

Autoreferat

1. Imię i nazwisko: MARCIN CHURSKI
2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe lub artystyczne – z podaniem podmiotu nadającego stopień, roku ich uzyskania oraz tytułu rozprawy doktorskiej.
 - 2015 stopień naukowy doktora uzyskany na Uniwersytecie Warszawskim, Wydział Biologii; tytuł rozprawy doktorskiej: „Wpływ ocienienia na odporność podokapowego odnowienia drzew na zgryzanie przez ssaki kopytne w lasach naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego”.
 - 2006 tytuł zawodowy magistra uzyskany na Szwedzkim Uniwersytecie Rolniczym (Swedish Agricultural University, SLU) w Alnarp, w Szwecji; tytuł pracy magisterskiej: „Age structure and diameter distribution in a southern Swedish beech forest”.
 - 2004 tytuł zawodowy magistra uzyskany na Akademii Rolniczej im. Augusta Cieszkowskiego w Poznaniu (aktualnie Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu); tytuł pracy magisterskiej: “Wierzba borówkolistna (*Salix myrtilloides* L.) w rejonie dolnej Wisły. Występowanie, zagrożenia i ochrona”.
3. Informacja o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych lub artystycznych.
 - Od 04.01.2007 roku zatrudniony w Instytucie Biologii Ssaków Polskiej Akademii Nauk w Białowieży (do 31.12.2010 Zakład Badania Ssaków Polskiej Akademii Nauk), od 01.06.2015 roku na stanowisku adiunkta.
4. Omówienie osiągnięć, o których mowa w art. 219 ust. 1 pkt. 2 ustawy z dnia 20 lipca 2018 r. Prawo o szkolnictwie wyższym i nauce (Dz. U. z 2021 r. poz. 478 z późn. zm.). Omówienie to winno dotyczyć merytorycznego ujęcia przedmiotowych osiągnięć, jak i w sposób precyzyjny określać indywidualny wkład w ich powstanie, w przypadku, gdy dane osiągnięcie jest dziełem współautorskim, z uwzględnieniem możliwości wskazywania dorobku z okresu całej kariery zawodowej.

Przystosowania drzew do zgryzania przez duże ssaki roślinożerne i do pożarów: znaczenie dla struktury i funkcjonowania europejskich ekosystemów strefy umiarkowanej

Wstęp

Uznaje się, że lasy europejskie strefy umiarkowanej są kształtowane głównie przez takie czynniki jak opady, temperatura i zasobność gleby. Potencjalna rola dużych ssaków roślinożernych i pożarów jest na ogół pomijana, pomimo rosnącej wiedzy o ich długotrwałej obecności i znaczeniu w Europie i na świecie (Bond i Keeley, 2005; Niklasson i in., 2010; Svenning, 2002). W ujęciu globalnym, ogień i duże ssaki roślinożerne są dwoma głównymi konsumentami nadziemnej biomasy roślin, szczególnie w tropikach, gdzie ich wpływ na ewolucję roślin i strukturę ekosystemów jest dobrze udokumentowany (Archibald i in., 2019; Archibald i Hempson, 2016; Bond, 2005; Bond i Keeley, 2005). Badania wskazują, że zbiorowiska roślinne przystosowane do pożarów i roślinożerców, w tych samych warunkach klimatycznych i siedliskowych, różnią się składem gatunkowym, strukturą i cechami funkcjonalnymi roślin (Charles-Dominique i in., 2016; Kruger i in., 2017). Ogień i roślinożerność można zatem postrzegać jako ‘filtry’ ekologiczne, które zatrzymują w zbiorowisku tylko te rośliny, które posiadają cechy umożliwiające przetrwanie i rozmnażanie, i które w przeciwnym razie nie utrzymałyby się w zbiorowisku (Archibald i Hempson, 2016; Belsky, 1992). Badania sugerują, że zarówno roślinożerność jak i pożary, pomimo odmiennego charakteru (czynnik biotyczny vs. abiotyczny) mogą być postrzegane w tych samych kategoriach, w kontekście wpływu na rośliny i zbiorowiska roślinne. Tradycyjnie jednak w literaturze naukowej, ogień był najczęściej postrzegany jako tzw. zaburzenie (ang. *disturbance*), podczas gdy roślinożerność była najchętniej rozpatrywana w kategoriach relacji drapieżnik-ofiara (ang. *predator-prey interactions*). Jednak żadna z tych ram teoretycznych nie jest w pełni satysfakcjonująca (Archibald i Hempson, 2016; Bond i Keeley, 2005; Evans i in., 1989; McNaughton, 1983). Obecnie, coraz więcej dowodów wskazuje na to, że należy traktować roślinożerność i ogień jako ‘konsumentów’ biomasy roślinnej. Takie spojrzenie może być przydatne z kilku powodów (Bond i Keeley, 2005). Po pierwsze, w ciągu całego życia, rośliny mogą być wielokrotnie narażone zarówno na działanie ognia, jak i roślinożerców. Po drugie, intensywność i częstotliwość pożarów i roślinożerności zależy w pewnym stopniu od cech poszczególnych gatunków lub osobników roślin (Cromsigt i Kuijper, 2011; Hempson i in., 2015; Platt i in., 2016). Dlatego też, w przeciwieństwie do zaburzeń

takich jak susza, może istnieć sprzężenie zwrotne między składem gatunkowym zbiorowiska a tymi konsumentami, co może działać zarówno promująco jak i hamująco na intensywność i częstotliwość występowania tych konsumentów. Wreszcie, w przeciwieństwie do większości relacji drapieżnik-ofiara, istnieje duże prawdopodobieństwo, że niektóre rośliny przetrwają, a nawet skorzystają z utraty biomasy spowodowanej działaniem konsumentów (Bond i Keeley, 2005; Charles-Dominique i in., 2016; Gagnon i in., 2010; Strauss i Agrawal, 1999).

Istotną cechą charakteryzującą konsumentów roślin, w kontekście wpływu na drzewa, jest ich ograniczona strefa oddziaływania w płaszczyźnie pionowej. W przypadku pożarów struktura wysokości drzew - częściowo zależna od średnicy pnia i grubości kory - ma zasadnicze znaczenie dla określenia reakcji drzew na powtarzające się pożary, np. na sawannach (Bond, 2019; Higgins i in., 2007; Hoffmann, 1999) pionowa strefa wpływu pożarów znana jest jako ‘pułapka pożarowa’ (ang. *fire trap*), powyżej której ogień minimalnie wpływa na drzewa (Archibald i Bond, 2003; Bond i in., 2012). Dwie linie dowodów sugerują, że podobny model – ‘pułapka zgryzania’ - może być również przydatny w konceptualizacji efektów zgryzania. Po pierwsze, częste występowanie wysokości, do której obserwujemy zgryzanie (tzw. ‘linia zgryzania’, ang. *browsing line*) na obszarach o wysokim zagęszczeniu roślinożerców sugeruje, że wpływ roślinożerców ma strukturę wysokościową i że drzewa poniżej pewnego progu wysokości są eliminowane przez roślinożerców (Staver i in., 2009; Staver i Bond, 2014). Po drugie, analizy historyczne, w tym analizy pyłkowe i długoterminowe badania przyrostów rocznych drzew, sugerują, że kohorty drzew na sawannach mogą powstawać po historycznych spadkach liczebności populacji roślinożerców (Prins i van der Jeugd, 1993). Wskazuje to, że drzewa osiągają pewien rozmiar, przy którym stają się znacznie mniej podatne na negatywne skutki zgryzania (Staver i Bond, 2014). Uwzględnienie demografii drzew jest zatem kluczowe w analizie wpływu konsumentów na dynamikę zbiorowisk roślinnych - ssaki roślinożerne i pożary powstrzymują rozwój drzew, trzymając je w stadium juwenilnym, czyli prowadzą do tzw. ‘demograficznych wąskich gardeł’ (ang. *demographic bottlenecks*, Bond i in., 2012). W konsekwencji, uwzględnienie ‘wąskich gardeł demograficznych’ w analizach dynamiki populacji roślin na sawannach, doprowadziło do zastąpienia ‘hipotezy równowagi’ (ang. *equilibrium hypothesis*) populacji drzew ‘hipotezą demograficznej nie-równowagi’ (ang. *explicitly demographic non-equilibrium hypothesis*), która dużo lepiej wyjaśnia przestrzenno-czasową zmienność roślinności drzewiastej na sawannach (Bond, 2008; Sankaran i in., 2004). Uważa się, że kluczowymi etapami demograficznymi, które w największym stopniu ograniczają wzrost populacji drzew

w obliczu konsumentów, są 1) przejście od młodego (juwenilnego) osobnika do dojrzałego drzewa oraz 2) śmiertelność dużych drzew (Higgins i in., 2000; Midgley i in., 2010; Midgley i Bond, 2001). W tym ujęciu, tylko te osobniki i gatunki, które są przystosowane do zgryzania lub epizodycznych pożarów, mogą przetrwać, przejść do następnego etapu demograficznego i się rozmnażać. Ponieważ skupienie się na jednym gatunku nie informuje o roli i wpływie określonych roślin na ekosystem, zamiast tego bada się pewne ich kluczowe cechy (określane jako cechy funkcjonalne). Badanie struktury i funkcjonowania zbiorowisk roślinnych będących pod silnym wpływem konsumentów w strefie umiarkowanej przy użyciu cech funkcjonalnych roślin, jest nowatorskim podejściem i może prowadzić do ważnych spostrzeżeń w ekologii tych ekosystemów. Jak dotąd jednak, wpływ dużych ssaków roślinożernych i ognia na różne gatunki drzew i różnorodność ich cech funkcjonalnych był zbadany w niewielkim stopniu w europejskich lasach strefy umiarkowanej.

Zagadnienia te wpisują się w debatę naukową o ogólnosiwiatowym zasięgu dotyczącą znaczenia oddolnych i odgórnych czynników w kształtowaniu struktury ekosystemów oraz biomów (Bond, 2005; Bond i in., 2005; Moncrieff i in., 2016; Polis, 1999). Istnieje ogólna zgoda co do tego, że oba czynniki wpływają na zbiorowiska roślinne, ale pozostaje pytanie, jakie jest ich względne znaczenie (Erdős i in., 2022; Gripenberg i Roslin, 2007; Kuijper, Cromsigt, i in., 2010; Polis i Strong, 1996). Badania prowadzone w ekosystemach otwartych (np. sawanny, stepy) sugerują, że równowaga sił odgórnych i oddolnych zmienia się w zależności od gradientów środowiskowych lub produktywności (Hopcraft i in., 2010; Staver i in., 2017). Stosunkowo mniej wiadomo jak to funkcjonuje w lasach (np. Dyer i Letourneau, 1999; Ramirez i in., 2023; Reed i in., 2023). W naturalnych lasach strefy umiarkowanej, rekrutacja drzew zazwyczaj zależy od powstawania luk w koronach drzew (Yamamoto, 2000). Większość gatunków korzysta ze zwiększonej dostępności światła i wykazuje wyższy wzrost i rekrutację w lukach. Jednak zwiększony poziom światła może również zwiększyć pokrycie roślinnością zielną, która stanowi konkurencję dla siewek drzew, hamując ich wzrost (Kuijper, Cromsigt, i in., 2010; Modrý i in., 2004). Ponadto, zasobność gleby jest ważnym czynnikiem determinującym wzrost siewek (Coates i in., 2013), może zatem wpływać na wrażliwość drzew na działanie konsumentów. Ponieważ warunki klimatyczne ograniczają wzrost biomasy roślin w skali globalnej, a zasoby silnie modyfikują dostępność składników odżywczych i wilgotność gleby w skali regionalnej i lokalnej, kluczowe jest uwzględnienie tych czynników w badaniach nad wpływem konsumentów na strukturę i funkcjonowanie ekosystemów.

Badania nad ekologią dużych ssaków roślinożernych i pożarów w Europie mają duże znaczenie dla ochrony bioróżnorodności. Obserwuje się postępujący zanik gatunków roślin i zwierząt związanych z ekosystemami otwartymi w Europie (Bommarco i in., 2014; Bullock i in., 2011; Cousins i Eriksson, 2008; Eriksson i in., 2002). Wysiłki związane z ich ochroną nie zawsze są skuteczne (Bakker i Berendse, 1999). Często stosowana ochrona pasywna nie daje oczekiwanych rezultatów prowadząc w dłuższym okresie do zarastania tych unikalnych i bogatych w gatunki zespołów przez drzewa i krzewy, stopniowego zacieniania i zanikania gatunków światłożądnych. Stosowane czasem zabiegi ochronne, takie jak maszynowe wykaszanie, czy wycinka drzew i krzewów są kosztowne, ich skutki są często krótkotrwałe i dodatkowo niekorzystne dla środowiska. W odpowiedzi na te problemy w ostatnich latach opracowany został nowy model aktywnej ochrony, którego kluczowym założeniem jest ponowne wprowadzanie do ekosystemów dużych ssaków roślinożernych (ang. *rewilding*). W ramach tej działalności w wielu miejscach w Europie reintrodukowano żubra (*Bison bonasus*). Często stosuje się również wypas za pomocą bydła lub koni, przy czym nieraz używa się tzw. ras prymitywnych. Pożary kontrolowane w kontekście ochrony przyrody stosuje się obecnie w Środkowej Europie bardzo rzadko, choć historycznie były regularnie wykorzystywane w tradycyjnym rolnictwie (Erdős i in., 2022; np. Ziobro i in., 2016). Z drugiej strony, pojawiają się obawy, że niekontrolowany wzrost populacji dzikich zwierząt kopytnych może spowodować utratę różnorodności biologicznej i wzrost konfliktów między człowiekiem a dzikimi zwierzętami, szczególnie na obszarach, gdzie priorytetem jest leśnictwo i rolnictwo. Równie duże obawy budzą zmiany klimatu, które w Europie przekładają się na coraz częstsze i dłuższe okresy suszy i upałów, sprzyjające pożarom. Ponieważ duże ssaki roślinożerne i pożary pełnią fundamentalną rolę w kształtowaniu struktury i funkcjonowania ekosystemów na świecie, stanowią tym samym kluczowe czynniki dla badań ekologicznych oraz działań ochronnych. Oba aspekty, tj. obawy związane z rosnącą liczbą roślinożerców lub ich oddziaływaniem i rosnącym ryzykiem występowania pożarów oraz ich ważną rolę ekologiczną i ewolucyjną, wymagają dokładnego zrozumienia interakcji między roślinożercami i pożarami a zbiorowiskami roślinnymi w Europie.

