

Biodiverzitetata listopadnega gozdnega ekosistema

Biodiversity of the Deciduous Forest Ecosystem

Boris KRYŠTUFEK*

Izveček:

Kryštufek, B.: Biodiverzitetata listopadnega gozdnega ekosistema. Gozdarski vestnik, št. 7-8/2001. V slovenščini, z izvečkom v angleščini, cit. lit. 42. Prevod v angleščino: Boris Kryštufek.

Listopadni gozd je vertikalno strukturiran ekosistem z visoko primarno produkcijo, vendar je večina te produkcije naložena v obliki lesa in kot takšna nedostopna večjemu delu živalske komponente. Količina hrane v obliki plodov in semen je razmeroma majhna (približno 600 do 3.000 kcal ha⁻¹ leto⁻¹), kar je morda eden od vzrokov za dokaj skromno vrstno diverzitetato v listopadnem gozdu. Še bolj omejujoč dejavnik je verjetno poudarjena sezonskost v razpoložljivosti dobrin, katere učinek dodatno povečujejo nepredvidljiva večletna nihanja v plodenju ključnih drevesnih vrst. Mnoge gozdne živali imajo zato širše ekološke niše, kot pa jih lahko realizirajo v klimaksem gozdu; mnoge so tudi vezane na zgodnejše sukcesijske stadije. Navadni polh (*Glis glis*) je ena redkih sesalskih vrst z očitnimi adaptacijami na razpoložljivost dobrin v listopadnem gozdu: hibernacijo in sinhronizacijo razmnoževanja s plodenjem bukve. Pri upravljanju z biodiverzitetato listopadnega gozda moramo upoštevati sukcesijsko dinamiko in mozaično strukturo, saj se biodiverzitetata zmanjša, ko sistem enkrat doseže klimakšno stanje.

Ključne besede: listopadni gozd, biodiverzitetata, adaptacije, glodalci, navadni polh, *Glis glis*, varstvena biologija.

Abstract:

Kryštufek, B.: Biodiversity of the Deciduous Forest Ecosystem. Gozdarski vestnik, No. 7-8/2001. In Slovene with an abstract in English, lit. quot. 42. Translated into English by Boris Kryštufek.

Deciduous forest is a vertically structured ecosystem with a high primary production. A majority of the plant matter, however, is deposited as wood and accessible only to a limited number of animals. The amount of energy available from fruits and seeds is small (approximately 600 to 3,000 kcal ha⁻¹ year⁻¹), which might be a reason for a fairly low species diversity in a deciduous forest biome. A seasonal availability of resources seems to be even more restrictive, which is further aggravated by several years of fluctuations in seed production of the key tree species. This is why many "forest" animals have broader ecological niches than those that were realised in the climax forest; a great number of forest animals also prefer early succession stages. The edible dormouse (*Glis glis*) is one of the rare mammals with a pronounced adaptation to oscillations in the resource availability of deciduous forests: hibernation and synchronisation of reproduction with abundance of seed production. While managing the biodiversity of deciduous forests one should keep the successional dynamics and the patchy mosaic structure in mind. Namely, the species diversity is in decline after the system has achieved its climax.

Key words: deciduous forest, biodiversity, adaptation, rodents, edible dormouse, *Glis glis*, conservation biology.

1 UVOD

1 INTRODUCTION

Pod pojmom biodiverzitetata razumemo širok spekter strukturnih in funkcijskih elementov, ki opredeljujejo bogastvo in raznovrstnost življenja na Zemlji. Biodiverzitetato navadno prepoznamo na treh nivojih (genetskem, vrstnem in ekosistemskem), le-ti pa odražajo hierarhičnost v organizaciji žive materije (KRYŠTUFEK 1999). Nivoji so med seboj sicer jasno ločeni, vseeno pa so odvisni drug od drugega in tako dejansko med seboj prepleteni. Vrstna diverzitetata pogojuje genetsko, slednja pa omogoča prvo. V podobnem odnosu sta tudi vrstna in ekosistemska diverzitetata, čeprav ekosistemi, podobno kot vse združbe živih bitij, nimajo v sebi koherentnosti, tako značilne za osebkne (BROWN 1995).

Dejstvo je, da človekov vpliv na biodiverzitetato, katere del je sicer tudi sam, že dolgo časa presega njegove biološke potrebe po produktih primarne produkcije. Drugače povedano, človeška populacija porabi za svoj obstoj bistveno več energije kot biološko primerljiva populacija heterotrofnih organizmov. Temu ustrezen je človekov vpliv na biosfero in s tem tudi na

* izr. prof. dr. B. K., univ. dipl. biol., Prirodoslovni muzej Slovenije, Prešernova 20, 1000 Ljubljana, in Inštitut za biodiverzitetne študije, Znanstveno-raziskovalno središče RS Koper, Garibaldijeva 18, 6000 Koper, SLO

heterotrofe, s katerimi se nahaja v neposredni kompeticiji za produkte primarne produkcije. Človeška populacija danes porabi približno 40 % primarne produkcije avtotrofnih organizmov, delež pa še vedno narašča. Da si človek zagotovi potrebno količino organske snovi, povečuje nosilno kapaciteto okolja, kar najlažje doseže s poenostavljanjem ekosistemov. Ena najbolj očitnih stranskih posledic takšne dejavnosti je erozija biodiverzitete, ki jo zaznavamo kot biodiverzitetno krizo (MEFFE / CARROLL 1997). Pojav, ki se je še pred nekaj desetletji zdel obvladljiv s pomočjo varstva narave, je danes zavzel globalne razsežnosti in celo ogroža nadaljnji obstoj človeka kot biološke vrste. Z deklaracijo iz Rio de Janeira (leta 1992) je problematika dobila tudi ustrezno mednarodno formalnopravno obliko, tako da velja ohranjanje biodiverzitete za eno temeljnih strateških opredelitev vsega človeštva.

Biodiverzitetna kriza je verjetno najhujša v tropskih območjih, kjer je zgoščena večina svetovne biodiverzitete in kjer so zaradi demografske eksplozije pritiski na ekosisteme najmočnejši. Takšen pogled je, vsaj deloma, zagotovo pravilen. Zaradi gradienta v vrstnem bogastvu, pogojenega z zemljepisno širino (BROWN / LOMOLINO 1998), in tudi zaradi Rapoportovega pravila, po katerem so areali vrst najmanjši ob ekvatorju in največji proti poloma (RAPOPORT 1982), so tropska območja obdarjena z visoko stopnjo vrstne diverzitete na vseh nivojih (alfa, beta in gama). Po drugi strani pa je tudi res, da so se zmerna območja bolj zgodaj soočila s povečanim pritiskom človeka na ekosisteme. Trditev še posebej drži prav za biom listopadnih gozdov. »Plodni polmeseč«, kjer se je začela domestikacija (DAVIS 1987), leži na samem južnem robu tega bioma, začetki industrijske revolucije, kateri je sledila resnična demografska eksplozija človeštva, pa so bili v celoti umeščeni v območje listopadnih gozdov. Tudi danes nastaja pomemben del nacionalnega dohodka na ozemlju, ki naj bi ga domnevno poraščali sklenjeni listopadni gozdovi (osrednja Evropa, vzhodna Azija); ta območja so ponekod izjemno gosto poseljena in urbanizirana. To seveda pomeni, da se je biodiverzitetna kriza listopadnega gozda dogajala v času, ko je kot takšne ni še nihče dojemal. Še več, zgodila se je še takrat, ko je spreminjanje gozdne divjine veljalo za etično smiselno civilizacijsko dejanje (PETERKEN 1996). Zato v svojem okolju povprečen Evropejec dojema kulturno krajino z mozaikom gozdnih fragmentov in agrarnih površin kot samo po sebi umevno in celo naravno stanje.

