

# DOLGOROČEN VPLIV ČLOVEKA NA BIOTSKO RAZNO- VRSTNOST: PRIMERJAVA FITOCENOLOŠKIH IN PALINOLOŠKIH REZULTATOV (BELA KRAJINA)

## LONG-TERM IMPACT OF MAN ON BIODIVERSITY. A COMPARISON OF PHYTOCOENOLOGICAL AND PALYNOLOGICAL RESULTS (BELA KRAJINA)

Urban ŠILC<sup>1</sup> in Maja ANDRIČ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Biološki Inštitut Jovana Hadžija, ZRC SAZU, Novi trg 2, SI-1000 Ljubljana; urban.silc@zrc-sazu.si

<sup>2</sup> Inštitut za arheologijo, ZRC SAZU, Novi trg 2, 1000 SI-Ljubljana; maja.andric@zrc-sazu.si

### Izvleček

V raziskavi smo primerjali rezultate palinološke in fitocenološke raziskave, da bi pojasnili vzroke dolgotrajnih biodiverzitetnih in ekosistemskih sprememb v Beli krajini (Slovenija). Fosilni pelod nakazuje, da je bil človekov vpliv na vegetacijo pomemben skozi celotno obdobje holocena s fazami povečanja in vplivom na biotsko raznovrstnost, čemur je sledilo hitro zaraščanje z gozdom. Po drugi strani pa rezultati sukcesije opuščenih steljnikov (*Pteridio-Betuletum*) v zadnjih petdesetih letih kažejo na hitro zaraščanje krajine in upadanje vrstne raznolikosti v gozdnih sukcesijskih stadijih. Obe raziskavi kažeta, da se vegetacija dinamično spreminja in da imajo ekstenzivne motnje pomen za ohranjanje biotske raznovrstnosti.

**Ključne besede:** Slovenija, spremembe vegetacije, steljnik, biotska pestrost

### Abstract

This research compares pollen and phytosociological data in order to understand long-term biodiversity and ecosystem changes in the Bela krajina region of Slovenia. The fossil pollen indicates that human impact on the vegetation was significant throughout the Holocene, with phases of increased impact and biodiversity, followed by rapid forest recovery. On the other hand, the results of the study of succession in abandoned litter-raking forests (*Pteridio-Betuletum*) in last 50 years show fast reforestation of the landscape and an evident decrease in species diversity in forest successional stages. Both researches show dynamic changes of vegetation and the importance of moderate disturbances for biodiversity conservation.

**Keywords:** Slovenia, vegetation changes, litter-raking forest, biodiversity

## UVOD

Človekov vpliv na krajino in biotsko pestrost v njej je že dolgo znan. V neolitiku pred pribl. 7000–6000 leti so skupnosti prvih evropskih poljedelcev in živinorejcev krčile in/ali požigale manjše površine gozda (Willis in Bennett 1994). Skupaj z gojenjem kulturnih rastlin so se razširili tudi pleveli, ruderalne vrste ter rastline, značilne za pašne površine, spremenila pa se je tudi sestava gozda (npr. Behre 1981; Tinner *et al.* 1999). Zaradi človekovega pritiska na okolje se je oblikovala mozaična krajina s povečano biotsko raznovrstnostjo (Birks *et al.* 1990). Zelo dinamičen razvoj holocenskega rastlinstva opazamo tudi v Sloveniji; brez tisočletnega človekovega vpliva na okolje bi bila današnja krajina bistveno drugačna od siceršnje (Andrič in Willis 2003). Na pelodnih diagramih iz Bele krajine (npr. v obdobju pred dobrimi 8000 leti) prevladuje pelod bukve (Andrič 2007), kar je glede na današnjo vegetacijo presenetljivo (Marinček in Čarni 2002). Takšne raziskave razvoja dolgoročnih (> 50 let) sprememb vegetacije nam pomagajo razumeti, kako so nastale in se razvijale stare kulturne krajine, vendar pa s pomočjo palinoloških raziskav ne moremo neposredno opazovati nekdanjih sukcesijskih in drugih ekoloških procesov ali podrobno rekonstruirati rastlinskih združb. To nam omogočajo raziskave recentnih sukcesij, ki so posledica opuščanja človekovega vpliva na vegetacijo.

Namen članka je prikazati rezultate dveh neodvisnih raziskav na območju Bele krajine in pokazati njuno dopolnjevalnost tako v razumevanju preteklih dogodkov kot tudi pri napovedovanju prihodnjega razvoja vegetacije.