W prezentowanym cyklu, powiązanych tematycznie artykułów naukowych, zawarłem odpowiedzi na następujące problemy badawcze:

1. Jakie gatunki roślin (ze szczególnym uwzględnieniem drzew) wchodzi w skład diety jelenia i żubra w Puszczy Białowieskiej? Jaki wpływ na dietę tych dużych

roślinożerców mają takie czynniki jak ryzyko drapieżnictwa i forma zarządzania obszarem leśnym (Park Narodowy vs. las gospodarczy)?

2. Czy ssaki roślinożerne są w stanie zahamować przyrost drzew poprzez zgryzanie w lukach? Jaka jest przeżywalność i przyrost na wysokość dominujących i preferowanych przez dzikie ssaki kopytne gatunków drzew w zależności od zgryzania i dostępności zasobów?
3. Jakie przystosowania charakteryzują dominujące i preferowane przez dzikie ssaki kopytne gatunki drzew w odpowiedzi na zgryzanie w lasach strefy umiarkowanej?
4. Jaki jest wpływ pożarów i dużych roślinożerców na przyrost i przeżywalność pospolitych gatunków drzew? Czy strategie przetrwania drzew w stosunku do ognia różnią się od strategii przetrwania zgryzania?

Publikacja 1. Churski, M., Spitzer, R., Coissac, E., Taberlet, P., Lescinskaite, J., van Ginkel, H. A. L., Kuijper, D. P. J., i Cromsigt, J. P. G. M. (2021). How do forest management and wolf space-use affect diet composition of the wolf's main prey, the red deer versus a non-prey species, the European bison? *Forest Ecology and Management*, 479(118620), 118620. *Mój wkład w tej publikacji to: uzyskanie finansowania, zaplanowanie i koncepcja badań, prace terenowe, analiza danych, napisanie manuskryptu, korekta kolejnych wersji manuskryptu, złożenie manuskryptu do redakcji (autor korespondencyjny).*

Aby zrozumieć wpływ dzikich ssaków kopytnych na strukturę i funkcjonowanie ekosystemu leśnego należy dogłębnie zrozumieć czynniki determinujące ich zachowania żerowe, a zwłaszcza wybiórczość pokarmową i skład diety. Wiedza o tych procesach może być także pomocna by łagodzić negatywny wpływ wysokich zagęszczeń dzikich ssaków kopytnych w lasach gospodarczych. To dieta w dużej mierze determinuje wpływ roślinożerców na gatunki drzew o wartości gospodarczej lub ochronnej (np. na dąb szypułkowy, *Quercus robur*). Tradycyjne metody określania diety dzikich ssaków kopytnych oparte na histologicznej analizie treści żołądka (np. Dzieciolowski, 1970) są pracochłonne oraz inwazyjne (wymagają dostępu do żołądków), w rezultacie udaje się na ogół przeanalizować relatywnie niewielką liczbę prób. Postępy dokonane w ostatnich latach w metodach analizy diety w oparciu o techniki DNA-metabarcoding (Ibanez i in., 2013; Taberlet i in., 2012; Valentini i in., 2009) otworzyły nowe możliwości eksploracji, zwłaszcza w zakresie badania sezonowej zmienności składu diety lub jednoczesnego porównywania

szeregu gatunków (np. Tripler i in., 2005) na dużych obszarach przestrzennych (Spitzer i in., 2019). W tej metodzie, próby do analiz DNA uzyskuje się z odchodów zwierząt, co pozwala na badanie wzorców składu diety w skalach przestrzennych i czasowych, które wcześniej były bardzo trudne do zrealizowania. Ważnymi czynnikami mającymi wpływ na skład diety u dzikich ssaków kopytnych jest dostępność pokarmu roślinnego (np. Spitzer i in., 2020) oraz drapieżnictwo (Hernández i Laundré, 2005), w przypadku gatunków padających ofiarami drapieżników. Wiedza dotycząca wpływu drapieżników na skład diety ich ofiar pochodzi głównie z dużych i zachowanych w stanie naturalnym obszarów Ameryki Północnej (np. Park Narodowy Yellowstone) lub Afryki (Christianson i Creel, 2008; Ripple i Beschta, 2012; Valeix i in., 2009). W ekosystemach naturalnych, dostępność pokarmu roślinnego jest zależna od procesów oddolnych - klimatu i warunków glebowych. W ekosystemach leśnych, dodatkowym czynnikiem modyfikującym istotnie dostępność i różnorodność pokarmu roślinnego jest dostępność światła (tzn. luki, Bobiec, 2007). W Europie niewiele pozostało ekosystemów w stanie naturalnym, a większość lasów podlega jakiejś formie zarządzania, np. gospodarce leśnej, której wpływ na dostępność pokarmu roślinnego jest znacząca w porównaniu do lasów podlegających ochronie ścisłej (Reimoser i Gossow, 1996). Ogólnie, wiemy bardzo niewiele o tym, jak praktyki leśne oddziałują z ryzykiem drapieżnictwa, wpływając na dietę zwierząt kopytnych w krajobrazach zdominowanych przez człowieka.

W niniejszej pracy przeanalizowano wpływ formy zarządzania obszarem leśnym i użytkowania przestrzeni przez wilka (*Canis lupus*) na skład diety jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*) i żubra (*Bison bonasus*) w Puszczy Białowieskiej. Jeleń jest gatunkiem dominującym pod względem liczebności i biomasy w Puszczy Białowieskiej, a żubr pod względem masy, stąd można się spodziewać, że te dwa gatunki będą miały największe znaczenie dla odnowienia drzew. Dodatkowo, ich preferencje pokarmowe znacznie się nakładają w skali roku, ale jeleń szlachetny często pada ofiarą wilka, podczas gdy żubr rzadko. Oznacza to, że jeleń szlachetny silnie reaguje na ryzyko drapieżnictwa ze strony wilka, dlatego postawiono hipotezę, że jego dieta zmienia się w zależności od intensywności wykorzystania przestrzeni przez wilka, podczas gdy dieta żubra nie ulega zmianie. Porównano skład diety obu gatunków między dwoma kontrastującymi systemami zarządzania obszarem leśnym: parkiem narodowym zarządzanym jako obszar chroniony (brak polowań, brak działalności leśnej, ograniczona turystyka) i sąsiednim lasem gospodarczym. Zebrano odchody żubrów i jeleni wzdłuż transektów na obszarach często lub rzadko wykorzystywanych przez wilki, w obu typach zarządzania i przeanalizowano skład diety za

pomocą metody DNA-metabarcoding.

Wyniki badań pokazały, że, w 80% na dietę jelenia i żubra składa się odpowiednio 15 i 17 taksonów roślin. Rośliny z rodzin *Betulaceae* (grab zwyczajny *Carpinus betulus*, leszczyna pospolita *Corylus avellana*, 28,2%), rodzaj *Rubus* - malina i jeżyna (15,9%) i groszek łąkowy *Lathyrus pratensis* (5,6%) były najbardziej dominującymi składnikami w diecie żubrów, stanowiąc łącznie 49,7%. W diecie jeleni najczęściej występowały rośliny z rodziny *Betulaceae* (19,8%) i *Salicaceae* (9,19%) oraz rodzaju *Rubus* (14,4%) i *Quercus* (6,29%). W parku narodowym zarówno żubry, jak i jelenie miały wyższy udział gatunków drzew liściastych w diecie (żubry 39%, jelenie 42%) niż w lasach gospodarczych (żubry 26%, jelenie 28%). Dieta żubrów zawierała większy odsetek krzewów, a w szczególności malin i jeżyn (rodzaj *Rubus*), w zagospodarowanym lesie (krzewy 29%, rodzaj *Rubus* 31%), w porównaniu z parkiem narodowym (krzewy 21%, rodzaj *Rubus* 8%). Jedynie w parku narodowym jelenie zjadały więcej gatunków drzew liściastych (51%) i mniej roślin zielnych (23%) na obszarze o wysokim stopniu użytkowania przez wilki w porównaniu do obszaru o niskim stopniu użytkowania przez wilki (33% drzew liściastych i 37% roślin zielnych). Żubry wykazały jakościowo podobną zmianę w składzie diety jak jelenie w odniesieniu do wzorców użytkowania obszaru przez wilka, ale zmiana ta nie była istotna statystycznie.

Znaczenie

Wyniki tego badania wskazują, że zarówno w diecie jeleni jak i żubrów duże znaczenie mają gatunki drzewiaste, zwłaszcza z rodziny *Betulaceae*, co w Puszczy Białowieskiej oznacza graba i leszczynę (brzozy, *Betula* sp. występują dużo rzadziej). Grab zwyczajny jest dominującym gatunkiem w Puszczy Białowieskiej, tworzącym drzewostan, a jego udział stale rośnie, mimo przyrostu liczebności populacji jelenia i żubra w ostatnich 70 latach (Kuijper, Jędrzejewska, i in., 2010). Ponadto wyniki pokazują, że gospodarka leśna kształtuje skład diety obu gatunków zwierząt kopytnych. Dodatkowo, jelenie wykazywały większe zmiany w składzie diety niż żubry na obszarach o wysokim i niskim wykorzystaniu przestrzeni przez wilki. Sugeruje to, że oprócz różnic siedliskowych, ryzyko drapieżnictwa może odgrywać znaczącą rolę w kształtowaniu diety jeleni. Podczas gdy wcześniejsze badania w Puszczy Białowieskiej wykazały, że wilki wpływają na zachowanie jeleni podczas żerowania w mniejszej skali, niniejsze analizy sugerują, że może to potencjalnie prowadzić do zmian w składzie ich diety i powodować zwiększenie udziału gatunków drzew liściastych, takich jak grab. W konsekwencji może to prowadzić do zwiększenia presji zgryzania na niektóre gatunki

drzew, a zatem silnie wpływać na skład gatunkowy odnowienia drzew zmieniając strukturę gatunkową lasu.

Publikacja 2. Churski, M., Bubnicki, J. W., Jędrzejewska, B., Kuijper, D. P. J., i Cromsigt, J. P. G. M. (2017). Brown world forests: increased ungulate browsing keeps temperate trees in recruitment bottlenecks in resource hotspots. *New Phytologist*, 214(1), 158–168. *Mój wkład w tej publikacji to: uzyskanie finansowania, zaplanowanie i koncepcja badań, prace terenowe, analiza danych, napisanie manuskryptu, korekta kolejnych wersji manuskryptu, złożenie manuskryptu do redakcji (autor korespondencyjny).*

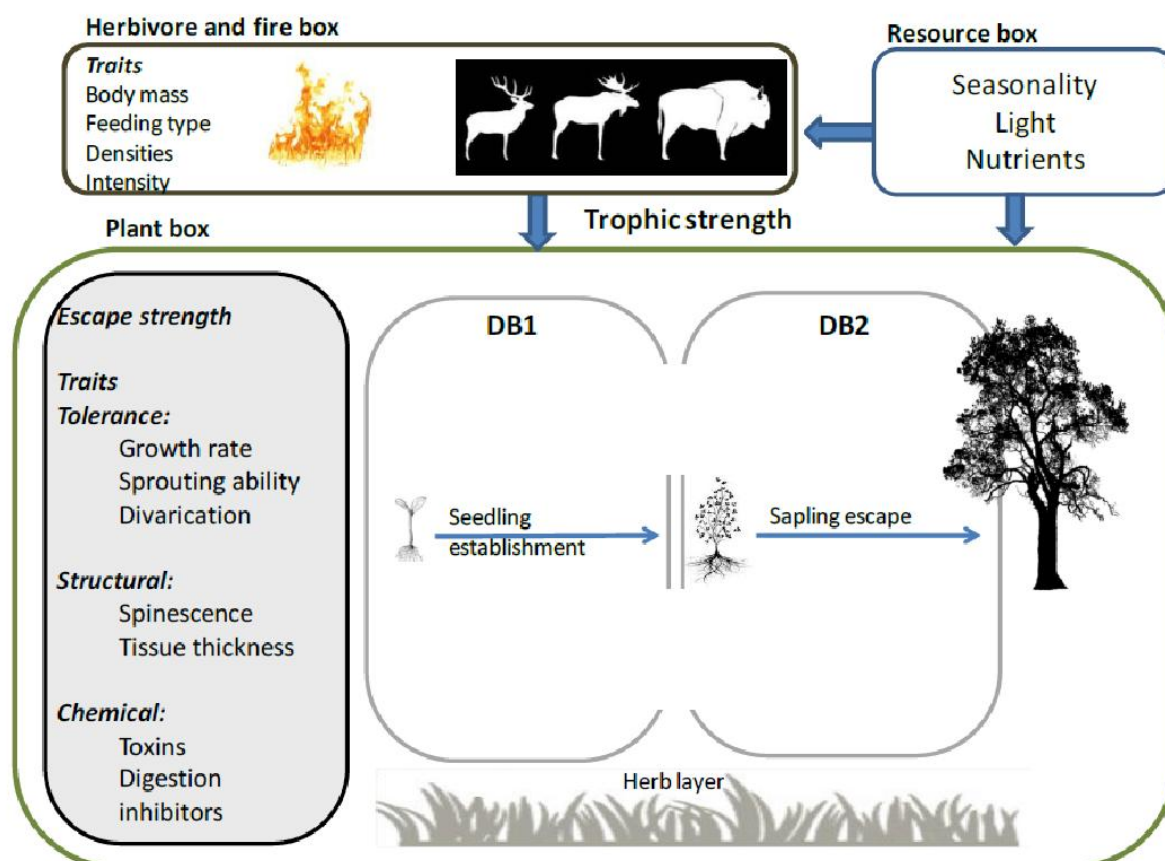
Duże, dzikie ssaki roślinożerne są uznawane za kluczową grupę funkcjonalną kształtującą strukturę i funkcjonowanie ekosystemów na świecie (Dirzo i in., 2014; Estes i in., 2011; Ripple i in., 2015). Jednocześnie, wśród badaczy zajmujących się ekologią lasów w strefie umiarkowanej półkuli północnej, dominuje pogląd, że ekosystemy te są regulowane głównie oddolnie (np. klasyczny model sukcesji), tzn. przez zasoby (np. dostępność światła, zasobność gleb) i klimat (temperatura, opady), pomimo obecności populacji dzikich ssaków kopytnych w tych ekosystemach (Gravel i in., 2010; Modrý i in., 2004; Olthoff i in., 2015; Tilman, 1994). W pozornej sprzeczności z tym poglądem, pojawiło się w ostatnich latach wiele prac wskazujących na równie silną, a czasem nawet silniejszą, rolę dużych ssaków roślinożernych w kształtowaniu struktury lasów strefy umiarkowanej (Krueger i in., 2009; Kuijper, Cromsigt, i in., 2010; Long i in., 2007). W tych ekosystemach roślinożerność może silnie oddziaływać z czynnikami oddolnymi, takimi jak dostępność światła lub składników odżywczych w glebie i mieć zróżnicowany wpływ w zależności od stadium demograficznego roślin (Barton i Koricheva, 2010; Kuijper, Cromsigt, i in., 2010). Nieuwzględnienie tych interakcji prowadzi do niejednoznacznych wyników, co wskazuje na brak podejścia koncepcyjnego w ekologii lasów strefy umiarkowanej, które integrowałoby wpływ zasobów i roślinożerców na dynamikę populacji drzew. W niniejszej pracy zaproponowano i opisano nowy model koncepcyjny łączący podejście oddolne z odgórną rolą dużych ssaków roślinożernych, w którym wpływ roślinożerców na odnowienie drzew może silnie oddziaływać z czynnikami oddolnymi, takimi jak dostępność światła lub składniki odżywcze w glebie i zależeć od stadium demograficznego roślin. Oparto się na badaniach i wiedzy zgromadzonej w ekosystemach półkuli południowej (głównie sawann południowo-Afrykańskich), gdzie w wielu miejscach ciągle występują bogate i zróżnicowane zespoły

