



تأثیر علفخواران بزرگ بر روی تجدید نسل و پویایی جنگل

صیاد شیخی ئیلانلو^{۱*}

^۱دانشجوی دکتری محیط زیست، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران

چکیده

در سال‌های اخیر، نگرانی درباره‌ی خطرات ایجاد شده به‌وسیله‌ی علفخواران یا کمبود درختان جوان در جنگل افزایش یافته است. تعدادی از این مشکلات می‌تواند به تغییر در جمعیت‌های سم‌داران نسبت داده شود. گوزن در مناطق معتدل برای ۱۰۰-۲۰۰ سال به‌طور پیوسته افزایش یافته است و این افزایش می‌تواند با بسیاری از برنامه‌های احیای جنگل ارتباط داشته باشد. امروزه فسیل‌های ثبت شده‌ی علفخواران بزرگ نشان دهنده‌ی حضور آن‌ها در مناطق معتدل آسیا و آفریقا است. علفخواران شامل اجداد خوک خرطوم دراز، اسب‌ها و اسب‌آبی و اخیراً تعدادی از پستانداران خرطوم‌دار (فیل‌ها و ماموت‌ها) و سم شکافته‌ها (گاو، گوزن، کرگدن‌ها و زرافه) که تقریباً بعد از دوره‌ی ایوسن حضور داشته‌اند، با گونه‌های پراکنده در محیط‌های جنگلی پیوند یافته‌اند (Agusti & Yalden, 1999; Anton, 2002). آخرین علفخواران بزرگ تقریباً ۱۱۰۰ سال قبل ناپدید شدند. توزیع گاو میش کوهان‌دار آمریکایی در اروپا و آمریکای شمالی حضور مهیجی داشت و گاو وحشی منقرض شد.

نویسنده مسئول: صیاد شیخی ئیلانلو

پست الکترونیک: sayyad.sheykhi@ut.ac.ir

کلمات کلیدی: علفخواران، حفاظت، جنگل، زیستگاه

مقدمه

جنگلی خارج شدند، ولی مدارک تاریخی و گرده-افشانی نشان داد که مناطق پوشیده شده به‌وسیله‌ی تاج پوشش درختان جنگلی از اولین چراگاه‌ها بودند (Williams, 1989; Vera, 2000). اگرچه تفاوت‌های مهم در گونه‌ها و فشارهای علفخواری وارد شده وجود دارد، اما چارپایان اهلی جایگزین علفخواران قبل از خود شده‌اند. در گذشته، کلمه‌ی جنگل در اروپا به مکان‌هایی شامل درخت و علفخواران ارجاع داده می‌شد و این مکان‌ها ممکن است مانند ساوان ولی با تاج پوشش بیش‌تر باشد. به‌طوریکه تعداد درختان و چارپایان اهلی با سیستم‌های مدیریتی زیستگاه

اخیراً ناپدید شدن علفخواران وحشی بزرگ از مناطق معتدل در اواخر عصر یخبندان به‌وسیله‌ی ورود چارپایان اهلی توجیه می‌شود. علفخواری به‌وسیله‌ی چارپایان اهلی در چراگاه‌های اولیه در جنگل‌ها مربوط به زمانی است که کشاورزی بین ۵۰۰-۱۰۰۰ سال قبل، از خاورمیانه تا اروپای غربی توسعه یافت (Clutton-Brock, 1989). چارپایان اهلی چراکننده اغلب به‌وسیله‌ی اروپایی‌ها در ۵۰۰ سال قبل در آمریکا گسترش یافتند. اگرچه چارپایان اهلی زمانیکه در چراگاه‌ها ظاهر شدند از بیشتر زمین‌های

آن‌ها اغلب به‌وسیله‌ی شاخ‌ها و دندان‌های درازشان از طریق پوست کندن شاخه‌ها، لگد کردن و شکستن شاخه‌های فرعی به درختان جوان آسیب می‌رسانند (Heraldova et al, Gill, 1992؛ Laws et al, 1975) (2003).

