

Jakub Borkowski¹

Jak wyglądały lasy pierwotne Europy pod presją dużych roślinożerców?

What did European primeval forests under high herbivore pressure look like?

Abstract. The long-standing received wisdom has been that primeval forests (before the development of agriculture) in temperate Europe were created by broad-leaved trees forming closed-canopies. However, a recent theory has challenged this perception by proposing that primeval forests were in fact wood pastures: a mosaic of grassland and forest patches. These forest patches were created mainly by oak and hazel. Grazing by large herbivores, mostly aurochs and tarpan, living at high densities, later replaced by cattle and horses in the agricultural epoch, allowed wood-pasture formation. The regeneration of trees in such conditions was possible thanks to the protective shelter offered by thorny shrubs. Several forest reserves created in Europe, serving as references for primeval forests, have been succeeding without pressure from large herbivores and therefore their character may be different than that of real primeval vegetation. Although some palaeoecological studies suggest that primeval forests had closed-canopies, other analyses indicate that closed canopy forests were interrupted by a remarkably large proportion of more open areas. It is hard to judge what was the true character of primeval forests, but the role of large herbivores in shaping primeval forest structure has been neglected. It is believed that there was a higher proportion of mega-herbivorous mammals in the temperate zone during the late Pleistocene than the proportion presently living in Africa. Given the evidence that large herbivores can effectively determine the openness of African landscapes, their potential to have shaped temperate primeval forests should not be under-estimated.

Key words: primeval forests, forest structure, wood pasture, large herbivores

Pierwotny las to zwarty las?

Dynamiczny rozwój palinologii (nauki o pyłkach roślin), który rozpoczął się na początku XX w., umożliwił rekonstrukcję składu zbiorowisk roślinnych, jakie porastały Ziemię w przeszłości. Pierwszy diagram pyłkowy został stworzony przez von Posta w 1916 r. (Davis 1967; Real, Brown 1991) i sugerował, że naturalnym zbiorowiskiem roślinnym dominującym w czasach przed rozwojem rolnictwa (ok. 6000 lat temu) w strefie umiarkowanej były zwarte lasy. Teza ta została ugruntowana przez specjalistów z zakresu historii lasów (np. Iversen 1960, 1973). Również wygląd lasów górskich, nieeksploatowanych przez człowieka, potwierdzał teorię zwartych kompleksów leśnych (Vera 2000). Uważa się, że po okresie dominacji sosny (*Pinus*) i brzozy (*Betula*) pojawiła się leszczyna (*Coryllus*), a

następnie dąb (*Quercus*), lipa (*Tilia*), wiąz (*Ulmus*) i jesion (*Fraxinus*), a na obszarach wilgotnych olsza (*Alnus*) (np. Andersen 1970; van Geel et al. 1989; Birks 1989; Jahn 1991; Bradshaw, Holmqvist 1999). W końcu gatunki te na większości obszarów wyparły sosnę i brzozę. Sądzi się, że odnowienie lasu w zwartym kompleksie zachodziło w lukach (Delcourt, Delcourt 1987; Clark et al. 1989).

Oprócz analiz pyłku, zasadniczym argumentem przemawiającym za koncepcją zwartych lasów jest budowa licznych rezerwatów leśnych, które powstały w Europie w XIX i XX w., m.in.: La Tillaie i Le Gros-Fouteau, Francja (Koop 1989), Neuenburger Urwald, Niemcy (Koop 1981), Hasbrucher Urwald, Niemcy (Koop 1981), Priorteich, Niemcy (Raben 1980), Rezerwat Johannsera Kogela, Austria (Mayer, Tichy 1979), Krakovo, Słowenia (Mayer, Tichy 1979), Dalby

¹ Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ekologii Lasu, ul. Braci Leśnej 3, Sękocin Stary, 05-090 Raszyn, Fax +48 22 7150 408, e-mail boku@ibles.waw.pl