## METODE

### PALINOLOŠKA RAZISKAVA

Vrtina na mokrišču Mlaka v Beli krajini (*sl. 1*) je bila izvrtana z vrtalnikom Livingstone. Palinološki vzorci so bili pripravljani po standardnem laboratorijskem postopku (Bennett in Willis 2001), starost vrtine pa je bila določena z radiokarbonskim datiranjem. Pelodni diagram je bil izrisan s pomočjo računalniškega programa PSIMPOLL (Bennett 1998), s katerim je bila izračunana tudi palinološka pestrost (palynological richness). Pri izračunu palinološke pestrosti je bila uporabljena analiza ocene palinološke pestrosti (= število različnih pelodnih tipov v vzorcu  $E(T_n)$ ), če bi v vsakem vzorcu prešteli enako število ( $n$ ) pelodnih zrn (rarefaction analysis; Birks in Line 1992). Podrobnejša metodologija je predstavljena v prvotni objavi (Andrič 2007).



*Sl. 1:* Raziskovano območje z označenima lokacijama obeh raziskav: palinološke pri Mlaki in vegetacijske pri Bojancih.  
*Fig. 1:* Research zone with marked locations of both studies: Palynological at Mlaka and vegetational at Bojanci.

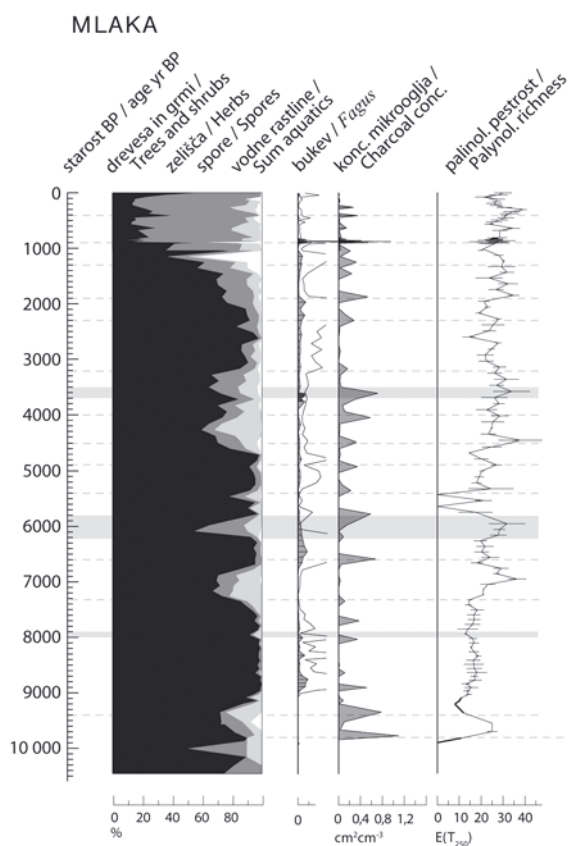
### VEGETACIJSKA RAZISKAVA

Vegetacijske popise smo naredili po standardni srednjeevropski metodi (Braun-Blanquet 1964) na ploskvah, ki smo jim predhodno določili starost na nizu letalskih posnetkov. Popisne ploskve so bile standardne velikosti 100 m<sup>2</sup>. Podrobnejša metodologija je predstavljena v prvotni objavi (Čarni *et al.* 2007).

## REZULTATI

### PALINOLOŠKA RAZISKAVA

Fosilni pelod (*sl. 2*) nakazuje, da je bil vpliv človeka na vegetacijo Bele krajine pomembno prisoten v celotnem holocenu z obdobji, ko se je pritisk povečeval in obdobji, ko se je gozd hitro obnavljal (Andrič 2007).



Sl. 2: Pelodni diagram prikazuje spremembe vegetacije (in krajine) v zadnjih 10.000 letih (povzeto po Andrič 2007). Krivulja za palinološko pestrost ( $E(T_{250})$ ) prikazuje pričakovano število taksonov na vzorec, če bi v vsakem vzorcu prešteli 250 pelodnih zrn.

Fig. 2: Pollen diagram showing changes of vegetation in the past 10,000 years (from Andrič 2007). The curve for palynological diversity ( $E(T_{250})$ ) shows the expected number of taxa per sample if one counts in each sample 250 pollen grains.

