



Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie  
Instytut Nauk Leśnych

Emilia Zegadło

**Wpływ zasobów martwego drewna oraz struktury  
runa leśnego na preferencje mikrosiedliskowe  
i funkcjonowanie populacji nornicy rudej  
*Clethrionomys glareolus* i myszarki leśnej  
*Apodemus flavicollis* w Puszczy Białowieskiej**

Impact of coarse woody debris resources and undergrowth structure on  
microhabitat preferences and population functioning of the bank vole  
*Clethrionomys glareolus* and the yellow-necked mouse  
*Apodemus flavicollis* in Białowieża Forest

Rozprawa doktorska

Doctoral thesis

Rozprawa doktorska wykonana pod kierunkiem

dr hab. Elżbiety Jancewicz

w Samodzielnym Zakładzie Zoologii Leśnej i Łowiectwa

Warszawa, 2025

RPH/32770/2025 z dn. 31.10.2025

### Oświadczenie promotora rozprawy doktorskiej

Oświadczam, że niniejsza rozprawa została przygotowana pod moim kierunkiem i stwierdzam, że spełnia warunki do przedstawienia jej w postępowaniu o nadanie stopnia naukowego doktora.

Data 30 października 2025

Czytelny podpis promotora Elżbieta

### Oświadczenie autora rozprawy doktorskiej

Świadoma odpowiedzialności prawnej, w tym odpowiedzialności karnej za złożenie fałszywego oświadczenia, oświadczam, że niniejsza rozprawa doktorska została napisana przez mnie samodzielnie i nie zawiera treści uzyskanych w sposób niezgodny z obowiązującymi przepisami prawa, w szczególności z ustawą z dnia 4 lutego 1994 r. o prawie autorskim i prawach pokrewnych (tj. z dnia 28 października 2022 r., Dz.U. z 2022 r. poz. 2509 ze zm.)

Oświadczam, że przedstawiona rozprawa nie była wcześniej podstawą żadnej procedury związanej z uzyskaniem stopnia naukowego doktora.

Oświadczam ponadto, że niniejsza wersja rozprawy jest identyczna z załączoną wersją elektroniczną.

Przyjmuję do wiadomości, że rozprawa doktorska poddana zostanie procedurze antyplagiatowej.

Data 30.10.2025

Czytelny podpis autora rozprawy Emilia Jęgałto



*Szczególne podziękowania składam*

*dr hab. Elżbiecie Jancewicz – za poświęcony czas, opiekę naukową, wspólnie starania  
o zdobycie finansowania niniejszych badań oraz pracę w terenie*

*Michałowi Kołakowskiemu – za setki godzin wspólnie spędzonych w lesie, ogrom pomocy,  
życzliwości i codzienną dawkę terenowych żartów*

*prof. dr hab. Stanisławowi Drozdowskiemu oraz dr Kamilowi Bielakowi  
za życzliwość i nieocenioną pomoc w zakładaniu powierzchni badawczych*

*prof. dr hab. Bogdanowi Brzezieckiemu – za cenne rady, życzliwość i mobilizowanie  
w pisaniu wniosku grantowego*

*Pracownikom i Doktorantom Samodzielnego Zakładu Zoologii Leśnej i Łowiectwa,  
w szczególności dr hab. Patrykowi Rowińskiemu, prof. SGGW – za życzliwość, możliwość  
obserwowania Waszej pasji do przyrody oraz dzielenie się wiedzą i terenowym  
doświadczeniem*

*Moim Rodzicom, Siostram i Tomkowi – za wsparcie logistyczne i pewność,  
że zawsze mogę liczyć na Waszą pomoc*

*Mojemu mężowi Piotrowi – za cierpliwość, wsparcie w analizie danych przy tworzeniu  
kolejnych publikacji oraz wiarę, że kiedyś przyjdzie czas na finał*

*Helence i Zosi – za Waszą małą-wielką moc mobilizowania mnie do działania*

*Badania do niniejszej rozprawy zostały sfinansowane  
przez Narodowe Centrum Nauki, grant nr 2017/25/N/NZ9/02944*



## Spis treści

<b>Streszczenie</b> .....	<b>9</b>
<b>Summary</b> .....	<b>11</b>
<b>Wykaz publikacji będących podstawą rozprawy doktorskiej wraz z danymi bibliograficznymi</b> .....	<b>13</b>
<b>1. Wstęp i uzasadnienie podjęcia tematu</b> .....	<b>15</b>
<b>2. Cele i hipotezy badawcze</b> .....	<b>17</b>
<b>3. Omówienie składu dysertacji</b> .....	<b>18</b>
<b>4. Teren badań</b> .....	<b>18</b>
<b>5. Materiał i metody badawcze</b> .....	<b>19</b>
5.1. Capture-mark-recapture .....	19
5.2. Radiotelemetry .....	20
5.3. Ocena zasobów martwego drewna.....	21
5.4. Ocena struktury runa leśnego.....	21
5.5. Analiza danych.....	22
5.5.1 Publikacja nr 2.....	22
5.5.2 Publikacja nr 3.....	22
<b>6. Oświadczenie etyczne</b> .....	<b>23</b>
<b>7. Najważniejsze wyniki badań</b> .....	<b>23</b>
7.1. Publikacja 2.....	23
7.2. Publikacja 3.....	24
<b>8. Dyskusja wyników</b> .....	<b>25</b>
<b>9. Podsumowanie i wnioski</b> .....	<b>27</b>
<b>10. Piśmiennictwo</b> .....	<b>29</b>
<b>11. Publikacje wchodzące w skład jednotematycznego cyklu oraz oświadczenia współautorów</b> .....	<b>34</b>



## Streszczenie

Martwe drewno oraz roślinność runa stanowią ważny element strukturalny i troficzny ekosystemów leśnych. Zwiększają heterogeniczność siedlisk, tworzą specyficzne warunki mikroklimatyczne oraz dostarczają istotnych zasobów, takich jak schronienie, pożywienie i miejsca gniazdowania dla szerokiej grupy leśnych zwierząt. O ile znaczenie ekologiczne roślinności runa zostało stosunkowo dobrze opisane w dostępnej literaturze w odniesieniu do różnych grup zwierząt, w tym drobnych ssaków, o tyle znaczenie martwego drewna dla ich występowania i funkcjonowania ich populacji jest tematem wciąż słabo rozpoznanym w warunkach europejskich lasów strefy umiarkowanej.

Myszarka leśna *Apodemus flavicollis* i nornica ruda *Clethrionomys glareolus* to pospolite, sympatryczne gatunki gryzoni występujące w lasach strefy umiarkowanej Europy. Pełnią kluczową rolę ekologiczną: są m. in. pokarmem dla wielu gatunków leśnych drapieżników, żywicielami dla szerokiego spektrum pasożytów, stanowią ważny element wpływający na odnowienie naturalne lasów, regulują liczebność owadów uważanych za szkodniki leśne. Poznanie czynników wpływających na występowanie, liczebność i funkcjonowanie populacji obu tych gatunków gryzoni stanowi ważny aspekt ochrony ekosystemów oraz wspierania bioróżnorodności. Może też przyczyniać się do przewidywania i przeciwdziałania zagrożeniom związanym z chorobami odzwierzęcymi, co jest szczególnie istotne w obliczu zachodzących zmian klimatycznych.

W pracy doktorskiej zbadano wpływ martwego drewna i struktury roślinności runa leśnego na preferencje mikrosiedliskowe i funkcjonowanie populacji myszarki leśnej i nornicy rudej. Badania prowadzono na trzech powierzchniach badawczych na terenie Puszczy Białowieskiej w latach 2017-2019. Zastosowane metody badawcze, takie jak intensywne połowy gryzoni w pułapki żywołowne oraz badania radiotelemetryczne, pozwoliły uwzględnić w analizowanych zależnościach zarówno aspekt populacyjny, jak i osobniczy.

Modele regresyjne oparte o dane pochodzące z połowów gryzoni metodą capture-mark-recapture wykazały, że oba badane gatunki wykazują wyraźne preferencje siedliskowe względem dostępności martwego drewna oraz wysokiej roślinności runa. Nornica ruda preferowała przy tym wysokie pokrycie powierzchni roślinnością runa, którego myszarka leśna unikała. Ponadto, nornica ruda była łowiona w miejscach o stosunkowo dużej objętości

martwego drewna (przekraczającej 0,75 m<sup>3</sup> na 100 m<sup>2</sup> powierzchni leśnej) istotnie częściej, niż wskazywałyby inne czynniki środowiskowe, preferując przy tym martwe drewno w zaawansowanych stadiach rozkładu. Z kolei myszarka leśna była częściej rejestrowana w obszarach, w których powierzchnia pokryta martwym drewnem wynosiła co najmniej 1,5 m<sup>2</sup> na 100 m<sup>2</sup>. Zależności te uwiłdoczyły się po uwzględnieniu w analizach wpływu struktury i składu gatunkowego roślinności runa, co wskazuje, że już sama dostępność martwego drewna stanowi istotny czynnik wpływający na jakość i wykorzystanie siedliska.

Badania telemetryczne wykonane na 21 osobnikach nornicy rudej oraz 29 osobnikach myszarki leśnej dostarczyły uzupełniających dowodów potwierdzających w mikroskali rolę martwego drewna jako istotnego zasobu w obrębie arealów osobniczych. Dla obu gatunków, ilość martwego drewna w obrębie arealów osobniczych oraz centrów aktywności, a także w pobliżu punktów namiarów telemetrycznych, często przekraczała średnią ilość na powierzchniach badawczych. Ponadto, dzięki niniejszym badaniom dostarczono cennych (bo nielicznych i trudno dostępnych w literaturze) informacji na temat wielkości arealów osobniczych obu gatunków oszacowanych nowoczesnymi metodami statystycznymi na podstawie danych telemetrycznych.

Uzyskane wyniki badań wskazują, że objętość, pokrycie powierzchni oraz sposób przestrzennego rozmieszczenia martwego drewna w drzewostanach stanowią ważny element funkcjonowania populacji badanych gatunków gryzoni, a w konsekwencji także ekosystemów leśnych. Wniosek ten wspiera ideę tworzenia jasnych wytycznych względem pozostawiania ściśle określonej minimalnej ilości martwego drewna szczególnie w lasach gospodarczych, o mało rozwiniętej roślinności runa.

**Słowa kluczowe:** areał osobniczy, CMR, *Myodes glareolus*, radiotelemetria, użytkowanie przestrzeni

## Summary

Coarse woody debris and undergrowth vegetation constitute key structural and trophic components of forest ecosystems. They enhance habitat heterogeneity, create specific microclimatic conditions, and provide essential resources such as shelter, food, and nesting sites for a wide range of forest animals. While the ecological importance of undergrowth vegetation has been relatively well documented in the literature with respect to various animal groups, including small mammals, the role of coarse woody debris in shaping their occurrence and population functioning remains insufficiently studied in temperate European forests.

The yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* and the bank vole *Clethrionomys glareolus* are widespread, sympatric rodent species inhabiting temperate European forests. Both species play vital ecological roles: they serve as prey for numerous forest predators, act as hosts for a broad spectrum of parasites, contribute to forest regeneration processes, and help regulate populations of insects considered forest pests. Understanding the factors influencing their occurrence, abundance, and population functioning is an important aspect of ecosystem conservation and biodiversity maintenance. Moreover, it may help to predict and mitigate risks associated with zoonotic diseases, which is particularly relevant under ongoing climate change.

This doctoral thesis examines the influence of coarse woody debris and the structure of undergrowth vegetation on the microhabitat preferences and population functioning of the yellow-necked mouse and the bank vole. The study was conducted between 2017 and 2019 in three study sites located in the Białowieża Forest. The applied research methods—intensive live-trapping and radiotelemetry—allowed the analyses to encompass both population-level and individual-level aspects.

Regression models based on capture–mark–recapture data revealed clear habitat preferences of both species for the availability of coarse woody debris and dense undergrowth vegetation. The bank vole preferred areas with a high undergrowth density which the yellow-necked mouse tended to avoid. Furthermore, the bank vole was captured in areas containing relatively large volumes of coarse woody debris (exceeding 0.75 m<sup>3</sup> per 100 m<sup>2</sup> of forest area) significantly more often than suggested by other environmental factors and particularly favoring deadwood in advanced stages of decomposition. In contrast, the yellow-necked

mouse was more often recorded in areas where the surface area covered by coarse woody debris exceeded 1.5 m<sup>2</sup> per 100 m<sup>2</sup>. These relationships became apparent after accounting for the influence of the structure and species composition of undergrowth vegetation, indicating that the mere availability of coarse woody debris is an important determinant of habitat quality and use.

Telemetry research involving 21 bank voles and 29 yellow-necked mice provided complementary evidence confirming, at the microscale, the significance of coarse woody debris as a key resource within individual home ranges. For both species, the amount of coarse woody debris within individual home ranges and core areas, as well as around telemetry locations, often exceeded the average values recorded across the study plots. In addition, the research yielded valuable (because of their scarce availability in the literature) information on the home range sizes of these two species, estimated using modern statistical methods based on telemetry data.

The results demonstrate that the volume, coverage, and spatial arrangement of coarse woody debris within forest stands are crucial components shaping the population functioning of the studied small mammal species, and consequently, the dynamics of forest ecosystems. This finding supports the need for clear guidelines specifying a strictly defined minimum amount of coarse woody debris to be retained, particularly in managed forests characterized by poorly developed undergrowth vegetation.

**Keywords:** home range, CMR, *Myodes glareolus*, radiotelemetry, space use

**Wykaz publikacji będących podstawą rozprawy doktorskiej wraz z danymi bibliograficznymi:**

**Publikacja 1**

Jancewicz E., **Kielan E.\***. (2017). Znaczenie martwego drewna w funkcjonowaniu populacji małych ssaków. *Sylwan*, 161 (6): 519-528,  
DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2017031>

IF=0,654

70 pkt MNiSW

**Publikacja 2**

**Zegadło E.\***, Zegadło P., Jancewicz E. (2024) Impact of coarse woody debris on habitat use of two sympatric rodent species in the temperate Białowieża Forest. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 98: 380-393,  
DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpae043>

IF=3,2

140 pkt MNiSW

**Publikacja 3**

**Zegadło E.\***, Zegadło P., Jancewicz E. The role of coarse woody debris distribution for the spatial organization of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in Białowieża Forest

- manuskrypt przygotowany do złożenia do czasopisma

\*autor korespondencyjny

Sumaryczny IF artykułów opublikowanych - 3,854

Sumaryczna liczba punktów MNiSW – 210



## 1. Wstęp i uzasadnienie podjęcia tematu

Struktura i skład gatunkowy runa oraz dostępność martwego drewna należą do kluczowych czynników kształtujących różnorodność biologiczną, produktywność i funkcjonowanie ekosystemów leśnych. Wspólnie zwiększają heterogeniczność siedlisk, co przekłada się na zróżnicowanie mikrosiedlisk, zasobów pokarmowych i miejsc schronienia dla wielu grup organizmów (Harmon i in. 1986; Stokland i in. 2012). Zróżnicowana pionowa i pozioma struktura roślinności wpływa na mikroklimat dna lasu – w szczególności na dostęp światła, wilgotność i temperaturę gleby (Rosenzweig i Winakur 1969; Mazurkiewicz 1986). Martwe drewno w postaci powalonych pni, konarów i pniaków dodatkowo zwiększa urozmaicenie strukturalne i troficzne środowiska leśnego (Maser i in. 1979; Bull 2002). Oba elementy wspólnie tworzą mozaikę zasobów regulującą interakcje międzygatunkowe i przestrzenne rozmieszczenie organizmów w zbiorowiskach leśnych (Leibold i McPeck 2006).

Różnorodność form martwego drewna – od stojących martwych drzew po powalone kłody, drobne gałęzie, pniaki, wykroty i fragmenty w zaawansowanym rozkładzie – decyduje o możliwościach jego wykorzystania przez inne organizmy żywe, w tym drobne ssaki (Stevens 1997; Bull 2002). Martwe drewno poprzez zróżnicowane właściwości fizyczne, orientację przestrzenną, obecność dziupli, jam i wnęk wspiera przeżywalność i sukces rozrodczy małych ssaków, zaś swoiste „korytarze” tworzone przez powalone pnie ułatwiają, typowe dla gryzoni, bezpieczne przemieszczanie się wzdłuż pionowych ścian (Davis i in. 2010b; Stryjek i Modlińska 2013). Równolegle, struktura runa leśnego – obejmująca jego skład gatunkowy, gęstość i wysokość pokrywy roślinnej – określa dostępność pokarmu, stopień osłonięcia oraz ryzyko drapieżnictwa (Puan i in. 2011; Bos i Carthew 2003). Roślinność w połączeniu z zasobami martwego drewna determinują warunki życia drobnych ssaków, wpływając na ich rozmieszczenie, zachowania przestrzenne i dynamikę populacji (Ostfeld 1990).

W polskiej teriofaunie szczególne znaczenie mają nornica ruda *Clethrionomys glareolus* i myszarka leśna *Apodemus flavicollis* – dwa pospolite, sympatryczne gatunki gryzoni lasów europejskich strefy umiarkowanej (Aulak 1970; Jędrzejewska i Jędrzejewski 2001). Pomimo częściowego nakładania się nisz ekologicznych, nornica ruda i myszarka leśna różnią się preferencjami mikrosiedliskowymi, sposobem żerowania i aktywnością

przestrzenną (Montgomery 1980; Grüm i Bujalska 2000). Myszarka leśna wykazuje większą mobilność i konkurencyjność, chętniej penetrując otwarte przestrzenie i wykorzystując zróżnicowane zasoby pokarmowe, natomiast nornica ruda preferuje strefy o gęstszym runie i ciągłej strukturze osłony (Andrzejewski i Olszewski 1963; Grüm i Bujalska 2000). Gatunki te pełnią szereg istotnych ról – są ofiarami wielu gatunków leśnych drapieżników (Jędrzejewska i Jędrzejewski 2001), konsumentami nasion i zielonych części roślin (Butet i Delettre 2011), żywicielami szerokiego spektrum pasożytów i drobnoustrojów (Król i in. 2022). Z perspektywy gospodarki leśnej gryzonie oddziałują dwutorowo: mogą powodować szkody – uszkodzenia nasion i siewek, ogryzanie korzeni i pni (Borowski 2007) – ale też wspierać procesy odnowieniowe przez przenoszenie nasion i rozsiewanie ich (Gómez i in. 2008; Zwolak i in. 2010). Z tego względu, badania nad preferencjami siedliskowymi oraz funkcjonowaniem populacji obu gatunków mogą przynieść nie tylko nową wiedzę biologiczną, ale także konkretne wsparcie w działaniach praktycznej ochrony ekosystemów, wspierania bioróżnorodności czy w prowadzeniu gospodarki leśnej.

W dostępnej literaturze brakuje badań empirycznych opisujących preferencje siedliskowe myszarki leśnej i nornicy rudej z tak szczegółowym uwzględnieniem martwego drewna. Podjęcie niniejszego tematu uzasadnia też ograniczona dostępność opublikowanych badań na temat szeroko rozumianego użytkowania przestrzeni przez oba te gatunki jednocześnie w tym samym siedlisku.

## **2. Cele i hipotezy badawcze**

### **Cele:**

1. Ocena stanu wiedzy na temat znaczenia martwego drewna w funkcjonowaniu populacji małych ssaków.
2. Zbadanie i wyrażenie konkretnymi wartościami liczbowymi związków pomiędzy myszarką leśną i nornicą rudą a martwym drewnem i roślinnością runa w skali mikrosiedliska.
3. Porównanie czynników determinujących użytkowanie przestrzeni przez nornicę rudą i myszarkę leśną.
4. Wyznaczenie progów ilości martwego drewna leżącego wpływających na występowanie nornicy rudej i myszarki leśnej.
5. Oszacowanie i porównanie między sobą wielkości arealów osobniczych i centrów aktywności nornicy rudej i myszarki leśnej.
6. Precyzyjne określenie ilości i rozmieszczenia martwego drewna w gradiencie przestrzennym, w obrębie arealów osobniczych obu gatunków gryzoni.

### **Hipotezy badawcze:**

1. Różnice w ilości i rozmieszczeniu martwego drewna wpływają na sposób użytkowania przestrzeni przez nornicę rudą i myszarkę leśną.
2. Nornica ruda i myszarka leśna wykazują odmienne preferencje względem ilości i rozmieszczenia martwego drewna oraz struktury roślinności runa leśnego ze względu na różnice w ich przystosowaniach ekologicznych i behawioralnych.

### 3. Omówienie składu dysertacji

W skład dysertacji wchodzi:

- publikacja 1 - opublikowany artykuł przeglądowy,
- publikacja 2 - opublikowany artykuł badawczy,
- publikacja 3 – nieopublikowany artykuł badawczy, przygotowany do złożenia do czasopisma.

W pierwszym artykule wykonano szczegółowy przegląd literatury dotyczącej znaczenia martwego drewna dla różnych gatunków drobnych ssaków (zrealizowano cel nr 1). Praca ta pozwoliła wskazać na luki badawcze oraz podkreślić istotę podejmowanego tematu. Wobec braku takich danych z Polski analiza obejmowała wyniki badań pochodzących szczególnie z Ameryki Północnej i Europy Zachodniej.

Druga publikacja omawia wyniki autorskich analiz dotyczących wpływu różnych elementów struktury dna lasu na występowanie nornicy rudej oraz myszarki leśnej (zrealizowano cele nr 2, 3 i 4).

W trzecim artykule skupiono się na organizacji przestrzennej i charakterystyce arealów osobniczych obu gatunków gryzoni w kontekście ilości i rozmieszczenia martwego drewna (zrealizowano cele nr 5, 6).

### 4. Teren badań

Badania przeprowadzono w północno-zachodniej części Puszczy Białowieskiej, na terenie Nadleśnictwa Browsk. Lokalizacje miejsc przeznaczonych do prowadzenia badań wybrano na podstawie struktury wiekowej i gatunkowej drzewostanu, typu siedliska oraz obecności martwego drewna. Wykorzystując technologię Field-Map (IFER - Monitoring and Mapping Solutions, Ltd., Czech Republic) założono trzy 1-hektarowe powierzchnie badawcze – „R”, „S” i „T”, wszystkie w kształcie kwadratu 100 m × 100 m. Wnętrze powierzchni podzielono za pomocą drewnianych kołków na mniejsze kwadraty o boku 10 m. Na każdej powierzchni wydzielono w ten sposób 100 pól, w obrębie których odbywała się większość działań związanych z pozyskiwaniem danych. Jedynie dane na temat roślinności zbierane były w skali 5 m × 5 m.

Powierzchnia R znajdowała się na terenie rezerwatu Lasy Naturalne Puszczy Białowieskiej. Był to drzewostan o zróżnicowanej strukturze wiekowej i przestrzennej, z bogato rozwiniętą warstwą podszytu, w typie siedliskowym olsu jesionowego przechodzącego stopniowo w las wilgotny. Według fitosocjologicznej klasyfikacji zbiorowisk roślinnych dominującym zespołem był tam łęg jesionowo-olszowy *Fraxino Alnetum* (Matuszkiewicz 2001).

Powierzchnia S znajdowała się w obszarze lasów gospodarczych, w typie siedliskowym lasu świeżego przechodzącego stopniowo w ols jesionowy. Według fitosocjologicznej klasyfikacji zbiorowisk roślinnych (Matuszkiewicz 2001) dominującym zespołem był tam grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* przechodzący stopniowo w łęg jesionowo-olszowy *Fraxino Alnetum*, z miejscowo obfitą warstwą podszytu.

Powierzchnia T była najmniej zróżnicowanym drzewostanem gospodarczym w typie lasu świeżego. Zespołem roślinnym porastającym powierzchnię był grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* (Matuszkiewicz 2001). Dużą część dna lasu pokrywał podrost klonu *Acer platanoides*. Warstwa podszytu nie była mocno rozwinięta.

## 5. Materiał i metody badawcze

### 5.1. Capture-mark-recapture

Połowy gryzoni prowadzono w lipcu, w latach 2017-2019 na powierzchni S i R oraz 2018-2019 na powierzchni T. Zastosowano metodę CMR (capture-mark-recapture) używając drewnianych pułapek żywołownych zaopatrzonych w przynętę (jabłka, owoce, tłuszcz roślinny). Pułapki rozstawiano w sieci, w centralnym punkcie każdego kwadratu 10 × 10 m, co zapewniło 10-metrowy odstęp pomiędzy pułapkami i łącznie 100 pułapek na powierzchni. Połowy prowadzono przez 6 kolejnych dób kontrolując pułapki 2 razy w ciągu doby – w godzinach porannych (od 7:00) i wieczornych (od 18:00). Łącznie rejestrowano złowienia w trakcie 4800 pułapkonocy. Każde schwyte zwierzę identyfikowano do gatunku, określano jego płeć, kondycję rozrodczą, masę ciała, a interesujące nas gatunki gryzoni znakowano za pomocą kolczyków z indywidualnym numerem (National Band & Tag Company, USA).

## 5.2. Radiotelemetria

Każdego roku w lipcu i sierpniu przeprowadzono badania radiotelemetryczne na wybranych osobnikach nornicy rudej (w latach 2017-2019) i myszarki leśnej (w latach 2018 i 2019). Osobniki odpowiednie do założenia nadajników telemetrycznych wytypowano na podstawie wcześniejszych, wielokrotnych połowów zwierząt metodą CMR. W tym czasie oceniano masę ciała, płeć, wiek oraz stan reprodukcyjny schwytanych osobników, a po oznakowaniu kolczykiem z indywidualnym numerem śledzono losy kolejnych osobników i to, czy stale chwywane są do pułapek zlokalizowanych na powierzchni. Do założenia nadajników wybierano tylko dorosłe osobniki, pomijając osobniki niedojrzałe, samice ciężarne oraz zwierzęta o widocznie słabej kondycji fizycznej.

Zastosowano nadajniki BD-2C (Holohil Systems Ltd., Kanada) i PIP3 (Biotrack Ltd., Wielka Brytania) o masie 0,8–1,2 g. Masa nadajnika nie przekraczała 3% masy ciała zwierzęcia, zgodnie z wytycznymi. Nadajniki zakładano bez użycia środków anestetycznych, w warunkach terenowych. Po założeniu nadajnika zwierzęta umieszczano w terrariach zawierających jabłka, owies, liście, gałęzie i mech, a następnie przez około godzinę obserwowano czy nadajnik nie utrudnia zwierzęciu poruszania się i pobierania pokarmu. Po stwierdzeniu, że nadajnik nie zaburza aktywności, zwierzę wypuszczano w miejscu złowienia – nornice rude niezależnie od pory dnia, zaś myszarki leśne przed zachodem słońca w celu uniknięcia zaburzeń w aktywności dobowej (Wójcik i Wołk 1985).

Lokalizację wyposażonych w nadajniki zwierząt oceniano za pomocą anteny kierunkowej Yagi-AY/C (Titley Scientific, Australia) oraz odbiornika VHF R-1000 (Communication Specialist, Inc., USA). Pozycję ustalano najpierw wykonując kilka namiarów z oddali (triangulacja), a wraz ze zbliżaniem się do źródła sygnału lokalizację zwierzęcia oceniano bez anteny, wykorzystując sam kabel antenowy.

Lokalizacje śledzonych telemetrycznie nornic rudych określano przez całą dobę, zaś myszarek leśnych głównie nocą, szczególnie w godzinach 21:00–03:00, kiedy aktywność tego gatunku jest najwyższa (Kołakowski i in. 2018). Lokalizowanie myszarek leśnych w ciągu dnia miało na celu identyfikację schronień dziennych i wykonywano je 1-3 krotnie w ciągu doby.

### **5.3. Ocena zasobów martwego drewna**

W grudniu każdego roku, oceniano ilość, jakość i rozmieszczenie martwego drewna leżącego na dnie lasu. Martwe drewno na powierzchniach badawczych stanowiło wynik naturalnej śmiertelności drzew, procesów chorobowych, działalności wiatru oraz żerowania zwierząt roślinożernych i owadów.