جدول ۱-۶: رژیم غذایی علفخواران بزرگ جنه در زیستگاه‌های جنگلی

| گونه‌ها | علف | هرز+میوه | درخت/درختچه |
|-----------------|-----|----------|-------------|
| زرافه | ۱ | ۱ | ۸۹ |
| گوزن شمالی | ۲ | ۸ | ۹۰ |
| گوزن ماده | ۷ | ۱۵ | ۷۸ |
| مارخور | - | ۲۵ | ۷۵ |
| گوزن دم‌سفید | ۱۰ | ۳۰ | ۶۰ |
| گوزن دم‌سیاه | ۱۳ | ۲۸ | ۵۹ |
| بز | ۲۹ | ۱۲ | ۵۹ |
| گوزن کوچک | ۳۴ | ۷ | ۵۹ |
| آنتی‌لوپ | ۱۸ | ۲۱ | ۵۱ |
| فیل | ۴۶ | ۱۰ | ۴۴ |
| گوزن زرد | ۴۲ | ۱۵ | ۴۳ |
| گوزن قرمز | ۴۰ | ۲۱ | ۳۹ |
| گاو میش اروپایی | ۶۱ | ۶ | ۳۳ |
| گوسفند | ۵۰ | ۳۰ | ۲۰ |
| اسب | ۶۹ | ۱۵ | ۱۶ |
| گوزن شاخ بلند | ۶۹ | ۱۴ | ۱۷ |
| گاو | ۷۲ | ۱۵ | ۱۳ |
| گراز وحشی | ۳۶ | ۶۲ | ۲ |

حیوان و گیاه افزایش یافته است و جانوران بدون شاخ و شاخ‌دار توسعه یافتند (Flower, 1980)؛ Rackham, 1998؛ Vera, 2000). مدیریت جنگل‌ها و چراگاه‌ها در این روش غیراقتصادی در اروپا از دوره‌های صنعتی شروع شد و اکنون فقط بقایای زمین‌های جنگلی چراشده‌ی باستانی باقی مانده‌اند (Rackham, 1998). اگرچه، این واضح است که پستانداران علفخوار بزرگ وحشی و اهلی در قسمت‌های وسیعی از محیط‌های جنگلی در ۵۰ میلیون سال اخیر حضور داشته‌اند. اکولوژیست‌ها علاقه‌مند به یافتن اثر این علفخواران بزرگ بر جامعه‌ی گیاهی شدند. چه ساختاری از جنگل‌های معتدل شبیه زمانی بود که علفخواران بزرگ حضور داشتند؟ وقتی امروزه مشکلات احیای زیستگاه وجود دارد، چگونه جنگل‌های معتدل با وجود گونه‌های بزرگ‌تر در گذشته استقامت داشته‌اند؟ چگونه می‌توان زمین‌های جنگلی یا علفخواران موجود در آن‌ها را به میزان کافی احیا کرد یا نتایج ناخواسته‌ی گزینش علوفه را به حداقل رساند؟

تغییرات در ساختار و ترکیب جنگل به عنوان یک نتیجه‌ی تغییر در فراوانی و ترکیب جوانه‌ها و درختان است. در این بخش، اثرات متنوع علفخواران بر فرآیندهای تجدید نسل درخت، ساختار و ترکیب جنگل کشف شده است.

رژیم غذایی علفخواران بزرگ

علفخواران بزرگ رفتارهای تغذیه‌ای متفاوتی دارند که هر کدام مستقیماً بر روی درختان تاثیر می‌گذارد. که متداول‌ترین آن چرای برگ‌ها و جوانه‌ها است.

بزرگ نسبت به اندازه‌ی بدنشان کمتر می‌خورند (Owen-Smith, 1988). علفخواران بزرگ جثه توانایی خوردن شاخه‌های ضخیم‌تر و کلفت‌تر را دارند و زمان نگهداری در روده‌ی خود را افزایش می‌دهند و از این طریق باعث افزایش وزن آن‌ها می‌شود. به-طوریکه تغذیه‌ی آن‌ها شامل موادی با قابلیت هضم کم‌تر و پروتئین گیاهی بیشتر است (Shipley et al, 1999؛ Wilson & Kerley, 2003).

هنگامی که چراگاه‌ها جوانه می‌زنند به میزان بیشتری می‌توانند دریافت کنند. به عنوان مثال گوزن شمالی شاخه‌های ضخیم‌تر از ۱ میلی‌متر و گوزن کوچک شاخه‌های کم‌تر از ۰/۵ میلی‌متر را انتخاب می‌کنند. این تفاوت‌ها اثر مهمی بر روی رشد پسین و بقای درختان جوان دارد. ارتفاعی که هریک از حیوانات تغذیه می‌کنند بر روی ساختار جنگل از طریق خالی کردن جامعه‌ی نباتی مناطق ویژه تأثیرگذار است.

گوزن کوچک از ۵۰ سانتی‌متری سطح زمین تغذیه می‌کند و ممکن است با لایه‌های زمین‌های باز رابطه داشته باشد (Fuller, 2001). گوزن بزرگ‌تر از ارتفاع بالاتر از ۱/۵ سانتی‌متری تغذیه می‌کند. کانون توجه علفخواران بزرگ در ارتفاع بالاتر از ۲ متر است (Pellew, 1983)، نتایج ایجاد شده بر روی درختان و دیگر جامعه‌ی گیاهی به‌دست آمد، و پس از آن سودمندی‌های آن آشکار شد (Laws et al, 1975؛ Lenzi-Grillini et al, 1996).