Sprva je bila krajina v zgodnjem holocenu odprta (pojavljali so se številni požari), nato pa je sledila sprememba v gozdni sestavi od 8.900 cal. BP (pred današnjim časom). Povečal se je predvsem delež bukve, ki pa se je nato med 7.500 in 7.000 cal. BP zmanjšal. Razlog za povečanje deleža bukve naj bi bil predvsem klimatski, tj. povečanje količine padavin (Andrič 2007). Tudi zmanjšanje deleža bukve morda lahko povežemo s klimatskimi nihanjem, predvsem z zmanjšanjem količine padavin. Arheoloških najdišč, zanesljivo datiranih v to obdobje, namreč (še) ne poznamo.

Kasnejše spremembe krajine in vegetacije (po 6900 cal. BP) pa že lažje pripišemo vplivu človeka (poljedelstvo in živinoreja), saj se v neposredni okolici Mlake okrog 6100 cal. BP pojavljajo tudi že prva neolitska arheološka najdišča (Budja 1992; Mason in Andrič 2009). V naslednjih tisočletjih je intenzivnost človekovega vpliva v okolici Mlake nihala, obdobja intenzivnejšega izsekavanja in/ali požiganja gozda pogosto sovpadajo

s povečano palinološko pestrostjo (palynological richness, sl. 2). Okoli 4.800 cal. BP se poveča intenzivnost gojenja žit, kar povezujemo z arheološkimi najdišči iz bronaste dobe.

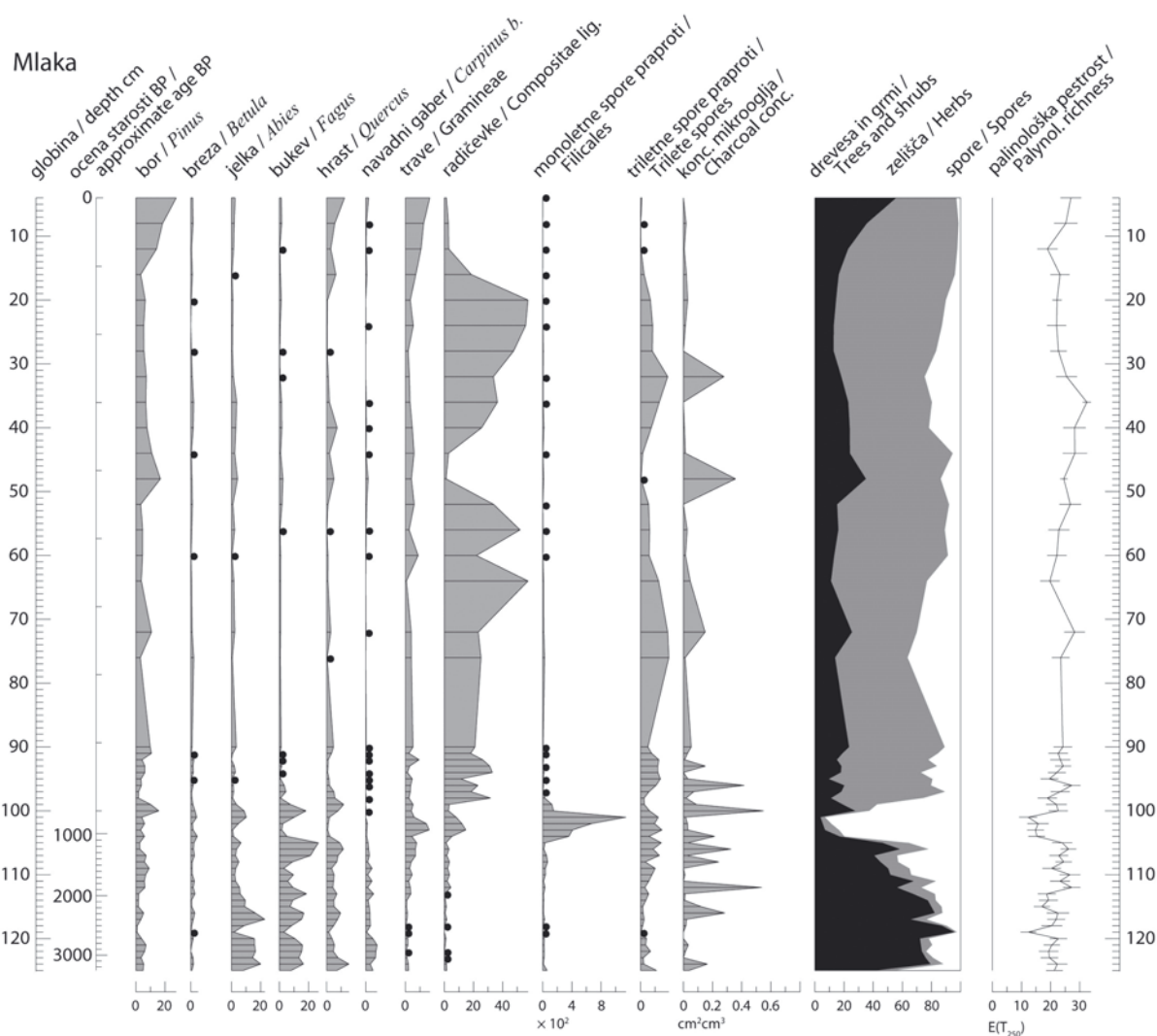
Bolj podrobno so te spremembe prikazane na diagramu (sl. 3), ki prikazuje spremembe zadnjih 3000 let. Močno krčenje gozdne vegetacije je datirano tudi v rimsko obdobje (100 n. št. = 1900 cal. BP), ko je palinološka pestrost narasla. Zadnjih tisoč let opazamo upad bukve in porast triletnih spor praproti, kamor uvrščamo tudi orlovo praprot (*Pteridium aquilinum*). V zgodnjem srednjem veku se je krčenje gozdnih površin in oblikovanje odprtega prostora (oz. negozdnih površin) nadaljevalo (približno 1000 n. št.). Takrat je nastala odprta krajina, podobna današnji, palinološka pestrost pa je upadla, verjetno zaradi preintenzivnega pritiska na okolje. V tem obdobju je delež monoletnih spor praproti narasel, delež gozda pa je najbolj drastično upadel. Po letu 1100 n. št. je palinološka pestrost zopet narasla. V pelodnem spektru iz tega obdobja prevladujejo zelišča; palinološka pestrost niha med 19 in 27 taksonov (na 250 prešteti pelodnih zrn).

