

GDK: 188:228+22/4(045)

Prispelo / *Received*: 29. 3. 2004
Sprejeto / *Accepted*: 27. 6. 2004

Pregledni znanstveni članek
Scientific review paper

STRUKTURA GOZDNEGA SESTOJA VPLIVA NA BIODIVERZITETO

Tanja GRGIČ*, Ivan KOS**

Izveček:

Za zdravo delovanje gozda je potrebna biodiverzitetna na zadovoljivo visoki ravni, zato mora biti njeno varovanje vključeno v gospodarjenje z gozdom. Ob naravni dinamiki gozda se vsaka združba na določeni lokaciji nenehno spreminja. Le z ustrezno strukturo lahko gozd nudi življenjski prostor različno občutljivim vrstam in tako zagotavlja diverzitetno. Za odgovor na vprašanje, kakšna je ustrezna struktura, so nujne raziskave biodiverzitet v različno strukturiranih in različno starih sestojih. Pregledni članek povzema izsledke raziskav na različnih skupinah nevretenčarjev, ki so tako številčno kot funkcionalno zelo pomembni, zaradi svoje telesne zgradbe pa še posebej občutljivi na okoljske razmere. Združbe iz različnih razvojnih faz se večinoma razlikujejo med seboj, vrstna diverzitetna pa je odvisna od strukture gozda. Med ekologi se je uveljavilo mnenje, da je ustrezna strategija za ohranjanje biodiverzitetne zagotovitev heterogenosti okolja na različnih nivojih. Mozaik različnih razvojnih faz velikosti skupine ali gnezda v gozdni pokrajini zagotavlja ustrezne razmere za različno zahtevne vrste in njihove premike na ustrezno območje ob spremembah in motnjah v gozdu.

Ključne besede: biodiverzitetna, struktura sestoja, gozdarsko načrtovanje, razvojne faze gozda, heterogenost okolja

FOREST STAND STRUCTURE INFLUENCES BIODIVERSITY

Abstract:

Healthy functioning of a forest requires biodiversity on a sufficiently high level. Its conservation has to be incorporated into forest management. Along with natural forest development every community at a certain location experiences continual changeability. Only with appropriate structure a forest can offer living space for species of different sensitivity and in that way ensures diversity. In order for an appropriate structure to be defined, investigations of biodiversity in differently structured and differently aged stands are essential. The review paper summarizes results of investigations in different groups of invertebrates which are numerically as well as functionally very important, and owing to their body structure especially sensitive to environmental conditions. Communities mostly differ among phases, and species diversity depends on forest structure. A consensus has been reached among ecologists that an appropriate strategy for preserving diversity is to secure the heterogeneity of an environment at different scales simultaneously. A mosaic of different development phase patches in the size of a group or nest ensures in a forest landscape suitable conditions for differently demanding species and their migrations to a suitable environment when changes and disturbances occur.

Key words: biodiversity, stand structure, forest planning, forest development phases, environmental heterogeneity

* mag., Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, Večna pot 111, Ljubljana, SLO, tanja.grgic@bf.uni-lj.si

** prof. dr. Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, Večna pot 111, Ljubljana, SLO

VSEBINA
CONTENTS

1	UVOD.....	107
	INTRODUCTION	
2	VPLIV STRUKTURE SESTOJA NA	
	BIODIVERZITETO.....	108
	THE INFLUENCE OF STAND STRUCTURE ON	
	BIODIVERSITY	
3	IZSLEDKI RAZISKAV.....	109
	STATEMENTS OF INVESTIGATIONS	
4	PREDNOSTI RAZNOMERNEGA SESTOJA	
	ZA FAVNO.....	112
	ADVANTAGES OF UNEVENLY-AGED	
	STAND FOR FAUNA	
5	NAČRTOVANJE OKOLJSKE HETEROGENOSTI.....	114
	ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY PLANNING	
6	SKLEP.....	115
	CONCLUSION	
7	SUMMARY.....	117
8	VIRI.....	119
	REFERENCES	

1 UVOD INTRODUCTION

Gozd je dinamičen sistem, katerega osnovne vzorce in procese oblikujejo naravni sukcesijski procesi in različne motnje in tako ohranjajo mozaik sukcesijskih stadijev v gozdni strukturi. Z ustreznim gospodarjenjem se lahko človek vključi v ta naraven proces v razvoju gozda in tako trajno izkorišča številne obnovljive vire. Človekov vpliv mora temeljiti na razumevanju funkcije ekosistema in biti v okviru fizičnih in biotskih zmogljivosti gozda. Sodobno gospodarjenje z gozdovi mora biti večnamensko, trajnostno in sonaravno. Ohraniti mora vse komponente ekosistema, vključno s strukturo, zgradbo in procesi.

Ohranjanje viabilnih populacij živalskih in rastlinskih vrst in njihovega naravnega nihanja je osrednja tema takšnega gospodarjenja. Osredotočeni moramo biti na zagotavljanje ustreznega okolja v primerni prostorski in časovni razporeditvi. Pomen ohranjanja biodiverzitete pa je mnogo širši kot le ohranjanje števila vrst ali določenih redkih in ogroženih vrst. Najpomembnejša je funkcionalna vloga biodiverzitete. Večino procesov v gozdu vodijo organizmi, zato je biodiverzitetna na zadovoljivo visoki ravni nujna za njegovo zdravo delovanje in ima ključno vlogo v njegovem razvoju.

Tako funkcionalno kot tudi številčno po pomembnosti v gozdu še posebej izstopa talna favna, katere pretežni del tvorijo nevretenčarske vrste. Le-te imajo glavno vlogo pri osnovnih procesih v ekosistemu (npr. WILSON 1987, FRANKLIN 1993, SULKAVA / HUHTA / LAAKSO 1990), zaradi svoje telesne zgradbe pa so še posebej občutljive na okoljske razmere in njihove spremembe. Prav zaradi tega jih v zadnjem času zelo pogosto uporabljamo kot indikatorje posledic sprememb v okolju (npr. TEUBEN / SMIDT 1992, CRASTON / TRUEMAN 1997, KING / ANDERSEN / CUTTER 1998). Na populacije močno vplivajo naravne spremembe okolja pa tudi tiste, ki jih povzroča človek. Med spremembami gozdnega okolja je potrebno še posebej izpostaviti nenehno prehajanje skozi različne razvojne faze ob njegovem dinamičnem razvoju, pri čemer se spreminjajo tudi življenjski pogoji v njem. Zaprtost krošenj in s tem osvetljenost, temperatura, vlažnost in drugi dejavniki so v različnih razvojnih fazah različni (BARNES *et al.* 1980, CALDWELL / PEARCY 1994), kar seveda vpliva na posamezne živalske populacije.