مکانیسم‌های دفاعی گیاهان

علفخواران بزرگ تفاوت‌های مهمی در انتخاب گونه‌ها دارند و این نشان دهنده‌ی توانایی آن‌ها در تحمل تعدادی از مکانیسم‌های دفاعی گیاهان است. برای

فیل‌ها می‌توانند به زیر درخت بروند و از ریشه‌های آن تغذیه کنند. بسیاری از گونه‌های درختی دانه‌های خوردنی دارند و ممکن است به مقدار بیشتری استفاده شوند. هنگامی که دانه‌ها از دستگاه‌هاضمه عبور کنند باعث تخلیه‌ی دانه‌ها و در نهایت ترویج پراکندگی دانه‌ها می‌شود. رژیم غذایی علفخواران بزرگ می‌تواند به‌وسیله‌ی درجه‌ی علفخواری، میوه-خواری یا سرشاخه‌خواری متمایز شود. علفخواران بزرگ مانند زرافه، گوزن شمالی، گوزن کوچک، گوزن دم سفید و آنتی‌لوپ‌های شاخ مارپیچ که به زمین‌های جنگلی وارد می‌شوند، در دوره‌های مختلف رژیم غذایی ثابتی دارند. این گونه‌ها بیشترین تعداد و وسیع‌ترین دامنه‌ی گیاهی زمین جنگلی را در رژیم غذایی‌شان دارند. تغذیه‌ی علفخواران متوسط جثه سرشاخه‌خواری و یا مخلوطی از تغذیه‌ها است. تعدادی از این گونه‌ها بیشتر بر روی تغذیه‌ی بیرون از زمین جنگلی متمرکز می‌شوند، و یا وقتی در زمین جنگلی به‌سر می‌برند از بیشتر زیستگاه‌های سالوان که مخلوطی از تغذیه‌ها را دارا است، استفاده می‌کنند. با این وجود تغذیه‌ی دانه و یا بوته‌ی درختان اثر مهمی بر احیا و اصلاح آن‌ها دارد. تعدادی از آنتی‌لوپ‌های کوچک و غزال‌های کوچک آفریقایی به‌وسیله‌ی میوه‌خواری و علوفه‌خواری اثر مهمی بر روی اصلاح و احیای جنگل خواهند داشت و اثر آن‌ها بر جامعه‌ی گیاهی مستقیماً قابل ملاحظه است. اثر بسیاری از خوک‌ها از طریق مصرف دانه و حفاری است، که ممکن است دانه‌ها را دفن کنند و یا دانه‌ها و دیگر گیاهان را از ریشه درآورند، با این حال خوک‌ها به-ندرت چرا می‌کنند.

مقدار تغذیه‌ی علفخواران بزرگ جثه به اندازه‌ی بدن آن‌ها بستگی دارد. میانگین تغذیه‌ی روزانه‌ی آن‌ها با اندازه‌ی بدن افزایش می‌یابد. اما علفخواران خیلی

مقایسات اثرات سرشاخه‌خواری بر روی رشد جوانه‌ها نشان داد که اثر بر روی جوانه‌هایی با منشا جزیره‌ای بیشتر از جوانه‌ها با منشا قاره‌ای است و سطح پایین‌تری از تمرکز منو ترپین‌ها را دارند (Vourc, h et al, 2001) و همچنین اشاره شد که عدم حضور گیاه‌خواری در دوره‌های یخبندان باعث کاهش مقاومت گیاهان به علفخواری شده بود.

تعدادی از مطالعات تغییرات روی دلپذیری یا کیفیت تغذیه علفخواری و دیگر شکل‌های آسیب‌ها را گزارش دادند. برخی از گونه‌های خاردار تمشک سیاه و خاش پس از چرا شدن توسط حیوانات رشد بیشتری یافتند (Bazely et al, 1991; Obeso et al, 1997). در مقابل نتایج تجمع مواد مغذی و تغییر در ریخت‌شناسی بوته‌ها یا ظاهر گیاهان نشان داد که بعد از چرا شدن لذیذتر شدند (Danell et al, 2003). در برخی گونه‌ها درختانی با یک‌بار آسیب دیده بیش از درختان چندبار آسیب دیده یافت شدند (Welch et al, 1991; Skarp et al, 2000; Bergqvist et al, 2003).