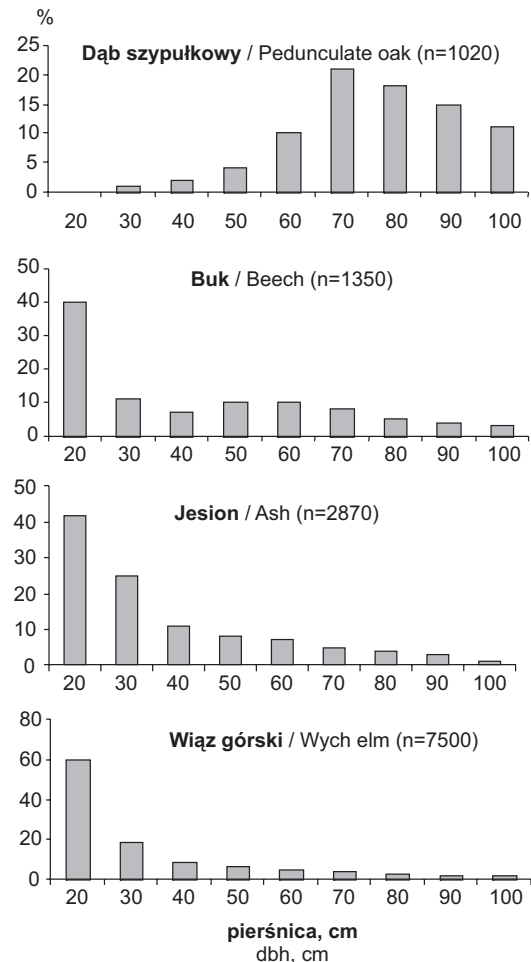
Söderskog, Szwecja (Malmer et al. 1978) oraz Puszcza Białowieska (Faliński 1986). W momencie tworzenia rezerwatów wszystkie te lasy były od wieków miejscem wypasu krów oraz koni i miały charakter lasów pastwiskowych¹ czyli kęp luźnego drzewostanu zmieszanych z otwartymi powierzchniami trawiastymi. W rezultacie powołania rezerwatów dalszy rozwój tych lasów zachodził bez obecności dużych roślinożerców bądź pod wpływem występujących w niewielkich zagęszczeniach jeleniowatych. We wspomnianych warunkach, z czasem, lasy pastwiskowe zmieniły się w zwarte kompleksy leśne, zdominowane przez gatunki cienioznośne: buk (*Fagus sylvatica*), wiąz górski (*Ulmus glabra*) i szypułkowy (*U. laevis*), grab (*Carpinus betulus*), lipę dronolistną (*Tilia cordata*) i szerokolistną (*T. platyphyllos*), klon polny (*Acer campestre*), jawor (*A. pseudoplatanus*) i jesion (*Fraxinus excelsior*), o niewielkim udziale gatunków światłożądnych (dębów oraz leszczyny). Powstałe w ten sposób lasy uważane są za współczesny odpowiednik zbiorowisk pierwotnych (Peterken 1996). Artykuł ten ma na celu przedstawienie koncepcji alternatywnej dla teorii zwartych lasów pierwotnych oraz argumentów, które za wspomnianą koncepcją mogą przemawiać.

Las pierwotny jako las pastwiskowy

Według niektórych autorów (Vera 2000; Vera et al. 2006) lasy pierwotne wyglądały jednak zupełnie inaczej, niż zakłada to teoria zwartych lasów, między innymi pod względem składu gatunkowego. W okresie atlantyckim (5–8 tys. lat temu) udział pyłków gatunków światłożądnych: dębów szypułkowego i bezszypułkowego oraz leszczyny wynosił od 20–50% do 60–75% wszystkich pyłków. Świadczy to o tym, że w wielu miejscach mógł dominować mieszany las dębowy (ang. mixed oak forest), oprócz dębu złożony z wiązu, lipy i jesionu. Okres atlantycki bywa nawet nazywany okresem dębu (Vera 2000), a dla określenia ówczesnego typu lasu używa się określenia atlantycki las dębowy (Tansley 1953).

Zespół dużych roślinożerców obejmował ówczesznie w Europie tura (*Bos primigenius*), tarpana (*Equus przewalski gmelini*), żubra (*Bison bonasus*), jelenia (*Cervus elaphus*), łosia (*Alces alces*) i sarnę (*Capreolus capreolus*), a w basenie Morza Śródziemnego dodatkowo daniela (*Dama dama*). Duże ssaki roślinożerne w znaczący sposób mogą modyfikować skład gatunkowy i strukturę drzewostanów (Côté et al. 2004). Po wyłączeniu presji dużych roślinożerców odnowienie lasu

przebiega zazwyczaj znacznie efektywniej (Peterken, Tubbs 1965; Putman et al. 1989), toteż intensywną presję kopytnych na ekosystem leśny uważa się często za „nienaturalną” (nieobecną w lasach pierwotnych). Zwolennicy koncepcji lasów pierwotnych jako lasów zwartych zakładają, że lasy pierwotne funkcjonowały pod stosunkowo niewielkim wpływem roślinożerców. Tymczasem zdaniem części autorów (Vera 2000; Olf et al. 1999; Bakker et al. 2004) duże ssaki roślinożerne były zasadniczym czynnikiem kształtującym wygląd pierwotnych zbiorowisk leśnych i ich presja miała



Rycina 1. Rozkład pierśnic czterech gatunków drzew w Dalby Söderskog (Szwecja) po ok. 70. latach od wyłączenia presji (zaprzestania wypasu) dużych roślinożerców. Ujęto drzewa o pierśnicy > 10 cm. Źródło: Malmer et al. 1978; zmienione

Figure 1. The distribution of breast height diameters (> 10 cm) of four species of trees in Söderskog Dalby (Sweden) after 70 years of the pressure off (cessation of grazing) of large herbivores. Source: Malmer et al. 1978; modified

¹ termin ten w niniejszym opracowaniu będzie używany jako odpowiednik angielskiego określenia „wood-pasture”

sprawiać, że lasy stanowiły mozaikę płatów zdominowanych przez dęby oraz otwartych powierzchni trawiastych.