V tem članku podajam pogled biologa na biodiverzitetno listopadnega gozda. Bolj kot statična stanja in tipi združb me zanimajo procesi, ki vzdržujejo biodiverzitetno.

2 LISTOPADNI GOZD KOT EKOSISTEM

2 DECIDUOUS FOREST AS ECOSYSTEM

Gozd je vertikalno strukturiran ekosistem, ki se razvije samo v območjih z optimalnimi ekološkimi razmerami. Njegovo pojavljanje v veliki meri pogojuje zmerne temperature in zadostna količina padavin. Kjer so razmere skrajnejše, se pojavljajo strukturno siromašnejši ekosistemi: savana, stepa, tundra in puščava (WALTER 1979). Gozdni ekosistem je torej občutljiv na motnje; kjer so le-te premočne, se vertikalno strukturiran gozd ne bo mogel razviti, zato ga bo nadomestil strukturno preprostejši ekosistem. Tako je gozd mogoče dokaj preprosto in hitro pretvoriti v manj strukturiran ekosistem, precej težje in dolgotrajnejše pa ga je restavrirati. Biodiverzitetne komponente, ki gozdni ekosistem gradijo in so od njega povratno odvisne, so torej potencialno občutljive na (pre)močne motnje.

V primeru uničenja je gozdni ekosistem zmožen samoobnove v procesu, znanem kot primarna ali sekundarna sukcesija. Sukcesija velja za determinističen proces, v katerem strukturno preprostejši ekosistem, katerega sestavo opredeljujejo predvsem abiotiki dejavniki, postopno preide v gozd z močnejše izraženimi biotskimi interakcijami med njegovimi gradniki (PIANKA 1994). Vrste zgodnjih sukcesijskih stadijev so praviloma odporne na skrajne okoljske razmere, so pa tudi šibki kompetitorji. V napredujoči sukcesiji jih zato postopno izrinejo močnejši in manj številni kompetitorji, ki v klimaksu kot domnevno uravnoteženem in stabilnem ekosistemu povsem prevladajo. Zato je ena od posledic sukcesije zmanjšanje vrstne diverzitet v sistemu, ki je dosegel klimaksno stanje (TARMAN 1992). Dejstvo, da je biodiverzitet v trajnem klimaksu manjša kot pa v predhodnih nestabilnih sukcesijskih stadijih, je v navideznem nasprotju z dejansko biodiverzitet, ki je značilna za neko območje. Paradoks lahko razložimo samo z mozaično naravo ekosistemov, ki pa je posledica motenj in s tem njihove inherentne dinamike (MEFFE / CARROLL 1997). Motnje, ki zavirajo ali celo preprečijo nastanek sklenjenega klimaksnega gozda, so številne; skrajne temperature, pomanjkanje padavin in neustrezna pedološka sestava so samo nekatere od njih. Tu so še ogenj, veliki rastlinojedi sesalci, epidemije škodljivcev in bolezni, epizodne motnje, ki imajo lahko katastrofalne razsežnosti (npr. vetrolomi) itd. (npr. RACKHAM 1996). Motnje ne delujejo neodvisno druga od druge, temveč pogosto sinergistično. Če v ekosistemu, katerega dinamiko določajo različne motnje, izločimo samo eno od njih, se to lahko odraža v sukcesijskih procesih. V normalnih razmerah npr. veliki rastlinojedi ne zmorejo sami zaustaviti sukcesije na eni od zgodnjih stopenj njenega razvoja. Klimatske spremembe v smeri povečane sušnosti pa zmanjšajo samoregenerativno zmožnost gozda (pomlajevanje), s čimer se prične objedanje kazati kot dovolj huda motnja, da iz sklenjenega gozda nastane savana (RACKHAM 1996).

V tem kontekstu smo prišli do dimenzij, tako prostorskih kot časovnih. Skupina dreves dobi značilnost gozdnega ekosistema šele, ko število dreves preseže določeno kritično vrednost. Vsaka skupina dreves namreč še ne tvori popolnega gozdnega ekosistema. Popoln gozdni ekosistem ne vključuje samo dreves, ampak tudi velike plenilce v samem vrhu prehranjevalne verige, za katere so značilne majhne populacijske gostote in velika območja domovanja. Gozdni fragment s površino 10.000 km² sam po sebi še ne zagotavlja zadostne nosilne kapacitete za obstoj minimalnih viabilnih populacij vrhunskih plenilcev (npr. risa). V izolaciji bo v takšnem fragmentu, skladno z modelom otoške biogeografije (MACARTHUR / WILSON 1967), zagotovo prišlo do sprostitve do ravnotežnostnega stanja, kar pomeni kasno izumiranje. Najprej bodo izginili vrhunski plenilci, čemur bodo sledile spremembe v združbi velikih rastlinojedov, to pa se bo naprej odražalo v strukturi rastlinske komponente ekosistema (SEIDENSTICKER et al. 1999). Zaenkrat pustimo ob strani očitno dejstvo, da bistveno manjši gozdni fragmenti povsem dobro funkcionirajo in da imajo nekateri od njih tudi ohranjene populacije velikih plenilcev. Eden od odgovorov na navidezen paradoks je v tem, da fragmenti večinoma niso izolirani; o drugih razlogih bo še govora. Pomembnejše je spoznanje, da kompleksen ekosistem funkcionira samo v velikih prostorskih dimenzijah. Recimo, da je takšno samozadostno območje reda velikosti 10⁵ km². Celotna površina evropskega listopadnega gozda meri približno 4 · 10⁶ km² in torej 40-krat presega oceno velikosti najmanjšega ekosistema, ki bi v izolaciji ohranil celovito strukturo in funkcijo. Za primerjavo: površina listopadnih gozdov na vzhodu ZDA meri približno 3 · 10⁶ km². Ker so meje listopadnega gozdnega bioma dokaj

arbitrarne (RÖHRIG 1991a), so tudi ocene površin približne. Na tako velikem ozemlju seveda ne moremo pričakovati samo ene homogene rastlinske združbe, celo ne enega samega ekosistema. Različne danosti abiotskega okolja (relief, podlaga, klima, hidrologija) ustvarjajo zadosti različnih ekoloških razmer, zaradi katerih je habitatni mozaik verjetnejše stanje kot pa homogena združba.

