

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Dejan FIRM

**GOZDNA SUKCESIJA IN EKOLOGIJA
EVROPSKEGA MACESNA (*Larix decidua* Mill.)
V SLOVENSKIH ALPAH**

DOKTORSKA DISERTACIJA

Ljubljana, 2016

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Dejan FIRM

**GOZDNA SUKCESIJA IN EKOLOGIJA EVROPSKEGA MACESNA
(*Larix decidua* Mill.) V SLOVENSKIH ALPAH**

DOKTORSKA DISERTACIJA

**FOREST SUCCESSION AND ECOLOGY OF THE EUROPEAN LARCH
(*Larix decidua* Mill.) IN THE SLOVENIAN ALPS**

DOCTORAL DISSERTATION

Ljubljana, 2016

Doktorska disertacija je zaključek Podiplomskega študija bioloških in biotehniških znanosti s področja gozdarstva in obnovljivih gozdnih virov. Disertacija je nastala na Katedri za gojenje gozdov Oddelka za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani.

Na podlagi Statuta Univerze v Ljubljani ter po sklepu Senata Biotehniške fakultete in sklepa Senata Univerze z dne 09. 09. 2010 je bilo potrjeno, da kandidat izpolnjuje pogoje za neposreden prehod na doktorski Podiplomski študij bioloških in biotehniških znanosti ter opravljanje doktorata znanosti s področja gozdarstva in obnovljivih gozdnih virov. Za mentorja je bil imenovan prof. dr. Jurij Diaci.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: dr. Igor DAKSKOBLER, viš. znan. sod.
Znanstvenoraziskovalni center Slovenske akademije znanosti in umetnosti,
Biološki inštitut Jovana Hadžija

Član: prof. dr. Janez PIRNAT
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in
obnovljive gozdne vire

Član: prof. dr. Emanuele LINGUA
Università di Padova, Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali

Člana prof. dr. Emanuela Lingua je v komisiji za zagovor nadomestil:

prof. dr. Janez KRČ
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in
obnovljive gozdne vire

Datum zagovora: 24. junij 2016

Podpisani izjavljam, da je doktorska disertacija rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravici shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Dejan FIRM

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Dd
DK	GDK 228.9(497.4):174.7 <i>Larix decidua</i> Mill.:182.21(043.3)=163.6
KG	gozdna sukcesija/evropski macesen/ <i>Larix decidua</i> /gorski gozdovi/Alpe/Slovenija/ sobivanje/motnje/dendroekologija/življenjska strategija
AV	FIRM, Dejan
SA	DIACI, Jurij (mentor)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Večna pot 83
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Podiplomski študij bioloških in biotehniških znanosti, področje gozdarstvo in obnovljivi gozdni viri
LI	2015
IN	GOZDNA SUKCESIJA IN EKOLOGIJA EVROPSKEGA MACESNA (<i>Larix decidua</i> Mill.) V SLOVENSKIH ALPAH
TD	Doktorska disertacija
OP	XII, 150 str., 14 pregl., 44 sl., 3 pril., 274 vir.
IJ	sl
JI	sl/en
AI	V raziskavi smo proučevali potek sukcesije v altimontanskih mešanih in subalpinskih macesnovih gozdovih v slovenskih Alpah, s poudarkom na pojasnjevanju ekoloških mehanizmov, ki omogočajo uveljavitev macesna (<i>Larix decidua</i> Mill.). Potek gozdnih sukcesij smo ovrednotili s kombinacijo metodoloških pristopov (dendroekološke analize, analize zgodovinskih virov, zgradbe sestojev, mortalitete in vrsti drevesnih vrst ter analize vzorcev pomlajevanja). Raziskava je pokazala, da so imele pomemben vpliv na razvojno dinamiko proučevanih sestojev motnje v preteklosti. V altimontanskih mešanih gozdovih, ki so bili podvrženi naravnim (vetrolom) oz. antropogenim (sečnja) motnjam srednjih jakosti, je ponovna vzpostavitev sestojev potekala na dva vzporedna načina. Odmrtje dreves v strehi sestoja je povzročilo sprostitve podstojnih dreves in obstoječega pomladka sencovzdržnejših vrst (npr. bukve; <i>Fagus sylvatica</i> L.), ki so uspešno prerasle in tvorijo streho trenutnega sestoja. Obenem so motnje omogočile uspešno vrast novih osebkov, tudi svetloljubnih vrst (npr. macesen). V teh gozdovih je v preteklih nekaj desetletjih prevladovala endogena mortaliteta, ki je bila posledica kompeticije za svetlobo. Najvišja stopnja mortalitete je bila ugotovljena v populaciji podstojnih dreves ($> 4 \%$ leto⁻¹), medtem ko je bila mortaliteta v strehi sestoja praviloma izredno nizka ($< 1 \%$ leto⁻¹), prav tako tudi vrast. Prisotnost macesna v teh gozdovih je odvisna od režima motenj in zgradbe sestoja ob pojavu motnje. Proučevani subalpinski gozdovi so nastali na površinah, ki so bile v preteklosti s požiganjem izkrčene za potrebe pašništva. Glavno vlogo pri rekolonizaciji teh površin je imel macesen, sledila mu je smreka (<i>Picea abies</i> (L.) Karst.). Analize preteklega razvoja so pokazale, da je, kljub vplivom znotraj in medvrstne kompeticije, hitrost sukcesijskih sprememb majhna (nizka stopnja mortalitete macesna in nizka stopnja vrasti smreke). Čeprav smo v gozdovih opazili postopno povečevanje deleža smreke (druge poznosukcesijske vrste so bile maloštevilne), zbrani dokazi nakazujejo, da bodo trenutni sukcesijski stadiji izrazito dolgotrajni (> 200 let). K stabilnemu sobivanju macesna in smreke v prihodnosti, bi poleg novih motenj in skrajnostnih naravnih razmer, lahko pomembno prispevale tudi medvrstne razlike v življenjski strategiji in ekologiji pomlajevanja.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN	Dd
DC	FDC 228.9(497.4):174.7Larix decidua Mill.:182.21(043.3)=163.6
CX	forest succession/European larch/ <i>Larix decidua</i> /mountain forests/Alps/Slovenia/ coexistence/disturbance/dendroecology/life history
AU	FIRM, Dejan
AA	DIACI, Jurij (supervisor)
PP	SI-1000 Ljubljana, Večna pot 83
PB	University of Ljubljana, Biotechnical faculty, Postgraduate Study of Biological and Biotechnical Sciences, Field: Forestry and Renewable Forest Resources
PY	2015
TI	FOREST SUCCESSION AND ECOLOGY OF THE EUROPEAN LARCH (<i>Larix decidua</i> Mill.) IN THE SLOVENIAN ALPS
DT	Doctoral Dissertation
NO	XII, 150 p., 14 tab., 44 fig., 3 ann., 274 ref.
LA	sl
AL	sl/en
AB	This research focused on successional pathways in mixed upper montane and subalpine larch dominated forests in the Slovenian Alps, with an emphasis on the ecological mechanisms that enable recruitment and persistence of larch (<i>Larix decidua</i> Mill.). The pathways and rates of forest succession were studied with a combination of methodological approaches (i.e. dendroecology, historical records, stand structure, tree demography, and regeneration patterns). Past disturbances had a significant effect on the successional dynamics in the studied stands. Post-disturbance recovery in the mixed mountain stands that were affected by an intermediate severity disturbance (i.e. windthrow or logging) was dominated by two different recovery processes. Partial destruction of the canopy resulted in release of advance regeneration of shade tolerant species (e.g. <i>Fagus sylvatica</i> L.), but also allowed successful recruitment of shade intolerant species (e.g. larch). More recent stand dynamics were driven by endogenous mortality, which was mainly the result of competition for light. The highest mortality rates were documented in the population of the understory trees ($> 4 \% \text{ yr}^{-1}$), whereas mortality of canopy trees was generally very low ($< 1 \% \text{ yr}^{-1}$). Recruitment rates were also extremely low. Establishment and successful recruitment of larch in these mixed forest types depends on the disturbance regime and particularly on the stand structural characteristics at the time of the disturbance event. The larch dominated stands in this study developed on sites that were cleared and burned for grazing purposes in the past. The initial re-colonization process was dominated by larch, followed by spruce (<i>Picea abies</i> (L.) Karst.), approximately 50 years later. The documented rates of successional change in the recent period were low, despite the effects of intra and interspecific competition, which is a result of an extremely low mortality rate in the larch population and a low recruitment rate of spruce. A gradual increase of the spruce population was observed (other late-successional species were scarce), yet the results also indicate that the current successional stage will probably be very persistent (> 200 yrs). Coexistence of larch and spruce during future forest development could either be facilitated by disturbance and unfavorable natural conditions, or also by differences in life history characteristics and by regeneration niche partitioning.

KAZALO VSEBINE

Ključna dokumentacijska informacija.....	III
Key words documentation.....	IV
Kazalo vsebine.....	V
Kazalo preglednic.....	VII
Kazalo slik.....	VIII
Kazalo prilog.....	XII
1 UVOD.....	1
2 PREGLED OBJAV.....	4
3 DELOVNE HIPOTEZE.....	8
4 MATERIAL IN METODE.....	9
4.1 OPIS RAZISKOVALNIH OBJEKTOV.....	9
4.1.1 Pragozdni ostanek Lučka Bela.....	11
4.1.2 Gozdni rezervat Polšak.....	12
4.1.3 Planina Klek.....	14
4.2 METODE ZBIRANJA PODATKOV.....	17
4.2.1 Lučka Bela.....	17
4.2.2 Gozdni rezervat Polšak.....	20
4.2.3 Planina Klek.....	24
4.3 ANALIZE PODATKOV.....	27
4.3.1 Lučka Bela.....	27
4.3.1.1 Analiza strukturnih značilnosti in populacijske dinamike.....	27
4.3.1.2 Analiza starostne strukture in zgodovine motenj na podlagi prirastnih izvrtkov.....	27
4.3.2 Gozdni rezervat Polšak.....	31
4.3.2.1 Analiza strukturnih sprememb, populacijske dinamike in hitrosti priraščanja.....	31
4.3.2.2 Analize kompeticije.....	33
4.3.2.3 Analiza zgodovine motenj na podlagi prirastnih izvrtkov.....	34
4.3.3 Planina Klek.....	35
4.3.3.1 Analize strukturnih značilnosti.....	35
4.3.3.2 Analiza starostne strukture in priraščanja dreves ter rekonstrukcija sukcesijske dinamike.....	36
4.3.3.3 Analize pomlajevanja.....	39
5 REZULTATI.....	41
5.1 LUČKA BELA.....	41
5.1.1 Strukturne značilnosti pragozdnega sestoja.....	41
5.1.2 Zgodovina motenj in starostna struktura.....	44

5.1.3	Populacijska dinamika glavnih drevesnih vrst.....	47
5.2	GOZDNI REZERVAT POLŠAK	49
5.2.1	Zgodovina motenj v gozdovih na pobočju in na planoti.....	49
5.2.2	Strukturne spremembe sestojev, populacijska dinamika in rast drevesnih vrst	53
5.2.3	Vpliv mortalitete in vrasti na sukcesijsko dinamiko gozdov	60
5.2.4	Vpliv kompeticije na mortaliteto in rast drevesnih vrst	64
5.3	PLANINA KLEK.....	66
5.3.1	Strukturne značilnosti gozdov na Kleku	66
5.3.1.1	Sestojna gostota, temeljnica in drevesna sestava	66
5.3.1.2	Višinska struktura in dolžina krošnje	68
5.3.1.3	Debelinska in starostna struktura	72
5.3.1.4	Struktura odmrlih dreves	76
5.3.2	Rast drevesnih vrst in rekonstrukcija sukcesijske dinamike	81
5.3.3	Vzorci pomlajevanja	88
5.3.3.1	Osnovne značilnosti mladja na Kleku	88
5.3.3.2	Vpliv rastiščnih in sestojnih dejavnikov na gostoto mladja	92
5.3.3.3	Vpliv mikrorastiščnih in sestojnih dejavnikov na vitalnost mladja	93
6	RAZPRAVA	96
6.1	ZGODOVINA MOTENJ IN RAZVOJNA DINAMIKA ALTIMONTANSKEGA MEŠANEGA PRAGOZDNEGA OSTANKA V LUČKI BELI.....	96
6.2	SUKCESIJSKA DINAMIKA MACESNOVIH IN ALTIMONTANSKIH MEŠANIH GOZDOV V POVEZAVI Z MEDVRSTNIMI RAZLIKAMI V ŽIVLJENJSKI STRATEGIJI.....	104
6.3	VPLIV RASTIŠČNIH IN SESTOJNIH DEJAVNIKOV NA POMLAJEVANJE DREVESNIH VRST V MACESNOVIH GOZDOVIH NA KLEKU	119
7	SKLEPI	125
8	POVZETEK (SUMMARY).....	128
8.1	POVZETEK	128
8.2	SUMMARY	131
9	VIRI.....	134
	ZAHVALA.....	151
	PRILOGE	152

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Osnovne značilnosti raziskovalnih objektov.....	10
Preglednica 2: Osnovne značilnosti stalnih raziskovalnih ploskev v gozdnem rezervatu Polšak.	20
Preglednica 3: Strukturne značilnosti sestoja na podlagi podatkov zbranih na štirih SRP.	41
Preglednica 4: Spremembe sestojnih gostot in temeljnice za tri najpomembnejše drevesne vrste in dva debelinska razreda v obdobju 1991–2007 (16 let razlike).....	47
Preglednica 5: Spremembe sestojne gostote in temeljnice na petih raziskovalnih ploskvah v proučevanem obdobju (1982–2010, 1957–2010).....	54
Preglednica 6: Stopnja mortalitete in vrasti za drevesa v različnih življenjskih stadijih oz. debelinskih razredih v obdobju 1982–2010, ki je bila izračunana na podlagi podatkov zbranih na štirih SRP (Ploskve 2, 3, 4 in 5).	60
Preglednica 7: Osnovne strukturne značilnosti sestoja na Kleku po posameznih transektih (živa drevesa, $DBH \geq 4$ cm).....	66
Preglednica 8: Drevesna sestava sestoja na Kleku (živa drevesa, $DBH \geq 4$ cm) na podlagi združenih podatkov iz vseh ploskev.....	67
Preglednica 9: Število in lesna zaloga odmrlih dreves in drevesnih ostankov na Kleku po drevesnih vrstah na podlagi združenih podatkov iz 84-ih ploskev.	76
Preglednica 10: Parametri multivariatnega regresijskega modela odvisnosti debelinskega priraščanja od prsnega premera (DBH), starosti (AGE) in razmerja med dolžino krošnje ter višino drevesa (rel_CROWN) pri macesnu in smreki na Kleku. Odvisna in neodvisne spremenljivke so bile transformirane z logaritemsko funkcijo.	83
Preglednica 11: Gostota in drevesna sestava mladja na Kleku na podlagi združenih podatkov iz 84-ih ploskev.	89
Preglednica 12: Poškodovanost mladja posameznih drevesnih vrst zaradi objedanja in lupljenja rastlinojedih parkljarjev na Kleku (združeni podatki iz 84-ih ploskev).....	91
Preglednica 13: Parametri negativnega binomskega regresijskega modela odvisnosti gostote mladja macesna in smreke na Kleku od rastiščnih in sestojnih značilnosti.	92
Preglednica 14: Parametri logističnega regresijskega modela odvisnosti vitalnosti mladja (vitalno - nevitalno) macesna in smreke na Kleku od različnih drevesnih, mikrorastiščnih in sestojnih značilnosti.	94

KAZALO SLIK

Slika 1: Lokacije raziskovalnih objektov Lučka Bela, gozdni rezervat Polšak (Dleskovška planota – Veža) in planina Klek (Pokljuka).	10
Slika 2: Lokacija štirih stalnih raziskovalnih ploskev in sistematične vzorčne mreže točk (50 m × 50 m) v pragozdnem ostanku Lučka Bela.	18
Slika 3: Položaj petih stalnih raziskovalnih ploskev v gozdnem rezervatu Polšak. Zeleni krožci označujejo mesta, na katerih smo odvzeli prirastne izvrtke. Z modro črto je označena trenutna meja rezervata.	21
Slika 4: Položaj transektov in stalnih raziskovalnih ploskev v macesnovih gozdovih na Kleku.	25
Slika 5: Maksimalne vrednosti odstotnih sprememb rasti iz pozitivnih intervalov v prirastnih nizih posameznih dreves z vrednostmi večjimi od 50 %, ki so bile izračunane s pomočjo enačbe 10-letnih drsečih sredin Nowackija in Abramsa (1997), za bukev (a), jelko (b) in smreko (c). Tako določene potencialne sprostitev smo v naslednjem koraku ovrednotili glede na mejno črto za posamezne drevesne vrste (črne črte), kjer je GC odstotna sprememba rasti in PG je predhodna rast. Tako smo posamezne sprostitev (oz. prirastne odzive) razvrstili v razred močnih sprostitvev, če je njihova vrednost presegala 50 % vrednosti določene mejne črte. Sprostitev, katerih vrednosti so bile med 20 % in 50 % vrednosti mejne črte, so bile uvrščene v razred zmernih sprostitvev, medtem ko, prirastni odzivi z vrednostjo pod 20 % niso bili upoštevani kot prave sprostitev.	29
Slika 6: Debelinska in starostna struktura vseh dreves in posameznih drevesnih vrst (velikosti vzorcev so podane v oklepajih). Vzorci so bili zbrani na sistematični mreži točk, ki je bila postavljena v sestoji. Starost posameznih dreves je podana kot desetletje v katerem je drevo doseglo (vraslo na) višino na kateri so bili odvzeti vzorci ($h = 0,5$ m). Puščice označujejo vetrolom v desetletju med 1850 in 1860. Med posameznimi vrstami so razlike v merilu na ordinatni osi.	43
Slika 7: Kronologija motenj za proučevani sestoj izdelana na podlagi vzorcev dreves iz strehe sestoja. Črta prikazuje velikost vzorca (število dreves) v posameznem desetletju. Prikazan je samo del kronologije z več kot 15 vzorci.	45
Slika 8: Primer rasti (tj. radialni prirastek) macesna s postopno upadajočim vzorcem priraščanja (a) in primera rasti jelke z jasno izraženimi obdobji zavrtne rasti in sprostitvami ter upadom prirastka skozi 20. stoletje (b, c).	46
Slika 9: Starostna struktura (starost na višini 0,5 m) vladujočih dreves strehe sestoja na območju pobočja (a) in planote (b). Velikost vzorca (n) za posamezne drevesne vrste je podana na dnu grafikona. Mediana je označena z vodoravno odebeljeno črto, pravokotniki označujejo interkvartilni razmik (IQR), črte z ročaji označujejo ekstremne vrednosti (minimum in maksimum, brez osamelcev) in krogi osamelce (vrednosti večje od zgornji kvartil plus $1,5 \times$ IQR oz. manjše od spodnji kvartil minus $1,5 \times$ IQR).	50
Slika 10: Prikaz starosti (na višini 0,5 m od tal) vladujočih dreves v strehi sestoja v odvisnosti od prsnega premera na območju pobočja (a) in planote (b).	51
Slika 11: Primer bukve (črna črta) s počasno začetno rastjo, sprostitvijo (sredi 19. stoletja) in postopnim upadanjem prirastka. Primer tipičnega vzorca priraščanja macesnov (rdeča črta) na pobočju, za katere je značilno hitro priraščanje v zgodnjem razvojnem stadiju in kasneje postopno upadanje prirastka. Os Y je v logaritemskem merilu.	52

Slika 12: Porazdelitev števila živih dreves po 5-cm debelinskih razredih v letih 1982 in 2010 na ploskvah 2, 3, 4 in 5.....	56
Slika 13: Porazdelitev števila živih dreves po 5-cm debelinskih razredih v letih 1957 in 2010 na ploskvi 182. Ob prvi meritvi je bil merski prag DBH ≥ 10 cm. Prvi debelinski razred obsega vrednosti 4–10 cm (*).	57
Slika 14: Primerjava debelinskega priraščanja treh glavnih drevesnih vrst po debelinskih razredih (združeni podatki iz štirih SRP). Velikost posameznih vzorcev je podana na dnu grafikona (n). Predstavljeni so tudi rezultati statističnih analiz razlik v priraščanju med macesnom in smreko po posameznih debelinskih razredih. Značilne razlike znotraj posameznih debelinskih razredov so označene z zvezdico (Mann-Whitneyev U test, * $p < 0,05$). Razlaga simbolov je pri sliki 9.....	58
Slika 15: Primerjava povprečnega letnega temeljničnega prirastka (BAI) za macesen in smreko v odvisnosti od prsnega premera (združeni podatki iz štirih SRP). Podana je tudi statistična značilnost linearnega modela (***) $p < 0,001$).	59
Slika 16: Stopnje mortalitete (a) in vrasti (b) za posamezne drevesne vrste v obdobju 1982–2010, izračunane na podlagi združenih podatkov za štiri SRP (Ploskve 2, 3, 4 in 5). Prazni simboli predstavljajo spodnjo in zgornjo mejo 95 % intervala zaupanja za posamezne stopnje mortalitete in vrasti po debelinskih razredih.	62
Slika 17: Prikaz Hegyijevega indeksa kompeticije po posameznih ploskvah za preživela drevesa in drevesa, ki so odmrli v obdobju med obema meritvama (1982–2010). Vrednost indeksa smo izračunali za leto prve meritve (1982) na ploskvi. Podani so tudi rezultati statističnih analiz (Mann-Whitneyev U test z uporabo metod prevzorčenja) razlik med preživeli in odmrli drevesi ter število dreves v obeh skupinah (n). Razlaga simbolov je pri sliki 9.	64
Slika 18: Razsevni grafikon, ki prikazuje sestojne gostote (a) in temeljnice (b) v odvisnosti od relativnega pomena smreke na posameznih ploskvah (črni krogi). Podana je tudi statistična značilnost linearnega modela (***) $p < 0,001$).	68
Slika 19: Frekvenčna porazdelitev števila dreves po 5-m višinskih razredih na Kleku za vsa drevesa (a), macesen (b) in smreko (c). V prvi razred so vključeni osebki z DBH ≥ 4 cm in H < 5 m (*).	69
Slika 20: Razsevni grafikon, ki prikazuje višine dreves v odvisnosti od prsnega premera za macesen (a) in smreko (b).	70
Slika 21: Zastopanost (izražena v % števila dreves) macesna in smreke v štirih socialnih položajih.	70
Slika 22: Razsevni grafikon višine dreves v odvisnosti od razmerja med dolžino žive krošnje in višine dreves za macesen in smreko. Vertikalni črti označujeta vrednosti mediane za macesen (zlata) in smreko (modra).	71
Slika 23: Debelinska (levo) in starostna (desno) struktura na podlagi združenih podatkov (84 ploskev) za vsa drevesa in obe prevladujoči drevesni vrsti v sestoji. Razpon posameznih debelinskih razredov je 4 cm (na x osi so označene sredine razredov). Pri starostni strukturi smo drevesa združili po 10-letnih razredih (na x osi je označen začetek posameznega desetletja). Vrednosti predstavljajo starost na višini, kjer je bil odvzet izvrtek (tj. 1 m). Podane so tudi velikosti vzorcev (n).	73
Slika 24: Razsevni grafikon odvisnosti starosti od prsnega premera za macesen (a) in smreko (b). Povezanost med premerom in starostjo smo ovrednotili s pomočjo linearne regresije in prilagojena modela sta prikazana s črto. Podana je tudi stopnja značilnosti (***) $p < 0,001$ in pojasnjevalna moč obeh modelov.	75

Slika 25: Zastopanost stoječih odmrlih dreves macesna in smreke (glede na število osebkov) v štirih različnih stopnjah fragmentiranosti (1 – krošnja nedotaknjena; 2 – krošnja manjka, prisotne samo večje veje; 3 – samo deblo; 4 – prelomljeno deblo).	77
Slika 26: Zastopanost stoječih odmrlih dreves macesna in smreke (glede na število osebkov) v različnih stopnjah razkroja debla (1 – les in skorja sta nedotaknjena oz. ne kažeta znakov razkroja; 2 – les je nedotaknjen do delno razkrojen, skorja deloma manjka; 3 – les je v večji meri že razkrojen, skorja odpada oz. manjka).	78
Slika 27: Zastopanost ležečih odmrlih dreves oz. ostankov macesna in smreke (glede na število) v štirih različnih razredih glede na vzrok odmrtnosti oz. vzrok nastanka (1 – izruvanje; 2 – deblo, prelom pri tleh; 3 – deblo, prelom nad tlemi; 4 – neznan vzrok).	79
Slika 28: Zastopanost ležečih odmrlih dreves oz. ostankov macesna in smreke (glede na število) v različnih stopnjah razkroja debla (1 – les in skorja sta nedotaknjena oz. ne kažeta znakov razkroja in majhne ter srednje velike veje so še prisotne; 2 – les je nedotaknjen do delno razkrojen, skorja deloma manjka, nastavki večjih vej so še prisotni; 3 – les je v večji meri že razkrojen, nastavke vej je mogoče izpuliti, skorja je le delno pritrjena oz. odpada; 4 – les je že skoraj povsem razkrojen, nastavki vej so odpadli, skorja manjka, deblo je ovalno ali sploščeno).	79
Slika 29: Zastopanost panjev macesna in smreke v različnih stopnjah razkroja (1 – les in skorja sta nedotaknjena oz. ne kažeta znakov razkroja; 2 – les je nedotaknjen do delno razkrojen, skorja deloma manjka; 3 – les je v večji meri že razkrojen, skorja odpada oz. manjka; 4 – les je že močno razkrojen, skorja manjka, nepravilna oblika).	80
Slika 30: Povprečni letni radialni prirastek za obdobje 1750–2010 (črna črta) na podlagi združenih podatkov za celotno populacijo dreves na Kleku ($n = 838$). Rdeča črta prikazuje dejanskim podatkom prilagojeni linearni model, ki temelji na metodi kubičnega glajenja z zlepkami.	81
Slika 31: Debelinsko priraščanje macesna in smreke v različnih socialnih položajih v obdobju 1950–2010 (uporabili smo srednje vrednosti posameznih dreves; 84 ploskev). Velikost vzorcev je podana na dnu grafikona (n). Razlaga simbolov je pri sliki 9.	82
Slika 32: Prikaz vpliva posameznih pojasnjevalnih spremenljivk (premer, starost in globina krošnje), vključenih v multivariatni regresijski model, na hitrost debelinskega priraščanja pri macesnu (leva stran) in smreki (desna stran). Polna črta prikazuje ocenjeni vpliv in 95 % interval zaupanja je podan s črtkanima črtama. Vse osi so v logaritemskem merilu.	84
Slika 33: Sprememba deleža smreke v skupni gostoti (a) in temeljnici (b) v obdobju 1950–2010 na posameznih ploskvah (črni krogi) na Kleku. Črni črti označujeta nespremenjeno stanje. Rdeči črti prikazujeta podatkom prilagojena linearna modela odvisnosti med stanjem v letu 1950 in 2010 (stopnja značilnosti: *** $p < 0,001$); črtkane črte podajajo 95 % interval predvidenih vrednosti za oba modela.	86
Slika 34: Zastopanost mladja macesna in smreke v treh razredih vitalnosti.	89
Slika 35: Frekvenčna porazdelitev mladja po 20-cm višinskih razredih za macesen in smreko. Polni črti s simboli označujeta številčnost mladja za celotni populaciji obeh vrst, črtkani črti pa številčnost vitalnega mladja. Na x osi so označene sredine razredov.	90
Slika 36: Primer jelke, ki raste na razgrajeni gomili, tj. ostanek koreninskega krožnika drevesa, ki je bilo izruvano (Avtor: J. Diaci).	97
Slika 37: Primer manjše sestojne vrzeli, ki je nastala zaradi izruvanega drevesa. Vidni so tudi ostanki starejšega vrzelnika (Avtor: J. Diaci).	98