V zadnjih desetletjih lahko opazimo težnjo po zaraščanju gozdnih površin in palinološka pestrost v teh zgodnjih sukcesijskih fazah naraste do 27. Narasla količina bora kaže na zaraščanje krajine, saj je bor v sekundarni sukcesiji med prvimi. To nakazuje, da je bil človekov vpliv in pritisk na krajino v prvih desetletjih 20. stoletja prevelik oz. da je šel pritisk na biodiverzitetu čez najvišjo možno mero, z zaraščanjem krajine v zadnjih desetletjih pa biotska raznovrstnost spet narašča.

## VEGETACIJSKA RAZISKAVA

Tudi vegetacijske raziskave kažejo na dinamično spreminjanje vegetacije, ki pa je posledica opuščanja človekovega pritiska oz. gospodarjenja. Za Belo krajino so značilni brezovi stelniki (asociacija *Pteridio-Betuletum* Trinajstić & Šugar ex Rauš & Matić 1994), ki so nastali kot posledica ekstenzivnega steljarjenja v daljšem časovnem obdobju (Šilc *et al.* 2008). Steljarjenje je pripravljeno stelje (nastilja), ki se uporablja za zagotavljanje suhega in toplega ležišča domačim živalim. Zato so želi praprot ali pa kosili in grabili zeliščno in mahovno plast na vselej istih lokacijah, ob čemer so nastale posebne, drugotne rastlinske združbe (Robič 1992). Zaradi opuščanja steljarjenja (odseljavanje, manjša potreba po stelji, zmanjšanje števila glav živine) se številni stelniki ponovno zaraščajo v gozd (Paušič 2012).

Na podlagi starih katastrov (Franciscejski kataster iz let 1825 in 1880) in recentne karte habitatnih tipov (2005) je prikazana sprememba krajine na majhnem območju pri vasi Bojanci kot primer splošnega procesa v Beli krajini (sl. 4). Spremembe so znatne predvsem zaradi povečanja gozdnih površin.



Sl. 3: Pelodni diagram na vrtini Mlaka. Prikazane so spremembe v zadnjih 3.000 letih (Andrič 2007).  
 Fig. 3: Pollen diagram at the Mlaka well showing changes in the past 3,000 years (Andrič 2007).