Po uveljavljenem pogledu fitocenološke znanosti naj bi večino današnje Slovenije, če seveda ne bi bilo človekovega vpliva, potencialno poraščala gozdna vegetacija (JOVANOVIĆ et al. 1986). Špekulacija izhaja iz ocene ekoloških razmer rastišč (podlaga, klima), ne omenja pa motenj. Motnje so lahko sistemske in kot takšne sestavni del ekosistema (npr. objedanje velikih rastlinojedov) ali pa so nepredvidljive in epizodne. O tem, da se savana ohranja prav na račun (pre)močnega objedanja velikih rastlinojedih sesalcev (v južni Afriki je na ekosistem vplivalo 28 vrst velikih rastlinojedov), ni danes več nobenega dvoma. Prav tako je jasno, da savana nikoli ne doseže klimaxnega stanja, ampak je njena struktura odvisna od klimatskih motenj in od intenzitete objedanja, slednje pa je spet posledica nepredvidljivih epizodnih dejavnikov in naravnih populacijskih nihanj velikih rastlinojedov (WALKER 1989). Posledica izključitve pestre združbe velikih rastlinojedov in njihova nadomestitev z eno samo vrsto (tj. z govedom) se je v južnoafriški savani končala s popolnim zaraščanjem nekdanjih odprtih habitatov. To zaraščanje zagotovo ni bilo posledica morebitnih klimatskih ali edafskih sprememb. Je analogen proces možen tudi v Evropi? To, kakšna bi bila dejanska združba velikih rastlinojedov (t. i. megafavne) v zmernih območjih severne poloble, je predmet številnih ugibanj. Dejstvo je, da v Evropi, še bolj pa v Severni Ameriki, množično izumiranje megafavne časovno v grobem sovпада s koncem ledenih dob, zato prevladuje mnenje, da je šlo za naraven proces. Po drugi strani je prav tako nesporno dejstvo, da je v pleistocenu vsa ta megafavna uspešno prebrodila več poledenitvenih sunkov in njim sledečih otoplitev (KURTEN 1968), da pa se je ob koncu zadnje glaciacije (WÜRM) prvič soočila z neolitskim lovcem, oboroženim z lokom in v spremstvu psa. Če sprejmemo Martinovo hipotezo o prelovu kot dejavniku izumiranja megafavne (MARTIN / WRIGHT 1967), potem moramo verjeti, da današnjim ekosistemom zmernih klimatov manjka niz ključnih vrst velikih sesalcev. Največji predstavniki izginule megafavne (npr. mamut v Evropi in mastodont v Severni Ameriki) so lahko preprečili razrast sklenjenega gozda, podobno kot rastlinojeda megafavna v Afriki počne to še danes. Misel, da trobčarji ekološko sodijo v srednjeevropski prostor, zveni najmanj eksotično. Podobno eksotična bi se komu utegnila zdeti trditev, da je tudi lev sestavni del evropske narave. Arheološki dokazi tu nesporno dokazujejo, da izumrtje leva v Evropi ni posledica klimatskih sprememb. V Panonski nižini je živel še v bronasti dobi, ponekod na ozemlju današnje Grčije pa se je ohranil vse do železne dobe (NINOV 1999). Prisotnost tega velikega plenilca v Evropi ne pove veliko o tedanji klimi, pač pa posredno kaže na ustrezno nosilno kapaciteto okolja, torej na bogato združbo velikih rastlinojedih sesalcev. Nobenega dvoma ni, da je leva iztrebil človek, gre le za to, kakšen delež je pri tem imelo neposredno ubijanje plenilca in kakšnega prelov tedanjih parkljarjev.

Ogenj je zagotovo motnja, ki pomembno vpliva na sukcesijsko dinamiko gozdnih združb v mnogih delih sveta. Ker sta za požar potrebna zadostna količina suhe biomase in inicialna energija, pride ta motnja do izraza predvsem v sušnih območjih, npr. v sredozemskem bazenu (BLONDEL / ARONSON 1999). Za listopadne gozdove namreč velja, da gori tako dobro kot moker azbest (YAHNER 1996). Po drugi strani pa se kopiči vse

več informacij o zanetenih požarih, ki naj bi bili pogosto sredstvo, s katerim so domorodci v vzhodnih območjih Severne Amerike upravljali s prostorom. S požiganjem so dvignili nosilno kapaciteto za divjad in povečali preglednost terena, kar je bilo ugodno tako z lovskega kot z vojaškega vidika. Zapiski najzgodnejših belih naseljencev govorijo o savani, gozd s sklenjeno plastjo krošenj pa naj bi se razvil šele kasneje, domnevno kot posledica iztrebljanja Indijancev (BUDIANSKY 1996). Seveda lahko oporekamo, da požari, ki jih je zanetil človek, niso naravna motnja, čeprav smo po drugi strani primitivnim Indijancem, živečim na ravni lovcev in nabiralcev plodov, pripravljene priznati določeno stopnjo naravnosti. Vseeno pa je človek živo bitje, po svoji naravi heterotrof, ki se več sto tisoč let v ekološkem pogledu ni bistveno razlikoval od drugih endotermnih heterotrofov, s katerimi je bil ves ta čas v kompeticiji. Šele v zadnjih 40.000 letih, vse od »velikega skoka naprej« (DIAMOND 1991), postaja človekov vpliv na ekosisteme drugačen, močnejši, vse manj naraven. Toda kje potegniti črto in razmejiti naravno od nenaravnega?

Če bi iz Evrope odstranili človeka in vegetaciji dovolili, da gre svojo pot in se razvija samo pod vplivom klimatskih in edafskih možnosti in omejitev rastišča, mar bi res nastalo nekaj naravnega? Ali ne bi bil produkt (gozd s sklenjeno plastjo krošenj) samo osiromašen ekosistem s popolno prevlado majhnega števila kompetitivno najmočnejših drevesnih vrst? Njihova popolna prevlada ne bi bila naravna, ampak posledica nenaravnega, časovno sicer že odmaknjenega izključevanja mnogih motenj, ki so s svojo prisotnostjo ves čas rušile klimaks in ga vračale na zgodnejše stopnje sukcesijskega procesa. S tem so zviševale biodiverzitetu, saj so omogočale obstoj vrstam zgodnjih sukcesijskih stadijev, ki so sicer šibki kompetitorji, zato pa uspešno kljubujejo skrajnejšim okoljskim razmeram. In konec koncev, z odstranitvijo človeka bi naravi odvzeli vrsto, ki se je v njej razvijala stotisoče let in je bila večino tega časa integralni del ekosistemov, podobno kot številne druge živalske vrste. Vsako vračanje nazaj v čas zahteva razmejevanje, ki bi bilo neizbežno arbitrarno in zato tudi umetno. Danes v okolju ne moremo več potegniti meje med naravnim in kulturnim, ker je eno z drugim povsem prepleteno (BUDIANSKY 1996, RACKHAM 1996).

Ko iščemo odgovor na vprašanje o značilnostih naravnega listopadnega gozda, ne smemo prezreti pomembnih metodoloških omejitev. Gozd je dolgoživ ekosistem, v katerega razvoju stoletje ni dolgo obdobje. Naše možnosti pri proučevanju dolgotrajnih procesov pa so nujno omejene. Ekološke raziskave potekajo na omejenem prostoru in so kratkotrajne, ekperimentiranje pa je težavno, drago ali celo nemogoče. Večina znanja o sukcesijski dinamiki izvira iz sočasnega proučevanja različnih sukcesijskih stadijev, ki jih povežemo v logično zaporedje. V naravi pa so lahko enaka stanja posledica različnih procesov.

Rekonstrukcije vegetacije iz preteklih obdobjev večinoma temeljijo na palinoloških analizah. Kljub nedvomni vrednosti tovrstnih raziskav pa je pri interpretaciji potrebna velika mera pazljivosti. Pelod se je konzerviral samo pod povsem določenimi pogoji, zato so palinološka najdišča redka. Fosilizacija je potekala v zelo vlažnih predelih, ti pa verjetno niso bili reprezentativni za širše območje, še zlasti ne v obdobju (ali območju) povečane aridnosti. Pelod nam pove samo rastlinsko vrsto, ne pa njenega habitusa; nastal je lahko na drevesu ali na grmu iste vrste. Nedrevesne vrste, ki so dobri indikatorji odprtih habitatov, proizvajajo le malo peloda, ga trosijo samo na kratke razdalje ali pa v senci sploh ne cvetijo (npr. zlati koren *Asphodelus* spp.; RACKHAM 1996). Tudi če v profilu najdemo ob drevesnem še pelod nedrevesnih vrst, iz tega še ne moremo zaključiti, ali slednji izvira iz jas v sklenjenem gozdu (ki so lahko posledica epizodnih motenj, npr. vetroloma)



Slika 1: Število vrst glodalcev v kvadratih s stranico 100 milj v vzhodni polovici ZDA. Vrstna diverzitetna je v listopadnih gozdovih (senčeno) manjša kot pa v preriji zahodno od njih. Velikost pike je sorazmerna s številom vrst.

Figure 1: Map of the Eastern United States, showing spatial patterns of density of rodent species. Size of the filled circles reflects a magnitude of number of species number in a particular 100x100 miles square. Species density in deciduous forests (shaded) is smaller than in the one in the prairie.

ali pa iz savane. Težava pri rekonstrukciji preteklih ekosistemov je tudi v tem, da so bili le-ti praviloma enkratne tvorbe brez recentnih analogov (RACKHAM 1996, FAUNAMAP Working Group 1996).