Da bo ohranjenih večina vrst v gozdu in zagotovljeno njegovo zdravo delovanje, mora gozd nuditi življenjski prostor vrstam z različnimi zahtevami. Raziskave diverzitet različnih skupin nevretenčarjev, pa tudi vretenčarjev so pokazale, da se združbe v sestojih z različno horizontalno strukturo razlikujejo med seboj. Članek obravnava izsledke takšnih raziskav, ki bi morali biti v pomoč pri gospodarjenju z gozdovi, in ugotavlja, kakšna je ustreznost struktura gozda po priporočilih na podlagi raziskav biodiverzitet.

2 VPLIV STRUKTURE SESTOJA NA BIODIVERZITETO THE INFLUENCE OF STAND STRUCTURE ON BIODIVERSITY

Vsaka združba na določeni lokaciji doživlja nenehen preobrat ob naravnem spreminjanju gozda (BUNNELL / KREMSATER / WIND 1999). Pri razvoju gozda strukturno preprostejši sestoj postopno preide v sestoj z močnejše izraženimi biotskimi interakcijami med njegovimi gradniki (PIANKA 1994). Ena od posledic sukcesije je zato zmanjšanje vrstne diverzitete v sistemu, ki je dosegel klimaksno stanje (TARMAN 1992). Biodiverziteta v trajnem klimaksu je tako manjša kot v prehodnih nestabilnih razvojnih stopnjah, kar je sicer v navideznem nasprotju z biodiverzitetno nekega območja. Vendar pa lahko ta paradoks razložimo z mozaično naravo ekosistemov, ki je posledica motenj in s tem njihove dinamike (MEFFE / CARROLL 1997).

Talna favna v sestoju s homogeno horizontalno strukturo se z razvojem sestoja postopoma spreminja. Večina vrst sicer ne doživi velikih populacijskih sprememb, bolj specializirane pa jih. Mnoge vrste zahtevajo okolje s specifičnimi razmerami. Bukov sestoj na primer ima v mladih razvojnih fazah večjo zaprtost krošenj in malo odmrle lesne mase. Stari sestoji imajo nižjo gostoto dreves, debelejša in večja drevesa z več poškodbami. Prisotnost podrastja se s starostjo veča. S temi razlikami v gozdni strukturi in sestavi nudijo sestoji različnih razvojnih faz različno okolje z različnimi klimatskimi pogoji (BARNES *et al.* 1980, CALDWELL / PEARCY 1994, CAREY / JOHNSON 1995). Vrste, značilne za zgodnje, bolj temne in vlažne sestoje z razvojem zamenjajo druge, spremenijo se razmerja med vrstami. Razvojne spremembe v strukturi gozda so relativno hitre v prvih letih in desetletjih sukcesije, kasneje pa se upočasnijo. Sklenjenost krošenj je verjetno mejno stanje, pri katerem se spremenijo razmere na tleh in v tleh, z njimi pa tudi združbe členo-nožcev (NEIMELÄ / HAILA / PUNTTILA 1996). Pri gospodarjenju z gozdom in ohranjanju biodiverzitete je zato pomembno ustrezno načrtovati strukturo gozda in ohraniti različna okolja, ki bodo nudila primeren življenjski prostor različno zahtevnim vrstam.

Na nivoju sestoja se vrste odzivajo različno na posledice sprememb v gozdu. Za večino gozdnih sistemov je bil vpliv gospodarjenja na nivoju sestoja najbolj intenzivno proučevan in je tudi najbolj razumljen (WIGLEY / ROBERTS 1994). Populacije določenih vrst lahko ostanejo relativno neprizadete, drugih pa upadejo ali se povečajo. Odgovor vrst se spreminja glede na gozdno združbo, tip, razsežnost in način gospodarjenja ter občutljivost vrste na spremembe habitata, pa tudi glede na topografsko lego in kvaliteto območja. Z gozdarskimi posegi spreminjamo sestavo, strukturo in prostorsko heterogenost sestoja, s tem pa pogosto tudi spreminjamo prostorsko in časovno diverzitetno in abundanco pristo-

živečih populacij (WIGLEY / ROBERTS 1994). Biodiverziteteta v gospodarskem gozdu je odvisna od načina gospodarjenja in posegov v njem. Ohranitev ali primerno povečanje biodiverzitetete v gozdu temelji na ustrezni strukturi sestojev. Uporabljeni morajo biti takšni gojitveni posegi, s katerimi bi v zgradbi gozdov ohranili ali ponovno vgradili varovalne mehanizme in zagotovili potek samodejnih naravnih življenjskih procesov (KORDIŠ 1993). Za izbiro ustreznih posegov v gozdu je potrebno poznati njegovo trenutno stanje, dogajanje v njem skozi razvoj in vedeti, kako reagira na spremembe. Takšno znanje nam omogoča pravilno predvidevanje in napovedovanje posledic posegov v gozdu in ravnanje v skladu s cilji. Neustrezno gospodarjenje lahko povzroči, da se v ekološko zelo pestrih gozdovih nenaravno izoblikuje struktura sestojev. Mozaično zgradbo zamenja homogena, sestoji pa postanejo enomerni. V takšnih sestojih lahko postanejo spremembe, povezane z dinamiko gozda in njegovim prehodom skozi različne razvojne faze, precej drastične. Samodejnost nekaterih življenjsko pomembnih procesov v gozdovih se lahko toliko zmanjša, da postane ogrožena njihova varovalna moč in sposobnost ustreznega obnavljanja, dolgoročno gledano pa je vprašljiva tudi njihova proizvodna moč (KORDIŠ 1993).

3 IZSLEDKI RAZISKAV **STATEMENTS OF INVESTIGATIONS**

V strukturno različnih sestojih ima razvoj gozda različne posledice za biodiverziteteto. Raziskovalci so se že precej ukvarjali z vprašanjem vpliva različnih razvojnih faz gozda na favno. V različnih razvojnih fazah so že proučevali združbe različnih skupin nevretenčarjev, pa tudi vretenčarjev in rastlin v različnih tipih gozdov in ugotovili, da se združbe iz različnih razvojnih faz večinoma razlikujejo med seboj tako v številu vrst posamezne skupine kot tudi v gostoti (abundanci) (Preglednica 1).