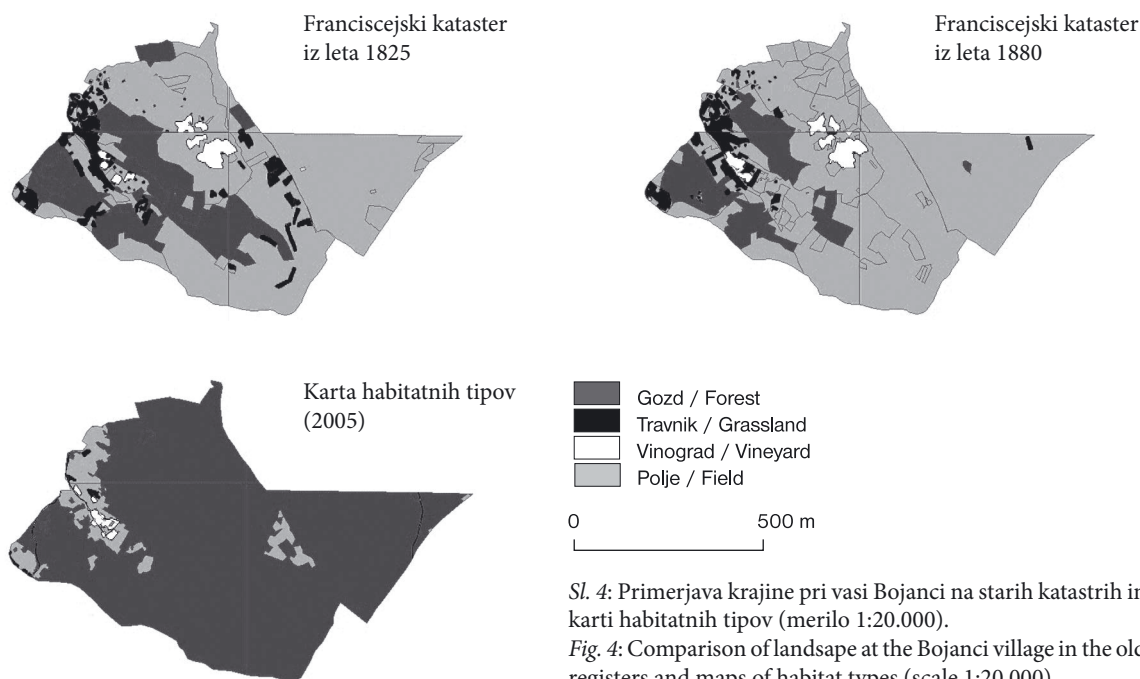
S pomočjo starih katastrskih načrtov in letalskih posnetkov smo določili starost določenih steljniov in sukcesijski niz njihovega zaraščanja. V vsaki zaplati smo naredili vegetacijski popis in opazovali spremembe v floristični sestavi in strukturi vegetacije. Sukcesija poteka od združbe vrese (asociacija *Genisto sagittalis-Callunetum* Horvat 1931) preko stadijev z orlovo praproto in brezo, stadija rdečega bora in breze do končne združbe, ki predstavlja gabrov gozd (asociacija *Abio albae-Carpinetum* Marinček 1994). S spremembami floristične sestave se spreminjajo tudi tla, saj pH tal prehaja iz kislega v nevtralnije območje, povečuje pa se količina dušika, fosforja, kalcija in magnezija (Čarni *et al.* 2007).

Sprememba števila vrst v sekundarni sukcesiji je jasno vidna (sl. 5a). Ravno tako upada Shannon-Wienerjev indeks (sl. 5b) proti klimaksnemu stadiju. Pri obeh kazalcih je opazen rahel porast v sredini sukcesijskega niza.

## DISKUSIJA

Fitocenologija in palinologija imata zaradi specifičnih metod in ciljev raziskav, ki jih uporabljata, različen domet glede časovnega obdobja. Palinologija za razliko od fitocenologije omogoča opazovanje dolgoročnega razvoja rastlinstva, vendar pa je pri prostorski, časovni in taksonomski natančnosti omejena.

Na prostorsko reprezentativnost palinološkega najdišča vpliva predvsem velikost močvirja. Primerjava pelodnega zapisa z okoliško vegetacijo je namreč pokazala, da v manjših jezerih in močvirjih prevladuje pelod lokalne, v večjih pa regionalne vegetacije (Jacobson in Bradshaw 1981). Na manjših najdiščih, ki so po velikosti primerljiva z Mlako (premer najdišča pribl. 30 m), prevladuje pelod rastlin, ki so rasle nekaj metrov ( $\leq$  pribl. 20 m) od roba bazena (pribl. 73 %