Kratka, samo zato ker podlaga in klima dopuščata razvoj sklenjenega gozda, to samo po sebi sploh še ne pomeni, da bi se takšno stanje tudi v resnici razvilo. Sklenjen gozd je v Evropi verjetno prej posledica človekove prisotnosti kot pa njegovega hipotetičnega neobstoja v preteklosti.

3 EKOLOGIJA IN BIODIVERZITETA LISTOPADNEGA GOZDA 3 ECOLOGY AND BIODIVERSITY OF DECIDUOUS FOREST

V Severni Ameriki je vrstna diverzitetna glodalcev v vzhodnih listopadnih gozdovih manjša kot pa v prerijskih ekosistemih zahodno od Missisippija (slika 1). Glede na to, da je gozd vertikalno strukturiran, bi v njem pričakovali večje število ekoloških niš kot pa v strukturalno preprosti preriji. Znano je, da je vrstna biodiverzitetna največja v tropskem dežnem gozdu (MEFFE / CARROLL 1997), torej v ekosistemu, ki je vertikalno bolj strukturiran kot katerikoli drug ekosistem (WALTER 1979). Čeprav je že MacArthur s sodelavci (MACARTHUR et al. 1966) potrdil pozitivno korelacijo med vrstno diverzitetno ptičev in vertikalno strukturiranostjo gozda, pa so kasnejše raziskave pokazale, da možnost bolj finega razslojevanja niš sama po sebi le malo prispeva k vrstni diverzitetni (FLEMING 1973). Pomembnejši sta produkcija in sezonska razpoložljivost dobrin.

Primarna produkcija listopadnega gozda je velika; v bukovem gozdu na jugu Poljske npr. znaša $44 \cdot 10^6$ kcal ha⁻¹ leto⁻¹ (PETRUSEWICZ 1983). Večina organske snovi pa je v lesu, zaradi česar ni dostopna znatnemu delu primarnih konzumentov. Količina hrane v obliki plodov in semen je bistveno manjša in znaša približno 600 do 3.000 kcal ha⁻¹ leto⁻¹, le izjemoma več. Ker vrstna diverzitetna načeloma pozitivno korelira s primarno produkcijo (ROSENZWEIG 1996), je majhna količina razpoložljive hrane lahko tudi vzrok za skromno število vrst, ki jih najdemo v listopadnem gozdu.

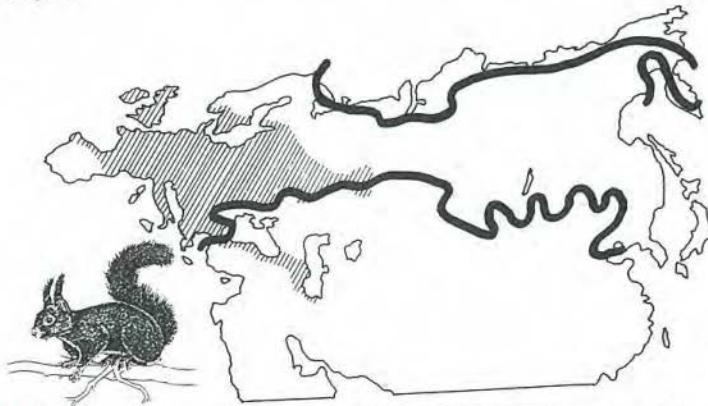
Listopadni gozdovi uspevajo v območjih s poudarjenimi sezonskimi spremembami temperature, z mrzlimi in snežnimi zimami ter s toplimi in vlažnim poletjem. Noben drug ekosistem ni podvržen tako očitnim sezonskim spremembam (RÖHRIG 1991b). Sezonskost pogojuje vse faze v življenjskem ciklu rastlin, od cvetenja in olistanja do plodenja. Sezonska narava v razpoložljivosti produktov primarne produkcije je še očitnejša zaradi sinhroniziranega cvetenja (spomladi) in plodenja (jeseni); poleti pride do prehranske krize, saj je hrana iz pretekle jeseni že pošla (GLIWICZ 1981). Razpoložljivost dobrin je še dodatno negotova zaradi večletnih nihanj v ploditvi ključnih drevesnih vrst (hrasta *Quercus* spp., bukke *Fagus* spp.), ki plodijo v obilju samo vsakih nekaj let (navadno v dve- do šestletnih presledkih), ti dogodki pa so nepredvidljivi. V vmesnih letih plodenje bolj ali manj izostane (preglednica 1). Veliko vrstno diverzitetno v tropskem gozdu lahko verjetno pripišemo prav stabilnosti v razpoložljivosti hrane, zlasti plodov. Njihova količina je vedno nad pragom nosilne kapacitete (FLEMING 1973). Verjetno je velika sezonskost v razpoložljivosti dobrin ključni dejavnik, ki zadržuje vrstno diverzitetno v listopadnem gozdu nizko. Živalska komponenta v listopadnem gozdu je torej morala razviti strategije, ki ji omogočajo kljubovati izjemni sezonskosti in večletnim nihanjem. Kakšna strategija je sploh mogoča, recimo za energetsko najzahtevnejše skupine (ptiče in sesalce)? Kitchings in Walton (1991) navajata migracijo, hibernacijo in sezonsko naravo razmnoževanja. Migracija je pogosta strategija pri ptičih, hibernacija

Leto / Year	Sadeži / Fruits	Perikarp / Pericarps
1969/70	6	50
1970/71	540	646
1971/72	2	18
1972/73	163	270
1973/74	39	86

Preglednica 1: Petletna variabilnost v plodjenju (kg ha⁻¹) v srednjeevropskem listopadnem gozdu. (Po Röhrigu (1991c))

Table 1: Variation in fruit production (kg ha⁻¹) during five years in the Central European deciduous forest. Based on Röhrig (1991c)

pa pri netopirjih, medtem ko je pri relativno slabo mobilnih vrstah sesalcev redka. Verjetno je večina današnjih gozdnih vrst razvila adaptacije v dinamičnem okolju s pogostimi motnjami. Kirkland (1985) domneva, da so severnoameriški sesalci preadaptirani na življenje v različnih fazah gozdne sukcesije. Navadno so to generalisti posplošenega habitusa. Mnoge vrste imajo zato širše ekološke niše, kot pa jih lahko realizirajo v klimatsnem gozdu. Večina glodalcev, katerih areali se ujemajo z razširjenostjo evropskih listopadnih gozdov, je vezanih na odprte habitate zgodnjih sukcesijskih stadijev ali pa je zanje značilna široka ekološka valenca. Navadna veeverica (*Sciurus vulgaris*), ki je vezana na sklenjen gozd, dejansko izvira iz borealnih iglastih gozdov in je slabo adaptirana na razmere v listopadnem gozdu (slika 2). Siva veeverica (*Sciurus carolinensis*) iz vzhodnih listopadnih gozdov ZDA bolje kljubuje fluktuacijam v razpoložljivosti dobrin. Med drugim je manj drevesna vrsta in se več hrani na tleh. Največjo številčnost doseže na gozdnem robu in v parkovni savani. Njena kompetitivna premoč v odnosu do navadne veeverice se je jasno pokazala, ko so sivo veeverico naselili v Veliki Britaniji (slika 3). Zaključek, ki je na videz paradoksalen, vseeno veliko pove o ekoloških značilnostih listopadnega gozda: če hočeš biti v listopadnem gozdu uspešen, se moraš dobro znajti tudi (ali predvsem) na gozdnih tleh. Večji del leta večina živali nima v krošnjah dejansko kaj početi, vsaj v pogledu prehranjevanja ne. Kako skrajn je ekosistem listopadnega gozda v Evropi, nam veliko povedo makroekološke primerjave arealov nekaterih vrst sesalcev. Evrazijska poletuša (*Pteromys volans*) in burunduk (*Tamias sibiricus*), dve veeverici s paleoborealno razširjenostjo, nista iz tajge nikoli prodrla v listopadni gozd (slika 4). Takšne ekspanzije jima ne preprečuje noben biogeografski filter, njuni niši pa sta v evropskem listopadnem gozdu očitno prazni – če seveda sploh obstajata. V severnoameriških listopadnih gozdovih sta dve, omenjenima veevericama ozko sorodni in ekološko ekvivalentni vrsti (*Glaucomys volans*, *Tamias striatus*) pogosti in splošno razširjeni.