Slika 38: V pragozdnem ostanku Lučka Bela zdaj prevladujejo deli z normalnim do tesnim sestojnim sklepom. Sestojne vrzeli so prisotne le mestoma in so manjših dimenzij. Najpogostejši vzrok za njihov nastanek je izruvanje enega ali šopa dreves (Avtor: J. Diaci).	100
Slika 39: Motnja srednje jakosti (vetrolom) je omogočila uspešno vrast v streho sestoja tudi nekaterim svetloljubnejšim drevesnim vrstam (npr. gorskemu javorju) (Avtor: J. Diaci)....	102
Slika 40: Pogled proti proučevanemu macesnovemu sestoju na Kleku. V ospredju je planina, v ozadju sta greben Klečica in vrh Debela peč (Avtor: K. Jarni).....	109
Slika 41: Svetlobne razmere v sestoju na Kleku omogočajo uspešno vraščanje smreke v streho sestoja.	115
Slika 42: Primer stoječega in ležečega odmrlega drevesa smreke na Kleku.....	117
Slika 43: Pomladek macesna na Kleku.	120
Slika 44: Presvetljenost macesnovih krošenj omogoča razvoj goste zeliščne plasti (Avtor: K. Jarni).....	122

KAZALO PRILOG

Priloga A: Sestojna karta gozdov na območju Dleskovške planote, ki prikazuje stanje leta 1892. Karta je del gozdnogospodarskega načrta (1892) za širše območje Gornjega Grada. Raziskovalni objekt Lučka Bela se nahaja na območju sestojev F18 in G17. Raziskovalni objekt Polšak pa na območju sestojev G2, G4, G5 in H30 ter na višje ležečih negozdnih površinah.	152
Priloga B: Debelinska struktura (vsa živa drevesa, $DBH \geq 4$ cm) na posameznih transektih v proučevanem sestoju. Število dreves je podano po debelinskih razredih s 4-cm razponom (na x osi so označene sredine razredov).	153
Priloga C: Starostna struktura (vsa živa drevesa, $DBH \geq 4$ cm) na posameznih transektih v proučevanem sestoju. Drevesa smo združili po 10-letnih starostnih razredih (na x osi je označen začetek posameznega desetletja). Vrednosti predstavljajo starost na višini, kjer je bil odvzet izvrtek (tj. 1 m).	154

1 UVOD

Gozdni ekosistemi v slovenskih Alpah so bili, tako kot gozdovi na celotnem območju Alp (Mayer in Ott, 1991; Carcaillet in Brun, 2000; Gobet in sod., 2003; Gimmi in sod., 2008), podvrženi več stoletnemu intenzivnemu človekovemu izkoriščanju (Blaznik in sod., 1970; Cevc, 2006), predvsem v obliki izsekavanja za potrebe lesa in krčenja za ureditev pašnih površin, ki so jih najpogosteje vzdrževali s požiganjem. Posledica takšnega delovanja je spremenjena zgradba in drevesna sestava gozdov, zmanjšanje njihove površine ter znižanje zgornje gozdne meje (Mayer in Ott, 1991; Diaci, 1998; Holtmeier, 2009; Valsecchi in sod., 2010). V zadnjih 100 letih se je, zaradi sprememb v socio-ekonomski strukturi prebivalstva, zmanjšala intenzivnost rabe alpskega prostora, kar je povzročilo spremembe v razvojni dinamiki teh ekosistemov (MacDonald in sod., 2000; Petek, 2005). Opuščanje nekdanjih človekovih dejavnosti je privedlo do najrazličnejših gozdnih sukcesij, kar se odraža v razvoju obstoječih sestojev (Diaci, 1995; Ott in sod., 1997; Poljanec, 2000; Risch in sod., 2003; Motta in Edouard, 2005; Krumm in sod., 2012) in vračanju gozdne vegetacije na v preteklosti izkrčene površine (Čas, 1988; Didier, 2001; Dullinger in sod., 2005; Petek, 2005; Albert in sod., 2008; Garbarino in sod., 2011).

V Sloveniji je bil v preteklih raziskavah gozdne vegetacije v altimontanskem in subalpinskem pasu poudarek predvsem na proučevanju zgradbe gozdnih sestojev v različnih sukcesijskih stadijih (za pregled glej Diaci, 1998) in manj na proučevanju njihove sukcesijske dinamike. Zato je poznavanje in razumevanje najpomembnejših procesov, ki povzročajo spremembe, ostalo pomanjkljivo. Eden od procesov, ki povzroča in vpliva na potek gozdnih sukcesij, so naravne in antropogene motnje (West in sod., 1981; Pickett in sod., 1987; Glenn-Lewin in van der Maarel, 1992; Foster in sod., 1997). Prav poglobljeno razumevanje njihovega vpliva je ključnega pomena za ovrednotenje sprememb v ekosistemih (Veblen in sod., 1992; Foster in sod., 1998a; Swetnam in sod., 1999; Frelich, 2002), predvsem v smislu ločevanja vpliva naravnih in antropogenih motenj na potek (smer in hitrost) gozdnih sukcesij. Prav tako so slabo raziskani nekateri drugi dejavniki oz. mehanizmi, ki vplivajo na smer in hitrost sukcesijskega razvoja, kot so razpoložljivost semena, uspešnost pomlajevanja in življenjska strategija posameznih drevesnih vrst ter znotraj in medvrstna kompeticija (Pickett in sod., 1987; Glenn-Lewin in sod., 1992; Bazzaz, 1996). Kvantifikacija naštetih mehanizmov je ključnega pomena za celostno razumevanje sukcesijske dinamike in omogoča objektivnejšo izdelavo scenarijev prihodnjega razvoja obravnavanih ekosistemov (Noble in Slatyer, 1980; Glenn-Lewin in sod., 1992; Risch in sod., 2004; Weber in sod., 2008).

Ena od ključnih zgodnje sukcesijskih drevesnih vrst, ki se pojavlja tako v altimontanskem (npr. v ohranjenih gozdovih bukve (*Fagus sylvatica* L.), jelke (*Abies alba* Mill.) in smreke (*Picea abies* Karst.)), kot v subalpinskem vegetacijskem pasu slovenskih Alp, je evropski macesen (*Larix decidua* Mill.). Macesen ima, poleg rušja (*Pinus mugo* Turra), zelo pomembno vlogo v sekundarni gozdni sukcesiji, še posebej pri zaraščanju nekdanjih visokogorskih pašnikov (Tregubov, 1962; Čas, 1988; Ott in sod., 1997; Didier, 2001; Risch in sod., 2003; Dullinger in sod., 2005; Rozman, 2008), saj je bil, zaradi uporabnosti lesa in značilnosti krošnje, ki prepušča dovolj svetlobe za uspevanje zeliščne plasti, pogosto tudi pospeševan s strani človeka (Janett, 1943; Motta in Lingua, 2005). Vendar je poznavanje njegove vloge v gozdnih sukcesijah v slovenskih Alpah pomanjkljivo, saj so se pretekle raziskave osredotočale predvsem na zgradbo in vrstno sestavo macesnovih gozdov (npr. Dakskobler in sod., 2010a; Dakskobler in Kutnar, 2012), rastne značilnosti macesna (npr. Tregubov, 1962) in na vpliv klime na debelinsko rast macesna (npr. Levanič, 2005b), manj pa na ekologijo pomlajevanja in medvrstne odnose v različnih gozdnih združbah. Macesen je izrazito svetloljubna, v mladosti hitro rastoča drevesna vrsta, za pomlajevanje mu najbolj ustrezajo mikrorastiščne (npr. mineralna tla) in svetlobne razmere, ki nastanejo po motnjah srednjih ali močnejših jakosti (Auer, 1947; Mayer in Ott, 1991; Schönenberger in Wasem, 1997; Zielonka in Malcher, 2009; Wasem in sod., 2010). Obenem je macesen tudi izjemno dolgoživa vrsta (McComb, 1955; Mayer in Ott, 1991; Carrer in Urbinati, 2004), kar mu omogoča, da se lahko uveljavi tudi v dominantni plasti v srednje in pozno sukcesijskih stadijih (Mayer in Ott, 1991; Risch in sod., 2004; Motta in Lingua, 2005). Prav slednja značilnost macesna postavlja pod vprašaj uveljavljeno prepričanje, da so sukcesijski stadiji s prevladujočim deležem macesna le prehodna stopnja, ker ga kasneje izpodrinejo pozno sukcesijske vrste (npr. smreka).

Namen naše raziskave je bil poglobiti razumevanje sukcesijske dinamike v gozdovih altimontanskega in subalpinskega pasu v slovenskih Alpah in obenem poglobiti poznavanje ekologije evropskega macesna, ki je pomembna drevesna vrsta alpskega prostora. Osredotočili smo se predvsem na mehanizme (ekološke procese), ki vplivajo na smer in hitrost sukcesijskega razvoja. Na podlagi spoznanj o delovanju različnih ekoloških mehanizmov smo oblikovali konceptualne modele sukcesijskega razvoja v ohranjenih jelovo-bukovih predalpskih gozdovih in v subalpinskih macesnovih gozdovih. Ti bodo lahko uporabljeni kot ena od podlag pri pripravi usmeritev za upravljanje z gozdnimi ekosistemi v alpskem prostoru (za gospodarske in zavarovane gozdove oz. zavarovana območja). Ker ti ekosistemi, poleg proizvodnih funkcij, praviloma opravljajo tudi številne ekološke in socialne funkcije (npr. varovalno, funkcijo ohranjanja biotske raznovrstnosti, hidrološko, zaščitno, turistično), je razumevanje njihove dinamike ključnega pomena za uspešno

gospodarjenje, predvsem v smislu odpravljanja neskladnosti in konfliktov. Prav slednji so običajno posledica pomanjkljivega razumevanja sprememb in vzrokov zanje.

2 PREGLED OBJAV

Sukcesijski razvoj vegetacije je že dalj časa ena od osrednjih tem na področju ekologije rastlin in tako so po prvemu klasičnemu sukcesijskemu modelu Clementsa (1916), ki razvoj vegetacije po motnji opisuje s točno določenim sosledjem različnih stadijev z zaključkom v enotnih in predvidljivih klimaksih, bili predlagani številni drugi alternativni modeli (za pregled glej West in sod., 1981; Glenn-Lewin in sod., 1992). Gleason (1917; 1926) je bil začetnik sukcesijske teorije, ki pri razvoju vegetacije poudarja predvsem pomen individualnih lastnosti posameznih rastlinskih vrst in manj pomen rastlinskih združb. K nadaljnjemu razvoju te teorije so prispevali izsledki številnih raziskovalcev. Egler (1954) je na primer v svoji raziskavi izpostavil, da je potek sukcesije lahko odvisen tudi od tega, katera vrsta oz. skupina vrst prva kolonizira rastišče (ang. initial floristic composition). Po pregledu izsledkov številnih empiričnih raziskav s področja sukcesijskega razvoja sta Drury in Nisbet (1973) zaključila, da je potek sukcesij možno razložiti z medvrstnimi razlikami v sposobnosti kolonizacije rastišč, razlikami v rasti in razlikami v sposobnosti preživetja v različnih naravnih razmerah. Njuno teorijo so nadgradile in posodobile številne kasnejše raziskave (npr. Pickett, 1976), katerih izsledki predstavljajo sodoben pogled na potek sukcesij, ki ga je mogoče povzeti z naštetimi trditvami:

(i) motnje so del naravnih procesov (Pickett in White, 1985) in so običajno dovolj pogoste: da ekosistemi ne dosežejo potencialnega klimaksa (Harcombe in Marks, 1978; McCune in Cottam, 1985; Huston in Smith, 1987; Woods, 2000; Frelich, 2002), da je potek sukcesije lahko večsmeren (Halpern, 1988; Jackson, 2013; Kulakowski in sod., 2013; Bergeron in sod., 2014), da sukcesija lahko poteka tudi retrogradno ali pospešeno (Abrams in sod., 1985; Veblen in sod., 1991), da je lahko sukcesijski razvoj za določen čas tudi ustavljen (Whitney in Johnson, 1984);

(ii) naključni dejavniki imajo zelo pomembno vlogo (Egler, 1954; McCune in Allen, 1985; Huston in Smith, 1987; Glenn-Lewin in sod., 1992; Harcombe in sod., 2002), na primer: vremenske razmere, sovpadanje semenskega leta z ugodnimi vremenskimi razmerami, vpliv divjadi;

(iii) za razumevanje in napovedovanje poteka je ključnega pomena poznavanje medvrstnih razlik v življenjski strategiji (Noble in Slatyer, 1980; Huston in Smith, 1987; Pickett in sod., 1987; Halpern, 1989; Lusk in Smith, 1998), na primer razlik v: dolgoživosti, rasti, odpornosti na abiotske in biotske poškodbe, potrebah po svetlobi, vodi in hranilih, količini semena;

(iv) v posameznih stadijih lahko razvoj usmerjajo različni mehanizmi (Tilman, 1985; Huston in Smith, 1987; Pickett in sod., 1987), na primer: v začetni fazi razvoja po motnji je lahko eden od ključnih dejavnikov razpoložljivost posameznih vrst, v nadaljevanju pa se lahko okrepi pomen kompeticije za svetlobo/hranila/vodo in prilagojenosti na sušni stres.

Pickett in sod. (1987) in Pickett in McDonnell (1989) so poudarili pomen celostnega, mehanističnega pristopa pri proučevanju sukcesij, pri katerem se je v raziskavah potrebno osredotočiti predvsem na vzroke (mehanizme), ki povzročajo sukcesijo in vplivajo na njen potek. Predlagani pristop se opira na teoretični koncept za proučevanje sukcesij, ki sta ga predlagala Connell in Slatyer (1977), v katerem so sukcesijski mehanizmi vključeni v tri alternativne modele, ki jih je možno preizkusiti: 1. model v katerem zgodnjesukcesijske vrste omogočijo oz. pospešujejo uveljavitev poznosukcesijskih vrst (ang. facilitation), 2. model v katerem zgodnjesukcesijske vrste regulirajo ekološke razmere, tako da je uveljavitev in uspevanje poznosukcesijskih vrst otežena oz. onemogočena (ang. inhibition) in 3. model v katerem so spremembe vegetacije lahko rezultat razlik med življenjskimi strategijami posameznih vrst in rezultat različnih sposobnosti poznosukcesijskih vrst, da prenesejo začetne okoljske razmere (ang. tolerance).

V raziskavah sukcesijske dinamike gozdov za ovrednotenje ekoloških mehanizmov in proučevanje poteka običajno uporabljajo različne metodološke pristope in njihove kombinacije. Najbolj zanesljiv in uporaben pristop (Glenn-Lewin in van der Maarel, 1992; Bakker in sod., 1996), saj omogoča neposredno ovrednotenje mortalitete in vrasti, predstavljajo analize sprememb na podlagi podatkov zbranih na stalnih raziskovalnih ploskvah (npr. Christensen in Peet, 1984; Woods, 2000; Risch in sod., 2004; Thorpe in Daniels, 2012). Vendar so dolgoročne empirične raziskave populacijske dinamike, ki temeljijo na tem pristopu, precej redke. Drug pristop temelji na uporabi dendroekoloških metod, s pomočjo katerih je mogoče rekonstruirati preteklo zgodovino in razvojno dinamiko gozdov (npr. Henry in Swan, 1974; Veblen, 1986a; Johnson in Fryer, 1989; Donnegan in Rebertus, 1999). V tretjem pristopu pa se pri analizah sprememb uporabijo podatki zbrani na več raziskovalnih ploskvah v sestojih v različnih sukcesijskih stadijih, pri čemer se časovna komponenta razvoja zamenja s prostorsko (West in sod., 1981; Pickett, 1989; Aplet in Vitousek, 1994; Wardle in sod., 2004). Johnson in sod. (1994) so opozorili, da je podatke, potrebne za ovrednotenje in sprejemanje tehtnih zaključkov o zamenjavi drevesnih vrst v gozdnih sukcesijah, mogoče pridobiti izključno v okviru raziskav populacijske dinamike. V povezavi z naštetimi pristopi se pogosto uporabljajo tudi paleoekološke analize in analize različnih zgodovinskih virov (npr. za ovrednotenje vpliva antropogenih motenj v preteklosti) (Glenn-Lewin in van der Maarel, 1992; Foster in sod., 1998b; McLachlan in sod., 2000).

Znano je, da je potek sukcesijskega razvoja močno odvisen od vrste, jakosti in pogostosti motenj (Glenn-Lewin in sod., 1992), saj značilnosti režima motenj oz. posamezne motnje pomembno vplivajo na to, katere vrste bodo razpoložljive za ponovno kolonizacijo prizadete površine in kakšen bo neposreden in posreden vpliv motnje na rastiščne razmere in vegetacijo (Pickett in White, 1985; Kulakowski in Veblen, 2003; Platt in Connell, 2003). Platt in Connell (2003) sta v svoji raziskavi pokazala, da je potek razvoja v smislu postopne usmerjene zamenjave zgodnesukcesijskih vrst s poznosukcesijskimi vrstami na posameznem rastišču odvisen od kompleksa dejavnikov, ki vključuje motnje, rastiščne razmere, medvrstne odnose in razlike v življenjski strategiji, ter posledično vpliva na obstojnost populacij zgodnesukcesijskih vrst. Obstojnost populacij zgodnesukcesijskih vrst in posledično sobivanje vrst je lahko tudi posledica prostorske in časovne heterogenosti naravnih razmer (Barot, 2004) in medvrstnih razlik v pomladitvenih nišah (Grubb, 1977).

Pretekle raziskave so pokazale, da je hitrost sukcesijskega razvoja odvisna od rastiščnih in podnebnih dejavnikov (Veblen, 1986a; Prach in sod., 1993; Aplet in Vitousek, 1994; Bazzaz, 1996; Donnegan in Rebertus, 1999), saj poteka zamenjava vrst na skrajnostnih rastiščih praviloma počasneje. Med glavnimi mehanizmi, poleg motenj, ki vplivajo na potek sukcesijskega razvoja v gozdovih, so bili zelo pogosto izpostavljeni znotraj in medvrstna kompeticija, saj ta pomembno vpliva na mortaliteto in je močno odvisna od gostote dreves (Peet in Christensen, 1987; Monserud in sod., 2004; Krumm in sod., 2012). Za razumevanje učinkov kompeticije v sukcesijskem razvoju je potrebno poznati medvrstne odnose, saj so določene vrste običajno, gledano primerjalno, konkurenčno močnejše (Canham in sod., 2006; Weber in sod., 2008; Pierce in Taylor, 2010). Vpliv medvrstnih razlik v življenjski strategiji na potek gozdnih sukcesij je bil predstavljen v številnih raziskavah (npr. Veblen, 1986b; Ogden in Stewart, 1995; Liu, 1997; Antos in Parish, 2002; Zielonka in Malcher, 2009), katerih izsledki kažejo, da je potrebno pri napovedovanju poteka sukcesij, poleg medvrstnih razlik v sencevzdržnosti in vrasti, upoštevati na primer tudi razlike v dolgoživosti, v odpornosti na motnje in druge abiotске ter biotske dejavnike (npr. glive; Dobbartin in sod., 2001).

Poznavanje naravnega režima motenj v gozdnih ekosistemih na območju Alp je, zaradi dolgotrajnega človekovega vpliva, izredno pomanjkljivo (Kulakowski in Bebi, 2004). Kljub temu je znano, da so motnje, kot so snežni plazovi, gradacije podlubnikov, požari in vetrolomi, pomemben dejavnik v razvojni dinamiki teh ekosistemov. Eden izmed najslabše raziskanih gozdnih tipov so altimontanski mešani gozdovi bukve, jelke in smreke, ki so bili v preteklosti precej bolj razširjeni (Mayer in Ott, 1991; Diaci in Frank, 2002). Izsledki Splechtne in sod. (2005) nakazujejo, da so v teh gozdovih poleg endogenih procesov

pomembno gonilo razvoja tudi občasne motnje, na primer vetrolomi in gradacije podlubnikov.

Dosedanje raziskave zgradbe in sukcesijske dinamike subalpinskih mešanih gozdov na območju Alp so pokazale, da so eden od ključnih dejavnikov, ki vpliva na potek sukcesij, nekdanje antropogene motnje in zmanjšanje njihovih pogostosti v zadnjem stoletju (Didier, 2001; Risch in sod., 2003; Motta in Edouard, 2005; Motta in sod., 2006b; Genries in sod., 2009). V večini raziskav so preteklo razvojno dinamiko rekonstruirali na podlagi zgradbe sestojev in dendroekoloških dokazov. Izsledki teh raziskav so pokazali, da se v proučevanih gozdovih postopoma, poleg macesna, uveljavljajo poznosukcesijske vrste (npr. cemprin, *Pinus cembra* L.), kar še posebej velja za populacijo mladja. Ena izmed redkih raziskav, v kateri so hitrost in smer sukcesijskih sprememb ugotavljali na podlagi podatkov, zbranih na stalnih raziskovalnih ploskvah, je bila opravljena v mešanih subalpinskih gozdovih v Švici (Risch in sod., 2003; Risch in sod., 2004). Izsledki teh raziskav nakazujejo, da bodo srednje in poznosukcesijski stadiji s cemprinom in macesnom, zaradi dolgoživosti obeh vrst, izrazito dolgotrajni.

Naštete raziskave so bile opravljene večinoma v subalpinskih gozdovih macesna in cembrina, kar otežuje prenos izsledkov na sorodne gozdne ekosisteme v slovenskih Alpah, kjer ima poleg smreke in macesna ponekod v gozdni sukcesiji pomembno vlogo tudi bukev. Dosedanje raziskave gozdov v altimontanskem in subalpinskem pasu v slovenskih Alpah so pokazale, da je bila bukev najverjetneje v teh ekosistemih v preteklosti zastopana z večjim deležem kot zdaj (Počkar in Stritih, 1987; Diaci, 1995) in da na njeno današnjo vertikalno razširjenost nimajo vpliva samo ekološki dejavniki, temveč je ta predvsem rezultat nekdanje rabe gozdov in prostora (npr. oglarjenje, paša).

3 DELOVNE HIPOTEZE

1. Na potek gozdne sukcesije v slovenskih Alpah pomembno vpliva tip oz. vrsta (naravne, antropogene; vetrolom, požar, itd.) in jakost motenj.
2. Po naravnih motnjah srednjih in večjih jakosti v ohranjenih predalpskih jelovo-bukovih gozdovih sta potek in hitrost sukcesije odvisna predvsem od prisotnosti že obstoječega pomladka sencovzdržnih drevesnih vrst.
3. V subalpinskem vegetacijskem pasu poteka sukcesijski razvoj preko zgodnesukcesijskih vrst (najpogosteje rušja in macesna), ki v kasnejših stadijih ustvarijo ugodne razmere za uveljavitev poznosukcesijskih vrst (npr. smreke). Potek sukcesije lahko opišemo s prvim teoretičnim modelom Connella in Slatyerja (ang. facilitation) oz. Clementsovim konvergentnim modelom.
4. Zmanjševanje števila dreves (gostota) in spremembe v drevesni sestavi sta posledica znotraj in medvrstne kompeticije kot enega glavnih mehanizmov sukcesijskega razvoja.
5. Zdajšnji režim motenj (endogenih in eksogenih) v subalpskih macesnovih gozdovih s smreko ne preprečuje oz. zadržuje sukcesijskega razvoja v smeri prevlade smreke, saj je nasemenitev in vraščanje macesna v odrasli sestoj v danih razmerah oteženo.
6. V subalpinskem vegetacijskem pasu je zaradi pomanjkanja semenskih dreves poznosukcesijskih drevesnih vrst (npr. bukve in jelke) njihova uveljavitev v poznejših sukcesijskih stadijih otežena.
7. Konkurenčna premoč smreke in bukve v primerjavi z macesnom usmerja sukcesijo v sklenjenih mešanih sestojih v smeri prevlade obeh poznosukcesijskih vrst.