dużych ssaków roślinożernych, a ich rola w kształtowaniu ekosystemu jest uznawana za kluczową.

W badaniach nad sawannowymi ekosystemami Afryki południowej, poczyniono w ostatnich latach ogromne postępy w zrozumieniu złożonego wpływu zasobów i dużych ssaków roślinożernych na rośliny drzewiaste w ekosystemie, którego struktura może się zmieniać od pełnego zadrzewienia do otwartych zbiorowisk trawiastych w tych samych warunkach klimatycznych i siedliskowych (Scholes i Archer, 1997). Na sawannach, oprócz naturalnych pożarów, duże ssaki roślinożerne silnie wpływają na odnowienie drzew i poprzez zgryzanie mogą zmieniać strukturę ekosystemu (Bond, 2005). Głównym modelem koncepcyjnym, który został opracowany w celu zrozumienia wpływu dużych ssaków roślinożernych na dynamikę drzew na sawannach, jest 'model wąskiego gardła demograficznego' (ang. *demographic bottleneck model*, DBM, Ryc. 1) (Higgins i in., 2000; Hoffmann, 1999). DBM został pierwotnie opracowany w celu badania skutków pożarów na dynamikę roślinności, ale wkrótce potem został zastosowany również do badania wpływu dużych ssaków roślinożernych na drzewa (Bond, 2008; Bond i in., 2012). DBM określa wpływ roślinożerców na drzewa mianem 'wąskich gardeł demograficznych' (ang. *demographic bottlenecks*), w których roślinożerca ogranicza rekrutację drzewa z jednego etapu demograficznego do następnego (Ryc. 1). Co ważne, DBM integruje wpływ roślinożerców i dostępności zasobów na rekrutację drzew. W tym modelu, zasoby determinują siłę z jaką roślinożercy mogą ograniczać rekrutację drzew do następnego etapu, ponieważ zwiększona dostępność zasobów prowadzi do wyższego tempa wzrostu i pomaga tym samym 'uciec' drzewom spod kontroli roślinożerców (Bond i van Wilgen, 2012; Higgins i in., 2000; Scheffer i in., 2008; Silva i in., 2013). Oznacza to, że zasoby definiują 'potencjał ucieczki' (ang. *escape strength*) młodych drzew spod kontroli roślinożerców (Bond, 2008). DBM był wielokrotnie stosowany, w celu wyjaśnienia wpływu roślinożerców na rekrutację drzew na sawannach, gdzie duże ssaki roślinożerne poprzez intensywne zgryzanie ograniczają przyrost drzew, uniemożliwiając im osiągnięcie większych rozmiarów. W literaturze, zjawisko to nazywane jest często 'pułapką zgryzania' (ang. *browse trap*; Staver i Bond, 2014).

Ponieważ w ekosystemach strefy umiarkowanej również występują duże ssaki roślinożerne, często w różnorodnych zespołach gatunkowych i dużych zagęszczeniach, DBM może być równie pomocny w zrozumieniu i trafny w opisanie ekologii lasów strefy umiarkowanej. Oryginalny DBM, opracowany w celu badania wpływu pożarów na drzewa, był skoncentrowany na jednokierunkowych reakcjach roślin na ogień i zasoby; tj. zasoby determinują potencjał 'ucieczki' rośliny, ale nie wpływają bezpośrednio na parametry i cechy

ognia (np. intensywność, częstotliwość). Sugerowano, że zwiększona dostępność zasobów pozwala młodym drzewom łatwiej ‘uciec’ (na wysokość) ze strefy kontrolowanej przez ogień, co zmniejsza jego ograniczający wpływ, a zwiększa ‘potencjał ucieczki’ roślin ze strefy śmiertelnej temperatury (Bond, 2005; Bond i in., 2012). Chociaż DBM może działać dobrze w przypadku ognia jako konsumenta biomasy roślinnej, ignoruje bardziej dynamiczną reakcję dużych ssaków roślinożernych na zasoby i dostępność roślin. Roślinożerne ssaki nie żerują losowo, ale aktywnie wybierają bogate w zasoby płaty w ekosystemie (Cromsigt i Olf, 2006). W rezultacie, chociaż ‘potencjał ucieczki’ rośliny może być większy w miejscach bogatych w zasoby, presja zgryzania przez duże ssaki roślinożerne może być tam również większa. W związku z tym w niniejszej pracy zaproponowano rozszerzenie modelu DBM, gdzie siła efektu ‘wąskiego gardła demograficznego’ jest określona przez ‘potencjał ucieczki’ rośliny, a także ‘potencjał troficzny’ (presję zgryzania na roślinę). Postawiono i przetestowano ogólną hipotezę, że zwiększony ‘potencjał troficzny’ w miejscach bogatych w zasoby może w rzeczywistości przeciwdziałać zwiększonemu ‘potencjałowi ucieczki’ młodych drzew i prowadzić do silniejszego efektu ‘wąskiego gardła demograficznego’. Te interakcyjne efekty między ‘potencjałem ucieczki’, ‘potencjałem troficznym’ i zasobami nie były dotychczas brane pod uwagę w badaniach ekologicznych. Dodatkowo, siła działania ‘wąskiego gardła demograficznego’ zależy nie tylko od zasobów i konsumentów biomasy roślinnej (siły troficznej), ale także od różnic w cechach obronnych (ang. *plant defense traits*) między gatunkami roślin (Charles-Dominique, Beckett, i in., 2015; Charles-Dominique, Edelin, i in., 2015; Searle i Shipley, 2008). Na przykład, ‘potencjał ucieczki’ drzew spod kontroli ognia, zależy od takich cech, jak grubość kory, ochrona pąków lub szybki przyrost na wysokość (Bond i van Wilgen, 2012; Charles-Dominique, Beckett, i in., 2015). Podobnie, cechy obronne roślin determinują ‘potencjał ucieczki’ z pułapki zgryzania. Niektóre rośliny mogą inwestować w unikanie zgryzania poprzez obronę chemiczną lub fizyczną (np. kolce, ciernie), podczas gdy inne radzą sobie ze zgryzaniem poprzez szybki przyrost pędów (Rosenthal i Kotanen, 1994).



Ryc. 1. Model 'demograficznego wąskiego gardła' (ang. *demographic bottleneck model* DBM). DBM opisuje wpływ roślinożerców na drzewa jako 'wąskie gardła demograficzne' (demographic bottlenecks: DB1, DB2), w których roślinożerca ogranicza rekrutację drzewa z jednego etapu demograficznego do następnego. Co ważne, DBM integruje wpływ roślinożerców i ognia (*Herbivore and fire box*) i dostępności zasobów (*Resource box*) na rekrutację drzew (*Plant box*). W tym modelu, zasoby determinują siłę z jaką roślinożercy mogą ograniczać (*Trophic strength*) rekrutację drzew do następnego etapu, ponieważ zwiększona dostępność zasobów prowadzi do wyższego tempa wzrostu i pomaga tym samym 'uciec' (*Escape strength*) drzewom spod kontroli roślinożerców.

Ta publikacja opisuje pierwsze zastosowanie modelu DBM w lasach strefy umiarkowanej (w Puszczy Białowieskiej jako systemie modelowym) i pokazuje jego potencjał dla zrozumienia interakcyjnej roli zasobów i roślinożerców w procesie rekrutacji drzew. W niniejszej pracy przetestowano hipotezę, że drzewa mogą zrekompensować większą presję roślinożerców w miejscach o większych zasobach w ekosystemie, np. lukach w lesie. Zastosowano eksperyment zagrodowy, w którym kontrolowana była dostępność zasobów (światło) i roślinożerność. W tym celu na obszarze Puszczy Białowieskiej zarządzanej przez PGL Lasy Państwowe, wybrano sześć luk (mediana powierzchni 736 m²) w drzewostanie, które reprezentowały płyty w ekosystemie o dużej dostępności zasobów (tutaj duża dostępność światła). W każdej luce wybrano dwie powierzchnie 7x7 m, z których jedna była losowo wybrana jako ogrodzona (eksperymentalna), a druga jako nieogrodzona (kontrola).

Powierzchnie ogrodzone były siatką leśną o wysokości 2 m, co skutecznie wyłączało zgryzanie dużych ssaków roślinożernych występujących w Puszczy Białowieskiej (żubr, łoś *Alces alces*, jelenń, dzik *Sus scrofa*, sarna *Capreolus capreolus*). Następnie, wybrano kolejne dwie powierzchnie pod okapem drzewostanu, w pobliżu luk. Te powierzchnie reprezentowały płyty w ekosystemie o małej dostępności zasobów (tutaj mała dostępność światła). Ponownie jedna z tych powierzchni była losowo wybrana jako ogrodzona (eksperymentalna), a druga jako nieogrodzona (kontrola). W rezultacie, układ eksperymentalny zawierał w sumie sześć replik czterech par (w sumie 24 powierzchnie 7x7 m) powierzchni z kontrolowanym zgryzaniem (ogrodzonych i nieogrodzonych) umiejscowionych w dwóch płytach ekosystemu różniących się dostępnością światła. Na każdej powierzchni posadzono w sposób losowy sześć osobników pięciu pospolitych gatunków drzew (w sumie 30 na powierzchnię), dominujących w drzewostanie w Puszczy Białowieskiej: grab pospolity (*Carpinus betulus*), lipa drobnolistna (*Tilia cordata*), klon zwyczajny (*Acer platanoides*), dąb szypułkowy (*Quercus robur*), świerk pospolity (*Picea abies*). W ciągu pięciu lat trwania eksperymentu mierzone były następujące parametry: wysokość całkowita, długość pędu głównego, liczba zgryzionych pędów, średnica pędu u podstawy oraz oznaczano czy dany osobnik był martwy czy żywy. Pozwoliło to zbadać, w jaki sposób zmienność ‘potencjału troficznego’ (presja zgryzania) i ‘potencjału ucieczki’ roślin (dostępność światła) wpłynęła na przyrosty netto i przeżywalność pięciu pospolitych gatunków drzew (w sumie 720 sadzonek) strefy umiarkowanej w ciągu pięciu lat. Przeprowadzono również symulacje komputerowe, sparametryzowane na podstawie zebranych danych empirycznych, aby przewidzieć, w jaki sposób między- i wewnątrzgatunkowe różnice we wzroście w różnych scenariuszach presji zgryzania i dostępności światła wpłynęłyby na długoterminową (40 lat) rekrutację analizowanych gatunków drzew.