Interesującym przykładem jest New Forest w Wielkiej Brytanii, kompleks leśny o powierzchni 37500 ha, który przez wieki znajdował się pod presją bydła i jeleniowatych. Część tego terenu (18000 ha) nadal udostępniona jest zwierzętom (jeleniowatym, krowom oraz kucmom) i ma charakter lasu pastwiskowego. Pozostałą część ogrodzono, wyłączając ją spod presji dużych roślinożerców i obecnie pokryta jest ona zwartym lasem, zdominowanym przez gatunki cieniożnośne.

Siewki dębów są w stanie przetrwać kilka lat pod okapem drzewostanu, jednak nie świadczy to o ich cieniożności. Wkrótce po wykiełkowaniu, dzięki substancjom zmagazynowanym w żółędziu, dochodzi do wykształcenia mocnego korzenia, który zapewnia efektywne odżywianie (Brookes 1980). Dzięki temu we wczesnym okresie życia siewki dębów mogą rosnąć w ograniczonych warunkach świetlnych. Okres ten jest jednakże znacznie krótszy niż w przypadku gatunków cieniożnośnych, i dlatego, zdaniem zwolenników koncepcji lasów pastwiskowych, po wyeliminowaniu presji dużych roślinożerców, dochodzi do stopniowej redukcji udziału dębów (brak ich odnowienia) w składzie gatunkowym przy jednoczesnym wzroście znaczenia (duży udział młodych drzew) gatunków cieniożnośnych (ryc. 1). Tak więc, lasy rozwijające się współcześnie bez presji dużych roślinożerców, niekoniecznie są odpowiednikiem lasów pierwotnych.

Jak odnawiały się drzewa w lasach pastwiskowych?

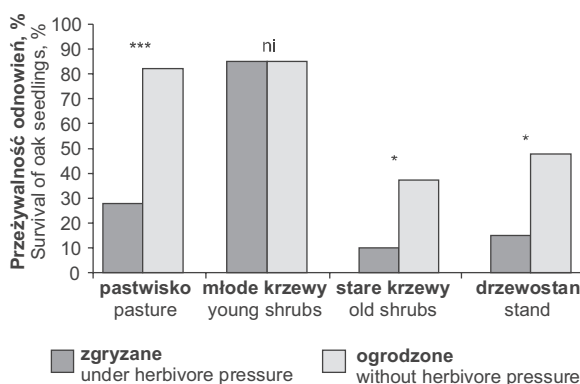
Powstaje zatem pytanie, jak w warunkach silnej presji dużych roślinożerców dochodziło do powstania lasu pastwiskowego i regeneracji dębów oraz leszczyny? Putman (1986) i Rackham (2003) stwierdzili, że gatunki te odnawiają się w lesie pastwiskowym nawet w warunkach tak wysokiego zagęszczenia zwierząt (dzikich i udomowionych) jak 187 kg ich biomasy na 1 ha.

W przypadku lasów zwartych zdominowanych przez cieniożnośne gatunki drzew zagęszczenie dzikich zwierząt, sprowadzające się głównie do zagęszczenia jeleniowatych, jest zwykle co najmniej kilkanaście razy niższe. Zdaniem Very (2000) odnowienie dębu i leszczyny w warunkach lasu pastwiskowego zależało od obecności ciemnistych krzewów, które zapewniały siewkom ochronę aż do momentu osiągnięcia przez nie bezpiecznej wysokości (poza zasięgiem kopytnych). Do takich krzewów zaliczyć można m.in.: śliwę tarninę (*Prunus spinosa*), głóg (*Crataegus* sp.), jałowiec pospolity (*Juniperus communis*) czy jeżynę (*Rubus* sp.). Podobną

rolę mogły pełnić rośliny zwykle unikane przez roślinożerców, z uwagi na zawartość substancji chemicznych, np. orlica pospolita (*Pteridium aquilinum*). Ochronę gatunków jadalnych dzięki otoczeniu roślin niejadalnych/unikanych nazywa się odpornością asocjacyjną (Milchunas, Noy-Meir 2002; Olff et al. 1999).

To, że odnowienie dębów w warunkach silnej presji roślinożerców jest możliwe dzięki obecności ciemnistych krzewów, potwierdzili eksperymentalnie Bakker i in. (2004) (ryc. 2). Wspomniani autorzy sadzili jednoroczne sadzonki dębu szypułkowego na pastwisku, w otoczeniu młodych osobników śliwy tarniny, w otoczeniu starszych osobników tego gatunku i pod okapem starszych dębów. W obrębie każdego wariantu dodatkowo część dębów była ogrodzona, tak aby zbadać ewentualny wpływ innych niż zgryzanie czynników na śmiertelność dębów. Okazało się, że przeżywalność sadzonek na otwartym pastwisku, ze względu na intensywne zgryzanie, była stosunkowo niska. Przeżywalność dębów w otoczeniu starszych krzewów i pod okapem drzewostanu była jeszcze niższa, prawdopodobnie w wyniku kombinacji warunków świetlnych i presji roślinożerców. Przeżywalność dębu była najwyższa w przypadku sadzonek rosnących w otoczeniu młodych krzewów. Dodatkowo, w tym wariantcie przeżywalność dębu w ogrodzeniu była taka sama jak poza nim (ryc. 2).