4 MATERIAL IN METODE

4.1 OPIS RAZISKOVALNIH OBJEKTOV

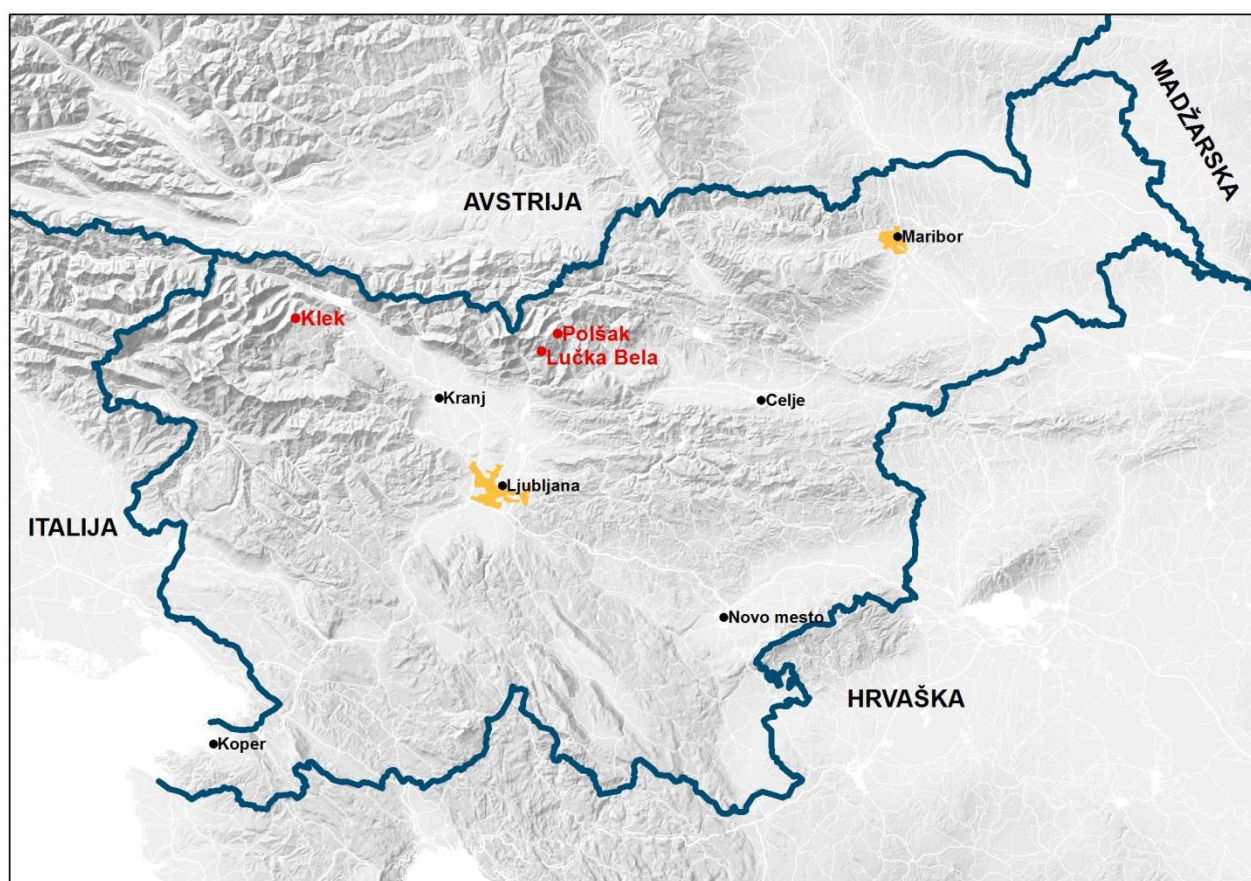
Raziskava je potekala na treh različnih lokacijah v Sloveniji (Preglednica 1, Slika 1). Meritve smo izvedli na dveh raziskovalnih objektih v Kamniško-Savinjskih Alpah (pragozdni ostanek Lučka Bela in gozdni rezervat Polšak) in enem v Julijskih Alpah (planina Klek na Pokljuki). V prvem sklopu raziskav smo se osredotočili na študij gozdne sukcesije, vzrokov zanj in vloge macesna v ohranjenih predalpskih jelovo-bukovih gozdovih in v ta namen je bil kot raziskovalni objekt izbran pragozdni ostanek Lučka Bela. V drugi sklop sodijo raziskave sukcesijske dinamike subalpskih macesnovih gozdov, v katerih so v manjšem deležu zastopane tudi nekatere pozno sukcesijske vrste (npr. smreka, bukev in jelka). V ta namen smo izbrali dva objekta: 1. gozdni rezervat Polšak na Dleskovški planoti in 2. macesnove gozdove na pobočju med planino Klek in grebenom Klečica na Pokljuki. Objekta smo izbrali, ker sta ena izmed največjih sklenjenih gozdnih površin z macesnom v slovenskih Alpah (Dakskobler in sod., 2010b; Dakskobler in Kutnar, 2012), ležita na približno enaki nadmorski višini (1500–1800 m) in imata podobne tudi druge topografske značilnosti (npr. lego in nagib), matično podlago ter zgodovino rabe tal (visokogorsko pašništvo). Zato sta idealna za proučevanje mehanizmov sukcesije in poti sekundarne gozdne sukcesije v subalpskem pasu ter za proučevanje ekologije macesna in njegove vloge v sukcesiji. V tem sklopu raziskav smo se osredotočili predvsem na nastanek obravnavnih gozdnih sestojev (tj. vpliv naravnih in antropogenih motenj) in na procese (kot so znotraj in medvrstna kompeticija, mortaliteta in vrast ter pomlajevanje), ki odločilno vplivajo na potek in hitrost sukcesijskih sprememb. Uporabljeni raziskovalni pristopi se med objektoma Klek in Polšak nekoliko razlikujejo, saj smo na slednjem lahko, poleg novih meritev, ponovili meritve na obstoječih raziskovalnih ploskvah, na Kleku pa smo podatke zbrali le na ploskvah, ki smo jih vzpostavili v okviru naše raziskave.

Preglednica 1: Osnovne značilnosti raziskovalnih objektov.

Table 1: Basic characteristics of the study areas.

	Lučka Bela	Polšak	Klek
Površina	≈ 20 ha	249 ha	≈ 150 ha
Geografski položaj	46°20' N, 14°39' E	46°22' N, 14°41' E	46°23' N, 13°57' E
Geološka podlaga	apnenci in dolomiti	apnenci in dolomiti	apnenci in dolomiti
Nadmorska višina	1100–1400 m	860–1900 m	1500–1890 m
Povprečna letna višina padavin*	1800–2000 mm	1800–2000 mm	2000–2500 mm
Povprečna letna temperatura zraka*	4–6 °C	2–4 °C	2–4 °C
Leto meritve	2007	2006 in 2010	2008 in 2009

*...Meteorološki podatki (obdobje meritev: 1961–1990 (padavine) in 1971–2000 (temperatura)) so bili pridobljeni na spletni strani Agencije RS za okolje – Atlas okolja (Atlas okolja, 2012).



Slika 1: Lokacije raziskovalnih objektov Lučka Bela, gozdni rezervat Polšak (Dleskovška planota – Veža) in planina Klek (Pokljuka).

Figure 1: The location of the study sites Lučka Bela, forest reserve Polšak (Dleskovška plateau – Veža) and Klek (Pokljuka plateau).

4.1.1 Pragozdni ostanek Lučka Bela

Raziskovalni objekt leži v zatrepu majhne in ozke doline Lučka Bela (Slika 2), ki je stranski krak doline Podvolovljek, na jugozahodnem pobočju pod vrhom Lastovec (1841 m n.m.v.). Dolino Lučka Bela omejujeta dve visokogorski kraški planoti, na eni strani Velika planina na drugi pa Dleskovška planota oz. Veža (Preglednica 1). Prve raziskave v pragozdnem ostanku je opravil Diaci (1992), ki je v njem postavil štiri stalne raziskovalne ploskve. S pedološkega vidika je proučevani objekt precej enoten, saj matično podlago tvorijo karbonatne kamnine, na katerih prevladujejo rendzine, mestoma pa se pojavljajo tudi globlja rjava pokarbonatna tla (Diaci, 1995). Prisotni so tudi deli z izjemno plitkimi tlemi, razgaljeno matično podlago in manjšimi skalnimi stenami. Za to območje je značilna velika količina padavin, katerih padavinski viški se navadno pojavljajo v poletnih in jesenskih mesecih (merilna postaja Luče, obdobje 1961–1990 (Atlas okolja, 2012)). Nizke temperature (povprečna julijska temperatura zraka je 12–14 °C) in dolgotrajna snežna odeja (v povprečju se obdrži do 150 dni) pomembno vplivajo na dolžino rastne sezone, ki je tako običajno krajša od 150 dni.

V proučevanem sestoju, ki ga uvrščamo v asociacijo *Homogyno sylvestris-Fagetum* Marinček et al. 1993 (Marinček in Čarni, 2007), med drevesnimi vrstami prevladujejo bukev, jelka in smreka. Macesen in gorski javor (*Acer pseudoplatanus* L.) sta v sestoju primešana le mestoma in praviloma se pojavljata posamično. Bukov in jelka sta izrazito sencovzdržni vrsti, medtem ko smreka in gorski javor spadata v skupino polysencovzdržnih vrst, macesen pa je izrazito svetloljubna vrsta (Ellenberg, 1996). Z izjemo gorskega javorja, katerega osebkovi običajno dosežejo starost do 350 let, so vse prisotne vrste razmeroma dolgožive, saj posamezna drevesa lahko dosežejo starosti več kot 500 let (Ellenberg, 1996). Obravnavani sestoj ima vertikalno razgibano zgornjo sestojno plast (oz. streho sestoja), saj so iglavci praviloma višji od obeh listnatih vrst. Pritalna vegetacija je v pragozdnem ostanku slabo razvita.

Rezultati preteklih (Diaci, 1992) in naših predhodnih raziskav v Lučki Beli nakazujejo, da sestoj v preteklosti ni bil podvržen neposrednemu človekovemu vplivu, kar se kaže tudi v razmeroma visoki lesni zalogi sestoja, ki je med 654 m³ ha⁻¹ in 853 m³ ha⁻¹ (Diaci, 1995). Tako izbrani raziskovalni objekt nudi redko priložnost za študij vpliva naravnih motenj in drugih ekoloških procesov na dolgoročno razvojno dinamiko predalpskih jelovo-bukovih gozdov, saj je te gozdne ekosisteme na celotnem območju Alp v preteklosti človek močno izkoriščal (Mayer in Ott, 1991) in posledično močno spremenil, predvsem sestavo drevesnih vrst.

4.1.2 Gozdni rezervat Polšak

Gozdni rezervat Polšak leži na skrajnem severovzhodnem delu Dleskovške planote, ki je meja med sredogorjem in visokogorjem Zgornje Savinjske doline. Osnovan je bil leta 1978 in je prvotno obsegal 342 hektarjev površin. Rezervat se razteza na pobočjih, ki gravitirajo v Luče, od vrha Križevnika (1909 m n.m.v.) do približno 860 m nadmorske višine (Preglednica 1). Proučevano območje zajema glede na vertikalno conacijo vegetacije v Sloveniji altimontanski in subalpinski vegetacijski pas (Wraber in sod., 1963). Za celotno Dleskovško planoto je značilna zelo homogena geološka podlaga, kjer prevladujejo svetlo sivi kristalasti apnenci srednje do zgodnje triadne starosti, nekaj pa je tudi dolomitne podlage. Relief planote je značilen visokogorski kraški in zaznamovan je s številnimi nadzemnimi (žlebiči, škraplje, vrtače) in podzemnimi (brezna, jame) kraškimi pojavi. Zaradi izjemne razgibanosti reliefa so se na enotni matični podlagi razvila tla, ki so v kemičnem, fizikalnem in biološkem pogledu izrazito heterogena. Tako se lahko že na manjših površinah prepletajo globoki žepi prsti in plitva skeletna tla (Diaci, 1992). Za nižje lege v rezervatu (pobočja pod planotastim svetom) so značilna rjava pokarbonatna tla zelo neenakomernih globin in sprsteninaste rendzine oz. rjave rendzine. Na višje ležečih predelih (planotast svet na območju zgornje gozdne meje) pa prevladujejo skeletne in plitve rendzine s surovim humusom (npr. prhninasta rendzina in protorendzina) (Diaci, 1998), v posameznih delih pa se pojavljajo tudi rjave rendzine in rjava pokarbonatna tla (Dakskobler in sod., 2010a). Padavine so razmeroma enakomerno razporejene čez celo leto, maksimumi pa nastopijo v mesecu juniju, oktobru in novembru (Atlas okolja, 2012). Za Dleskovško planoto in dolino Podvolovljek so značilne močne nevihte. Vegetacijska doba na planoti je razmeroma kratka, saj navadno traja do 120 dni. Kar je posledica nizke povprečne temperature (povprečna julijska temperatura zraka je med 10 °C in 12 °C) in dolgotrajne snežne odeje (v povprečju se obdrži do 200 dni). Julijska izoterma 10 °C, s katero približno korelira potek naravne zgornje gozdne meje (Tranquillini, 1979), na obravnavanem območju poteka na nadmorski višini od 1750 m do 1950 m.

Na podlagi vegetacijskih popisov ter kvantitativnih meritev rastiščnih in sestojnih značilnosti so gozdove v rezervatu, ki so predmet naše raziskave, razvrstili v dva stratuma (Diaci, 1992; Robič, 1992): 1. altimontanski bukovi gozdovi z macesnom in 2. nadomestni (sekundarni) gozdovi macesna in smreke. Prvi poraščajo predvsem strma pobočja pod planoto, na nadmorski višini 1100–1500 m. V njih med drevesnimi vrstami prevladujejo bukev, smreka, macesen in jelka. Slednja je primešana le ponekod. Lesna zaloga v sestojih na pobočju je med 678 m³ ha⁻¹ in 821 m³ ha⁻¹ (Diaci, 1995). Nadomestni gozdovi macesna in smreke (v nadaljevanju tudi macesnovi gozdovi) pa poraščajo območje planote in se raztezajo vse do zgornje gozdne meje (1500–1810 m n.m.v.), kjer se prične pas ruševja.

Poleg macesna, smreke in rušja so v teh gozdovih prisotne tudi nekatere druge drevesne vrste (npr. jelka in jerebika (*Sorbus aucuparia* L.)). Lesna zaloga v sklenjenih macesnovih gozdovih je med $245 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (na zgornji gozdni meji) in $851 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (v sestojih z večjim deležem smreke) (Diaci, 1995). Sestoje, ki spadajo v stratum nadomestnih gozdov, je mogoče označiti kot stadij *Larix – Picea – Pinus mugo* (ali *Rhodothamno-Pinetum mugo laricetosum*) v progresivni gozdni sukcesiji pri zaraščanju opuščenih planinskih pašnikov (Robič, 1992). Po izsledkih najnovejših raziskav (Dakskobler, 2006; Dakskobler in sod., 2010a) pa so uvrščeni v združbo macesna in slečnika (asociacija *Rhodothamno-Laricetum* (Zukrigl 1973) Willner in Zukrigl 1999). Za območje planote (subalpinski pas) je značilno mozaično prepletanje površin z rušjem in površin, ki jih pokrivajo macesnovi gozdovi, ohranili pa so se tudi manjši deli nekdanjih visokogorskih pašnikov in naravnih travnišč. Pitalna plast v macesnovih gozdovih je vrstno pestra in zaznamovana z veliko pokrovnostjo vrst kot so slečnik (*Rhodothamnus chamaecistus* (L.) Rchb.), dlakavi sleč (*Rhododendron hirsutum* L.), borovnica (*Vaccinium myrtillus* L.) in brusnica (*Vaccinium vitis-idaea* L.).

Večina subalpinskih gozdov na planotastem svetu Dleskovške planote je bila zaradi ugodne oblikovanosti površja in prisojne lege že zelo zgodaj izkrčena za pašnike (pregled zgodovine gozdov na tem območju v Diaci (1992)), saj je bila gozdna in planinska paša od poselitve območja naprej neprestano prisotna (Glauert, 1937). Na celotnem prostoru Alp se je planinsko pašništvo močno povečalo s prihodom Rimljanov in zapiski v urbarjih iz 13. stoletja dokazujejo, da je v srednjem veku bilo kot panoga zelo pomembno planšarstvo, medtem ko je gozdarstvo pridobilo na pomenu v 15. in 16. stoletju. Na Dleskovški planoti je bilo do II. svetovne vojne pašništvo zelo razširjeno, saj je bilo na njej osem delujočih planin oz. alpskih pašnikov, na katerih so pasli ovce, koze, govedo in konje (Fajgelj, 1953). Po eni od teh planin, ki je zdaj že skoraj povsem opuščena, je rezervat dobil ime. Pastirji so pašnike najpogosteje vzdrževali s periodičnim požiganjem (Fajgelj, 1953; Diaci, 1992), na kar kažejo tudi najdeni ostanki oglja v tleh (Dakskobler in sod., 2010a). Zadnji večji požar na območju rezervata, v katerem je pogorelo pobočje pod vrhom Križevnika na zgornji gozdni meji, je bil leta 1947. V 19. in na začetku 20. stoletja se je na območju Dleskovške planote vsako leto paslo povprečno 200 glav govedi in od 1.000 do 1.500 glav ovac in koz ter konji. Na planini Polšak navadno v nobenem letu ni bilo manj kot 200 glav živine. Po koncu druge svetovne vojne pa se je pričelo obdobje, v katerem so pašo vse bolj opuščali (Fajgelj, 1953). V neposredni bližini rezervata je v 80. letih prejšnjega stoletja pasel živino le še en pastir in takrat se je v povprečju paslo vsako leto 120 glav goveje živine in približno 100 ovac. V tem času je del živine redno zahajal na območje rezervata, ne le na planino temveč tudi v bližnje gozdove (Breznik, 1980). Zdaj se občasno na planini Polšak pase še nekaj konj, v neposredni bližini rezervata na planini Ravne pa za potrebe pašne skupnosti en

pastir pase od 30 do 50 glav goveje živine (od junija do oktobra), ki ne zahajajo na območje rezervata.

Gozdove, ki niso bili izkrčeni za pašne namene, so že razmeroma zgodaj pričeli izkoriščati s sečnjo (Kladnik, 1981). Z načrtnim urejanjem gozdov na tem območju so pričeli ob koncu 19. stoletja, ko je leta 1892 takratni upravitelj škofijskih gozdov (g. Brettschneider iz Dunaja) sestavil prvi elaborat (Priloga A). Gozdove na območju rezervata Polšak so že takrat in tudi v okviru kasnejših (na začetku 20. stoletja) inventarizacij, izdelav gozdarskih kart in načrtov obravnavali kot prebiralne in varovalne (Breznik, 1980). Prvi načrt po drugi svetovni vojni je bil narejen leta 1952 in v tem načrtu so višje ležeče sestoje na planotastem svetu uvrstili med varovalne gozdove in v njih niso predpisovali etata. Na tem delu rezervata se razprostirajo macesnovi gozdovi, v katerih ležijo štiri stalne raziskovalne ploskve, kjer smo zbrali podatke za našo raziskavo. Za večino gozdnih sestojev na planotastem delu rezervata so navedli, da so nastali kot posledica zaraščanja nekdanjih pašnikov. Nižje ležeči gozdovi (na pobočjih pod planoto) pa so v tistem času postali predmet eksploatacijskih sečenj, ki so trajale razmeroma kratko in večino posekanega lesa so predstavljali iglavci, vendar so posamezni predeli z neugodno oblikovanostjo površja za spravilo na pobočjih ostali razmeroma ohranjeni. V tem delu rezervata leži tudi ena od naših ploskev.

Tako lahko glede na preteklo izkoriščanje celotno območje današnjega gozdnega rezervata razdelimo na dva dela po črti: Slanice (Klošter) – Tovsti vrh – Smrekovec (Breznik, 1980). Predeli vzhodno od te črte so bili v glavnem izkoriščani s sečnjo (iz najbolj izkoriščanih delov je bilo pobrano od 40 % do 60 % lesne zaloge), predele zahodno od črte pa so večinoma uporabljali kot pašnik (Slika 3).

Na območju rezervata so bile opravljene že številne raziskave (Tregubov, 1962; Breznik, 1980; Kladnik, 1981; De Cuyper, 1986; Diaci, 1992; Robič, 1992; Perušek, 1998; Firm, 2006; Rozman, 2008; Dakskobler in sod., 2010a), v katerih je bilo postavljenih in premerjenih večje število stalnih raziskovalnih ploskev, za katere so se ohranili osnovni podatki prvih meritev in trajne oznake ploskev na terenu. Tako je za ta rezervat značilna nadpovprečna pokritost z raziskovalno infrastrukturo, ki omogoča poglobljene raziskave razvojne dinamike subalpskih gozdov.

4.1.3 Planina Klek

Raziskovalni objekt leži na skrajnem severnem delu Pokljuke, v neposredni bližini planine Klek (Slika 4). Macesnovi gozdovi, ki so bili predmet naših proučevanj, poraščajo pobočja (prevladuje jugovzhodna lega) med planino Klek in grebenom Klečica ter vrhom Debela peč

(2014 m n.m.v.). Glede na vertikalno conacijo vegetacije v Sloveniji spada proučevano območje v subalpinski vegetacijski pas. Geološka podlaga proučevanega območja je izrazito homogena, saj jo sestavljajo apnenci in dolomiti (Preglednica 1). S pedološkega vidika je območje bolj pestro, saj so se na enotni matični podlagi zaradi razgibanega visokogorskega kraškega reliefa in zaostrenih ekoloških razmer razvili različni tipi tal. V macesnovih gozdovih na Kleku prevladujejo rendzine (organogene s surovim humusom in tipične), le ponekod se pojavljajo rjava pokarbonatna tla, veliko pa je tudi kamnišč in območij z manjšimi skalnimi stenami in kamenjem (Dakskobler in sod., 2010a). Za območje je značilna obilna količina padavin (tudi v poletnih in jesenskih mesecih), ki so razmeroma enakomerno razporejene čez celo leto (Atlas okolja, 2012). Podobno kot na območju Dleskovške planote je tudi tukaj vegetacijska doba razmeroma kratka (običajno traja do 120 dni), saj je za to območje značilna nizka povprečna temperatura (povprečna julijska temperatura zraka je med 10 °C in 12 °C) in dolgotrajna snežna odeja, ki se v povprečju obdrži do 200 dni.

Prve raziskave macesnovih gozdov na območju planine Klek so opravili Dakskobler in sod. (2010c), ki so proučevali predvsem vegetacijske značilnosti obravnavnih sestojev. Slednji so po izsledkih najnovejših raziskav (Dakskobler, 2006; Dakskobler in sod., 2010b) uvrščeni v asociacijo *Rhodothamno-Laricetum* (Zukrigl 1973) Willner in Zukrigl 1999, združbo macesna in slečnika. Poleg macesna in smreke, ki prevladujeta v drevesni plasti, ter rušja, ki prevladuje v grmovni plasti, so v obravnavnih sestojih prisotne tudi nekatere druge drevesne vrste (jelka, bukev, gorski javor in jerebika), ki pa se pojavljajo samo ponekod in posamično. Zaradi vrzelastega sestojnega sklepa in redkih macesnovih krošenj, ki prepuščajo obilico svetlobe tudi v pritalno plast, so razmere v tej ugodne za uspevanje grmov, polgrmov, zelišč in trav, kar se odraža v veliki vrstni pestrosti teh gozdov. Za pritalno plast macesnovih gozdov je značilna velika pokrovnost z vrstami kot so dlakavi sleč, borovnica, brusnica, spomladanska resa (*Erica carnea* L.), gozdna bekica (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud.) in trave šašulice (Dakskobler in sod., 2010a; Dakskobler in Kutnar, 2012).