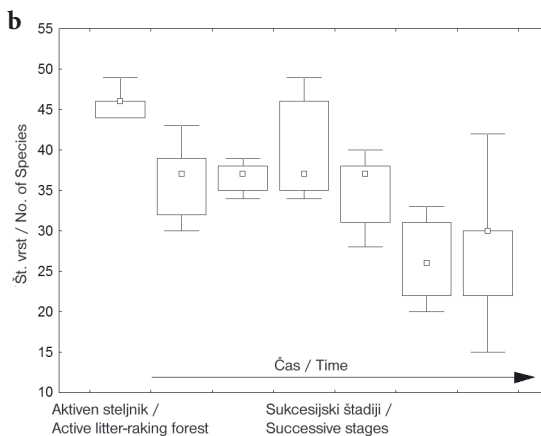
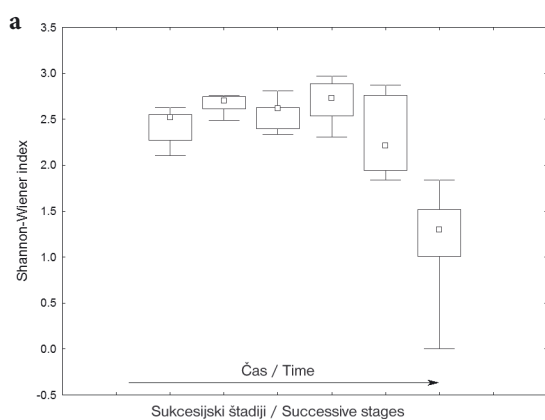


Sl. 4: Primerjava krajine pri vasi Bojanci na starih katastrih in karti habitatnih tipov (merilo 1:20.000).

Fig. 4: Comparison of landscape at the Bojanci village in the old registers and maps of habitat types (scale 1:20,000).

peloda). Peloda "ekstralokalne" vegetacije, ki je rasla od pribl. 20 m do nekaj sto metrov od roba bazena, je manj (pribl. 18 %), še manj pa je peloda vegetacije širše regije (nekaj 100 m do nekaj km, pribl. 9 %, Jacobson in Bradshaw 1981). Pelodni zapis paleoekološkega najdišča Mlaka torej v prvi vrsti daje informacije o dogajanju v neposredni okolici, na dobrih 3000 m<sup>2</sup> površine (oz. skupaj z "ekstralokalno" vegetacijo na nekaj 10 ha veliki površini) in je zato občutljiv za dogajanje na posameznih sukcesijskih ploskvah.

Pelodni zapis Mlake ima za razliko od fitoceno- loških raziskav nekoliko slabšo časovno resolucijo vzorčenja. Gostota vzorcev na pelodnem diagramu, kjer je bil v večjem delu vrtine brez presledkov analiziran vsak centimeter sekvence, je pribl. 25–80 let na vzorec. To nam omogoča opazovanje sprememb vegetacije s časovno ločljivostjo desetletij/stoletij, da lahko vsaj v nekaterih delih diagrama, kjer je ločljivost največja, vidimo glavne sukcesijske faze (pri tem si pomagamo tudi z obdobji, ko je bilo vegetacijsko dogajanje na površinah okrog Mlake v isti razvojni fazi).



Sl. 5: a – Spreminjanje števila vrst v različnih sukcesijskih stadijih, kot prvi stadij je prikazan še aktiven steljnič, b – spreminjanje Shannon-Wienerjevega diverzitetnega indeksa v različnih sukcesijskih stadijih. Vsak boxplot predstavlja en sukcesijski stadij (povzeto po Čarni *et al.* 2007).

Fig. 5: a – Changes in the number of species in various successional stages; as the first stage the active litter-raking forest is shown, b – changing of Shannon-Wiener diversity index at different successional stages. Each boxplot represents one successional stage (from Čarni *et al.* 2007).

Palinologija in fitocenologija imata tudi različno taksonomsko natančnost; fitosociologija je pri opisu združb in določanju rastlinskih vrst mnogo natančnejša, pelod pa pogosto lahko določimo le do rodu ali družine natančno. Ker posamezni taksoni tvorijo različno količino peloda, v palinologiji za merjenje biotske pestrosti ne moremo uporabiti Shannon-Wienerjevega indeksa, ki upošteva tako število različnih taksonov kot tudi njihovo pogostost. V nasprotju s pogostostjo je število taksonov v palinološkem zapisu lahko konkreten in koristen podatek za oceno palinološke pestrosti, vendar samo če je število prešteti pelodnih zrn v vsakem vzorcu standardizirano na enako število ( $E(T_n)$ ) (rarefaction analysis, Birks in Line 1992). Palinološka pestrost odraža spremembe vegetacije na področju, od koder je na naše najdišče prihajal pelod, kar lahko enačimo z  $\alpha$  diverziteto znotraj vsake enote vegetacijskih tipov, tj. vegetacijsko mozaično zgradbo ( $\gamma$  krajinska diverziteta, Whittaker 1976), oziroma bogastvom vegetacijskih sestavin (združb) v krajini (Walker 1989).