Na pędach bieżącego przyrostu krzewy wykształcają mocne ciernie dopiero pod koniec sezonu wegetacyjnego. W konsekwencji jednoroczne pędy są często zgryzane, co powoduje, że stają się one gęstsze, a ochrona rosnących między nimi drzew skuteczniejsza (Bakker et al. 2004). Z czasem dęby wyrastają ponad krzewy dostarczające im ochrony i w wyniku zacienienia krzewy zanikają (Bakker et al. 2004).



Rycina 2. Wpływ presji roślinożerców na przeżywalność sadzonek dębu w różnych typach struktur roślinnych: ni – nie istotne, * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,001$.**

Źródło: Bakker i in. 2004.

Figure 2. Effect of herbivore pressure on the survival of oak seedlings in different types of vegetation: ni – not significant, * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$. Source: Bakker et al. 2004.

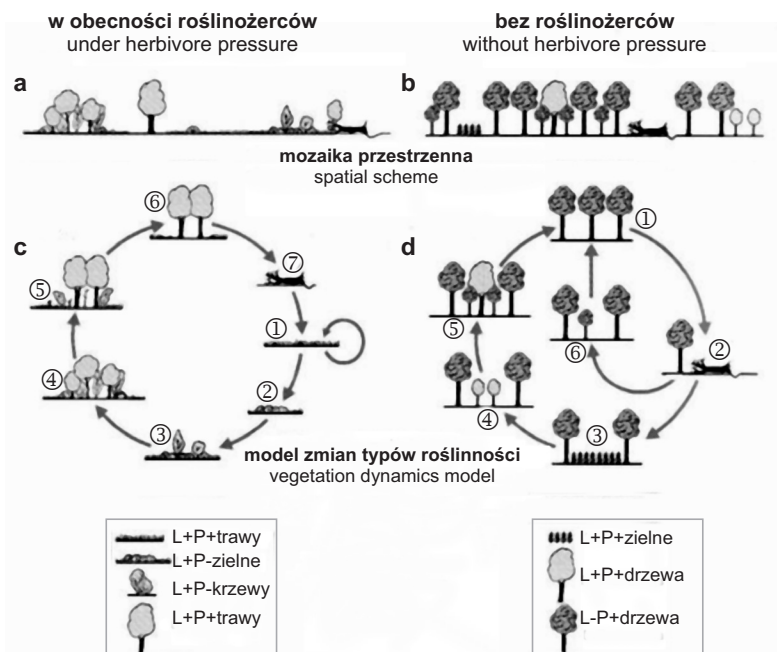
Oprócz dębów i leszczyny są również inne gatunki drzew i krzewów, które zanikają w zwartych lasach, a odnawiają się w lasach pastwiskowych dzięki sąsiedztwu ciemnych krzewów. Należą do nich m. in.: kalina koralowa (*Viburnum opulus*), kalina hordowina (*V. lantana*), dereń świdwa (*Cornus sanguinea*), czeremcha pospolita (*Prunus padus*), trzmielina pospolita (*Euonymus europaeus*), bez czarny (*Sambucus nigra*), ligustr pospolity (*Ligustrum vulgare*) oraz drzewa: wiśnia ptasia (*Prunus avium*), jabłoń dzika (*Malus sylvestris*), grusza pospolita (*Pyrus communis*), jarząb pospolity (*Sorbus aucuparia*), jarząb brekinia (*S. torminalis*) i jarząb mączny (*S. aria*). Niektóre z wymienionych drzew i krzewów zaliczane są obecnie do gatunków zagrożonych (Rackham 2003).

Wszystkie te gatunki mają owoce/nasiona chętnie zjadane przez ptaki, które przyczyniają się do ich rozprzestrzenienia. Jak wspomniano, na otwartych powierzchniach obecność ciemnych krzewów zwiększa przeżywalność siewek gatunków światłolubnych. Gatunki cienioznośne również odnawiają się w lasach pastwiskowych, korzystając z ochrony ciemnych krzewów (Rackham 2003). Uderzający jest jednak fakt, że ma to miejsce znacznie rzadziej niż w przypadku dębów (Rackham 2003). Powstaje zatem pytanie, dlaczego tak się dzieje. Zdaniem Very (2000), ma to miejsce za sprawą sójki (*Garrulus glandarius*). Ptaki te zbierają żołądźcie i ukrywają je następnie w odległości od kilku metrów do kilku kilometrów od miejsca zbioru. Sójki preferują powierzchnie otwarte, na których chętnie wykorzystują osłonę krzewów (Rousset, Lepart 1999). Cienioznośnym gatunkom drzew brak podobnego

czynnika dyspersji. Leszczyna (inny ważny składnik lasu pastwiskowego) z kolei rozprzestrzenia się w lesie pastwiskowym za pośrednictwem kowalika (*Sitta europea*).