Neimelä, Haila in Punttila (1996) so proučevali heterogenost združb hroščev krešičev, pajkov in mravelj v različnih starostnih razredih borealnega gozda. Ugotovili so jasno razliko v vrstni sestavi in sestavi združb med mladim gozdom, poseko in starejšim gozdom z višjimi drevesi in sklenjenimi krošnjami. Več kot polovico vrst celotne združbe so našli v vseh starostnih razredih gozda, število vrst, vezanih na določeno, fazo pa je nizko. Vrste, ki se pojavljajo v odraslem sestoju, ohranijo navidezne viabilne populacije tudi v mlajših razvojnih fazah. Podobnost v sestavi združb krešičev in pajkov med pomlajencem in debeljakom se je prvo leto po poseku zelo zmanjšala, nato pa se postopoma s časom večala. Razlike v podobnosti (odstotek podobnosti) med združbami iz različnih starostnih razredov gozda so bile večje kot v vrstni sestavi, saj je relativna abundanca vrst mnogo bolj varirala.

Preglednica 1: Število vrst različnih skupin nevretenčarjev, ujetih v različno starih gozdnih sestojih in na odprih površinah (O.h.).

Table 1: The numbers of species of different invertebrate groups caught in differently aged forest stands and open areas (O.h.)

Skupina živali Animal group	Tip gozda, država Forest type, country	O.h.	Starost gozdnega sestoja / Forest stand age						Vir Reference	
			1	2-5	5-10	10-20	20-50	50-85		130<
Hrošči / beetles	Smreka, Finska / Spruce-dominated, Finland			47		26		22	NEIMELÄ / HAILA / PUNTTILA 1996	
Pajki / spiders			192		99		101			
Mravlje / ants			22		22			12		
Hrošči / beetles	Bor, Škotska / Pine, Scotland	17			15		10		INGS / HARTLEY 1999	
Enhitreje / enchytraeids	Breza, Poljska / Birch, Poland	19					17	14	NOWAK 2001	
Hrošči / carabid beetles	Smreka, bor, Kanada / Spruce, pine, Canada	20	29	28	22	18			NEIMELÄ / LANGOR / SPENCE 1993	
Skakači / springtails	Jelka, Kanada / Douglas-fir, Canada	mesto / site 1		32			37	41	45	SETÄLÄ / MARSHAL 1994
		mesto / site 2		34			38	40	39	
		mesto / site 3		30			31	39	33	
Hrošči / carabid beetles	Smreka, Finska / Spruce-dominated, Finland		34	21	17	16	17		KOIVULA / KUKKONEN / NEIMELÄ 2002	
Podlubniki / bark beetles	Bor, Poljska / Pine, Poland	10			15	22	22	22	MOKRZYCKI 1995	
Mravlje / ants	Deževni gozd, Brazilija / Rain forest, Brazil	mesto / site 1	36			62			38	VASCONCELOS 1999
		mesto / site 2	83	79		83			79	
Strige / centipedes	Bukev, Slovenija / Beech, Slovenia	10				24	18	21	GRGIČ / KOS v tisku	

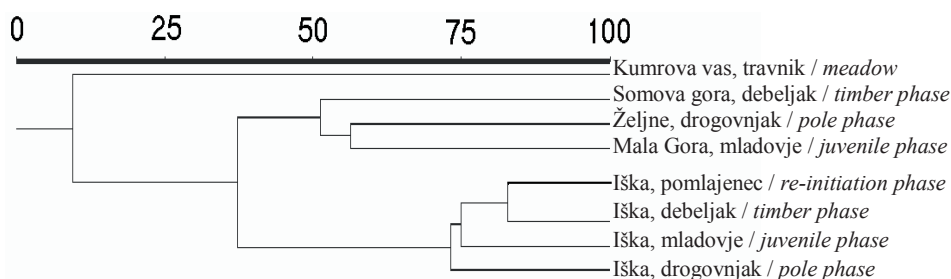
Razlike v favni različno starih sestojev je ugotovil tudi Mokrzycki (1995) pri proučevanju združb podlubnikov v poljskih subkontinentalnih borovih gozdovih. Število vrst je naraščalo s starostjo sestoja in je bilo v starem več kot dvakrat večje v primerjavi z enoletnim, osem od 22 vrst pa se je pojavljalo v vseh sestojih. Podobna raziskava v odraslih gospodarskih in starih smrekovih gozdovih na Finskem (MARTIKAINEN *et al.* 1999) je pokazala pojavljanje največjega števila vrst v starem gozdu z največ odmrlega lesa in nekaj listopadnih dreves. Gospodarski gozdovi z enim starostnim razredom favorizirajo določene vrste ožjega spektra vrst, kar lahko zmanjša kompeticijo z drugimi škodljivci, predacijo in parazitizem (SCHLYTER / LUNDGREN 1993), ki v naravnih sestojih kontrolirajo njihove populacije.

Razlike v favni strig med enomernimi sestoji različnih razvojnih faz pa so bile ugotovljene v kočevskih dinarskih bukovih gozdovih Slovenije (GRGIČ / KOS v tisku). Tako v številu vrst kot tudi v povprečni gostoti strig so se sestoji močno razlikovali med seboj (Preglednica 1). Spremembe obeh parametrov v določenem sestoji med letom pa so bile majhne. Deset od 32 najdenih vrst se je pojavilo le na eni od lokacij. Vzorci strig iz različno starih enomernih sestojev so si bili manj podobni kot pa vzorci iz istega sestoja, nabrani v različnih letnih časih (GRGIČ / KOS v tisku). Sestava združbe je torej bolj odvisna od starosti sestoja oziroma od strukture kot pa od letnega časa oziroma trenutnih razmer, ki jih ta pogojuje.

Iz rezultatov raziskav je razvidno, da so določene vrste značilne za določeno razvojno stopnjo gozda, večina pa je manj občutljivih in se pojavljajo v različnih razvojnih fa-

zah, a z različno abundanco. Občutljivost na okoljske dejavnike je med vrstami različna (npr. GRGIČ / KOS 2001). Trenutno pojavljanje v sestojih določene starosti pa ni le vrstno specifično, ampak je rezultat medvrstnih interakcij in značilnosti gozda. Interakcije so lahko povezane z natančnejšimi habitatnimi zahtevami vrst, ki se odraža v starosti in strukturi gozda (SPENCE *et al.* 1996). Na vrste torej delujejo tako abiotski kot biotski dejavniki, kar onemogoča neposredno povezavo pojavljanja določenih vrst v določenih sestojih izključno s strukturo sestoja. Pomembna je kombinacija različnih dejavnikov.

