*. *Journal of Vegetation Science* 8: 735-742.
14. **Kosuke H., Nobuhiro A., Tomoyuki A., Mikio H., Kenichi H., Yoshihiko H., Kiyoshi I., Mikio K., Hideo M., Noriyasu M., Hiromi M., Tohru N., Syunji N., Kaoru N., Tatsuhiro O., Shin-ichi S., Hisashi S., Seiki T., Norikazu Y.**, 1999: Geographical variation in the early regeneration process of Siebolds Beech (*Fagus crenata* BLUME) in Japan. *Plant Ecology* 140: 129-138.
15. **Howe F.H.**, 1986: Seed Dispersal by Fruit – Eating Birds and Mammals. In *Seed Dispersal* (Ed. By D.R. Murray), pp. 123-184. Academic Press, Sydney.

16. **Hutchins H. E., Hutchnis S. A. Liu B.**, 1996: The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics. *Oecologia* 107: 120-130.
17. **Iida S.**, 1996: Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic locator. *Vegetatio* 124: 39-43.
18. **Janzen D.H.**, 1971: Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
19. **Jensen T.S.**, 1982: Seed Production and Outbreaks of Non-Cyclic Rodent Populations in Deciduous Forest. *Oecologia*. 54: 184-192.
20. **Jensen T.S.**, 1985: Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos* 44: 149-156.
21. **Jensen T. S., Nielsen F.O.**, 1986: Rodents as seed dispersers in a heath – oak wood succession. *Oecologia* 70: 214-221.
22. **Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Pucek Z., Pucek M.**, 1993: Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriologica* 38 (2): 199-232.
23. **Kollmann J.**, 1997: Schadfrass an Geholzsamen auf Waldlichtungen und im Wald. *Forstw. Cbl.* 116: 113-123.
24. **Kollman J., Coomes D.A., White S.M.**, 1998: Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites. *Functional Ecology* 12: 683-690.
25. **Kollmann J., Lucy A.M.**, 1998: Zum raumlichen Muster des Schadfrasses durch Mause in verbuschenden Kalkmagerrasen. *Ber. D. Reinh.-Tuxen-Ges.* 10: 139-148
26. **Kollmann J., Schreiner M., Bauer E. M.**, 2000: Reducing predation of conifer seeds by clear-cutting *Rubus fruticosus* agg. In two montane forest stands. *Forest Ecology and Management* 126: 281-290.
27. **Myser R. W., Pickett S.T.A.**, 1993: Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.
28. **Nilsson S. G., Wastljung U.**, 1987: Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* 68: 260-265.
29. **Price, M.V., Jenkins, S. H.**, 1986: Rodens as seed consumers and dispersers. In *Seed Dispersal* (Ed. By D.R. Murray), pp. 191-235. Academic Press, Sydney.
30. **Shimano K., Masuzawa T.**, 1995: Effects of Snow Cover on the Seed Disappearance of *Fagus crenata* Blume. 49. 110-118.
31. **Shimano K., Masuzawa T.**, 1998: Effects of snow accumulation on survival of beech (*Fagus crenata*) seed. *Plant Ecology* 134: 235-241.

32. **Schupp E. W.**, 1988: Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
33. **Schupp E. W.**, 1988: Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
34. **Sork V. L.**, 1993: Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Vegetatio* 107/108: 133-147.
35. **Stapanian M.**, 1986: Seed dispersal by birds and squirrels in the deciduous forest of the United States. In *Frugivores and seed dispersal* (Estrada a., Fleming T.H.).
36. **Vander Wall S. B.**, 1993: Cache site selection by chipmunks (*Tamias* spp.) and its influence on the effectiveness of seed dispersal in Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*). *Oecologia* 96: 246-252.
37. **Vander Wall S. B.**, 1994: Removal of wind-dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. *Oikos* 69: 125-132.
38. **Whelan J. C., Willson M.F., Tuma C.A., Souza-Pinto I.**, 1990: Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Can. J. Bot.* 69: 428-436.
39. **Willson M.F., Whelan C. J.**, 1990: Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.

Summary

The impact of rodents on natural regeneration of trees and shrubs in forest communities

The role of the rodents in the process of natural regeneration in forest communities is commonly recognised in the literature. The authors underline an outstanding complexity of the rodents x seeds relationship expressed by various intensity of the phenomenon in terms of the temporal and spatial variation. Nevertheless, a general approach determining the impact of rodents on natural regeneration was similar. They drew attention to the fact that while rodents caused great damage to natural regeneration by consuming seeds they also had positive input in seed dispersal. However, it was difficult to state how these two aspects of the small mammals were balanced with regard to the diaspores.