اثر سرشاخه‌خواران بر روی رشد و بقای درختان

سرشاخه‌خواری برگ‌ها و بوته‌ها

تغذیه‌ی علفخواران بزرگ اغلب بر روی شاخه‌ها بالایی درختان جوان و بوته‌ها متمرکز است، قسمت‌هایی از گیاه که بیشترین رشد شاخه و برگ و بالاترین تجمع نیتروژن را دارند. کاهش این بافت‌ها اثر جدی‌تری بر روی شاخه‌ها یا برگ‌های پایین‌تر دارد (Ericsson et al, 1985; Harper, 1989). سرشاخه‌خواری درختان نرخ رشد ارتفاعی را کاهش

مثال گاوها با چرخش زبان غذا می‌خورند و از گیاهان خاردار اجتناب می‌کنند. با این وجود علفخواران سرشاخه‌خوار در خوردن گیاهان خاردار توانا هستند و خارها می‌توانند سرعت تغذیه را آهسته کنند و میزان خوردن بوته‌ها را کاهش دهند (Cooper & Owen-Smith, 1986; Gowda, 1996; Wilson & Illius, 2003). در آزمایشات Illius و همکاران (۲۰۰۲) که بر روی بازدهی علوفه در بوته‌های زمستان اندازه‌گیری شد دریافتند که، تغذیه‌ی خارها زمان خوردن گوزن قرمز را بر روی تمشک سیاه را کاهش می‌دهد ولی بر گوجه وحشی و ولیک که خارهای بیشتری دارند، اثری ندارد. تفاوت‌ها در اثرات خارهای راست حلقه‌ای و توانایی گونه‌های علفخوار برای تغذیه از این خارها توسط Cooper و Owen-Smith (۱۹۸۶) کشف شد. با این‌که اثر علفخواران بزرگ بر گونه‌های مختلف هنوز به‌خوبی شناخته نشده است ولی اثر انتخاب رژیم غذایی علفخواران بزرگ بر ترکیبات ثانویه آشکار شد.

مطالعات اخیر بر گوزن کوچک و قاطر نشان داد که آن‌ها ممکن است توانایی کاهش اثر تعدادی از ترکیبات ثانویه به‌وسیله‌ی فعالیت پروتئین‌های بزاقی را داشته باشند (McArthur et al, 1993; Tixier et al, 1997). بررسی سم‌داران در مناطق قدیمی مدارکی را آشکار کرد که انتخاب طبیعی بیشتر بر درختانی تمرکز دارد که ترکیبات ثانویه دارند. گوزن دم سیاه در سال ۱۹۰۱ به جزیره‌ی Queen Charlotte معرفی شد و پس از آن به سرعت افزایش یافت، به‌طوری‌که امروزه احیای گوزن قرمز غربی بسیار محدود شده است. با این وجود احیای این گونه معمولاً در مکان‌های مناسب مجاور خشکی‌ها موفقیت‌آمیز است (Klinka, 1999).

برهنه کردن پوست درختان

علفخوارانی که پوست درختان را برهنه می‌کنند معمولاً سرشاخه‌خواران بزرگ چته یا تغذیه‌کنندگان متوسط جثه هستند (فیل، گومیش اروپایی، گوزن شمالی، گوزن قرمز، گوزن یال‌دار بزرگ). برهنه کردن تنه‌ی درختان گاهی اوقات توسط آهوی دم-سفید، آهوی دم زرد، گوسفند، بز، اسب و گاو اتفاق می‌افتد (Michael, 1987; Kinnaird et al, 1979).

سم‌داران کوچک در کندن پوست درختان نقشی ندارند و بیشتر گزارش‌ها نشان داد که حیوان فقط مقدار کمی از پوست درخت را می‌خورد. در بررسی‌های وسیع نشان داد نرخ این خطر بر روی کاج اسکاتلندی به‌طور متوسط ۰.۱٪ در هر سال است (Welch et al, 1987) و در این میان اثر گوزن قرمز ۰.۷٪-۳.۴٪ و اثر گوزن شمالی کم‌تر از ۰.۵٪ در هر سال است (Faber & Edenius, 1998). اگرچه وقایع شدید پوست کندن درختان اغلب به‌طور عادی گزارش شده‌اند ولی موضوع مهم اینست که این خسارت در زمان کوتاهی رخ می‌دهد (Faber, 1996). تعدادی از این بررسی‌ها در جایی است که تعداد زیادی از حیوانات در یک منطقه محدود شده‌اند، به‌طور مثال وقتی که به‌وسیله‌ی نرده محصور شده‌اند (Andereson, et al, 1985)، یا وقتی که به واسطه‌ی ریزش شدید برف در یک منطقه‌ی جنگلی محدود شده‌اند (Ueda et al, 2002). علفخواران بزرگ در هنگام پوست کندن درختان بسیار انتخابی عمل می‌کنند و به نوع گونه و رده‌ی سنی توجه می‌کنند (Khan et al, 1994).