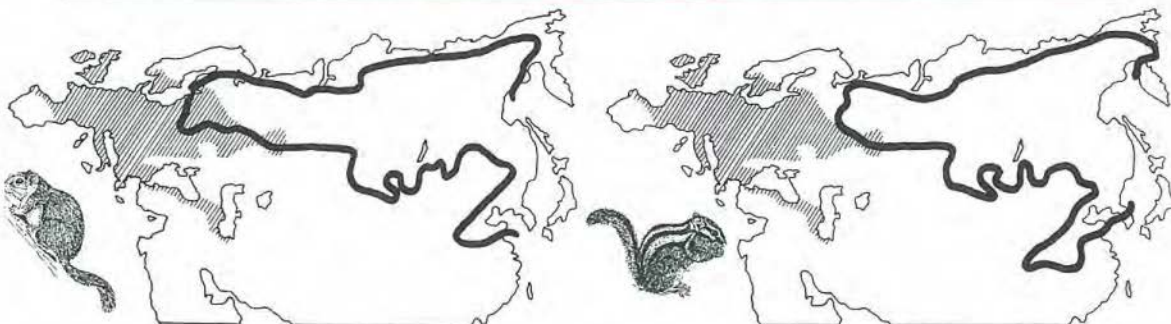


Slika 2: Areal navadne veeverice (*Sciurus vulgaris*). Težišče razširjenosti vrste je v borealnih gozdovih. Približen obseg evropskih listopadnih gozdov je osenčen
Figure 2: Range of distribution of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). The bulk of the range is in boreal forests. Approximate range of deciduous forests is shaded



Slika 3: Razširjenost navadne in sive veeverice v Veliki Britaniji. Navadna veeverica je bila prvotno splošno razširjena, vendar jo je naseljena siva veeverica izpodrinila z južnega dela otoka. Eksotična vrsta je kompetitivno močnejša v listopadnih gozdovih in v fragmentiranih gozdnih sestojih (KRYŠTUFEK 1999)

Figure 3: Distribution of the red and the grey squirrel in the United Kingdom. Red squirrel, which was originally widespread across the island, has been out-competed by the newly introduced grey squirrel from the southern parts. The exotic species is competitively superior in deciduous forests and in fragmented woodland



Slika 4: Areal evrazijske poletuše (*Pteromys volans*; levo) in burunduka (*Tamias sibiricus*; desno). Vrsti sta razširjeni v celotni borealni palearktiki in navkljub odsotnosti biogeografskih filtrov nista prodrli v biom evropskih listopadnih gozdov (senčeno), kjer sta njuni niši domnevno prazni

Figure 4: Distribution of the Russian flying squirrel (*Pteromys volans*; left) and the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*; right). Both rodents are spread in the entire boreal Palearctic region. In spite of the lack of biogeographic filters, neither of them penetrated the biome of the European deciduous forests, where their niches remain supposedly vacant

Skromna vrstna diverziteteta listopadnih gozdov pa je tudi posledica zgodovinskih dogodkov. Listopadni gozdovi so bili v Evropi v zadnjih dveh milijonih let izpostavljeni zaporedju dolgih poledenitvenih sunkov z razmeroma kratkimi vmesnimi interglaciali; holocen, v katerem živimo, je le eden od njih. Ves čas teh dinamičnih dogodkov se je biodiverziteteta v glavnem zmanjševala, verjetno kot posledica (pre)velike fragmentacije v refugialnih območjih. Severozahodna Evropa je imela pred začetkom poledenitev 47 drevesnih vrst, danes pa jih ima samo še 15. Samo za ilustracijo dejanskega obsega biodiverzitetete v evropskem gozdu: v tropskem deževnem gozdu uspeva na desetinki hektara 140 različnih drevesnih vrst (WILSON et al. 2000). Sodeč po številu drevesnih vrst, je biom listopadnega gozda v pleistocenu najbolj trpel v Evropi, manj v vzhodnih območjih ZDA in najmanj v vzhodni Aziji (RÖHRIG / ULRICH 1991). Koliko so naši gozdovi izgubili v času poledenitvenih katastrof, najlepše vidimo v floristično bogatih gozdovih goratih območij kaspijske regije. Tekom poledenitev je bilo v evropskem listopadnem gozdu le malo speciacije. Voluharice iz rodu *Microtus* z majhnimi areali so v Evropi domnevno evoluirale tekom pleistocena v ledenodobnih refugijih. Čeprav se areali sedmih vrst prekrivajo z območjem listopadnih gozdov (slika 5), so vse te vrste vezane na zgodnje sukcesijske stadije (oz. na gozdni rob), v klimaksem gozdu pa dosežejo nizke populacijske gostote ali pa v njem sploh ne vzdržijo kompeticije z drugimi glodalci. Nekateri glodalci, ki so endemični za Evropo (tekunica *Spermophilus citellus* ter dve vrsti slepih kužet, *Spalax graecus* in *Nannospalax leucodon*), so vrste stepskega habitata in ne tolerirajo niti zgodnjih stadijev gozdne sukcesije, se pa njihovi areali bolj ali manj v celoti prekrivajo z razširjenostjo listopadnih gozdov. Vse to kaže, da je bil listopadni gozd v preteklosti veliko bolj mozaičen, kot ga dojemamo danes, vzdolž svojega jugovzhodnega roba pa je morda v zelo širokem pasu prehajal v stepo (slika 6).

Med glodalci najdemo le malo značilnih gozdnih vrst z izraženimi adaptacijami za življenje v klimaksem gozdu z oscilacijami v razpoložljivosti dobrin. Polhi (družina *Gliridae*), katerih adaptivna radiacija sega v terciar, so morda edina izjema (glej spodaj). Vendar so tudi v tej maloštevilni družini vrste klimaksnega gozda v manjšini. Živalsko komponento današnjega evropskega listopadnega gozda tako determinirajo vrste zgodnjih sukcesijskih stadijev in gozdnega roba, evrivalentne vrste in vrste borealnega izvora (med srednjeevropskimi gozdnimi ptiči je dobra polovica vrst po



Slika 5: Območje evropskih listopadnih gozdov (senčeno) in arealne meje sedmih vrst voluharic (*Microtus subterraneus*, *M. felteni*, *M. gerbei*, *M. thomasi*, *M. multiplex*, *M. savii*, *M. tatricus*). Čeprav se njihovi areali v celoti prekrivajo z razširjenostjo listopadnih gozdov, pa so vse te voluharice vrste zgodnjih sukcesijskih stadijev

Figure 5: Area of the European deciduous forests (shaded) and superimposed distribution borders of seven species of voles (*Microtus subterraneus*, *M. felteni*, *M. gerbei*, *M. thomasi*, *M. multiplex*, *M. savii*, *M. tatricus*). Although voles' areas entirely overlap with the area of deciduous forests, all of the vole species prefer early succession stages

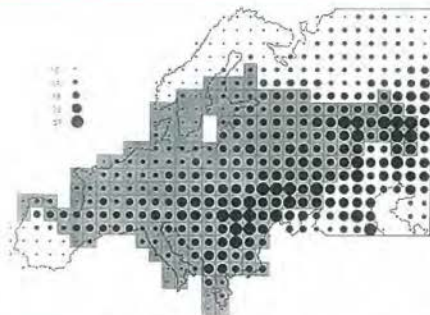
izvoru borealnih (KEAST 1990)), medtem ko so predstavniki z izraženimi adaptacijami na razmere v listopadnem gozdu v izraziti manjšini. Če hočemo razumeti dejansko naravo listopadnega gozda in racionalno upravljati z njegovo biodiverzitetno, moramo torej razumeti biologijo komponent z zelo različno izbiro habitata in širino ekološke valence.