W pomiarach uwzględniano wszystkie kłody o średnicy większej lub równej 10 cm i długości co najmniej 1 m, oraz pniaki o średnicy większej lub równej 10 cm i wysokości nieprzekraczającej 2 m. Współrzędne początku i końca kłód oraz środka pniaków, a także średnicę kłód w połowie długości, wysokość i średnicę pniaków w połowie wysokości, określano z zastosowaniem systemu laserowego Postex® Laser (Haglöf Sweden). Stadium rozkładu martwego drewna określano w skali pięciostopniowej (Maser i in. 1979).

Na podstawie zebranych danych opisano rozmieszczenie martwego drewna na całych powierzchniach badawczych, w oparciu o siatkę kwadratów 10 x 10 m. Ilość martwego drewna w poszczególnych kwadratach wyrażono jako objętość (m<sup>3</sup>) obliczoną według wzoru Hubera, oraz jako pokrycie powierzchni (m<sup>2</sup>), odpowiadające procentowemu udziałowi w powierzchni kwadratu, ponieważ każdy kwadrat miał powierzchnię 100 m<sup>2</sup>. Przy ocenie zasobności kwadratów w martwe drewno założono, że jeśli pniak lub kłoda wychodzą poza granice danego kwadratu, do zasobu drewna zalicza się tylko tę część, która znajduje się w jego obrębie. Rozmieszczenie kłód i pniaków naniesiono na mapy powierzchni badawczych przygotowane w pakiecie R, z wykorzystaniem biblioteki 'ggplot2' (Wickham 2016).

### **5.4. Ocena struktury runa leśnego**

Każdego roku, w lipcu opisano strukturę roślinności runa na każdej z powierzchni badawczych. Oceniano trzy parametry: dominujący gatunek lub grupę gatunków roślinności runa, średnią wysokość roślinności runa (w trzech kategoriach: 1 – < 25 cm, 2 – 25–50 cm, 3 – > 50 cm) oraz procentowe pokrycie powierzchni roślinnością runa (1 – < 50%, 2 – 50–75%, 3 – > 75%). Na podstawie składu gatunkowego roślinności runa obliczono wskaźnik wilgotności gleby według metody Zarzyckiego i in. (2002), opartej na skali Ellenberga (1974).

Opis prowadzono w skali  $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ , dzieląc każdy z pierwotnie wyznaczonych 100 kwadratów na cztery ćwiartki w celu zwiększenia dokładności pomiarów. Dane z ćwiartek zagregowano następnie do poziomych kwadratów  $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ , uwzględniając najczęściej występujące kategorie wysokości i pokrycia, a także najliczniejszą grupę gatunków runa. W przypadku, kiedy nie dało się wskazać jednoznacznie dominującej cechy roślinności, ostateczna klasyfikacja opierała się na ocenie wizualnej struktury roślinności w najbliższym otoczeniu opisywanego danego kwadratu.

## **5.5. Analiza danych**

### **5.5.1. Publikacja nr 2**

Oszacowanie liczebności populacji obu gatunków zostało wykonane przy użyciu metody Jolly-Seber dla populacji otwartych (Jolly 1965; Seber 1973; Williams 2002). Obliczenia przeprowadzono korzystając z podejścia POPAN zaimplementowanego w bibliotece RMark (Laake 2013) w pakiecie R.

Do zbadania związków pomiędzy cechami środowiska a wykorzystaniem przestrzeni przez analizowane gatunki, zastosowano dwa odrębne uogólnione liniowe modele mieszane, w których zmienną zależną była liczba złowionych dorosłych osobników w danym kwadracie  $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ . Jako zmienne objaśniające użyte zostały zarówno zmienne środowiskowe, jak i interakcyjne, a także grupa zmiennych kontrolnych. Do doboru odpowiedniego zestawu zmiennych interakcyjnych i kontrolnych zastosowano wariant kryterium informacyjnego Akaike skorygowany dla małych prób (Burnham i Anderson 2002). Ostateczna ocena jakości dopasowania modelu odbyła się z wykorzystaniem warunkowego  $R^2$ , stosowanego do tej klasy modeli w kontekście modelowania ekologicznego (Nakagawa i Schielzeth 2013).

### **5.5.2. Publikacja nr 3**

Do szacowania wielkości arealów badanych osobników wykorzystano dwie metody. Pierwsza z nich, MCP, jest bardzo prostą metodą i raczej zawodną w kontekście danych telemetrycznych charakteryzujących się pewną autokorelacją, ale może być przydatna w celach porównawczych (Worton 1987). Druga wykorzystana metoda,

stosująca jądroowy estymator gęstości (Kernel Density Estimator) uwzględniający autokorelację oraz nieregularność namiarów telemetrycznych (wAKDEc) (Silva i in. 2022).

Dla obu metod analogicznie wykorzystano 95% najbliższych namiarów (MCP) i 95% wewnętrznego obszaru estymacji (wAKDEc) do oszacowania areału osobniczego oraz 50% dla centrów aktywności. Wielkości areałów oszacowane metodą wAKDEc były grupowane według gatunków i płci, a następnie porównywane testem t Welcha, aby znaleźć istotne statystycznie różnice. Test t Welcha na istotnie statystyczne różnice był również wykonywany dla porównania ilości martwego drewna w areałach, centrach aktywności oraz w pobliżu miejsc namiarów telemetrycznych z ilością drewna na danej powierzchni badawczej.

## **6. Oświadczenie etyczne**

Wejście do rezerwatu Lasy Naturalne Puszczy Białowieskiej (powierzchnia badawcza R) oraz połowy zwierząt odbywały za zgodą Regionalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska w Białymstoku – pozwolenie nr WPN.6205.42.2017.MN. Wszystkie działania dotyczące zwierząt przeprowadzono zgodnie z prawem europejskim – Dyrektywą Rady 92/43/EWG oraz Dyrektywą Rady 86/609/EWG (prawo krajowe: Dz.U. 2015 poz. 266).

## **7. Najważniejsze wyniki badań**

### **7.1 Publikacja 2**

W trakcie połowów gryzoni w pułapki żywołowne metodą CMR złowiono 236 dorosłych osobników myszarki leśnej (w sumie 609 złowień) oraz 173 dorosłe osobniki nornicy rudej (w sumie 686 złowień). Według szacunków, całkowita wielkość populacji myszarki leśnej wahała się w trakcie trzech sezonów badań od 18 osobników na powierzchni S w roku 2017 do 107 osobników na powierzchni T w roku 2019. Dla nornicy rudej był to przedział od 17 osobników na powierzchni S w 2018 roku do 99 osobników na powierzchni R w 2017 roku. Populacja myszarki leśnej składała się w większości z dorosłych osobników, zaś w przypadku nornicy rudej zaobserwowano więcej osobników niedojrzałych.

Modele regresyjne dla liczby złowien myszarki leśnej i nornicy rudej wykazały istotność statystyczną zmiennych środowiskowych związanych przede wszystkim z wysokością roślinności runa i stopniem pokrycia powierzchni roślinnością runa, ale także ilością martwego drewna. Nornica ruda ponadprzeciętnie często łowiona była w miejscach charakteryzujących się wysokim pokryciem i wysoką roślinnością runa. Unikała obszarów w małym stopniu pokrytych roślinnością oraz pokrytych roślinnością niską. Myszarka leśna również preferowała wysoką roślinność, ale unikała miejsc w wysokim stopniu pokrytych roślinnością.

Wskazania modeli świadczą o tym, że zarówno myszarka leśna, jak i nornica ruda były łowione w miejscach z odpowiednio wysoką ilością martwego drewna częściej, niż wskazywałyby na to inne czynniki środowiskowe. Dla myszarki leśnej ten próg ilościowy wynosił 1,5 m<sup>2</sup> martwego drewna na 100 m<sup>2</sup> powierzchni leśnej, przy czym większe ilości drewna nie wiązały się z częstszym występowaniem myszarki leśnej. Z kolei dla nornicy rudej, progiem była objętość martwego drewna nie mniejsza niż 0,75 m<sup>3</sup> na 100 m<sup>2</sup> powierzchni. Jeszcze większa ilość drewna, jak również występowanie drewna w wyższym stopniu rozkładu, towarzyszyły częstszym złowieniom nornicy rudej.

## 7.2 Publikacja 3

W ramach badań radiotelemetrycznych nadajnik założony został na 78 zwierząt – 44 osobnikom myszarki leśnej oraz 34 osobnikom nornicy rudej. Na skutek drapieżnictwa, zgubienia nadajnika lub oddalenia się danego osobnika z powierzchni badawczej utracono część danych i ostateczna próba przeznaczona do analiz składała się z 29 osobników myszarki leśnej (19 samców i 10 samic) oraz 21 osobników nornicy rudej (10 samców i 11 samic). W sumie dokonano 2378 namiarów telemetrycznych.

Średnia wielkość areałów osobniczych oszacowana metodą wAKDEc wyniosła 3847 m<sup>2</sup> dla myszarki leśnej (2535 m<sup>2</sup> w przypadku samic i 4538 m<sup>2</sup> dla samców) oraz 2719 m<sup>2</sup> dla nornicy rudej (1350 m<sup>2</sup> dla samic i 4225 m<sup>2</sup> dla samców). Średni stosunek wielkości centrum aktywności do areału osobniczego był zbliżony, niezależnie od gatunku, płci i powierzchni badawczej, i wynosił ok. 20% dla nornicy rudej i 18% dla myszarki leśnej.

Największą liczbę zwierząt przebadano radiotelemetrycznie na powierzchni S. Tylko dla tej powierzchni próba była na tyle duża, by móc na jej podstawie przeprowadzić porównanie statystyczne wielkości arealów pomiędzy gatunkami i płciami. Dla obu gatunków, arealy samców były istotnie większe od arealów samic. Dodatkowo, arealy samic myszarki leśnej były istotnie większe od arealów samic nornicy rudej.

Zaobserwowano generalną tendencję, że im bliżej punktów namiarów telemetrycznych, tym wyższa obserwowana ilość martwego drewna. Ponadto, dla wszystkich zwierząt potraktowanych jako jedna grupa, średnia ilość martwego drewna (wyrażona zarówno pokryciem, jak i objętością) stwierdzona w arealach osobniczych, centrach aktywności, a także w otoczeniu punktów namiarów była istotnie większa niż na powierzchniach badawczych. W obrębie arealów osobniczych myszarki leśnej zarejestrowano ponadprzeciętną w stosunku do całej powierzchni badawczej ilość martwego drewna (wyrażoną pokryciem i objętością), a u nornicy rudej - jego ponadprzeciętną objętość w centrach aktywności. Medianowa ilość drewna (pokrycie, objętość) w centrach aktywności myszarki leśnej wyniosła 2,13 m<sup>2</sup> oraz 0,35 m<sup>3</sup> na 100 m<sup>2</sup> powierzchni, a dla nornicy rudej było to 3,79 m<sup>2</sup> i 1,03 m<sup>3</sup> na 100 m<sup>2</sup> powierzchni leśnej.

## 8. Dyskusja wyników

W naszym badaniu zarówno analiza arealów osobniczych, jak i czynników środowiskowych służyły przede wszystkim wyodrębnieniu związków obu analizowanych gatunków z martwym drewnem. Uzyskane wyniki stanowią dużą wartość ze względu na niewielką liczbę opublikowanych badań opisujących wielkości arealów osobniczych myszarki leśnej i nornicy rudej szacowanych na podstawie danych telemetrycznych – szczególnie przy wykorzystaniu nowoczesnych metod statystycznych uwzględniających wpływ autokorelacji i obserwacji nietypowych.

Oszacowane przez nas wielkości arealów myszarki leśnej były niższe od zaprezentowanych przez Tioli i in. (2009) dla populacji zamieszkujących Alpy Włoskie i Bonacchi i in. (2021) dla populacji ze środkowych Włoch. Wprawdzie w badaniach Tioli i in. (2009) nie zastosowano metody szacowania arealów uwzględniającej autokorelację namiarów, ale Bonacchi i in. (2021) posługiwali się metodą estymacji zbliżoną do naszej.

Różnice w oszacowaniach, szczególnie wyraźne dla samic, mogą odzwierciedlać różnice w zagęszczeniu populacji (Schoepf i in. 2015; Bogdziewicz i in. 2016; Balluffi i in. 2025), miesiącu prowadzenia badań (Stradiotto i in., 2009) oraz zasobności siedlisk (Schradin i in. 2010; Schoepf i in. 2015; Kubiak i in. 2017). Wielkości arealów oszacowane dla nornicy rudej były zbliżonej do uzyskanych podobnymi metodami przez Schirmer i in. (2019) w Brandenburgii, w Niemczech.

Preferencje nornicy rudej dotyczące wysokiej roślinności i wysokiego pokrycia dna lasu roślinnością runa stwierdzone w ramach niniejszych badań, opartych na danych z połowów, są spójne z wynikami innych badaczy (Dickman i Doncaster 1987; van Apeldoorn i in. 1992; Chętnicki i Mazurkiewicz 1994; Mazurkiewicz 1994; Kołakowski i in. 2018). Obserwację tę można wiązać zarówno z kwestią dostępu do pokarmu, jak i schronienia przed drapieżnikami (Eccard i in. 2020; Jędrzejewska i Jędrzejewski 2001). Dla myszarki leśnej najważniejszym czynnikiem środowiskowym była wysoka roślinność (spójnie z wynikami Lešo i in. (2016) oraz Benedek i in. (2021)), ale unikała ona gęstego podszytu. To właśnie ta cecha odróżniała najsilniej myszarkę leśną od nornicy rudej, jeśli chodzi o stosunek do roślinności.

Przy wykorzystaniu modeli regresyjnych pokazano również, że zarówno myszarka leśna, jak i nornica ruda były częściej łowione w obszarach o pewnej minimalnej ilości martwego drewna. Dla myszarki leśnej istotniejsza okazała się ilość drewna wyrażona w m<sup>2</sup>, a dla nornicy rudej jego objętość, przy czym ilość martwego drewna miała większe znaczenie dla nornicy rudej. Dodatkowo, preferowała ona martwe drewno w wyższych stopniach rozkładu.

Badania telemetryczne potwierdziły powyższe wnioski, pokazując, że średnia ilość drewna w arealach osobniczych myszarki leśnej oraz jego średnia objętość w centrach aktywności nornicy rudej była ponadprzeciętnie duża w stosunku do ilości drewna na powierzchniach badawczych. Ponadto, mediana ilości drewna w centrach aktywności myszarki leśnej oraz nornicy rudej przekraczała progi oszacowane w ramach modeli regresyjnych na podstawie danych z połowów.

Zarówno myszarka leśna, jak i nornica ruda korzystają z pokarmu pochodzenia zwierzęcego (Gębczyńska 1976; Gębczyńska i in. 1989), dostępnego w zasobnym w bezkręgowce martwym drewnie w różnych stadiach rozkładu. W przeciwieństwie do

składu pokarmu myszarki leśnej, skład pokarmu nornicy rudej składa się w dużym stopniu z mszaków, grzybów i porostów (Butet i Delettre 2011) często zasiedlających rozłożone martwe drewno. Dodatkowo, z punktu widzenia dostępności schronień, nornica ruda posiada dużo słabsze umiejętności kopania nor niż myszarka leśna (Pucek 1983). Nie dziwi więc fakt silniejszego przywiązania nornicy rudej niż myszarki leśnej do obecności martwego drewna.

## 9. Podsumowanie i wnioski

- 1) Zarówno nornica ruda, jak i myszarka leśna preferują obszary z wysoką roślinnością runa. W ich preferencjach widać jedną wyraźną różnicę - nornica ruda wybiera płaty siedliska o wysokim pokryciu roślinnością runa, podczas gdy myszarka leśna wyraźnie ich unika. Dla obu gatunków wysokość i pokrycie roślinnością runa są istotniejsze niż jego skład gatunkowy.
- 2) Dla badanych gatunków gryzoni istotnym parametrem charakteryzującym martwe drewno jest nie tylko jego objętość ( $m^3$ ), lecz także pokrycie powierzchni dna lasu martwym drewnem ( $m^2$ ).
- 3) Nornica ruda wykazuje wyraźną preferencję wobec relatywnie dużej objętości martwego drewna - minimum  $0,75 m^3$  martwego drewna na  $100 m^2$  powierzchni dna lasu. Dla tego gatunku ważne jest martwe drewno w zaawansowanych stadiach rozkładu.
- 4) Preferencja myszarki leśnej wobec martwego drewna jest mniej wyraźna, a ilość drewna, która pozytywnie wpływa na jej występowanie wynosi co najmniej  $1,5 m^2$  na  $100 m^2$  powierzchni leśnej. Dla tego gatunku stadium rozkładu martwego drewna nie ma znaczenia.
- 5) Oba gatunki wykorzystują jako areał osobniczy obszary o większej ilości martwego drewna niż przeciętnie notowano na powierzchniach badawczych:
  - a. u myszarki leśnej wykazano istotnie ponadprzeciętne pokrycie ( $m^2$ ) i objętość ( $m^3$ ) martwego drewna w całym areale osobniczym.
  - b. u nornicy rudej istotnie wyższa objętość martwego drewna była charakterystyczna dla centrów aktywności.

c. najwyższą ilość martwego drewna obserwowano u obu gatunków w bezpośrednim sąsiedztwie punktów namiarów telemetrycznych.

- 6) Uzyskane wyniki sugerują, że zarządzanie martwym drewnem w oparciu o duże powierzchnie leśne (np. skali hektara lub większej) może być zbyt ogólnikowa dla potrzeb małych, mało mobilnych zwierząt takich jak gryzoni. Nawet przy tej samej całkowitej masie martwego drewna, jego rozproszenie na dużej powierzchni może inaczej wpływać na populacje gryzoni niż skoncentrowanie go na mniejszych fragmentach drzewostanu.
- 7) Proponujemy, aby zarządzanie ilością i rozmieszczeniem martwego drewna w lasach gospodarczych odbywało się także w mikroskali tj. na powierzchniach mniejszych niż hektar oraz by zarządzano nie tylko jego objętością ( $m^3$ ) ale i pokryciem powierzchni ( $m^2$ , %). Efektem mogłoby być tworzenie równomiernie rozmieszczonych zgrupowań martwego drewna na danym obszarze bądź formowanie mniejszej liczby, lecz większych nagromadzeń martwego drewna. Taki sposób zarządzania martwym drewnem może być potencjalną strategią zarządzania rozmieszczeniem gryzoni w drzewostanach. Wymaga to jednak dalszych badań opartych na eksperymentalnych manipulacjach ilością i rozmieszczeniem martwego drewna.

## 10. Piśmiennictwo

- Andrzejewski, R., & Olszewski, J. (1963). Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriologica*, 7(10), 155–168
- Aulak, W. (1970). Small mammal communities of the Białowieża National Park. *Acta Theriologica*, 15(29), 465–515, doi.org/10.4098/AT.arch.70-33
- Balluffi-Fry, J., Majchrzak, Y.N., Peers, M.J.L., Studd, E.K., Menzies, A.K., Horne, L.G., ... Boutin, S. (2025). Why does animal home range size decrease with population density? *Ecology*, 106(4), e70054, doi.org/10.1002/ecy.70054
- Benedek, A.M., Sîrbu, I., Lazăr, A. (2021). Responses of small mammals to habitat characteristics in Southern Carpathian forests. *Scientific Reports*, 11(1), 1–13, doi.org/10.1038/s41598-021-91488-6
- Bogdziewicz, M., Zwolak, R., Redosh, L., Rychlik, L., Crone, E.E. (2016). Negative effects of density on space use of small mammals differ with the phase of the masting-induced population cycle. *Ecology and Evolution*, 6(23), 8423-8430, doi.org/10.1002/ece3.2513
- Bonacchi, A., Devineau, O., Bartolommei, P., Bencini, C., Cinque, C., Gasperini, S., ... Cozzolino, R. (2021). Spatial behaviour of yellow-necked wood mouse *Apodemus flavicollis* in two sub-Mediterranean oak coppice stands. *Mammal Research*, 66(1), 173-179, doi.org/10.1007/s13364-020-00538-3
- Borowski, Z. (2007). Damage caused by rodents in Polish forests. *International Journal of Pest Management*, 53(4), 303-310, doi.org/10.1080/09670870701497253
- Bull, E.L. (2002). The value of coarse woody debris to vertebrates in the Pacific Northwest. *Proceedings of the symposium on the ecology and management of dead wood in western forests: November 2-4, 1999, Reno, Nevada* (Vol. 181, pp. 171–178).
- Burnham, K.P., & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference* (Second ed.). New York: Springer.
- Butet, A., & Delettre, Y.R. (2011). Diet differentiation between European arvicoline and murine rodents. *Acta Theriologica*, 56(4), 297-304, doi.org/10.1007/s13364-011-0049-

- Chętnicki, W., & Mazurkiewicz, M. (1994). Dispersion of the bank vole in fine and coarse-grained mosaics of deciduous and mixed coniferous forests. *Acta Theriologica*, 39(2), 127–142, doi.org/10.4098/AT.arch.94-17
- Davis, J.C., Castleberry, S.B., Kilgo, J.C. (2010). Influence of coarse woody debris on the soricid community in southeastern coastal plain pine stands. *Journal of Mammalogy*, 91(4), 993-999, doi.org/10.1644/09-MAMM-A-170.1
- Dickman, C.R., & Doncaster, C.P. (1987). The ecology of small mammals in urban habitats. I. Populations in a patchy environment. *Journal of Animal Ecology*, 56(2), 629–640, doi.org/10.2307/5073
- Eccard, J.A., Liesenjohann, T., Dammhahn, M. (2020). Among-individual differences in foraging modulate resource exploitation under perceived predation risk. *Oecologia*, 194, 621–634, doi.org/10.1007/s00442-020-04773-y
- Ellenberg, H. (1974). Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas [Indicator values of vascular plants in Central Europe]. (Vol. 9). Göttingen, Germany: Verlag Erich Goltze KG.
- Gębczyńska, Z. (1976). Food habits of the bank vole and phenological phases of plants in an oak hornbeam forest. *Acta Theriologica*, 21(16), 223–236, doi.org/10.4098/AT.arch.76-21
- Gębczyńska, Z., Gębczyński, M., Morzuch, K., Zielińska, D.M. (1989). Food eaten by four species of rodents in polluted forests. *Acta Theriologica*, 34(32), 465–477, doi.org/10.4098/AT.arch.76-21
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E.W. (2008). Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia*, 155(3), 529-537, doi.org/ 10.1007/s00442-007-0928-3
- Grüm, L., & Bujalska, G. (2000). Bank voles and yellow-necked mice: what are interrelations between them? *Polish Journal of Ecology*, Vol. 48, Suppl., 141– 145,
- Harmon, M., Franklin, J., Swanson, F., Sollins, P., Gregory, S., Lattin, J., ... Cummins, K. (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. A. MacFadyen & E. Ford (Eds.), (Vol. 15, p. 133-302). Academic Press. Pobrano z <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S006525040860121X>

- Jolly, G.M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52(1/2), 225–247, doi.org/10.2307/2333826
- Jędrzejewska, B., & Jędrzejewski, W. (2001). *Ekologia zwierząt drapieżnych puszczy białowieskiej [Ecology of predators of the Białowieża Forest]*. Warszawa, Poland: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Kołakowski, M., Jancewicz, E., Kielan, E. (2018). Czasowa i przestrzenna aktywność nornicy rudej *Myodes (Clethrionomys) glareolus* i myszy leśnej *Apodemus flavicollis* w siedlisku grądowym Puszczy Białowieskiej. *Sylwan*, 162(12), 1029–1037,
- Król, N., Obiegala, A., Imholt, C., Arz, C., Schmidt, E., Jeske, K., ... Pfeffer, M. (2022). Diversity of borrelia burgdorferi sensu lato in ticks and small mammals from different habitats. *Parasites & Vectors*, 15(195), doi.org/10.1186/s13071-022-05326-3
- Kubiak, B.B., Galiano, D., de Freitas, T.R.O. (2017). Can the environment influence species home-range size? A case study on *Ctenomys minutus* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Zoology*, 302(3), 171-177, doi.org/10.1111/jzo.12444
- Laake, J. (2013). *RMark: an R interface for analysis of capture-recapture data with MARK* (AFSC Processed Rep. No. 2013-01). Seattle, WA: Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv. Pobrano z <https://appsafsc.fisheries.noaa.gov/Publications/ProcRpt/PR2013-01.pdf>
- Leibold, M.A., & McPeck, M.A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87(6), 1399–1410, doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2
- Lešo, P., Lešová, A., Kropil, R., Kaňuch, P. (2016). Response of the dominant rodent species to close-to-nature logging practices in a temperate mixed forest. *Annals of Forest Research*, 59(2), 259–268, doi.org/10.15287/afr.2016.620
- Maser, C., Anderson, R.G., Cromackand, J.K., Williams, J.T., Martin, R.E. (1979). Dead and down woody material. J. Thomas (Ed.), *Wildlife habitats in managed forests of the Blue Mountains of Oregon and Washington* (78–95). USDA Forest Service.
- Matuszkiewicz, J.M. (2001). *Zbiorowiska leśne Polski*. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Mazurkiewicz, M. (1986). The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole population. *Acta Theriologica*, 31(4), 55–69, doi.org/10.4098/AT.arch.86-4

- Mazurkiewicz, M. (1994). Factors influencing the distribution of the bank vole in forest habitats. *Acta Theriologica*, 39(2), 113–126, [doi.org/10.4098/AT.arch.94-16](https://doi.org/10.4098/AT.arch.94-16)
- Montgomery, W.I. (1980). The use of arboreal runways by the woodland rodents, *Apodemus sylvaticus* (L.), *A. flavicollis* (Melchior) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber). *Mammal Review*, 10(4), 189-195, [doi.org/10.1111/j.1365-2907.1980.tb00239.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1980.tb00239.x)
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133-142, [doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x](https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x)
- Ostfeld, R.S. (1990). The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(12), 411–415, [doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90026-A](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90026-A)
- Pucek, M. (1983). Habitat preference. K. Petruszewicz (Ed.), *Ecology of the bank vole* (ss. S31–S40).
- Rosenzweig, M.L., & Winakur, J. (1969). Population ecology of desert rodent communities: Habitats and environmental complexity. *Ecology*, 50(4), 558–572, [doi.org/10.2307/1936246](https://doi.org/10.2307/1936246)
- Schirmer, A., Herde, A., Eccard, J.A., Dammhahn, M. (2019). Individuals in space: personality-dependent space use, movement and microhabitat use facilitate individual spatial niche specialization. *Oecologia*, 189(3), 647-660, [doi.org/10.1007/s00442-019-04365-5](https://doi.org/10.1007/s00442-019-04365-5)
- Schoepf, I., Schmohl, G., König, B., Pillay, N., Schradin, C. (2015). Manipulation of population density and food availability affects home range sizes of African striped mouse females. *Animal Behaviour*, 99, 53-60, [doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.10.002](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.10.002)
- Schradin, C., Schmohl, G., Rödel, H.G., Schoepf, I., Treffler, S.M., Brenner, J., ... Pillay, N. (2010). Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour*, 79(1), 195-203, [doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.10.027](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.10.027)
- Seber, G.A.F. (1973). *The estimation of animal abundance and related parameters*. London, England: Griffin.
- Silva, I., Fleming, C.H., Noonan, M.J., Alston, J., Folta, C., Fagan, W.F., Calabrese, J.M. (2022). Autocorrelation-informed home range estimation: A review and practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(3), 534-544, [doi.org/10.1111/2041-210X.13786](https://doi.org/10.1111/2041-210X.13786)

- Stevens, V. (1997). *The ecological role of coarse woody debris: An overview of the ecological importance of CWD in BC forests*. Victoria: Ministry of Forests, British Columbia. Pobrano z <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19980608743>
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. (2012). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press.
- Stradiotto, A., Cagnacci, F., Delahay, R., Tioli, S., Nieder, L., Rizzoli, A. (2009). Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. *Journal of mammalogy*, 90(3), 704–714,
- Stryjek, R., & Modlińska, K. (2013). A thigmotaxis-based method of recapturing and transporting small mammals in the laboratory. *Lab Animal*, 42(9), 321–324,
- Tioli, S., Cagnacci, F., Stradiotto, A., Rizzoli, A. (2009). Edge effect on density estimates of a radiotracked population of yellow-necked mice. *The Journal of Wildlife Management*, 73(2), 184-190, doi.org/10.2193/2007-324
- van Apeldoorn, R.C., Oostenbrink, W.T., van Winden, A., van der Zee, F.F. (1992). Effects of habitat fragmentation on the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in an agricultural landscape. *Oikos*, 65(2), 265–274, doi.org/10.2307/3545018
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York. Pobrano z <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J. (2002). *Analysis and management of animal populations*. London, England: Academic Press.
- Worton, B. (1987). A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling*, 38(3), 277-298, doi.org/10.1016/0304-3800(87)90101-3
- Wójcik, J., & Wołek, K. (1985). The daily activity rhythm of two competitive rodents: *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriologica*, 30, 241-258, doi.org/10.4098/AT.ARCH.85-16
- Zarzycki, K., Trzcńska-Tacik, H., Różański, W., Szeląg, Z., Wołek, J., Korzeniak, U. (2002). *Ecological indicator values of vascular plants of Poland*. Kraków, Poland: W. Szafer Institute of Botany-Polish Academy of Sciences.
- 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, doi.org/10.1890/09-0332.1

**11. Publikacje wchodzące w skład jednotematycznego cyklu oraz oświadczenia  
współautorów**

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 ryjówkowskkształtnych. 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 rozbiciu na grupy systematyczne – tylko dla ssaków z rzędu ryjówkowskkształtnych, a dla gryzoni (jako oddzielnej grupy) – już nie. To koresponduje z wiedzą, że ryjówki i gryzonie 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 gryzonie 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 kryjówkom, 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 ryjówkowate 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 ryjówkowatych *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 charakteryzują niższą śmiertelność oraz lepszą kondycję rozrodczą [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.