Cykl regeneracji drzew w lasach pastwiskowych

Porównanie cyklu regeneracji drzew w lesie pastwiskowym pod presją dużych roślinożerców i w zwartych lasach pozbawionych tej presji lub o jej niewielkim natężeniu zawarte jest na rycinie 3. Odnowienie zwartego lasu przebiega w sposób klasyczny, a jego podstawą są luki. Powstanie luki wywołuje intensywny wzrost drzew znajdujących się w podroście i/lub pojawienie się odnowienia naturalnego. Zamknięcie cyklu następuje w momencie, kiedy rosnące drzewa osiągną okap drzewostanu. Kiedy w ich miejsce powstanie luka, zapoczątkowany zostaje kolejny cykl. Odnowienie drzew w lesie pastwiskowym zależy od obecności ciemnych krzewów. Śliwa tarnina łatwo rozmnaża się wegetatywnie, w związku z czym na otwartych powierzchniach stosunkowo często tworzy kępy. Powstałe kępy mają kształt wypukły, ponieważ rozmnażanie wegetatywne przebiega od centrum we wszystkich kierunkach (Vera 2000). Również kępy drzew, które powstaną dzięki płatom tarniny będą miały kształt wypukły. Jak wspomniano, wraz ze wzrostem drzew warunki świetlne przy gruncie się pogarszają, powodując obumieranie krzewów. Presja roślinożerców zdecydowanie utrudnia lub wręcz unie-



Rycina 3. Układ przestrzenny oraz cykl odnowienia: lasu pastwiskowego pod presją dużych roślinożerców (a, c) oraz lasu zwartego pozbawionego presji dużych ssaków roślinożer-nych (b, d). Źródło: Olf et al. 1999, zmienione

Figure 3. Spatial scheme and model of vegetation dynamics of wood pastures under pressure of large herbivores (a, c) and of dense forests free of large herbivore pressure (b, d). Source: Olf et al. 1999; modified

możliwia odnowienie tutaj gatunków cieniznośnych. Za sprawą presji zwierząt również powstanie luki w kępie dojrzałych dębów nie prowadzi do odnowienia drzew. Z czasem stare dęby obumierają, począwszy od centrum kępy, gdzie rosną najstarsze osobniki. Kępa dębów stopniowo przekształca się w otwartą powierzchnię trawiastą. Następny cykl rozpocznie się wraz z pojawieniem się kępy ciernistych krzewów (ryc. 3).

Vera (2000) wskazuje, że możliwe są modyfikacje w przebiegu procesu odnowienia lasu pastwiskowego. Na przykład, jeśli odnowienie drzew będzie zachodziło dzięki ochronie ze strony głogu, który w przeciwieństwie do tarniny nie rozmnaża się wegetatywnie, dęby będą się odnawiać nie kępowo, ale pojedynczo. W konsekwencji krajobraz będzie przypominał sawannę. Na płytszych i bardziej kwaśnych glebach rolę krzewów ochronnych dla drzew może pełnić jałowiec, a w zachodniej Europie także ostrokrzew kolczasty (*Ilex aquifolium*) (Vera 2000; Bakker et al. 2004). W rezultacie dęby będą odnawiać się w niewielkich grupach. W przypadku bardzo dużego zagęszczenia zwierząt, pojawienie się ciernistych krzewów na powierzchniach otwartych może być utrudnione (jak wspomniano ciernie pojawiają się pod koniec sezonu wegetacyjnego). Tak więc stosunek powierzchni zadrzewionej do powierzchni otwartej będzie zależał od zagęszczenia roślinożerców.

Lasy w okresie rozwoju rolnictwa

Według klasyfikacji Hofmanna (1985) duże ssaki przeżuujące można podzielić na trzy grupy zależnie od ich sposobu żerowania: zgryzdzące, wypasacze i o pośrednim sposobie żerowania. Zgryzdzące żywią się pokarmem wysokobiałkowym, często wybierając pojedyncze rośliny lub nawet ich części. Do tej grupy zaliczyć można sarnę i łosia. Wypasacze żywią się pokarmem stosunkowo niższej jakości, ale powszechnie dostępnym. W większości do wypasaczy należą duże gatunki trawożerne. Zwierzęta o pośrednim typie żerowania mają skład diety zależny od dostępności poszczególnych rodzajów pokarmu, czyli są oportunistyczne. Do tej grupy zaliczyć można np. jelenia szlachetnego i daniela.

Zgodnie z koncepcją Very (2000), las pastwiskowy związany jest przede wszystkim z presją wypasaczy. Niewątpliwie w okresie rozwoju rolnictwa wśród wypasaczy dominowało bydło i konie. Co do tego okresu nie ma raczej wątpliwości, jak wyglądały lasy. Zdaniem Watkinsa i Kirby'ego (1998) pytanie nie brzmi, czy europejskie lasy były otwarte (czy miały charakter lasu pastwiskowego), ale, w jakim stopniu. Istnieją stosunkowo liczne dowody na to, że lasy europejskie pod wpływem presji bydła i koni przypominały

sawannę (Ruckham 1998). Vera w swojej pracy (2000) zamieścił fragment mapy Puszczy Białowieskiej z 1830 r., według której wygląda ona jak typowy las pastwiskowy.