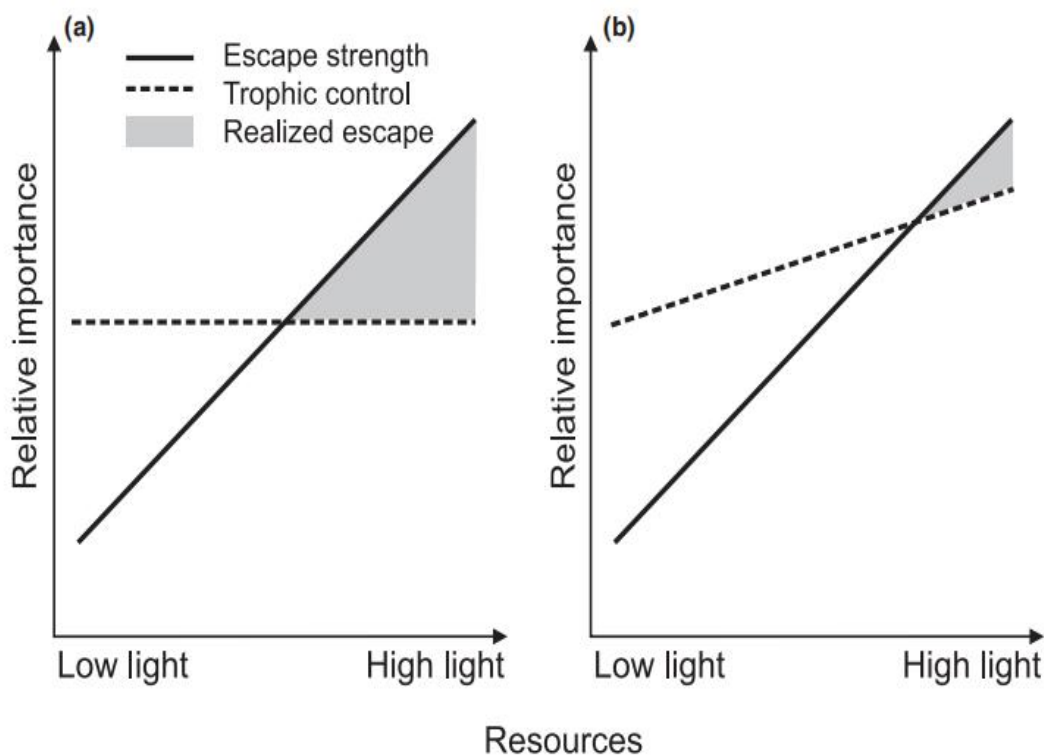
W badanym ekosystemie leśnym stwierdzono występowanie silnej kontroli odgórnej roślinożerców w postaci wąskiego gardła demograficznego na przyrost i przeżywalność pięciu gatunków drzew. Podczas pięcioletniego eksperymentu wszystkie gatunki drzew doświadczyły silnej ‘pułapki zgryzania’; żaden osobnik nie był w stanie urosnąć powyżej 200 cm (zasięg zgryzania jelenia) w obecności zwierząt roślinożernych. Podobne zjawisko zostało opisane w ekosystemie sawann afrykańskich. Co ważne, ‘pułapka zgryzania’ była tak samo silna w warunkach bogatych w zasoby (luka leśna o dużym nasłonecznieniu), jak i w warunkach ubogich w zasoby (zwarty las o małym nasłonecznieniu); oznacza to, że żadne drzewo nie uniknęło zgryzania niezależnie od zasobów. Zwiększony ‘potencjał ucieczki’ sadzonek badanych gatunków drzew w warunkach bogatych w zasoby był przeciwważony

przez zwiększone zgryzanie przez zwierzęta roślinożerne. W rzeczywistości, nawet podczas 40-letniej symulacji, tylko niewielka liczba najszybciej rosnących osobników, niektórych gatunków drzew uniknęła zgryzania przez roślinożerców w warunkach dużej dostępności światła.

Znaczenie

Wyniki zawarte w tej pracy mają duże znaczenie ogólne dla zrozumienia zależności między zasobami, konsumentami roślin i roślinami na świecie. Po raz pierwszy, eksperymentalnie udało się pokazać, że pospolite i dominujące gatunki drzew w lasach strefy umiarkowanej różnią się przystosowaniami (przyrost na wysokość, przeżywalność) do zgryzania przez duże ssaki roślinożerne. Na podstawie wyników tej pracy stwierdzono, że inne gatunki dominowałyby w warunkach ograniczanych wyłącznie dostępnością światła, a inne w warunkach ograniczanych przez zgryzanie. Podczas gdy klon zwyczajny byłby najsilniejszym konkurentem w sytuacji, gdzie dominuje konkurencja o światło, grab zwyczajny przejąłby tę rolę przy silnej presji zgryzania. Zatem, kiedy zagęszczenia dzikich ssaków kopytnych są wysokie, można się spodziewać zmian w składzie gatunkowym odnowienia drzew, również w płatach ekosystemu o dużej zasobności. Obserwacja, że zgryzanie przez duże ssaki roślinożerne odgrywa istotną rolę w kształtowaniu struktury ekosystemów leśnych, odzwierciedla ostatnie badania podkreślające, że czynniki klimatyczne tylko w ograniczonym stopniu wyjaśniają strukturę i skład gatunkowy biomów w skali globalnej (Bond, 2005; Charles-Dominique i in., 2016; Moncrieff i in., 2016). Badania z ekosystemów sawannowych wskazują, że ich struktura i skład gatunkowy są pochodną obecności lub braku konsumentów roślin, takich jak duże ssaki roślinożerne czy pożary (Bond, 2005). O sukcesie poszczególnych gatunków roślin decydują w tym ujęciu ich cechy funkcjonalne, czyli te przystosowania, które pozwalają im na przetrwanie i rozmnażanie w danych warunkach (Archibald i Hempson, 2016). Na podstawie wyników tej pracy stwierdzono, że można rozszerzyć ten sposób myślenia na systemy leśne strefy umiarkowanej. W przeciwieństwie do klasycznych modeli sukcesji, które przewidują, że skład gatunkowy drzewostanu w lasach strefy umiarkowanej jest wypadkową w głównej mierze konkurencji roślin o zasoby (np. Bernadzki i in., 1998; Tilman, 1994) pokazano, że skład gatunkowy drzewostanu może raczej odzwierciedlać intensywność zgryzania przez duże ssaki roślinożerne w czasie, gdy dorosłe drzewa były siewkami. Na przykład, gatunek taki jak klon zwyczajny reprezentuje zestaw cech przystosowanych do konkurencji o zasoby (ang. *green*

world), podczas gdy grab zwyczajny reprezentuje zestaw cech odzwierciedlających przystosowania do zgrzyzania (ang. *brown world*). Wyniki tej pracy pokazują, że konieczne jest bardziej dynamiczne spojrzenie na interakcje konsumentów roślin z zasobami, w których konsumenci reagują na dostępność zasobów w takim samym stopniu jak rośliny (Ryc. 2). Odkrycie to jest kluczowym rozszerzeniem oryginalnego DBM, który ogólnie zakłada, że zwiększona dostępność zasobów pozwala roślinom łatwiej uniknąć ‘wąskich gardeł demograficznych’ spowodowanych przez duże ssaki roślinożerne, ale nie uwzględniał sprzężeń zwrotnych. Odkrycia zawarte w tej pracy, są nie tylko ważne dla zrozumienia, w jaki sposób roślinożercy i zasoby wspólnie kształtują dynamikę lasów strefy umiarkowanej, ale także stanowią rozszerzenie DBM, ważne dla rozwoju wiedzy w innych ekosystemach na świecie, gdzie występują duże ssaki roślinożerne, w tym na sawannach.



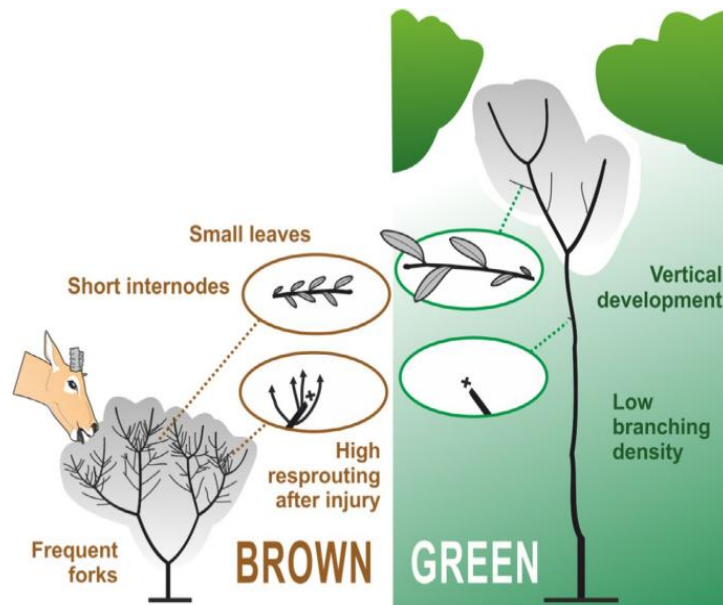
Ryc. 2. Uogólnienie ‘modelu demograficznego wąskiego gardła’ (ang. *demographic bottleneck model*, DBM). Panel (a) pokazuje model oryginalny, w którym konsumenci roślin (np. duże ssaki roślinożerne, pożar) nie reagują na zmienność zasobów w ekosystemie. W tym ujęciu tylko rośliny reagują na zmienność zasobów, np. poprzez zwiększenie przyrostu na wysokość w miejscach o większej zasobności. Panel (b) pokazuje model uogólniony, na podstawie wyników niniejszej pracy, w którym zarówno rośliny jak i ich konsumenci reagują na zmienność zasobów w ekosystemie. W wyniku tych interakcji, w zasobnych płatach ekosystemu tylko najlepiej dostosowane osobniki/gatunki mogą przetrwać, co w porównaniu z modelem oryginalnym przekłada się na mniejszą liczbę osobników, które mogą wydostać się ze strefy działania konsumentów (ang. *realized escape*).

Publikacja 3. Churski, M., Charles-Dominique, T., Bubnicki, J. W., Jędrzejewska, B., Kuijper, D. P. J., i Cromsigt, J. P. G. M. (2022). Herbivore-induced branching increases sapling survival in temperate forest canopy gaps. *Journal of Ecology*, 110(6), 1390–1402. *Mój wkład w tej publikacji to: uzyskanie finansowania, zaplanowanie i koncepcja badań, prace terenowe, analiza danych, napisanie manuskryptu, korekta kolejnych wersji manuskryptu, złożenie manuskryptu do redakcji (autor korespondencyjny).*

Zaproponowany ‘model wąskiego gardła demograficznego’ (Publikacja 2; Churski i in., 2017) opiera się o podejście funkcjonalne, w którym o sukcesie osobnika danego gatunku w ekosystemie decyduje zestaw jego cech adaptacyjnych odzwierciedlających przystosowanie do głównego czynnika selekcyjnego w środowisku. Udało się stwierdzić, że niektóre gatunki drzew, np. grab zwyczajny przeżywają dłużej oraz osiągają większe rozmiary w obecności roślinożerców w porównaniu z innymi gatunkami, zwłaszcza na powierzchniach o dużej dostępności światła. W kolejnej pracy postawiono pytanie jaki jest mechanizm zwiększający przeżywalność drzew w obecności roślinożerców, tj. jakie cechy pozwalają osobnikom niektórych gatunków przeżyć dłużej niż innym. W niniejszej publikacji opisano przystosowania związane z pokrojem drzew charakteryzujące dominujące gatunki drzew w odpowiedzi na zgryzanie i dostępność światła w lasach strefy umiarkowanej.

Pokrój drzew (ang. *tree architecture*) odzwierciedla główne abiotyczne i biotyczne presje selekcyjne determinujące wzrost i przetrwanie drzew (Barthélémy i Caraglio, 2007; Charles-Dominique i in., 2017; Kruger i in., 2017). Badania wykazały, że drzewa rosnące w ekosystemach zdominowanych przez roślinożerców, takich jak sawanny, rozwijają gęstszy, bardziej rozgałęziony pokrój przypominający sferyczną klatkę (lub żywopłot), co jest odpowiedzią na przewlekłą presję zgryzania (ang. *brown world architecture*) (Charles-Dominique i in., 2017; Kruger i in., 2017; Staver i in., 2012). Z kolei drzewa rosnące w warunkach ograniczonych zasobów, np. ocienienia, rozwijają cechy pokroju, które pozwalają im lepiej konkurować o te zasoby abiotyczne (ang. *green world architecture*); na przykład ocienienie faworyzuje drzewa o bardziej wydłużonej formie, z minimalną liczbą rozgałęzień, które pozwalają im lepiej radzić sobie z ocienieniem oraz szybko przyrastać na wysokość w lukach (Charles-Dominique, Beckett, i in., 2015; Dantas i Pausas, 2013; Dorn i in., 2000; Dudley i Schmitt, 1996). W lasach strefy umiarkowanej tradycyjnie przyjmuje się, że czynniki abiotyczne są głównymi czynnikami wpływającymi na pokrój drzew. W lasach naturalnych gdzie odnowienie drzew odbywa się w lukach, duża dostępność światła wiąże się także z intensywniejszym zgryzaniem przez duże ssaki roślinożerne (Publikacja 2). W takich

warunkach można oczekiwać, że siewki drzew będą wykazywać wysoką plastyczność pokroju, umożliwiającą im rozwinąć pokrój 'klatkowy' w odpowiedzi na wysoką presję roślinożerców, ale w sytuacji braku presji ze strony roślinożerców, przyjmują bardziej wydłużony pokrój, który pozwala im szybko rosnąć i konkurować o światło.



Ryc. 3. Poglądowa ilustracja przedstawiająca dwa typy pokroju drzew i powiązane z nimi zestawy cech: pokrój typu 'green' jest związany z maksymalizacją pozyskiwania zasobów (np. światło) i może się charakteryzować takimi cechami jak długie odcinki między odgałęzieniami, dużymi blaszkami liściowymi, szybkim przyrostem na wysokość, ograniczonym potencjałem tworzenia odrostów po uszkodzeniu; pokrój typu 'brown' (pokrój 'klatkowy') jest związany z przystosowaniami do silnej presji zgryzania przez duże ssaki roślinożerne i charakteryzuje się krótkimi odcinkami między odgałęzieniami, gęstym rozgałęzieniem, małymi blaszkami liściowymi i obecnością cierni.