# Impact of coarse woody debris on habitat use of two sympatric rodent species in the temperate Białowieża Forest

Emilia Zegadło<sup>1,\*</sup>, Piotr Zegadło<sup>2</sup>, Elżbieta Jancewicz<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Forest Zoology and Wildlife Management, Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences-SGGW, ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warsaw, Poland

<sup>2</sup>Kozłowski University, ul. Jagiellońska 57/59, 03-301 Warsaw, Poland

\*Corresponding author. E-mail: emilia\_kielan@sggw.edu.pl

## Abstract

Importance of coarse woody debris (CWD) in habitat use of small mammals has not been thoroughly explored, especially for European species. Moreover, despite the growing awareness about the need for protecting CWD resources in forests, their amount is usually quantified with regard to current or desired volume. The area of forest floor covered by CWD is rarely considered, despite its potential importance for habitat use of small mammals. Over a period of three summer seasons (4800 trap-nights), we examined the populations of yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* and bank vole *Clethrionomys glareolus* through capture-mark-recapture trapping at three 1-hectare study sites, including both managed forests and a nature reserve in Białowieża Forest, Poland. We applied generalized linear mixed models on a sample of 236 adult individuals of yellow-necked mouse and 173 adult individuals of bank vole to establish that the access to CWD is a significant aspect of their habitat use. Our results suggest that both species prefer a certain minimum amount of CWD. After accounting for different aspects of forest undergrowth, we established that bank vole more frequently used areas with a relatively large amount of CWD (threshold of 0.75 m<sup>3</sup> CWD per 100 m<sup>2</sup>), together with a propensity to choose areas with debris in the later stages of decay. Yellow-necked mouse was found more frequently in areas with at least 1.5 m<sup>2</sup> of CWD. We suggest that manipulating CWD distribution, or possibly vegetation characteristics, could be a strategy for managing the abundance and distribution of rodents in forest stands—especially when both CWD volume and coverage are taken into account.

**Keywords:** CWD threshold; dead wood; *Myodes glareolus*; microhabitat use

## Introduction

The habitat structure, spatial arrangement of objects such as fallen logs, stumps, or vegetation, and their physical and ecological properties are crucial for species diversity and their functioning within the habitat (Bell et al. 1991). From the perspective of animals using resources, the diversity of habitat structure is determined by factors such as vegetation structure (vertical and horizontal arrangement, species composition, age distribution), moisture levels, soil fertility, food, and shelter—which ultimately contribute to resource availability (Harmon et al. 1986). The abundance and distribution of resources also impact the ecological functioning of animal populations (Ostfeld 1990). Species with similar ecological traits may either share available resources or compete for them (Leibold and McPeck 2006). Understanding the habitat preferences of animals can provide valuable insights for forest management and species conservation.

For small ground-dwelling mammals, the characteristics of the forest floor play a particularly important role (Puan et al. 2011). Undergrowth vegetation and coarse woody debris (CWD), such as branches, logs, and fallen trees, significantly shape their habitat by providing shelter from predators and adverse weather conditions (Sleep et al. 2000; Bos and Carthew 2003; Stokes et al. 2004). CWD is important for nutrient cycling and serves as a key

structural element of the habitat for many plant, fungal, and animal species (Maser et al. 1979). It offers a rich food source in the form of fungi (Ure and Maser 1982; Li et al. 1986) and insects (Lassauce et al. 2011; Parisi et al. 2021) for carnivorous and fungivorous rodents, as well as insectivorous shrews. Additionally, CWD provides sites for cache hoarding, nesting, and short-distance migration routes (Olszewski 1963; 1968; Loeb 1999). On the other hand, undergrowth vegetation constitutes a valuable food source for herbivorous mammals (Hansson 1971; 1985; Butet and Delettre 2011). The distribution of forest rodents was found to be influenced more by vegetation height and cover than by plant species composition (Rosenzweig and Winakur 1969; Mazurkiewicz 1986).

The response of small mammals to the amount and structure of CWD in their environment is complex and ambiguous (survey by Jancewicz and Kielan 2017), as evident in both correlational and experimental studies that manipulate the amount of CWD in forest stands (Bunnell and Houde 2010; Riffell et al. 2011; Larsen-Gray et al. 2021). Researchers highlight that the direction and strength of this response depend on CWD's orientation and decomposition stage, as well as the environmental context, such as the type and geographic location of the forest, the history and management practices of the forest, the species and traits of the

Handling editor: Prof. Chris Johnson

Received 19 August 2023; revised 26 June 2024; accepted 8 August 2024

© The Author(s) 2024. Published by Oxford University Press on behalf of Institute of Chartered Foresters.

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

small mammal population, and the density of predators (Riffell et al. 2011; Fauteux et al. 2012; Casula et al. 2017; Boggs et al. 2020; Larsen-Gray et al. 2021). Recognizing the multifaceted roles of CWD in ecosystems, forest management practices increasingly advocate for retaining a defined amount of CWD in diverse forms and stages of decay on the forest floor (Bunnell and Houde 2010; Vítková et al. 2018; Bujoczek et al. 2021; Bujoczek and Bujoczek 2022). Despite the growing awareness of the need to protect CWD resources in forests, their amount is typically measured by volume rather than the area it covers. Research and management rarely consider the latter aspect.

The yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus*)—sympatric species of small rodents (Rodentia)—are common in Central European forest ecosystems (Aulak 1970; Jędrzejewska and Jędrzejewski 2001; Lešo et al. 2016). These species play crucial roles in the forest food chain (Gómez et al. 2008; Zwolak et al. 2016), serving as common prey for a wide range of predators, including owls, foxes, weasels, and badgers (Jędrzejewska and Jędrzejewski 2001). Both species prefer wooded areas, particularly mature deciduous and mixed forests (Montgomery 1979; Grüm and Bujalska 2000), where CWD is abundant (Bobiec 2002). Yellow-necked mouse is the stronger competitor and it has been shown to be aggressive towards bank vole (Andrzejewski and Olszewski 1963). This behavior can affect population dynamics, demographic variability, and spatial functioning of bank voles (Grüm and Bujalska 2000). For both species, changes in population density and/or resource availability usually affect home range sizes (Casula et al. 2019). Therefore, studies on habitat preferences should be conducted during both high- and low-population densities (Beest et al. 2014).

Our analysis focused on the use of microhabitat, which was defined as the environmental factors affecting individual behavior within the home range (Jorgensen 2004). Data collection was conducted during the summer season over a period of 3 years to maintain consistent vegetation conditions and capture variations in population densities. We used generalized linear mixed models to examine the relationship between habitat characteristics and the habitat use of yellow-necked mouse and bank vole individuals. By accounting for interactions between environmental variables, we tested whether certain resources could substitute for each other following inter- and intraspecific competition.

The purposes of our study were to (i) test and quantify the association of yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* (hereafter abbreviated as Af) and bank vole *Clethrionomys glareolus* (Cg) with CWD and undergrowth vegetation structure at the microhabitat scale, (ii) compare factors driving habitat use of these two sympatric rodents, and (iii) identify thresholds of lying CWD that influence the occurrence of Cg and Af.

## Materials and methods

### Study sites

The research was carried out in the northwestern part of the Białowieża Forest (N 52° 48' 34", E 23° 43' 58"). Three 1-hectare study sites—"R," "S," and "T" (Fig. 1)—were established using Field-Map technology (IFER—Monitoring and Mapping Solutions, Ltd., Czech Republic). The dominant trees in these sites were 96–108 years old. Each study site was designed as a 100 m × 100 m square, divided into 100 squares (10 m × 10 m) for data collection.

Study site R (part of the nature reserve network "Natural Forests") was an ash-alder riparian *Fraxino-Alnetum* stand with diverse age and spatial structure and a well-developed undergrowth layer. Study sites S and T were located in managed

forests. Site S was primarily an oak-linden-hornbeam *Tilio-Carpinetum* community transitioning into ash-alder riparian forest *Fraxino-Alnetum*, with abundant local undergrowth. Site T, an oak-linden-hornbeam *Tilio-Carpinetum* stand, was the least diverse, with an underdeveloped undergrowth layer and significant coverage by Norway maple *Acer platanoides* seedlings.

Entrance to strictly protected areas (study site R) and capturing of animals were conducted under the permission of the Regional Directorate for Environmental Protection in Białystok (Poland)—permit no. WPN.6205.42.2017.MN.

### Small mammal trapping protocol

We sampled animals in July of 2017–2019 (study sites R and S) and 2018–2019 (site T). The capture-mark-recapture method was employed, using wooden live traps arranged in a grid, with one trap placed at the center of each 10 m × 10 m square (100 traps per site). A mixture of oats, apples, and aromatic fat was used as bait. Animals were trapped during 6 consecutive days and nights. The traps were checked twice a day, at 7 am and 6 pm. Captured individuals were identified to species, body weight, approximate age, and individually marked with ear tags (National Band & Tag Company, USA). Individuals of the order Soricomorpha were released unmarked. The total trapping effort was 4800 trap nights.

All animal procedures complied with the European Council Directive 92/43/EEC and with the European Council Directive 86/609/EEC (Polish law: Dz.U. 2015 poz. 266).

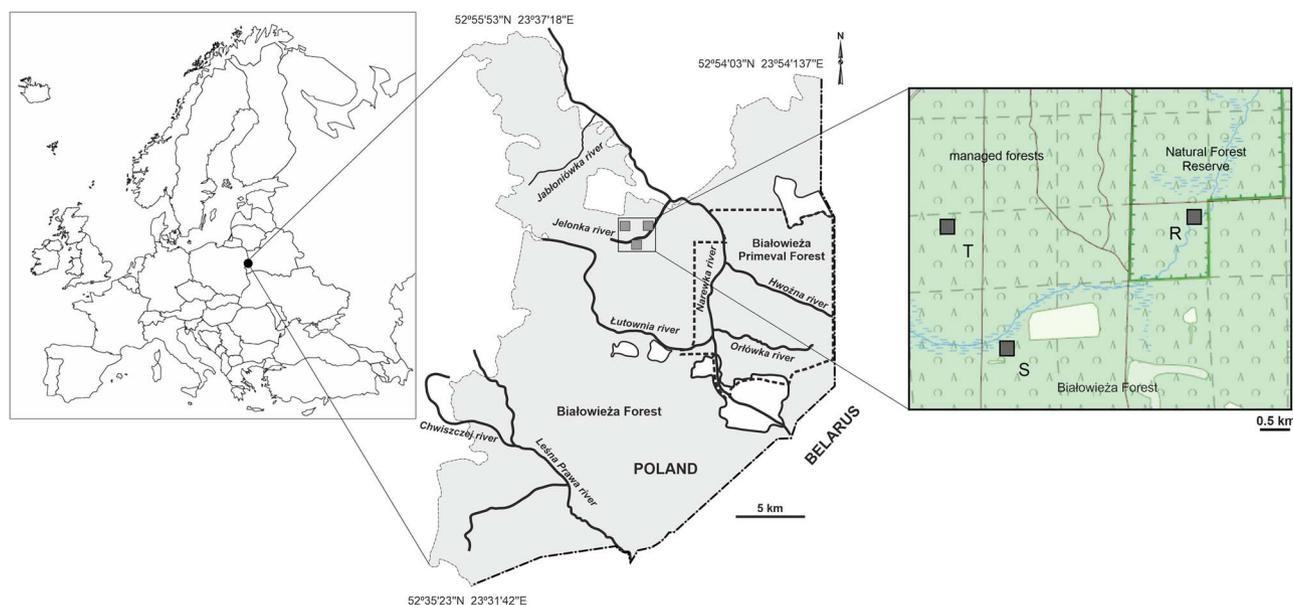
### Resource assessment

#### Vegetation structure

Every July during the growing season, we surveyed the vegetation structure at the study sites. We recorded three parameters: the dominant plant species of undergrowth vegetation, the average undergrowth vegetation height (three categories, 1: <25 cm, 2: 25–50 cm, 3: >50 cm), and the percent coverage of the surface by undergrowth vegetation (undergrowth density, three categories, 1: <50%, 2: 50%–75%, 3: >75%). Based on the species composition of undergrowth vegetation, we calculated the soil moisture index as the average index for the plant species dominating each square, using a 6-degree scale: 1—very dry, 2—dry, 3—fresh, 4—moist, 5—wet, and 6—aquatic (Zarzycki et al. 2002 based on the methodology of Ellenberg 1974). We described vegetation on a 5 m × 5 m scale by dividing each of the originally designated 100 squares into quarters, which increased measurement precision. Detailed data from the 5 m × 5 m squares were then aggregated into 10 m × 10 m squares by selecting the most frequent undergrowth height and density categories, as well as the most frequent group of vegetation species. If there was no single dominant group, we performed a visual assessment of the vegetation in the closest neighborhood.

#### Lying CWD

Every December during the non-vegetative season, we evaluated the quantity and distribution of dead stumps and logs on the forest floor. CWD in the study sites was a consequence of natural tree mortality, plant pathology, windthrows, and utilization by herbivores and insects. The decomposition stage of CWD was determined using a 5-point scale according to Maser et al. (1979). We considered all logs with a diameter ≥ 10 cm and length ≥ 1 m, and stumps with a diameter ≥ 10 cm and a height of up to 2 m. The Postex® Laser system (Haglöf Sweden) was used to determine the coordinates and positioning of CWD pieces. The data were used to describe lying CWD on the entire study site. Where a stump or log extended beyond the boundaries of a square, only the part



**Figure 1.** Location of study sites R, S, and T.

within the square was included in that square's woody debris inventory. The quantity of CWD in a single square was expressed as both volume in  $\text{m}^3$  (using Huber's formula) and coverage in  $\text{m}^2$  (using orthogonal projection), which was equivalent to percent coverage since each square was  $100 \text{ m}^2$ . Expecting diminishing benefits of larger CWD quantity for the occurrence of Af and Cg, we log-transformed CWD volume and coverage to reflect this non-linear relationship. In accordance with standard practice, small constants (minimum non-zero values of the variables) were added to avoid taking the logarithm of 0 for squares with no CWD.

## Statistical methods

### Population size estimation

The population size of Af and Cg was estimated using classical open population capture-recapture modeling. The Jolly-Seber method (Jolly 1965; Seber 1973; Williams et al. 2002) for open populations was used, which assumed, among other things, homogeneous survival probability and homogeneous catchability for marked and unmarked animals between each trapping occasion. Input data for the model included the complete trapping history of all encountered individuals of both species. Calculations, using the POPAN estimation approach, were performed in the program Mark 9.0 (White and Burnham 1999) via the R library RMark (Laake 2013).

### Regression modeling setup

We used two separate generalized linear mixed models (GLMMs), one for Af and one for Cg, to represent the relationship between the estimated number of rodent captures and measured habitat. The dependent variable—the number of unique adult individuals captured in each  $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$  square—excluded younger individuals, as they were not considered to have established home ranges (Stamps and Swaisgood 2007). Since our responses were count variables, we used a Poisson GLMM with a log link.

Our explanatory variables (Table 1) were of three main types: (i) environmental variables, (ii) control variables, and (iii) interaction terms. The environmental variables were chosen based on the literature review and our research hypothesis. They were our main interest for establishing habitat preferences and could vary

between squares in a given study site for a given year. Control variables, such as estimated adult Cg population, also had a connection with our dependent variable but had values common for all squares in a given study site for a given year. These variables were necessary for correct estimations but were not our focus. Interaction terms, defined as products of two variables, helped assess whether different variables interacted, e.g. by indicating that one type of resource could substitute for another. Additionally, we chose the individual IDs of all  $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$  squares (300 observation groups, 100 per study site) as a random factor in the GLMM models. This accounted for persistent differences between the squares not captured by other variables.

### Modelling process

The whole process was independently performed for Cg and Af capture models. We aimed to obtain the most parsimonious model possible by comparing alternative sets of explanatory variables using Akaike Information Criterion differences ( $\Delta\text{AICc}$ , with correction for small samples) as suggested by Burnham and Anderson (2002). We used the typical  $\Delta\text{AICc}$  value of at least 2.0 to indicate a considerable difference.

During model selection, we first determined which environmental variables could be omitted based on  $\Delta\text{AICc}$ . We then omitted unnecessary control variables and interaction terms, guided by statistical significance metrics. These choices were confirmed by  $\Delta\text{AICc}$ .

Having obtained a parsimonious model, we examined the relationship between its Pearson residuals and the amount of CWD for each square. This helped us determine if a minimum threshold level for CWD should be added as another explanatory variable and what that level should be. Proposed thresholds were evaluated using  $\Delta\text{AICc}$ . The final, most parsimonious model was also assessed for goodness of fit using conditional  $R^2$ , as proposed by Nakagawa and Schielzeth (2013) for Poisson GLMMs in an ecological context.

To establish the relative importance of environmental variables, we compared the  $\text{AICc}$  value of the final model with the  $\text{AICc}$  values of models omitting each relevant environmental variable and its associated interaction terms. The greater the

**Table 1.** List of explanatory variables including definitions, data types, and used abbreviations.

Environmental variables		
Variable	Definition	Type
VegH	Vegetation height	Categorical: 1 (<25 cm), 2 (25–50 cm), 3 (>50 cm)
UndD	Undergrowth density	Categorical: 1 (<50%), 2 (50%–75%), 3 (>75%)
SMI	Soil moisture index	Categorical: 1–6
CWDc	Lying coarse woody debris coverage	Continuous (m <sup>2</sup> )
CWDv	Lying coarse woody debris volume	Continuous (m <sup>3</sup> )
CWDd45	Dummy variable indicating the presence of CWD in decay stages 4 and 5	Dummy: 0 (no CWD in decay stages 4 and 5), 1 (presence of CWD in decay stages 4 or 5)
CWDc_T	Dummy variable indicating whether the CWD coverage in a square exceeds the specified threshold	Dummy: 0 (threshold not exceeded), 1 (threshold exceeded)
CWDv_T	Dummy variable indicating whether the CWD volume in a square exceeds the specified threshold	Dummy: 0 (threshold not exceeded), 1 (threshold exceeded)
Plnt	Dominant plant species group	Categorical: 1–15 (see Table 2)
Control variables		
Variable	Definition	Type
PopAf	Adult population size of Af (POPAN-estimated)	Continuous, rescaled by 10 <sup>-2</sup>
PopCg	Adult population size of Cg (POPAN-estimated)	Continuous, rescaled by 10 <sup>-2</sup>
Yr	Year	Categorical: 2017, 2018, 2019
StS	Study site	Categorical: R, S, T
Interaction terms		
Variable	Definition	Type
I_VegH_UndD	Interaction of vegetation height and undergrowth density	Categorical
I_VegH_CWDc	Interaction of vegetation height and lying coarse woody debris coverage	Continuous
I_VegH_CWDv	Interaction of vegetation height and lying coarse woody debris volume	Continuous
I_UndD_CWDc	Interaction of undergrowth density and lying coarse woody debris coverage	Continuous
I_UndD_CWDv	Interaction of undergrowth density and lying coarse woody debris volume	Continuous
I_Yr_StS	Interaction of year and study site	Categorical
I_PopHi_VegH	Interaction of dummy variable for dense population of Af or Cg, depending on the model, and vegetation height	Categorical
I_PopHi_UndD	Interaction of dummy variable for dense population of Af or Cg, depending on the model, and undergrowth density	Categorical
I_PopHi_CWDc	Interaction of dummy variable for dense population of Af or Cg, depending on the model, and lying coarse woody debris coverage	Continuous
I_PopHi_CWDv	Interaction of dummy variable for dense population of Af or Cg, depending on the model, and lying coarse woody debris volume	Continuous

Note: interaction terms are defined as products of 2 variables. If one of the variables has multiple categories, it is implicitly converted to multiple dummy variables. Modelling engine in the R programming language largely takes care of such operations automatically.

increase in AICc, the larger the relative importance of the omitted environmental variable.

### Technical considerations during modeling

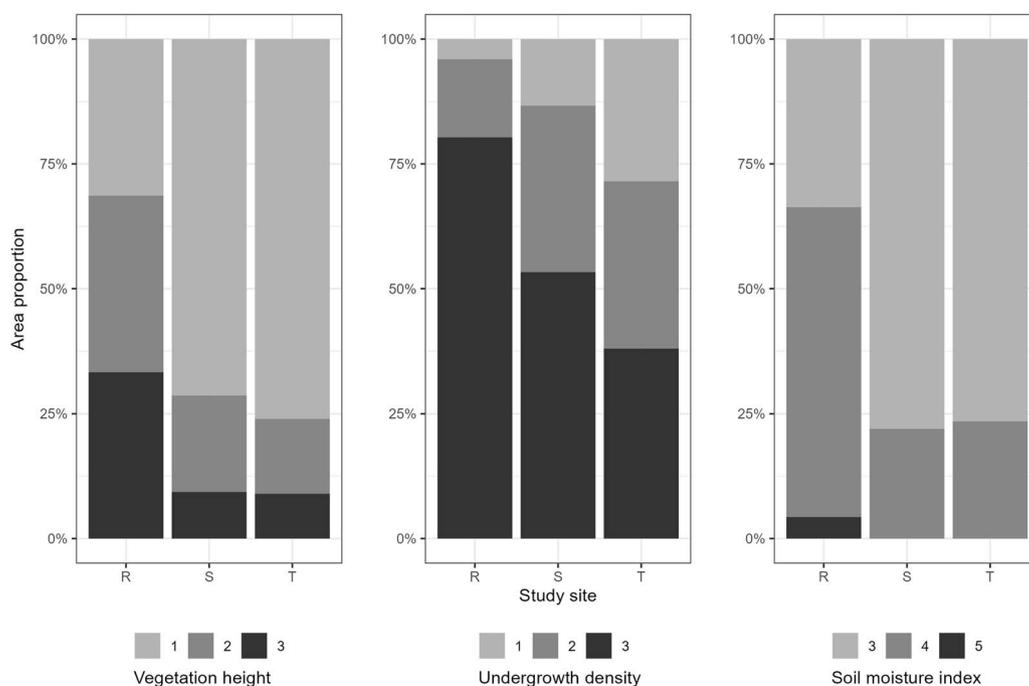
All data processing and modeling was conducted using R software, with GLMM calculations performed using the lme4 library (Bates et al. 2015). AICc was calculated using the AICcmodavg library (Mazerolle 2020). All categorical variables were encoded as dummy variables. Population estimates were scaled down by a factor of 100 to ensure numerical convergence. Dispersion parameters were calculated to check for overdispersion, which could inflate the statistical significance of the model coefficients and distort information criteria values (Harrison 2014).

Variance inflation factors were used to detect multicollinearity. In the presence of multicollinearity, only one of the correlated explanatory variables was retained in the model based on  $\Delta$ AICc.

## Results

### Vegetation and lying CWD

Both the density of the undergrowth and the vegetation height were noticeably greater at site R (Fig. 2). Sites S and T had lower vegetation, with the undergrowth height at site T never reaching the highest category. Soil moisture index was not recorded across its entire 6-point scale at any site. It amounted to 3 for ca. 75% of S and T sites, while category 4 was most common at site R. Values



**Figure 2.** Proportional area of vegetation by height, undergrowth density, and soil moisture index by class at three study sites in Białowieża Forest, Poland; note: data aggregated for years 2017–2019.

**Table 2.** List of undergrowth plant species groups, the number of squares covered by each group, and the share of the plant group in the vegetation at the specific study site.

No.	Species group	No. of squares	R share (%)	S share (%)	T share (%)
1	greater stitchwort <i>Stellaria holostea</i> , wood sorrel <i>Oxalis acetosella</i>	341	20.3	55.3	57.0
2	wood stitchwort <i>Stellaria nemorum</i>	88	11.7	15.7	3.0
3	common nettle <i>Urtica dioica</i>	32	5.3	–	8.0
4	wood stitchwort <i>Stellaria nemorum</i> , common nettle <i>Urtica dioica</i>	66	22.0	–	–
5	ground elder <i>Aegopodium podagraria</i> , common skullcap <i>Scutellaria galericulata</i> , herb-Robert <i>Geranium robertianum</i>	63	19.3	–	2.5
6	alpine enchanter's nightshade <i>Circaea alpina</i> , gypsywort <i>Lycopus europaeus</i> , common nettle <i>Urtica dioica</i> , hedge woundwort <i>Stachys sylvatica</i>	17	4.3	1.3	–
7	water violet <i>Hottonia palustris</i> , gypsywort <i>Lycopus europaeus</i> , common nettle <i>Urtica dioica</i> , hedge woundwort <i>Stachys sylvatica</i>	10	3.3	–	–
8	ferns (lady fern <i>Athyrium filix-femina</i> , common bracken <i>Pteridium aquilinum</i> )	39	1.0	11.3	1.0
9	grasses ( <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Milium effusum</i> )	8	0.7	2.0	–
10	small balsam <i>Impatiens parviflora</i>	13	1.7	2.7	–
11	ground elder <i>Aegopodium podagraria</i>	65	4.7	5.0	18.0
12	yellow archangel <i>Lamium galeobdolon</i>	41	3.3	4.7	8.5
13	red raspberry <i>Rubus idaeus</i>	13	1.0	2.0	2.0
14	sedges <i>Carex</i> sp.	3	1.0	–	–
15	chickweed-wintergreen <i>Trientalis europaea</i>	1	0.3	–	–

Note: data aggregated for years 2017–2019.

of 5 were very rare (8 squares only) and therefore this category was omitted from the regression analysis.

We identified 15 groups of dominant undergrowth plant species within the 10 m × 10 m squares (Table 2). Some groups were too rare (below 30 observations) to be included in the detailed habitat preference analysis (groups 6, 7, 9, 10, 13, 14, 15).

There was relatively large variation in the amount and distribution of lying CWD among the study sites (Figs 3 and 4). Total lying CWD coverage ranged from 1.5%–1.7% at site T, through 1.6%–2.0% for site S, to 6.2%–6.7% for site R. For decay stages 4 and 5, CWD coverage for years 2017–2019 amounted to 0.9–1.0% for site R, 0.3% for site S, and 0.1% for site T. The highest total lying CWD

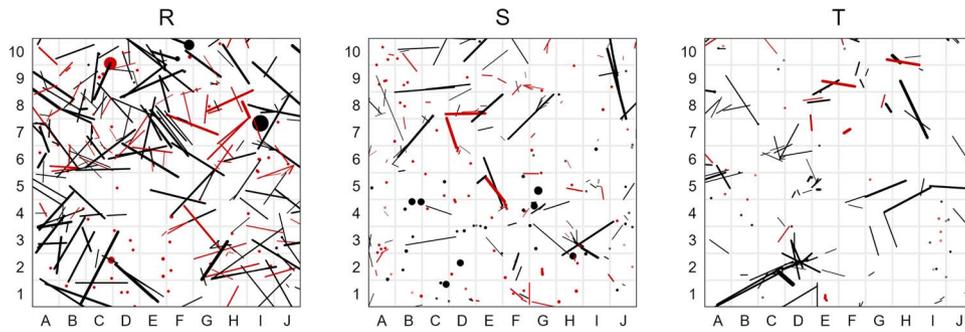
volume was recorded in 2019 for each study site and amounted to 128 m<sup>3</sup>, 31 m<sup>3</sup>, and 35 m<sup>3</sup> for sites R, S, and T, respectively.