پوست کندن درختان توسط سم‌داران در مناطق معتدل بر روی درختان تازه و جوان کم‌تر از ۴۰ سال رخ می‌دهد. در حقیقت آسیب جدی زمانی شروع

می‌دهد. رشد پسین به شدت اثر یا تعداد دفعاتی که یک گیاه خورده می‌شود بستگی دارد. سرشاخه-خواری طی سالیان مکرر ممکن است درختان را برای سرشاخه‌خواری جانوران سم‌دار نگه دارد. در اروپا حصارهایی برای آگاهی از اثرات گوزن سرشاخه‌خوار استفاده شد و نتایج نشان داد که رشد ممرز طی ۳-۴ سال، رشد صنوبر نقره‌ای طی ۹-۱۳ سال به تأخیر افتاد (Roth, 1996). رشد بلوط به‌وسیله‌ی سرشاخه-خواری به مدت ۲۵ سال متوقف شد (Shaw, 1974).

اگرچه سرشاخه‌خواری باعث کاهش رشد ارتفاعی می‌شود، ولی ممکن است رشد شاخه‌های منفرد افزایش یابد. افزایش طول و قطر شاخه‌ها، اندازه‌ی برگ‌ها و فراوانی جوانه‌ها در چندین گونه‌ی درختی طی سرشاخه‌خواری گزارش شد (Danel et al, 1994). در برخی موارد این اثرات به فصل و شدت یا فراوانی آسیب بستگی دارد. بطوریکه در درخت توس اندازه‌ی شاخه بعد از فصل زمستان افزایش می‌یابد و بعد از فصل تابستان کاهش پیدا می‌کند.

با وجود اینکه درختان جوان برخی از فشارهای سرشاخه‌خواری را می‌تواند تحمل کنند، افزایش مرگ و میر و کاهش رقابت با دیگر گیاهان و سرعت آسیب در آن‌ها بیشتر رخ می‌دهد. برخی گونه‌های درختی توانایی تولیدمثل جنسی به واسطه‌ی جوانه‌های نزدیک پایه‌ی تنه یا ریشه‌ی اصلی را دارند. در برخی گونه‌ها، جوانه‌های در حال کمون تنها به واسطه‌ی اثر بر روی تنه‌ی اصلی فعالیت می‌کنند؛ مانند آتش، بریدن و شکستن. شاخه‌هایی که نزدیک تنه‌ی درخت قرار گرفته‌اند، به سرعت توسط علفخواران یافت می‌شوند و این شاخه‌ها ممکن است به علت چرای مکرر از بین بروند.

بین می‌روند و بدین طریق ترکیب گونه‌ای تغییر پیدا می‌کند (Jachmann & Croes, Laws et al, 1975). لاوز و همکاران گزارش دادند که بیش‌تر از ۹۵٪ مرگ و میر در لوز ناشی از ترکیب اثرات پوست کندن درختان و آتش است. فیل‌ها پوست بیش از ۵۸٪ درختان را در کم‌تر از ۱۰ سال به‌طور حلقه‌ای از بین برده‌اند (Mwalyosi, 1990). با این حال پوست کندن حلقه‌ای برای سم‌داران غیرمعمول است و آسیب معمولاً بر روی گونه‌های خاص و درختان جوان‌تر متمرکز است. از این رو در صورتی که فیل‌ها حضور نداشته باشند، پوست کندن درختان دلیل عمده‌ی مرگ و میر در درختان بالغ نیست و هنگامی که پوست کندن شدید باشد، باعث کاهش ضخامت یا طول پایه می‌شود.

اثرات سرشاخه‌خواری بر تجدید نسل درختان

دانه‌های بزرگ‌تر و غلاف‌دار برخی از گونه‌ها آمادگی استفاده به وسیله‌ی برخی علفخواران را دارند. دانه‌های تولید شده در بلوط تغییرپذیری بالایی دارند و با توجه به موقعیت‌های آب و هوایی ظاهر می‌شوند. کمیت دانه‌های تولید شده به شدت تغییر می‌کند و ممکن است بالاتر از ۲۵۰۰۰۰ دانه در هکتار باشد. تغییر در میزان محصول درخت مازو به شدت تحت تاثیر تراکم جمعیت‌های گراز وحشی و رشد بچه‌گوزن‌های دم‌سفید است (Feldhamer, 2002). علفخواران بزرگ توانایی پراکنده کردن دانه‌ها را با بلعیدن و عبور از میان روده دارند. چندین نمونه از این رخداد در محیط‌های گرمسیری و نیمه‌گرمسیری وجود دارد و در مناطق معتدله تعداد اندکی از این رخداد آشکار شده است. در عوض پرندگان و پستانداران کوچک مهم‌ترین عامل انتشار گونه‌هایی با دانه‌ی بزرگ‌تر هستند. پستانداران کوچک ممکن است دانه‌ها را درون شکاف‌های کوچک و به دور از

می‌شود که تنه‌ی اصلی خشن باشد و در نهایت پوست درخت ضخیم و خشن شود. برخی تحقیقات نشان داد که گوزن در سنین آسیب‌پذیر به انتخاب درختان با اندازه‌ی متوسط گرایش دارد و در مراحل اخیر دوره‌ی آسیب‌پذیری خود درختان با اندازه‌ی کم‌تر از متوسط را انتخاب می‌کنند (Welch et al, 1987). با افزایش ضخامت درخت، قابلیت هضم کاهش می‌یابد (McIntyre, 1975). وقتی پوست درخت از تمام سطح آن برداشته می‌شود، جابه‌جایی بافت لیفی متوقف می‌شود و معمولاً مرگ حتمی است.