W tej pracy przetestowano zdolność pięciu dominujących europejskich gatunków drzew do tworzenia pokroju 'klatkowego' (zwanej dalej 'plastycznością pokroju klatkowego') w kontrastujących reżimach światła i roślinożerności w eksperymencie w Puszczy Białowieskiej opisanym w Publikacji 2. W celu skwantyfikowania poziomu plastyczności pokroju klatkowego opracowano 'wskaźnik względnego rozgałęzienia' (ang. *relative branching density index*, RBDI), który pozwala na rozróżnienie osobników niskich i silnie rozgałęzionych (wysokie wartości RBDI) oraz tych o podobnym poziomie rozgałęzienia, ale dużo wyższych (niskie wartości RBDI). Wskaźnik RBDI opracowano jako rozwinięcie wskaźnika rozgałęzienia opisanego przez Staver i in. (2012) w celu zbadania różnic w pokroju drzew występujących na sawannach regulowanych przez pożary i duże ssaki roślinożerne. Wysokie wartości RBDI wskazują na wysoką plastyczność pokroju klatkowego. RBDI oblicza się jako przyrost liczby rozgałęzień na jednostkę wysokości, biorąc jednocześnie pod uwagę początkową liczbę rozgałęzień:

$$RBDI = (N_{final}/N_{initial})/H_{final},$$

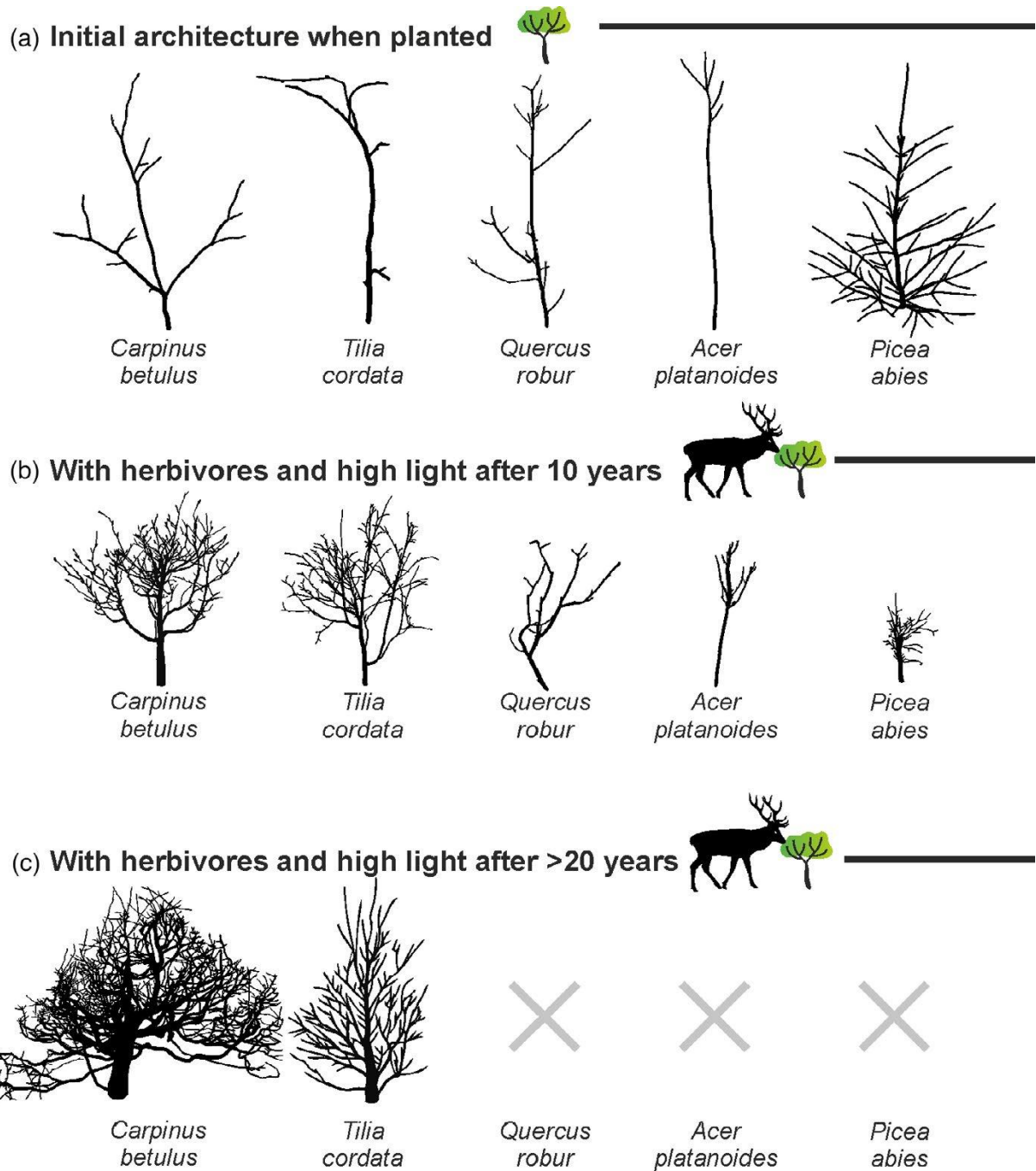
gdzie N_{final} to liczba pędów liczonych na końcu eksperymentu, $N_{initial}$ to liczba pędów na początku eksperymentu, H_{final} to wysokość drzewa na końcu eksperymentu. RBDI obliczono dla wszystkich testowanych gatunków drzew po trzech sezonach wegetacyjnych trwania eksperymentu. Dodatkowo, w celu oceny wpływu plastyczności pokroju na dostosowanie osobników różnych gatunków drzew, po upływie 10 lat od założenia eksperymentu policzono osobniki, które przeżyły.

Dwa z pięciu gatunków (grab zwyczajny i lipa drobnolistna) były w stanie rozwinąć pokrój klatkowy, gdy były zgryzane przez duże ssaki roślinożerne, ale tylko w warunkach silnego oświetlenia. Sugeruje to, że pokrój 'klatkowy' jest kosztowny i może być wytwarzany tylko w warunkach bogatych w zasoby. Gatunki te wykazywały również plastyczność, przełączając się między pokrojem 'klatkowym' w warunkach silnego oświetlenia i zgryzania, a bardziej wydłużonym pokrojem w warunkach bez zgryzania. Gatunki o niskiej plastyczności 'pokroju klatkowego' zostały wyeliminowane przez selekcje naturalną z poletek narażonych na zgryzanie w ciągu 10 lat od rozpoczęcia eksperymentu.

Znaczenie

Wysoki potencjał rozgałęziania w odpowiedzi na zgryzanie jest ważną cechą pomagającą drzewom w ucieczce lub obronie przed zgryzaniem w środowiskach zdominowanych przez duże ssaki roślinożerne, np. takich jak afrykańskie sawanny (Archibald i Bond, 2003; Charles-Dominique i in., 2017; Fornara i Du Toit, 2007; Staver i in., 2012). Omawiane badanie jest pierwszym, które wykazało, że intensywne rozgałęzianie, skutkujące powstaniem pokroju przypominającego klatkę, zwiększa przeżywalność w ekosystemach lasów strefy umiarkowanej. Plastyczność pokroju, wyrażona jako RBDI, wydaje się być zatem ważną adaptacją niektórych gatunków drzew w systemach leśnych tej strefy, zwiększającą dostosowanie roślin w obecności dużych ssaków roślinożernych. Grab zwyczajny, gatunek bardzo chętnie zgryzany i mający istotny udział w diecie jeleni i żubrów w Puszczy Białowieskiej (Publikacja 1; Churski i in., 2021) i zarazem charakteryzujący się największą plastycznością pokroju w omawianych badaniach, dominuje w wielu miejscach w

Puszczy Białowieskiej, często tworząc silnie zgryzane płaty przypominające żywoploty. W innych, opartych na danych długoterminowych, badaniach w Puszczy Białowieskiej wykazano, że zgryzanie przez dzikie ssaki kopytne sprzyja dominacji tego gatunku drzewa (Hedwall i in., 2018; Kuijper, Cromsigt, i in., 2010; Kuijper, Jędrzejewska, i in., 2010). W związku z tym, plastyczność pokroju roślin drzewiastych może być interpretowana jako cecha związana z systemami kształtowanymi przez duże ssaki roślinożerne, dająca młodym drzewom przewagę konkurencyjną w bogatych w zasoby i jednocześnie kontrolowanych przez konsumentów lasach (Publikacja 2; Churski i in., 2017). Gatunki niezdolne do rozwinięcia ‘pokroju klatkowego’ (niska plastyczność) zostały wyeliminowane przez dobór w naszym eksperymencie z powierzchni kontrolnych w ciągu 10 lat od rozpoczęcia badań. Plastyczność ‘pokroju klatkowego’ u gatunków drzew rosnących w lasach strefy umiarkowanej może odzwierciedlać przystosowanie do zgryzania przez duże ssaki. Może być to cecha pochodząca z przeszłości, kiedy duże ssaki roślinożerne wywierały silną presję selekcyjną w europejskich ekosystemach. To odkrycie podważa pogląd, że gatunki drzew występujących w lasach strefy umiarkowanej są przystosowane wyłącznie do konkurencji o zasoby i wskazuje na potrzebę ponownej oceny znaczenia dużych roślinożerców w kształtowaniu i ewolucji cech funkcjonalnych gatunków drzew strefy umiarkowanej.



Ryc. 4. Wizualizacja typowych przykładów pokrojów (ang. *tree architecture*) sadzonek drzew należących do pięciu gatunków na początku eksperymentu (a) i po 10 latach od jego rozpoczęcia (b). Panel (c) pokazuje prognozę w dłuższym terminie, opartą na długoterminowych badaniach w Puszczy Białowieskiej (Churski i in., 2017; Kuijper, Cromsigt i in., 2010; Kuijper, Jędrzejewska i in., 2010) w połączeniu ze wskaźnikami przeżywalności specyficznymi dla gatunku przedstawionymi w omawianym badaniu. Pokrój drzew pokazany w (c) opiera się na obserwowanych pokrojach w starych lukach leśnych (co najmniej 20-letnich), gdzie dominują silnie zgrzyzione i przypominające kłatki osobniki *C. betulus* i *T. cordata*, a inne gatunki są w dużej mierze nieobecne (Cromsigt i Kuijper, 2011). Rysunki zostały wykonane na podstawie zdjęć typowych osobników.

Publikacja 4. Amsten, K., Cromsigt, J. P. G. M., Kuijper, D. P. J., Loberg, J. M., Churski, M., i Niklasson, M. (2021). Fire- and herbivory-driven consumer control in a savanna-like temperate wood-pasture: An experimental approach. *Journal of Ecology*, 109(12), 4103–4114. Marcin Churski and Mats Niklasson contributed equally as senior authors. *Mój wkład w tej publikacji to: udział w uzyskaniu finansowania, zaplanowanie i koncepcja badań, udział w pracach terenowych, udział w analizie danych, korekta kolejnych wersji manuskryptu.*

W skali globalnej pożary i roślinożerność to dwa podstawowe procesy odgórne, które silnie wpływają na strukturę i funkcjonowanie roślinności w wielu ekosystemach lądowych (Archibald i Hempson, 2016; Bond i in., 2005; Keeley i in., 2011; Kuijper, Cromsigt, i in., 2010). Przez niektórych badaczy uznawane są za konsumentów biomasy roślinnej, choć mogą różnić się pod względem występowania, selektywności i sposobu, w jaki konsumują rośliny. Na przykład, podczas gdy roślinożerność jest procesem bardziej ciągłym w czasie i może być niejednorodna przestrzennie, pożary występują rzadziej w czasie, ale często są bardziej jednolite w przestrzeni (Archibald i Hempson, 2016). Co więcej, pożary konsumują roślinność suchą i ubogą w składniki odżywcze (Schwilk, 2015), podczas gdy roślinożercy preferują roślinność świeżą i bogatą w składniki odżywcze (Owen-Smith i Novellie, 1982). Niezależnie od tych różnic, zarówno pożary, jak i roślinożercy mogą silnie kontrolować rekrutację drzew do następnego etapu demograficznego, wpływając na przeżywalność i wzrost siewek i sadzonek (ang. *consumer control*, Archibald i in., 2005; Bond, 2005; Churski i in., 2017; Smit i in., 2015; Staver i in., 2009). Badania na sawannach wykazały, w jaki sposób pożary i roślinożerność mogą utrzymywać drzewa w ‘pułapce pożarowej’ i ‘pułapce zgryzania’, uniemożliwiając im rozwój w dorosłe drzewa (LaMalfa i in., 2019; Sankaran i in., 2013; Skowno i in., 1999; Staver i Bond, 2014), co przekłada się na strukturę i funkcjonowanie ekosystemu (Higgins i in., 2000; Sankaran i in., 2013; Staver i Bond, 2014).

Rola ognia i roślinożerności jako kluczowych czynników wpływających na strukturę zbiorowisk roślin drzewiastych była szeroko badana na tropikalnych sawannach (np. Archibald i Hempson, 2016; Charles-Dominique, Staver, i in., 2015) oraz na umiarkowanych preriach i sawannach Ameryki Północnej (Briggs i in., 2002; Veach i in., 2014). Jednak niewiele badań dotyczyło wpływu ognia i roślinożerności na gatunki drzewiaste w umiarkowanych systemach europejskich. Ostatnie badania wskazują, że wpływ dużych roślinożerców w europejskich ekosystemach strefy umiarkowanej mógł być w przeszłości istotny, a gatunki drzew strefy umiarkowanej różnią się znacznie pod względem reakcji na roślinożerność (Churski i in., 2017; Kuijper, Cromsigt, i in., 2010; Kuijper, Jędrzejewska, i in.,

2010; Smit i in., 2015; Van Uytvanck i Hoffmann, 2009). Co więcej, badania paleoekologiczne i dendrochronologiczne sugerują, że również pożary były integralną częścią procesów ekologicznych w pre-historycznych europejskich ekosystemach strefy umiarkowanej (Bond i Keeley, 2005; Carcaillet i in., 2009; Niklasson i in., 2010).

W niniejszym artykule przedstawiono wyniki eksperymentu, którego celem było sprawdzenie, czy i w jaki sposób pożary i zgryzanie przez duże ssaki roślinożerne kontrolują wzrost i przeżywalność młodych osobników pięciu pospolitych europejskich gatunków drzew strefy umiarkowanej (sosna zwyczajna *Pinus sylvestris* L., świerk pospolity *Picea abies* L. H. Karst., dąb szypułkowy *Quercus robur* L., brzoza brodawkowata *Betula pendula* Roth., lipa drobnolistna *Tilia cordata* Mill.). Postawiono hipotezę, że (a) pożary i roślinożerność silnie ograniczają wzrost i wpływają na przeżywalność młodych drzew, ale (b) reakcje na pożar i roślinożerność będą się różnić między testowanymi gatunkami. Na podstawie przeglądu literatury stwierdzono, że sosna zwyczajna, dąb szypułkowy i brzoza brodawkowata mają cechy odzwierciedlające przystosowania do pożarów, a świerk pospolity i lipa drobnolistna - do zgryzania. Aby przetestować postawioną hipotezę, przeprowadzono eksperyment, gdzie na replikowanych powierzchniach manipulowano pożarami i zgryzaniem. Niniejszy artykuł opisuje wyniki po trzech latach od rozpoczęcia eksperymentu.