Study site R stood out strongly in every respect from sites S and T, which were similar in all regards except for the soil moisture index and the undergrowth density. This observation was statistically confirmed by the results of a Welch's t-test for the equality of means performed for each variable and site pair.

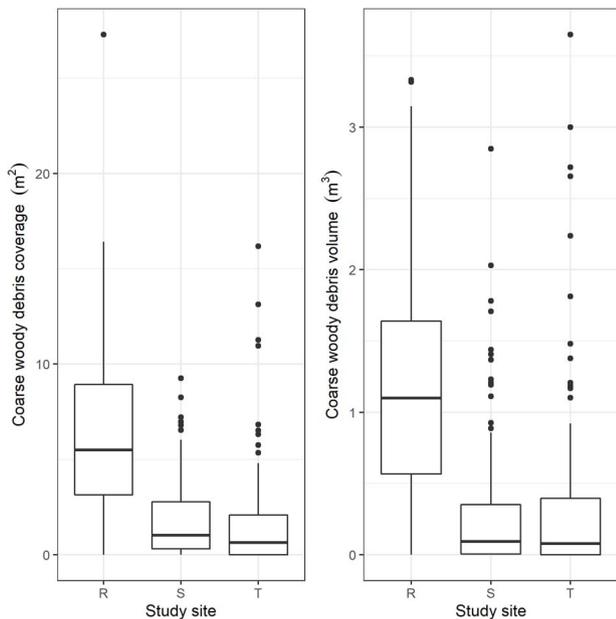
## Animal data

### Captured rodents

A total of 743 captures of 314 Af individuals (including 609 captures of 236 adult individuals) and 1324 captures of 395 Gg



**Figure 3.** Study site maps showing lying CWD placement in year 2019 at three study sites in Białowieża Forest, Poland; note: lines depict logs, circles depict stumps, red color means decomposition stages 4 and 5.



**Figure 4.** Distribution of coarse woody debris coverage ( $m^2$ ) and volume ( $m^3$ ) in  $10\text{ m} \times 10\text{ m}$  squares for three study sites in Białowieża Forest, Poland; note: data aggregated for years 2017–2019.

individuals (686 captures of 173 adult individuals) were made. For both Af and Cg, most squares on the study sites had no captures. When a capture occurred, usually only one individual of the specific species was caught in a square. Capturing 5 or more different individuals happened in only 7.3% or 8.0% of all 300 squares, respectively, for Af and Cg (Fig. 5).

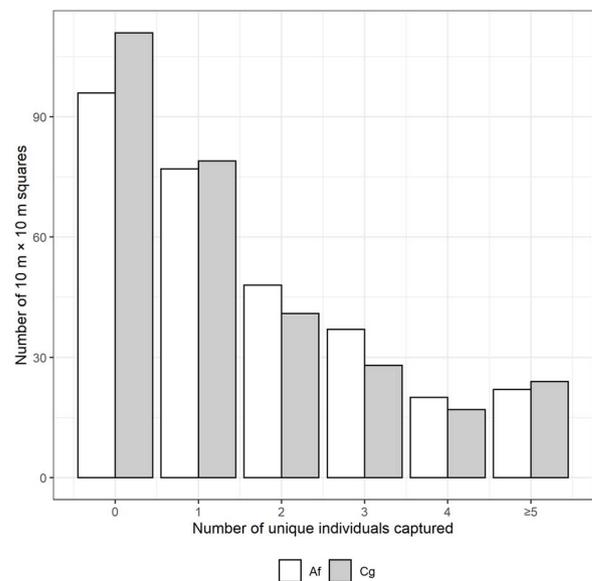
#### Cg and Af population size

The largest population size of Af was observed in 2019, while for Cg, it was in 2017 (Table 3). The Af population was mostly composed of adult individuals, while in the case of Cg, there was a higher proportion of immature individuals. Given the observed population sizes, we defined a density of at least 27 individuals of Cg and 40 individuals of Af per hectare as relatively high, potentially leading to intra-specific competition.

### Regression model of habitat preferences

#### Model selection

Severe multicollinearity occurred when both CWD coverage and volume were present in the same model (variance inflation factors above 30), which required using only one of these two metrics



**Figure 5.** Total number of  $10\text{ m} \times 10\text{ m}$  squares with 0, 1, 2, 3, or more captured unique individuals of *Apodemus flavicollis* (Af) or *Clethrionomys glareolus* (Cg); note: data aggregated for study sites R, S, and T, and years 2017–2019.

at a time. CWD coverage provided much better AICc values than volume in case of Af while volume performed better in case of Cg.

Both in the case of Af and Cg capture modeling (Tables 4 and 5), the most parsimonious models included mostly environmental variables related to vegetation height, undergrowth density, and CWD. We discarded the soil moisture index for both Af and Cg. The group of dominant plant species variables was mostly detrimental to model performance. Only in the Cg model did two of the plant groups lead to a lower AICc value. Few interaction terms were found to be relevant.

Pearson residuals for model 4 in Tables 4 (Af) and 5 (Cg) revealed that in both cases, lesser amounts of CWD were associated with clearly negative mean Pearson residuals for large groups of observations (Figs 6 and 7). This means that both models overestimated expected captures for squares with little CWD. Such a situation suggested an existence of a minimum CWD threshold influencing the occurrence of Af and Cg, in accordance with our research hypothesis. The threshold should then be located within the CWD range where residuals first switch from negative to positive, shown as a gray rectangle in Figs 6 and 7. CWD amount values associated with mean residual groups marked with the gray rectangles ( $1.0$  and  $1.5\text{ m}^2$  for Af,  $0.75$  and  $1.0\text{ m}^3$  for Cg) were added as dummy variables to the

**Table 3.** The population size of *Apodemus flavicollis* (Af) and *Clethrionomys glareolus* (Cg) in sites R, S, T for years 2017–2019, estimated using POPAN.

Site	Year	Population size (number of individuals) (s.e.)			
		Af		Cg	
		General	Adult	General	Adult
R	2017	42.1 (3.7)	31.5 (3.0)	98.8 (3.2)	40.8 (1.3)
	2018	40.0 (2.6)	35.7 (2.2)	62.4 (4.0)	34.4 (2.0)
	2019	85.5 (5.9)	55.3 (3.7)	72.1 (2.4)	27.2 (1.1)
S	2017	18.1 (1.7)	9.0 (0.0)	74.1 (3.9)	25.2 (1.5)
	2018	28.9 (4.2)	23.0 (0.0)	16.6 (2.3)	11.0 (0.0)
	2019	84.5 (7.6)	62.6 (5.7)	44.2 (3.7)	19.4 (1.9)
T	2018	31.2 (5.0)	21.5 (3.4)	52.8 (3.0)	25.0 (2.2)
	2019	107.4 (27.4)	60.9 (15.8)	37.4 (6.5)	7.7 (2.0)

**Table 4.** GLMM model selection for number of captured *Apodemus flavicollis* individuals.

Set of explanatory variables	Environmental variables	Control variables	Interaction terms	AICc ( $\Delta$ AICc)
1. Baseline	VegH + UndD + SMI + CWDc + CWDD45 + Plnt	PopAf + PopCg + Yr	I_VegH_UndD + I_VegH_CWDc + I_UndD_CWDc + I_Yr_StS + I_PopHi_VegH + I_PopHi_UndD + I_PopHi_CWDc	1,673.1 (28.8)
2. No plant species groups	VegH + UndD + SMI + CWDc + CWDD45	PopAf + PopCg + Yr	I_VegH_UndD + I_VegH_CWDc + I_UndD_CWDc + I_Yr_StS + I_PopHi_VegH + I_PopHi_UndD + I_PopHi_CWDc	1,666.8 (22.5)
3. No plant species groups + no soil moisture	VegH + UndD + CWDc + CWDD45	PopAf + PopCg + Yr	I_VegH_UndD + I_VegH_CWDc + I_UndD_CWDc + I_Yr_StS + I_PopHi_VegH + I_PopHi_UndD + I_PopHi_CWDc	1,665.2 (20.9)
4. No plant species groups + no soil moisture + only significant controls and interactions	VegH + UndD + CWDc + CWDD45	PopAf + Yr(2018)	I_VegH(2)_CWDc + I_Yr(2019)_StS(T)	1,647.2 (2.9)
5. Final: no plant species groups + no soil moisture + only significant controls and interactions + CWD threshold	VegH + UndD + CWDc + CWDD45 + CWDc_T	PopAf + Yr(2018)	I_VegH(2)_CWDc + I_Yr(2019)_StS(T)	1,644.3 (0.0)

models. Threshold values of 1.5 m<sup>2</sup> and 0.75 m<sup>3</sup> were selected for Af and Cg, respectively, based on the improvement in  $\Delta$ AICc and statistical significance.

Final models including CWD thresholds (model 5 in Tables 4 and 5) had dispersion parameters close to 0.9, so no overdispersion was detected. For the final models, relative importance of selected environmental variables was gauged by  $\Delta$ AICc while removing each of them together with associated interaction terms (Tables 6 and 7).

#### GLMM model results for Af

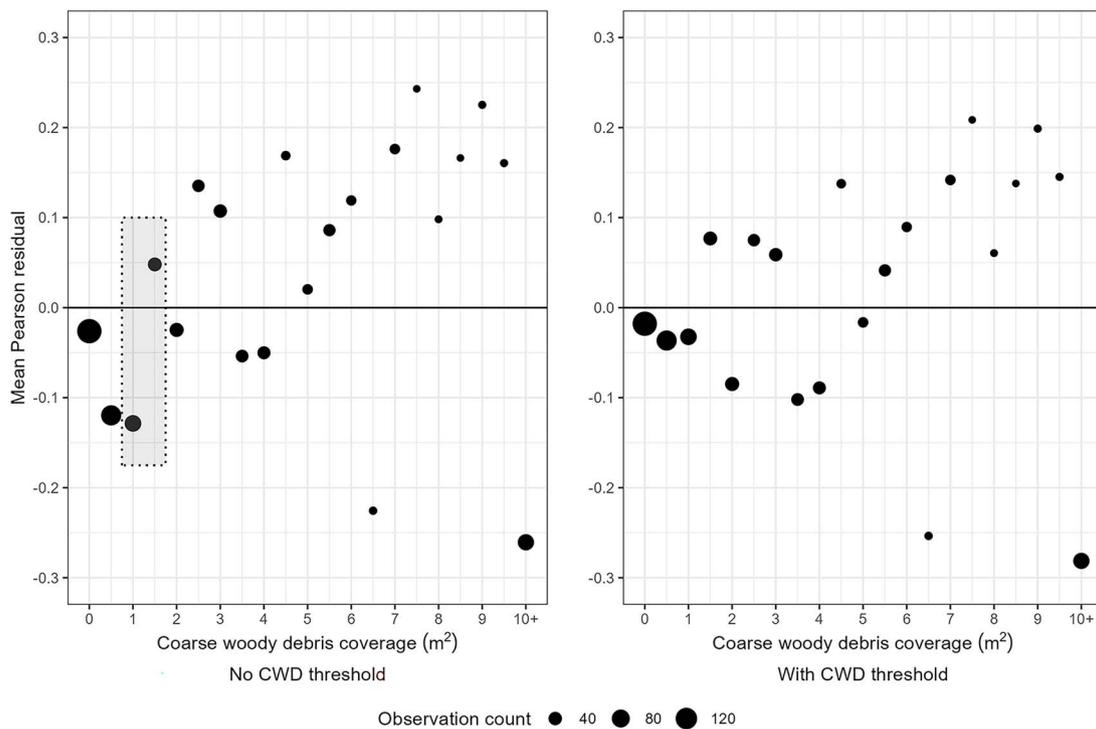
Conditional R<sup>2</sup> of the final GLMM model for Af presented in Table 8 amounted to 27.8%. Judging both by statistical

significance from the model as well as the relative importance analysis (Table 6), preference for vegetation height of at least 25 cm was the most important environmental factor for Af. Access to at least some CWD coverage ( $\geq 1.5$  m<sup>2</sup> per 100 m<sup>2</sup>) was also meaningful in the model, although larger quantities of CWD were not associated with a larger number of Af captures. There was no indication of preference for CWD in advanced decay stages.

We did not observe changes to Af preferences due to competition in densely populated areas. In year 2018, we encountered more Af than the population size and environmental variables would suggest. We also found Af to occur less frequently at study site T in year 2019 than the population size and environmental conditions would suggest.

**Table 5.** GLMM model selection for number of captured *Clethrionomys glareolus* individuals.

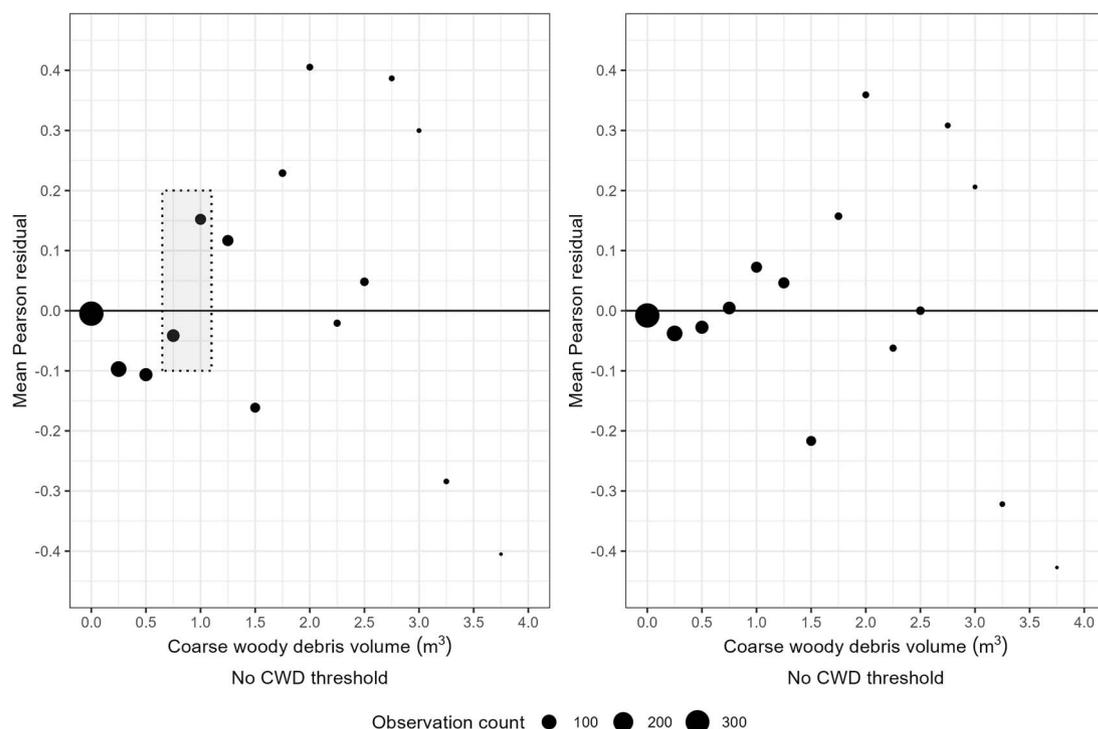
Set of explanatory variables	Environmental variables	Control variables	Interaction terms	AICc ( $\Delta$ AICc)
1. Baseline	VegH + UndD + SMI + CWDv + CWDD45 + Plnt	PopAf + PopCg + Yr	I_VegH_UndD + I_VegH_CWDv + I_UndD_CWDv + I_Yr_StS + I_PopHi_VegH + I_PopHi_UndD + I_PopHi_CWDv	1,490.9 (26.7)
2. No soil moisture	VegH + UndD + CWDv + CWDD45 + Plnt	PopAf + PopCg + Yr	I_VegH_UndD + I_VegH_CWDv + I_UndD_CWDv + I_Yr_StS + I_PopHi_VegH + I_PopHi_UndD + I_PopHi_CWDv	1,489.0 (24.8)
3. No soil moisture + only chosen plant species groups	VegH + UndD + CWDv + CWDD45 + Plnt(1,3)	PopAf + PopCg + Yr	I_VegH_UndD + I_VegH_CWDv + I_UndD_CWDv + I_Yr_StS + I_PopHi_VegH + I_PopHi_UndD + I_PopHi_CWDv	1,482.6 (18.4)
4. No soil moisture + only chosen plant species groups + only significant controls and interactions	VegH + UndD + CWDv + CWDD45 + Plnt(1,3)	PopCg	I_Yr(2019)_StS(T) + I_UndD(3)_CWDv + I_PopHi_VegH	1,466.5 (2.3)
5. Final: no soil moisture + only chosen plant species groups + only significant controls and interactions + CWD threshold	VegH + UndD + CWDv + CWDD45 + CWDv_T + Plnt(1,3)	PopCg	I_Yr(2019)_StS(T) + I_UndD(3)_CWDv + I_PopHi_VegH	1,464.2 (0.0)

**Figure 6.** Model residuals as a function of CWD amount in Af model before and after adding the CWD threshold; note: gray rectangle marks the area of potential threshold location to be tested; residuals were aggregated within each 0.5 m<sup>2</sup> range of CWD amount, with a single group for  $\geq 10$  m<sup>2</sup>; model specifications are shown in Table 4, models 4 and 5.

### GLMM model results for Cg

Conditional  $R^2$  of the final GLMM model for Cg shown in Table 9 amounted to 41.6%. The relative importance analysis points to the preference for dense undergrowth as the key variable (Table 7). Cg exhibited a strong preference for CWD volume: at least 0.75 m<sup>3</sup>, with additional increases associated with more Cg captures (Table 9). Cg also tended to choose areas where CWD in decay stage 4 or 5 were present.

In highly populated areas (at least 27 individuals / 1 ha), Cg may compete for the habitat with larger vegetation height, which manifested itself in a significant interaction noticeable in the GLMM model. When the Cg population was dense, then vegetation height seemed to have less impact on their habitat choices. As in the case of Af, we found Cg to occur less frequently than the population size and environmental variables would suggest at study site T in year 2019.



**Figure 7.** Model residuals as a function of CWD amount in Cg model before and after adding the CWD threshold; note: gray rectangle marks the area of potential threshold location to be tested; residuals were aggregated within each 0.25 m<sup>3</sup> range of CWD amount; model specifications are shown in Table 5, models 4 and 5.

**Table 6.** Relative importance of environmental variables in the final GLMM model for the number of captured *Apodemus flavicollis* individuals as indicated by  $\Delta$ AICc.

Set of explanatory variables	Environmental variables	Control variables	Interaction terms	AICc ( $\Delta$ AICc)
1. Final model	VegH + UndD + CWDC + CWDD45 + CWDC_T	PopAf + Yr(2018)	I_VegH(2)_CWDC + I_Yr(2019)_StS(T)	1,644.3 (0.0)
2. Final model without undergrowth density	VegH + CWDC + CWDD45 + CWDC_T	PopAf + Yr(2018)	I_VegH(2)_CWDC + I_Yr(2019)_StS(T)	1,651.7 (7.4)
3. Final model without CWD and related interaction term	VegH + UndD	PopAf + Yr(2018)	I_Yr(2019)_StS(T)	1,656.3 (12.0)
4. Final model without vegetation height and related interaction term	UndD + CWDC + CWDD45 + CWDC_T	PopAf + Yr(2018)	I_Yr(2019)_StS(T)	1,660.4 (16.1)

**Table 7.** Relative importance of environmental variables in the final GLMM model for the number of captured *Clethrionomys glareolus* individuals as indicated by  $\Delta$ AICc.

Set of explanatory variables	Environmental variables	Control variables	Interaction terms	AICc ( $\Delta$ AICc)
1. Final model	VegH + UndD + CWDv + CWDD45 + CWDv_T + Plnt(1,3)	PopCg	I_Yr(2019)_StS(T) + I_UndD(3)_CWDv + I_PopHi_VegH	1,464.2 (0.0)
2. Final model without plant species groups	VegH + UndD + CWDv + CWDD45 + CWDv_T	PopCg	I_Yr(2019)_StS(T) + I_UndD(3)_CWDv + I_PopHi_VegH	1,470.0 (5.8)
3. Final model without vegetation height and related interaction term	UndD + CWDv + CWDD45 + CWDv_T + Plnt(1,3)	PopCg	I_Yr(2019)_StS(T) + I_UndD(3)_CWDv	1,471.0 (6.8)
4. Final model without CWD and related interaction term	VegH + UndD + Plnt(1,3)	PopCg	I_Yr(2019)_StS(T) + I_PopHi_VegH	1,480.9 (16.7)
5. Final model without undergrowth density and related interaction term	VegH + CWDv + CWDD45 + CWDv_T + Plnt(1,3)	PopCg	I_Yr(2019)_StS(T) + I_PopHi_VegH	1,482.9 (18.7)

**Table 8.** Final regression model results for the number of *Apodemus flavicollis* individuals captured in each 10 × 10 m square.

Fixed effect	Estimate	Std. error	z value	p-value
Intercept	-1.37	0.25	-5.40	0.00***
Vegetation height: 25–50 cm	0.43	0.13	3.25	0.00***
Vegetation height: >50 cm	0.27	0.16	1.72	0.09*
Undergrowth density: 50%–75%	-0.24	0.16	-1.47	0.14
Undergrowth density: >75%	-0.55	0.17	-3.22	0.00***
CWD coverage (log)	0.02	0.02	1.21	0.23
Interaction term: vegetation height 25–50 cm × CWD coverage (log)	-0.12	0.03	-3.94	0.00***
CWD coverage >1.5 m <sup>2</sup>	0.33	0.15	2.22	0.03**
CWD decay stage: 4 and 5	-0.03	0.13	-0.23	0.82
Adult Af population size	2.03	0.33	6.14	0.00***
Year: 2018	0.44	0.11	3.85	0.00***
Interaction term: year 2019 × site T	-0.78	0.17	-4.71	0.00***

Note: asterisks symbolize significance levels: <0.01\*\*\*, <0.05\*\*, <0.10\*.

**Table 9.** Final regression model results for the number of *Clethrionomys glareolus* individuals captured in each 10 × 10 m square.

Fixed effect	Estimate	Std. error	z value	p-value
Intercept	-2.46	0.38	-6.40	0.00***
Vegetation height: 25–50 cm	0.42	0.18	2.32	0.02***
Vegetation height: >50 cm	0.65	0.21	3.07	0.00***
Interaction term (dense population × vegetation height: 25–50 cm)	-0.62	0.22	-2.79	0.01***
Interaction term (dense population × vegetation height: >50 cm)	-0.61	0.24	-2.50	0.01**
Undergrowth density: 50%–75%	0.96	0.30	3.15	0.00***
Undergrowth density: >75%	0.70	0.31	2.25	0.02**
Plant species group: 1	-0.34	0.14	-2.34	0.02**
Plant species group: 3	-0.71	0.33	-2.13	0.03**
CWD volume (log)	0.13	0.04	2.92	0.00***
Interaction term: undergrowth density >75% × CWD volume (log)	-0.14	0.05	-2.97	0.00***
CWD volume >0.75 m <sup>3</sup>	0.30	0.14	2.10	0.04**
CWD decay stage: 4 and 5	0.21	0.12	1.77	0.08*
Adult Cg population size	3.94	0.77	5.11	0.00***
Interaction term (Year: 2019 × Site: T)	-0.67	0.35	-1.88	0.06*

Note: asterisks symbolize significance levels: <0.01\*\*\*, <0.05\*\*, <0.10\*.

## Discussion

### Adult population size

Habitat selection theory predicts that as population density increases, habitat selectivity decreases (Fretwell and Lucas 1969; Fretwell 1972; Whitham 1980; Schmidt et al. 2021). A large proportion of individuals settle in lower-quality locations, losing the competition for optimal habitats (e.g. Jancewicz and Gliwicz 2017). We observed a reduction in the use of locations with taller vegetation when Cg population was dense. No analogous decline was observed for Af. As this species has larger home ranges than Cg (Stradiotto et al. 2009; Haapakoski and Ylönen 2010; Boratyński et al. 2020; Bonacchi et al. 2021) and is more arboreal (Karantanis et al. 2017), the threshold that triggers behavioral change may be much greater than 40 individuals per hectare. It does not mean, though, that the effect could not potentially manifest in areas with even higher population or with more adverse environmental conditions. However, we were unable to test this hypothesis due to limitations of the available sample.

We captured more Af individuals in 2018 than the environmental variables would suggest. This could be explained by the fact that year 2018 was a mast year in the Białowieża Forest (P. Rowiński and G. Neubauer, unpublished results), with intense masting of European hornbeam (*Carpinus betulus*), oak (*Quercus sp.*), small-leaved linden (*Tilia cordata*), and maple (*Acer sp.*). We suspect that the intense fruiting of hardwood tree species, whose

fruits are attractive food for Af (Butet and Delettre 2011; Selva et al. 2012), may have impacted Af captures. We accounted for it using an appropriate control variable.

We suspect that the large standard error (s.e.) for the very large estimate of the Af population size on the study site T in 2019 (Table 3) is a result of disturbances during trapping in that location and time. Based on our field observations, the nocturnal activity of wild hoofed animals and badgers repeatedly caused the overturning or closing of several traps. This particularly affected the captures of Af, which are most active at night. This likely resulted in underestimating the probability of recapture, which in turn led to an overestimation of population size (Williams et al. 2002). The same issue applies to Cg, but the effect should be less noticeable due to their activity being spread throughout the day and night (Gliwicz and Dąbrowski 2008; Kołakowski et al. 2018). We controlled for these disturbances by using an interaction term between year 2019 and study site T. It turned out to be statistically significant for both Af and Cg, with a negative effect size more pronounced for Af than Cg, which was consistent with our assumptions.

### Vegetation height and undergrowth density

Cg preferred areas with dense and tall vegetation, consistent with the observations of Apeldoorn et al. (1992). However, we noted that in the case of high population density, Cg were willing

to abandon their preference for large vegetation height, which Apeldoorn et al. (1992) considered as the most important feature of their habitat. Our results are in agreement with Mazurkiewicz (1994), who noted the importance of a protective layer composed of dense undergrowth or a thick layer of ground vegetation for Cg. We found that Cg avoided areas with low undergrowth density and short vegetation, which is consistent with other studies (Dickman and Doncaster 1987; Apeldoorn et al. 1992; Chętnicki and Mazurkiewicz 1994; Kołakowski et al. 2018). In addition to the lack of shelter and food, the absence of vegetation means high predation risk for small mammals (Eccard et al. 2020) from both predatory birds and mammals (Jędrzejewska and Jędrzejewski 2001).

Af preferred large vegetation height, but strongly avoided areas with the densest undergrowth. Based on our results, we concluded that vegetation height was the most important characteristic for microhabitat preferences of Af. Our result is consistent with Lešo et al. (2016) and Benedek et al. (2021). Miklós and Žiak (2002) did not demonstrate any preference of the Af for a specific height or density of undergrowth. We observed that the opposite attitude toward undergrowth density was what distinguished Af and Cg the most in terms of habitat preferences.

### Lying CWD

Larsen-Gray et al. (2021) noted that studies conducted at larger scales, such as the forest stand, often show ambiguous or weak impact of CWD on the distribution or abundance of small mammals. Our research was conducted at the microhabitat scale, where research results often confirm a strong positive relationship between habitat preferences of small mammals and the presence of CWD (e.g. McCay 2000; Greenberg 2002; Lee 2012).

We demonstrated that for both Af and Cg, there existed a minimum threshold quantity of lying CWD that, if present in a given area, had a positive effect on the number of individuals caught. For Af, CWD greater than that threshold (1.5 m<sup>2</sup> per 100 m<sup>2</sup>) seemed to bring little further advantage. For Cg, we observed a strong positive connection between relatively large amounts of CWD (volume at least 0.75 m<sup>3</sup> per 100 m<sup>2</sup>) and the number of individuals caught, with an additional preference for the presence of CWD in decay stages 4 and 5. The decay stage was not significant for Af. Relative likelihood analysis revealed that the variables related to CWD had a smaller impact on the model for Af than the model for Cg. This constitutes further evidence of Cg's much stronger attachment to CWD.