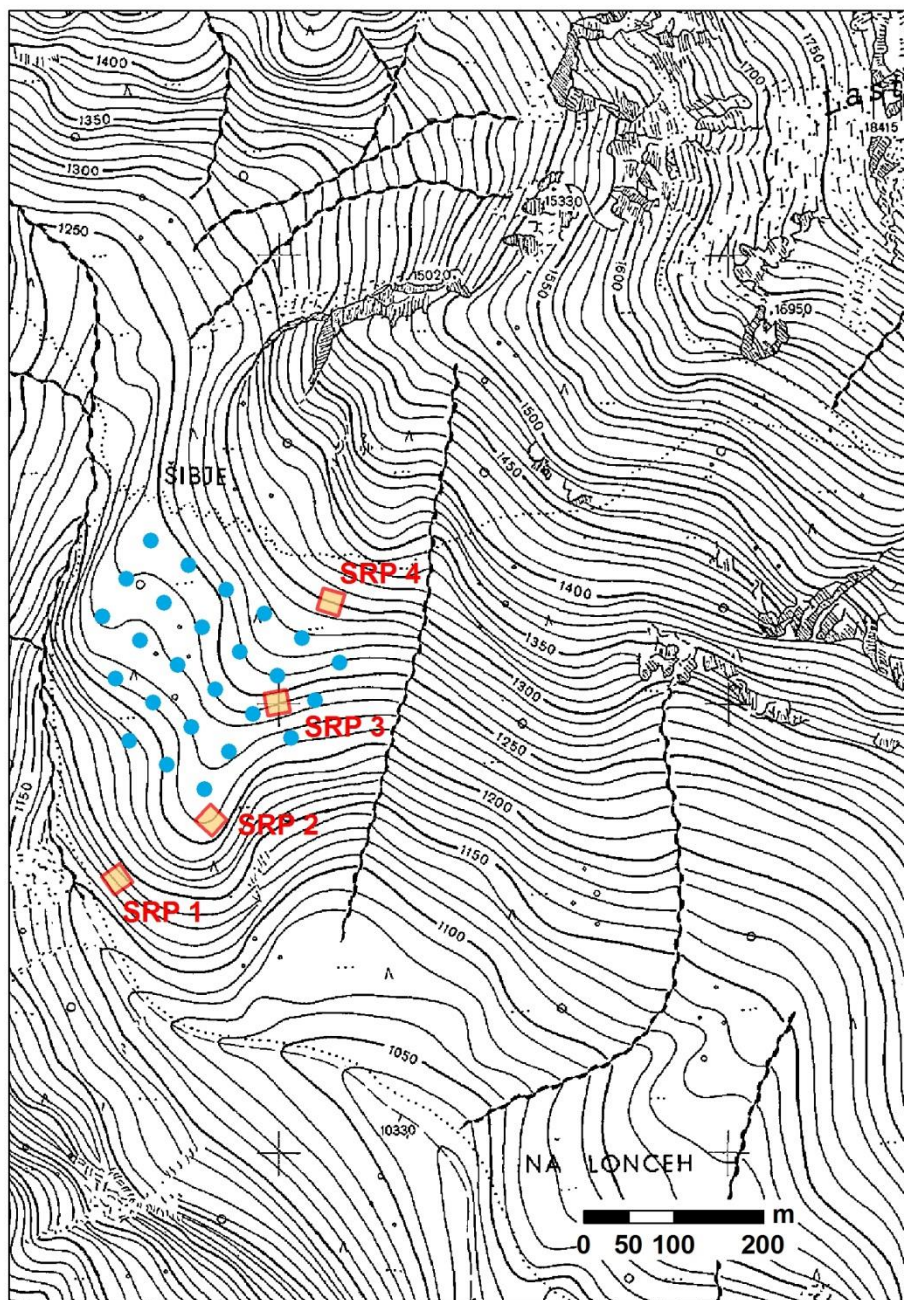
Macesnovi gozdovi na območju Kleka so poleg ekoloških dejavnikov zagotovo tudi odraz več tisočletnega človekovega delovanja (sestoji so nastali v procesu sekundarne gozdne sukcesije), saj je ta z različnimi oblikami rabe prostora, katerih jakost se je v času spreminjala, vplival na sestavo in razvoj vegetacije na tem prostoru. O zgodnjem vplivu človeka na ekosisteme na obravnavanem območju pričajo arheološki dokazi iz različnih obdobij, saj prvi segajo v pozno bronasto dobo (Horvat, 2006; Ogrin, 2006), na širšem območju pa je več arheoloških najdišč (eno od njih je tudi planina Klek) iz rimske, poznoantične in zgodnjerednjeveške dobe (Horvat, 2006). Arheološke in paleoekološke raziskave (Ogrin, 2006; Andrič in sod., 2011), ki so bile opravljene na območju planine Klek,

ter zgodovinski viri (Pleterski, 1986; Štular, 2006) kažejo, da slednja spada med najstarejša pašna območja na Pokljuki, obenem pa so na Kleku kopali in talili tudi železovo rudo, tj. bobovec (Ogrin, 2006). Pričetki te človekove dejavnosti na območju Pokljuke prav tako segajo najmanj 2000 let nazaj, vendar večina rudniških jam na planini Klek verjetno izvira iz srednjega veka in kasnejših obdobj (Bizjak, 2004). Vendar kljub arheološkim in palinološkim podatkom ni popolnoma jasno v katerem časovnem obdobju in do kakšne mere je človek s svojimi aktivnostmi (pašništvo, kopanje rude in oglarjenje) spremenil naravno vegetacijo na Kleku. Nedvomno pa je gospodarski pomen tega območja zaradi visokogorskega pašništva, in z njim tudi človekov vpliv na vegetacijo, pričel naraščati od srednjega veka naprej (Melik, 1950; Kos, 1960; Novak, 1970). Sredi 20. stoletja se je na območju planine Klek in Pekel (ta leži v neposredni bližini) paslo približno 200 glav živine (govedo, konji in drobnica), med katerimi je prevladovala goveja živina (Melik, 1950). Zdaj na planini Klek za potrebe pašne skupnosti en pastir pase 50 do 70 glav goveje živine (običajno od julija do septembra), ki se večino časa zadržuje na sami planini, občasno pa zahajajo tudi v macesnove gozdove v neposredni bližini planine.

4.2 METODE ZBIRANJA PODATKOV

4.2.1 Lučka Bela

Podatke o zgradbi sestoja in o spremembah v drevesni sestavi (populacijski strukturi) smo zbrali na štirih stalnih raziskovalnih ploskvah (v nadaljevanju tudi SRP), katerih površina je 625 m². Ploskve so kvadratne oblike (25 m × 25 m) in postavljene so bile sistematično na transektu, ki poteka v sestoji vzporedno s padnico terena (Slika 2). SRP so bile postavljene in prvič premerjene v letu 1991 (Diaci, 1992; Diaci, 1995) in takrat so bila popisana vsa živa drevesa s prsnim premerom (v nadaljevanju tudi DBH) ≥ 4 cm, mlajše (DBH < 4 cm in višina $\geq 0,5$ m) ter mrtva stoječa in ležeča drevesa (stoječa: DBH ≥ 4 cm in višina ≥ 2 m; ležeča: srednji premer ≥ 10 cm in dolžina ≥ 5 m). Vsa drevesa so bila označena in določen oz. izmerjen je bil njihov položaj (X in Y koordinate), drevesna vrsta, prsni premer, višina in socialni položaj (podstojna, sovladujoča in vladujoča drevesa). V letu 2007 (16 let razlike) smo meritve na ploskvah ponovili. Zajeli smo podatke o statusu posameznih dreves (živa, odmrla in na novo vrasla), jim izmerili prsni premer in določili socialni položaj. Za ovrednotenje dolgoročnih sprememb drevesne sestave pa smo uporabili podatke iz polnih premerb proučevanega sestoja, ki sta bili opravljeni v letih 1953 in 1963, v katerih so bila zajeta vsa živa drevesa s prsnim premerom ≥ 10 cm.



Slika 2: Lokacija štirih stalnih raziskovalnih ploskev in sistematične vzorčne mreže točk (50 m × 50 m) v pragozdnem ostanku Lučka Bela.

Figure 2: Location of permanent sample plots and the systematic sampling grid (50 m × 50 m) in the old-growth forest Lučka Bela.

V letu 2007 smo v sestoju postavili 30 točk na sistematični mreži (50 m × 50 m), kjer smo zbrali podatke na podlagi katerih smo proučili starostno in debelinsko strukturo ter zgodovino motenj v sestoju (Slika 2). To nam je omogočilo, da smo lahko proučili in ovrednotili vpliv motenj na razvoj sestoja na obsežnejši površini ($\approx 7,5$ ha), poleg tega smo

zmanjšali možnosti, da bi se v raziskavi omejili samo na del proučevanega sestoja z nereprezentativno starostno strukturo (Lorimer, 1980). Pet točk na mreži in njihova neposredna okolica je ležalo na zelo strmem in skalnatem terenu, zato smo jih pri nadaljnjem zbiranju podatkov izločili. Na preostalih 25 točkah smo s pomočjo prirastnega svedra odvzeli vzorce (tj. izvrtke) iz desetih najbližjih dreves z $DBH \geq 4$ cm, ne glede na drevesno vrsto ali socialni položaj. To bazo podatkov, sestavljeno iz 250 dreves, smo uporabili za analizo debelinske in starostne strukture sestoja. Poleg tega pa smo še dodatno pridobili izvrtke iz najbližjega vladujočega drevesa posamezne drevesne vrste, če to še ni bilo zajeto v osnovnem vzorcu in je bila razdalja od točke do drevesa manjša od 25 m. Vsa drevesa v strehi sestoja (vladujoča in sovladujoča), katerim smo odvzeli izvrtke, smo uporabili za pripravo kronologije motenj v sestoju. Vsi prirastni izvrtki so bili odvzeti na višini 50 cm od tal in pravokotno na padnico terena, zato da smo se izognili vplivu reakcijskega lesa. Vsem izbranim drevesom smo izmerili razdaljo do točke in DBH ter določili drevesno vrsto in socialni položaj. Poleg tega smo na vseh točkah izmerili tudi temeljnico s pomočjo kotnoštevne metode ($K = 2$; mediana = $52 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$; min–maks = $38\text{--}68 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$).

Poleg zbranih dendroekoloških podatkov smo pregledali in analizirali tudi druge dostopne zgodovinske vire za to območje oz. regijo. Te smo uporabili kot vir informacij za ovrednotenje potencialnega vpliva preteklega človekovega delovanja na gozdove v dolini Lučka Bela. V ta namen so bili pregledani stari gozdnogospodarski načrti (od leta 1892 do leta 2006), zemljiški katastri (npr. franciscejski kataster) ter drugi različni zgodovinski viri (pisni in slikovni oz. kartografski), ki se nanašajo na demografijo, rabo tal (npr. jožefinski vojaški zemljevidi) in kulturno zgodovino tega območja.

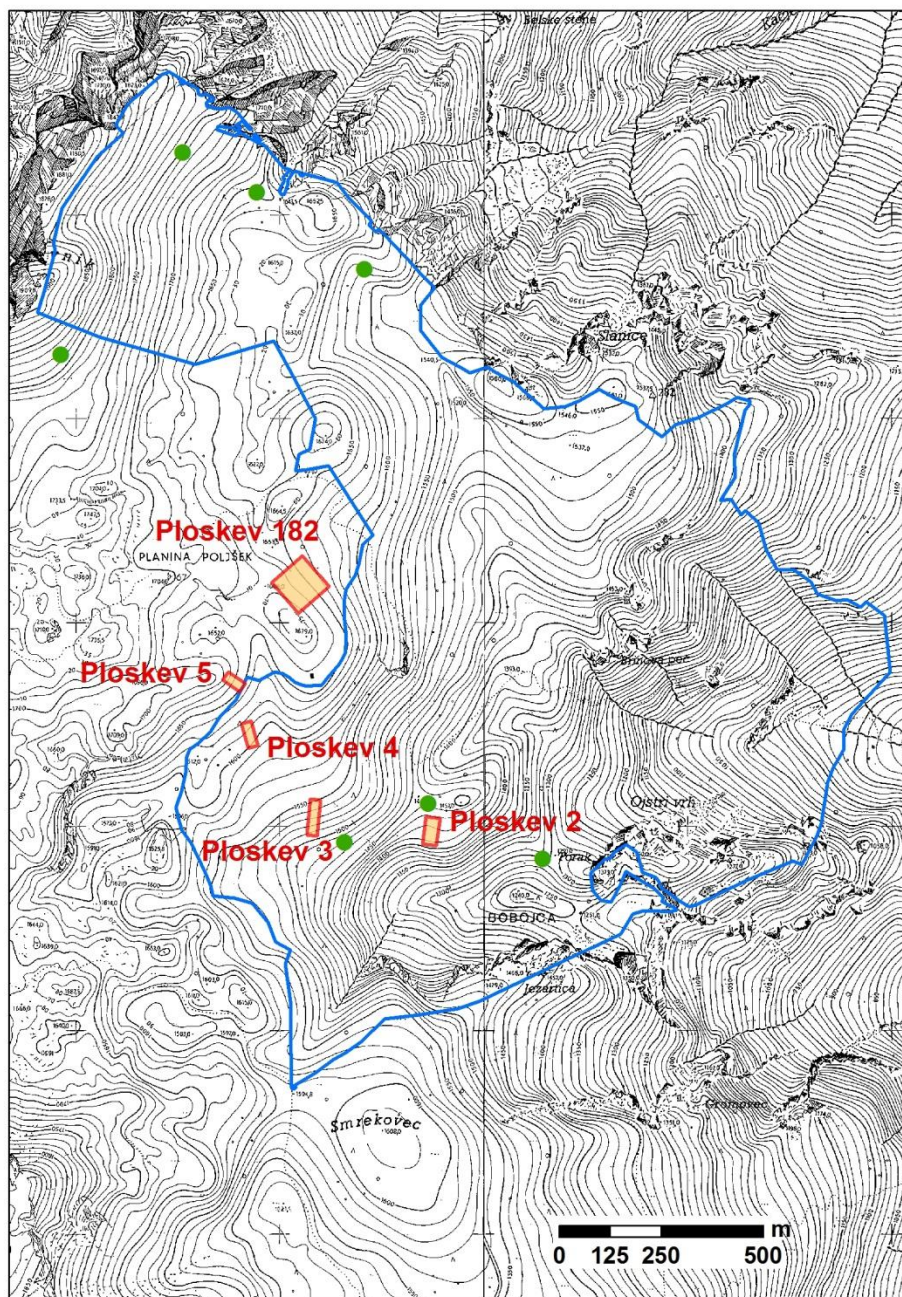
4.2.2 Gozdni rezervat Polšak

Podatke za analizo dolgoročnih sprememb v zgradbi in drevesni sestavi gozdnih sestojev na pobočju in na planoti ter ovrednotenje glavnih sukcesijskih mehanizmov, smo zbrali na petih stalnih raziskovalnih ploskvah (Preglednica 2). Štiri ploskve ležijo na območju planote in ena na pobočju pod planoto (Slika 3).

Preglednica 2: Osnovne značilnosti stalnih raziskovalnih ploskev v gozdnem rezervatu Polšak.

Table 2: Basic characteristics of the permanent sample plots in forest reserve Polšak.

Številka ploskve	Položaj	Nadmorska višina (m)	Lega	Površina (Mere)	Leto prve meritve
2	pobočje	1420	J	0,235 ha (35 × 67 m)	1982
3	planota	1520	JV	0,220 ha (25 × 88 m)	1982
4	planota	1610	JV	0,160 ha (25 × 63 m)	1982
5	planota	1650	JV	0,125 ha (25 × 50 m)	1982
182	planota	1640	SV	1 ha (100 × 100 m)	1957



Slika 3: Položaj petih stalnih raziskovalnih ploskev v gozdnem rezervatu Polšak. Zeleni krožci označujejo mesta, na katerih smo odvzeli prirastne izvrtke. Z modro črto je označena trenutna meja rezervata.

Figure 3: Location of five permanent sample plots in the forest reserve Polšak. Green circles indicate the location where the increment cores were collected and blue line represents the current border of the reserve.

Štiri ploskve (Ploskev 2, 3, 4 in 5), ki so pravokotne oblike (daljša stranica poteka vzporedno s padnico terena), so bile postavljene in prvič premerjene v letu 1982 (De Cuyper, 1986, 1987) in takrat so popisali vsa živa drevesa s prsnim premerom ≥ 1 cm. Vsa drevesa so bila trajno označena in izmerjen oz. določen je bil njihov položaj (X in Y koordinate), drevesna

vrsta, prsni premer (DBH), višina, socialni položaj in vitalnost. V letu 2010 (28 let razlike) smo meritve na ploskvah ponovili, kjer smo za živa drevesa uporabili enak merski prag kot ob prvi meritvi. Zajeti so bili podatki o statusu posameznih dreves (živa, odmrla in na novo vrasla), ponovno smo izmerili prsne premere vseh dreves in določili njihov socialni položaj (podstojno, medstojno, sovladujoče in vladujoče drevo; po Oliverju in Larsonu (1996)) ter preverili drevesno vrsto in koordinate živih dreves. Drevesom, na novo vraslim čez merski prag, smo prav tako izmerili oz. določili vse našteje znake. Vsa drevesa zajeta v prvi meritvi, ki so odmrla v proučevanem obdobju in jih je bilo mogoče prepoznati, smo razvrstili v dva razreda glede na položaj (stoječe odmrla in ležeča odmrla drevesa) in v štiri razrede glede na stopnjo razkroja debla (1 – les in skorja sta nedotaknjena oz. ne kažeta znakov razkroja in majhne ter srednje velike veje so še prisotne; 2 – les je nedotaknjen do delno razkrojen, skorja deloma manjka, nastavki večjih vej so še prisotni; 3 – les je v večji meri že razkrojen, nastavke vej je mogoče izpuliti, skorja je le delno pritrjena oz. odpada; 4 – les je že pretežno razkrojen, nastavki vej so odpadli, skorja je odpadla ali manjka, deblo je ovalno ali sploščeno; po Fraver in sod. (2002)). Odmrlim stoječim drevesom smo dodatno določili še stopnjo fragmentiranosti (1 – krošnja nedotaknjena; 2 – krošnja manjka, prisotne samo večje veje; 3 – samo deblo; 4 – prelomljeno deblo; po D'Amato in sod. (2008)) in ležečim odmrlim vzrok odmrtnosti (1 – izruvanje; 2 – deblo, prelom pri tleh; 3 – deblo, prelom nad tlemi; 4 – neznan vzrok; po D'Amato in sod. (2008)). Za posamezno odmrlo drevo smo zbrali tudi podatek ali je odmrlo zaradi vpliva snega oz. strele. V letu 2010 smo na vseh ploskvah dodatno zajeli tudi podatke o mladju. Popisali smo vse žive osebkke z višino $\geq 0,5$ m in prsnim premerom < 1 cm, katerim smo določili položaj (X in Y koordinate) in drevesno vrsto ter izmerili višino.

Ploskev 182, ki je kvadratne oblike (100×100 m) in leži na območju planote, je bila postavljena in prvič premerjena leta 1957 (Tregubov, 1962) v okviru raziskav naravnih macesnovih sestojev v Sloveniji. Takrat so popisali vsa živa drevesa s prsnim premerom ≥ 10 cm, katerim so določili drevesno vrsto in izmerili prsni premer ter višino (za vsako deseto drevo). Meritve na ploskvi so še enkrat ponovili v letu 1980 in takrat so uporabili enak merski prag kot ob prvi meritvi. Čeprav so ob postavitvi ploskve vsa živa drevesa trajno označili, se oznake na večini dreves niso ohranile do leta 2010, ko smo za potrebe naše raziskave želeli meritve na ploskvi ponoviti. Kljub temu smo lahko na podlagi posameznih ohranjenih označb na drevesih dovolj zanesljivo rekonstruirali izvirni položaj ploskve (tj. oglišče in orientacijo stranic). Tako smo v letu 2010 (53 let razlike) na isti lokaciji s sistemom Field-Map postavili novo ploskev s površino 1 hektarja (100×100 m). Na ploskvi smo popisali vsa živa drevesa s prsnim premerom ≥ 1 cm in trajno označili (aluminijasta ploščica z zaporedno številko na koreničniku) vsa živa drevesa s prsnim premerom ≥ 4 cm. Vsem popisanim drevesom smo izmerili koordinate (X in Y) in prsni premer ter določili

drevesno vrsto in socialni položaj (podstojno, medstojno, sovladujoče in vladujoče drevo). Obenem smo tudi na tej ploskvi popisali vse žive osebkke (mladje) z višino $\geq 0,5$ m in prsnim premerom < 1 cm, ki smo jim izmerili koordinate (X in Y) in višino ter določili drevesno vrsto.

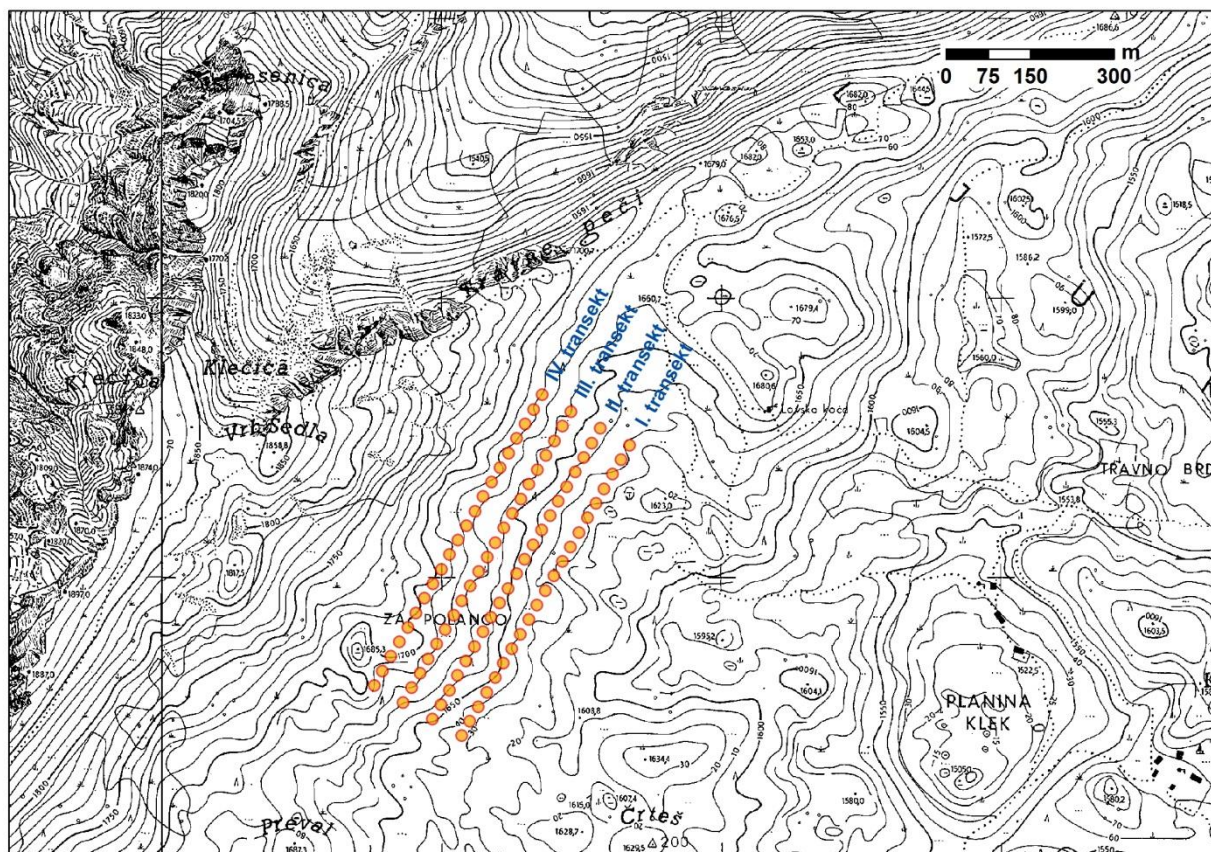
Za ovrednotenje vpliva motenj (antropogenih in naravnih) v preteklosti na zgradbo in razvoj gozdov na planoti in pobočju smo s prirastnim svedrom v letu 2006 odvzeli vzorce iz vladujočih dreves v strehi sestoja. Zato, da ne bi z vrtanjem povzročili poškodb na živih drevesih na ploskvah (Schweingruber, 1988), smo vzorce odvzeli v neposredni bližini (na razdalji do 50 m od središča SRP) sedmih stalnih raziskovalnih ploskev (Slika 3), ki jih je leta 1991 na območju rezervata postavil Diaci (1992), in sicer na vsaki ploskvi najmanj iz desetih, središču ploskve najbližjih osebkov (po en izvrtak na drevo) posamezne drevesne vrste, ki gradijo obravnavane sestoje (tj. macesen, smreka in bukev). Štiri SRP (Ploskev 17, 18, 19 in 20) ležijo na območju planote in tri SRP (Ploskev 14, 15 in 16) na pobočju pod planoto. Takšen način sistematičnega vzorčenja, s katerim smo zajeli populacijo najstarejših osebkov treh glavnih drevesnih vrst, je zadoščal za potrebe naše raziskave, saj so nam zbrani podatki omogočili rekonstrukcijo zgodovine motenj v gozdovih na planoti in pobočju na podlagi starostne strukture. Skupno število odvzetih izvrtkov je bilo 209, na območju planote smo zbrali 57 prirastnih izvrtkov za macesen in 42 izvrtkov za smreko, na območju pobočja pa smo zbrali 31 izvrtkov za macesen, 39 izvrtkov za smreko in 40 za bukev. Vse prirastne izvrtke smo odvzeli na višini 0,5 m od tal, saj smo želeli dobiti čim bolj natančne podatke o starosti dreves (Schweingruber, 1996). V posameznih primerih, ko na tej višini nismo uspeli pridobiti vzorca zaradi trohnobe debla, smo vzorec odvzeli višje na deblu (do 2 m). Vrtali smo s strani prečno na padnico terena, s čimer smo se izognili rastnim nepravilnostim zaradi kompresijskega oz. tenzijskega lesa. Vsem v vzorec zajetim drevesom smo izmerili prsni premer in premer na višini, na kateri je bil odvzet prirastni izvrtak.

Podobno kot v raziskavi v Lučki Beli smo poleg zbranih dendroekoloških dokazov kot neodvisen vir o zgodovini motenj na obravnavanem območju uporabili različne pisne in slikovne zgodovinske vire. Tako smo pregledali stare gozdnogospodarske načrte (od leta 1892 do leta 2006), stare zemljiške katastre in zgodovinske vire, ki se nanašajo na zgodovino poselitve obravnavanega območja in zgodovino rabe tal oz. krčitev za potrebe pašništva. Čeprav je pri uporabi omenjenih virov za razlago zgradbe gozdov in zgodovine motenj (oz. nekdanjega človekovega vpliva) potrebno upoštevati določene omejitve, saj so nastali v določenem času in kulturnem okolju in so posledično lahko nepopolni in nezanesljivi (Swetnam in sod., 1999), predstavljajo takšni viri neprecenljiv vir informacij potrebnih za rekonstrukcijo zgradbe in razvoja gozdov na določenem območju (Foster in sod., 1992; Fuller in sod., 1998; Motta in Edouard, 2005). Na ta način smo samo dopolnili obstoječe

vedenje o zgodovini gozdov tega območja, saj smo na primer dobili vpogled v zgodovino sprememb rabe tal na območju Dleskovške planote in informacije o razširjenosti in intenzivnosti pašništva v različnih obdobjih ter o preteklem izkoriščanju gozdov za potrebe lesa, na podlagi katerega smo lažje pojasnili nekatere spremembe v gozdovih (npr. vzorec pomlajevanja posameznih drevesnih vrst).