Badanie przeprowadzono na terenie Ekoparku Fundacji Nordens Ark (ENA) w zachodniej Szwecji (58°27'N 11°25'E). ENA ma łączną powierzchnię 400 ha i znajduje się obok fiordu Åby na wybrzeżu Morza Północnego. Klimat jest tutaj pod silnym wpływem Atlantyku z łagodną zimą i chłodnym latem. Średnia roczna temperatura wynosi 6-7°C (styczeń od -2 do -1°C i lipiec od +16 do +17°C), a średnie roczne opady wynoszą 800-900 mm, z wyższą średnią latem.

Założono 24 powierzchnie badawcze na terenie czterech zagrodzonych pastwisk, po sześć powierzchni na każdym. Powierzchnie zostały losowo rozmieszczone, ale tak by nie obejmowały dużych drzew i skał. Każda powierzchnia miała wymiary 14 × 14 m i składała się z czterech równej wielkości poletek doświadczalnych o wymiarach 7 × 7 m każde. Przed rozpoczęciem eksperymentu dokładnie sprawdzono poletka pod kątem naturalnego odnowienia drzew. Wszystkie siewki zostały usunięte. W kolejnych latach nie usuwano naturalnych odnowień. Dwa z poletek doświadczalnych zostały ogrodzone siatką o wysokości 2 m, co wyłączyło wpływ wszystkich dużych ssaków roślinożernych. Jedno z ogrodzonych i jedno z nieogrodzonych poletek na każdej powierzchni zostało losowo wybrane do wypalania. Poletka wypalano wiosną każdego roku, pożarami powierzchniowym o niskiej intensywności. W rezultacie otrzymano cztery różne kombinacje poletek doświadczalnych: 1) bez pożaru i

bez zgryzania (kontrola), 2) z pożarem i bez zgryzania (pożar), 3) bez pożaru i ze zgryzaniem (roślinożerność) i 4) z pożarem i ze zgryzaniem. Układ ten powtórzono na 24 powierzchniach (24 repliki).

Na 24 powierzchniach posadzono 2400 sadzonek pięciu pospolitych gatunków drzew umiarkowanej strefy klimatycznej (sosna zwyczajna, świerk pospolity, dąb szypułkowy, brzoza brodawkowata, lipa drobnolistna). Na każdym poletku doświadczalnym posadzono 25 sadzonek, po pięć z każdego gatunku w rzędach, z których każdy zawierał jedną sadzonkę każdego gatunku, w losowej kolejności. Sadzonki miały 1-2 lata, ale różniły się wielkością początkową; średnia wysokość dla brzozy brodawkowatej 68,8 ($\pm 0,7$ SE) cm, lipy drobnolistnej 48,6 ($\pm 0,8$) cm, dębu szypułkowego 41,6 ($\pm 0,5$) cm, świerku pospolitego 28,1 ($\pm 0,5$) cm i sosny zwyczajnej 20,9 ($\pm 0,4$) cm. Trzy lata po posadzeniu zmierzono wysokość każdego osobnika i odnotowano status sadzonki w trzech klasach (żywa/martwa/uschnięta), przy czym martwa definiowana była jako sadzonka z suchą i kruchą łodygą, brązowym kolorem pod korą i bez liści lub igieł. Jeśli drzewko było złamane w pobliżu korzeni, z mniej niż 5 cm pnia nad ziemią i bez oznak żywych pąków lub kiełków nad ziemią również zostało uznane za martwe. Gdy nie znaleziono śladów po sadzonce, odnotowywano je jako usunięte i traktowano jako martwe w analizie. Wysokość sadzonki mierzono od powierzchni gleby do najwyższego punktu głównego wierzchołka podczas rozciągania. Tylko sadzonki uznane za żywe były mierzone pod kątem wysokości.

Zgryzanie miało ogólnie silny negatywny wpływ na przeżywalność sadzonek, ale z dużym zróżnicowaniem między gatunkami. Wskazuje to na wyraźnie ograniczającą rolę zgryzania. Również wpływ zgryzania na przyrost sadzonek na wysokość zależał od gatunku. Zgryzanie spowodowało dwie główne zmiany w rankingu przeżywalności gatunków w porównaniu z ekspozycją na pożary: świerk pospolity stał się najlepiej przeżywającym gatunkiem, a brzoza brodawkowata miała najniższą przeżywalność. Co więcej, dąb szypułkowy pozostał jednym z najlepiej przeżywających gatunków, wraz z sosną zwyczajną. Wysokie wskaźniki przeżywalności dwóch gatunków iglastych pod presją roślinożerców są zgodne z wcześniejszymi badaniami prowadzonymi w strefie umiarkowanej i borealnej (Lorentzen Kolstad i in., 2018; Pastor i in., 1988; Speed i in., 2013). Wysoka przeżywalność świerku pospolitego i sosny zwyczajnej w omawianym eksperymencie wynikała z faktu, że zarówno bydlę jak i dzikie ssaki kopytne przedkładają gatunki liściaste nad iglaste. Spośród trzech gatunków liściastych, największą tolerancję na zgryzanie miał dąb szypułkowy, który wykazał się najwyższą przeżywalnością.

Pożar zmniejszył przeżywalność wszystkich gatunków z wyjątkiem dębu szypułkowego,

ale pod względem przyrostu na wysokości ocalałych sadzonek, pożar znacząco zmniejszył jedynie przyrost brzozy brodawkowatej (ryc. 3). Wyniki te sugerują, że ogień miał śmiertelny wpływ na sadzonki, ale nie hamował znacząco wzrostu ocalałych osobników. Najwyższą przeżywalność oprócz dębu szypułkowego, miały brzoza brodawkowata i sosna zwyczajna, czyli gatunki silnie związane z pożarami w strefach umiarkowanej i borealnej (Carcaillet i in., 2009; Fréjaville i in., 2018; Niklasson i in., 2010; Spînu i in., 2020). Różnice w obserwowanym przyroście wysokości między tymi gatunkami sugerują, że prawdopodobnie różnią się one strategiami radzenia sobie z pożarem. Po 3 latach zarówno sosna zwyczajna, jak i brzoza brodawkowata były najwyższe na poletkach objętych pożarem, co wskazuje, że inwestują one we wzrost wysokości, aby uciec ze strefy ognia (LaMalfa i in., 2019; Skowno i in., 1999). Z drugiej strony, dąb szypułkowy, choć plasował się wśród najlepiej przeżywających, nie wykazał takiego przyrostu wysokości po pożarze. Rodzaj *Quercus* jest powszechnie uznawany za odporny na ogień dzięki wysokiej zdolności do odrastania (Abrams, 1992; McEwan i in., 2011, Petersson i in., 2020). Ta zdolność prawdopodobnie umożliwiła wysoką przeżywalność dębu szypułkowego również w omawianym eksperymencie. Z kolei lipa drobnolistna i świerk pospolity, dwa gatunki, które miały najniższą przeżywalność po pożarze w omawianym eksperymencie, nie są generalnie związane z pożarami w strefie umiarkowanej (Bär i Mayr, 2020; Molinari i in., 2020; Niklasson i in., 2010). Stosunkowo niskie wskaźniki przeżywalności brzoza brodawkowata na poletkach zgryzanych, kontrastują z jej wysoką przeżywalnością na poletkach palonych. Wynik ten sugeruje raczej niską tolerancję brzozy brodawkowatej na zgryzanie w otwartym ekosystemie strefy umiarkowanej. Niemniej jednak, zdolność tego gatunku do szybkiego wzrostu może pozwolić mu wydostać się zarówno z ‘pułapki zgryzania’, jak i spod presji ognia.

Znaczenie

Zarówno ogień, jak i roślinożerność mogą wspólnie wpływać na przetrwanie i rozwój sadzonek gatunków szeroko rozpowszechnionych w strefie umiarkowanej, na półkuli północnej. Obecnie zarówno pożary jak i duże ssaki roślinożerne, takie jak żubry, są rzadkie lub nie występują w ogóle na znacznym obszarze Europy środkowej. Reakcja pospolitych gatunków drzew na zgryzanie i pożary może się znacznie różnić między tymi gatunkami. Sugeruje to istnienie istotnych różnic w ich historiach życiowych i obecność kontrastujących strategii (tolerancja vs. unikanie) wobec konsumentów roślin (duże ssaki roślinożerne i ogień)

strefy umiarkowanej. Co więcej, w niniejszym badaniu pokazano, że w otwartych (duża proporcja traw i roślin zielnych w stosunku do gatunków drzew) ekosystemach strefy umiarkowanej, ogień i duże ssaki roślinożerne mogą działać w podobny sposób jak na sawannach afrykańskich, co może mieć istotne konsekwencje dla struktury zbiorowisk roślinnych i ich ochrony. Odkrycia te sugerują także, że zarówno ogień, jak i zgryzanie mogły odegrać znaczącą rolę w przeszłości w kształtowaniu zbiorowisk roślinnych w warunkach klimatycznych strefy umiarkowanej.

Literatura

- Abrams, M. D. (1992). Fire and the Development of Oak Forests: In eastern North America, oak distribution reflects a variety of ecological paths and disturbance conditions. *Bioscience*, 42(5), 346–353.
- Archibald, S., i Bond, W. J. (2003). Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos*, 102(1), 3–14.
- Archibald, S., Bond, W. J., Stock, W. D., i Fairbanks, D. H. K. (2005). Shaping the landscape: Fire–grazer interactions in an African Savanna. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 15(1), 96–109.
- Archibald, S., i Hempson, G. P. (2016). Competing consumers: contrasting the patterns and impacts of fire and mammalian herbivory in Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 371(1703).
<https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0309>
- Archibald, S., Hempson, G. P., i Lehmann, C. (2019). A unified framework for plant life-history strategies shaped by fire and herbivory. *The New Phytologist*, 224(4), 1490–1503.
- Bakker, J. P., i Berendse, F. (1999). Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology i Evolution*, 14(2), 63–68.
- Bär, A., i Mayr, S. (2020). Bark insulation: Ten Central Alpine tree species compared. *Forest Ecology and Management*, 474, 118361.
- Barthélémy, D., i Caraglio, Y. (2007). Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, 99(3), 375–407.
- Barton, K. E., i Koricheva, J. (2010). The ontogeny of plant defense and herbivory: characterizing general patterns using meta-analysis. *The American Naturalist*, 175(4), 481–493.
- Belsky, A. J. (1992). Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science: Official Organ of the International Association for Vegetation Science*, 3(2), 187–200.
- Bernadzki, E., Bolibok, L., Brzeziecki, B., Zajaczkowski, J., i Żybura, H. (1998). Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, northeastern Poland. *Journal of Vegetation Science: Official Organ of the International Association for Vegetation Science*, 9(2), 229–238.
- Bobiec, A. (2007). The influence of gaps on tree regeneration: A case study of the mixed lime-hornbeam (*Tilio-Carpinetum* Tracz. 1962) communities in the Białowieża Primeval Forest. *Polish Journal of Ecology*, 55(3), 441–455.
- Bommarco, R., Lindborg, R., Marini, L., i Öckinger, E. (2014). Extinction debt for plants

- and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity i Distributions*, 20(5), 591–599.
- Bond, W. J. (2005). Large parts of the world are brown or black: A different view on the “Green World” hypothesis. *Journal of Vegetation Science: Official Organ of the International Association for Vegetation Science*, 16(3), 261–266.
- Bond, W. J. (2008). What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 641–659.
- Bond, W. J. (2019). *Open Ecosystems: ecology and evolution beyond the forest edge*. Oxford University Press.
- Bond, W. J., Cook, G. D., i Williams, R. J. (2012). Which trees dominate in savannas? The escape hypothesis and eucalypts in northern Australia. *Austral Ecology*, 37(6), 678–685.
- Bond, W. J., i Keeley, J. E. (2005). Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology i Evolution*, 20(7), 387–394.
- Bond, W. J., i van Wilgen, B. W. (2012). *Fire and Plants*. Springer Science i Business Media.
- Bond, W. J., Woodward, F. I., i Midgley, G. F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *The New Phytologist*, 165(2), 525–537.
- Briggs, J. M., Knapp, A. K., i Brock, B. L. (2002). Expansion of Woody Plants in Tallgrass Prairie: A Fifteen-year Study of Fire and Fire-grazing Interactions. *The American Midland Naturalist*, 147(2), 287–294.
- Bullock, J. M., Aronson, J., Newton, A. C., Pywell, R. F., i Rey-Benayas, J. M. (2011). Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends in Ecology i Evolution*, 26(10), 541–549.
- Carcaillet, C., Ali, A. A., Blarquez, O., Genries, A., Mourier, B., i Bremond, L. (2009). Spatial variability of fire history in subalpine forests: From natural to cultural regimes. *Écoscience*, 16(1), 1–12.
- Charles-Dominique, T., Barczy, J.-F., Le Roux, E., i Chamaillé-Jammes, S. (2017). The architectural design of trees protects them against large herbivores. *Functional Ecology*, 31(9), 1710–1717.
- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G. F., i Bond, W. J. (2015). Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *The New Phytologist*, 207(4), 1052–1060.
- Charles-Dominique, T., Davies, T. J., Hempson, G. P., Bezeng, B. S., Daru, B. H., Kabongo, R. M., Maurin, O., Muasya, A. M., van der Bank, M., i Bond, W. J. (2016). Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(38), E5572–E5579.
- Charles-Dominique, T., Edelin, C., Bouchard, A., Legendre, P., i Brisson, J. (2015). Using intra-individual variation in shrub architecture to explain population cover. *Oikos*, 124(6), 707–716.
- Charles-Dominique, T., Staver, A. C., Midgley, G. F., i Bond, W. J. (2015). Functional differentiation of biomes in an African savanna/forest mosaic. *South African Journal of Botany: Official Journal of the South African Association of Botanists = Suid-Afrikaanse Tydskrif Vir Plantkunde: Amptelike Tydskrif van Die Suid-Afrikaanse Genootskap van Plantkundiges*, 101, 82–90.
- Christianson, D., i Creel, S. (2008). Risk effects in elk: sex-specific responses in grazing and browsing due to predation risk from wolves. *Behavioral Ecology: Official Journal of the International Society for Behavioral Ecology*, 19(6), 1258–1266.
- Churski, M., Bubnicki, J. W., Jędrzejewska, B., Kuijper, D. P. J., i Cromsigt, J. P. G. M. (2017). Brown world forests: increased ungulate browsing keeps temperate trees in