Večinoma so raziskovalci proučevali združbe na velikih površinah s homogeno horizontalno strukturo. Za majhne živali, kakršni so nevretenčarji, so makrookoljske razmere na enomernih površinah precej enotne. Vrste, za katere so nove razmere, ki nastanejo ob razvoju sestoja neprimerne, nimajo možnosti izbire drugačnega okolja. Zanje so zato primernejše razmere v sestoju s heterogeno horizontalno strukturo z zaplatami različnih razvojnih faz. Na zaplatah štirih različnih razvojnih faz raznomernega bukovega sestoja v Iški (Slovenija) je bilo ulovljenih kar 36 vrst strig (GRGIČ / KOS 2003). Le šest od teh je bilo najdenih samo v eni od faz, vseh šest pa je bilo zelo redkih (najden en do dva osebka). Razlike med posameznimi zaplatami raznomernega sestoja so bile predvsem v razporeditvi vrst in njihovi številčnosti na posameznih zaplatah, ne pa v prisotnosti in odsotnosti določenih vrst. Razlike v številu vrst in ocenjeni gostoti strig med zaplatami različnih razvojnih faz so bile majhne (GRGIČ / KOS 2003). Združbe različnih zaplat so si bile celo bolj podobne kot pa združbe iste zaplate v različnih letnih časih.



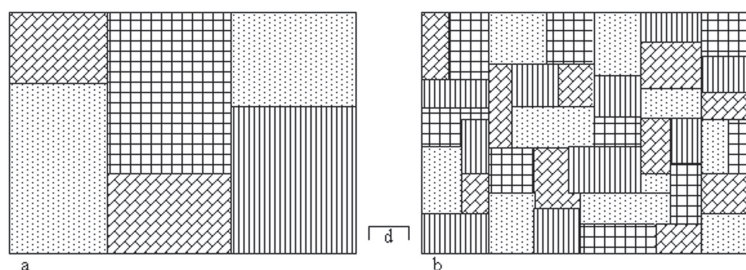
Slika 1: Podobnosti (odstotek podobnosti) med vzorci strig iz enomernih sestojev različnih razvojnih faz bukovega gozda na Kočevskem in zaplat različnih razvojnih faz primerljivega raznomernega sestoja v Iški (po GRGIČ 2002).
Figure 1: Similarities (percentage similarity) among centipede samples from evenly-aged stands in different development phases of beech forest in Kočevje Region and from patches of different development phases of comparable unevenly-aged stand in Iška (after GRGIČ 2002).

Favna strig bukovega gozda v dinarski regiji Slovenije je torej precej odvisna od strukture sestoja. Združbe strig iz enomernih sestojev različnih razvojnih faz se razlikujejo med seboj. Vse pa se razlikujejo tudi od združbe v raznomernem sestoju. Združbe iz različnih faz v le-tem pa so si med seboj zelo podobne (Slika 1). Razmere v enomernih sestojih so za strige precej enotne na celotni površini. Verjetno so prisotne vrste, katerim nudi sestoj dovolj ugodne razmere v kateremkoli letnem času (GRGIČ / KOS v tisku). Razdalje do drugih sestojev, ki bi bili mogoče vsaj določen čas primernejši, so za strige težko premagljive, saj je njihova sposobnost disperzije precej omejena (FRÜND / BALKENHOL / RUSZKOWSKI 1997). Aktivno premikanje strig pa ima pomembno vlogo na krajše razdalje in na površinah, ki so porasle z gozdom in imajo primernejšo klimo zanje (FRÜND / BALKENHOL / RUSZKOWSKI 1997). Takšno okolje nudi raznomerni sestoj in omogoča premik strig na različne faze gozda. Raziskave so pokazale, da razvojna faza ne vpliva le neposredno na pojavljanje vrst, saj se pojavljanje določene vrste v isti razvojni fazi gozda razlikuje glede na njegovo strukturo. Vpliv faze je tudi posreden, z vplivom na medvrstne odnose, ki nato omogočajo ali onemogočajo obstoj vrste v določenem sestoju oziroma zaplati znotraj sestoja (GRGIČ 2002). Na okoljske razmere manj občutljive vrste se pojavljajo razmeroma pogosto v različnih fazah (na primer *L. pygmaeus*). Pri nekaterih vrstah je pomembnejši letni čas. V določenem obdobju leta so primernejše določene faze, v drugem obdobju druge (GRGIČ 2002). Takšne vrste se lahko pojavljajo le v sestoju z zaplatami različnih razvojnih faz, saj so te dovolj blizu, da strige lahko migrirajo iz ene razvojne faze v drugo, kjer so lahko zanje dovolj dobri pogoji za življenje vsaj določen čas. Heterogena horizontalna struktura gozdnega ekosistema z mozaično razporejenimi zaplatami različnih razvojnih stopenj omogoča obstoj večjega števila vrst strig kot homogena struktura določene razvojne stopnje (GRGIČ / KOS 2003). Za strige in verjetno tudi za druge talne nevretenčarje je primerna heterogenost na ravni nekaj deset metrov.

4 PREDNOSTI RAZNOMERNEGA SESTOJA ZA FAVNO ADVANTAGES OF UNEVENLY-AGED STAND FOR FAUNA

Makrookoljske razmere v enomernem sestoju so relativno enotne na celotni njegovi površini. Vrste, za katere so nove razmere, ki sledijo razvoju gozda, neprimerne, izginejo iz te homogene površine, ali pa se populacije zelo skrčijo in so omejene na redke ugodne mikroprostore. Obstoj v teh pa je zaradi pritiska okolice in velikega roba na enoto površine kratkotrajen. Prisotne so tiste vrste z omejeno sposobnostjo premikanja, za katere so pogoji ugodni, tiste, ki so tukaj še kot ostanek oziroma kot populacije v izumiranju ter vrste, zastopane z migrirajočimi osebkami, ki so tukaj slučajno (GRGIČ /

KOS v tisku). V takšnih sestojih je lahko prisotnih manj vrst kot v raznomernih sestojih z mozaično razporejenimi zaplatami različnih razvojnih faz, kjer so razmere bolj heterogene. V sestojih s heterogeno strukturo so lahko prisotne vrste, značilne za različne faze ter vrste, ki preferirajo različne faze v različnih letnih časih. Osebki se lahko premikajo med zaplatami z različnimi okoljskimi razmerami. Vrste se lahko razporejajo v odvisnosti od razporeditve zaplat določenih razvojnih faz. V raznomernem sestoju, kjer so zaplate različnih razvojnih stopenj, ki ustrezajo velikosti skupine (do 5 arov) ali gnezda (5-50 arov) mozaično razporejene, so omogočene tudi migracije slabo mobilnih vrst (Slika 2b). Razlike med združbami so lahko manjše, biodiverziteti v posamezni zaplati ter tudi v celotnem sestoju pa večja. Velike razdalje in neprimerne okoljske razmere med enomernimi sestoji velikosti več hektarjev pa mnogim skupinam nevretenčarjev onemogočajo premik na primerno fazo, ko dosednji habitat postane neprimeren (Slika 2a).