Lasy przed rozwojem rolnictwa

Ważniejsze wydają się wątpliwości, jak lasy pierwotne wyglądały w okresie, zanim stały się miejscem wypasu bydła i koni. Zdaniem Very (2000), przypominały one lasy pastwiskowe, bowiem krowy i konie wypełniły jedynie lukę po turach i tarpanach, które przed wyginieciem kształtowały roślinność pierwotną. Twierdzenie to budzi jednak znaczne kontrowersje. Diagramy pyłkowe z okresów przed rozwojem rolnictwa są zdominowane przez pyłki roślin drzewiastych (90–95%), co zdaje się świadczyć na korzyść koncepcji zwartych lasów. Jednak relacja między stopniem otwartości terenu a zawartością pyłków drzewiastych nie jest liniowa (Bröstrom et al. 1998). Dla przykładu, na obszarze, gdzie otwarte powierzchnie trawiaste zajmowały 30%, pyłki roślin drzewiastych stanowiły ponad 90% (Gaillard et al. 1998; Sugita et al. 1999).

Svenning (2002) opracował przegląd danych paleoekologicznych i doszedł do wniosku, że w okresie przed rozwojem rolnictwa przeważały zwarte lasy, które jednak zawierały otwarte powierzchnie istniejące przez dłuższy czas. Obecność tych pozbawionych lasu powierzchni była wynikiem presji dużych roślinożerców. Otwarte krajobrazy, zdaniem Svenninga (2002), występowały w znacznych proporcjach w dolinach rzecznych, na ubogich, piaszczystych glebach oraz w kontynentalnym wnętrzu północno-zachodniej Europy. Z kolei Mitchell (2005) porównał proporcje pyłków dębów i leszczyny na obszarach pokrytych lasami o wyglądzie pastwiskowych w Irlandii, w której nie było dużych roślinożerców, i doszedł do wniosku, że ich obecność nie była konieczna, aby zapewnić lasom formę pastwiskową. Ostatnio Soepboer i Lotter (2009) modelowali akumulację pyłków ze współczesnych formacji roślinnych w Szwajcarii, reprezentujących zwarte lasy oraz lasy pastwiskowe i porównali otrzymane wyniki z analizą pyłków z osadów dennych w jeziorach. W efekcie stwierdzili, że w przeszłości przeważały zwarte lasy, jednak o znacznie wyższym, niż się dotąd uważało, udziale powierzchni otwartych.

Podsumowanie

Nie ulega wątpliwości, że duże ssaki roślinożerne są w stanie radykalnie zmienić charakter formacji roślinnych. Intensywność presji na środowisko roślin wraz z

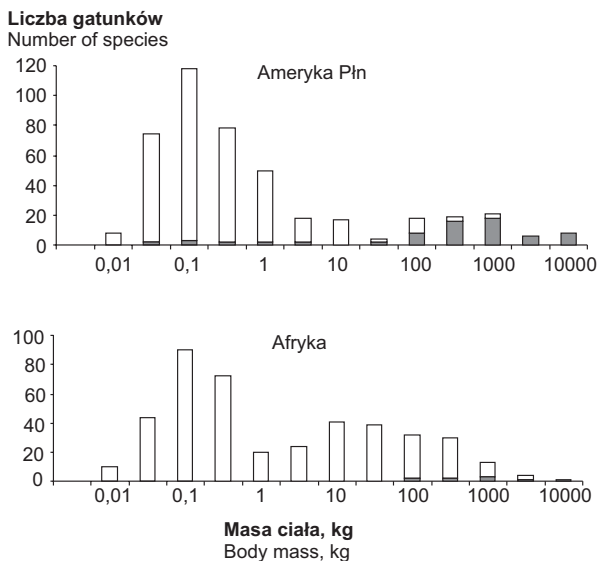
wielkością ciała i wpływ ssaków roślinożernych na roślinność jest szczególnie widoczny w przypadku „megaroślinożerców”, czyli zwierząt o masie powyżej 1000 kg (Owen-Smith 1988). Zwierzęta takie potrzebują większej biomasy roślinnej dla zaspokojenia swoich potrzeb niż zwierzęta o mniejszej masie ciała. Wpływ takich zwierząt nie ogranicza się do jednego określonego biotopu, a ich duże rozmiary czynią je mniej podatnymi na drapieżnictwo, przez co łatwiej osiągnąć im poziom liczebności, przy którym oddziaływanie na środowisko jest znaczne.

W przypadku afrykańskiej sawanny, biomasa megaroślinożerców stanowi 40–70% całkowitej biomasy ssaków roślinożernych, mimo że pod względem liczby gatunków ich udział jest niewielki (Owen-Smith 1988). Dla przykładu słonie afrykańskie (*Loxodonta africana*) utrzymują sawannę w stanie otwartym, uniemożliwiając rozwój roślinności drzewiastej (Dublin et al. 1990), a także sprzyjają powstawaniu trawiastych powierzchni otwartych w zbiorowiskach drzewiastych. W późnym Plejstocenie udział megaroślinożerców w strefie umiarkowanej (na przykładzie Ameryki Północnej) był istotnie większy niż obecnie w Afryce (ryc. 4), co zdaje się sugerować, że ówczesna roślinność mogła być kształtowana przez duże ssaki roślinożerne.