CWD of varied forms and degrees of decay in combination with a rich layer of forest litter provides habitats that are particularly rich in invertebrates (Kara et al. 2008) and numerous hiding and breeding sites. This is particularly important for Cg, which has weak burrowing abilities (Pucek and Petruszewicz 1983). Both Cg and Af find such habitats rich in animal-derived food sources, which they actively utilize (Gębczyńska 1976; Gębczyńska et al. 1989). It is not surprising that Cg shows a stronger attachment to CWD, given that their diet is more reliant on organisms potentially inhabiting or overgrowing CWD, especially those in the advanced stage of decay—e.g. mosses, lichens, and fungi, which are not frequently consumed by Af (Butet and Delettre 2011). In the case of Af, CWD may serve more as protection from predators or as a migratory route, particularly as it is a more mobile species than Cg (Szacki and Liro 1991; Apeldoorn et al. 1992; Kozakiewicz et al. 1999). Lešo et al. (2016) and Miklós and Žiak (2002) confirm that Cg prefers habitats rich in fallen tree trunks and logs with burrows. According to Zwolak et al. (2016), both Af and Cg select microhabitats shielded by dead wood or dense vegetation.

### Dominant plant species

Many authors (Chętnicki and Mazurkiewicz 1994; Miklós and Žiak 2002; Jancewicz and Gliwicz 2017) suggest that for Cg, the structural function of vegetation (providing cover) is more important than the trophic function (access to specific food types). Our results show that Cg clearly avoided plant species from groups 1 (greater stitchwort, wood sorrel) and 3 (common nettle). Interestingly, according to Gębczyńska (1976), wood sorrel is the plant species most frequently found in the stomachs of Cg and constitutes 15% of the consumed food mass in summer. Perhaps, Cg avoided this plant species group in our case, because it selected foraging sites that provided more cover in addition to the preferred food. Neither wood sorrel, which is a low plant, nor the co-occurring greater stitchwort provides such cover. Furthermore, according to Gębczyńska (1976), greater stitchwort and common nettle are plants consumed by Cg only in spring or autumn. Despite common nettle providing good shelter for Cg (Apeldoorn et al. 1992), our results showed a negative association between its occurrence and Cg captures. We did not observe preference for any plant species group by Af.

### Conclusion

We have demonstrated that both Cg and Af prefer areas with high vegetation. However, while Cg clearly chooses areas with dense undergrowth, Af strongly avoids them. For both these species, undergrowth height and density are more important for habitat preferences than plant species composition.

Cg clearly prefers relatively large volumes of CWD (0.75 m<sup>3</sup> volume per 100 m<sup>2</sup>) which include CWD in late decay stages. Af's preference for CWD is less pronounced, with a preferred CWD coverage threshold of at least 1.5 m<sup>2</sup> per 100 m<sup>2</sup>. The decay stage is irrelevant for Af.

The literature indicates that many small mammal species respond positively to a threshold amount of CWD (Bobiec 2002; Müller and Büttler 2010). We suggest that managing CWD amount and distribution in forest stands can significantly influence the occurrence of Af and Cg in specific areas. Guidelines for preferred CWD quantity for animals are scarce and usually focus on a specific group of species, most commonly birds and saproxylic invertebrates (Müller and Büttler 2010). Our research shows that, from the perspective of the studied rodents, not only volume (m<sup>3</sup>), but also coverage (m<sup>2</sup>) is an important parameter describing CWD in forest stands. This is an important finding of our work, as CWD inventories carried out in current forest practices mainly focus on the volume of CWD, and decisions regarding the quantity of CWD left in forests are based on this characteristic. Moreover, our research shows that CWD amounts measured over a hectare scale may be too general. For a hectare-sized site, the same amount of CWD spread evenly will have a very different effect on the rodent population than concentrating the same amount in a relatively small area.

Rodents are known to cause damage to natural regeneration and forest plantations by damaging seeds and nibbling tree trunks and roots (Borowski 2007), which results in economic losses. Studies on the relationship between lying CWD and stand regeneration in the context of rodent-induced damage (Ginkel et al. 2013) show that seeds and seedlings have the greatest chances of survival away from CWD while saplings thrive in close proximity to CWD. Looking at the problem from an ecological perspective, rodents not only feed on seeds, but also by dispersing and burying seeds in the topsoil, they support forest stand regeneration, especially in

the case of Af (Jensen 1985; Zwolak and Crone 2012; Zwolak et al. 2016).

In light of these results, we suggest that controlling the spatial distribution of CWD on a microscale (sub-hectare areas) could be a strategy for managing the distribution of rodents in forest stands. This could be achieved by creating numerous CWD clusters that are evenly distributed across the area or by creating fewer but larger CWD piles. Undoubtedly, the complexity of the issues raised by us requires further large-scale experimental research regarding the role of CWD in forest ecosystems.

## Acknowledgements

Special thanks are due to M. Kołakowski, volunteers, and our families for supporting us in many steps of field studies. We are grateful to S. Drozdowski and K. Bielak for technical support and setting up the research areas; J. Gliwicz and B. Jędrzejewska for important suggestions at the research planning stage; R. Zwolak for critical reading of the manuscript and inspiring comments; and Nadleśnictwo Browsk and Institute of Forest Sciences (Warsaw University of Life Sciences-SGGW) for their support in conducting this study.

## Author contributions

Emilia Zegadło (Conceptualization, Data curation, Funding acquisition, Investigation, Methodology, Project administration, Resources, Software, Validation, Writing—original draft, Writing—review & editing), Piotr Zegadło (Formal analysis, Investigation, Methodology, Software, Visualization, Writing—review & editing), and Elżbieta Jancewicz (Conceptualization, Funding acquisition, Investigation, Methodology, Supervision, Writing—review & editing)

Conflict of interest: None declared.

## Funding

This work was supported by the National Science Centre, Poland, grant no. 2017/25/N/NZ9/02944 awarded to E.Z.

## Data availability

The data underlying this article will be shared on reasonable request to the corresponding author.

## References

- Andrzejewski R, Olszewski J. Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriol* 1963;**7**:155–68. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.63-10>.
- Aulak W. Small mammal communities of the Białowieża National Park. *Acta Theriol* 1970;**15**:465–515. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.70-32>.
- Bates D, Mächler M, Bolker B. et al. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 2015;**67**:1–48.
- Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR, eds. *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1991.
- Benedek AM, Sirbu I, Lazăr A. Responses of small mammals to habitat characteristics in Southern Carpathian forests. *Sci Rep* 2021;**11**:1–13.
- Bobiec A. Living stands and dead wood in the Białowieża Forest: suggestions for restoration management. *For Ecol Manage* 2002;**165**:125–40. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00655-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00655-7).
- Boggs AD, Moorman CE, Hazel DW. et al. Relationships between white-footed mice and logging residue: informing the sustainability of potential wood bioenergy harvests. *For Ecol Manage* 2020;**457**:117706. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117706>.
- Bonacchi A, Devineau O, Bartolommei P. et al. Spatial behaviour of yellow-necked wood mouse *Apodemus flavicollis* in two sub-Mediterranean oak coppice stands. *Mammal Research* 2021;**66**:173–9. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00538-3>.
- Boratyński Z, Szyrmer M, Koteja P. The metabolic performance predicts home range size of bank voles: a support for the behavioural-bioenergetics theory. *Oecologia* 2020;**193**:547–56. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04704-x>.
- Borowski Z. Damage caused by rodents in Polish forests. *International Journal of Pest Management* 2007;**53**:303–10. <https://doi.org/10.1080/09670870701497253>.
- Bos DG, Carthew SM. The influence of behaviour and season on habitat selection by a small mammal. *Ecography* 2003;**26**:810–20. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2003.03584.x>.
- Bowman, J.C., Sleep, D., Forbes, G.J. and Edwards, M. 2000 The association of small mammals with coarse woody debris at log and stand scales. *For Ecol Manage* **129**, 119–24.
- Bujoczek L, Bujoczek M. Factors influencing the diversity of deadwood, a crucial microhabitat for many rare and endangered saproxylic organisms. *Ecol Indic* 2022;**142**:109197. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109197>.
- Bujoczek L, Bujoczek M, Zięba S. How much, why and where? Deadwood in forest ecosystems: the case of Poland. *Ecol Indic* 2021;**121**:107027. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107027>.
- Bunnell FL, Houde I. Down wood and biodiversity – implications to forest practices. *Environ Rev* 2010;**18**:397–421. <https://doi.org/10.1139/A10-019>.
- Burnham KP, Anderson DR. *Model Selection and Multimodel Inference*. 2nd edition. New York: Springer, 2002.
- Butet A, Delettre YR. Diet differentiation between European arvicoline and murine rodents. *Acta Theriol* 2011;**56**:297–304. <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0049-6>.
- Casula P, Luiselli L, Amori G. Which population density affects home ranges of co-occurring rodents? *Basic and Applied Ecology* 2019;**34**:46–54. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.11.002>.
- Casula P, Luiselli L, Milana G. et al. Habitat structure and disturbance affect small mammal populations in Mediterranean forests. *Basic and Applied Ecology* 2017;**19**:76–83. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.11.003>.
- Chętnicki W, Mazurkiewicz M. Dispersion of the bank vole in fine- and coarse-grained mosaics of deciduous and mixed coniferous forests. *Acta Theriol* 1994;**39**:127–42. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.94-17>.
- Dickman CR, Doncaster CP. The ecology of small mammals in urban habitats. I. Populations in a patchy environment. *Journal of Animal Ecology* 1987;**56**:629–40. <https://doi.org/10.2307/5073>.
- Eccard JA, Liesenjohann T, Dammhahn M. Among-individual differences in foraging modulate resource exploitation under perceived predation risk. *Oecologia* 2020;**194**:621–34. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04773-y>.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas [Indicator values of vascular plants in Central Europe]. In: *Of Scripta Geobotanica*, vol. **9**. Göttingen, Germany: Verlag Erich Goltze KG, 1974.
- Fauteux D, Imbeau L, Drapeau P. et al. Small mammal responses to coarse woody debris distribution at different spatial scales

- in managed and unmanaged boreal forests. *For Ecol Manage* 2012;**266**:194–205. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.020>.
- Fretwell SD. *Populations in a Seasonal Environment*. Monographs in Population Biology 5. New Haven: Princeton University Press, 1972.
- Fretwell SD, Lucas HL. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor* 1969;**19**:16–36. <https://doi.org/10.1007/BF01601953>.
- Gębczyńska Z. Food habits of the bank vole and phenological phases of plants in an oak hornbeam forest. *Acta Theriol* 1976;**21**:223–36. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.76-21>.
- Gębczyńska Z, Gębczyński M, Morzuch K. et al. Food eaten by four species of rodents in polluted forests. *Acta Theriol* 1989;**34**:465–77. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.89-45>.
- Gliwicz J, Dańbowski MJ. Ecological factors affecting the diel activity of voles in a multi-species community. *Annales Zoologici Fennici* 2008;**45**:242–7. <https://doi.org/10.5735/086.045.0401>.
- Gómez JM, Puerta-Piñero C, Schupp EW. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of holm oaks. *Oecologia* 2008;**155**:529–37. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0928-3>.
- Greenberg CH. Response of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) to coarse woody debris and microsite use in southern Appalachian treefall gaps. *For Ecol Manage* 2002;**164**:57–66. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00588-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00588-6).
- Grüm L, Bujalska G. Bank voles and yellow-necked mice: what are interrelations between them? *Polish Journal of Ecology* 2000;**48**:141–5.
- Haapakoski M, Ylönen H. Effects of fragmented breeding habitat and resource distribution on behavior and survival of the bank vole (*Myodes glareolus*). *Population Ecology* 2010;**52**:427–35. <https://doi.org/10.1007/s10144-010-0193-x>.
- Hansson L. Small rodent food, feeding and population dynamics: a comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia. *Oikos* 1971;**22**:183–98. <https://doi.org/10.2307/3543724>.
- Hansson L. *Clethrionomys* food: generic, specific and regional characteristics. *Annales Zoologici Fennici* 1985;**22**:315–8.
- Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ. et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. In: MacFadyen A, Ford ED (eds). *Of Advances in Ecological Research*, vol. 15. Orlando, FL: Academic Press, 1986; 133–302.
- Harrison XA. Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. *PeerJ* 2014;**2**:e616. <https://doi.org/10.7717/peerj.616>.
- Jancewicz E, Gliwicz J. Niche dynamics and biodiversity: many rodent species on one marshy meadow. *Polish Journal of Ecology* 2017;**65**:371–9. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2017.65.4.006>.
- Jancewicz E, Kielan E. Importance of coarse woody debris in the functioning of small mammals populations. *Sylvan* 2017;**161**:519–28.
- Jędrzejewska B, Jędrzejewski W. *Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy Białowiejskiej [Ecology of Predators of the Białowieża Forest]*. Warszawa, Poland: Wydawnictwo Naukowe PWN, 2001.
- Jensen TS. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos* 1985;**44**:149–56. <https://doi.org/10.2307/3544056>.
- Jolly GM. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 1965;**52**:225–48. <https://doi.org/10.1093/biomet/52.1-2.225>.
- Jorgensen EE. Small mammal use of microhabitat reviewed. *J Mammal* 2004;**85**:531–9. <https://doi.org/10.1644/BER-019>.
- Kara Ö, Bolat İ, Çakiroğlu K. et al. Plant canopy effects on litter accumulation and soil microbial biomass in two temperate forests. *Biol Fertil Soils* 2008;**45**:193–8. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0327-x>.
- Karantanis NE, Rychlik L, Herrel A. et al. Arboreal gaits in three sympatric rodents *Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Muridae) and *Myodes glareolus* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalian Biology* 2017;**83**:51–63. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.12.004>.
- Kołakowski M, Jancewicz E, Kielan E. Temporal and spatial activity of bank vole *Myodes (Clethrionomys) glareolus* and yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in an oak-hornbeam habitat of the Białowieża Forest. *Sylvan* 2018;**162**:1029–37.
- Kozakiewicz M, Gortat T, Kozakiewicz A. et al. Effects of habitat fragmentation on four rodent species in a Polish farm landscape. *Landsc Ecol* 1999;**14**:391–400. <https://doi.org/10.1023/A:1008070610187>.
- Laake JL. RMark: an R interface for analysis of capture-recapture data with MARK. In: AFSC Processed Rep. 2013–01, Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., Seattle, WA, 2013.
- Larsen-Gray AL, Loeb SC, Kalcounis-Rueppell MC. Rodent population and community responses to experimental, large scale, long-term coarse woody debris manipulations. *For Ecol Manage* 2021;**496**:119427. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119427>.
- Lassauce A, Paillet Y, Jactel H. et al. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol Indic* 2011;**11**:1027–39. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.004>.
- Lee SD. Association between coarse woody debris and small mammals and insectivores in managed forests. *Journal of Ecology and Environment* 2012;**35**:189–94. <https://doi.org/10.5141/JEFB.2012.023>.
- Leibold MA, McPeck MA. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 2006;**87**:1399–410. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1399:COTNAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2).
- Lešo P, Lešová A, Kropil R. et al. Response of the dominant rodent species to close-to-nature logging practices in a temperate mixed forest. *Ann For Res* 2016;**59**:259–68.
- Li C, Maser C, Maser Z. et al. Role of three rodents in forest nitrogen fixation in western Oregon: another aspect of mammal-mycorrhizal fungus-tree mutualism. *The Great Basin Naturalist* 1986;**46**:411–4.
- Loeb SC. Responses of small mammals to coarse woody debris in a southeastern pine forest. *J Mammal* 1999;**80**:460–71. <https://doi.org/10.2307/1383293>.
- Maser C, Anderson RG, Cromackand JK. et al. Dead and down woody material. In: Thomas J (ed.), *Wildlife Habitats in Managed Forests of the Blue Mountains of Oregon and Washington*, Agriculture Handbook 553. Washington, D.C.: USDA Forest Service, pp. 78–95, 1979.
- Mazerolle MJ. AICcmoavg: model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1. 2020. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.AICcmoavg>.
- Mazurkiewicz M. The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole population. *Acta Theriol* 1986;**31**:55–69. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.86-4>.
- Mazurkiewicz M. Factors influencing the distribution of the bank vole in forest habitats. *Acta Theriol* 1994;**39**:113–26. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.94-16>.
- McCay TS. Use of woody debris by cotton mice (*Peromyscus gossypinus*) in a southeastern pine forest. *J Mammal* 2000;**81**:527–35. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0527:UOWDBC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0527:UOWDBC>2.0.CO;2).
- Miklós P, Žiak D. Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest. *Folia Zoologica* 2002;**51**:275–88.

- Montgomery WI. Seasonal variation in numbers of *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis* and *Clethrionomys glareolus*. *J Zool* 1979;**188**:283–6. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1979.tb03406.x>.
- Müller J, Bütler R. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur J For Res* 2010;**129**:981–92. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0400-5>.
- Nakagawa S, Schielzeth H. A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 2013;**4**:133–42.
- Olszewski J. Wechsel der Bewegung der Nager im Walde [Movement routes of rodents in forests]. *Acta Theriol* 1963;**7**:372–3. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.63-20>.
- Olszewski JL. Role of uprooted trees in the movements of rodents in forests. *Oikos* 1968;**19**:99–104. <https://doi.org/10.2307/3564734>.
- Ostfeld RS. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends Ecol Evol* 1990;**5**:411–5. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90026-A](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90026-A).
- Parisi F, Innangi M, Tognetti R. et al. Forest stand structure and coarse woody debris determine the biodiversity of beetle communities in Mediterranean mountain beech forests. *Global Ecology and Conservation* 2021;**28**:e01637. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01637>.
- Puan CL, Goldizen AW, Zakaria M. et al. Understanding of relationships between ground cover and rat abundances: an integrative approach for management of the oil palm agroecosystem. *Crop Prot* 2011;**30**:1263–8. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.05.025>.
- Pucek M. Habitat preference. In: Petruszewicz K (ed.) *Ecology of the Bank Vole*, vol. 28. Białowieża, Poland: Acta Theriologica, 1983; S31–40.
- Riffell S, Verschuyt J, Miller D. et al. Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity – a meta-analysis. *For Ecol Manage* 2011;**261**:878–87. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.021>.
- Rosenzweig ML, Winakur J. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology* 1969;**50**:558–72. <https://doi.org/10.2307/1936246>.
- Schmidt NM, van Beest FM, Dupuch A. et al. Long-term patterns in winter habitat selection, breeding and predation in a density-fluctuating, high Arctic lemming population. *Oecologia* 2021;**195**: 927–35. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04882-2>.
- Seber GAF. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. London, England: Griffin, 1973.
- Selva N, Hobson KA, Cortés-Avizanda A. et al. Mast pulses shape trophic interactions between fluctuating rodent populations in a primeval forest. *PLoS One* 2012;**7**:1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051267>.
- Stamps JA, Swaisgood RR. Someplace like home: experience, habitat selection and conservation biology. *Applied Animal Behaviour Science* 2007;**102**:392–409. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.038>.
- Stokes VL, Pech RP, Banks PB. et al. Foraging behaviour and habitat use by *Antechinus flavipes* and *Sminthopsis murina* (Marsupialia: Dasyuridae) in response to predation risk in eucalypt woodland. *Biol Conserv* 2004;**117**:331–42. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.012>.
- Stradiotto A, Cagnacci F, Delahay R. et al. Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. *J Mammal* 2009;**90**:704–14. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-120R1.1>.
- Szacki J, Liro A. Movements of small mammals in the heterogeneous landscape. *Landsc Ecol* 1991;**5**:219–24. <https://doi.org/10.1007/BF00141436>.
- Ure DC, Maser C. Mycophagy of red-backed voles in Oregon and Washington. *Can J Zool* 1982;**60**:3307–15. <https://doi.org/10.1139/z82-419>.
- van Apeldoorn RC, Oostenbrink WT, van Winden A. et al. Effects of habitat fragmentation on the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in an agricultural landscape. *Oikos* 1992;**65**:265–74. <https://doi.org/10.2307/3545018>.
- van Beest FM, McLoughlin PD, Vander Wal E. et al. Density-dependent habitat selection and partitioning between two sympatric ungulates. *Oecologia* 2014;**175**:1155–65. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2978-7>.
- van Ginkel HAL, Kuijper DPJ, Churski M. et al. Safe for saplings not safe for seeds: *Quercus robur* recruitment in relation to coarse woody debris in Białowieża Primeval Forest, Poland. *For Ecol Manage* 2013;**304**:73–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.037>.
- Vitková L, Bače R, Kjučukov P. et al. Deadwood management in Central European forests: key considerations for practical implementation. *For Ecol Manage* 2018;**429**:394–405. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.034>.
- White GC, Burnham KP. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 1999;**46**:S120–39. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>.
- Whitham TG. The theory of habitat selection: examined and extended using *Pemphigus* aphids. *Am Nat* 1980;**115**:449–66. <https://doi.org/10.1086/283573>.
- Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ. *Analysis and Management of Animal Populations*. London, England: Academic Press, 2002.
- Zarzycki K, Trzcńska-Tacik H, Różański W. et al. *Ecological Indicator Values of Vascular Plants of Poland*. Biodiversity of Poland 2. Kraków, Poland: W. Szafer Institute of Botany-Polish Academy of Sciences, 2002.
- Zwolak R, Bogdziewicz M, Rychlik L. Beech masting modifies the response of rodents to forest management. *For Ecol Manage* 2016;**359**:268–76. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.017>.
- Zwolak R, Crone EE. Quantifying the outcome of plant–granivore interactions. *Oikos* 2012;**121**:20–7. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19849.x>.

001  
002  
003  
004  
005  
006  
The role of coarse woody debris distribution for  
007  
008  
the spatial organization of the yellow-necked  
009  
010  
mouse (*Apodemus flavicollis*) and the bank vole  
011  
012  
(*Clethrionomys glareolus*) in Białowieża Forest  
013  
014  
015  
016  
017  
018

019 Emilia Zegadło<sup>1\*</sup>, Piotr Zegadło<sup>2</sup> and Elżbieta Jancewicz<sup>1</sup>  
020

021 <sup>1</sup>Department of Forest Zoology and Wildlife Management, Institute of  
022 Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences — SGGW, ul.  
023 Nowoursynowska 159, Warsaw, 02-776, Poland.  
024

025 <sup>2</sup>Kozminski University, ul. Jagiellońska 57/59, Warsaw, 03-301, Poland.  
026

027 \*Corresponding author(s). E-mail(s): [pinocytoza@gmail.com](mailto:pinocytoza@gmail.com);

028 Contributing authors: [zegadlo@kozminski.edu.pl](mailto:zegadlo@kozminski.edu.pl);

029 [elzbieta\\_jancewicz@sggw.edu.pl](mailto:elzbieta_jancewicz@sggw.edu.pl);  
030  
031  
032

033 **Abstract**

034 **Background:** Coarse woody debris constitute a fundamental structural and  
035 trophic component of forest ecosystems, providing key resources for many small  
036 mammals. Despite its recognized ecological importance, the role of coarse woody  
037 debris in shaping spatial organization and habitat use of sympatric species  
038 remains poorly understood. This study investigates the connection between the  
039 quantity and spatial distribution of coarse woody debris and individual space use  
040 of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) and the bank vole (*Clethri-*  
041 *onomys glareolus*) in Białowieża Forest, Poland. We hypothesize that variation  
042 in coarse woody debris availability affects home range location, resulting in an  
043 above-average coarse woody debris amount in the home ranges.

044 **Results:** Using fine-scale radiotelemetry, 50 individuals (29 *A. flavicollis*, 21  
045 *C. glareolus*) were tracked, yielding 2,378 locations. Home range and core area  
046 sizes were estimated with autocorrelation-corrected kernel density estimators.  
Mean home ranges amounted to 3,847 m<sup>2</sup> for *A. flavicollis* and 2,719 m<sup>2</sup> for *C.*

047 *glareolus*, with core areas comprising about 20% of total range. Males of both  
048 species occupied larger areas than females. Coarse woody debris coverage and  
049 volume in the areas used by the tracked animals were higher (often significantly)  
050 than mean values for the study sites. It was true within home ranges, core areas,  
051 and especially near telemetry location points. We found substantial amounts of  
052 coarse woody debris in the core areas of both *A. flavicollis* (median amounts of  
053 2.13 m<sup>2</sup> and 0.35 m<sup>3</sup> per 100 m<sup>2</sup>) and *C. glareolus* (median amounts of 3.79 m<sup>2</sup>  
054 and 1.03 m<sup>3</sup> per 100 m<sup>2</sup>). These findings indicate a strong spatial association  
between rodent activity and coarse woody debris abundance.

055 **Conclusions:** Both *A. flavicollis* and *C. glareolus* preferentially used microhabitats  
056 rich in coarse woody debris, underscoring its role as a critical determinant  
057 of spatial behavior. By linking high-resolution telemetry with precise habitat  
058 mapping, this study demonstrates that coarse woody debris contributes to  
059 spatial niche differentiation and habitat selection among sympatric small mammals.  
060 These findings highlight the ecological necessity of maintaining coarse woody  
061 debris in forest ecosystems and support its inclusion as a key element in  
062 biodiversity-oriented forest management.

063 **Keywords:** CWD, dead wood, *Myodes glareolus*, radiotelemetry, radio-tracking,  
064 space use, VHF telemetry  
065

## 066

## 067

## 068

## 069 1 Background

## 070

071 Understanding the mechanisms that enable species coexistence—and, consequently,  
072 the partitioning and sharing of resources—remains one of the central questions in spatial  
073 community ecology. It is particularly important within structurally complex forest  
074 ecosystems where key resources for growth and reproduction are heterogeneously distributed  
075 [1]. Small mammals, especially rodents, serve as valuable model organisms  
076 for investigating spatial behavior, population dynamics, and for predicting how other  
077 animal populations respond under similar environmental conditions [2, 3].  
078

083 In temperate European forests, the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*)  
084 and the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) frequently coexist within the same structurally  
085 diverse habitats [4]. They are prey for a wide range of predators [5], so their  
086 presence within forest ecosystems fosters biodiversity, particularly at higher trophic  
087 levels. As generalists that also feed on seeds and seedlings [6, 7], they can influence  
088 tree recruitment [8, 9] and forest regeneration [10]. By consuming invertebrates [11],  
089  
090  
091  
092

they may also contribute to the reduction of forest insect populations. Therefore, these rodent species constitute an important factor in functioning and management of forest ecosystems. Despite their overlapping ecological niches, *A. flavicollis* and *C. glareolus* differ in several key traits, including foraging strategies, locomotion patterns, and microhabitat preferences [12–14]. These differences are thought to reduce direct competition and promote stable coexistence. However, the specific mechanisms at fine spatial scales that support coexistence remain poorly understood — especially those associated with structural attributes of the habitat.

One of these key structural attributes whose role is still poorly understood is coarse woody debris (CWD), which includes fallen logs, branches, stumps, and other elements of deadwood [15, 16]. From the perspective of small mammals, CWD plays an important structural and trophic role, providing shelter, foraging opportunities, and nesting sites [17]. While the ecological functions of CWD are increasingly recognized, its role in shaping the spatial organization, habitat use, and behavioral strategies of sympatric rodent species is underexplored [15]. Given the structural heterogeneity of the forest floor and the contrasting ecological traits of *A. flavicollis* and *C. glareolus*, CWD and associated microhabitat structures may serve as important determinants of their space use.

A key framework for understanding space use and spatial behavior of wild animals is the concept of the home range, traditionally defined as the area an animal regularly traverses to meet its daily physiological and ecological needs [18]. Patterns of home range use both shape and are influenced by a wide array of biological and environmental factors, including population density [19, 20], sex and reproductive status [21], seasonality [22, 23], shelter availability [24], food distribution [25], vegetation structure [26], and both inter- and intraspecific interactions.