Študija, ki sta jo opravila Birks in Line (1992) na najdiščih v Veliki Britaniji, je pokazala, da palinološka pestrost odraža mozaično strukturo krajine in floristično pestrost vegetacijskih tipov, ki naj bi bila največja ob zmernem vplivu človeka ("intermediate disturbance hypothesis", Grime 1973). Palinološka pestrost pa poleg rastlinske raznolikosti v krajini lahko odraža tudi enakomernost ("evenness", Odgaard 1999, 2001; van der Knaap 2009). Ko v pelodnem zapisu močno prevladuje le nekaj taksonov (ki so hkrati močni producenti peloda), je verjetnost, da najdemo pelod redkejših taksonov manjša, s tem pa se zmanjšuje tudi palinološka pestrost vzorca. Zato je pri neposrednem povezovanju palinološke pestrosti z biotsko raznovrstnostjo potrebna previdnost (van der Knaap 2009).

Ekološke raziskave trenutne vegetacije so lahko tudi primer rekonstrukcije procesov v preteklosti. Nastanek negozdne, odprte krajine je bil hiter in zaradi gospodarjenja se je ustvaril nekakšen kvazi-ekvilibrum,

ki pa se ob opuščanju gospodarjenja hitro spremeni. Z izrazom kvazi-ekvilibrum želimo poudariti ravnovesno stanje v okolju, ki se odraža v posebni rastlinski združbi, katere obstoj je odvisen od trajnega ekstenzivnega človekovega vpliva. Obe raziskavi kažeta na povečanje diverzitete na začetku sukcesije in na njeno zmanjševanje zaradi konkurence, ki se ob tem povečuje, ko se zmanjšuje motnja.

Spremembe v sekundarni sukcesiji so se pokazale za presenetljivo hitre (40 do 50 let za obnovo gabrovega gozda; Čarni *et al.* 2007). Razlog je za razliko od podobnih procesov na silikatu v srednji in severni Evropi v apnencu kot matični podlagi. Ob nadaljnjem opuščanju gospodarjenja in zaraščanju pričakujemo ponovno obnovitev gabrovih gozdov, ponekod mogoče tudi bukovih, če predpostavljamo, da bodo klimatske razmere ostale enake. Rezultati palinološke raziskave in nekdanje prevladovanje bukovih gozdov namreč lahko nakazujejo tudi prihodnji razvoj vegetacije. Ali lahko pričakujemo, da se bo ponovno naselila bukev oz. da bo njenih sestojev več? Ob pričakovanih klimatskih spremembah pa seveda lahko pričakujemo tudi nove in drugačne spremembe gozdne vegetacije. Kutnar *et al.* (2009) predvidevajo ob zvišanju povprečne temperature precejšnje spremembe in večjo zastopanost toploljubnih gozdnih združb.

Za ohranjanje diverzitete je potrebna uravnotežena frekvenca pojavljanja motenj (intermediate disturbance hypothesis) tako na krajinskem nivoju kot tudi na nivoju rastlinskih združb. To je pomembno z naravovarstvenega vidika, saj želimo v Beli krajini ohraniti steljnike kot značilen tip krajine, ki pa je povezana s tradicionalnim načinom gospodarjenja.

#### Zahvala

Za izdelavo slik se zahvaljujemo Tamari Korošec, za pripombe na prvotno verzijo besedila pa Mitji Kaligariču, Tjaši Tolar ter anonimnemu recenzentu.

## LITERATURA / REFERENCES

ANDRIČ, M. in K. J. WILLIS 2003, The phytogeographic regions of Slovenia: a consequence of natural vegetation environmental variation or prehistoric human activity?, *Journal of ecology* 91, 807–821.

ANDRIČ, M. 2007, Holocene vegetation development in Bela krajina (Slovenia) and the impact of first farmers on the landscape, *The Holocene* 17(6), 763–776.

BEHRE, K.-E. 1981, The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams, *Pollen et spores* 23, 225–245.