Slika 2: Shematski prikaz različno strukturiranih gozdov: za vrste, ki migrirajo na krajše razdalje (d), so razdalje med fazami v velikopovršinsko raznomernem gozdu (a) prevelike, brez težav pa lahko migrirajo med zaplatami malopovršinsko raznomernega gozda (b).

Figure 2: Schematic picture of differently structured forests: for species that migrate on shorter distances (d), the distances between phases in unevenly-aged forest with large areas of the same age (a) are too big, but between patches of unevenly-aged forest with small areas of the same age (b) they can easily migrate.

Z vidika ohranjanja biodiverzitet je primernejše gospodarjenje, ki povzroča heterogeno strukturo, kot pa oblike sečenj, ki povzročajo homogenizacijo gozda (GRGIČ / KOS v tisku). Ker je mnogo skupin nevretenčarjev slabo mobilnih, a nujno potrebnih za zdravo delovanje gozda, zagotavlja malopovršinsko raznomerna struktura gozda verjetno njegov trajnejši obstoj. Zaradi različne zgradbe je število prostorskih niš v raznomernem gozdu večje, vrste lažje migrirajo z ene zaplate na drugo in povečujejo raznovrstnost. Okoljske variacije tudi zagotavljajo bolj enakomerno razporeditev virov v času, kot je to mogoče v homogenih habitatih (LEVINS 1968). Pokrajina z veliko raznolikostjo okolja, vrst in genotipov tudi lažje prenese spremembe kot

homogena površina (NOSS 1993), saj heterogenost okolja blaži njihove vplive. Od horizontalne strukture in s tem tudi od gojitvenih ukrepov je odvisna stabilnost, le-ta pa od prostorske in časovne razsežnosti. V dolgem časovnem obdobju namreč nobena združba ni stabilna, na dovolj velikem prostoru pa praktično vsaka. Velika prednost raznomernega sestoja je v tem, da omogoča stabilnost že na majhni površini (BONČINA 2000).

5 NAČRTOVANJE OKOLJSKE HETEROGENOSTI ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY PLANNING

Vpliv človeka na gozd in krajino se v splošnem kaže v poenostavljanju strukture in spreminjanju deleža posameznih strukturnih elementov. Zasnova gojenja gozdov pa lahko ustvarja tudi raznovrstno horizontalno strukturo sestoja (BONČINA 2000). Heterogenost okolja določa distribucijske vzorce posamezne vrste in narekuje njeno populacijsko dinamiko skozi procese kot sta imigracija in ekstinkcija (HAILA / KOUKI 1994). Spremembe v okolju vplivajo na populacije kvalitativno (določena okolja so postala redka) in kvantitativno (prostorska konfiguracija populacij). Te spremembe so razdelile populacije na več manjših, ki so s priložnostnimi migracijami povezane v metapopulacijo (HANSKI / GILPIN 1997). Struktura gozda mora biti zasnovana tako, da so migracije omogočene.

Pri načrtovanju na nivoju sestoja je nujno upoštevati tudi vpliv na pokrajino. Gojitvena dela v enem sestoju namreč vplivajo tudi na sosednje sestoje in združbe. Struktura pokrajine mora biti zasnovana tako, da nudi primeren življenjski prostor za vse vrste, ki se tam pojavljajo naravno. Med njimi so tako vrste širokega spektra, ki so lahko precej neobčutljive za razmere, kot tudi zelo občutljive vrste, ki zahtevajo specifično okolje. Ker se razmere v gozdu nenehno spreminjajo, je edini način, da bodo v njem našle primeren prostor vse vrste, zagotavljanje heterogenosti okolja. Kombinacija različnih sestojev, različnih razvojnih faz in vrzeli omogoča večjo raznovrstnost. Pokrajina mora nuditi krpe različnih razvojnih faz gozda, kjer bodo našle primerno okolje vrste, ki so značilne za posamezno fazo. Med seboj morajo biti mozaično razporejene in dovolj blizu skupaj, da bodo med njimi omogočene migracije tudi slabo mobilnih vrst. Vključene morajo tudi krpe starega gozda, saj so nekatere vrste vezane prav nanje (npr. CHANDLER 1987, SETÄLÄ / MARSHAL 1994, MATRIKAINEN et al. 1999). V borovih gozdovih Kanade je bilo za različne skupine žuželk ugotovljeno, da so specialisti starega gozda zelo počasni pri rekolonizaciji na nove površine, ker so podvrženi kompeticiji generalistov in niso dovolj konkurenčni (SPENCE et al. 1996). Ohranjene krpe ali sestoji starega gozda

na primerni oddaljenosti pa lahko z donorskimi populacijami služijo kot vir vrst. Zelo pomemben habitatni tip v gozdnati pokrajini so tudi odprte površine. Mnoge skupine nevretenčarjev so vezane prav nanje pa tudi v pretežno gozdnih skupinah najdemo določene vrste, ki se pojavljajo pogosteje na odprtih površinah. Mnogo hroščev je sicer vezanih na senčne razmere, medtem ko se nekateri specialisti med njimi pojavljajo le na bolj suhih in odprtih površinah (npr. INGS / HARTLEY 1999). Tudi vrsti strig *Lithobius mutabilis* in *Lithobius muticus* se na primer v južni Sloveniji pojavljata predvsem na negozdnih površinah (KOS 1988, 1995), čeprav so pri nas strige na splošno bolj gozdna skupina.