In the spatial ecology of small mammals, empirical research integrating radio telemetry with fine-scale habitat measurements—especially related to CWD—is

093  
094  
095  
096  
097  
098  
099  
100  
101  
102  
103  
104  
105  
106  
107  
108  
109  
110  
111  
112  
113  
114  
115  
116  
117  
118  
119  
120  
121  
122  
123  
124  
125  
126  
127  
128  
129  
130  
131  
132  
133  
134  
135  
136  
137  
138

139 scarce, particularly for sympatric species in temperate European forests. In the case  
140 of *A. flavicollis* and *C. glareolus*, such data are essential for explaining spatial mech-  
141 anisms of coexistence and resource partitioning in shared habitats. Although both  
142 species are widespread in Europe [27], relatively few telemetry-based studies of their  
143 spatial organization exist (for yellow-necked mouse: [28–30]; for bank vole: [31, 32])  
144 and none of them concern CWD. Available information on home range size and spatial  
145 use is mostly derived from visual observations and/or capture-mark-recapture (CMR)  
146 studies (e.g. for *C. glareolus*: [33–39]; for *A. flavicollis*: [33, 40–42]), which offer limited  
147 spatial resolution.

154 It was previously shown that both CWD volume ( $\text{m}^3$ ) and coverage ( $\text{m}^2$ ) signifi-  
155 cantly influenced the presence and abundance of yellow-necked mouse and bank vole  
156 [43]. However, it remains unclear how these structural attributes affect space use at  
157 the individual level, and whether they contribute to resource partitioning through spa-  
158 tial segregation or shared-use patterns. Moreover, that study employed a grid system  
159 of tracking animal locations and quantifying resources. This allowed reasoning about  
160 why CWD might be used by these animals, accounting for other resources within a  
161 regression framework, but it did not take into account the precise locations of CWD.

167 The main objective of the current study is to estimate the home range size and core  
168 areas of yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* (hereafter abbreviated as Af) and  
169 bank vole *Clethrionomys glareolus* (Cg), and to precisely quantify the amount and dis-  
170 tribution of CWD across a spatial gradient—from the entire home range, through the  
171 core areas, down to the micro-scale buffers around specific telemetry location points.  
172 However, rather than concentrating purely on home range estimation, we leverage the  
173 CWD metrics to investigate the relationship between individual space use and CWD  
174 amount. We hypothesize that variation in the availability of CWD influences individ-  
175 ual space use, and that the two species may have different preferences towards coarse  
176  
177  
178  
179  
180  
181  
182  
183  
184

woody debris due to differences in their ecological and behavioral adaptations. We	185
expect to observe above-average CWD amounts in the areas utilized by both species.	186
	187
By integrating scarcely available, fine-scale telemetry data with more typical	188
microhabitat analysis, this study offers new insights into the spatial strategies that	189
facilitate coexistence among structurally similar but behaviorally distinct rodent	190
species. It also contributes to a broader understanding of how forest structure shapes	191
small mammal spatial ecology and functional roles within forest ecosystems. To the	192
best of our knowledge, this is one of only a few telemetry-based investigations of Af	193
and Cg conducted within the same study site, and the first to address the impact of	194
CWD on rodents using a telemetry framework.	195
	196
	197
	198
	199
	200
	201
	202
<b>2 Methods</b>	203
	204
	205
<b>2.1 Study area</b>	206
	207
The study was conducted in Poland in the northwestern part of the Białowieża Forest	208
(N 52° 48' 34", E 23° 43' 58"), the best-preserved and largest lowland temperate	209
forest in Europe exhibiting characteristics of a natural forest. Research activities were	210
carried out within three 1-hectare forest research plots, designated "R", "S", and "T",	211
each of which was uniformly subdivided into a grid of 100 squares measuring 10 m ×	212
10 m.	213
	214
	215
	216
	217
Site R, part of the "Natural Forests" reserve network, was a Fraxino-Alnetum	218
riparian stand with heterogeneous age structure and a well-developed understory.	219
Site S, located in a managed forest, represented a transitional Tilio-Carpinetum to	220
Fraxino-Alnetum community, featuring a dense understory. Site T, a managed Tilio-	221
Carpinetum stand, was the least diverse, with sparse understory dominated by Acer	222
platanoides regeneration.	223
	224
	225
	226
	227
	228
	229
	230

231 The detailed methodology for the selection and establishment of research plots, as  
232 well as their habitat characterization, is described in the thematically related article  
233 by [43].  
234  
235

## 237 **2.2 Animal data collection**

238

239 In July and August of 2017 (Cg), 2018, and 2019 (Cg and Af), capture-mark-  
240 recapture (CMR) studies and radiotelemetry investigations were conducted on selected  
241 individuals of both rodent species.  
242  
243

244 Weekly trapping sessions preceding the radiotelemetry study [43] enabled the  
245 appropriate selection of individuals for subsequent stages of the research. In each  
246 study site, a single live trap was placed at the center of each 10 m × 10 m grid cell  
247 (100 traps per plot, spaced at 10 m intervals). During each trapping check, conducted  
248 in the morning and evening, the captured individuals were assessed for body mass,  
249 sex, age, and reproductive condition, and individually marked with ear tags (National  
250 Band & Tag Company, USA).  
251  
252  
253  
254  
255

256 Adult individuals of both species that had been captured repeatedly within a  
257 study plot were fitted with radiotelemetry collars. The mass of each transmitter did  
258 not exceed 3% of the individual’s body mass. Sexually immature animals, pregnant  
259 females, and those in visibly poor condition were excluded. BD-2C (Holohil Systems  
260 Ltd., Canada) and PIP3 (Biotrack Ltd., UK) transmitters, each weighing 0.8–1.2 g,  
261 were attached using plastic cable-tie collars. Collars were fitted in the field without  
262 the use of anaesthetics. After instrumentation, animals were placed in a transparent  
263 terrarium containing food and natural cover materials (leaves, branches, moss) and  
264 observed from a distance for at least 1 h. Individuals that tolerated the collar, fed  
265 normally, and displayed undisturbed locomotor activity were released at the capture  
266 site. To avoid disturbance of diel activity patterns in Af, collared individuals of this  
267 species were released before sunset [13].  
268  
269  
270  
271  
272  
273  
274  
275  
276

Animals fitted with transmitters were located using a bidirectional Yagi-AY/C antenna (Titley Scientific, Australia) and a VHF receiver R-1000 (Communication Specialist, Inc., USA). The position of each animal was determined by triangulation based on three to four bearings and by monitoring signal strength through a cable with the antenna removed. Location error did not exceed 1 m, as verified in an independent test involving repeated localization of a stationary transmitter hidden in various locations.

The positions of Af individuals were determined primarily between dusk and dawn, particularly between 9 pm and 3 am, when the animals exhibited peak activity [44]. During the day, one to three control bearings were taken to locate daytime shelters. The positions of Cg individuals were determined throughout the 24-h cycle in several-hour tracking sessions. The interval between consecutive bearings within a session averaged 68 min (median of 45 min), which was supposed to lessen autocorrelation in the collected data [45] while allowing continuous tracking of animal movements.

## 2.3 Lying CWD assessment

During each late autumn, the amount, quality, and spatial distribution of CWD—specifically logs and stumps—present on the forest floor were systematically assessed and mapped using the Postex® Laser (Haglöf Sweden) system. The measurements included all downed logs with a diameter  $\geq 10$  cm and a length  $\geq 1$  m, as well as stumps with a diameter  $\geq 10$  cm and a height of up to 3 m. Standing dead trees were not included in the survey. The spatial distribution of logs and stumps was plotted on maps of the research plots, generated in R [46] using the 'ggplot2' library [47]. The data facilitated the quantification of CWD abundance, expressed in terms of volume ( $\text{m}^3$ ) and coverage ( $\text{m}^2$ ), both for the entire study site and for its individual subplots. The resource assessment has been described in detail in [43].

## 323 2.4 Data analysis

324

### 325 2.4.1 Home range size

326

327

328

329

330

331

332

333

334

335

336

337

338

339

340

341

342

343

344

345

346

347

348

349

350

351

352

353

354

355

356

357

358

359

360

361

362

363

364

365

366

367

368

We calculated home range and core area size using two methods – minimum convex polygon (MCP) and Kernel Density Estimator (KDE). MCP is a simple, widely used, but crude boundary-based estimator. It is sensitive to outliers and autocorrelation.

We used this method to make our research comparable with other published studies utilizing MCP [48]. KDE is a method which describes utilization distribution by creating a probability surface based on the density of location points. It is less sensitive to outliers and provides more detailed information about intensity of space use [49].

We used the wAKDEc approach [50] to account for autocorrelation in tracking data as well as irregular sampling schedules.

In the case of MCP method we constructed the smallest convex polygon encompassing 95% (home range) and 50% (core area) of radiotelemetry location points, using the 'adehabitatHR' package in R [51]. For wAKDEc, we used the 'ctmm' package in R [52] to calculate estimates with 95% coverage level (home range) and 50% coverage level (core area). Output for wAKDEc included also the 95% confidence level range around the estimates.

Using wAKDEc values from the study site with the largest sample of animals, we performed the Welch's t-test for differences between home range and core area sizes of each species and sex.

### 358 2.4.2 CWD amount

359

360

361

362

363

364

365

366

367

368

For each animal, we calculated the amount of CWD (expressed as both  $m^2$  and  $m^3$  per  $100 m^2$  of area) in the home range and the core area. Additionally, we calculated CWD amounts around all location points using circular buffers with 3 different radii: 1 m, 2 m and 3 m (area of  $3.1 m^2$ ,  $12.6 m^2$  and  $28.3 m^2$ ). The radii values were chosen

based on field tests, which showed our telemetry locations to exhibit measurement error of up to 1 m.

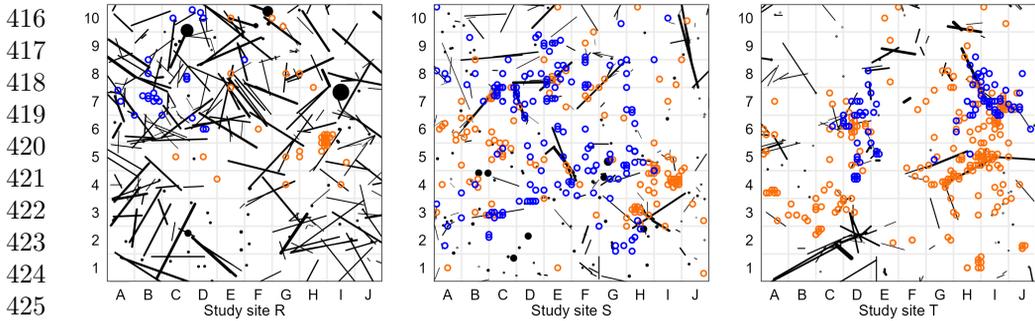
To assess whether the tracked animals tended to utilize areas with above-average amount of CWD, for each animal we calculated the differences between the amount of CWD in all the various area groupings and the appropriate study site in the year we observed that specific animal. Then we used Welch's t-test to check if that difference was significantly different from 0 by each species and sex as well as for all animals in total.

### 3 Results

#### 3.1 Average home range size

In total, 78 animals were fitted with collars: 44 yellow-necked mice (27 males, 17 females) and 34 bank voles (18 males, 16 females). Due to predation, transmitter loss, or individuals moving beyond the study site, data from some animals were of insufficient quality and these individuals were excluded from the sample. Consequently, the final dataset comprised 50 animals: 29 yellow-necked mice (19 males, 10 females) and 21 bank voles (10 males, 11 females). A total of 2,378 locations were obtained, ranging from 21 to 77 bearings per individual (mean of 47.6 bearings per individual). Telemetry results for both species, broken down by sex and study site are shown in Figures 1 and 2.

415 **Fig. 1** Telemetry location points for Af males and females



Note: data aggregated for years 2017–2019. Orange locations are males and blue are females.

427

428

429

430

431

**Fig. 2** Telemetry location points for Cg males and females

432

433

434

435

436

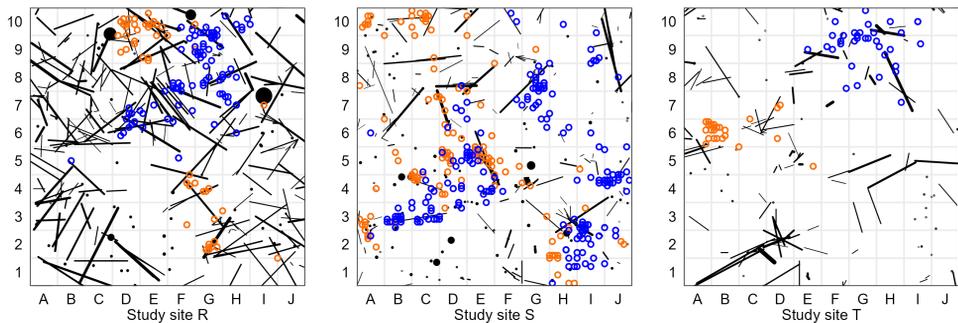
437

438

439

440

441



Note: data aggregated for years 2017–2019. Orange locations are males and blue are females.

442

443

444

445

446

447

448

449

450

451

452

453

454

455

456

457

458

459

460

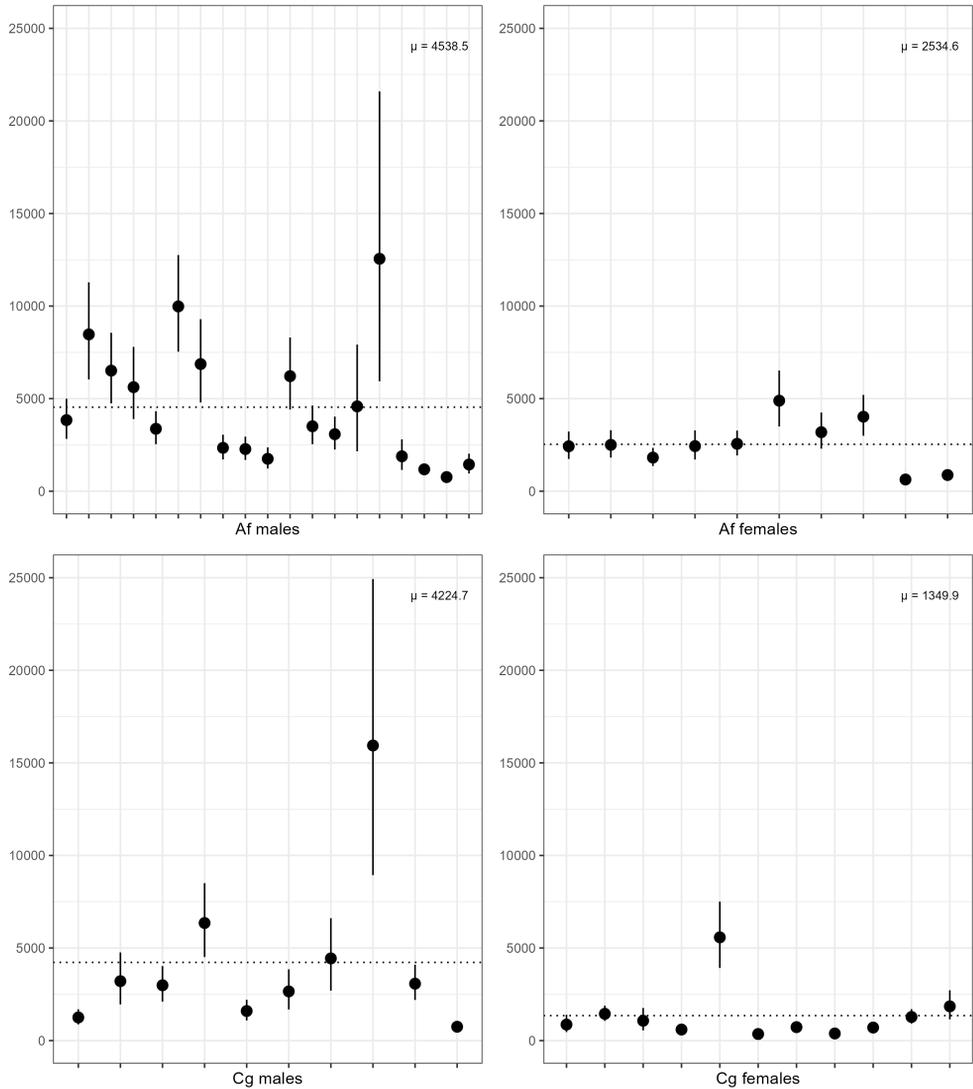
Mean individual home-range size (across all study sites and years) calculated using the wAKDEc method was 3,847 m<sup>2</sup> for all Af individuals: 2,535 m<sup>2</sup> (with minimum of 632 and maximum of 4,890) for females and 4,538 m<sup>2</sup> (from 762 to 12,554) for males. For Cg, mean male home-range size was 4,225 m<sup>2</sup> (from 747 to 15,939), female home-range size was 1,350 m<sup>2</sup> (from 355 to 5,577), and the overall mean for all individuals was 2,719 m<sup>2</sup>. Table 1 shows the mean home range and core area sizes (Tables A1 and A2 in the appendix show these for each animal separately). Ratio of core area size to home range size was similar across species, sexes and study sites, with mean value of 20.0% (13.0% – 29.2%) for Cg and 18.4% (9.8% – 27.2%) for Af.

**Table 1** Home range and core area sizes (m<sup>2</sup>) estimated by MCP and wAKDEc by species, sex and study site

Species	Study site	Sex	Number of individuals	Home range		Core area	
				MCP	wAKDEc	MCP	wAKDEc
Af	R	Male	1	1,935	3,840	31	491
		Female	1	1,553	2,426	113	544
	S	Male	10	2,360	5,340	621	998
		Female	7	1,437	3,059	278	527
	T	Male	8	967	3,624	319	817
		Female	2	389	753	139	167
Cg	R	Male	2	849	2,229	86	397
		Female	3	391	1,128	97	268
	S	Male	7	2,138	5,292	748	1,271
		Female	7	646	1,374	121	275
	T	Male	1	272	747	19	114
		Female	1	803	1,849	327	461

As wAKDEc-estimated home ranges and core areas are of particular interest in this paper for CWD analysis, we also provide detailed charts comparing their size among species and sexes, together with wAKDEc 95% confidence intervals in Figures 3 and 4.

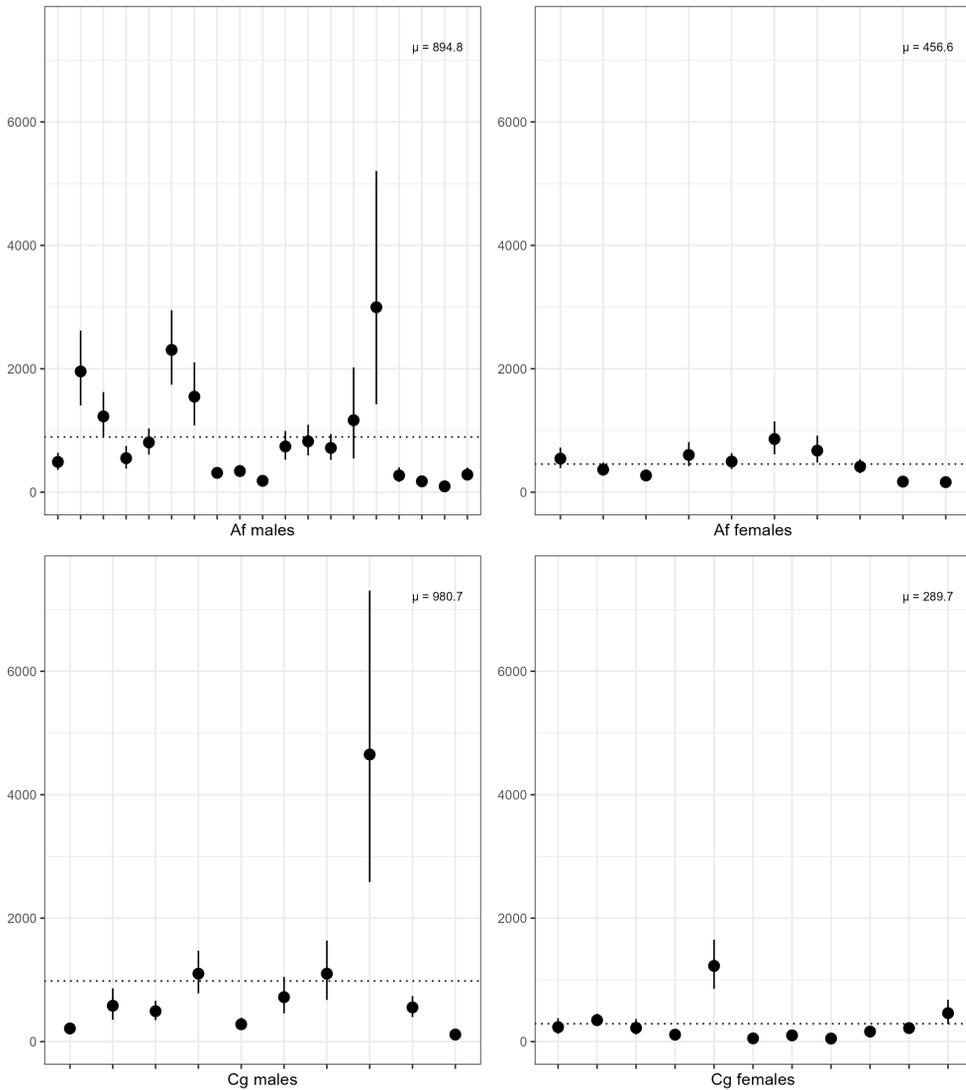
507 **Fig. 3** Home ranges (m<sup>2</sup>) of all Af and Cg individuals grouped by sex (wAKDEc estimates)



543 Note: Each point denotes a separate individual. Mean values  $\mu$  for the group are given in the upper-right  
544 corner and plotted using a dotted line. Bars around values for each animal are 95% confidence intervals  
545 from wAKDEc estimation.

546  
547  
548  
549  
550  
551  
552

**Fig. 4** Core areas (m<sup>2</sup>) of all Af and Cg individuals grouped by sex (wAKDEc estimates)



Note: Each point denotes a separate individual. Mean values  $\mu$  for the group are given in the upper-right corner and plotted using a dotted line. Bars around values for each animal are 95% confidence intervals from wAKDEc estimation.

Our sample size was the largest for study site S, where we collected data for the most animals in each of the species and sex groups. This enabled us to perform a statistical comparison of the home ranges and core areas between different groups in a

553  
554  
555  
556  
557  
558  
559  
560  
561  
562  
563  
564  
565  
566  
567  
568  
569  
570  
571  
572  
573  
574  
575  
576  
577  
578  
579  
580  
581  
582  
583  
584  
585  
586  
587  
588  
589  
590  
591  
592  
593  
594  
595  
596  
597  
598

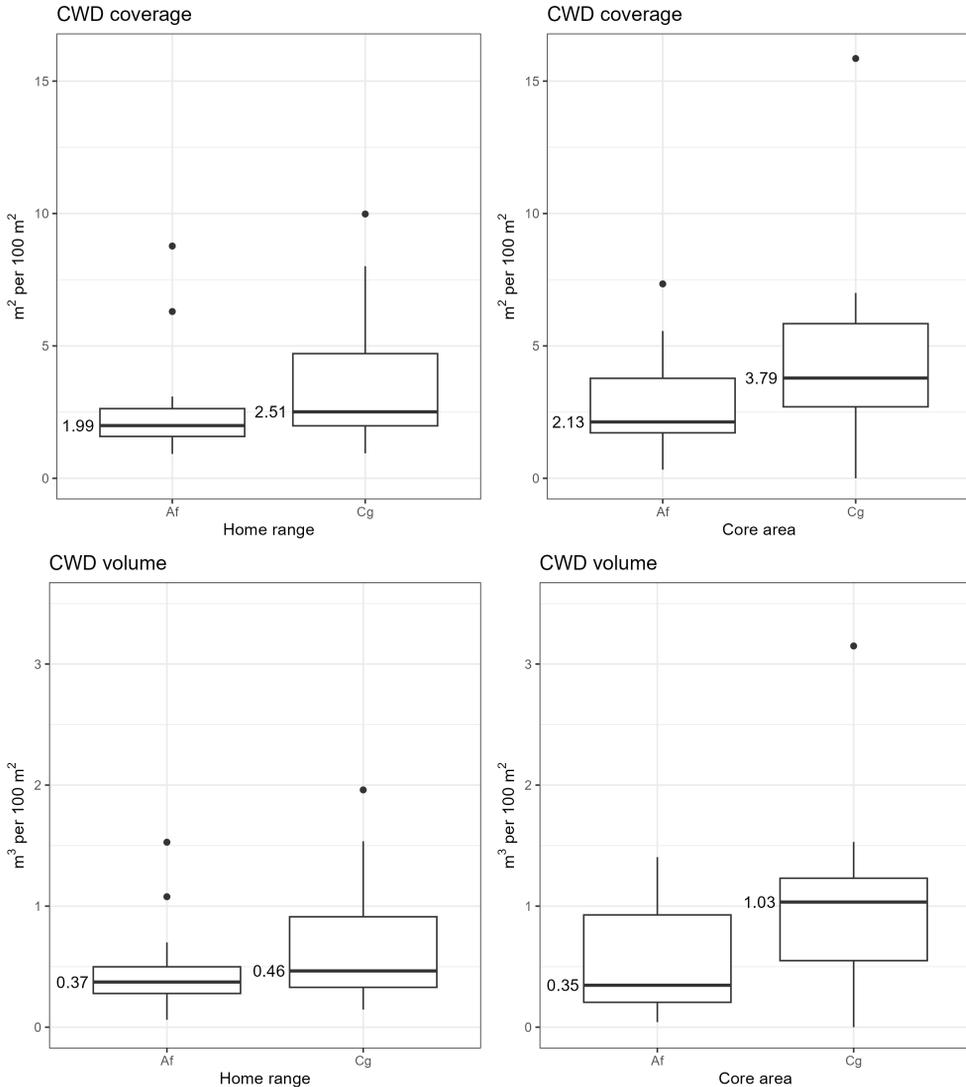
599 single study site (so they would be directly comparable). We found that home ranges  
600 of Af males (averaging at 5,340 m<sup>2</sup>) were significantly larger than Af females (3,059  
601 m<sup>2</sup>, p-value 0.037). The home ranges for Af females were significantly larger than  
602 for Cg females (1,374 m<sup>2</sup>, p-value 0.067). Similarly, there was a significant difference  
603 (p-value 0.087) between the mean home range size of Cg males (5,292 m<sup>2</sup>) and Cg  
604 females. We did not observe a significant difference between the home range sizes of  
605 Af males and Cg males. For core areas, the only significant differences in sizes were  
606 between Af males (998 m<sup>2</sup>) and Af females (527 m<sup>2</sup>, p-value 0.080).  
607  
608

### 613 **3.2 Coarse woody debris — assessment of habitat use**

614 A relatively high variability in the amount of CWD was recorded across the study  
615 sites. CWD coverage ranged from 1.4 m<sup>2</sup> per 100 m<sup>2</sup> in site T in 2018 to 6.7 m<sup>2</sup> per  
616 100 m<sup>2</sup> in site R in 2019, whereas the range of CWD volume was between 0.2 m<sup>3</sup> per  
617 100 m<sup>2</sup> in site S in 2017 and 1.2 m<sup>3</sup> per 100 m<sup>2</sup> in site R in 2019 [43].  
618  
619  
620  
621

622 Figure 5 shows the amount of CWD in home ranges and core areas of Af and Cg,  
623 while Figures 6–9 show the mean CWD amount differences between the specified area  
624 grouping and the appropriate study site. Detailed data associated with these figures  
625 can be found in the Appendix (Tables A3–A6).  
626  
627  
628  
629  
630  
631  
632  
633  
634  
635  
636  
637  
638  
639  
640  
641  
642  
643  
644

**Fig. 5** CWD coverage and volume in home ranges and core areas of Af and Cg



Note: median values given to the left of the box plots.