4 MODELNE VRSTE

4 MODEL SPECIES

Če želimo določiti vrste, ki nam bodo služile kot model za razumevanje strukture in dinamike gozdnega ekosistema, jih moramo najprej definirati. Pod gozdom razumemo območje, poraščeno z visokimi drevesi in s sklenjeno plastjo krošenj. Katere pa so značilne gozdne vrste? Lahko s tem pojmom opredelimo vsako žival, katere predstavniki živijo (tudi) v gozdu ali mora biti definicija bolj omejujoča? Keast (1990) je definiral gozdne ptice kot vrste, ki so (1) omejene na gozd, (2) so od njega odvisne ali pa se (3) njihovi areali ujemajo z razširjenostjo gozdov.

Ena redkih vrst sesalcev v slovenskih gozdovih, ki ustreza zgornjim kriterijem, je navadni polh (*Glis glis*). Poseljuje listopadne in mešane gozdove v Evropi, na Kavkazu, v severni Turčiji in severnem Iranu. Pogost je samo v južnem delu areala (slika 7), na severu in vzhodu pa postaja vse redkejši in zato tudi naravovarstveno zanimiv. Rod *Glis* se je pojavil že v zgornjem oligocenu, v dolgi zgodovini pa se je zvrstilo najmanj deset vrst, ki so do danes že vse izumrle (DAAMS / BRUIJN 1994). V naših razmerah je eden redkih gozdnih hibernatorjev; pri številnih netopirjih (nekateri med njimi so tudi gozdni) je hibernacija splošen odziv na zmerne klimate. Poleg tega navadni polh očitno lahko sinhronizira razmnoževalni cikel z nepredvidljivim plodenjem bukve. V letih, ko izpade ploditev bukve, se namreč polh v glavnem ne razmnožuje (BIEBER 1997). Mehanizmi, ki cikel uravnavajo, niso znani. Legla polha so razmeroma pozna, saj koti šele konec julija oz. avgusta, kar si razlagamo z največjo razpoložljivostjo hrane (žira) v

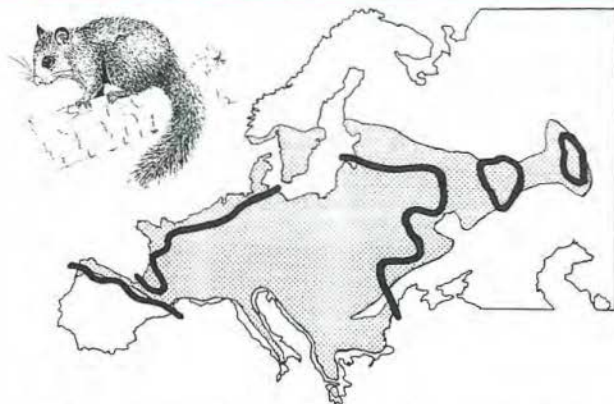


Slika 6: Število vrst glodalcev v kvadratih s stranico 100 milj v Evropi. Vrstna diverzitetna je največja v širokem ekotonu med listopadnimi gozdovi (senčeno) in stepo. Velikost pike je sorazmerna s številom vrst. (Modificirano po Kryštufku in Griffithsu (v tisku))

Figure 6: Map of the Continental Europe is showing spatial patterns of density of the rodents species. Size of the shaded circles reflects a magnitude of the species number in a particular square. The diversity peaks in the broad ecotone between the deciduous forests (shaded) and the steppe

Slika 7: Areal navadnega polha (*Glis glis*) se ujema z razširjenostjo listopadnih gozdov (osenčeno). Območje, ki ga polh posejluje na Kavkazu in Bližnjem ter Srednjem vzhodu, ni označeno

Figure 7: Range of distribution of the edible dormouse (*Glis glis*) coincides with the area of deciduous forests (shaded). The range of the dormouse in the Caucasus and in the Near and the Middle East is not shown

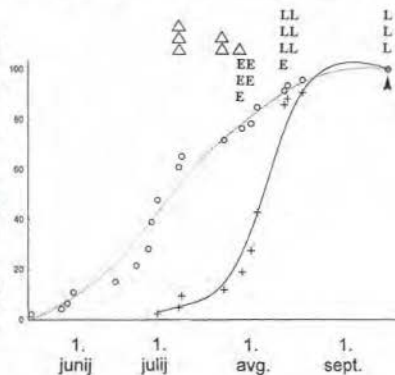


visokem poletju in jeseni (slika 8). Glodalci, hibernatorji primerljive velikosti (npr. evropska tekunica *Spermophilus citellus*), se razmnožujejo takoj po zaključku hibernacije, torej zgodaj spomladi. Tako imajo samice, ki sta jih izčrpala porod in laktacija, dovolj časa, da ustvarijo potrebne zaloge podkožne tolišče in si s tem zagotovijo uspešno hibernacijo, verjetno pa tudi uspešen začetek naslednjega razmnoževalnega obdobja. Mladiči morajo tudi doseči odraslo velikost. Pri polhu je količina žira verjetno tudi ključni dejavnik, ki uravnava smrtnost v populaciji in s tem vpliva na oscilacije v populacijski gostoti, vendar dejanskih dokazov o tem še ni na voljo. Čeprav je življenjski cikel navadnega polha zelo odvisen od ene same ključne drevesne vrste (bukve), pa mu le-ta sama po sebi ne pomaga prebroditi suhih let brez žira, pa tudi ne poletne prehranjevalne krize. V tem času so obstoj vrste verjetno odvisen od drugih prehranbenih virov, kakršni pa so na voljo samo v heterogenem gozdnem sestavu. Znan je pomen leske, grmovne vrste gozdnega roba in jas (torej odprtih in sklenjenih plasti krošenj), ki ga ima v prehranjevanju polha. Skratka, mozaičen habitat z jasami in robovi domnevno nudi polhu boljše možnosti za obstoj. Ponovno je treba poudariti, da je trdnih dejstev na voljo le malo, saj je ekologija vrste le slabo znana, še posebej pa je občutno pomanjkanje dolgotrajnejših raziskav o interakcijah med vrsto in ekosistemom, v katerem živi. V listopadnem gozdu ni pravih drevesnih (arborikolnih) vrst sesalcev in celo severnoameriška poletuša se prehranjuje tudi na gozdnih tleh. Vseeno se navadni polh pomemben del časa zadržuje na deblih in v krošnjah (zanesljivih dejstev je znanih le malo), v nevarnosti pa vselej zbeži navzgor.