- recruitment bottlenecks in resource hotspots. *The New Phytologist*, 214(1), 158–168.
- Churski, M., Spitzer, R., Coissac, E., Taberlet, P., Lescinskaite, J., van Ginkel, H. A. L., Kuijper, D. P. J., i Cromsigt, J. P. G. M. (2021). How do forest management and wolf space-use affect diet composition of the wolf's main prey, the red deer versus a non-prey species, the European bison? *Forest Ecology and Management*, 479(118620), 118620.
- Coates, K. D., Lilles, E. B., i Astrup, R. (2013). Competitive interactions across a soil fertility gradient in a multispecies forest. *The Journal of Ecology*, 101(3), 806–818.
- Cousins, S. A. O., i Eriksson, O. (2008). After the hotspots are gone: Land use history and grassland plant species diversity in a strongly transformed agricultural landscape. *Applied Vegetation Science*, 11(3), 365–374.
- Cromsigt, J. P. G. M., i Kuijper, D. P. J. (2011). Revisiting the browsing lawn concept: Evolutionary Interactions or pruning herbivores? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 207–215.
- Cromsigt, J. P. G. M., i Olff, H. (2006). Resource partitioning among savanna grazers mediated by local heterogeneity: an experimental approach. *Ecology*, 87(6), 1532–1541.
- Dantas, V. de L., i Pausas, J. G. (2013). The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *The Journal of Ecology*, 101(5), 1265–1272.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., i Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406.
- Dorn, L. A., Pyle, E. H., i Schmitt, J. (2000). Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 54(6), 1982–1994.
- Dudley, S. A., i Schmitt, J. (1996). Testing the Adaptive Plasticity Hypothesis: Density-Dependent Selection on Manipulated Stem Length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist*, 147(3), 445–465.
- Dyer, L. A., i Letourneau, D. K. (1999). Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia*, 119(2), 265–274.
- Dzięciołowski, R. (1970). Foods of the red deer as determined by rumen content analyses. *Acta Theriologica*, 15(6), 89–110.
- Erdős, L., Török, P., Veldman, J. W., Bátor, Z., Bede-Fazekas, Á., Magnes, M., Kröel-Dulay, G., i Tölgyesi, C. (2022). How climate, topography, soils, herbivores, and fire control forest-grassland coexistence in the Eurasian forest-steppe. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 97(6), 2195–2208.
- Eriksson, O., Cousins, S. A. O., i Bruun, H. H. (2002). Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *Journal of Vegetation Science: Official Organ of the International Association for Vegetation Science*, 13(5), 743–748.
- Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B. C., Marquis, R. J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R. T., Pickett, E. K., Ripple, W. J., Sandin, S. A., Scheffer, M., Schoener, T. W., ... Wardle, D. A. (2011). Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, 333(6040), 301–306.
- Evans, E. W., Briggs, J. M., Finck, E. J., Gibson, D. J., James, S. W., Kaufman, D. W., i Seastedt, T. R. (1989). *Is fire a disturbance in grasslands?*
<https://digitalcommons.unl.edu/napcproceedings/37/>
- Fornara, D. A., i Du Toit, J. T. (2007). Browsing lawns? Responses of *Acacia nigrescens* to ungulate browsing in an African savanna. *Ecology*, 88(1), 200–209.
- Fréjaville, T., Vilà-Cabrera, A., Curt, T., i Carcaillet, C. (2018). Aridity and competition

- drive fire resistance trait covariation in mountain trees. *Ecosphere*, 9(12), e02493.
- Gagnon, P. R., Passmore, H. A., Platt, W. J., Myers, J. A., Paine, C. E. T., i Harms, K. E. (2010). Does pyrogenicity protect burning plants? *Ecology*, 91(12), 3481–3486; discussion 3503–3514.
- Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M., i Messier, C. (2010). Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos*, 119(3), 475–484.
- Gripenberg, S., i Roslin, T. (2007). Up or down in space? Uniting the bottom-up versus top-down paradigm and spatial ecology. *Oikos*, 116(2), 181–188.
- Hedwall, P.-O., Churski, M., Jędrzejewska, B., Miścicki, S., i Kuijper, D. P. J. (2018). Functional composition of temperate forest trees under chronic ungulate herbivory. *Journal of Vegetation Science: Official Organ of the International Association for Vegetation Science*, 29(2), 179–188.
- Hempson, G. P., Archibald, S., Bond, W. J., Ellis, R. P., Grant, C. C., Kruger, F. J., Kruger, L. M., Moxley, C., Owen-Smith, N., Peel, M. J. S., Smit, I. P. J., i Vickers, K. J. (2015). Ecology of grazing lawns in Africa. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 90(3), 979–994.
- Prins, H.T., i van der Jeugd, H. P. (1993). Herbivore Population Crashes and Woodland Structure in East Africa. *The Journal of Ecology*, 81(2), 305–314.
- Hernández, L., i Laundré, J. W. (2005). Foraging in the “landscape of fear” and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology*, 11(3), 215–220.
- Higgins, S. I., Bond, W. J., February, E. C., Bronn, A., Euston-Brown, D. I. W., Enslin, B., Govender, N., Rademan, L., O’Regan, S., Potgieter, A. L. F., Scheiter, S., Sowry, R., Trollope, L., i Trollope, W. S. W. (2007). Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in Savanna. *Ecology*, 88(5), 1119–1125.
- Higgins, S. I., Bond, W. J., i Trollope, W. S. W. (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *The Journal of Ecology*, 88(2), 213–229.
- Hoffmann, W. A. (1999). Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical Savanna: Matrix model projections. *Ecology*, 80(4), 1354–1369.
- Hopcraft, J. G. C., Olf, H., i Sinclair, A. R. E. (2010). Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology i Evolution*, 25(2), 119–128.
- Ibanez, S., Manneville, O., Miquel, C., Taberlet, P., Valentini, A., Aubert, S., Coissac, E., Colace, M.-P., Duparc, Q., Lavorel, S., i Moretti, M. (2013). Plant functional traits reveal the relative contribution of habitat and food preferences to the diet of grasshoppers. *Oecologia*, 173(4), 1459–1470.
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., i Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), 406–411.
- Krueger, L. M., Peterson, C. J., Royo, A., i Carson, W. P. (2009). Evaluating relationships among tree growth rate, shade tolerance, and browse tolerance following disturbance in an eastern deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research. Journal Canadien de La Recherche Forestiere*, 39(12), 2460–2469.
- Kruger, L. M., Charles-Dominique, T., Bond, W. J., Midgley, J. J., Balfour, D. A., i Mkhwanazi, A. (2017). Woody plant traits and life-history strategies across disturbance gradients and biome boundaries in the Hluhluwe-iMfolozi park. In ‘Conserving Africa, s Mega-Diversity in the Anthropocene. *Conserving Africa’s Mega-Diversity in the Anthropocene: The Hluhluwe-iMfolozi Park Story*, 190–210.
- Kuijper, D. P. J., Cromsigt, J. P. G. M., Jędrzejewska, B., Miścicki, S., Churski, M., Jędrzejewski, W., i Kweczlich, I. (2010). Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *The Journal of Ecology*,

- 98(4), 888–899.
- Kuijper, D. P. J., Jędrzejewska, B., Brzeziecki, B., Churski, M., Jędrzejewski, W., i Żybura, H. (2010). Fluctuating ungulate density shapes tree recruitment in natural stands of the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Vegetation Science: Official Organ of the International Association for Vegetation Science*, 21(6), 1082–1098.
- LaMalfa, E. M., Kimuyu, D. M., Sensenig, R. L., Young, T. P., Riginos, C., i Veblen, K. E. (2019). Tree resprout dynamics following fire depend on herbivory by wild ungulate herbivores. *The Journal of Ecology*, 107(5), 2493–2502.
- Long, Z. T., Pendergast, T. H., i Carson, W. P. (2007). The impact of deer on relationships between tree growth and mortality in an old-growth beech-maple forest. *Forest Ecology and Management*, 252(1), 230–238.
- Lorentzen Kolstad, A., Austrheim, G., Solberg, E. J., De Vriendt, L., i Speed, J. D. M. (2018). Pervasive moose browsing in boreal forests alters successional trajectories by severely suppressing keystone species. *Ecosphere*, 9(10), e02458.
- McEwan, R. W., Dyer, J. M., i Pederson, N. (2011). Multiple interacting ecosystem drivers: toward an encompassing hypothesis of oak forest dynamics across eastern North America. *Ecography*, 34(2), 244–256.
- McNaughton, S. J. (1983). Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. *Oikos*, 40(3), 329–336.
- Midgley, J. J., i Bond, W. J. (2001). A synthesis of the demography of African acacias. *Journal of Tropical Ecology*, 17(6), 871–886.
- Midgley, J. J., Lawes, M. J., i Chamaillé-Jammes, S. (2010). Savanna woody plant dynamics: the role of fire and herbivory, separately and synergistically. *Australian Journal of Botany*, 58(1), 1–11.
- Modrý, M., Hubený, D., i Rejšek, K. (2004). Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management*, 188(1), 185–195.
- Molinari, C., Carcaillet, C., Bradshaw, R. H. W., Hannon, G. E., i Lehsten, V. (2020). Fire-vegetation interactions during the last 11,000 years in boreal and cold temperate forests of Fennoscandia. *Quaternary Science Reviews*, 241, 106408.
- Moncrieff, G. R., Bond, W. J., i Higgins, S. I. (2016). Revising the biome concept for understanding and predicting global change impacts. *Journal of Biogeography*, 43(5), 863–873.
- Niklasson, M., Zin, E., Zielonka, T., Feijen, M., Korczyk, A. F., Churski, M., Samojlik, T., Jędrzejewska, B., Gutowski, J. M., i Brzeziecki, B. (2010). A 350-year tree-ring fire record from Białowieża Primeval Forest, Poland: implications for Central European lowland fire history. *The Journal of Ecology*, 98(6), 1319–1329.
- Olthoff, A., Martínez-Ruiz, C., i Alday, J. G. (2015). Distribution patterns of forest species along an Atlantic-Mediterranean environmental gradient: an approach from forest inventory data. *Forestry*, 89(1), 46–54.
- Owen-Smith, N., i Novellie, P. (1982). What Should a Clever Ungulate Eat? *The American Naturalist*, 119(2), 151–178.
- Pastor, J., Naiman, R. J., Dewey, B., i McInnes, P. (1988). Moose, Microbes, and the Boreal Forest: Through selective browsing, moose change plant communities and ecosystem properties. *Bioscience*, 38(11), 770–777.
- Petersson, L. K., Dey, D. C., Felton, A. M., Gardiner, E. S., i Löf, M. (2020). Influence of canopy openness, ungulate exclosure, and low-intensity fire for improved oak regeneration in temperate Europe. *Ecology and Evolution*, 10(5), 2626–2637.
- Platt, W. J., Ellair, D. P., Huffman, J. M., Potts, S. E., i Beckage, B. (2016). Pyrogenic fuels produced by savanna trees can engineer humid savannas. *Ecological Monographs*,

- 86(3), 352–372.
- Polis, G. A. (1999). Why Are Parts of the World Green? Multiple Factors Control Productivity and the Distribution of Biomass. *Oikos*, 86(1), 3–15.
- Polis, G. A., i Strong, D. R. (1996). Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist*, 147(5), 813–846.
- Ramirez, J. I., Poorter, L., Jansen, P. A., den Ouden, J., Siewert, M., i Olofsson, J. (2023). Top-down and bottom-up forces explain patch utilization by two deer species and forest recruitment. *Oecologia*, 201(1), 229–240.
- Reed, S. P., Bronson, D. R., Forrester, J. A., Prudent, L. M., Yang, A. M., Yantes, A. M., Reich, P. B., i Frelich, L. E. (2023). Linked disturbance in the temperate forest: Earthworms, deer, and canopy gaps. *Ecology*, 104(6), e4040.
- Reimoser, F., i Gossow, H. (1996). Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *Forest Ecology and Management*, 88(1), 107–119.
- Ripple, W. J., i Beschta, R. L. (2012). Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation*, 145(1), 205–213.
- Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., Hayward, M. W., Kerley, G. I. H., Levi, T., Lindsey, P. A., Macdonald, D. W., Malhi, Y., Painter, L. E., Sandom, C. J., Terborgh, J., i Van Valkenburgh, B. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances*, 1(4), e1400103.
- Rosenthal, J. P., i Kotanen, P. M. (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology i Evolution*, 9(4), 145–148.
- Sankaran, M., Augustine, D. J., i Ratnam, J. (2013). Native ungulates of diverse body sizes collectively regulate long-term woody plant demography and structure of a semi-arid savanna. *The Journal of Ecology*, 101(6), 1389–1399.
- Sankaran, M., Ratnam, J., i Hanan, N. P. (2004). Tree-grass coexistence in savannas revisited - insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters*, 7(6), 480–490.
- Scheffer, M., van Nes, E. H., Holmgren, M., i Hughes, T. (2008). Pulse-Driven Loss of Top-Down Control: The Critical-Rate Hypothesis. *Ecosystems*, 11(2), 226–237.
- Scholes, R. J., i Archer, S. R. (1997). Tree-Grass Interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 517–544.
- Schwilk, D. W. (2015). Dimensions of plant flammability [Review of *Dimensions of plant flammability*]. *The New Phytologist*, 206(2), 486–488.
- Searle, K. R., i Shipley, L. A. (2008). The comparative feeding behaviour of large browsing and grazing herbivores. *Ecological Studies*, 195, 117.
- Silva, L. C. R., Hoffmann, W. A., Rossatto, D. R., Haridasan, M., Franco, A. C., i Horwath, W. R. (2013). Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. *Plant and Soil*, 373(1), 829–842.
- Skowno, A. L., Midgley, J. J., Bond, W. J., i Balfour, D. (1999). Secondary succession in *Acacia nilotica* (L.) savanna in the Hluhluwe Game Reserve, South Africa. *Plant Ecology*, 145(1), 1–9.
- Smit, C., Ruifrok, J. L., van Klink, R., i Olf, H. (2015). Rewilding with large herbivores: The importance of grazing refuges for sapling establishment and wood-pasture formation. *Biological Conservation*, 182, 134–142.
- Speed, J. D. M., Austrheim, G., Hester, A. J., Solberg, E. J., i Tremblay, J.-P. (2013). Regional-scale alteration of clear-cut forest regeneration caused by moose browsing. *Forest Ecology and Management*, 289, 289–299.
- Spînu, A. P., Niklasson, M., i Zin, E. (2020). Mesophication in temperate Europe: A dendrochronological reconstruction of tree succession and fires in a mixed deciduous