Almost universally we see the tendency that the amount of CWD found in the area grouping gets progressively higher the closer to the location points we get and the more granular grouping we use (Figures 6–9). For all animals together (Figure 6), we see that in the home ranges, core areas, and within the location point buffers, the

645  
646  
647  
648  
649  
650  
651  
652  
653  
654  
655  
656  
657  
658  
659  
660  
661  
662  
663  
664  
665  
666  
667  
668  
669  
670  
671  
672  
673  
674  
675  
676  
677  
678  
679  
680  
681  
682  
683  
684  
685  
686  
687  
688  
689  
690

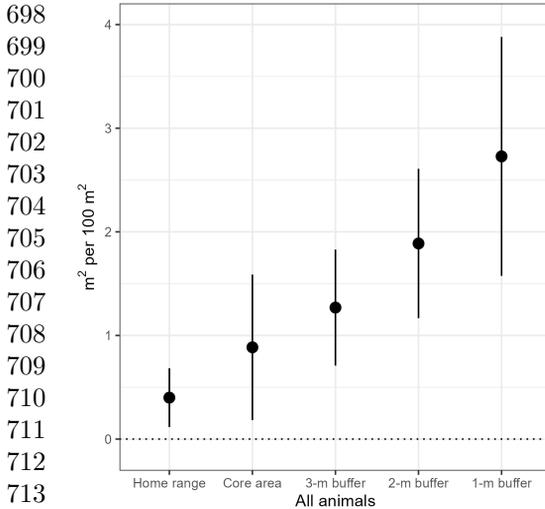
691 mean amount of CWD (both  $m^2$  and  $m^3$ ) was significantly larger than in the study  
692 sites.  
693

694

695 **Fig. 6** Difference between mean CWD coverage and volume in each area grouping vs. study site for

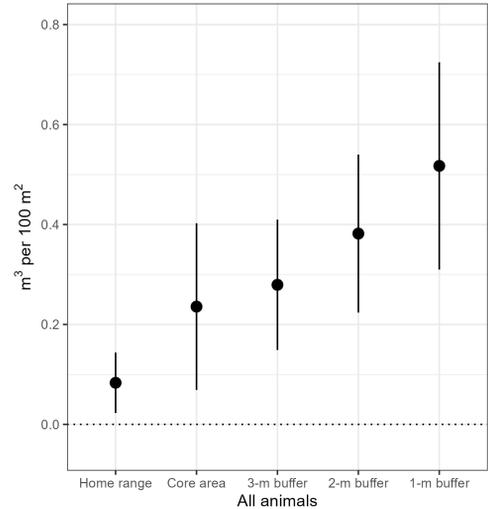
696 all animals

697 Mean CWD coverage



713

697 Mean CWD volume



714 Note: Positive values denote that the amount of CWD in the specified area grouping was larger than for  
715 the study sites. Ranges shown are 90% confidence intervals. Dotted line denotes 0 difference (i.e. study  
716 site mean).  
717

718

719

720 As we perform comparisons using smaller subgroups of animals, the sample sizes  
721 get smaller and the confidence intervals around the means become broader, making it  
722 harder to confirm statistical significance of the differences we found. Nevertheless we  
723 find significantly larger amounts of CWD (both coverage and volume) in the buffers  
724 around the location points for Af and Cg, without breaking these groups down into  
725 sexes. We also see a significant difference for both CWD volume and coverage in home  
726 ranges of Af and for CWD volume in case of Cg core areas (Figure 7).  
727  
728  
729

730

731

732

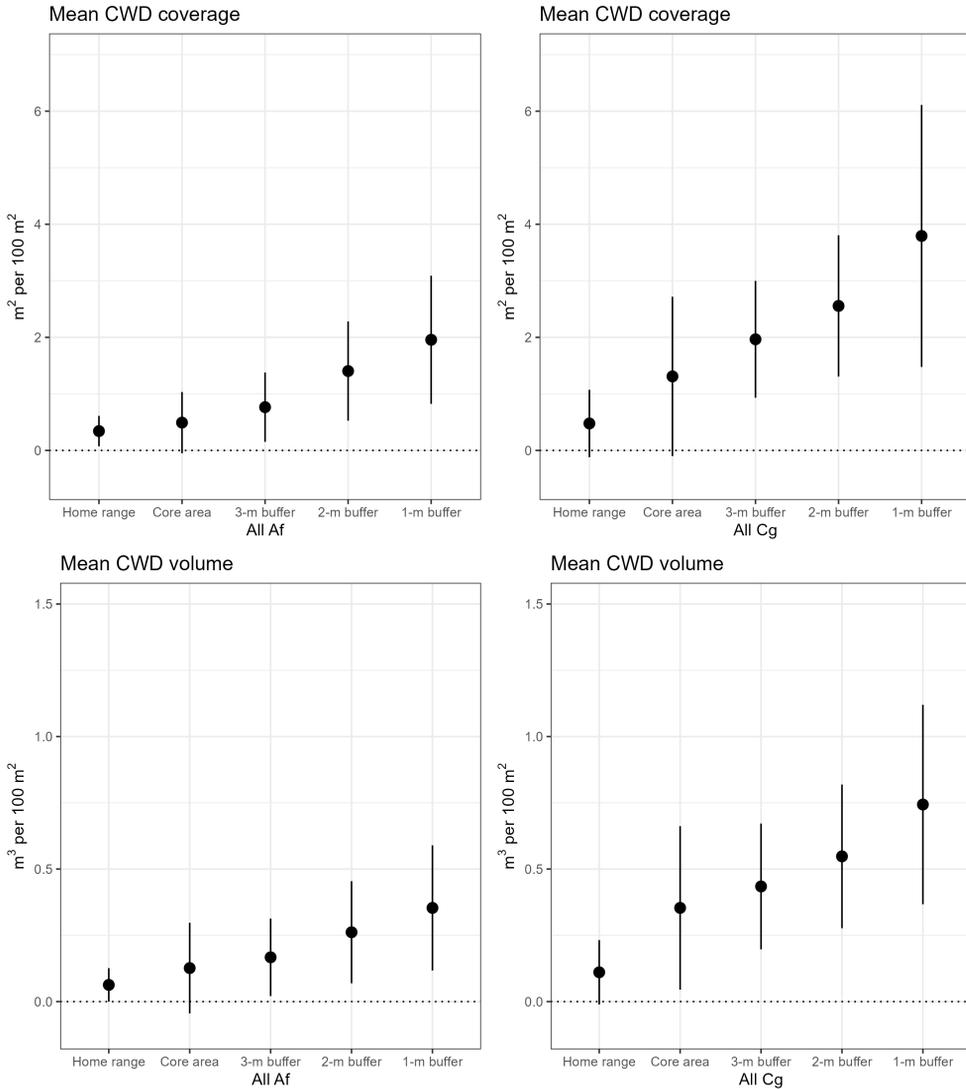
733

734

735

736

**Fig. 7** Difference between mean CWD coverage and volume in each area grouping vs. study site grouped by animal species



Note: Positive values denote that the amount of CWD in the specified area grouping was larger than for the study sites. Ranges shown are 90% confidence intervals. Dotted line denotes 0 difference (i.e. study site mean).

For Af males we see some statistically significant differences within the smaller buffers around the location points both for CWD volume and coverage. For females,

737  
738  
739  
740  
741  
742  
743  
744  
745  
746  
747  
748  
749  
750  
751  
752  
753  
754  
755  
756  
757  
758  
759  
760  
761  
762  
763  
764  
765  
766  
767  
768  
769  
770  
771  
772  
773  
774  
775  
776  
777  
778  
779  
780  
781  
782

783 it is the coverage that shows as more important, both in the buffers, as well as in the  
 784 home ranges and core areas (Figure 8).  
 785

786

787 **Fig. 8** Difference between mean CWD coverage and volume in each area grouping vs. study site for  
 788 Af, grouped by sex  
 789

790

791

792

793

794

795

796

797

798

799

800

801

802

803

804

805

806

807

808

809

810

811

812

813

814

815

816

817

818

819

820

821

822

823

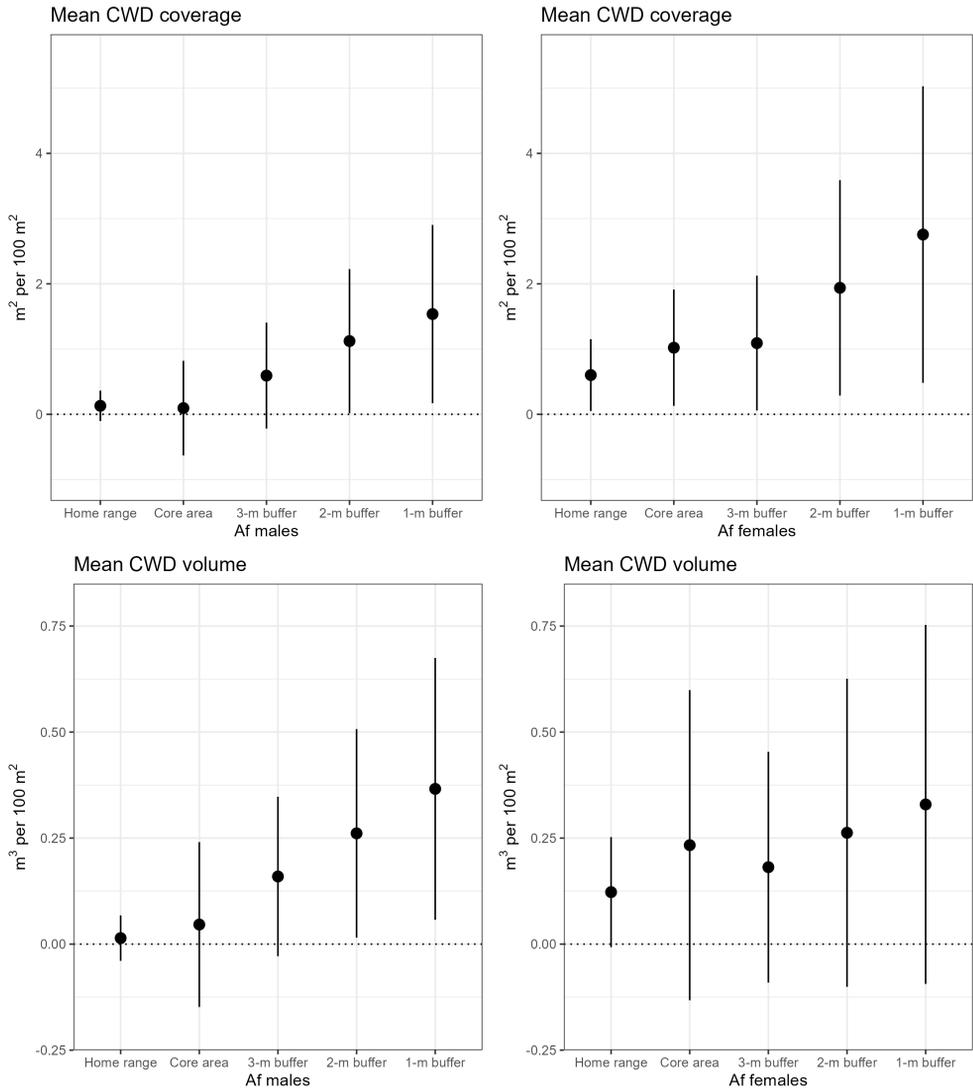
824

825

826

827

828



Note: Positive values denote that the amount of CWD in the specified area grouping was larger than for the study sites. Ranges shown are 90% confidence intervals. Dotted line denotes 0 difference (i.e. study site mean).

For Cg, we clearly find above-average CWD amounts in the buffers around location points of males. The case of Cg females is similar, but the differences are less apparent. The general tendency of more CWD being observed in more granular areas holds in almost all cases (Figure 9).

829  
830  
831  
832  
833  
834  
835  
836  
837  
838  
839  
840  
841  
842  
843  
844  
845  
846  
847  
848  
849  
850  
851  
852  
853  
854  
855  
856  
857  
858  
859  
860  
861  
862  
863  
864  
865  
866  
867  
868  
869  
870  
871  
872  
873  
874

875 **Fig. 9** Difference between mean CWD coverage and volume in each area grouping vs. study site for

876 Cg, grouped by sex

877

878

879

880

881

882

883

884

885

886

887

888

889

890

891

892

893

894

895

896

897

898

899

900

901

902

903

904

905

906

907

908

909

910

911

912

913

914

915

916

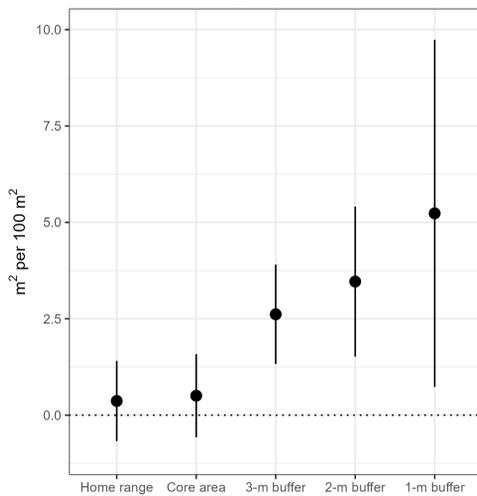
917

918

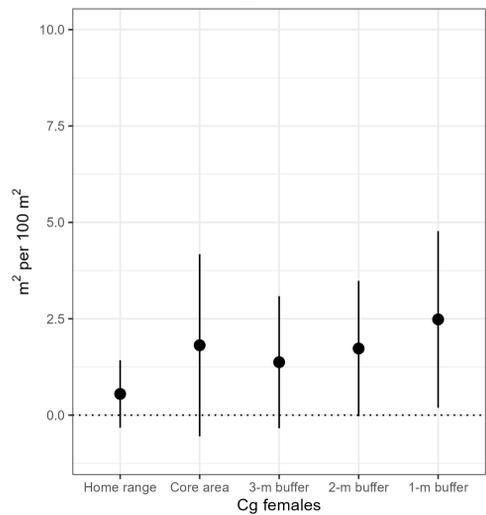
919

920

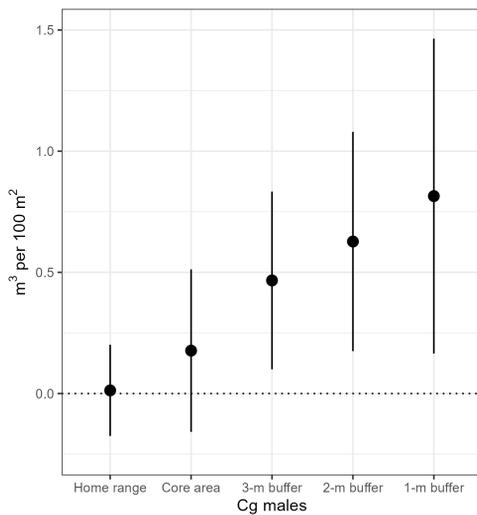
Mean CWD coverage



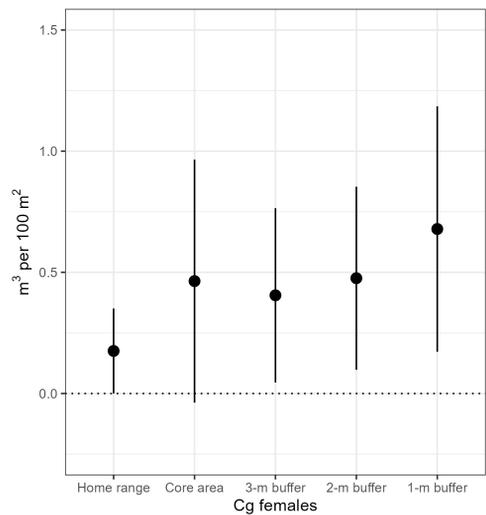
Mean CWD coverage



Mean CWD volume



Mean CWD volume



Note: Positive values denote that the amount of CWD in the specified area grouping was larger than for the study sites. Ranges shown are 90% confidence intervals. Dotted line denotes 0 difference (i.e. study site mean).

## 4 Discussion

921

922

923

924

925

926

927

928

929

930

931

932

933

934

935

936

937

938

939

940

941

942

943

944

945

946

947

948

949

950

951

952

953

954

955

956

957

958

959

960

961

962

963

964

965

966

### 4.1 Home range size

In this study, we treat home ranges instrumentally—as a spatial framework—to test the hypothesis that the amount and spatial arrangement of CWD drive microscale space-use decisions. Nevertheless, the telemetry-based home range estimates are a valuable outcome in itself. Only a small portion of the available literature on the spatial organization of Af and Cg is based on radiotelemetry data, and an even smaller subset employs KDE estimators to delineate individual home ranges. For this reason, in the present study we report both MCP estimates [49], commonly used in CMR studies, and KDE-based estimates [53], which, although more data-demanding, are more informative for fine-scale analyses. While MCP-estimated values are provided to facilitate comparability with earlier work, they are adversely affected by autocorrelation and our interpretation primarily relies on wAKDEc estimates, which better capture fine-scale intensity of space use—critical for evaluating links with CWD.

Among radiotelemetry studies, our wAKDEc-based estimates of home-range size for Af (0.38 ha mean for all Af, 0.45 ha for males and 0.25 ha for females) are clearly lower than those reported by [54] and [30]. In the Italian Alps, [54] estimated home-range sizes at 0.51 or 0.71 ha in July and 0.63 or 0.90 ha in August, depending on the exact KDE method used in estimation. Neither of these methods explicitly controlled for autocorrelation. Studies by [30] conducted in central Italy showed mean male and female home ranges of 0.83 ha and 0.82 ha, respectively, using a home range estimation method similar to ours. The discrepancies between our results and those studies—most pronounced for females, where our values were at least two times lower—may reflect multiple factors, including differences in population density [42, 55, 56], the month in which tracking was conducted [29], and the resource availability of habitats occupied by Af populations. In resource-rich habitats (e.g., with abundant food), individual

967 home ranges are typically smaller than in resource-poor habitats [25, 26, 55], which  
968 has been confirmed for other small-mammal species as well (e.g. [57].  
969

970 Based on radiotelemetry with MCP, it was found that Af males had larger home  
971 ranges than females [28]. In our study, conducted in mature riparian oak-hornbeam  
972 forests during the growing (and breeding) season, males of both species had larger  
973 home ranges than females regardless of the estimator used. Similar results were  
974 obtained with KDE in Italian mature deciduous forest [29], whereas findings from  
975 young oak thickets did not corroborate this pattern [30].  
976  
977  
978  
979

980 For Cg, mean home range size and mean core area size of 2,029 m<sup>2</sup> and 549  
981 m<sup>2</sup>, respectively, were reported based on radiotelemetry and KDE in the agricultural  
982 landscape of Brandenburg (Germany) [32]. These values appear comparable to our  
983 estimates of 2,719 m<sup>2</sup> and 619 m<sup>2</sup> (notwithstanding the location error estimated at 1  
984 m in our study and at about 10 m for the German study). This suggests similarity  
985 of spatial behaviour in Cg across temperate regions, without pronounced effect of  
986 environment at a macroscale.  
987  
988  
989  
990

991 In our data, the ratio of core area size to total home-range area was similar in both  
992 species—on average 20.0% for Cg and 18.4% for Af. For Af, slightly higher values  
993 (21.9% for males and 23.6% for females) were reported in [30]. This simple comparison  
994 suggests that the proportional contribution of core areas to the home range may be  
995 broadly similar irrespective of stand productivity, age, and structural characteristics.  
996  
997  
998  
999

1000

1001

## 1002 4.2 CWD distribution

1003

1004 The amounts of CWD we observed in our sample support the observation put forward  
1005 in [43] of both Af and Cg frequently using areas with a relatively large amount of  
1006 CWD. Indeed, the median CWD volume of 1.03 m<sup>3</sup> per 100 m<sup>2</sup> within the core areas  
1007 of Cg was higher than the threshold of 0.75 m<sup>3</sup> per 100 m<sup>2</sup> estimated by [43]. Similarly,  
1008 the median CWD coverage in the core areas of Af calculated at 2.13 m<sup>2</sup> per 100 m<sup>2</sup>  
1009  
1010  
1011

1012

was higher than the estimated threshold of 1.5 m<sup>2</sup> per 100 m<sup>2</sup>. Since core areas are strategic locations from an animal’s perspective, most often used for essential activities such as feeding, breeding, and shelter, the presence of an adequate amount of CWD in this zone is crucial. Both species use CWD as refugia and/or foraging sites, and its importance increases in areas lacking dense or tall vegetation [42, 43], where animals are more exposed to predation.

For virtually all analyzed groupings, mean CWD coverage and volume were the largest within the buffers around telemetry location points, and usually larger in core areas than in home ranges. For more detailed breakdowns with smaller sample sizes, it was not possible to obtain statistical significance in every comparison, but the trend of encountering the animals most frequently in the vicinity of CWD was evident. This confirms that both Af and Cg tend to use space with an above-average CWD amount. Af exhibited significantly larger CWD volume and coverage in their home ranges than in the study sites, whereas Cg showed significantly more volume in their core areas than in the study sites. The buffers around the telemetry location points had much more CWD (both volume and coverage) than study sites. These observations are consistent with recent research that highlights the importance of CWD as a key resource in microhabitats of many animal groups [15, 58–60], including small forest mammals [17, 43, 61–65].

### 4.3 Rodent telemetry study design

According to the recommendations of other authors, when planning telemetry studies, due to the unforeseen loss of data, the number of tested animals, and therefore the number of transmitters, should be increased by 10–20% [66–68]. In our study, we had to drop 36% of the tracked individuals. This should be considered when designing future rodent telemetry research, as smaller sample size may cause difficulties

1059 in obtaining statistically significant results for all pursued research questions. This  
1060 practical consideration is rarely mentioned in publications.

1061  
1062  
1063

## 1064 **5 Conclusions**

1065

1066 Our study is the first to provide insights into the spatial organization of *A. flavicollis*  
1067 and *C. glareolus* in the same area by leveraging fine-scale telemetry data to examine  
1068 coarse woody debris amounts in the areas utilized by these species. Our results include  
1069 a set of detailed metrics regarding home range sizes as well as CWD coverage and  
1070 amount within these areas.  
1071  
1072

1073

1074 The analysis showed that both studied species utilized areas with amounts of CWD  
1075 higher than in the study sites. For Af, significantly above-average CWD coverage  
1076 and volume occurred in the entire home range, while for Cg, significantly higher  
1077 CWD volume characterized core areas. The highest CWD amounts were observed near  
1078 telemetry location points. These findings support our hypothesis of a strong spatial  
1079 association between the activity of both analyzed species and coarse woody debris  
1080 abundance.  
1081  
1082

1083 The results indicate the need for further, in-depth research on the quantity, quality,  
1084 and spatial distribution of CWD, especially in relation to species that play a funda-  
1085 mental role in forest stability and biodiversity. The findings from such analyses should  
1086 form the basis for developing guidelines on deadwood management in production  
1087 forests, particularly in areas with poorly developed undergrowth vegetation.  
1088  
1089  
1090  
1091  
1092  
1093  
1094  
1095

## 1096 **Declarations**

1097

1098

### 1099 **5.1 Ethics approval and consent to participate**

1100

1101 Access to strictly protected areas (study site R) and the capture of animals were car-  
1102 ried out under authorization granted by the Regional Directorate for Environmental  
1103  
1104

Protection in Białystok (Poland) — permit no. WPN.6205.42.2017.MN. All animal-	1105
related procedures were conducted in accordance with the European Council Directive	1106
92/43EEC and with the European Council Directive 86/609/EEC (Polish law: Dz.U.	1107
2015 poz. 266).	1108
	1109
	1110
	1111
<b>5.2 Consent for publication</b>	1112
	1113
Not applicable.	1114
	1115
	1116
	1117
<b>5.3 Availability of data and materials</b>	1118
	1119
The datasets and code used and/or analyzed during the current study are available	1120
from the corresponding author on reasonable request.	1121
	1122
	1123
	1124
<b>5.4 Competing interests</b>	1125
	1126
The authors declare that they have no competing interests.	1127
	1128
	1129
<b>5.5 Funding</b>	1130
	1131
This work was supported by the National Science Centre, Poland, grant no.	1132
2017/25/N/NZ9/02944 awarded to E.Z.	1133
	1134
	1135
<b>5.6 Authors' contributions</b>	1136
	1137
E.Z.: Study design, Data collection, Background, Methods, Data Analysis, Results,	1138
Discussion, Conclusions; P.Z.: Data collection, Methods, Data Analysis, Figures,	1139
Tables, Results; E.J.: Study design, Data collection, Background, Discussion; All	1140
authors reviewed the manuscript.	1141
	1142
	1143
	1144
	1145
<b>5.7 Acknowledgements</b>	1146
	1147
We thank M. Kołakowski, volunteers, and our families for their support during field-	1148
work, S. Drozdowski and K. Bielak for technical help, J. Gliwicz and B. Jędrzejewska	1149
	1150

1151 for valuable comments, and Nadleśnictwo Browsk and the Institute of Forest Sciences  
1152 (Warsaw University of Life Sciences) for their assistance in this research.  
1153

1154

1155

## 1156 References

1157

1158 [1] Amarasekare, P. Effect of non-random dispersal strategies on spatial coexistence  
1159

1160 mechanisms. *Journal of Animal Ecology* **79**, 282–293 (2010).  
1161

1162

1163 [2] Gliwicz, J. Czego można się dowiedzieć o roli "wysp leśnych" w krajobrazie na  
1164

1165 podstawie badań nad gryzoniami? *Wiadomości Ekologiczne* **36**, 21–35 (1990).  
1166

1167

1168 [3] Górska, J. *et al.* Beyond the laboratory: the bank vole (*Clethrionomys glareolus*)  
1169

1170 as a novel model organism in biological research. *Frontiers in Zoology* **22** (2025).  
1171

1172

1173 [4] Niedziałkowska, M., Kończak, J., Czarnomska, S. & Jędrzejewska, B. Species  
1174

1175 diversity and abundance of small mammals in relation to forest productivity in  
1176

1177 northeast Poland. *Écoscience* **17**, 109–119 (2010).  
1178

1179

1180 [5] Jędrzejewska, B. & Jędrzejewski, W. *Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy*  
1181

1182 *Białowiezkiej [Ecology of predators of the Białowieża Forest]* (Wydawnictwo  
1183

1184 Naukowe PWN, Warszawa, Poland, 2001).  
1185

1186

1187 [6] Jensen, T. S. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica*  
1188

1189 and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos* **44**,  
1190

1191 149–156 (1985).  
1192

1193

1194 [7] Gasperini, S., Bonacchi, A., Bartolommei, P., Manzo, E. & Cozzolino, R. Seasonal  
1195

1196 cravings: plant food preferences of syntopic small mammals. *Ethology Ecology &*  
1197

1198 *Evolution* **30**, 12–25 (2018).  
1199

1200

1201 [8] Gómez, J. M., Puerta-Piñero, C. & Schupp, E. W. Effectiveness of rodents as  
1202

1203 local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* **155**, 529–537 (2008).  
1204

1205

- [9] Zwolak, R., Pearson, D. E., Ortega, Y. K. & Crone, E. E. Fire and mice: Seed predation moderates fire's influence on conifer recruitment. *Ecology* **91**, 1124–1131 (2010).
- [10] Côté, M., Ferron, J. & Gagnon, R. Impact of seed and seedling predation by small rodents on early regeneration establishment of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* **33**, 2362–2371 (2003).
- [11] Butet, A. & Delettre, Y. R. Diet differentiation between European arvicoline and murine rodents. *Acta Theriologica* **56**, 297–304 (2011).
- [12] Montgomery, W. I. The use of arboreal runways by the woodland rodents, *Apodemus sylvaticus* (L.), *A. flavicollis* (Melchior) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber). *Mammal Review* **10**, 189–195 (1980).
- [13] Wójcik, J. & Wołk, K. The daily activity rhythm of two competitive rodents: *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriologica* **30**, 241–258 (1985).
- [14] Abt, K. & Bock, W. Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus spp.* and bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriologica* **43**, 379–389 (1998).
- [15] Jia-bing, W., De-xin, G., Shi-jie, H., Mi, Z. & Chang-jie, J. Ecological functions of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research* **16**, 247–252 (2005).
- [16] Farnell, I., Elkin, C., Lilles, E., Roberts, A. & Venter, M. The effects of variable retention forestry on coarse woody debris dynamics and concomitant impacts on American marten habitat after 27 years. *Canadian Journal of Forest Research* (2020).