Če navadnega polha sprejmemo kot značilno gozdno vrsto, potem lahko na kratko povzamemo nekaj ključnih adaptacij tistih živali, ki niso zmožne

Slika 8: Letni cikel navadnega polha (*Glis glis*) med 17. majem in 13. septembrom 1997 v osrednji Sloveniji. Na ordinati je kumulativno število ujetih odraslih živali (krogci - samci; križci - samice). Simboli na vrhu označujejo razmnoževalno in socialno dejavnost vrste; vsak simbol predstavlja en osebek. Trikotniki - živali s poškodbami, ki kažejo na antagonistično vedenje; E - gravidna samica; L - samica v laktaciji. Puščica označuje prvo pojavljanje mladičev. (Po Kryštufku (v tisku))

Figure 8: Annual cycle in a life of the edible dormouse (*Glis glis*) from May 17 to September 13, 1997 in Central Slovenia. A cumulative frequency of adults (Y axis) is shown separately for both genders. Circles represent male and crosses female specimens. Fitted lines are based on the distance weight squares. The symbols at the top of the diagram summarise reproductive and antagonistic activities of the species; each symbol representing one specimen. Triangles - animals with wounds on their back; E - females with embryos; L - females in lactation. An arrow indicates the date when the first youngsters of the year were observed



daljših migracij: hibernacija, pozno poleganje mladičev in sinhronizacija razmnoževanja s plodenjem ključnih drevesnih vrst. Vseeno pa potrebuje polh tudi mozaičen gozd z odprtinami in zgodnjimi sukcesijskimi stadiji, ker lahko le tako preživi obdobje s pomanjkanjem dobrin.

5 KAKŠEN GOZD JE NAJBOLJŠI?

5 WHAT KIND OF FOREST IS THE BEST ONE?

Pod najboljšim gozdom razumem ekosistem, ki lahko vzdržuje biodiverzitetnost širšega prostora. Tako definirana biodiverzitetnost vključuje tudi vrste, ki so v makroekološkem smislu vezane na listopadni gozd, čeprav v klimatskem gozdu ne živijo. Takšen gozd je seveda mozaičen. Če želimo ohranjati takšno biodiverzitetnost, je (samo) ustvarjanje pragozdnih rezervatov premalo. Najmanj enako pomembno je zagotavljanje ustrezne mozaičnosti z vsemi oblikami sukcesijskih stadijev. V listopadnem gozdu so obsežne katastrofalne motnje verjetno redke, tako da gre večina obnavljanja gozda na račun majhnih zaplat. Kako velike pa naj bodo le-te, kakšno površino naj zavzemajo in kateri mehanizmi (motnje) naj jih ustvarjajo? V severnoameriškem listopadnem gozdu zavzemajo odprtine v sklenjeni plasti krošenj ocenjenih 9,5 % celotne gozdne površine. Takšne odprtine se zapirajo s hitrostjo 1 % površine na leto, prav toliko pa jih ves čas nastaja (RÖHRIG / ULRICH 1991). Bi bilo modro, da bi tudi pri nas desetino gozdov pustili ves čas odprtih? Izkušnje iz Severne Amerike ne moremo nekritično prenesti v naše razmere, saj je znano, da je tamkajšnji ekosistem izpostavljen večjim in pogostejšim motnjam. Po drugi strani pa je tudi res, da prav majhno število motenj pogosto velja za ključni dejavnik razmeroma skromne biodiverzitetnosti v evropskem listopadnem gozdu (RÖHRIG / ULRICH 1991). Morda pa je takšen zaključek prezgoden, kajti tudi v pragozdnih rezervatih Slovenije je približno enaka površina krošenj ves čas odprta (MLINŠEK, pisno).

Bi kaj izgubili, če bi v Sloveniji npr. desetino površine klimatskega gozda presvetlili in jo s tem vmili na sam začetek sukcesije? Preprostega odgovora seveda ni. Za racionalno odločitev potrebujemo znanje o vplivu, ki ga imata na biodiverzitetnost površina zaplat in njihova razporeditev v prostoru, teh podatkov pa za naš primer nimamo. Bi z drobljenjem morda prizadeli gozdne vrste? Toda katere gozdne vrste? Izredno malo namreč vemo o vplivu velikih sklenjenih gozdnih površin na nekatere gozdne K-strategije. Divji petelin je ena redkih izjem, za katero vemo, da doseže največjo uspešnost (*fitness*) na velikih sklenjenih gozdnih površinah, npr. v odraslih iglastih in listnatih sestojih v alpskem prostoru (ČAS 1996, ŽNIDARŠIČ / ČAS 1999). Vendar je vrsta po izvoru borealna, v tajgi pa so motnje tako kot v sekundarnem gorskem gozdu bistveno drugačne kot v značilnem listopadnem gozdu, tako po obsegu kot po intenziteti. V preteklosti je bilo deležno velike pozornosti zmanjševanje populacij gozdnih gnezdičev v listopadnih gozdovih na vzhodu ZDA. Domnevno naj bi šlo za posledico fragmentacije gozdnega ekosistema z dolgoročnimi posledicami na vrstno sestavo. Kasnejši kritični eksperimenti so pokazali na kompleksnost problematike in težave pri izpejšanju zaključkov. Človek je vplival na ekosistem na vseh mogočih nivojih, zato je prepoznavanje vpliva enega samega dejavnika izjemno težavno (KRYŠTUFEK 1999).

Zagotovo pa večina ključnih in naravovarstveno problematičnih vrst v slovenskem gozdu ni ogrožena zaradi izgube ekosistema samega po sebi. Medved lahko preživi tudi v brezdrevesni tundri, areal volka pa sega od (pol)puščav do tundre. Zakaj je torej gozd sploh pomemben pri ohranjanju naštetih vrst? Mar ne zato, ker sklenjena gozdna površina še vedno pomeni

predvsem odsotnost človeka? Manj je v ekosistemu človeka, manjše so možnosti za ustvarjanje konfliktov, še posebej ko gre za tako problematične vrste, kot so velike zveri. Obe vrsti bi zagotovo lahko kljubovali fragmentaciji sami po sebi, če ta seveda ne bi pomenila povečanega števila konfliktov s človekom.

In seveda, bi z načrtno fragmentacijo gozda kaj pridobili? Tudi tu je odgovor pogojen z neznankami, navedenimi v prejšnjem odstavku. Morda bi povečana mozaičnost izboljšala prehranjevalno osnovo velikih parkljarjev (zlasti jelenjadi), s tem zmanjšala objedanje v klimaksem gozdu in pospešila naravno pomlajevanje jelke. Morda bi se izboljšale prehranjevalne možnosti za nekatere redke plenilce, npr. divjo mačko in kuno zlatico. Seveda pa bi novoustvarjeni matriks lahko prej izkoristili nekateri oportunisti (npr. lisica, kuna belica), katerih številčnost že sedaj želimo zmanjšati.

Naravnemu listopadnemu gozdu je brčkone najbližji prostorsko razsežen mozaik, ki ga sestavljajo kratkotrajne faze zgodnje sukcesije na eni skrajnosti in stoletne pragozdne zaplate na drugi. Opazovanja kažejo, da je semenitev ključnih drevesnih vrst v pragozdu rednejša in posledično bolj predvidljiva (MLINŠEK, pisno). Ko govorimo o diverziteti listopadnega gozda, ne smemo pozabiti, da skoraj ne poznamo pestrosti mikroorganskega sveta, ki pogosto pride do polnega izraza samo v končni fazi staranja. Takšen kompleksen ekosistem pa potrebuje za razvoj dolgo časovno obdobje in velike površine.

Odgovore bomo našli samo v naravi in prav tu so naše komparativne prednosti. Imamo obsežne gozdove, katerim se obeta tudi ustrezen varstveni režim. Mar bi ne bilo modro, če bi del teh površin (v mislih imam več deset tisoč hektarov) namenili (tudi) kompleksnemu proučevanju biodiverzitetne strukture in dinamike v gozdnem ekosistemu? Na njih bi lahko eksperimentalno manipulirali in ustvarjali pogoje, ki bi omogočali testiranje hipotez. Za takšen pristop potrebujemo kadre in sredstva, predvsem pa vizijo. In zdi se, da imamo vizije manj kot sredstev in gozdov.