4.2.3 Planina Klek

V letu 2008 smo v macesnovih gozdovih na pobočju med planino Klek in vrhom Klečica (v oddelku 105 in 106) postavili štiri vzporedne transekte, ki so dolgi 600 m (Slika 4). Izhodiščno točko za prvi transekt smo določili slučajnostno, vendar smo pri izbiri upoštevali pogoj, da mora izhodišče transektu biti od roba planine oddaljeno najmanj 500 m. Transekte smo postavili približno vzporedno s plastnicami, tako da je nadmorska višina prvega približno 1630 m, in so med seboj oddaljeni 60 m (horizontalna razdalja). Najvišje ležeči transekt poteka približno na nadmorski višini 1710 m, kjer poteka meja med sklenjenimi macesnovimi sestoji in površinami, na katerih se mozaično prepletajo rušje in šopi macesnov. Na vsakem transektu smo postavili 21 krožnih ploskev s površino 500 m² (radij = 12,61 m), katerih središča so med seboj oddaljena 30 m (horizontalna razdalja). Skupno število stalnih raziskovalnih ploskev je 84 in skupna površina ploskev je 4,2 ha. Na vseh ploskvah smo postavili tudi manjše krožne podploskve (z enakim središčem) s polmerom 8 m, na katerih smo zajeli podatke o pomlajevanju (površina posameznih podploskev je 201 m² in skupna površina zajeta s tem vzorcem je 1,7 ha). Središča vseh ploskev smo na terenu trajno označili z železnim količkom s številko.



Slika 4: Položaj transektov in stalnih raziskovalnih ploskev v macesnovih gozdovih na Kleku.

Figure 4: Location of four transects and 84 permanent sample plots in *Larix decidua* dominated stands on Klek.

Meritve na ploskvah smo opravili v letih 2008 in 2009. Za zajem podatkov smo uporabili programsko in strojno opremo Field-Map. Na vseh ploskvah smo zajeli podatke o osnovnih reliefnih in vegetacijskih značilnostih. Tako smo opisali oblikovanost površja (konveksno, konkavno in ravno) in naklon terena (v stopinjah) ter določili površinsko kamnitost oz. skalovitost na ploskvi (4 razredi: 1 – < 5 %, 2 – 5 % do 25 %, 3 – 25 % do 50 % in 4 – ≥ 50 %) in pokrovnost tal z grmi, polgrmi in zelišči (4 razredi: 1 – 0 do 25 %, 2 – 25 do 50 %, 3 – 50 do 75 % in 4 – 75 do 100 %). Na ploskvah smo popisali vsa živa drevesa (DBH ≥ 4 cm), katerim smo določili oz. izmerili položaj (X in Y koordinata), drevesno vrsto, prsni premer, višino drevesa in dolžino žive krošnje ter socialni položaj (4 razrede: podstojno, medstojno, sovladujoče in vladujoče drevo). Prav tako smo na ploskvah popisali vsa odmrta stoječa drevesa (DBH ≥ 4 cm in H ≥ 1,3 m), ležeča odmrta drevesa oz. drevesne ostanke (srednji premer ≥ 10 cm in dolžina ≥ 1,5 m) in panje (premer ≥ 4 cm in H < 1,3 m) ter jim določili položaj (X in Y) in drevesno vrsto. Odmrlim stoječim drevesom smo izmerili še prsni premer in višino ter določili stopnjo razkroja debla (4 razredi; glej poglavje 4.2.2) in stopnjo fragmentiranosti (4 razredi; glej poglavje 4.2.2). Ležečim drevesnim ostankom smo

izmerili dva premera (na začetku in na koncu debla oz. ostanka) in dolžino ter zanje prav tako določili stopnjo razkroja debla (enako kot zgoraj) in vzrok odmrtja (4 razredi; glej poglavje 4.2.2). Panjem smo izmerili premer in višino ter določili stopnjo razkroja (enako kot zgoraj) in izvor (naravno odmrtje, posek).

Na krožnih podploskvah smo popisali vse osebke mladja, ki smo jih razvrstili v dva višinska razreda: 1 – $0,1 \text{ m} \leq H < 1,3 \text{ m}$ in 2 – $H \geq 1,3 \text{ m}$ in $\text{DBH} < 4 \text{ cm}$. Za posamezne osebke smo izmerili oz. določili naslednje podatke: koordinate (X in Y), drevesno vrsto, višino oz. dolžino, obliko mikrorastišča (vbočeno, ravno, nagnjeno in dvignjeno), talna podlaga (humus, kamenje, mineralna prst, nerazpadlo deblo, delno razpadlo deblo in močno razpadlo deblo), vitalnost (zdrav, oslavljen, umirajoč in mrtev) in poškodovanost (nepoškodovan, zlomljen vrh, druge mehanske poškodbe npr. na deblu, poškodbe zaradi bolezni ali zasenčenosti in poškodbe zaradi divjadi). Vitalnost smo ocenjevali na podlagi splošnega videza osebkov (npr. grmičasta rast, poleženost), osutosti krošnje in barve iglic ter višinskega prirastka v zadnjih treh letih. V primeru poškodovanosti zaradi divjadi smo dodatno ločili poškodbe, ki so posledica objedanja in tiste, ki so nastale zaradi lupljenja skorje. Določili smo tudi stopnjo poškodb zaradi objedanja, za kar smo uporabili tri stopenjsko lestvico: 1 – majhna; manj kot 10 % poganjkov poškodovanih in terminalni poganjek nepoškodovan, 2 – srednja; 10 do 50 % poganjkov poškodovanih, vključno s terminalnim in 3 – močna; več kot 50 % poganjkov poškodovanih, stranskih in terminalni.

Za rekonstrukcijo razvoja gozdov in analizo vzorcev pomlajevanja posameznih drevesnih vrst smo na vseh ploskvah (v letih 2008 in 2009) odvzeli prirastne izvrtke iz sistematično izbranih dreves. Tako smo izvrtke odvzeli iz desetih, središču ploskve najbližjih dreves ($\text{DBH} \geq 4 \text{ cm}$) na višini 1 m od tal. Na ta način smo se izognili rastnim nepravilnostim (tj. reakcijski les) nižje na deblu, ki so posledica sabljaste rasti dreves. V primeru, da je izbrano drevo imelo na tej višini trhlo deblo ali kakšno drugo poškodbo in ni bilo mogoče pridobiti izvrtka zadovoljive kakovosti, smo izvrtke odvzeli višje ali pa smo na ploskvi oz. v neposredni bližini ploskve poiskali nadomestno drevo, pri izboru katerega smo upoštevali drevesno vrsto, prsni premer in socialni položaj. Če je na ploskvi ali v bližini ploskve raslo drevo, ki je bilo v strehi sestoja (vladujoče), je kazalo znake velike starosti in ni bilo vključeno v osnovni vzorec, smo dodatno odvzeli izvrtke tudi iz takšnih osebkov. Skupno število zbranih vzorcev je bilo 852, od tega je bilo 840 izvrtkov pridobljeno na podlagi sistematičnega vzorčenja. Vsem vzorčenim osebkom smo izmerili tudi premer na višini, kjer so bili odvzeti vzorci.

4.3 ANALIZE PODATKOV

4.3.1 Lučka Bela

4.3.1.1 Analiza strukturnih značilnosti in populacijske dinamike

Na podlagi podatkov zbranih na stalnih raziskovalnih ploskvah in na sistematični mreži točk smo izračunali osnovne strukturne kazalce (kot so sestojna gostota, temeljnica - BA, drevesna sestava, debelinska struktura). Ponovna izmera na SRP pa nam je omogočila tudi ovrednotenje hitrosti in smeri populacijskih sprememb v obravnavanem sestoju.

Stopnjo oz. hitrost populacijskih sprememb glede na število osebkov (λ_N) in temeljnico (λ_{BA}) v 16 letnem obdobju (1991–2007) smo za tri najpomembnejše drevesne vrste izračunali na podlagi naslednjih enačb (Condit in sod., 1999):

$$\lambda_N = \frac{(\ln N_t - \ln N_0)}{t}, \quad \dots(1)$$

$$\lambda_{BA} = \frac{(\ln BA_t - \ln BA_0)}{t}, \quad \dots(2)$$

kjer je t dolžina obdobja, N_0 je velikost populacije (število osebkov) posamezne vrste na začetku proučevanega obdobja in N_t je velikost populacije ob koncu obdobja. BA_0 je temeljnica posamezne vrste na začetku obdobja in BA_t je temeljnica ob koncu proučevanega obdobja. Spremembe v obravnavanem 16 letnem obdobju smo analizirali ločeno za vse tri najpomembnejše vrste in razdelili smo jih v dva velikostna razreda, pri čemer smo kot mejo med razredoma uporabili prsni premer 24 cm. V proučevanem sestoju so drevesa s prsnim premerom večjim kot 24 cm običajno že v zgornji plasti sestoja oz. predstavljajo drevesa strehe sestoja.

4.3.1.2 Analiza starostne strukture in zgodovine motenj na podlagi prirastnih izvrtkov

Prirastne izvrtke, zbrane na sistematični mreži točk, smo pred analizo pripravili po uveljavljeni dendroekološki metodologiji (Stokes in Smiley, 1968). Izvrtke smo posušili, prilepili na lesene nosilce in zbrusili z brusnim papirjem s postopnim prehodom od grobe do najfinejše granulacije. Potem smo vzorce digitalizirali s pomočjo sistema ATRICS (Levanič, 2007) in s programskim orodjem WinDENDRO™ izmerili širino branik na 0,01 mm natančno. Vse prirastne nize smo nato, uporabljajoč značilna leta, vizualno navzkrižno primerjali (Yamaguchi, 1991). Zaradi izrazito zavrte rasti dreves (ozke in manjkajoče branike) v začetnih razvojnih stadijih, kar je bilo še posebej značilno za izvrtke iz bukev,

nismo uspeli opraviti popolne navzkrižne primerjave posameznih delov takšnih vzorcev. Pri večini zbranih izvrtkov smo dosegli središče drevesa oz. je bila razdalja do stržena drevesa manjša od 2 cm. Vendar vzorca nismo vključili v analizo starostne strukture, če na njem ni bilo vidnih krivin posameznih letnic (npr. zaradi trhlega jedra). V primeru, ko smo z izvrtkom zgrešili stržen drevesa, smo število letnic do stržena ocenili na podlagi oblike krivin vidnih letnic in povprečne širine zadnjih treh vidnih branik (predpostavljajoč krožno rast). Za prikaz rezultatov analiz starostne strukture in zgodovine motenj smo podatke združili v desetletne razrede. Starost smo uspešno določili skupno 245 drevesom, za katera je slednja v nadaljevanju predstavljena kot starost na višini, na kateri smo vrtali (tj. 0,5 m).

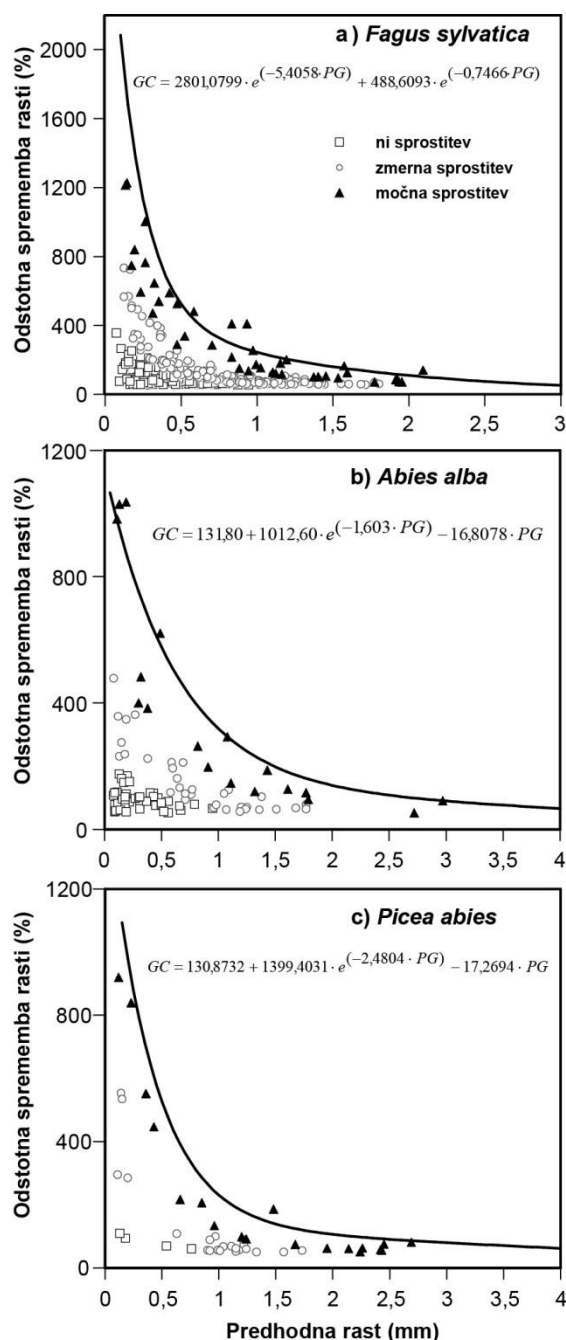
Za analizo zgodovine motenj smo kot kriterij za določanje sprostitve uporabili metodo mejne črte (ang. boundary line release criteria), s pomočjo katere smo v posameznem prirastnem nizu določili trenutke sprostitve drevesa (Black in Abrams, 2003). Prednost te metode je, da upošteva potencial sprostitve, ki je vrstno specifičen, in ki je odvisen od stopnje predhodne rasti posameznega osebka. V nadaljevanju samo na kratko predstavljamo pripravo vrstno specifičnih mejnih črt. Bolj podroben opis metode je predstavljen v Black in Abrams (2003) in Splechtna in sod. (2005). V prvem koraku izračunamo mejno črto na osnovi odvisnosti med vrednostmi odstotne spremembe rasti (izračunane po enačbi (6)) in vrednostmi predhodne rasti. V naši raziskavi smo uporabili funkcije mejnih črt (Slika 5), ki so jih pripravili Splechtna in sod. (2005), in sicer:

$$GC = 2801,0799 \times e^{(-5,4058 \times PG)} + 488,6093 \times e^{(-0,7466 \times PG)} \quad \text{za bukev,} \quad \dots(3)$$

$$GC = 131,80 + 1012,60 \times e^{(-1,603 \times PG)} - 16,8078 \times PG \quad \text{za jelko in} \quad \dots(4)$$

$$GC = 130,8732 + 1399,4031 \times e^{(-2,4804 \times PG)} - 17,2694 \times PG \quad \text{za smreko.} \quad \dots(5)$$

GC je odstotna sprememba rasti (v %) in PG je predhodna rast (v mm), ki je definirana kot povprečna širina branik v predhodnih desetih letih.



Slika 5: Maksimalne vrednosti odstotnih sprememb rasti iz pozitivnih intervalov v prirastnih nizih posameznih dreves z vrednostmi večjimi od 50 %, ki so bile izračunane s pomočjo enačbe 10-letnih drsečih sredin Nowackija in Abramsa (1997), za bukev (a), jelko (b) in smreko (c). Tako določene potencialne sprostitev smo v naslednjem koraku ovrednotili glede na mejno črto za posamezne drevesne vrste (črne črte), kjer je GC odstotna sprememba rasti in PG je predhodna rast. Tako smo posamezne sprostitev (oz. prirastne odzive) razvrstili v razred močnih sprostitev, če je njihova vrednost presegala 50 % vrednosti določene mejne črte. Sprostitev, katerih vrednosti so bile med 20 % in 50 % vrednosti mejne črte, so bile uvrščene v razred zmernih sprostitev, medtem ko, prirastni odzivi z vrednostjo pod 20 % niso bili upoštevani kot prave sprostitev.

Figure 5: Maximum percent growth change values from radial growth pulses that exceed 50% as calculated by the 10-year running mean formula of Nowacki and Abrams (1997) for *F. sylvatica* (a), *A. alba* (b) and *P. abies* (c). These potential releases were then assessed according to the species-specific boundary line functions (black lines), where GC is equal to percent growth change and PG is equal to prior growth. Releases were classified

as a major release if they exceeded 50% of the value of the given boundary line. Pulses between 20% and 50% of the value of the boundary line were moderate releases, while pulses less than 20% were not considered true releases.

V drugem koraku pa potem ovrednotimo oz. primerjamo potencialne dogodke sprostitve relativno glede na mejno črto za posamezno drevesno vrsto. Takšne potencialne sprostitve smo določili z uporabo enačbe 10-letnih drsečih sredin Nowackija in Abramsa (1997), kjer je odstotna sprememba rasti za posamezno leto izračunana po:

$$GC = \frac{(M_2 - M_1)}{M_1} \times 100, \quad \dots(6)$$

kjer je M_1 povprečna širina branik predhodnega desetletnega obdobja in M_2 je povprečna širina branik desetletnega obdobja, ki sledi letu za katerega izračunavamo odstotno spremembo rasti. Tako izračunana vrednost GC pripada zadnjemu letu v predhodnem desetletnem obdobju, tj. M_1 (za podrobno razlago glej Nowacki in Abrams (1997)).

S to enačbo drsečih sredin smo v posameznih prirastnih nizih določili različna obdobja rasti (pozitivna in negativna), in potem smo leto z maksimalno vrednostjo odstotne spremembe rasti v posameznem pozitivnem obdobju uporabili kot leto sprostitve osebka. V naši raziskavi smo vključili samo leta s spremembo rasti, izračunano z enačbo drsečih sredin, z vrednostjo nad 50 %. Na ta način smo zmanjšali možnosti, da bi v naših analizah zgodovine motenj upoštevali sprostitve oz. dogodke, ki so posledica drugih dejavnikov (kot so npr. različni vremenski pojavi) in niso posledica motenj v strehi sestoja. V zadnjem koraku smo kot zmerne sprostitve definirali vse prirastne odzive, katerih vrednost je presegala ($>$) 20 % vrednosti mejne črte, in kot močne sprostitve smo definirali vse prirastne odzive, katerih vrednost je presegala ($>$) 50 % vrednosti mejne črte (Black in Abrams, 2003). Vse prve močne sprostitve v posameznih prirastnih nizih smo v primeru, da ni bilo prisotnih nobenih drugih kasnejših močnih sprostitvev, upoštevali kot dokaz o vrsti obravnavanega drevesa v streho sestoja (Lorimer in Frelich, 1989).

Kot kriterij za določanje dogodkov, ki nakazujejo nastanek sestojne vrzeli oz. rast drevesa v vrzeli (ang. gap origin events), smo uporabili celoten vzorec priraščanja osebkov (Lorimer in Frelich, 1989) in hitrost priraščanja osebkov v zgodnjem razvojnem stadiju (tj. zgodnja rast dreves). Slednji temelji na pristopu, ki so ga uporabili že Splechna in sod. (2005). Ker je stopnja prekrivanja med povprečnim prirastkom zadnjih 10 let za sovladujoče in podstojne osebke (izračunano posebej za bukev, jelko in smreko) zelo majhna, smo lahko kot kriterij za določanje dogodkov, ki nakazujejo nastanek sestojne vrzeli, uporabili rastni prag. V naši raziskavi smo mejno vrednost hitrosti priraščanja za določitev dreves, ki so v mladosti rastla

v vrzelih, definirali na podlagi velikosti prirastka podstojnih osebkov v zadnjih desetih letih (1997–2006), kjer smo upoštevali zgornji 98. centil vrednosti prirastka. Za bukev in smreko je bila mejna vrednost 0,86 mm in za jelko 1,00 mm. V naslednjem koraku smo na vseh izvrtkih, na katerih je bil dosežen stržen drevesa, preverili širino branik med 6. in 15. letom (šteli smo od stržena proti obodu). V primeru, da je drevo v tem času imelo radialni prirastek višji od določene mejne vrednosti, smo ga uvrstili v razred dreves, ki so v trenutku, ko so dosegla višino na kateri so bili odvzeti izvrtki, rastla v vrzeli (Splechtna in sod., 2005). Za macesen in gorski javor smo kriterij za določanje ali so posamezna drevesa v mladosti rastla v vrzeli ali ne, osnovali na podlagi vzorca priraščanja skozi celotno življenjsko dobo. Tako smo za osebke, ki so v zgodnji mladosti razmeroma hitro priraščali, kasneje pa so imeli v vzorcu priraščanja jasno razviden upadajoč ali raven trend, upoštevali, da so v mladosti rastli v sestojni vrzeli (Lorimer in Frelich, 1989). Na podlagi vseh ugotovljenih dogodkov (tj. sprostitvev in rast drevesa v vrzeli) smo pripravili kronologijo motenj za obravnavni sestoj, v kateri je po posameznih desetletjih prikazan delež dreves, ki nakazujejo pojav motnje.

4.3.2 Gozdni rezervat Polšak

4.3.2.1 Analiza strukturnih sprememb, populacijske dinamike in hitrosti priraščanja

Poleg izračunov osnovnih kazalcev zgradbe in analiz sprememb v obravnavanih sestojih, smo lahko na podlagi podatkov zbranih na petih SRP ob ponovitvi meritev ovrednotili hitrost in smer populacijskih sprememb v sestojih na planoti in pobočju. Pred analizami smo dodatno preverili (upoštevajoč zaznamke s terenskih meritev) bazo podatkov s prsnimi premeri posameznih dreves in tistim, ki so imela napačno vrednost za DBH (npr. zaradi napačne izmere ob eni od meritev) določili novo vrednost na podlagi interpolacije. Drevesom, ki so jih ob prvi meritvi pozabili ali napačno izmerili, smo vrednost za DBH določili retrogradno na podlagi izračunanih povprečnih debelinskih prirastkov v proučevanem obdobju, upoštevajoč drevesno vrsto in socialni položaj.

Značilnost sprememb drevesne sestave sestojev v proučevanem obdobju na posameznih ploskvah smo preverili s χ^2 testom. Stopnjo populacijskih sprememb glede na število osebkov (λ_N) in temeljnico (λ_{BA}) v 28 oz. 53 letnem obdobju (1982–2010, 1957–2010) smo izračunali na podlagi enačb (1) in (2), ločeno po posameznih SRP in po drevesnih vrstah. Zaradi značaja na njej zbranih podatkov (tj. sledljivost posameznim osebkom na ploskvi ni bila zagotovljena), smo ploskev 182 izločili iz nadaljnjih analiz populacijske dinamike in hitrosti priraščanja. Lahko pa smo na podlagi podatkov iz dveh meritev (1957 in 2010) analizirali spremembe debelinske strukture sestoja na tej ploskvi, pri čemer smo za

preverjanje značilnosti razlik med obema letoma uporabili test Kolmogorov-Smirnova. Prav tako smo analizirali tudi spremembe v debelinski strukturi sestojev na ploskvah 2–5.

Izračunana stopnja populacijskih sprememb (λ_N) vključuje dva osnovna demografska procesa, mortaliteto (m) in vrast (r), za katera smo letno stopnjo izračunali po (Condit in sod., 1995; Condit in sod., 1999):

$$m = \frac{\ln N_0 - \ln S_t}{t}, \quad \dots(7)$$

$$r = \frac{\ln N_t - \ln S_t}{t}, \quad \dots(8)$$

kjer je t dolžina proučevanega obdobja v letih (28 let), N_0 in N_t sta velikosti populacije (število osebkov) na začetku in ob koncu proučevanega obdobja in S_t je število preživelih osebkov ob koncu obdobja. Tako je število na novo vraslih osebkov definirano kot $N_t - S_t$. Ob izračunu stopnje mortalitete in vrasti smo privzeli, da je verjetnost za odmrtnost in vrast osebkov konstantna. Hkrati je potrebno opozoriti, da rezultata obeh enačb nista dejanska letna mortaliteta in letna vrast, temveč eksponentna koeficienta mortalitete in vrasti (Sheil in sod., 1995). Kljub temu smo lahko vrednosti obeh koeficientov uporabili kot približek za letno stopnjo mortalitete in vrasti, saj so bile vse izračunane vrednosti koeficientov razmeroma nizke ($< 20 \text{ \% leto}^{-1}$) (Condit in sod., 1995; Sheil in sod., 1995). Letno stopnjo mortalitete in vrasti smo izračunali ločeno za tri glavne drevesne vrste, katerih populacije smo razvrstili v pet debelinskih razredov ($1 - 1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$, $2 - 10 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 20 \text{ cm}$, $3 - 20 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 30 \text{ cm}$, $4 - 30 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 40 \text{ cm}$ in $5 - \text{DBH} \geq 40 \text{ cm}$) in združili podatke zbrane na ploskvah 2–5. Obenem smo na podlagi združenih podatkov (ploskve 2–5) izračunali tudi stopnjo mortalitete in vrasti po enakih debelinskih razredih oz. razvojnih stadijih dreves ne glede na drevesno vrsto, s čimer smo ovrednotili populacijske spremembe znotraj posameznih socialnih plasti. Za posamezne izračunane stopnje (za mortaliteto in vrast) smo na podlagi metodologije, ki so jo predlagali Condit in sod. (1995), izračunali tudi 95 % interval zaupanja. Za izračun intervala zaupanja smo kot približek binomske porazdelitve uporabili beta porazdelitev (konjugirana apriorna porazdelitev), pri čemer smo aposteriorno porazdelitev parametrov določili na podlagi števila odmrlih oz. vraslih osebkov.