- stand in Białowieża Forest. *Ecology and Evolution*, 10(2), 1029–1041.
- Spitzer, R., Churski, M., Felton, A., Heurich, M., Kuijper, D. P. J., Landman, M., Rodriguez, E., Singh, N. J., Taberlet, P., van Beeck Calkoen, S. T. S., Widemo, F., i Cromsigt, J. P. G. M. (2019). Doubting dung: eDNA reveals high rates of misidentification in diverse European ungulate communities. *European Journal of Wildlife Research*, 65(2), 28.
- Spitzer, R., Felton, A., Landman, M., Singh, N. J., Widemo, F., i Cromsigt, J. P. G. M. (2020). Fifty years of European ungulate dietary studies: a synthesis. *Oikos*, 129(11), 1668–1680.
- Staver, A. C., i Bond, W. J. (2014). Is there a “browse trap”? Dynamics of herbivore impacts on trees and grasses in an African savanna. *The Journal of Ecology*.
<https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2745.12230>
- Staver, A. C., Bond, W. J., Cramer, M. D., i Wakeling, J. L. (2012). Top-down determinants of niche structure and adaptation among African Acacias. *Ecology Letters*, 15(7), 673–679.
- Staver, A. C., Bond, W. J., Stock, W. D., Van Rensburg, S. J., i Waldram, M. S. (2009). Browsing and fire interact to suppress tree density in an African savanna. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 19(7), 1909–1919.
- Staver, A. C., Botha, J., i Hedin, L. (2017). Soils and fire jointly determine vegetation structure in an African savanna. *The New Phytologist*, 216(4), 1151–1160.
- Strauss, S. Y., i Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology i Evolution*, 14(5), 179–185.
- Svenning, J.-C. (2002). A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biological Conservation*, 104(2), 133–148.
- Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Brochmann, C., i Willerslev, E. (2012). Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. *Molecular Ecology*, 21(8), 2045–2050.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1), 2–16.
- Tripler, C. E., Canham, C. D., Inouye, R. S., i Schnurr, J. L. (2005). Competitive hierarchies of temperate tree species: Interactions between resource availability and white-tailed deer. *Écoscience*, 12(4), 494–505.
- Valeix, M., Loveridge, A. J., Chamaillé-Jammes, S., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H., i Macdonald, D. W. (2009). Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology*, 90(1), 23–30.
- Valentini, A., Pompanon, F., i Taberlet, P. (2009). DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology i Evolution*, 24(2), 110–117.
- Van Uytvanck, J., i Hoffmann, M. (2009). Impact of grazing management with large herbivores on forest ground flora and bramble understorey. *Acta Oecologica*, 35(4), 523–532.
- Veach, A. M., Dodds, W. K., i Skibbe, A. (2014). Fire and grazing influences on rates of riparian woody plant expansion along grassland streams. *PloS One*, 9(9), e106922.
- Yamamoto, S.-I. (2000). Forest Gap Dynamics and Tree Regeneration. *Journal of Forest Research*, 5(4), 223–229.
- Ziobro, J., Koziarz, M., Havrylyuk, S., Korol, M., Ortyl, B., Wolański, P., i Bobiec, A. (2016). Spring grass burning : an alleged driver of successful oak regeneration in sub-carpathian marginal woods. a case study. *Prace Geograficzne*, 2016(Zeszyt 146), 67–88.

5. Informacja o wykazywaniu się istotną aktywnością naukową albo artystyczną realizowaną w więcej niż jednej uczelni, instytucji naukowej lub instytucji kultury, w szczególności zagranicznej.

- Od 2023 roku stanowisko 'research associate' w Nordens Ark Foundation, w Szwecji
- Od 2015 roku promotor pomocniczy doktoratu realizowanego na Szwedzkim Uniwersytecie Rolniczym (Swedish University of Agricultural Sciences, SLU) w Alnarp, w Szwecji
- 2019 staż naukowy w Instytucie łowiectwa, ryb i środowiska (Institutionen för vilt, fisk och miljö) na Szwedzkim Uniwersytecie Rolniczym (Swedish University of Agricultural Sciences, SLU) w Umeå, w Szwecji
- Od 2010 roku prowadzący co roku kurs na poziomie magisterskim na Szwedzkim Uniwersytecie Rolniczym (Swedish Agricultural University, SLU) w Alnarp, w Szwecji

6. Informacja o osiągnięciach dydaktycznych, organizacyjnych oraz popularyzujących naukę lub sztukę.

- Od 2010 wykładowca Szwedzkiego Uniwersytetu Rolniczego (Swedish University of Agricultural Sciences, SLU) w Alnarp; prowadzący co roku międzynarodowy kurs dla magistrantów: „Broadleaves - Forest dynamics, biodiversity and management for multiple use. Large herbivores and temperate forest dynamics”;
- Od 2021 roku wykładowca w szkole doktorskiej BioPlanet, prowadzonej przez Instytut i Muzeum Zoologii PAN, Instytut Biologii Ssaków PAN i Instytut Paleobiologii PAN; prowadzący kurs: „Summer School: Large herbivores and temperate forest dynamics: How to measure the effect of plant consumers?”;
- 2006-2010 wykładowca na Summer School in Ecology and Biodiversity BIOSEB organizowanej przez Instytut Biologii Ssaków PAN w Białowieży;
- Promotor pomocniczy pracy doktorskiej Kathariny Kasper w szkole doktorskiej BioPlanet od 2021 roku;
- Promotor pomocniczy pracy doktorskiej Karin Amsten, pt. "Grazing and fire-key processes for tree and flowering plant succession" wykonywanej na

Szwedzkim Uniwersytecie Rolniczym (Swedish University of Agricultural Sciences, SLU) w Alnarp, Szwecja, planowana obrona 01.12.2023;

- Promotor pomocniczy pracy doktorskiej Toma Diserensa, pt. “Wpływ dużych drapieżników na zachowanie mniejszych drapieżników w Europie”, praca złożona na Wydziale Biologii Uniwersytetu Warszawskiego, planowana obrona w 2023 roku;
- Opiekun naukowy pracy magisterskiej Kathariny Semmelmayr: “Community structure, escape dimensions and architecture of trees in a temperate grass dominated system under herbivore pressure”, wykonanej w IBS PAN oraz University of Natural Resources and Life Sciences (Vienna), praca obroniona na Wydziale Biologii, University of Natural Resources and Life Sciences w Wiedniu (Austria) 17.03.2020 r.
- Promotor pomocniczy pracy doktorskiej Anny Kapusty pt. "Dynamika drzewostanów a zasoby dziupli w grądach Białowieskiego Parku Narodowego", praca obroniona na Wydziale Przyrodniczym Uniwersytetu Przyrodniczo-Humanistycznego w Siedlcach 14.10.2019 r.
- Opiekun pracy magisterskiej Jamesa Whitehead’a: „Browsing lawns in a landscape of fear – the impact of wolves on browsing lawn structure in the Białowieża Primeval Forest, Poland”, praca obroniona na Lund University (Szwecja) 12.06.2018 r.
- Opiekun pracy magisterskiej Jone Lescinskaite’a: „Effects of wolf predation risk on community weighted mean plant traits in Białowieża Primeval Forest, Poland”, praca obroniona na Swedish University of Agricultural Sciences (Szwecja) 22.10.2018 r.
- Opiekun pracy magisterskiej Nathana Proudmana: „A Landscape of fear: behavioral responses in red deer (*Cervus elaphus*) to risk effects posed by wolves (*Canis lupus*) and human hunters in a European Primeval Forest”, praca obroniona na Lund University (Szwecja) 05.04.2018 r.

Opieka nad studentami i praktykantami:

Przed uzyskaniem stopnia doktora:

2007: praktykanci: Jon Gotink i Anne Velenturf z Van Hall Institute (Holandia);

2008: praktykanci: Anne Velenturf, Benny Goede, Bart Koojmans i Britta Adams z Van Hall Institute (Holandia);

2009: praktykanci: Bregje Koster i Aleksandra Haydn z Van Hall Institute (Holandia), Inka Haras z University of Kiel (Niemcy), Luca Bembich (Włochy), Charlotte Kourgky Ecole z Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse (Francja), Greta Santos-Abiega z Universidad de Salamanca (Hiszpania), Karolina Butwiłowska z Uniwersytetu w Białymstoku, Katarzyna Pleskot z SGGW, Kamila Plis z Uniwersytetu Warszawskiego, Jelce Evans z Provinciale Hogeschool Limburg (Belgia);

2010: praktykanci: Nick van Doormaal z Van Hall Institute (Holandia), Marius Adam z Fachhochschule Göttingen (Niemcy), Corina Loew z University of Applied Science in Eberswalde (Niemcy), Adria Sole z University of Barcelona (Hiszpania), Jacky Drese z University of Applied Science in Eberswalde (Niemcy); magistarka Kassiopeia Devriendt z University of Antwerp (Belgia); wolontariusze: Heather Dutton i Ceirios Davies (Anglia);

2011: studenci: Coen de Kleine z Wageningen University (Holandia), Hidde Zemel z University of Groningen (Holandia), Kassiopeia Devriendt z University of Antwerp (Belgia), Julia Brack z Fachhochschule Trier (Niemcy), Charlotte von Komorski z Fachhochschule Göttingen (Niemcy), Marius Adam (Niemcy), praktykant: Mark Hensbergen z Helicon Opleidingen Milieu en Ruimte (Holandia);

2012: studenci: Charlorre von Komorski z Hochschule für Angewandte Wissenschaft und Kunst (Niemcy), Tim van der Sluis z Van Hall Institute (Holandia);

2013: magistranci: Maxine Heijtel i Femke Jochems z Wageningen University (Holandia); praktykanci: Timem van der Sluis, Bettina Dobrescu i Teun Smink z Van Hall Institute (Holandia); praktykantka: Ramona Schubert (Niemcy);

2014: studenci: Kira Rokx i Esmé Schutgens z Van Hall Institute (Holandia); magistranci: Hannah Heither z Albert-Ludwigs-Universität (Niemcy), Charlotte von Komorski z University of Veterinary Medicine Vienna (Austria);

Po uzyskaniu stopnia doktora:

2017: magistranci: Nathan Proudman i James Whitehead z Lund University (Szwecja), Jone Lescinskaite z Swedish University of Agricultural Sciences (Szwecja), Marcel Becker z Friedrich-Schiller University Jena (Niemcy)

2018: studentki: Kinga Stępniać z Uniwersytetu Warszawskiego i Anna Jarząbska z SGGW;

2019: studenci: Kinga Stępniać z Uniwersytetu Warszawskiego i Anna Jarząbska z SGGW, E. Stockwell i K. Hunt (Wielka Brytania);

2020: magistrantka Katharina Semmelmayr, studentki: Kinga Stępiak z Uniwersytetu Warszawskiego i Anna Jarząbska ze SGGW;

2021: studenci: Gabriele Retez i Giorgio Zavattoni z University of Helsinki (Finlandia);

7. Oprócz kwestii wymienionych w pkt. 1-6, wnioskodawca może podać inne informacje, ważne z jego punktu widzenia, dotyczące jego kariery zawodowej.

Otrzymałem nagrodę za rozprawę doktorską Wydziału Biologii Uniwersytetu Warszawskiego.

Jestem współtwórcą aplikacji sieciowej ‘Trapper’ (<https://os-conservation.org/projects/trapper>) do zarządzania, organizacji i klasyfikacji danych multimedialnych (zdjęcia, filmy, audio) pochodzących z sensorów (fotopułapki, detektory). Jestem fundatorem i Wiceprezesem Fundacji Open Science Conservation Fund, powołanej 21.03.2018 w celu 1) wspierania rozwoju wiedzy, metod i narzędzi w zakresie nauk biologicznych na potrzeby ochrony przyrody, a także umiejętności ich praktycznego stosowania w zarządzaniu i kształtowaniu strategii ochrony zasobów przyrodniczych w Polsce i na świecie; 2) opracowywania oraz promowania rozwiązań wspierających otwarty transfer wiedzy i technologii (w tym oprogramowania) do praktyki zarządzania zasobami przyrodniczymi w Polsce i na świecie; 3) upowszechniania oraz promowania idei otwartej nauki (Open Science), otwartej technologii (Open Technology), oraz otwartego dostępu do kody źródłowego oprogramowania (Open Source) w naukach biologicznych oraz ochronie przyrody. Najważniejsze projekty: 1) wdrożenie aplikacji Trapper w Karkonoskim Parku Narodowym w ramach projektu pt. „Poprawa stanu łączności ekologicznej w KPN i jego otulinie”, który został dofinansowany ze środków Funduszy Norweskich; 2) wdrożenie aplikacji Trapper w Parku Narodowym Las Bawarski (Niemcy) 3) wdrożenie aplikacji Trapper na uczelniach polskich (Uniwersytet Łódzki) i zagranicznych (Szwedzki Uniwersytet Rolniczy SLU, Uniwersytet we Freiburgu); 4) wdrożenie aplikacji Trapper przez organizacje zajmujące się ochroną przyrody (np. KORA Szwajcaria, MELES Austria); 5) projekt TRAPPER-AI został finalistą Samsung Inkubator #dlaPlanety w roku 2021.

.....
(podpis wnioskodawcy)