Za načrtovanje okoljske heterogenosti v gozdu obstajata dva pristopa (HAILA / KOUKI 1994). Prvi je posnemanje naravne dinamike kolikor se le da, saj so vrste, ki se tam pojavljajo naravno, prilagojene nanjo. Bukev se na primer naravno pojavlja v skupinah ali gnezdih (MARINČEK 1987), zato malopovršinska obnova (skupinsko postopno gospodarjenje z odstranjevanjem dreves v skupinah) verjetno ustvarja pogoje, ki so najprimernejši za vrste, ki se v bukovem gozdu pojavljajo naravno. Drugi pristop pa je raziskovanje populacijske dinamike, še posebej prostorske populacijske dinamike vrst z različnimi ekološkimi značilnostmi in ugotavljanje, kakšen naj bo gozd za ohranitev njihovih viabilnih populacij. Ta naloga seveda zahteva precej več časa in sredstev. V praksi bi morala biti uporabljena oba pristopa.

6 SKLEP CONCLUSION

Ugotovitve raziskav lahko strnemo in posplošimo: če heterogenost na majhnem nivoju znotraj sestoja znatno poveča lokalno vrstno bogastvo in omogoča viabilne populacije specializiranih vrst, bi moral biti na tem glavni poudarek pri ocenjevanju biodiverzitete in gospodarjenju (NEIMELÄ / HAILA / PUNTTILA 1996). Med ekologi se je uveljavilo mnenje, da je ustrezna strategija za ohranjanje diverzitete zagotovitev heterogenosti okolja na različnih nivojih (npr. NOSS 1993, FRANKLIN 1993). Ta priporočila pa so seveda brez pomena, če ni določeno, kateri elementi okoljskih variacij so v bistvu pomembni in kako naj jih vključimo na površinske enote pri gospodarjenju z gozdom. Upravljalci bi morali dobiti natančne nasvete o tem, kaj so relevantni nivoji heterogenosti ter odgovore na vprašanja o relativnem pomenu variacij znotraj sestoja in med sestoji za ohranjanje raznovrstnosti gozdne favne. Za ohranitev biotske raznovrstnosti ter stabilnosti gozdnih ekosistemov je priporočena horizontalna struktura gozda z mozaično razporejenimi zaplatami različnih razvoj-

nih faz velikosti do 0,5 hektarja. Enakega ali podobnega mnenja so mnogi drugi raziskovalci, pri tem pa nekateri izpostavljajo le razmerje razvojnih faz, nekateri pa le pomen ustreznega deleža starejših razvojnih faz gozda (BONČINA 2000). Razmerje razvojnih faz se je celo izkazalo kot primeren kazalec za posredno ocenjevanje biodiverzitete in tudi drugih kriterijev trajnostnega gospodarjenja z gozdovi ter tudi kot kazalec trajnosti donosov in s tem ekonomske trajnosti (BONČINA 2000). Vrsto bogastvo lokalnih združb se močno poveča s heterogenostjo habitata na majhni skali, zato je predlagana maksimizacija habitatne diverzitete znotraj zaplat velikosti sestoja.

Osebki lahko v heterogenem okolju migrirajo med zaplatami različnih razvojnih faz glede na trenutne razmere, značilnost vrste, medvrstnih interakcij in značilnosti posameznih osebkov in s tem zmanjšujejo razlike med fazami ter povečujejo raznovrstnost (GRGIČ / KOS 2003). V takšnem okolju se lahko vrste tudi premaknejo na primerno površino, ko dosedanja postane neprimerna. Krajinski efekt gospodarjenja z gozdom je še posebej pomemben za pojavljanje vrst, vezanih na določeno fazo (SPENCE *et al.* 1996). Več hektarjev velike homogenizirane površine lahko ogrozijo obstoj mnogih gozdnih specialistov in dolgoročno tudi generalistov s homogenizacijo favne in tako zmanjšajo regionalno diverzitetu (NEIMELÄ / LANGOR / SPENCE 1993). Na vrsto bogastvo negativno deluje tudi prevelika razdrobljenost zaplat. Fragmentacija prizadene prave gozdne vrste zaradi robnega učinka (NOSS 1993, BREWER 1994, TARWID 1995), saj se ob zmanjšanju velikosti habitatne krpe rob na enoto gozdne površine poveča. Krpe zato ne smejo biti premajhne, pa tudi razdalja med enako starimi zaplatami ne sme biti prevelika. Tako primerna velikost kot tudi razdalja pa sta zelo relativni in odvisni od organizmov.

Mnogokrat je nemogoče ohraniti vse vrste, zato lahko ohranjanje biodiverzitete vodi do različnih načrtov glede na to, kateri vidik biodiverzitete je poudarjen. Če je glavni namen ohranjanje integritete in funkcije ekosistema, bo to na vrstni ravni poudarilo ohranjanje abundantnih vrst, ki imajo večji vpliv na pretok energije in snovi v ekosistemu, ne pa redkih. Na teh bi bil poudarek, če bi hoteli ohraniti čimveč vrst, saj so najbolj ranljive in bi izginile prve. Čeprav se zavedamo pomembnosti raznolikosti, števila in kvantitete posamezne in vseh vrst v gozdnem okolju, pa se še vedno soočamo s pomanjkanjem analitičnih, splošno razumljivih metod za upravljanje z biodiverzitetu znotraj večnamenskega gospodarjenja z gozdom (KANGAS / KUUSIPALO 1993). Merjenje biodiverzitete je izredno kompleksna naloga (HAILA / KOUKI 1994), zato je potrebnih čimveč raziskav na različnih nivojih. Znanje o razmerah v gozdu, vzorcih naravnih motenj in procesov in produkcijski zmogljivosti mora biti del načrtovalnega procesa. Samo število vrst v nekem sistemu še ne zagotavlja njegovega zdravega delovanja, temveč je pomembno ohraniti vrste, ki se tam naravno pojavljajo.

7 SUMMARY

Forest is a dynamic system whose basic patterns and processes are shaped by natural succession and different disturbances that preserve the mosaic of successional stages in the structure. With appropriate management, forestry can be incorporated into natural processes and harmlessly exploit many resources. Human influence must be based on understanding the ecosystem function and remain within the range of physical and biological capacity of the forest. The knowledge of forest conditions, patterns of natural disturbances, and the production capacity of a forest need to be a part of the planning process.