Ker smo želeli ovrednotiti obstojnost (ang. persistence) oz. stabilnost populacije macesna v času, smo na podlagi zbranih podatkov izračunali oceno koliko časa bi trajalo, upoštevajoč stopnjo mortalitete v proučevanem obdobju, da bi se obstoječa populacija macesna razpolovila (tj. zmanjšanje števila osebkov za 50 %; ang. half-life), za kar smo uporabili naslednjo enačbo (Sheil in sod., 1995):

$$t_{0,5} = \frac{\ln(2)}{m} \quad \dots(9)$$

Pri čemer smo prav tako predpostavili, da je verjetnost odmrtja dreves konstantna. Oceno smo izračunali na podlagi združenih podatkov za macesen zbranih na ploskvah 2–5. Podobno smo na podlagi stopnje mortalitete vladujočih in sovladujočih osebkov macesna v strehi sestoja ($DBH \geq 30$ cm) izračunali tudi oceno, koliko časa bo populacija slednjih še prisotna v sestoji (ang. estimated residence time for canopy trees).

Hitrost priraščanja glavnih drevesnih vrst po posameznih debelinskih razredih (pet razredov – kot zgoraj; osebki so bili v razrede razvrščeni glede na prsni premer v letu 1982) smo določili na podlagi razlike med prsnim premerom na začetku in ob koncu proučevanega obdobja (1982–2010; ploskve 2–5). Tako smo izračunali povprečni letni debelinski (v mm leto⁻¹) in temeljnični prirastek (v cm² leto⁻¹) posameznih dreves. Opravili smo tudi primerjavo debelinskega priraščanja macesna in smreke v posameznih debelinskih razredih, kjer smo za preverjanje značilnosti razlik med obema vrstama znotraj razreda uporabili Mann-Whitneyev U test.

4.3.2.2 Analize kompeticije

Za ovrednotenje kompeticije in njenega vpliva na razvojno dinamiko sestojev na pobočju in planoti smo uporabili Hegyijev indeks kompeticije (Hegyi, 1974), ki spada v skupino klasičnih statičnih indeksov kompeticije. Prednost uporabljenega indeksa je, da je njegova vrednost, poleg velikosti prsnega premera drevesa in premera njegovih kompetitorjev, odvisna tudi od razdalje med posameznimi kompetitorji in drevesom, za katerega izračunavamo indeks kompeticije (ang. distance-dependent competition index). Tako smo vsem drevesom na posameznih SRP (2–5), živim v letu 1982, izračunali vrednost indeksa na podlagi naslednje enačbe (Biging in Dobbertin, 1992):

$$CI_i = \sum_{j=1}^n \frac{DBH_j}{DBH_i \times (dist_{ij} + 1)}, \quad \dots(10)$$

kjer je CI_i indeks kompeticije posameznega izbranega drevesa in DBH_i njegov prsni premer. DBH_j je premer posameznih kompetitorjev, $dist_{ij}$ je razdalja med izbranim drevesom in

posameznimi kompetitorji in n je število kompetitorjev. Indeks kompeticije smo izračunali za začetek proučevanega obdobja, tako da smo uporabili podatke o prsnih premerih dreves iz leta 1982. Kompetitorje posameznim osebkom smo določili na podlagi fiksnega radija (Lorimer, 1983; Biging in Dobbartin, 1992, 1995). Tako so bili vsi osebki, ki so rasli na manjši razdalji od v naprej določene mejne razdalje od ciljnega oz. izbranega drevesa, vključeni v izračun indeksa kompeticije za posamezno drevo. Mejno razdaljo smo določili na podlagi srednjega polmera krošenj dreves v strehi sestoja (uporabili smo podatke iz Firm (2006)), ki smo ga pomnožili s faktorjem 3,5 (Lorimer, 1983). Mejna razdalja za ploskev 2 je tako bila 9 m in za ploskve 3, 4 in 5 je bila 6 m. Za odpravo t.i. robnega vpliva (ang. edge effects; oddaljenost izbranih dreves od roba ploskve je lahko manjša od določene mejne razdalje) smo izračunane vrednosti indeksa kompeticije korigirali, pri čemer smo kot utež uporabili površino (ang. area-weighted edge correction) (Das in sod., 2008). Kar pomeni, da smo vrednost indeksa za drevesa, katerih razdalja od roba ploskve je bila manjša od določene mejne razdalje (9 oz. 6 m), delili z deležem površine kroga z 9 oz. 6 metriskim radijem in s središčem na izbranem drevesu, ki leži znotraj meja ploskve. Tako smo na primer osnovno vrednost indeksa delili z 0,50, če je delež površine okoli drevesa očrtanega kroga znotraj ploskve bil 50 %.

Za ovrednotenje vpliva kompeticije na mortaliteto dreves v obravnavnih sestojih smo opravili primerjavo srednjih vrednosti indeksa kompeticije preživelih in odmrlih dreves v proučevanem obdobju po posameznih ploskvah. Značilnost razlik med obema skupinama smo preverili z Mann-Whitneyevim U testom in z uporabo metod prevzorčenja. Odvisnost priraščanja posameznih drevesnih vrst od kompeticije smo ovrednotili s pomočjo Spearmanovega koeficienta korelacije (ρ).

4.3.2.3 Analiza zgodovine motenj na podlagi prirastnih izvrtkov

Prirastne izvrtke smo pred analizami obdelali in pripravili po uveljavljeni dendroekološki metodologiji (Stokes in Smiley, 1968); podroben opis v poglavju 4.3.1.2. Širine branik na posameznih vzorcih smo izmerili s programskim orodjem WinDENDRO™ (na 0,01 mm natančno). Nato smo najprej opravili vizualno navzkrižno primerjavo vseh prirastnih nizov s pomočjo metode značilnih let (Yamaguchi, 1991) in v naslednjem koraku statistično preverili rezultate še s programskim orodjem PAST 4. Za vzorce iz macesnov smo dodatno preverili ujemanje popravljenih nizov s kronologijo, ki jo je za to območje pripravil Levanič (2005a). Pri zbiranju izvrtkov smo, zato da bi dobili čim bolj točne podatke o starosti dreves, bili pozorni (v posameznih primerih smo vrtanje ponovili), da smo dosegli središče drevesa oz. da je bila razdalja do stržena drevesa manjša od 2 cm. Za vzorce, pri katerih smo zgrešili stržen drevesa, smo število manjkajočih letnic do stržena ocenili na podlagi oblike krivin

vidnih letnic in povprečne širine zadnjih treh vidnih branik (predpostavljajoč krožno rast; grafična metoda) (Duncan, 1989). Starost smo uspešno določili vsem vzorčenim drevesom (209) in v rezultatih smo jo podali kot starost na višini, na kateri smo odvzeli izvrtke (0,5 m od tal). V posameznih primerih z izvrtkom nismo dosegli stržena drevesa in na vzorcu ni bilo vidnih krivin posameznih letnic (npr. trhlo jedro drevesa), zato točne starosti nismo uspeli določiti in smo starost teh dreves v rezultatih podali kot minimalno starost (30 dreves).

Zgodovino motenj obravnavanih sestojev na planoti in pobočju smo rekonstruirali na podlagi starostne in debelinske strukture posameznih drevesnih vrst (Lorimer, 1985; Veblen, 1986a; Okitsu in sod., 1995), celotnega vzorca priraščanja osebkov in hitrosti priraščanja osebkov v zgodnjem razvojnem stadiju (Lorimer in Frelich, 1989; Frelich, 2002).

Statistično obdelavo podatkov smo opravili s programskim orodjem R (R Development Core Team, 2012).

4.3.3 Planina Klek

4.3.3.1 Analize strukturnih značilnosti

Na 84-ih ploskvah (21 ploskev na vsakem od štirih transektov) na Kleku smo popisali skupno 1830 dreves ($DBH \geq 4$ cm) in med temi je bilo 1441 macesnov, 375 smrek, 11 jelk, 2 bukvi in 1 jerebika. V povprečju smo na posameznih ploskvah popisali 22 dreves (razpon: 9–45 os.). Popisali smo tudi 79 osebkov rušja, ki pa jih nismo vključili v analize. Na podlagi zbranih podatkov smo za proučevani sestoj izračunali osnovne strukturne kazalce, kot so sestojna gostota, temeljnica, drevesna sestava in debelinska struktura. Vse kazalce smo izračunali ločeno po transektih in za vse ploskve skupaj. Razlike v sestojni gostoti in temeljnici med posameznimi transekti smo preverili s pomočjo analize variance in Tukeyevega testa. Za ovrednotenje povezanosti med skupno sestojno gostoto oz. temeljnico in relativno zastopanostjo smreke na posameznih ploskvah smo uporabili linearno regresijo. Značilnost razlik v porazdelitvi osebkov macesna in smreke po socialnih položajih smo preverili s Pearsonovim χ^2 -testom, medtem ko smo za preverjanje razlik v globini krošenj (tj. razmerje med dolžino krošnje in višino drevesa) med obema populacijama uporabili t-test.

Za potrebe analize debelinske strukture smo drevesa glede na njihov prsni premer združili v 4-cm debelinske razrede. Značilnost razlik v zgradbi med posameznimi transekti in med populacijama macesna in smreke smo preverili s pomočjo testa Kolmogorov-Smirnova.

Volumen stoječih in ležečih odmrlih dreves oz. njihovih ostankov smo izračunali na podlagi Newtonove enačbe (Harmon in Sexton, 1996):

$$V = \frac{L \times (A_b + (4 \times A_m) + A_t)}{6}, \quad \dots(11)$$

kjer je V volumen, L je višina oz. dolžina in A_b , A_m in A_t so ploščina na dnu, na sredini in na vrhu drevesa oz. ostanka.

Volumen panjev smo izračunali po Huberjevi enačbi (Harmon in Sexton, 1996):

$$V = A_m \times L, \quad \dots(12)$$

kjer je V volumen, L je višina in A_m je ploščina na sredini panja.

Na podlagi primerjave vzorcev odmiranja in strukture odmrlih osebkov obeh prevladujočih vrst smo dobili vpogled v zgodovino sestoja in njegovo nedavno razvojno dinamiko (Veblen, 1986b; Chokkalingam in White, 2001; Antos in Parish, 2002). Obenem pa so nam rezultati teh analiz omogočili bolj objektivno rekonstrukcijo sukcesijske dinamike in oceno prihodnjega razvoja (smer in hitrost sukcesije). Razlike v številčnosti odmrlih osebkov macesna in smreke znotraj različnih razredov fragmentiranosti in razkroja ter razlike glede na vzrok odmrtnosti dreves smo kvantitativno ovrednotili s pomočjo Pearsonovega χ^2 -testa.

4.3.3.2 Analiza starostne strukture in priraščanja dreves ter rekonstrukcija sukcesijske dinamike

Zbrane prirastne izvrtke smo pred analizami obdelali in pripravili po uveljavljeni dendroekološki metodologiji (Stokes in Smiley, 1968); podroben opis je v poglavju 4.3.1.2. Širine branik na posameznih vzorcih smo izmerili s programskim orodjem WinDENDRO™ (na 0,01 mm natančno). Sledili sta vizualna navzkrižna primerjava vseh prirastnih nizov s pomočjo metode značilnih let (Yamaguchi, 1991) in statistično preverjanje ujemanja vzorcev priraščanja posameznih dreves s programskim orodjem PAST 4. Za vzorce, pri katerih smo zgrešili stržen drevesa (pri večini vzorcev je bila ocenjena razdalja do stržena majhna: mediana = 5 mm in pri 95 % vzorcev < 25 mm), smo število manjkajočih letnic do stržena ocenili na podlagi oblike krivin vidnih letnic in povprečne širine zadnjih treh vidnih branik (predpostavljajoč krožno rast; grafična metoda) (Duncan, 1989). Obenem smo poenostavljeno, za potrebe rekonstrukcije razvoja, pri takšnih vzorcih manjkajočim branikam pripisali povprečno širino zadnjih treh vidnih branik.

Od skupno 852 izvrtkov jih je bilo 839 (na eni od ploskev je bilo samo 9 dreves) zbranih na podlagi sistematičnega vzorčenja na ploskvah in le ti so bili vključeni v nadaljnje analize. Skupno število dreves, pri katerih ob vzorčenju (zaradi trohnobe ali drugih poškodb debela) nismo uspeli pridobiti kvalitetnega izvrtka in smo jim zato morali poiskati nadomestno drevo, je bilo zelo nizko, le 25 dreves. Končni vzorec je tako sestavljalo 642 macesnov, 191 smrek in 6 jelk. Starost smo uspešno določili vsem vzorčenim drevesom (839) in v rezultatih smo jo podali kot starost na višini, na kateri smo odvzeli izvrtke (1 m od tal). Skupna površina ploskev, na katerih smo odvzeli izvrtke iz desetih najbližjih dreves, je bila 2,09 ha in površina na posameznih transektih je bila med 0,48 in 0,57 ha. Površino posamezne ploskve smo določili na podlagi razdalje med središčem raziskovalne ploskve in najbolj oddaljenim v vzorec zajetim drevesom (tj. maksimalna razdalja = polmer krožne ploskve).

Pri analizah in prikazu starostne strukture smo podatke o starosti dreves združili v desetletne razrede. Razlike v starostni strukturi med transekti in med drevesnimi vrstami smo preverili s testom Kolmogorov-Smirnova. Odvisnost starosti od prsnega premera pri macesnu in smreki smo ovrednotili s pomočjo linearne regresije.

V analize debelinskega priraščanja obeh vrst in rekonstrukcijo sukcesijske dinamike v sestoji smo vključili 838 dreves, saj en vzorec zaradi poškodovanosti in posledične nezanesljivosti širine branik na nekaterih odsekih prirastnega niza ni ustrezal kriterijem za uporabo v teh analizah. Za kvantitativno ovrednotenje zgodovine motenj v proučevanem sestoji smo na podlagi prirastnih nizov dreves izračunali povprečni radialni prirastek za posamezna leta v obdobju 1750–2010. Pri populaciji dreves, ki je v sestoj vrasla sredi 19. stoletja, smo dodatno preverili vzorec priraščanja posameznih dreves v obdobju prvih 30-ih let po vrsti, s čimer smo dobili dodaten vpogled v sestojne razmere v tistem času. Pri razlagi zgodovine proučevanega sestoja smo obenem uporabili tudi različne zgodovinske vire (npr. prvi gozdnogospodarski načrt za območje Pokljuke iz leta 1888) in izsledke preteklih raziskav (npr. Melik, 1950; Ogrin, 2006; Andrič in sod., 2011), v katerih je bila opisana vrsta in intenzivnost rabe teh površin v preteklih stoletjih (npr. pašništvo in oglarjenje). Predvsem smo se osredotočili na zgodovino rabe tal v 19. in 20. stoletju, saj so naši dendroekološki podatki to obdobje še pokrivali z zadostno stopnjo zanesljivosti in zato smo se pri razlagi pretekle razvojne dinamike sestoja omejili na zadnjih 150 let.

Kompleks procesov, ki usmerjajo in vplivajo na hitrost poteka sukcesijskega razvoja, poleg odmiranja in vrasti posameznih vrst vključuje tudi znotraj in medvrstne interakcije, ki bodisi posredno ali neposredno vplivajo na razvoj. Kot enega od pokazateljev njihovega pomena v proučevanem sestoji smo uporabili značilnosti debelinskega priraščanja v populacijah macesna in smreke, saj te dobro odražajo splošne razlike v življenjski strategiji obeh vrst,

med vrstne odnose in med drugim omogočajo tudi napovedi prihodnjih sprememb na podlagi ocene vitalnosti oz. rastne moči posameznih delov populacij. V ta namen smo primerjali in ovrednotili razlike v debelinskem priraščanju (povprečni debelinski prirastek v obdobju 1950–2010; 60 let) znotraj in med populacijama macesna in smreke, pri čemer smo osebkove obeh razdelili glede na njihov socialni položaj. Značilnost razlik smo preverjali na podlagi analize variance in s Tukeyevim *post-hoc* testom.

Razmerja rastne moči med posameznimi drevesnimi vrstami se v času pogosto spreminjajo (Reich in sod., 1998; Lusk, 2004; Boyden in sod., 2009), bodisi zaradi sprememb razmer v njihovem okolju na različnih ravneh (npr. medsosedske vplivi, podnebne spremembe) ali zaradi ontogenetskega razvoja dreves, in te spremembe lahko pomembno vplivajo na potek gozdnih sukcesij. Ker smo želeli oceniti kako se pri obeh prevladujočih vrstah spreminja njuna rastna moč zaradi ontogenetskega razvoja in drugih dejavnikov ter kakšen je lahko vpliv teh sprememb na potek razvoja sestoja, smo s pomočjo multivariatne linearne regresijske analize ovrednotili odvisnost debelinskega priraščanja od premera, višine, socialnega položaja, starosti in globino krošnje (ločeno za populacijo macesna in smreke). Kot odvisno spremenljivko smo pri obeh uporabili povprečni letni debelinski prirastek v obdobju 1990–2010. Zaradi osnovnih predpostavk omenjene metode smo morali odvisno in nekatere neodvisne spremenljivke transformirati, za kar smo uporabili logaritemsko transformacijo. S tem smo dosegli normalnost porazdelitve posameznih spremenljivk in homogenost njihovih varianc. Vrednost koeficientov oz. ocenjeni vpliv spremenljivk je zaradi uporabljene transformacije potrebno razlagati kot odstotno spremembo vrednosti odvisne spremenljivke, tj. velikost debelinskega prirastka. V osnovni model smo vključili vseh 5 neodvisnih spremenljivk, ki smo jih v naslednjih korakih postopoma (najprej vsako posamezno posebej) izločali in dobljene modele med seboj primerjali, dokler nismo dobili končnega modela (najvišja stopnja pojasnjene variabilnosti in najnižja vrednost Akaikejevega informacijskega kriterija - AIC), ki je vključeval samo spremenljivke z značilnim vplivom in v katerem smo odstranili močno korelirane spremenljivke (zmanjšanje vpliva kolinearnosti) (Zuur in sod., 2009).

Neposredno rekonstrukcijo smeri in hitrosti sukcesijskih sprememb v sestoji smo pripravili na podlagi retrogradnih analiz razvoja na posameznih ploskvah (Donnegan in Rebertus, 1999; Pierce in Taylor, 2010), in sicer za obdobje 1950–2010. Kot osnovni podatek smo uporabili prirastne nize dreves, s pomočjo katerih smo ovrednotili stopnji populacijskih sprememb glede na število dreves in temeljnico med letoma 1950 in 2010. Primarno smo se osredotočili na spremembe deleža smreke v sestoji. Na podlagi dolžine posameznih nizov smo določili drevesno sestavo (glede na število dreves) na ploskvah ob začetku in koncu proučevanega obdobja (60 let razlike) ter v naslednjem koraku izračunali spremembo deleža

smreke na posamezni ploskvi. Obenem smo za vsako ploskev posebej izračunali tudi skupno temeljnico ob začetku in koncu proučevanega obdobja ter zastopanost (delež) smreke v njej. Temeljnico za obe leti smo določili na podlagi premera posameznih dreves, ki so bila prisotna na ploskvi leta 1950 in 2010. Drevesom smo premer v letu 1950 določili na podlagi kumulativnega radialnega prirastka do tega leta, pri čemer smo poenostavljeno privzeli krožno rast. Podobno smo določili tudi premer dreves v letu 2010, kjer smo upoštevali tudi vsa v tem obdobju vrasla drevesa na posameznih ploskvah. Tako izračunana temeljnica ne predstavlja realne oz. absolutne vrednosti temeljnice na ploskvah, kljub temu pa predstavljajo tako izračunane spremembe deleža smreke na ploskvah razmeroma natančno oceno hitrosti vraščanja smreke v sestoju. Značilnost razlik v drevesni sestavi (glede na gostoto in temeljnico) proučevanega sestoja med letoma 1950 in 2010 smo preverili s pomočjo Wilcoxonovega testa predznačenih rangov. Povezavo med začetnim in končnim deležem smreke smo ovrednotili s pomočjo linearnega regresijskega modela, kjer nas je predvsem zanimalo ali je višina oz. smer sprememb deleža smreke na ploskvah pozitivno ali negativno povezana s prvotnim stanjem.

4.3.3.3 Analize pomlajevanja

Na 84-ih krožnih ploskvah (s polmerom 8 m; $P = 201,1 \text{ m}^2$) smo popisali 2727 osebkov mladja ($H \geq 10 \text{ cm}$ in $DBH < 4 \text{ cm}$), med katerimi je bilo 52 odmrlih osebkov. Skupna v vzorec zajeta površina je bila 1,69 ha. Med popisanimi vrstami so bile macesen (1802 os.), smreka (897 os.), rušje (5 os.), jelka (5 os.), bukev (17 os.) in gorski javor (1 os.). V prvem koraku smo na podlagi podatkov zbranih na posameznih ploskvah ovrednotili splošno variabilnost sestoja z vidika gostote in drevesne sestave mladja. Za potrebe analiz osnovnih strukturnih značilnosti pomladka (gostota, drevesna sestava, višinska struktura, poškodovanost, vitalnost) v sestoji pa smo v drugem koraku podatke iz ploskev združili. Pri nekaterih analizah in prikazu rezultatov smo mladje razvrstili v dva višinska razreda ($1 - 0,1 \text{ m} \leq H < 1,3 \text{ m}$; $2 - H \geq 1,3 \text{ m}$ in $DBH < 4 \text{ cm}$). Za ovrednotenje razlik med macesnom in smreko v številčnosti znotraj obeh višinskih razredov in razlik v vitalnosti mladja obeh vrst smo uporabili χ^2 -test. Ker smo želeli dobiti bolj podroben vpogled v višinsko strukturo mladja obeh vrst, smo osebke združili v 20-cm višinske razrede. Značilnost razlik med porazdelitvama števila osebkov po višinskih razredih smo preverili s testom Kolmogorov-Smirnova z uporabo metode zankanja, pri čemer smo najprej primerjali celotni populaciji in potem še vitalni del obeh populacij. Zaradi majhnega števila mladja drugih vrst smo se pri teh omejili le na prikaz in opis njihovih osnovnih značilnosti.

Za ovrednotenje vpliva različnih sestojnih in drugih ekoloških dejavnikov na številčnost mladja macesna in smreke v proučevanem sestoji smo uporabili posplošene linearne

regresijske modele za številne podatke. S pomočjo eksploratorne analize podatkov (EDA) smo preverili osnovne značilnosti porazdelitve podatkov in povezanost med posameznimi spremenljivkami (Zuur in sod., 2010). Ker so rezultati preliminarnih analiz pokazali, da je pri nekaterih spremenljivkah prisoten velik raztros vrednosti (vrednost variance je bila višja od srednje vrednosti), smo kot verjetnostno porazdelitev namesto Poissonove uporabili negativno binomsko porazdelitev (Venables in Ripley, 2002). Kot odvisno spremenljivko smo uporabili gostoto mladja macesna oz. smreke (število osebkov na posamezni ploskvi). Osnovni nabor neodvisnih spremenljivk pa je vključeval: gostoto mladja macesna ali smreke, obliko površja, površinsko skalovitost, pokrovnost polgrmov in pritalne vegetacije, naklon površja, skupno sestojno gostoto in temeljnico ter ločeno po drevesnih vrstah. Nekateri zvezni neodvisni spremenljivki smo, z namenom zmanjšanja heterogenosti njihove variance, pred vključitvijo v regresijski model transformirali z logaritmsko transformacijo. Vpliv potencialne kolinearnosti med pojasnjevalnimi spremenljivkami smo ovrednotili tako, da smo za vsak posamezen nabor spremenljivk izračunali tudi t.i. faktorje inflacije variance (VIF; ang. variance inflation factor). Tako smo v končni postopek izbire najprimernejšega modela vključili samo takšne kombinacije spremenljivk, v katerih so bile vrednosti VIF manjše od tri (Zuur in sod., 2010). Končni modela za obe drevesni vrsti smo izbrali na podlagi testa razlik v odklonu posameznih primerjanih modelov in statistične značilnosti vpliva posameznih spremenljivk (Zuur in sod., 2009).

Vpliv različnih drevesnih, mikrorastiščnih in sestojnih dejavnikov na vitalnost mladja macesna in smreke smo ovrednotili s pomočjo binarne logistične regresije (Hosmer in Lemeshow, 2000), ločeno za obe drevesni vrsti. Kot odvisno spremenljivko smo uporabili vitalnost mladja, pri čemer smo iz osnovne kategorialne spremenljivke, ki je vsebovala štiri razrede, pripravili novo z dvema razredoma (1 – vitalno, 0 – nevitalno). V prvi razred so bili vključeni samo vitalni osebki, medtem ko so bili v drugi razred vključeni oslavljeni in odmirajoči osebki. V analizo nismo vključili odmrlih osebkov. Kot pojasnjevalne spremenljivke na ravni posameznih osebkov smo uporabili: višino osebkov (zvezna), obliko mikrorastišča in talno podlago (obe kategorialni). Obenem smo kot pojasnjevalne spremenljivke, ki se nanašajo na posamezne ploskve, uporabili tudi: obliko površja, površinsko skalovitost, pokrovnost polgrmov in pritalne vegetacije (vse kategorialne), naklon površja, gostoto mladja in sestojno gostoto ter temeljnico (vse zvezne). Dejavniki poškodovanosti v analizo nismo vključili, ker je bil že posredno vključen v odvisno spremenljivko.