بررسی‌هایی به منظور مقایسه‌ی میزان خسارت وارد شده توسط مهره‌داران و پستانداران کوچک به سایر قسمت‌های تنه‌ی درخت صورت گرفت (Storm & Halvorson, 1967; Cerezke, 1974). از آنجایی که سم‌داران اغلب اوقات درختان موقوف شده را برای پوست کندن انتخاب می‌کنند، فقدان رشد پسین ممکن است ناشی از جراحات‌های روی درخت باشد. درختان به علت صدمه‌های پوسته‌ای شدید از نظر فیزیکی ضعیف می‌شوند و در تعدادی از گونه‌ها ممکن است به علت شکاف موجود در جراحات رشد پسین از بین برود. صنوبر نروژی به علت وجود عفونت‌های قارچی در جراحات پوسته در برابر صدمات ریزش برف مقاومت بیشتری دارند (Fruhman & Roeder, 1981).

در مناطق گرمسیری پوست کندن درختان آن‌ها را برای آتش مهیا می‌کند. سرشاخه‌خواری توسط فیل‌ها اغلب تاج پوشش گیاهانی که نزدیک سطح زمین رشد یافته‌اند را کاهش می‌دهد و این آتش‌های فصل خشک را تحریک می‌کند. بدین ترتیب درختانی که آسیب زیادی دیده‌اند، در نهایت به‌وسیله‌ی آتش از

بیشتر درختان بالغ نیز کاهش می‌یابد و شرایط ساوان بیشتر توسعه پیدا می‌کند (Stromayer & Rooney, 2001; Warren, 1997). بیشتر مکان‌های باز به وجود آمده توسط سرشاخه‌خواران استقرار گیاهان در سطح زمین را ممکن می‌سازد (Kirby, 2001)، و در برخی موارد ممکن است دانه‌های درختان حتی در تعداد بیشتری به عنوان یک نتیجه شروع به رشد کنند (Tilghman, 1989). این اثر ممکن است عمر کوتاهی داشته باشد، زیرا جوانه‌ها به وسیله‌ی سرشاخه‌خواران یا سایه‌ی درختانی که در آن‌سو رشد بیشتری داشته‌اند از بین بروند.

بررسی‌های ارتباط علفخواری گوزن شمالی و تراکم توده‌ها آشکار کرد که اگرچه تعداد نهال‌های چرا شده تقریباً افزایش یافته است اما اندازه‌ی جویدگی در هر نهال با افزایش تراکم ساقه کاهش می‌یابد (Heikkila & Mikkonen, 1992). Barandun در سال ۱۹۸۳ گزارش داد که تولید مثل صنوبر نروژی در حضور گوزن کوچک و قرمز در جمعیت‌های کوچک ۷۰۰۰-۸۰۰۰ شاخه در هکتار ممکن بود، به علت اینکه تنها درختان حاشیه‌ی جمعیت‌ها آسیب دیده بودند.

منابع

- Agusti, J. & Anton, M. (2002). *Mammoths, Sabertooths and Hominids: 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europe*. New York: Columbia University Press.
- Anderson, G.W., Hawke, M. & Moore, R.W. (1985). Pine needle consumption and bark stripping by sheep grazing annual pastures in young stands of widely spaced *Pinus radiata* and *P. pinaster*. *Agroforestry Systems*, 3, 37-45.

درختان پراکنده کنند، اما پراکندگی دانه‌ها در فواصل بیشتر به احتمال زیاد به وسیله‌ی پرندگان انجام می‌شود و باعث انتقال به فواصل دور و دفن آن‌ها در زمین‌های باز می‌شوند (Bossema, 1979; Darley-Hill & Johnson, 1981).

فراوانی جوانه

ترکیب عواملی مانند کاهش رشد و افزایش نرخ مرگ و میر می‌تواند یک اثر مهم و اساسی بر روی تراکم درختان درختان جوان داشته باشد. تمایل عمومی به سوی کاهش تراکم است و این اثر در جایی بیشتر آشکار می‌شود که تراکم بسیار بیشتر است. با اینکه تفاوت‌های زیادی بین نوع و مکان نباتات وجود دارد ولی در برخی موارد تجدید نسل در سراسر منطقه از بین رفته است. در حالی که تراکم برخی جوانه‌ها ممکن است گاهی از ۱۰^۵ در هر هکتار تجاوز کند (Tilghman, 1989).