Satisfying the main needs of wildlife populations is one of the main criteria of sustainable forestry management. The importance of biodiversity conservation reaches far beyond the conservation of the number of some rare or endangered species. The most important is its functional role, since the majority of processes in forests are led by organisms. Invertebrates are of particular importance both functionally and numerically (e.g. WILSON 1987, FRANKLIN 1993, SULKAVA / HUHTA / LAAKSO 1990). Owing to their body structure, invertebrates are especially sensitive to environmental conditions and are therefore frequently used as bioindicators of environmental changes (e.g. TEUBEN / SMIDT 1992, CRASTON / TRUEMAN 1997, KING / ANDERSEN / CUTTER 1998). Among changes of forest environment, continuous passing through several development phases during its dynamic existence must be especially stressed. Since canopy closure, as well as illumination, temperature, humidity and other abiotic factors, are different (e.g. BARNES *et al.* 1980), there are wide variations in conditions during different phases. Every community at a certain location experiences continual changeability along with structural and environmental changes (TARMAN 1992). Species typical of earlier, darker and moist stands are replaced by others, and relations among species change. Researchers have given a lot of thought to the question about the influence of different development phases on fauna. In different forest development phases, research has been carried out in the communities of springtails (SETÄLA / MARSHALL 1994), carabids (NEIMELÄ / HAILA / PUNTTILA 1996), spiders (NEIMELÄ / HAILA / PUNTTILA 1996), ants (NEIMELÄ / HAILA / PUNTTILA 1996), bark beetles (MOKRZYCKI 1995), centipedes (GRGIČ / KOS 2003 GRGIČ / KOS in press) and other groups of soil fauna, along with vertebrates (e.g. CAREY / JOHNSON 1995). Mostly, the results showed differences among stands in different phases. Some species from different animal groups were only found in certain phases, but most of them were common to several phases and mostly differed in abundance. But differences among communities from different phases were relatively small in revealed an unevenly-aged stand with patches of different phases. In

comparison to similar evenly-aged stands, higher numbers of species were found, and changes in communities among seasons were relatively large (GRGIČ / KOS 2003).

Forest management practices alter forest composition, structure, and spatial heterogeneity, thereby often changing temporal and spatial wildlife diversity and abundance (WIGLEY / ROBERTS 1994). Populations of some species remain relatively unaffected, others are decreasing or growing. Conservation or appropriate increase in the biodiversity of a forest is based on a suitable structure. Managers should select the logging plans which maintain or restore protective mechanisms in the forest composition and ensure the course of autonomic vital natural processes (KORDIŠ 1993). Inappropriate management practices, even in ecologically very variegated forests, can lead to an unnaturally structured forest. The mosaic forest structure is being replaced by a homogeneous one, with stands becoming evenly-aged. In such stands changes associated with forest dynamics and its passing through several development phases can become drastic and can even threaten the protective potency and ability of restoration. The macroenvironmental conditions in an evenly-aged stand are relatively uniform. Species for which new conditions following stand development are unsuitable disappear from that homogeneous area or populations shrink significantly and are limited to the few suitable microenvironments. As for species with limited locomotion, only those are present to whom momentary conditions are suitable throughout the year, those whose populations are disappearing from the area due to changed conditions, and those whose specimens are there only accidentally (GRGIČ / KOS in press). For many invertebrates distances between different stands are too long and environmental conditions unsuitable for the animals to migrate and search for new environment. A lower number of species can exist in such stands with specific conditions. But in a stand with patches of different development phases, species typical of different phases and species which prefer different phases in different seasons can occur. Specimens in such an environment can migrate between patches of different development phases, depending on current conditions, species characteristics, interspecies interactions and the characteristics of specimens (GRGIČ / KOS 2003). Biodiversity can be higher and differences among phases smaller. In an unevenly-aged stand with mosaically distributed patches of different phases, migrations are also possible for species with limited locomotion.

Since small-scale heterogeneity within a forest stand enhances the local species richness and supports viable populations of specialized species, maintenance of this heterogeneity should be the key focus of forest management. A consensus has been reached among ecologists that an appropriate strategy for preserving diversity is to secure the heterogeneity of an environment at different scales simultaneously (e.g. NOSS 1993, FRANKLIN 1993). The horizontal structure with the suitable proportion, distribution and size of developmen-

tal phases is needed. We recommend patches in the size of a group or nest (up to 0.5 ha). This ensures a more regular distribution of sources than is possible in a homogeneous environment and eases the influences of environmental changes. Managers should be acquainted with the relative importance of variations within and among stands and given detailed advice on the relevant scales of heterogeneity in a certain region. The conservation of species which naturally occur in a certain forest is important, making the operations that cause disturbances which are similar to natural disturbances a preferred choice.

8 VIRI REFERENCES

- BARNES, B.V. / ZAK, D.R. / DENTON, S.R. / SPURR, S.H., 1980. *Forest Ecology*.- John Wiley & Sons, Inc., New York.
- BONČINA, A., 2000. Primerjava strukture gozdnih sestojev in sestave rastlinskih vrst v pragozdu in gospodarskem gozdu ter presoja uporabnosti izsledkov za gozdarsko načrtovanje.- *Zbornik gozdarstva in lesarstva* 63: 153–181.
- BREWER, R., 1994. *The science of Ecology*.- W.B. Saunders Company, London, Philadelphia, Toronto.
- BUNNELL, F.L. / KREMSATER L.L. / WIND E., 1999. Managing to sustain vertebrate richness in forests of the Pacific Northwest: relationships within stands.- *Environ. Rev.* 7: 97-146.
- CALDWELL, M.M. / PEARCY, R.W., 1994. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*.- Academic Press, Inc., London.
- CAREY, A.B. / JOHNSON, M.L., 1995. Small mammals in managed, naturally young, and old-growth forests.- *Ecological Applications* 5: 336–352.
- CHANDLER, D.S., 1987. Species richness and abundance of Pselaphidae (Coleoptera) in old-growth and 40-years old forests in New Hampshire.- *Can. J. Zool.* 65: 608-615.
- CRASTON, P.S. / TRUEMAN, J.W.H., 1997. »Indicator« taxa in invertebrate biodiversity assessment.- *Memoirs of the Museum of Victoria* 56: 267–274.
- FRANKLIN, J.F., 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems or landscapes?.- *Ecological Applications* 3: 202–205.
- FRÜND, H.C. / BALKENHOL, B. / RUSZKOWSKI, B., 1997. Chilopoda in forest habitat-islands in North-West Westphalia, Germany.- *Entomologica Scandinavica* 51: 107–114.
- GRGIČ, T., 2002. Vpliv zgradbe gozdnih sestojev na raznovrstnost strig (*Chilopoda*) v bukovih gozdnih južne Slovenije.- Magistrsko delo, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, Ljubljana, 118 s.
- GRGIČ, T. / KOS, I., 2001. Temperature preference in some centipede species of the genus *Lithobius* LEACH, 1814 (*Chilopoda* : *Lithobiidae*).- *Acta Biologica Slovenica* 44, 3: 3-12.
- GRGIČ, T. / KOS, I., 2003. Centipede diversity of different development phases in an unevenly-aged beech forest stand in Slovenia.- V: *Myriapodology in the New Millenium*. Hamer M. (ed). (*African Invertebrates* 44). Natal Museum, South Africa, s. 237-252.
- GRGIČ, T. / KOS, I., 2004. Influence of forest development phase on centipede diversity in managed beech forests in Slovenia.- *Biodiversity and Conservation*, v tisku.
- HAILA, Y. / KOUKI, J., 1994. The phenomenon of biodiversity in conservation biology.- *Annales Zoologici*