5 REZULTATI

5.1 LUČKA BELA

5.1.1 Strukturne značilnosti pragozdnega sestoja

V proučevanem sestoji je prevladovala bukev, ki je glede na število dreves predstavljala 54 % vseh osebkov in 58 % v skupni temeljnici. Jelka in smreka sta predstavljali 18 % oziroma 26 % vseh osebkov in 12 % oziroma 28 % v skupni temeljnici (Preglednica 3). Primerjava zastopanosti posameznih drevesnih vrst po različnih socialnih plasteh je pokazala jasne razlike med obema vrstama iglavcev in bukvi. Podstojni oz. zastrti osebki jelke in smreke so predstavljali 79 % oziroma 51 % celotne populacije obeh vrst, medtem ko je bil delež zastrtih osebkov bukve nižji (32 %). Macesen (vsi osebki so bili v zgornji plasti sestoja) in gorski javor (osebki prisotni v vseh treh plasteh) sta bila v sestoji zastopana le sporadično in sta skupaj predstavljala manj kot 2 % vseh osebkov in skupne temeljnice (Preglednica 3, Slika 6). Pomladek je bil v sestoji izjemno redek, saj smo našli samo 4 osebke jelke (Preglednica 3).

Preglednica 3: Strukturne značilnosti sestoja na podlagi podatkov zbranih na štirih SRP.

Table 3: Structural characteristics of the stand based on the four PSPs.

Drevesna vrsta	Živa drevesa*			Odmrlo drevesa		
	Število dreves (N ha ⁻¹)	Temelnjica (m ² ha ⁻¹)	Mladje** (N ha ⁻¹)	Stoječa (N ha ⁻¹)	Ležeča (N ha ⁻¹)	Temelnjica (m ² ha ⁻¹)
<i>Fagus sylvatica</i>	336	34,3	0	24	28	1,3
<i>Abies alba</i>	116	7,3	4	44	28	3,8
<i>Picea abies</i>	164	16,8	0	68	20	2,1
<i>Larix decidua</i>	4	0,6	0	0	0	0,0
<i>Acer pseudoplatanus</i>	8	0,4	0	4	0	0,1
Skupaj	628	59,4	4	140	76	7,3

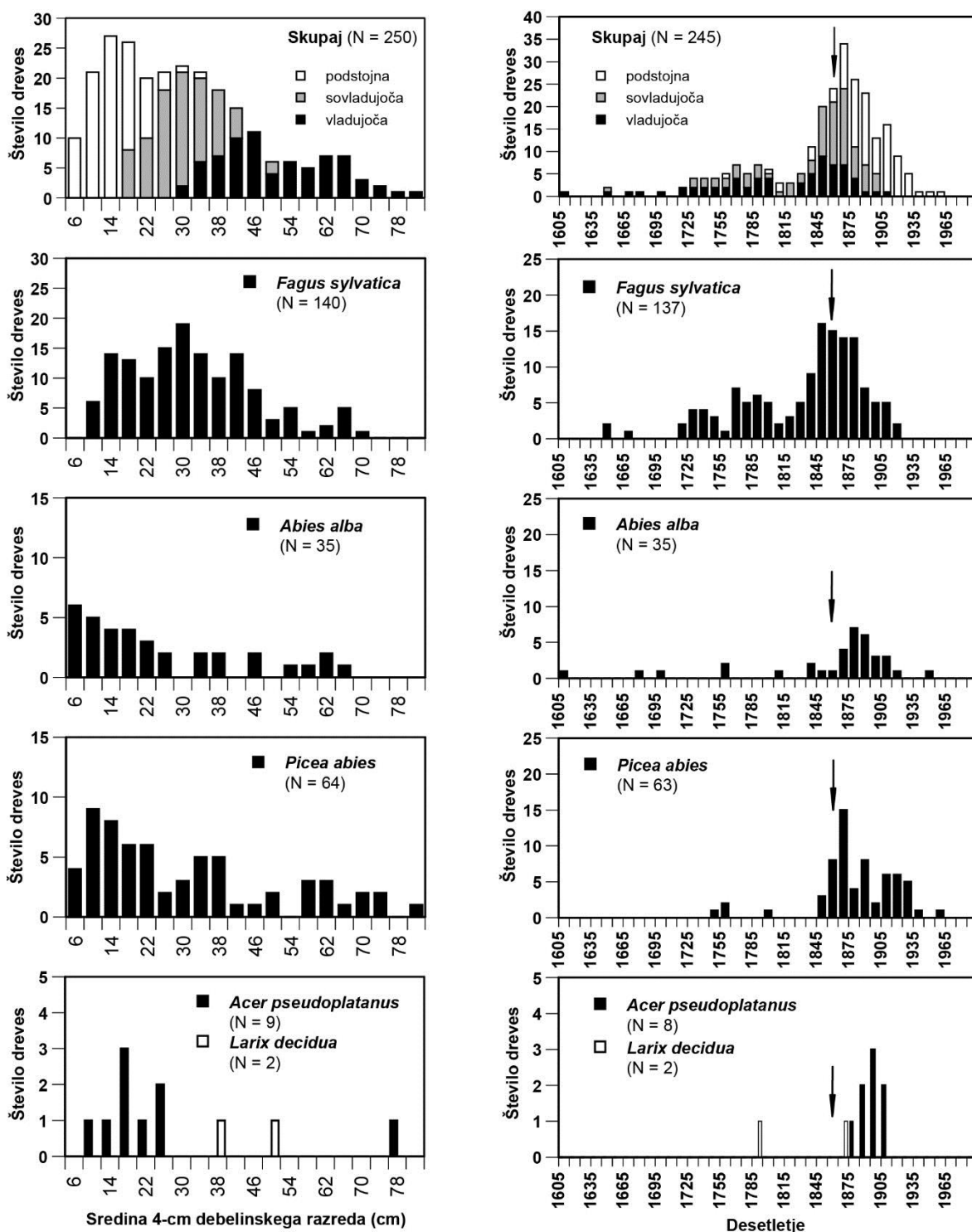
*...Prsni premer (DBH) ≥ 4 cm.

**...Višina ≥ 0,5 m in DBH < 4 cm.

Stoječe odmrlo drevje je bilo bolj pogosto (140 osebkov ha⁻¹) kot ležeče odmrlo drevje (76 debel ha⁻¹) in je predstavljalo 65 % vseh odmrlih osebkov ter 60 % skupne temeljnice odmrlih dreves. Glede na premer so bila stoječa in ležeča odmrlo drevesa skoncentrirana v najmanjših debelinskih razredih. Po številu (74 % vseh osebkov) in v temeljnici (81 %)

odmrlih dreves sta prevladovali smreka in jelka, vendar so bile odmrle jelke večje kot smreke (Preglednica 3).

Za sestoj je bila značilna neenakomerna (nepravilna) porazdelitev dreves po debelinskih razredih, z največjim številom dreves v razredih med 14 cm in 22 cm, in izrazito pomanjkanje dreves v najmanjših debelinskih razredih, ki je bilo še posebej očitno pri bukvi (Slika 6). Vse tri glavne vrste so bile zastopane v celotnem razponu debelinskih razredov; bukev je imela bolj unimodalno debelinsko porazdelitev, saj je največ osebkov imela v srednjih debelinskih razredih (30-cm razred), medtem ko sta imeli jelka in smreka več osebkov v nižjih debelinskih razredih (4–24 cm) in je za njiju bolj bila značilna neenakomerna debelinska porazdelitev. Gorski javor je bil prisoten predvsem v najnižjih debelinskih razredih, a je na proučevanem območju bilo prisotnih tudi nekaj večjih osebkov tako gorskega javorja kot macesna (Slika 6).



Slika 6: Debelinska in starostna struktura vseh dreves in posameznih drevesnih vrst (velikosti vzorcev so podane v oklepajih). Vzorci so bili zbrani na sistematični mreži točk, ki je bila postavljena v sestoju. Starost posameznih dreves je podana kot desetletje v katerem je drevo doseglo (vraslo na) višino na kateri so bili odvzeti vzorci ($h = 0,5$ m). Puščice označujejo vetrolom v desetletju med 1850 in 1860. Med posameznimi vrstami so razlike v merilu na ordinatni osi.

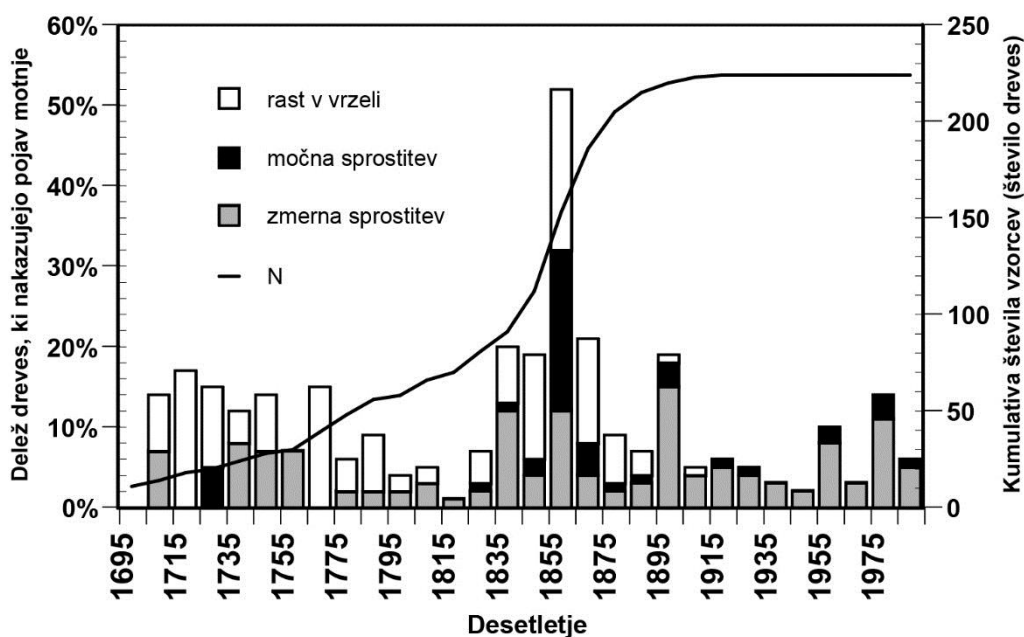
Figure 6: Diameter and age distribution for all trees and species (sample sizes are given in parentheses) sampled on a systematic grid of points in the stand. Age is given as the decade of recruitment at the coring height of 0.5 m. The arrows indicate the 1850s windthrow event. Please note the differences in scale for different species.

5.1.2 Zgodovina motenj in starostna struktura

Funkcije mejnih črt, ki so jih oblikovali Splechtna in sod. (2005), se dobro ujemajo z našimi podatki, saj se posamezne vrednosti odstotne spremembe rasti na splošno približujejo mejnim črtam za vse tri drevesne vrste (Slika 5). Pri jelki in smreki so bila manjša odstopanja, kjer naši podatki niso dosegli vrednosti mejne črte pri višjih vrednostih predhodne rasti. Kljub temu smo se odločili za uporabo obeh mejnih črt in s tem za bolj konservativen pristop v analizah, zato nekatere motnje morda niso bile zaznane. Za pripravo 300-letne kronologije motenj smo uporabili vzorce 224 dreves iz strehe sestoja. Ugotovljenih je bilo skupno 277 sprostitev, potem ko so bile glede na mejno črto ovrednotene vse potencialne sprostitev (tj. maksimalne vrednosti odstotnih sprememb rasti večje od 50 %, izračunane z enačbo 10-letnih drsečih sredin Nowackija in Abramsa (1997)). Od teh so bile 203 sprostitev zmerne, 74 je bilo močnih. Poleg tega smo določili razmeroma veliko število dreves (126), ki so v mladosti rastle v sestojni vrzeli. Tako pri bukvi (74 % osebkov s sprostitevijo) kot pri jelki (71 % osebkov s sprostitevijo) je bilo več dreves, ki so nakazovala sprostitev kot pa rast v vrzeli na začetku razvoja, medtem ko je bilo pri smreki razmerje 50:50.

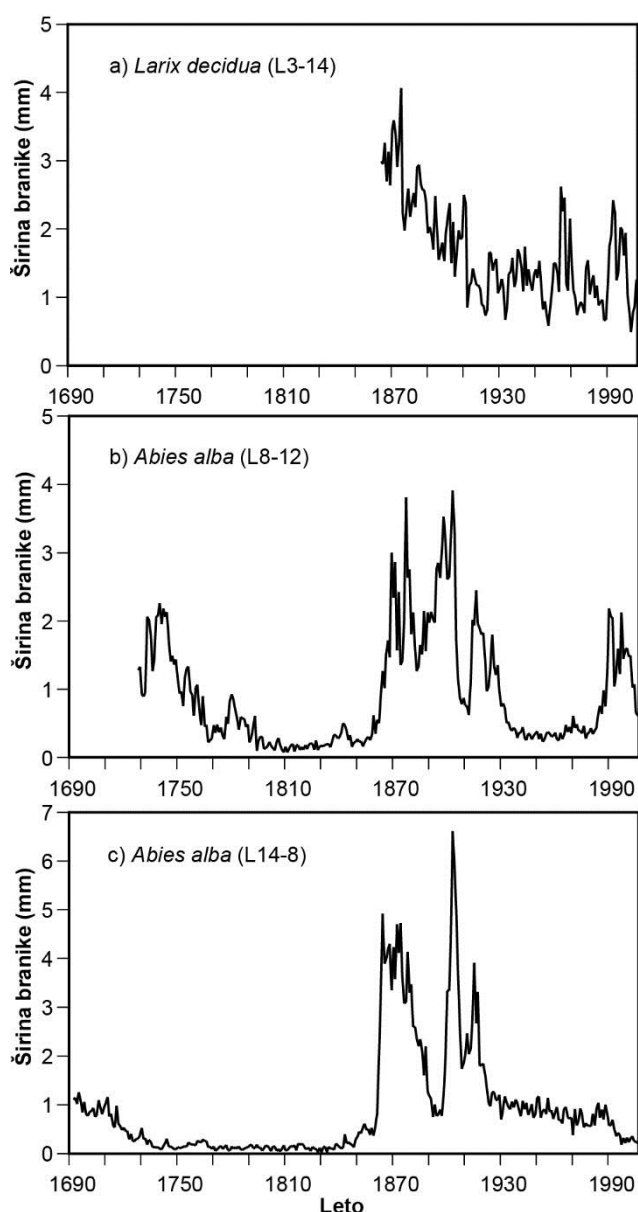
V kronologiji motenj je na prehodu med 50-imi in 60-imi leti 19. stoletja izrazit vrh, saj je kar 51 % vseh dreves nakazovalo motnjo, 67 % vseh zaznanih sprostitev med letoma 1855 in 1865 pa je bilo določenih kot sprostitev, ki pomeni vrast osebkov v streho sestoja (Slika 7, Slika 8b, c). Obenem je bilo v tem obdobju določenih 41 % vseh močnih sprostitev in 24 % vseh dogodkov, ki nakazujejo nastanek sestojne vrzeli oz. odprtine. Ta motnja je bila zaznana na 19-ih od skupno 25-ih točkah mreže in je najverjetneje vplivala na območje večje od 4 hektarjev. Tudi časovni vzorec vraščanja oz. pomlajevanja v sestoju sovпада z izrazitim vrhom v kronologiji motenj, saj se je po tem dogodku število uspešno nasemenjenih in vraslih osebkov občutno povečalo (Slika 6). V zgodnjem in zadnjem delu kronologije je razmeroma majhen delež dreves, pri katerih smo zaznali sprostitev ali rast v vrzeli na začetku razvoja oz. nakazujejo dogodek (delež redko presega 20 %) in časovno isti dogodki so prostorsko variirali (različne lokacije), ampak običajno so bili določeni na več točkah mreže hkrati. Toda v desetletjih tik pred in po (30 let) motnji večje jakosti je bila večja pojavnost dogodkov, ki nakazujejo nastanek vrzeli. Po 20-ih letih 20. stoletja je prišlo obdobje, v katerem skoraj ni bilo vrasti v najnižje debelinske razrede, ki se nadaljuje še zdaj, kar sovпада z razmeroma nizko intenziteto motenj v 20. stoletju (Slika 6, Slika 7). Večina dreves v strehi sestoja se je nasemenila oz. pomladila pred motnjo večje jakosti (55 %) oziroma v

dveh desetletjih po njej, medtem ko je 69 % dreves, pomlajenih v 70-ih letih 19. stoletja ali kasneje, zdaj zastrtih oz. podstojnih. Ker je bilo verjetno ob tej motnji večje jakosti odstranjeno večje število dreves, je bilo za rekonstrukcijo vzorcev pomlajevanja in vraščanja (na višino 0,5 m, kjer smo odvzeli izvrtke) ter zgodovine motenj v obdobju pred 50-imi leti 19. stoletja razpoložljivih manj dendroekoloških dokazov, zato je potrebno rezultate za to obdobje razlagati previdno (Slika 6, Slika 7).



Slika 7: Kronologija motenj za proučevani sesto. Izdelana na podlagi vzorcev dreves iz strehe sestoja. Črta prikazuje velikost vzorca (število dreves) v posameznem desetletju. Prikazan je samo del kronologije z več kot 15 vzorci.

Figure 7: Disturbance chronology for the stand based on the canopy trees. The line shows the sample depth for each decade. The chronology was truncated when the sample depth dropped below 15 trees.



Slika 8: Primer rasti (tj. radialni prirastek) macesna s postopno upadajočim vzorcem priraščanja (a) in primera rasti jelke z jasno izraženimi obdobji zavrte rasti in sprostitvami ter upadom prirastka skozi 20. stoletje (b, c).

Figure 8: Examples of radial growth showing a gradually declining pattern for *L. decidua* (a), and releases from suppression and declining growth during the 20th century for *A. alba* (b, c).

Časovni vzorec pomladitve in vrasti posameznih drevesnih vrst se je bistveno razlikoval (Slika 6). Vzorec vrasti bukve je bil razmeroma zvezen, z zmernimi do nizkimi stopnjami od začetka 18. stoletja in visokimi stopnjami v desetletju pred motnjo večje jakosti ter v treh zaporednih desetletjih po motnji. Stopnje vrasti drugih dveh glavnih drevesnih vrst, jelke in smreke, so bile pred 50-imi leti 19. stoletja zelo nizke in nezvezne, takoj po dogodku pa občutno višje. Še več, uspešna nasemenitev in vrast jelke in smreke sta se nadaljevali več desetletij po motnji. Pomladitev in vraščanje gorskega javorja je bilo skoraj povsem omejeno

na nekaj desetletij takoj po motnji večje jakosti (Slika 6). Ker sta v podatkih o starostni strukturi samo dva osebka macesna, je vzorec pomladitve oz. vrasti te drevesne vrste nejasen. Toda za vzorec radialnega priraščanja macesnovih osebkov v sestoji, iz katerih smo dodatno odvzeli prirastne izvirke, je značilna hitra rast v mladosti, ki ji sledi upad rasti, kar kaže na vzpostavitev osebkov v odprtih razmerah oz. v sestojni vrzeli (Slika 8a).

5.1.3 Populacijska dinamika glavnih drevesnih vrst

V 16-letnem proučevanem obdobju ni bilo večjih sprememb v zgradbi in drevesni sestavi na stalnih raziskovalnih ploskev. Ugotovili smo zmanjšanje velikosti populacij vseh drevesnih vrst (z izjemo macesna); skupno število živih dreves se je zmanjšalo iz 736 na 628 osebkov na hektar. Hkrati pa se je skupna temeljnica povečala iz 56,3 m² ha⁻¹ (v letu 1991) na 59,4 m² ha⁻¹ (v letu 2007). Na novo vraslih osebkov ni bilo, niti v plasti mladja niti v drevesni plasti. Ko primerjamo spremembe velikosti populacij in temeljnice treh glavnih drevesnih vrst, lahko opazimo različne vzorce odmiranja (Preglednica 4).

Preglednica 4: Spremembe sestojnih gostot in temeljnice za tri najpomembnejše drevesne vrste in dva debelinska razreda v obdobju 1991–2007 (16 let razlike).

Table 4: Density and basal area changes for the three major species and two size classes in the stand during the 16 year period (1991–2007).

Drevesna vrsta	DBH (cm)	Velikost populacije (N ha ⁻¹)			Temelnica (m ² ha ⁻¹)		
		1991	2007	Sprememba (leto ⁻¹)	1991	2007	Sprememba (leto ⁻¹)
<i>Fagus sylvatica</i>	1–24	144	92	-0,0280	3,06	2,04	-0,0253
	≥ 24	248	244	-0,0010	29,17	32,24	0,0063
<i>Abies alba</i>	1–24	92	84	-0,0057	1,21	1,19	-0,0010
	≥ 24	36	32	-0,0074	6,19	6,09	-0,0010
<i>Picea abies</i>	1–24	100	76	-0,0172	1,48	1,38	-0,0044
	≥ 24	100	88	-0,0080	14,15	15,44	0,0055

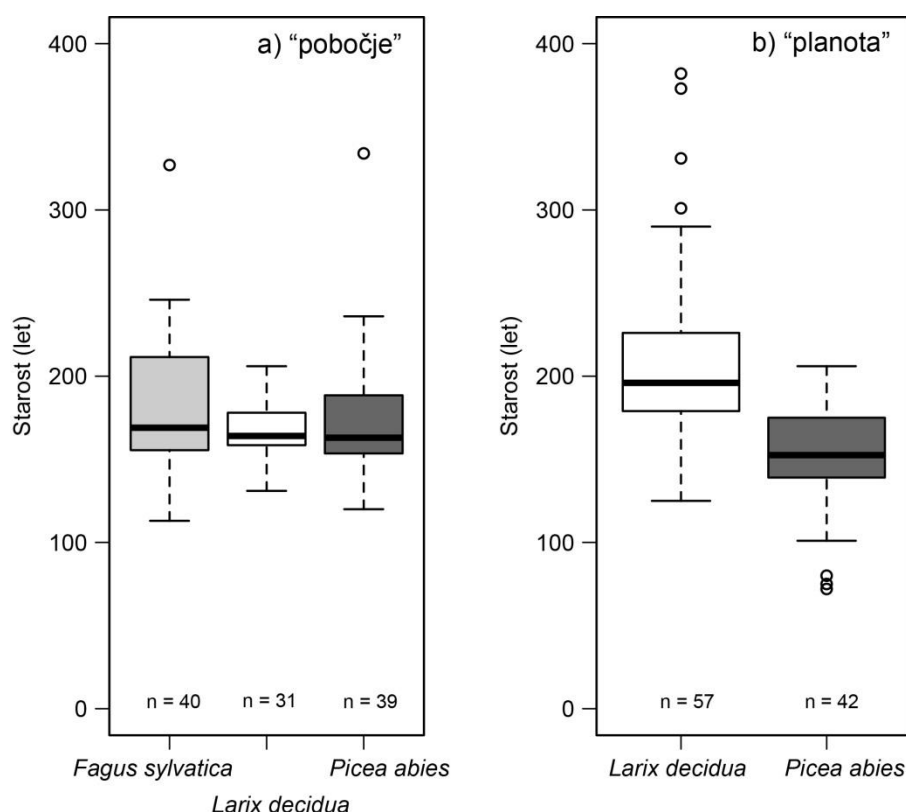
Tako bukev kot smreka sta izkazovali največji upad skupne gostote osebkov, ki je bil večinoma skoncentriran na osebkke z manjšimi premeri (DBH 1–24 cm), medtem ko je bil upad osebkov jelke manjši in v obeh debelinskih razredih podoben. Tako smo pozitivne spremembe temeljnice ugotovili le pri bukvi in smreki za drevesa v strehi sestoja, medtem ko je bil pri jelki ugotovljen manjši upad v obeh velikostnih razredih. V primerjavi z 16-letnim proučevanim obdobjem na stalnih raziskovalnih ploskvah je analiza dolgoročnih sprememb drevesne sestave sestoja (1953–2007) pokazala, da je prišlo do opaznega premika v deležih treh glavnih drevesnih vrst v skupni temeljnici. V zadnjih 54 letih se je relativna

temeljnica bukve povečala iz 45 % na 58 %, jelke zmanjšala iz 27 % na 12 %, temeljnica smreke pa je ostala sorazmerno konstantna.

5.2 GOZDNI REZERVAT POLŠAK

5.2.1 Zgodovina motenj v gozdovih na pobočju in na planoti

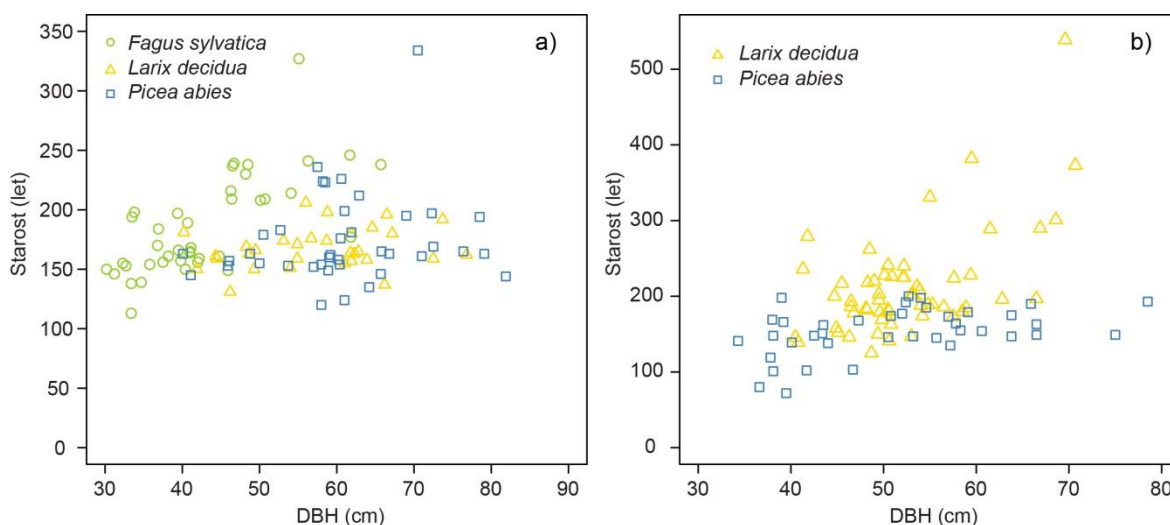
Rezultati analiz starostne strukture vladujočih dreves v strehi sestojev na pobočju in planoti kažejo na očitne razlike v časovnem vzorcu pomladitve med obema območjema rezervata. Na pobočju nismo ugotovili večjih razlik v starosti treh glavnih drevesnih vrst, saj se je pretežni delež osebkov njihovih populacij vzpostavil oz. pomladil v enakem in razmeroma kratkem časovnem obdobju, tj. v prvi polovici 19. stoletja (Slika 9a). Slednje še posebej velja za macesen, katerega večina osebkov se je uspešno nasemenila in vrasla med letoma 1820 in 1850, zato je njegova populacija izrazito enodobna. Za razliko pa populaciji bukve in smreke izkazujeta nekoliko večji razpon starosti, obenem pa osebki obeh vrst dosegajo starosti preko 200 let, posamezni tudi preko 300 let. Na planoti med populacijama obeh glavnih drevesnih vrst obstajajo jasne razlike (Slika 9b). Tako je večina osebkov populacije macesna starejša od osebkov smreke za približno 50 let. Obenem pa se obe vrsti razlikujeta tudi v maksimalni starosti, saj posamezni osebki macesna dosegajo starosti preko 300 let, medtem ko so bile največje za smreko ugotovljene starosti malo čez 200 let. Primerjava starostne strukture obeh populacij macesna je pokazala jasne razlike med njima, saj je populacija na planoti starejša in ima širši razpon starosti oz. je bolj raznodobna (Slika 9). Prav tako je na območju planote v bližini zgornje gozdne meje rasel macesen, pri katerem je bila ugotovljena največja starost v okviru naše raziskave in to je 539 let. Primerjava starosti obeh populacij smreke pa ne nakazuje večjih razlik med njima, saj se je pretežni delež osebkov na obeh območjih pomladil v obdobju med letoma 1810 in 1850 (Slika 9).