BENNETT, K. D. 1998, Documentation for PSIMPOLL 3.00 and PSCOMB 1.03: C programs for plotting pollen diagrams and analysing pollen data. Cambridge. <http://chrono.qub.ac.uk/psimpoll/psimpoll.html> (16. maj 2007)

BENNETT, K. D. in K. J. WILLIS 2001, Pollen. V: Smol J. P. Birks, H. J. B. in Last W. M. (ur.), *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: terrestrial, algal and siliceous indicators*, 5–32, Dordrecht.

- BIRKS, H. J. B. in J. M. LINE 1992, The use of rarefaction analysis for estimating palynological richness from Quaternary pollen-analytical data, *The Holocene* 2(1), 1–10.
- BIRKS, H. J. B., M. LINE in T. PERSSON 1990, Quantitative estimation of human impact on cultural landscape development. – V: Birks H. H., Kaland P. E. in Moe D. (ur.), *The cultural landscape – past, present and future*, 220–240, Cambridge.
- BUDJA, M. 1992, Neolithic and Eneolithic settlement patterns in Bela krajina region of Slovenia, *Memoire del Museo Civico di Storia Naturali di Verona (Iia Serie)*, Sezione Scienze Dell'uomo, 4, 119–127.
- ČARNI, A., P. KOŠIR, A. MARINŠEK, U. ŠILC in I. ZELNIK 2007, Changes in structure, floristic composition and chemical soil properties in succession of birch forests, *Periodicum Biologorum* 109, 13–20.
- GRIME, J. P. 1973, Competitive exclusion in herbaceous vegetation, *Nature* 242, 344–347.
- JACOBSON, G. L. in R. H. W. BRADSHAW 1981, The selection of sites for palaeovegetational studies, *Quaternary research* 16, 80–96.
- JACOBSON, G. L. in BRADSHAW, R. H. W. 1981, The selection of sites for palaeovegetational studies, *Quaternary research* 16, 80–96.
- KUTNAR L., KOBLEK A. in BERGANT K. 2009, Vpliv podnebnih sprememb na pričakovano prostorsko prerasporeditev tipov gozdne vegetacije, *Zbornik gozdarstva in lesarstva* 89, 33–42.
- MARINČEK, L. in A. ČARNI 2002, *Komentar k vegetacijski karti gozdnih združb Slovenije v merilu 1:400.000*, Ljubljana.
- MASON, P. in M. ANDRIČ 2009, Neolithic/Eneolithic settlement patterns and Holocene environmental changes in Bela Krajina (south-eastern Slovenia), *Documenta Praehistorica* 36, 327–335.
- ODGAARD, B. V. 1999, Fossil pollen as a record of past biodiversity, *Journal of biogeography* 26(1), 7–17.
- ODGAARD, B. V. 2001, Palaeoecological perspectives on pattern and process in plant diversity and distribution adjustments: a comment on recent developments, *Diversity and distributions* 7, 197–201.
- PAUŠIČ, A. 2012, Rastlinske vrste in njihove morfološke posebnosti: kazalci nekdanjega gospodarjenja s krajino, *Proteus* 74(7), 304–312.
- ROBIČ, D. 1992, Steljarjenje v slovenskih gozdovih nekoč, danes in jutri. – V: Anko B. (ur.), *Bogastvo iz gozda: zbornik republiškega seminarja*, 73–86, Ljubljana.
- ŠILC, U., A. ČARNI, P. KOŠIR, A. MARINŠEK in I. ZELNIK 2008, Litter-raking forests in SE Slovenia and in Croatia, *Hacquetia* 7, 71–88.
- TINNER, W., P. HUBSCHMID, M. WEHRLI, B. AMMANN in M. CONDERA 1999, Long-term forest fire ecology and dynamics in southern Switzerland, *Journal of ecology* 87, 237–289.
- van der KNAAP, W. O. 2009, Estimating pollen diversity from pollen accumulation rates: a method to assess taxonomic richness in the landscape, *The Holocene* 19(1), 159–163.
- WALKER, D. 1989, Diversity and stability. – V: Cherrett J. M. (ur.), *Ecological concepts – The contribution of ecology to an understanding of the natural world*, 115–145, Oxford.
- WHITTAKER, R. H. 1976, Evolution of species diversity in land communities, *Evolutionary biology* 10, 1–67.
- WILLIS, K. J. in K. D. BENNETT 1994, The Neolithic transition – fact or fiction? Palaeoecological evidence from the Balkans, *The Holocene* 4, 326–330.