علاوه بر تراکم سم‌داران، برخی دیگر از فاکتورها بر فراوانی جوانه تأثیرگذار است. تجدید نسل بسیاری از گونه‌های درختی در جاهای خالی در مکان‌های مسطح مهیا می‌شود و در تعدادی از مطالعات دریافتند که تراکم دانه‌ها در مکان‌های با تاج پوشش بسته مهم‌تر از مکان‌هایی با تاج پوشش باز است. سم‌داران به وسیله‌ی کاهش تراکم دانه و نرخ‌های رشد بر مراحل مختلف جنگل اثر سریع دارند، که این می‌تواند بر روی سن و اندازه‌ی ساختار زمین‌های جنگلی تأثیرگذار باشد و در برخی سال‌ها باعث کاهش درختان شود و تراکم بوته‌ها و درختان کوچک کاهش می‌یابد و به دنبال آن مکان‌های باز بیشتری به وجود می‌آید.

همچنانکه فشار سرشاخه‌خواری افزایش می‌یابد، یا وقتی تولیدمثل با شکست مواجه می‌شود، تراکم

- Ericsson, A., Hellquist, C. & La°ngstro°m, B. (1985). Effects on growth of simulated and induced shoot pruning by *Tomicus piniperda* as related to carbohydrate and nitrogen dynamics in Scots pine. *Journal of Applied Ecology*, 22, 105–24.
- Faber, W. E. & Edenius, L. (1998). Bark stripping by moose in commercial forests of Fennoscandia – a review. *Alces*, 34, 1–8.
- Flower, N. (1980). The management history and structure of unenclosed woods in the New Forest, Hampshire. *Journal of Biogeography*, 7, 311–28.
- Fruhmann, M. & Roeder, A. (1981). Increased risk of snow breakage in Norway spruce stands caused by red deer bark-stripping damage. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 21, 528–9.
- Fuller, R. J. (2001). Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. *Forestry*, 74, 289–98.
- Gill, R. M. A. (1992). A review of damage by mammals in north temperate forests. 1. Deer. *Forestry*, 65, 145–69.
- Gowda, J. H. (1996). Spines of *Acacia tortilis*: what do they defend and how? *Oikos*, 77, 279–84.
- Harper, J. L. (1989). The value of a leaf. *Oecologia*, 80, 53–8.
- Heikkila, & Mikkonen (1992). Effects of density of young Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands on moose (*Alces alces*) browsing. *Acta Forestalia Fennica*, 231, 4–14.
- Heraldova´, M., Homolka, M. & Kamler, J. (2003). Breakage of rowan caused by red deer – an important factor for Sorbeto-Piceetum stand regeneration? *Forest Ecology and Management*, 181, 131–8.
- Bazely, D.R., Myers, J.H. & Dasilva, K.B. (1991). The response of numbers of bramble prickles to herbivory and depressed resource availability. *Oikos*, 61, 327–36.
- Bergqvist, G., Bergstro°m, R. & Edenius, L. (2003). Effects of moose (*Alces alces*) rebrowsing on dam development in young stands of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Forest Ecology and Management*, 176, 397–403.
- Bossema I. (1979). Jays and oaks: an ecological study of a symbiosis. *Behaviour*, 70, 1–117.
- Cerezke, H. F. (1974). Effects of partial girdling on growth in Lodgepole pine with application to damage by the weevil *Hylobius warreni* wood. *Canadian Journal of Forest Research*, 4, 312–20.
- Clutton-Brock, J. (1989). Five thousand years of livestock in Britain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38, 31–7.
- Cooper, S.M. & Owen-Smith, N. (1986). The effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia*, 68, 446–55.
- Danell, K., Bergstro°m, R. & Edenius, L. (1994). Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody plants. *Journal of Mammalogy*, 75, 833–44.
- Danell, K., Bergstro°m, R., Edenius, L. & Ericsson, G. (2003). Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet levels. *Forest Ecology and Management*, 181, 67–76.
- Darley-Hill, S. & Johnson, W. C. (1981). Acorn dispersal by the Blue jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia*, 50, 231–2.