Analiza danych historycznych w ekologii jest siłą rzeczy trudniejsza i obarczona większym błędem niż

analiza danych aktualnych. W efekcie, wnioskowanie na podstawie badań historycznych sprawia więcej problemów. Tym niemniej, zaprezentowana koncepcja wydaje się być interesująca i z pewnością stała się źródłem ożywionej dyskusji, w wyniku której powstały liczne prace naukowe. Na podstawie aktualnego stanu wiedzy trudno przesądzić, jak wyglądały lasy pierwotne strefy umiarkowanej. Z dużym prawdopodobieństwem można jednak stwierdzić, że powierzchnie otwarte stanowiły znaczną ich część. Ponadto, wydaje się, że duże ssaki roślinożerne pełniły istotną rolę w kształtowaniu struktury przestrzennej lasów pierwotnych.

Niezależnie od faktycznego wyglądu lasów pierwotnych, las pastwiskowy jest istotnym środowiskiem dla wielu gatunków roślin i zwierząt. Z dębami związana jest większa liczba owadów niż z jakimkolwiek innym rodzajem drzewa w Europie (Darlington 1974). Ponad 50% wszystkich gatunków owadów stwierdzonych w Wielkiej Brytanii występuje na terenie lasu pastwiskowego New Forest (Alexander 1998). Środowiska takie charakteryzują się także ogromną różnorodnością motyli. W Wielkiej Brytanii, m.in. ze względu na bioróżnorodność, lasy pastwiskowe zaliczane są do środowisk priorytetowych i wymagających ochrony (Hall, Kirby 1998).



Rycina 4. Liczba gatunków ssaków roślinożernych późnego Plejstocenu o różnej masie ciała w Ameryce Płn. i Afryce: czarne słupki – gatunki, które wyginęły przed okresem historycznym, białe słupki – gatunki, które przeżyły do okresu historycznego. Źródło: Johnson, 2009, zmienione
Figure 4. Number of species of herbivorous mammals of the Late Pleistocene, with different body mass, in North America and Africa: black bars – the species that went extinct before the historical period, white bars – the species that survive.
Source: Johnson, 2009; modified

Literatura

- Andersen S. T. 1970. The relative pollen productivity and pollen correction factors for tree pollen spectra, determined by surface pollen analyses from forests. *Danmarks geologiske Undersogelse, Kobenhavn, Ser. II*, 96: 1–99.
- Alexander K. N. A. 1998. The links between forest history and biodiversity: the invertebrate fauna of ancient pasture-woodlands in Britain and its conservation. w: ed. K. J. Kirby, C. Watkins. *The ecological history of European forests*. New York, CAB International: 73–80.
- Bakker E. S., Olff H., Vandenberghe C., De Maeyer K., Smit R., Gleichman J., Vera F. W. M. 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, 41: 571–582.
- Birks H. J. B. 1989. Holocene isochrone maps and patterns of tree-spreading in the British Isles. *Journal of Biogeography*, 16: 503–40.
- Bradshaw R. H. W., Holmqvist, B. H. 1999. Danish forest development during the last 3000 years reconstructed from regional pollen data. *Ecography*, 22: 53–62.
- Brookes P. C., Wigston D. L., Bourne W. F. 1980. The dependence of *Quercus robur* and *Q. petraea* seedlings on cotyledon potassium, magnesium, calcium and phosphorus during the first year of growth. *Forestry*, 53: 167–177.
- Broström A., Gaillard M.-J., Ihnse M., Odgaard B. 1998. Pollen-landscape relationships in modern analogues of ancient cultural landscapes in southern Sweden – a first