- 1243 [17] Jancewicz, E. & Kielan, E. Znaczenie martwego drewna w funkcjonowaniu  
1244 populacji małych ssaków. *Sylvan* **161**, 519–528 (2017).  
1245  
1246
- 1247 [18] Burt, W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals.  
1248 *Journal of Mammalogy* **24**, 346–352 (1943).  
1249  
1250
- 1251 [19] Sanderson, G. C. The study of mammal movements: A review. *The Journal of*  
1252 *Wildlife Management* **30**, 215–235 (1966).  
1253  
1254
- 1255 [20] Casula, P., Luiselli, L. & Amori, G. Which population density affects home ranges  
1256 of co-occurring rodents? *Basic and Applied Ecology* **34**, 46–54 (2019).  
1257  
1258
- 1259 [21] van Beest, F. M., Rivrud, I. M., Loe, L. E., Milner, J. M. & Mysterud, A. What  
1260 determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large  
1261 browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology* **80**, 771–785 (2011).  
1262  
1263
- 1264 [22] Bixler, A. & Gittleman, J. L. Variation in home range and use of habitat in the  
1265 striped skunk (*Mephitis mephitis*). *Journal of Zoology* **251**, 525–533 (2000).  
1266  
1267
- 1268 [23] Viana, D. S. *et al.* Linking seasonal home range size with habitat selection and  
1269 movement in a mountain ungulate. *Movement Ecology* **6**, 1 (2018).  
1270  
1271
- 1272 [24] Getz, L. L., Oli, M. K., Hofmann, J. E., McGuire, B. & Ozgul, A. Factors  
1273 influencing movement distances of two species of sympatric voles. *Journal of*  
1274 *Mammalogy* **86**, 647–654 (2005).  
1275  
1276
- 1277 [25] Schradin, C. *et al.* Female home range size is regulated by resource distribution  
1278 and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour* **79**,  
1279 195–203 (2010).  
1280  
1281
- 1282 [26] Kubiak, B. B., Galiano, D. & de Freitas, T. R. O. Can the environment influ-  
1283 ence species home-range size? A case study on *Ctenomys minutus* (Rodentia,  
1284  
1285  
1286  
1287  
1288

Ctenomyidae). <i>Journal of Zoology</i> <b>302</b> , 171–177 (2017).	1289
	1290
[27] Mitchell-Jones, A. <i>et al.</i> <i>The atlas of European mammals</i> Poyser Natural History (Poyser, 1999).	1291
	1292
	1293
	1294
	1295
[28] Schwarzenberger, T. & Klingel, H. Telemetrische Untersuchungen zur Raumnutzung und Aktivitätsrhythmik freilebender Gelbhalsmäuse <i>Apodemus flavicollis</i> Melchior, 1834. <i>Zeitschrift für Säugetierkunde</i> <b>60</b> , 20–32 (1995).	1296
	1297
	1298
	1299
	1300
[29] Stradiotto, A. <i>et al.</i> Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. <i>Journal of mammalogy</i> <b>90</b> , 704–714 (2009).	1301
	1302
	1303
	1304
	1305
[30] Bonacchi, A. <i>et al.</i> Spatial behaviour of yellow-necked wood mouse <i>Apodemus flavicollis</i> in two sub-Mediterranean oak coppice stands. <i>Mammal Research</i> <b>66</b> , 173–179 (2021).	1306
	1307
	1308
	1309
	1310
[31] Karlsson, A. F. & Potapov, E. R. Consistency and change in bank vole ( <i>Clethrionomys glareolus</i> ) home ranges across a decade. <i>Canadian Journal of Zoology</i> <b>76</b> , 1329–1334 (1998).	1311
	1312
	1313
	1314
	1315
	1316
[32] Schirmer, A., Herde, A., Eccard, J. A. & Dammhahn, M. Individuals in space: personality-dependent space use, movement and microhabitat use facilitate individual spatial niche specialization. <i>Oecologia</i> <b>189</b> , 647–660 (2019).	1317
	1318
	1319
	1320
	1321
	1322
[33] Bergstedt, B. Home ranges and movements of the rodent species <i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber), <i>Apodemus flavicollis</i> (Melchior) and <i>Apodemus sylvaticus</i> (Linné) in southern Sweden. <i>Oikos</i> <b>17</b> , 150–157 (1966).	1323
	1324
	1325
	1326
	1327
	1328
[34] Crawley, M. Movements and home-ranges of <i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber and <i>Apodemus sylvaticus</i> L. in north-east England. <i>Oikos</i> <b>20</b> , 310–319 (1969).	1329
	1330
	1331
	1332
	1333
	1334

- 1335 [35] Korn, H. Changes in home range size during growth and maturation of the  
1336 wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus*).  
1337  
1338 *Oecologia* **68**, 623–628 (1986).  
1339
- 1340 [36] Mironov, A. D. in *Spatial and temporal organization of populations of the bank*  
1341 *vole, Clethrionomys glareolus* (eds Tamarin, R. H., Ostfeld, R. S., Pugh, S. R. &  
1342 Bujalska, G.) *Social Systems and Population Cycles in Voles* 181–192 (Birkhäuser  
1343 Basel, Basel, 1990).  
1344  
1345  
1346  
1347
- 1348 [37] Löfgren, O. Spatial organization of cyclic *Clethrionomys* females: occupancy of  
1349 all available space at peak densities? *Oikos* **72**, 29–35 (1995).  
1350  
1351
- 1352 [38] Koskela, E., Mappes, T. & Ylönen, H. Territorial behaviour and reproductive  
1353 success of bank vole *Clethrionomys glareolus* females. *Journal of Animal Ecology*  
1354 **66**, 341–349 (1997).  
1355  
1356  
1357
- 1358 [39] Jonsson, P., Hartikainen, T., Koskela, E. & Mappes, T. Determinants of repro-  
1359 ductive success in voles: space use in relation to food and litter size manipulation.  
1360 *Evolutionary Ecology* **16**, 455–467 (2002).  
1361  
1362  
1363
- 1364 [40] Montgomery, W. I. Trap-revealed home range in sympatric populations of  
1365 *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*. *Journal of Zoology* **189**, 535–540 (1979).  
1366  
1367
- 1368 [41] Vukićević-Radić, O., Matić, R., Kataranovski, D. & Stamenković, S. Spatial  
1369 organization and home range of *Apodemus flavicollis* and *A. agrarius* on Mt.  
1370 Avala, Serbia. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **52**, 81–96  
1371 (2006).  
1372  
1373  
1374  
1375
- 1376 [42] Bogdziewicz, M., Zwolak, R., Redosh, L., Rychlik, L. & Crone, E. E. Negative  
1377 effects of density on space use of small mammals differ with the phase of the  
1378 masting-induced population cycle. *Ecology and Evolution* **6**, 8423–8430 (2016).  
1379  
1380

- [43] Zegadło, E., Zegadło, P. & Jancewicz, E. Impact of coarse woody debris on habitat use of two sympatric rodent species in the temperate Białowieża Forest. *Forestry: An International Journal of Forest Research* **98**, 380–393 (2024).
- [44] Kołakowski, M., Jancewicz, E. & Kielan, E. Czasowa i przestrzenna aktywność nornicy rudej *Myodes (Clethrionomys) glareolus* i myszy leśnej *Apodemus flavicollis* w siedlisku grądowym Puszczy Białowieskiej. *Sylvan* **162**, 1029–1037 (2018).
- [45] Otis, D. L. & White, G. C. Autocorrelation of location estimates and the analysis of radiotracking data. *The Journal of Wildlife Management* **63**, 1039–1044 (1999).
- [46] R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2023). URL <https://www.R-project.org/>.
- [47] Wickham, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (Springer-Verlag New York, 2016). URL <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- [48] Worton, B. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling* **38**, 277–298 (1987).
- [49] Powell, R. A. in *Animal home ranges and territories and home range estimators* (ed. Pearl, M. C.) *Research Techniques in Animal Ecology Methods and Cases in Conservation Science*, 65–110 (Columbia University Press, New York, 2000).
- [50] Silva, I. *et al.* Autocorrelation-informed home range estimation: A review and practical guide. *Methods in Ecology and Evolution* **13**, 534–544 (2022).

- 1427 [51] Calenge, C. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis  
1428 of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* **197**, 516–519 (2006).  
1429  
1430
- 1431 [52] Calabrese, J. M., Fleming, C. H. & Gurarie, E. ctmm: an R package for analyz-  
1432 ing animal relocation data as a continuous-time stochastic process. *Methods in*  
1433 *Ecology and Evolution* **7**, 1124–1132 (2016).  
1434  
1435  
1436
- 1437 [53] Nilsen, E. B., Pedersen, S. & Linnell, J. D. C. Can minimum convex polygon  
1438 home ranges be used to draw biologically meaningful conclusions? *Ecological*  
1439 *Research* **23**, 635–639 (2008).  
1440  
1441  
1442
- 1443 [54] Tioli, S., Cagnacci, F., Stradiotto, A. & Rizzoli, A. Edge effect on density esti-  
1444 mates of a radiotracked population of yellow-necked mice. *The Journal of Wildlife*  
1445 *Management* **73**, 184–190 (2009).  
1446  
1447  
1448
- 1449 [55] Schoepf, I., Schmoehl, G., König, B., Pillay, N. & Schradin, C. Manipulation  
1450 of population density and food availability affects home range sizes of African  
1451 striped mouse females. *Animal Behaviour* **99**, 53–60 (2015).  
1452  
1453
- 1454 [56] Balluffi-Fry, J. *et al.* Why does animal home range size decrease with population  
1455 density? *Ecology* **106**, e70054 (2025).  
1456  
1457  
1458
- 1459 [57] Gliwicz, J. Space use in the root vole: basic patterns and variability. *Ecography*  
1460 **20**, 383–389 (1997).  
1461  
1462
- 1463 [58] Butts, S. R. & McComb, W. C. Associations of forest-floor vertebrates with coarse  
1464 woody debris in managed forests of western Oregon. *The Journal of Wildlife*  
1465 *Management* **64**, 95–104 (2000).  
1466  
1467  
1468
- 1469 [59] Riffell, S., Verschuyt, J., Miller, D. & Wigley, T. B. Biofuel harvests, coarse woody  
1470 debris, and biodiversity – a meta-analysis. *Forest Ecology and Management* **261**,  
1471  
1472

	878–887 (2011).	1473
		1474
[60]	Czarnecka, M. Coarse woody debris in temperate littoral zones: implications for biodiversity, food webs and lake management. <i>Hydrobiologia</i> <b>767</b> , 13–25 (2016).	1475
		1476
		1477
[61]	Loeb, S. C. Responses of small mammals to coarse woody debris in a southeastern pine forest. <i>Journal of Mammalogy</i> <b>80</b> , 460–471 (1999).	1478
		1479
		1480
		1481
		1482
[62]	Miklós, P. & Žiak, D. Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest. <i>Folia Zoologica</i> <b>51</b> , 275–288 (2002).	1483
		1484
		1485
		1486
		1487
[63]	Fauteux, D., Imbeau, L., Drapeau, P. & Mazerolle, M. J. Small mammal responses to coarse woody debris distribution at different spatial scales in managed and unmanaged boreal forests. <i>Forest Ecology and Management</i> <b>266</b> , 194–205 (2012).	1488
		1489
		1490
		1491
		1492
		1493
		1494
[64]	Suchomel, J., Šipoš, J. & Košulič, O. Management intensity and forest successional stages as significant determinants of small mammal communities in a lowland floodplain forest. <i>Forests</i> <b>11</b> (2020).	1495
		1496
		1497
		1498
		1499
		1500
[65]	Appleby, S. M., Bebre, I., Riebl, H., Balkenhol, N. & Seidel, D. Linking small mammal capture probability with understory structural complexity using a mobile laser scanning-derived metric: A case study. <i>Ecological Research</i> <b>39</b> , 360–367 (2024).	1501
		1502
		1503
		1504
		1505
		1506
		1507
		1508
[66]	Matthews, A. <i>et al.</i> The success of GPS collar deployments on mammals in Australia. <i>Australian Mammalogy</i> <b>35</b> , 65–83 (2013).	1509
		1510
		1511
		1512
[67]	Hofman, M. P. <i>et al.</i> Right on track? Performance of satellite telemetry in terrestrial wildlife research. <i>PLOS One</i> <b>14</b> , e0216223 (2019).	1513
		1514
		1515
		1516
		1517
		1518

1519 [68] Johansson, Ö., Kachel, S. & Weckworth, B. Guidelines for telemetry studies on  
1520 snow leopards. *Animals* **12** (2022).  
1521

1522

1523

1524

1525

1526

1527

1528

1529

1530

1531

1532

1533

1534

1535

1536

1537

1538

1539

1540

1541

1542

1543

1544

1545

1546

1547

1548

1549

1550

1551

1552

1553

1554

1555

1556

1557

1558

1559

1560

1561

1562

1563

1564

# Appendix A

**Table A1** Home range and core area sizes (m<sup>2</sup>) estimated by MCP and wAKDEc for each Af individual

Sex	Study site	ID	Number of locations	Home range		Core area	
				MCP	wAKDEc	MCP	wAKDEc
	R	AfFR01	42	1,553	2,426	113	544
Female	S	AfFS01	55	614	2,503	0	366
		AfFS02	54	1,565	1,816	46	271
		AfFS03	47	982	2,435	887	604
		AfFS04	57	1,001	2,561	154	497
		AfFS05	41	2,011	4,890	457	861
		AfFS06	42	1,249	3,187	403	674
		AfFS07	52	2,641	4,024	0	415
	T	AfFT01	50	320	632	202	172
		AfFT02	55	459	873	76	163
	R	AfMR01	49	1,935	3,840	31	491
Male	S	AfMS01	41	3,883	8,470	1,402	1957
		AfMS02	50	2,029	6,512	1,130	1,228
		AfMS03	55	2,214	5,620	2	551
		AfMS04	56	1,146	3,371	635	807
		AfMS05	57	5,545	9,980	1,942	2,306
		AfMS06	47	3,081	6,867	896	1,548
		AfMS07	53	921	2,342	114	313
		AfMS08	51	620	2,275	73	342
		AfMS09	37	1,087	1,751	7	184
		AfMS10	40	3,072	6,213	7	741
	T	AfMT01	44	1,904	3,506	121	824
		AfMT02	50	1,171	3,078	330	718
		AfMT03	42	560	4,581	376	1,166
		AfMT04	42	2,379	12,554	1,436	2,997
		AfMT05	34	341	1,885	40	271
		AfMT06	77	720	1,181	44	176
		AfMT07	67	302	762	46	95
		AfMT08	50	362	1,443	164	285

1611

1612 **Table A2** Home range and core area sizes (m<sup>2</sup>) estimated by MCP and wAKDEc for each Cg  
1613 individual

1614

Sex	Study site	ID	Number of locations	Home range		Core area	
				MCP	wAKDEc	MCP	wAKDEc
	R	CgFR01	25	332	867	52	234
		CgFR02	48	546	1,446	171	347
		CgFR03	23	297	1,071	69	222
Female	S	CgFS01	42	259	596	31	112
		CgFS02	38	2,298	5,577	672	1,227
		CgFS03	71	206	355	23	52
		CgFS04	56	447	726	20	101
		CgFS05	54	173	383	15	50
		CgFS06	50	446	704	62	162
		CgFS07	42	692	1,276	26	219
	T	CgFT01	47	803	1,849	327	461
	R	CgMR01	37	403	1,249	80	213
		CgMR02	21	1,295	3,209	93	581
Male	S	CgMS01	38	1,211	2,987	152	492
		CgMS02	58	3,906	6,352	473	1,101
		CgMS03	32	397	1,597	163	281
		CgMS04	70	1,013	2,656	473	720
		CgMS05	57	1,956	4,439	926	1,100
		CgMS06	64	4,040	15,939	2,879	4,652
		CgMS07	41	2,443	3,073	173	554
	T	CgMT01	27	272	747	19	114

1638

1639

1640

1641 **Table A3** Difference between CWD amount in different area types vs. study sites  
— summary metrics for all tracked animals

1642

1643

1644

1645

1646

1647

1648

1649

1650

1651

1652

1653

1654

1655

1656

CWD metric	Area type	Mean	90% confidence interval		p-value
			Min	Max	
Coverage (m <sup>2</sup> )	Home range	0.40	0.12	0.68	0.02
	Core area	0.89	0.18	1.59	0.04
	3-m buffer	1.27	0.71	1.83	0
	2-m buffer	1.89	1.17	2.61	0
	1-m buffer	2.73	1.57	3.88	0
Volume (m <sup>3</sup> )	Home range	0.08	0.02	0.14	0.03
	Core area	0.24	0.07	0.40	0.02
	3-m buffer	0.28	0.15	0.41	0
	2-m buffer	0.38	0.22	0.54	0
	1-m buffer	0.52	0.31	0.72	0

1657  
 1658  
 1659  
 1660  
 1661  
 1662  
 1663  
 1664  
 1665  
 1666  
 1667  
 1668  
 1669  
 1670  
 1671  
 1672  
 1673  
 1674  
 1675  
 1676  
 1677  
 1678  
 1679  
 1680  
 1681  
 1682  
 1683  
 1684  
 1685  
 1686  
 1687  
 1688  
 1689  
 1690  
 1691  
 1692  
 1693  
 1694  
 1695  
 1696  
 1697  
 1698  
 1699  
 1700  
 1701  
 1702

**Table A4** Difference between CWD amount in different area types vs. study sites — summary metrics per species

Species	CWD metric	Area type	Mean	90% confidence interval		p-value
				Min	Max	
Af	Coverage (m <sup>2</sup> )	Home range	0.34	0.07	0.61	0.04
		Core area	0.49	-0.05	1.03	0.13
		3-m buffer	0.76	0.15	1.38	0.04
		2-m buffer	1.40	0.53	2.28	0.01
		1-m buffer	1.96	0.82	3.09	0.01
	Volume (m <sup>3</sup> )	Home range	0.06	0	0.13	0.10
		Core area	0.13	-0.04	0.30	0.21
		3-m buffer	0.17	0.02	0.31	0.06
		2-m buffer	0.26	0.07	0.45	0.03
		1-m buffer	0.35	0.12	0.59	0.02
Cg	Coverage (m <sup>2</sup> )	Home range	0.48	-0.12	1.07	0.18
		Core area	1.31	-0.10	2.72	0.12
		3-m buffer	1.97	0.93	3.00	0
		2-m buffer	2.56	1.31	3.81	0
		1-m buffer	3.79	1.48	6.11	0.01
	Volume (m <sup>3</sup> )	Home range	0.11	-0.01	0.23	0.13
		Core area	0.35	0.05	0.66	0.06
		3-m buffer	0.43	0.20	0.67	0
		2-m buffer	0.55	0.28	0.82	0
		1-m buffer	0.74	0.37	1.12	0

1703  
1704  
1705  
1706  
1707  
1708  
1709  
1710  
1711  
1712  
1713  
1714  
1715  
1716  
1717  
1718  
1719  
1720  
1721  
1722  
1723  
1724  
1725  
1726  
1727  
1728  
1729  
1730  
1731  
1732  
1733  
1734  
1735  
1736  
1737  
1738  
1739  
1740  
1741  
1742  
1743  
1744  
1745  
1746  
1747  
1748

**Table A5** Difference between CWD amount in different area types vs. study sites — summary metrics for Af per sex

Species	CWD metric	Area type	Mean	90% confidence interval		p-value
				Min	Max	
Af males	Coverage (m <sup>2</sup> )	Home range	0.13	-0.10	0.36	0.34
		Core area	0.09	-0.63	0.82	0.81
		3-m buffer	0.59	-0.22	1.41	0.22
		2-m buffer	1.12	0.02	2.23	0.10
		1-m buffer	1.54	0.17	2.90	0.07
	Volume (m <sup>3</sup> )	Home range	0.01	-0.04	0.07	0.64
		Core area	0.05	-0.15	0.24	0.67
		3-m buffer	0.16	-0.03	0.35	0.16
		2-m buffer	0.26	0.02	0.51	0.08
		1-m buffer	0.37	0.06	0.67	0.05
Af females	Coverage (m <sup>2</sup> )	Home range	0.60	0.05	1.15	0.08
		Core area	1.02	0.13	1.91	0.07
		3-m buffer	1.09	0.06	2.12	0.09
		2-m buffer	1.94	0.29	3.59	0.06
		1-m buffer	2.76	0.48	5.03	0.05
	Volume (m <sup>3</sup> )	Home range	0.12	-0.01	0.25	0.12
		Core area	0.23	-0.13	0.60	0.25
		3-m buffer	0.18	-0.09	0.45	0.25
		2-m buffer	0.26	-0.10	0.63	0.22
		1-m buffer	0.33	-0.09	0.75	0.19

1749  
 1750  
 1751  
 1752  
 1753  
 1754  
 1755  
 1756  
 1757  
 1758  
 1759  
 1760  
 1761  
 1762  
 1763  
 1764  
 1765  
 1766  
 1767  
 1768  
 1769  
 1770  
 1771  
 1772  
 1773  
 1774  
 1775  
 1776  
 1777  
 1778  
 1779  
 1780  
 1781  
 1782  
 1783  
 1784  
 1785  
 1786  
 1787  
 1788  
 1789  
 1790  
 1791  
 1792  
 1793  
 1794

**Table A6** Difference between CWD amount in different area types vs. study sites — summary metrics for Cg per sex

Species	CWD metric	Area type	Mean	90% confidence interval		p-value
				Min	Max	
Cg males	Coverage (m <sup>2</sup> )	Home range	0.37	-0.67	1.41	0.51
		Core area	0.50	-0.57	1.58	0.38
		3-m buffer	2.62	1.33	3.90	0
		2-m buffer	3.47	1.52	5.41	0.01
		1-m buffer	5.23	0.73	9.73	0.06
		Volume (m <sup>3</sup> )	0.01	-0.18	0.20	0.90
Cg females	Coverage (m <sup>2</sup> )	Home range	0.55	-0.33	1.42	0.28
		Core area	1.81	-0.55	4.18	0.19
		3-m buffer	1.37	-0.34	3.09	0.18
		2-m buffer	1.73	-0.03	3.48	0.10
		1-m buffer	2.48	0.19	4.78	0.08
		Volume (m <sup>3</sup> )	0.18	0	0.35	0.10
Cg females	Volume (m <sup>3</sup> )	Core area	0.46	-0.04	0.97	0.12
		3-m buffer	0.41	0.05	0.77	0.07
		2-m buffer	0.48	0.10	0.85	0.05
		1-m buffer	0.68	0.17	1.19	0.04



Warszawa, 30.10.2025

mgr Emilia Zegadło  
pinocytoza@gmail.com

**Rada Dyscypliny Nauki Leśne  
Szkoły Głównej Gospodarstwa  
Wiejskiego w Warszawie**

### **Oświadczenie o współautorstwie**

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

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

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu koncepcji artykułu, analizie i opracowaniu zebranej literatury naukowej, przygotowaniu manuskryptu i obsłudze procesu składania manuskryptu do publikacji.

Podpis

*Emilia Zegadło*

Warszawa, 30.10.2025

dr hab. Elżbieta Jancewicz  
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa  
Instytut Nauk Leśnych  
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie  
ul. Nowoursynowska 159  
02-776 Warszawa  
elzbieta\_jancewicz@sggw.edu.pl

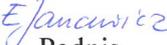
**Rada Dyscypliny Nauki Leśne**  
**Szkoły Głównej Gospodarstwa**  
**Wiejskiego w Warszawie**

#### **Oświadczenie o współautorstwie**

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

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

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu koncepcji artykułu oraz krytycznej edycji manuskryptu.

  
Podpis

Warszawa, 30.10.2025

mgr Emilia Zegadło  
pinocytoza@gmail.com

**Rada Dyscypliny Nauki Leśne  
Szkoły Głównej Gospodarstwa  
Wiejskiego w Warszawie**

### **Oświadczenie o współautorstwie**

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Zegadło E, Zegadło P, Jancewicz E. 2025. Impact of coarse woody debris on habitat use of two sympatric rodent species in the temperate Białowieża Forest. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 98, 3: 380–393

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na zdobyciu funduszu na prowadzenie badań, opracowanie koncepcji projektu, obsłudze formalnej projektu finansowanego z ramienia Narodowego Centrum Nauki, zebraniu danych terenowych, opracowaniu koncepcji artykułu, zgromadzeniu, analizie i opracowaniu zebranej literatury naukowej, przygotowaniu manuskryptu, obsłudze procesu składania manuskryptu do publikacji oraz odpowiedzi na recenzje.

Podpis

*Emilia Zegadło*

Warszawa, 30.10.2025

dr hab. Elżbieta Jancewicz  
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa  
Instytut Nauk Leśnych  
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie  
ul. Nowoursynowska 159  
02-776 Warszawa  
elzbieta\_jancewicz@sggw.edu.pl

**Rada Dyscypliny Nauki Leśne**  
**Szkoły Głównej Gospodarstwa**  
**Wiejskiego w Warszawie**

### **Oświadczenie o współautorstwie**

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Zegadło E, Zegadło P, Jancewicz E. 2025. Impact of coarse woody debris on habitat use of two sympatric rodent species in the temperate Białowieża Forest. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 98, 3: 380–393

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na pomocy w zdobyciu funduszu na prowadzenie badań, opracowaniu koncepcji projektu, zebraniu danych terenowych, krytycznej edycji manuskryptu.

  
Podpis

Warszawa, 30.10.2025

dr Piotr Zegadło  
Akademia Leona Koźmińskiego  
ul. Jagiellońska 57/59  
03-301 Warszawa  
pzegadlo@gmail.com

**Rada Dyscypliny Nauki Leśne  
Szkoły Głównej Gospodarstwa  
Wiejskiego w Warszawie**

### **Oświadczenie o współautorstwie**

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Zegadło E, Zegadło P, Jancewicz E. 2025. Impact of coarse woody debris on habitat use of two sympatric rodent species in the temperate Białowieża Forest. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 98, 3: 380–393

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na zebraniu danych terenowych, opracowaniu koncepcji artykułu, analizie i wizualizacji danych, krytycznej edycji manuskryptu, obsłudze procesu składania artykułu do publikacji i odpowiedzi na recenzje.

Podpis



Warszawa, 30.10.2025

mgr Emilia Zegadło  
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa  
Instytut Nauk Leśnych  
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie  
ul. Nowoursynowska 159  
02-776 Warszawa  
pinocytoza@gmail.com

**Rada Dyscypliny Nauki Leśne**  
**Szkoły Głównej Gospodarstwa**  
**Wiejskiego w Warszawie**

### **Oświadczenie o współautorstwie**

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Zegadło E., Zegadło P., Jancewicz E. The role of coarse woody debris distribution for the spatial organization of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in Białowieża Forests

- artykułu przygotowanego do złożenia do czasopisma,

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na zdobyciu funduszy na prowadzenie badań, opracowanie koncepcji projektu, obsłudze formalnej projektu finansowanego z ramienia Narodowego Centrum Nauki, zebraniu danych terenowych, opracowaniu koncepcji artykułu, zgromadzeniu, analizie i opracowaniu zebranej literatury naukowej, przygotowaniu manuskryptu.

Podpis

*Emilia Zegadło*

Warszawa, 30.10.2025

dr hab. Elżbieta Jancewicz  
Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa  
Instytut Nauk Leśnych  
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie  
ul. Nowoursynowska 159  
02-776 Warszawa  
elzbieta\_jancewicz@sggw.edu.pl

**Rada Dyscypliny Nauki Leśne  
Szkoły Głównej Gospodarstwa  
Wiejskiego w Warszawie**

#### **Oświadczenie o współautorstwie**

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Zegadło E., Zegadło P., Jancewicz E. The role of coarse woody debris distribution for the spatial organization of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in Białowieża Forests

- artykułu przygotowanego do złożenia do czasopisma,

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na pomocy w zdobyciu funduszu na prowadzenie badań, opracowaniu koncepcji projektu, zebraniu danych terenowych, krytycznej edycji manuskryptu.

  
Podpis

Warszawa, 30.10.2025

dr Piotr Zegadło  
Akademia Leona Koźmińskiego  
ul. Jagiellońska 57/59  
03-301 Warszawa  
pzegadlo@gmail.com

**Rada Dyscypliny Nauki Leśne  
Szkoły Głównej Gospodarstwa  
Wiejskiego w Warszawie**

### **Oświadczenie o współautorstwie**

Niniejszym oświadczam, że w pracy:

Zegadło E., Zegadło P., Jancewicz E. The role of coarse woody debris distribution for the spatial organization of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in Białowieża Forests

- artykułu przygotowanego do złożenia do czasopisma,

mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu koncepcji artykułu, zebraniu danych terenowych, analizie i wizualizacji danych, krytycznej edycji manuskryptu.

Podpis