6 ZAHVALA

6 ACKNOWLEDGEMENT

Zahvaljujem se vsem biologom, gozdarjem in ljubiteljem narave, ki so mi v gozdu odpirali oči; za vsa stališča in morebitne napake sem seveda odgovoren sam. Primerjalno študijo sesalcev listopadnih gozdov na obeh straneh Atlantika sta mi omogočila Slovenska znanstvena fundacija in pokojni dr. Gordon L. Kirkland (Shippensburg University, Pennsylvania). Prof. dr. Dušan Mlinšek je komentiral zgodnejšo verzijo in posredoval koristne pripombe. Za entuziastično pomoč pri terenskih raziskavah biologije navadnega polha sem hvaležen članom polharskih društev Krim in Polh. Hvala mag. Miranu Času za povabilo k sodelovanju.

Viri / References

- BIEBER, C., 1997. Sexual Activity and Reproduction in Three Feral Subpopulations of the Fat Dormouse (*Myoxus glis*). - *Natura Croatica*, 6, s. 205-216.
- BLONDEL, J. / ARONSON, J., 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. - Oxford, Oxford University Press, s. 328.
- BROWN, J. H., 1995. *Macroecology*. - Chicago, The University of Chicago Press, s. 269.
- BROWN, J. H. / LOMOLINO, M. V., 1998. *Biogeography*. - 2. izdaja, Sunderland, Sinauer Associates Publishers, s. 691.
- BUDIANSKY, S., 1996. *Nature's Keepers*. - The New Science of Nature Management. London, Phoenix, s. 310.
- ČAS, M., 1996. Vpliv spreminjanja gozda v alpski krajini na primernost habitatov divjega petelina (*Tetrao urogallus* L.). - Magistrsko delo, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo, Ljubljana, 144 s.
- DAAMS, R. / BRUIJN, H. DE., 1994. A Classification of the *Gliridae* (*Rodentia*) on the Basis of Dental Morphology. - *Hystrix*, 6, s. 3-50.

- DAVIS, S. J. M., 1987. The Archaeology of Animals.- London, B. T. Batsford, s. 224.
- DIAMOND, J., 1991. The Rise and Fall of the Third Chimpanzee.- London, Vintage, s. 360.
- FAUNAMAP Working Group, 1996. Spatial Response of Mammals to late Quaternary Environmental Fluctuations. - Science, 272, s. 1601-1606.
- FLEMING, T. H., 1973. Numbers of Mammal Species in North and Central American Forest Communities. - Ecology, 54, s. 556-563.
- GLIWICZ, J., 1981. Competitive Interactions within a Rodent Community in Central Poland. - Oikos, 37, s. 353-362.
- JOVANOVIĆ, B. / JOVANOVIĆ, R. / ZUPANČIČ, M., 1986. Prirodna potencialna vegetacija Jugoslavije.- Ljubljana, Naučno veče Vegetacijske karte Jugoslavije, s. 122.
- KEAST, A., 1990. Distribution and Origins of Forest Birds.- V: A. Keast (ur.): Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities, SPB Academic Publishing, The Hague, s. 45-59.
- KIRKLAND, G. L., 1985. Small Mammal Communities in Temperate North American Forests. - Aust. Mammal, 8, s. 137-144.
- KITCHINGS, J. T. / WALTON, B. T., 1991. Fauna of the North American Temperate Deciduous Forest.- V: E. Röhrig, B. Ulrich (ur.): Ecosystems of the World 7, Temperate Deciduous Forests, Elsevier, Amsterdam, s. 345-375.
- KRYŠTUFEK, B., 1999. Osnove varstvene biologije.- Ljubljana, Tehniška založba Slovenije, s. 155.
- KRYŠTUFEK, B. Compartmentalization of Body of a Fat Dormouse *Glis glis* (v tisku).
- KRYŠTUFEK, B. / GRIFFITHS, H. I. Species Richness and Rarity in European Rodents (v tisku). - Ecography.
- KURTEN, B., 1968. Pleistocene Mammals of Europe.- London, Weidenfeld and Nicolson, s. 315.
- MACARTHUR, R. H. / RECHER, R. / CODY, M., 1966. On the Relation between Habitat Selection and Species Diversity. - American Naturalist, 100, s. 319-332.
- MACARTHUR, R. H. / WILSON, E. O., 1967. The Theory of Island Biogeography.- Princeton, Princeton University Press, s. 203.
- MARTIN, P. S. / WRIGHT, H. E. Jr., 1967. Pleistocene Extinctions. The Search for a Cause.- London, Yale University Press, s. 453.
- MEFFE, G. K. / CARROLL, C. R., 1997. Principles of Conservation Biology.- Sunderland, 2. izd. Sinauer Associates Publishers, s. 729.
- NINOV, L. K., 1999. Vergleichende Untersuchungen zur Jagd und zum Jagdwild während des Neolithikums und Äneolithikums in Bulgarien.- V: N. Benecke (ur.): The Holocene History of the European Vertebrate Fauna, Archäologie in Eurasien, Bd. 6, Verlag Marie Leidorf, Rahden, s. 323-338.
- PETERKEN, G. F., 1996. Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions.- Cambridge, Cambridge University Press, s. 522.
- PETRUSEWICZ, K., 1983. Ecology of the Bank Vole.- Acta theriologica, 28, s. 1-242.
- PIANKA, E. R., 1994. Evolutionary ecology.- 5. izd., New York, Harper Collins College Publishers, s. 486.
- RACKHAM, O., 1996. Savanna in Europe.- V: K. J. Kirby, C. Watkins (ur.): The Ecological History of European Forests.- CAB International, Oxford, s. 1-24.
- RAPOPORT, E. H. 1982. Aerography. Geographical Strategies of Species.- Oxford, Pergamon Press, s. 269.
- RÖHRIG, E., 1991a. Introduction.- V: E. Röhrig, B. Ulrich (ur.): Ecosystems of the World 7, Temperate Deciduous Forests, Elsevier, Amsterdam, s. 1-5.
- RÖHRIG, E., 1991b. Seasonality.- V: E. Röhrig, B. Ulrich (ur.): Ecosystems of the World 7, Temperate Deciduous Forests, Elsevier, Amsterdam, s. 25-33.
- RÖHRIG, E., 1991c. Biomass and Productivity.- V: E. Röhrig, B. Ulrich (ur.): Ecosystems of the World 7, Temperate Deciduous Forests, Elsevier, Amsterdam, s. 165-174.
- RÖHRIG, E. / ULRICH, B., 1991. Ecosystems of the World 7, Temperate Deciduous Forests.- Amsterdam, Elsevier, s. 635.
- ROSENZWEIG, M. L., 1996. Species Diversity in Space and Time.- Cambridge, Cambridge University Press, s. 436.
- SEIDENSTICKER, J. / CHRISTIE, S. / JACKSON, P., 1999. Riding the Tiger. Tiger Conservation in Human-dominated Landscapes.- Cambridge, Cambridge University Press, s. 383.
- TARMAN, K., 1992. Osnove ekologije in ekologija živali.- Ljubljana, DZS, s. 547.
- WALKER, B., 1989. Diversity and Stability in Ecosystem Conservation.- V: D. Western, M. C. Pearl (ur.): Conservation for the Twenty-first Century, Wildlife Conservation International, New York, s. 121-130.
- WALTER, H., 1979. Vegetation on the Earth and Ecological Systems of the Geo-biosphere.- New York, 2. izd., Springer-Verlag, s. 274.
- WILSON, R. C. L. / DRURY, S. A. / CHAPMAN, J. L., 2000. The Great Ice Age. Climate Change and Life.- London, The Open University.
- YAHNER, R. H., 1996. Eastern Deciduous Forest. Ecology and Wildlife Conservation.- Minneapolis, University of Minnesota Press, s. 220.
- ŽNIDARŠIČ, M., / ČAS, M., 1999. Gospodarjenje z gozdovi, ogroženost in ohranjanje habitatov divjega petelina (*Tetrao urogallus* L.) v Kamniško-Savinjskih Alpah.- Gozd. vestn., let. 57, št. 3, s. 127-140.