- plant chemistry. *Canadian Journal of Zoology*, 71, 2236–43.
- Michael, E.D. (1987). Bark Stripping by white-tailed deer in West Virginia. *Northern Journal of Applied Forestry*, 4, 96–7.
- Mwalyosi, R. B. B. (1990). The dynamic ecology of *Acacia tortilis* woodland in Lake Manyara National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology*, 28, 189–99.
- Obeso, J. R. (1997). The induction of spinescence in European holly leaves by browsing ungulates. *Plant Ecology*, 129, 149–56.
- Owen-Smith, R. N. (1988). *Megaherbivores*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pellew, R. (1983). The impacts of elephant, giraffe and fire upon the *Acacia tortilis* woodlands of the Serengeti. *African Journal of Ecology*, 21, 41–74.
- Rackham, O. (1998). Savanna in Europe. In *The Ecological History of European Forests*, ed. K. J. Kirby & C. Watkins. New York: CAB International, pp. 1–24.
- Rooney, T. (2001). Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry*, 74, 2001–8.
- Roth, R. (1996). The effect of deer on naturally regenerating forest. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 42, 143–56.
- Shaw, M.W. (1974). The reproductive characteristics of oak. In *The British Oak: its History and Natural History*, ed. M. G. Morris & F.H. Perring. Conference Report 14. Classety. Farringdon, Berks: The Botanical Society of the British Isles.
- Shipley, L. A., Illius, A.W. & Danell, K. (1999). Predicting bite size selection of mammalian herbivores: a test of a
- Jachmann, H. & Croes, T. (1991). Effects of browsing by elephants on the *Combretum terminalia* Woodland at the Nazinga Game Ranch, Burkina-Faso, West Africa. *Biological Conservation*, 57, 13–24.
- Khan, J. A., Rodgers, W. A., Johnsingh, A. J. T. & Mathur, P. K. (1994). Tree and shrub mortality and debarking by sambar *Cervus unicolor* (Kerr) in Gir after a drought in Gujarat, India. *Biological Conservation*, 68, 149–54.
- Kinnaird, J.W., Welch, D. & Cummins, C. (1979). Selective stripping of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) bark by cattle in North-east Scotland. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, 43, 115–25.
- Kirby, K. J. (2001). The impact of deer on the ground flora of British woodland. *Forestry*, 74, 219–30.
- Klinka, K. (1999). Update on silvics of Western red cedar and yellow cedar. In *The Cedar Symposium*, 28–30 May 1996, ed. G. Wiggins. Queen Charlotte Islands/ Haida Gwaii: Ministry of Forests, BC.
- Laws, R.M., Parker, I. S. C. & Johnstone, R. C. B. (1975). *Elephants and Their Habitats*. Oxford: Clarendon Press.
- Lawson, D., Inouye, R., Huntly, N. & Carson, W. P. (1999). Patterns of woody plant abundance, recruitment, mortality and growth in a 65 year chronosequence of old-fields. *Plant Ecology*, 145, 267–79.
- Lenzi-Grillini, C. R., Viskanic, P. & Mapesa, M. (1996). Effects of 20 years of grazing exclusion in an area of the Queen Elizabeth National Park, Uganda. *African Journal of Ecology*, 34, 333–41.
- McArthur, C., Robbins, C.T. & Hagerman, A. E. (1993). Diet selection by a generalist browser in relation to

- communities? Wildlife Society Bulletin, 25, 227–34.
- Tilghman, N. G. (1989). Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management*, 53, 524–32.
- Tixier, H., Duncan, P. & Scehovic, J. (1997). Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of the diets. *Journal of Zoology*, 242, 229–45.
- Ueda, H., Takatsuki, S. & Takahashi, Y. (2002). Bark stripping of hinoki cypress by sika deer in relation to snow cover and food availability on Mt. Takahara, central Japan. *Ecological Research*, 17, 545–51.
- Vera, F.W.M. (2000). *Grazing Ecology and Forest History*. Oxford: CABI.
- Vourc'h, G., Martin, J. L. & Duncan, P. (2001). Defensive adaptations of *Thuja plicata* to ungulate browsing: a comparative study between mainland and island populations. *Oecologia*, 126, 84–93.
- Welch D., Staines, B.W. & Scott, D. (1987). Bark stripping damage by red deer in a Sitka spruce forest in western Scotland. I: Incidence. *Forestry*, 60, 249–62.
- Welch D., Staines, B.W., Scott, D., French, D.D. & Catt, D. C. (1991). Leader browsing by red and roe deer on young Sitka spruce trees in western Scotland. 1. Damage rates and incidence. *Forestry*, 64, 61–82.
- Williams, M. (1989). *Americans and Their Forests*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wilson, S. L. & Kerley, G. I.H. (2003). Bite diameter selection by thicket browsers: the effects of body size and plant morphology on forage intake and general model of diet optimization. *Oikos*, 84, 55–68.
- Storm, G. & Halvorson, C. (1967). Effect of injury by porcupines on radial growth of Ponderosa pine. *Journal of Forestry*, 65, 740–3.
- Stromayer, K. A. K. & Warren, R. J. (1997). Are overabundant deer herds in the eastern United States creating alternate stable states in forest plant quality. *Forest Ecology and Management*, 181, 51–66.
- Yalden, D. (1999). *The History of British Mammals*. London: T. & A.D. Poyser Ltd.