- Fennici 31, 1: 5-18.
- HANSKI, I.A. / GILPIN, M. E. 1997. Metapopulation Biology – Ecology, Genetics and Evolution.- San Diego, Academic Press, 512 s.
- INGS, T.C. / HARTLEY, S.E., 1999. The effect of habitat structure on carabid communities during the regeneration of a native Scottish forest.- *Forest-Ecology-and-Management* 119, 1-3: 123-136.
- KANGAS, J. / KUUSIPALO, J., 1993. Integrating biodiversity into forest management planning and decision-making.- *Forest Ecology and Management* 61, 1-2: 1-15.
- KING, J.R. / ANDERSEN, A.N. / CUTTER, A.D., 1998. Ants as bioindicators of habitat disturbance: Validation of the functional group model for Australia's humid tropics.- *Biodiversity and Conservation* 7, 12: 1627-1638.
- KOIVULA, M. / KUKKONEN, J. / NEIMELÄ, J., 2002. Boreal carabid-beetle (*Coleoptera, Carabidae*) assemblages along the clear-cut originated succession gradient.- *Biodiversity and Conservation* 11: 1269-1288.
- KORDIŠ, F., 1993. Dinarski jelovo bukovi gozdovi v Sloveniji.- *Strokovna in znanstvena dela* 112, Biotehniška fakulteta, Ljubljana, 139 s.
- KOS, I., 1988. Problemi kvalitativnega in kvantitativnega vzorčenja skupine strig (*Chilopoda*).- Magistrsko delo, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, Ljubljana, 85 s.
- KOS, I., 1995. Vloga predatorske skupine strige (*Myriapoda: Chilopoda*) v biocenozi kserofilnega travnika.- Doktorska naloga, Biotehniška Fakulteta, Oddelek za biologijo, Ljubljana, 178 s.
- LEVINS, R., 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MARINČEK, L., 1987. Bukovi gozdovi na Slovenskem.- *Delavska enotnost*, Ljubljana, 153 s.
- MARTIKAINEN, P. / SIITONEN, J. / KAILA, L. / PUNTTILA, P. / RAUH, J., 1999. Bark beetles (*Coleoptera, Scolytidae*) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland.- *Forest Ecology and Management* 116, 1-3: 233-245.
- MEFFE, G.K. / CARROLL, C.R., 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sunderland. 2nd Edition.- Sinauer Associates Publishers, 729 s.
- MOKRZYCKI, T., 1995. Effect of pine forest stand age on bark beetle communities (*Coleoptera: Scolytidae*) in Puszcza Białowieska.- *Fragmenta Faunistica* 38, 21: 411-417.
- NEIMELÄ, J. / HAILA, Y. / PUNTTILA, P., 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: Variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient.- *Ecography* 19, 3: 352-368.
- NEIMELÄ, J. / LANGOR, D. / SPENCE, J.R., 1993. Effects of Clear-Cut Harvesting on boreal Ground-Beetle Assemblages (*Coleoptera: Carabidae*) in Western Canada.- *Conservation Biology* 7, 3: 551-561.
- NOSS, R.F., 1993. Sustainable Forestry or Sustainable Forests?- V: Defining sustainable forestry. Aplet G. H., Johnson N., Olson J. T., Sample V. A. (eds) 1993. Washington, Island Press, s. 17-43.
- NOWAK, E., 2001. Enchytraeid communities in successional habitats (from meadow to forest).- *Pedobiologia* 45: 497-508.
- PIANKA, E.R., 1994. *Evolutionary ecology*. 5th Edition.- New York, Harper Collins Publishers, 486 s.
- SCHLYTER, F. / LUNDGREN, U., 1993. Distribution of a bark beetle and its predator within and outside old-growth forest reserves: No increase of hazard near reserves.- *Scand. J. For. Res.* 8: 246-256.
- SETÄLÄ, H. / MARSHAL, V.G., 1994. Stumps as a habitat for Collembola during succession from clear-cuts to old-growth Douglas-fir forests.- *Pedobiologia* 38, 4: 307-326.
- SPENCE, J.R. / LANGOR, D. / NIEMALA, J. / CARCAMO, H.A. / CURRIE, C.R., 1996. Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species.- *Ann. Zool. Fennici* 33: 173-184.
- SULKAVA, P. / HUHTA, V. / LAAKSO, J., 1990. Impact of soil structure on decomposition and N-mineralisa-

- tion in relation to temperature and moisture forest soil.- *Pedobiologia* 40: 505-513.
- TARMAN, K., 1992. Osnove ekologije in ekologija živali.- Državna založba Slovenije, Ljubljana, 547 s.
- TARWID, M., 1995. The effect of the properties of forest islands ecotones in agricultural landscape on the fecundity of spider *Enoplagnatha ovata* (Clerck).- *Ecologia Polska* 43, 1-2: 103-117.
- TEUBEN, A. / SMIDT G.R.B., 1992. Soil arthropod numbers and biomass in two pine forests on different soils, related to functional groups.- *Pedobiologia*, 36:79-89.
- VASCONCELOS, H.L., 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia.- *Biodiversity and Conservation* 8, 3: 409-420.
- WIGLEY, T.B. / ROBERTS, T.H., 1994. Forest management and wildlife in forested wetlands of the southern Appalachians.- *Water Air and Soil Pollution* 77, 3-4: 445-456.
- WILSON, E.O., 1987. The little things that run the world (the importance and conservation of invertebrates).- *Conservation Biology* 1: 344-346.