- step towards quantification of vegetation openness in the past. *Vegetation History and Archaeobotany*, 7: 189–201.
- Clark J. S., Merkt J., Müllers H. 1989. Post-glacial fire, vegetation, and human history on the northern Alpine forelands, south-western Germany. *Journal of Ecology*, 77: 897–925.
- Côté S. D., Rooney T. P., Tremblay J.-P., Dussault C., Waller D. M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 113–147.
- Darlington A. 1974. The galls on oak. w: (ed. M. G. Morris, F. H. Perring). *The British oak: its history and natural history*. Berkshire, The Botanical Society of British Isles: 298–311.
- Delecourt H. R., Delecourt P. A. 1991. Quaternary Ecology: A Paleocological Perspective. London, Chapman and Hall.
- Davis M. B. 1967. Pollen studies of near-surface sediments in Maine Lakes. w: (ed. E. J. Cushing, H.E. Wright, Jr.) *Quaternary paleoecology*. New Haven, Yale University Press: 143–173.
- Dublin H. T., Sinclair A. R. E., McGlade J. 1990. Elephants and fire as causes of multiple stable states in the Serengeti-Mara woodlands. *Journal of Animal Ecology*, 59: 1147–1164.
- Faliński J. B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forest. Ecological studies in Białowieża forest. w: (ed. M. J. A. Werger) *Geobotany 8*. Dordrecht, Dr W. Junk Publishers.
- Gaillard M.-J., Birks H. J. B., Ihse M., Runberg S. 1998. Pollen/landscape calibrations based on modern pollen assemblages from surface-sediments samples and landscape mapping – a pilot study in south Sweden. w: (ed. M.-J. Gaillard, B. E. Berglund) *Quantification of land surfaces cleared of forest during the Holocene-Modern pollen/vegetation/landscape relationships as an aid to the interpretation of pollen data. Paläoklimaforschung/Palaoclimate Research*, 7, 31–52.
- van Geel B., Coope G. R., Van Der Hammen T. 1989. Palaeoecology and stratigraphy of the Late Glacial type section at Usselo (the Netherlands). *Review of Paleobotany and Palynology*, 60: 25–129.
- Hall J. E., Kirby K. J. 1998. The relationship between Biodiversity Action Plan Priority and Broad Woodland Habitat Types, and Other Woodland Classifications. Joint Nature Conservation Committee Report No. 288, Peterborough, Monkstone House.
- Hofmann R. R. 1985. Digestive physiology of the deer. Their morphological specialisation and adaptation. *The Royal Society of New Zealand Bulletin*, 22: 393–407.
- Iversen J. 1960. Problems of the early post-glacial forest development in Denmark. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, Ser. IV*, 4: 1–32.
- Iversen J. 1973. The development of Denmark's nature since the last glacial. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, Ser. V*, 7: 1–126.
- Jahn G. 1991. Temperate deciduous forests of Europe. w: (ed. E. Rohring, B. Ulrich) *Temperate deciduous forests*, 7. Amsterdam, Elsevier: 377–502.
- Johnson C. N. 2009. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of Royal Society, B*, 276: 2509–2519.
- Koop H. 1982. Vegetatiestruktuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het neuenburger en hasbrucher urwald. Wageningen, Pudoc.
- Koop H. 1989. *Forest Dynamics. Silvi-Star: A Comprehensive Monitoring System*. Berlin, Springer Verlag.
- Malmer, M., Lindgren, L., Persson, S. 1978. Vegetational succession in a South Swedish deciduous wood. *Vegetatio*, 36: 17–29.
- Mayer H., Tichy K. 1979. Das Eichen-Naturschutzgebiet Johannser Kogel im Linzer Tiergarten, Wienerwald. *Centralblatt für das Gesamte Forstwesen*, 4: 193–226.
- Mitchell F. J. G. 2005. How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *Journal of Ecology*, 93: 168–177.
- Milchunas D. G., Noy-Meir I. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos*, 99: 113–130.
- Olf H., Vera F. W. M., Bokdam J., Bakker E. S., Gleichman J. M., De Maeyer K., Smit K. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology*, 1: 127–137.
- Owen-Smith R. N. 1988. *Megaherbivores: the influence of very large body size on ecology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Peterken G. F. 1996. *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Peterken G. F., Tubbs C. R. 1965. Woodland regeneration in the New Forest, Hampshire, since 1950. *Journal of Applied Ecology*, 2: 159–170.
- Putman R. J. 1986. *Grazing in Temperate Ecosystems. Large Herbivores and the Ecology of the New Forest*. London and Sydney, Croom Helm.
- Putman R. J., Edwards P. J., Mann J. C. E., How R. C., Hill S. D. 1989. Vegetational and faunal changes in an area of heavily grazed woodland following relief of grazing. *Biological Conservation*, 47: 13–22.
- Raben G. 1980. *Geschichtliche Betrachtung der Waldbewirtschaftung im Naturwaldreservat Priorteich und deren Einfluss auf den heutigen Bestand*. Diplomarbeit. Institut für Waldbau der Universität Göttingen.
- Rackham O. 1998. *Savanna in Europe*. w: (ed. K. J. Kirby, C. Watkins) *The ecological history of European forests*. CAB International, New York: 1–24.
- Rackham O. 2003. *Ancient Woodland: Its History, Vegetation and Uses in England*. New Edition. Castlepoint Press, Kirkcudbrightshire.
- Real L., Brown J. H. 1991. *Foundations of Ecology. Classic papers with commentaries*. Chicago, The University of Chicago Press.
- Rousset O., Lepart J. 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 10: 493–502.
- Soepboer W., Lotter A. F. 2009. Estimating past vegetation openness using pollen-vegetation relationships: a modeling approach. *Review of Paleobotany and Palynology*, 153: 102–107.
- Sugita S., Gaillard M.-J., Broström A. 1999. Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene*, 9: 409–421.

- Svenning J.-C. 2002. A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biological Conservation*, 104: 133–48.
- Tansley A. G. 1953. *The British Islands and their Vegetation*. 1, 2, wyd. 3. Cambridge, Cambridge University Press.
- Vera F. W. M. 2000. *Grazing Ecology and Forest History*. Oxford, CABI.
- Vera F. W. M., Bakker E., Olff H. 2006. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. w: (ed. K. Danell, P. Duncan, R. Bergström, J. Pastor) *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge, Cambridge University Press: 203–231.
- Watkins C., Kirby K. J. 1998. Introduction – historical ecology and European woodland. w: (ed. K. J. Kirby, C. Watkins) *The ecological history of European forests*. New York, CAB International: IX–XV.
- Webb T., Cushing E. J., Wright H. E. 1984. Holocene changes in the vegetation of the Midwest. w: *Late-Quaternary Environments of the United States. The Late Pleistocene*. London, Longman.: 142–165.