Slika 9: Starostna struktura (starost na višini 0,5 m) vladujočih dreves strehe sestoj na območju pobočja (a) in planote (b). Velikost vzorca (n) za posamezne drevesne vrste je podana na dnu grafikona. Mediana je označena z vodoravno odebeljeno črto, pravokotniki označujejo interkvartilni razmik (IQR), črte z ročaji označujejo ekstremne vrednosti (minimum in maksimum, brez osamelcev) in krogi osamelce (vrednosti večje od zgornji kvartil plus $1,5 \times \text{IQR}$ oz. manjše od spodnji kvartil minus $1,5 \times \text{IQR}$).

Figure 9: Box plots of the age distribution of dominant canopy trees in the slope (a) and plateau (b) area (age at the coring height of 0.5 m). Sample size (n) of each species is given at the bottom of the figure. Bold horizontal lines in boxes represent the medians and boxes represent the interquartile range (IQR). The whiskers extend to the maximum and minimum value (excluding outliers), and open circles indicate the outliers (values greater than the upper quartile plus $1.5 \times \text{IQR}$ or less than the lower quartile minus $1.5 \times \text{IQR}$).

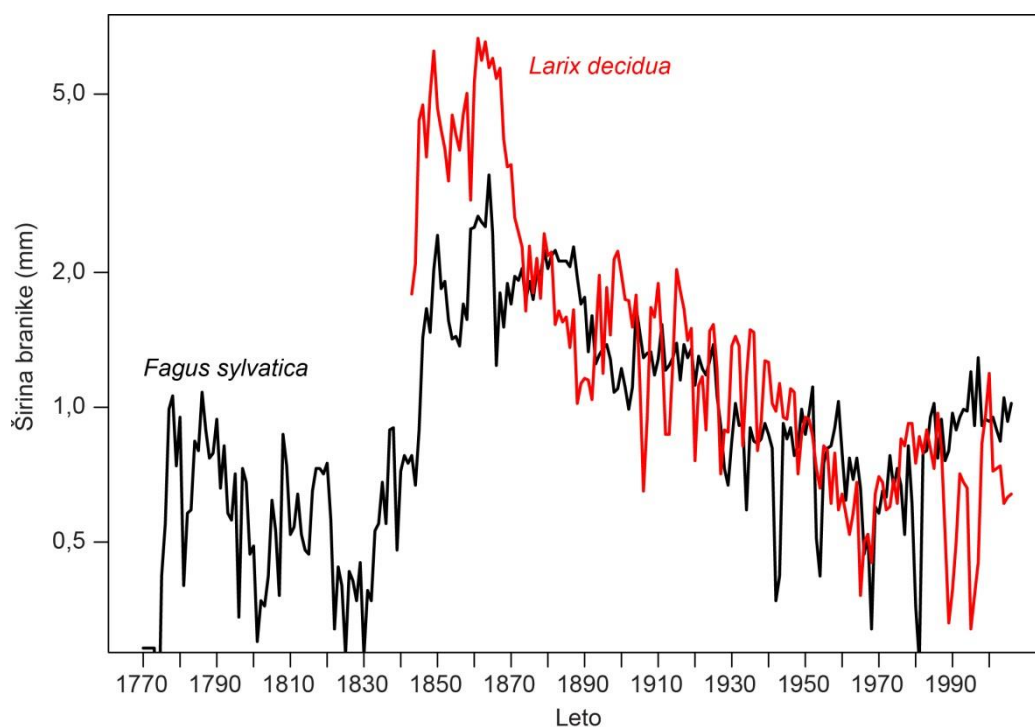
Analiza odvisnosti starosti vladujočih dreves od prsnega premera je pokazala, da je ta slabo izražena na obeh območjih in pri vseh glavnih drevesnih vrstah (Slika 10). Za macesne na pobočju je značilno, da se drevesa podobne starosti lahko razlikujejo v prsnem premeru tudi do 40 cm in enako velja tudi za smreko (Slika 10a). Nekoliko bolj je pozitivna odvisnost izražena pri bukvi, vendar kljub temu tudi pri tej vrsti starost dreves s podobnim premerom močno variira (razlike v starosti so lahko do 100 let). Za populacijo smreke na planoti veljajo enake ugotovitve kot za populacijo na pobočju, medtem ko je primerjava obeh populacij macesna pokazala na jasne razlike med njima (Slika 10b). Tako je pri populaciji na planoti pozitivna odvisnost med starostjo in premerom nekoliko bolj izražena.



Slika 10: Prikaz starosti (na višini 0,5 m od tal) vladujočih dreves v strehi sestoja v odvisnosti od prsnega premera na območju pobočja (a) in planote (b).

Figure 10: Scatter plots of age (at the coring height of 0.5 m) versus DBH for the dominant trees in the canopy layer in the slope (a) and plateau (b) area.

Razlike med obema območjema rezervata so se pokazale tudi pri primerjavi splošnih vzorcev priraščanja in rasti v mladosti posameznih drevesnih vrst na pobočju in planoti. V populaciji buke smo ugotovili dva različna vzorca priraščanja, ki nakazujeta na pojav motnje v sestoju (antropogene ali naravne). Za prvega je značilna razmeroma počasna rast v mladosti (zavrta rast pod zastorom) in potem nenadno povečanje prirastka (sprostitev in vrast v streho sestoja) ter postopno upadanje prirastka (Slika 11). Za drugi vzorec pa je značilna hitra rast v mladosti in kasneje postopno upadanje prirastka (pomladitev v sestojni vrzeli). Enaka vzorca priraščanja sta bila v prevladujočem deležu ugotovljena tudi pri populaciji smreke na pobočju. Večina dreves na pobočju s prvim vzorcem priraščanja je imela jasno izraženo sprostitev v prvi polovici 19. stoletja. Vendar smo odzive dreves na posameznih lokacijah ugotovili v različnih desetletjih. V populaciji macesna na pobočju je bil ugotovljen izključno drugi vzorec priraščanja (Slika 11), kar kaže da so vsi osebki v mladosti rasli v odprtih sestojnih razmerah. Obenem so rezultati analiz starosti osebkov z drugim vzorcem priraščanja (za bukev, smreko in macesen) pokazali, da je večina teh v sestoj vrasla (na 0,5 m od tal) v prvi polovici 19. stoletja. Za razliko od pobočja je na planoti za obe prevladujoči drevesni vrsti značilen vzorec priraščanja brez izrazitega splošnega trenda in med njimi ni bilo ujemanja oz. vzorci priraščanja posameznih dreves niso nakazovali na pojav motnje večje jakosti, ki bi bila velikopovršinsko sinhrona.



Slika 11: Primer bukve (črna črta) s počasno začetno rastjo, sprostitvijo (sredi 19. stoletja) in postopnim upadanjem prirastka. Primer tipičnega vzorca priraščanja macesnov (rdeča črta) na pobočju, za katere je značilno hitro priraščanje v zgodnjem razvojnem stadiju in kasneje postopno upadanje prirastka. Os Y je v logaritemskem merilu.

Figure 11: Example of a *Fagus sylvatica* tree (black line) showing slow initial growth, a release (in the middle of the 19th century) and a gradually declining growth pattern after that, and an example of a typical growth pattern of *Larix decidua* trees (red line) growing in the slope area, which shows a distinct rapid early growth and gradually declining growth afterwards. Axis Y is in logarithmic scale.

5.2.2 Strukturne spremembe sestojev, populacijska dinamika in rast drevesnih vrst

V proučevanem obdobju se je na večini ploskev sestojna gostota znatno zmanjšala, najbolj izrazito na ploskvi 2 (za 27 %), na drugih ploskvah pa so bile vrednosti med 5–18 % (Preglednica 5). Izjema je le ploskev 182, kjer smo v obdobju 1957–2010 ugotovili povečanje skupnega števila dreves za 6 %. Obenem se je sestojna temeljnica v istem obdobju na vseh raziskovalnih ploskvah povečala za 16 % (ploskev 3; sestoj je imel najvišjo temeljnico v času obeh meritev) do 58 % (ploskev 5; sestoj z najnižjo temeljnico ob obeh meritvah) in na ploskvi 182 za 41 %. Primerjava sprememb velikosti populacij posameznih drevesnih vrst je pokazala, da med njimi ni večjih razlik, saj je pri večini stopnja zmanjšanja na letni ravni bila manj kot 1 % (0,2–1,3 % leto⁻¹). Upad števila osebkov v relativnem deležu je bil najbolj izrazit pri bukvi na ploskvi 2 (iz 77 % na 73 %) in pri macesnu na ploskvi 4 (iz 100 % na 96 %). Med na novo vraslimi drevesnimi vrstami na posameznih ploskvah se pojavljata samo smreka in jelka. Analiza sprememb drevesne sestave je pokazala, da je v proučevanem obdobju na ploskvah 4 (χ^2 -test; $\chi^2 = 19,36$, $p < 0,001$), 5 ($\chi^2 = 8,50$, $p < 0,01$) in 182 ($\chi^2 = 9,53$, $p < 0,01$) prišlo do značilnih razlik v velikosti populacij posameznih drevesnih vrst, medtem ko na preostalih dveh ploskvah nismo ugotovili značilnih sprememb v drevesni sestavi (SRP 2: $\chi^2 = 2,26$, $p = 0,323$; SRP 3: $\chi^2 = 0,17$, $p = 0,904$).

Pri vseh drevesnih vrstah (na vseh SRP) smo v proučevanem obdobju ugotovili povečanje njihove skupne temeljnice (Preglednica 5), pri čemer so najvišje stopnje povečanja (> 1 % leto⁻¹) bile ugotovljene pri smreki (ploskev 3) in macesnu (ploskev 5). Za razliko od ploskve 3, kjer je bila ugotovljena nekoliko večja sprememba relativnih deležev v korist smreke (iz 47 % na 54 %), so bile na drugih ploskvah spremembe relativnega deleža posameznih drevesnih vrst v skupni temeljnici majhne oz. jih sploh ni bilo.

Preglednica 5: Spremembe sestojne gostote in temeljnice na petih raziskovalnih ploskvah v proučevanem obdobju (1982–2010, 1957–2010).

Table 5: Changes in density and basal area during the census period (1982–2010, 1957–2010) in the studied plots.

Ploskev	Drevesna vrsta	Velikost populacije (N ha ⁻¹)*			Temeljnica (m ² ha ⁻¹)*			Mladje** (N ha ⁻¹)	
		1982	2010	Sprememba (leto ⁻¹)	1982	2010	Sprememba (leto ⁻¹)	2010	
»pobočje«	<i>Fagus sylvatica</i>	652	457	-0,0127	22,3	26,1	0,0056	/	
	<i>Larix decidua</i>	57	48	-0,0060	5,7	6,9	0,0064	/	
	<i>Picea abies</i>	139	117	-0,0061	18,8	23,3	0,0077	/	
	Skupaj	848	622	-0,0111	46,8	56,3	0,0066	/	
3	<i>Larix decidua</i>	300	241	-0,0078	29,6	29,8	0,0002	/	
	<i>Picea abies</i>	500	413	-0,0068	26,5	35,5	0,0103	14	
	<i>Abies alba</i>	5	5	/	0,2	0,3	/	/	
	Skupaj	805	659	-0,0071	56,4	65,6	0,0054	14	
»planota«	<i>Larix decidua</i>	463	400	-0,0052	28,9	35,3	0,0072	19	
	<i>Picea abies</i>	/	19	/	/	0,0	/	44	
	Skupaj	463	419	-0,0035	28,9	35,3	0,0072	63	
5	<i>Larix decidua</i>	888	832	-0,0023	18,6	29,4	0,0163	/	
	<i>Picea abies</i>	/	8	/	/	0,0	/	24	
	Skupaj	888	840	-0,0020	18,6	29,4	0,0163	24	

*... Vsa živa drevesa z DBH ≥ 1 cm.

**... Vsa živa drevesa z H ≥ 0,5 m in DBH < 1 cm.

Ploskev	Drevesna vrsta	Velikost populacije (N ha ⁻¹) †			Temeljnica (m ² ha ⁻¹) †			Mladje ††† (N ha ⁻¹)	
		1957	2010	Sprememba (leto ⁻¹)	1957	2010	Sprememba (leto ⁻¹)	2010	
»planota«	<i>Larix decidua</i>	561	584 (661) ††	0,0008	31,3	43,2	0,0061	13	
	<i>Picea abies</i>	/	7 (11) ††	/	/	0,6	/	7	
	<i>Abies alba</i>	/	3 (4) ††	/	/	0,2	/	/	
	Skupaj	561	594 (676) ††	0,0011	31,3	44,0	0,0065	20	

†... Vsa živa drevesa z DBH ≥ 10 cm.

††... Vsa živa drevesa z DBH ≥ 1 cm.

†††... Vsa živa drevesa z H ≥ 0,5 m in DBH < 1 cm.

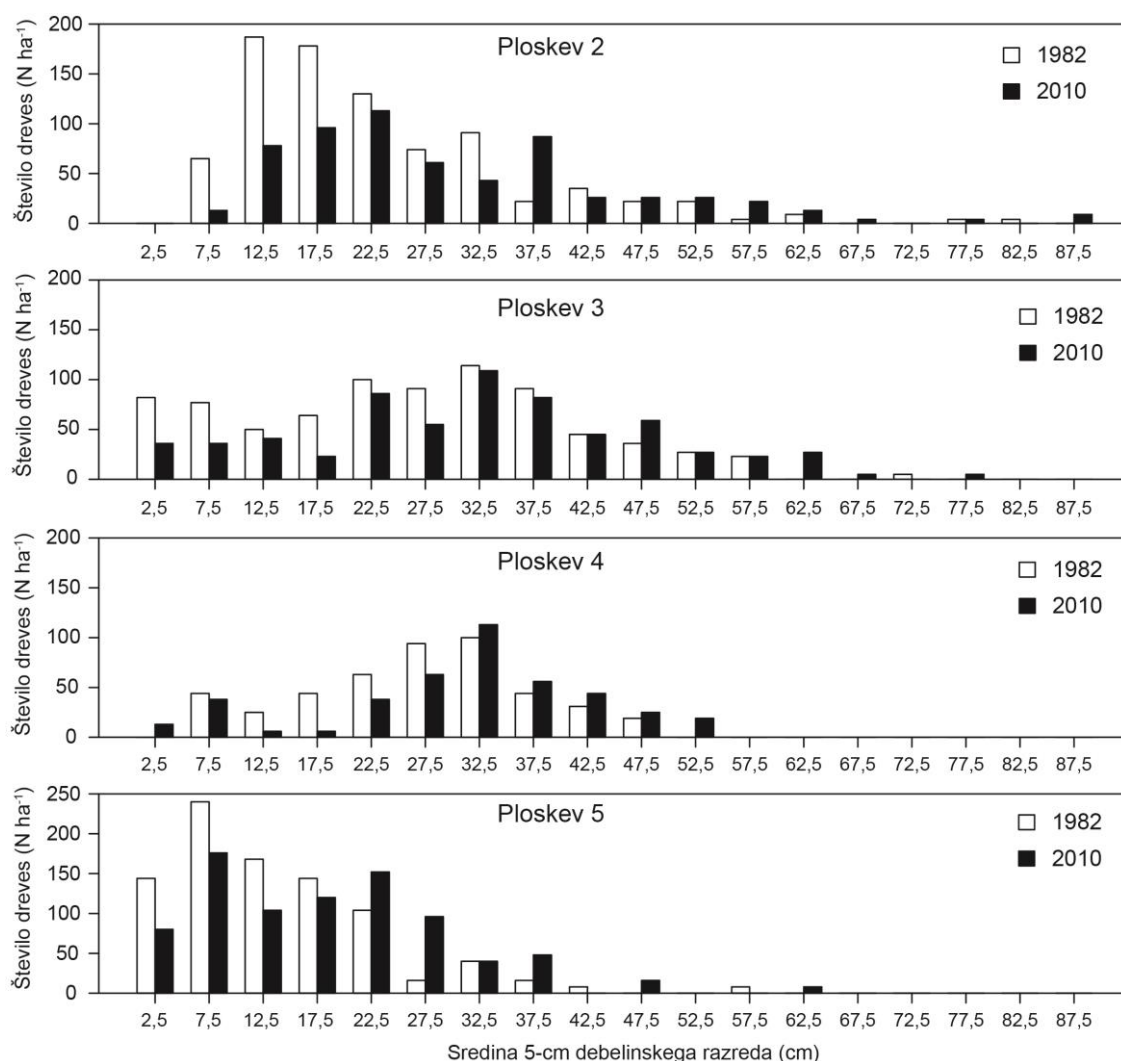
Gostote mladja (meritev v letu 2010) so bile na vseh ploskvah izrazito nizke (Preglednica 5), saj so vrednosti bile med 0 os. ha⁻¹ (na SRP 2) in 63 os. ha⁻¹ (na SRP 4). Macesen in smreka sta edini vrsti, ki sta bili zastopani v mladju, in osebki slednje so bili na večini ploskev številčnejši (delež smreke je bil 35–100 %).

Porazdelitev števila dreves po debelinskih razredih na ploskvi 2 (Slika 12) je ob obeh meritvah bila zaznamovana z izrazito majhnim številom osebkov v najnižjih debelinskih razredih (1–10 cm) in postopnim upadanjem števila od srednjih (10–25 cm) proti višjim debelinskim razredom (desno asimetrična unimodalna porazdelitev). Bukev, ki je v obravnavanem obdobju v sestoji ohranila prevladujoč položaj glede na število osebkov in temeljnico (Preglednica 5), je bila zastopana v večini debelinskih razredov in z največjim številom osebkov v debelinskih razredih do 40 cm. Medtem ko sta bili primešani vrsti, smreka in macesen, številčnejše zastopani v debelinskih razredih nad 35 cm, smreka tudi z nekaj osebki večjih premerov, tj. DBH 70–90 cm. Na ploskvi v obdobju 1982–2010 ni prišlo do statistično značilnih sprememb v debelinski strukturi (Slika 12; test Kolmogorov-Smirnova; $D = 0,17$, $p = 0,964$), kljub temu pa je opazno znatno zmanjšanje števila dreves v razredih do 35 cm in manjše povečanje števila v višjih razredih.

Za porazdelitev števila dreves na ploskvi 3 je bila značilna nekoliko bolj pravilna oz. simetrična unimodalna oblika z največjim številom osebkov v debelinskih razredih 20–40 cm, kar velja predvsem za stanje v letu 2010 (Slika 12). Spremembe v strukturi med letoma 1982 in 2010 so bile predvsem posledica zmanjšanja števila osebkov v debelinskih razredih do 20 cm, vendar razlike v porazdelitvi niso bile statistično značilne ($D = 0,22$, $p = 0,766$). Smreka je bila ob obeh meritvah zastopana na celotnem intervalu debelinskih razredov, kljub temu smo v proučevanem obdobju pri tej vrsti ugotovili premik največje zgostitve števila osebkov iz najnižjih razredov (1–20 cm) proti višjim. Macesen, sovladujoča vrsta na ploskvi 3, je bil v letih 1982 in 2010 zastopan izključno v razredih nad 15 cm DBH in je imel izrazito unimodalno porazdelitev števila osebkov z vrhom v razredih 30–40 cm.

Čisti macesnov sestoj na ploskvi 4 je v proučevanem obdobju ohranil simetrično unimodalno porazdelitev števila dreves po debelinskih razredih (Slika 12), z izrazitim vrhom v razredih 25–35 cm. Ob primerjavi strukture leta 1982 in 2010 nismo ugotovili statistično značilnih razlik med njima ($D = 0,11$, $p = 0,999$). Kljub temu pa smo v sestoji ugotovili znatno zmanjšanje števila dreves v razredih do 30 cm DBH in obenem manj izrazito povečanje števila dreves v višjih debelinskih razredih (premik porazdelitve v desno). Na tej ploskvi smo, za razliko od ostalih treh ploskev, kjer se je številčnost v prvem razredu zmanjšala, ugotovili skromno povečanje števila dreves v prvem debelinskem razredu, kar je izključno posledica vrasti smreke.

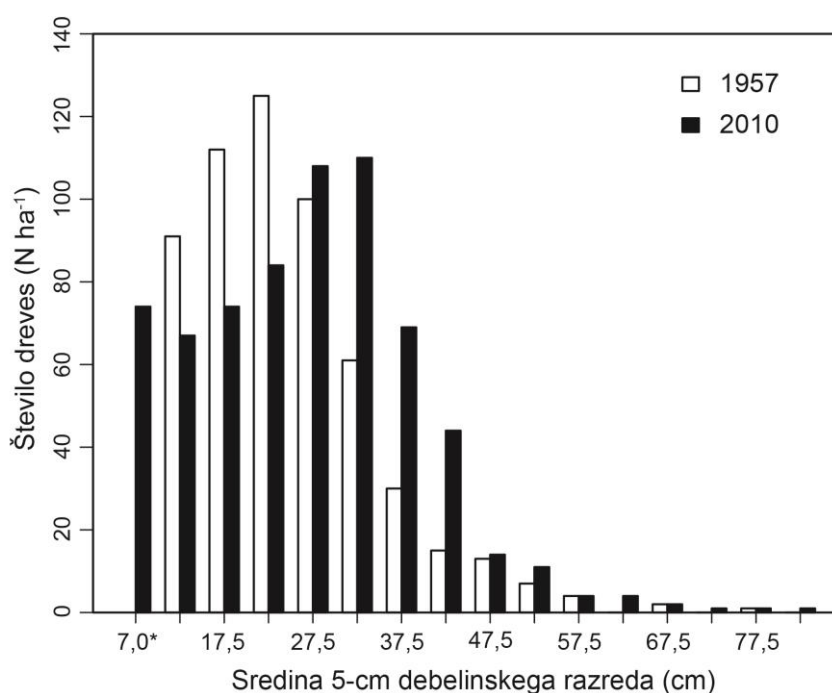
Na ploskvi 5, na kateri je bila med na Polšaku spremljanimi ploskvami ob obeh meritvah ugotovljena najvišja sestojna gostota (Preglednica 5), je v proučevanem obdobju macesen ohranil popolno prevlado v sestoji. V letu 1982 je bila porazdelitev števila dreves po debelinskih razredih, zaradi pomanjkanja dreves v prvem razredu, nepravilna enakomerna padajoča. V obdobju 28-ih let v sestoji ni prišlo do statistično značilnih razlik v debelinski strukturi ($D = 0,11$, $p = 0,999$), kljub temu pa je zaradi sprememb v številčnosti osebkov v posameznih razredih (znižanje gostot v razredih do 20 cm DBH in povečanje gostot v višjih razredih) porazdelitev v letu 2010 dobila izrazito nepravilno obliko (Slika 12).



Slika 12: Porazdelitev števila živih dreves po 5-cm debelinskih razredih v letih 1982 in 2010 na ploskvah 2, 3, 4 in 5.

Figure 12: Diameter size class (5-cm range) distribution for live trees on PSP 2, 3, 4 and 5 in the year 1982 and 2010.

V sestoj na ploskvi 182, katerega je ob meritvi leta 1957 sestavljala izključno macesen (Preglednica 5), sta v 53-letnem obdobju z razmeroma skromnim številom osebkov (skupaj 13 os. ha⁻¹ z DBH ≥ 4 cm) vrasli še dve novi drevesni vrsti (smreka in jelka). Porazdelitev števila dreves po debelinskih razredih v letu 1957 je imela desno asimetrično unimodalno obliko, z vrhom v razredu 20–25 cm DBH in postopnim upadanjem številčnosti proti višjim razredom (Slika 13). V 53-ih letih razvoja sestoja smo ugotovili zmanjšanje števila osebkov v razredih 10–25 cm in povečanje številčnosti osebkov v višjih razredih (najbolj izrazito v razredih 30–45 cm), posledično se je vrh porazdelitve premaknil v desno. Vendar značilnosti razlik v debelinski strukturi leta 1957 in 2010 statistično nismo potrdili ($D = 0,20$, $p = 0,916$).

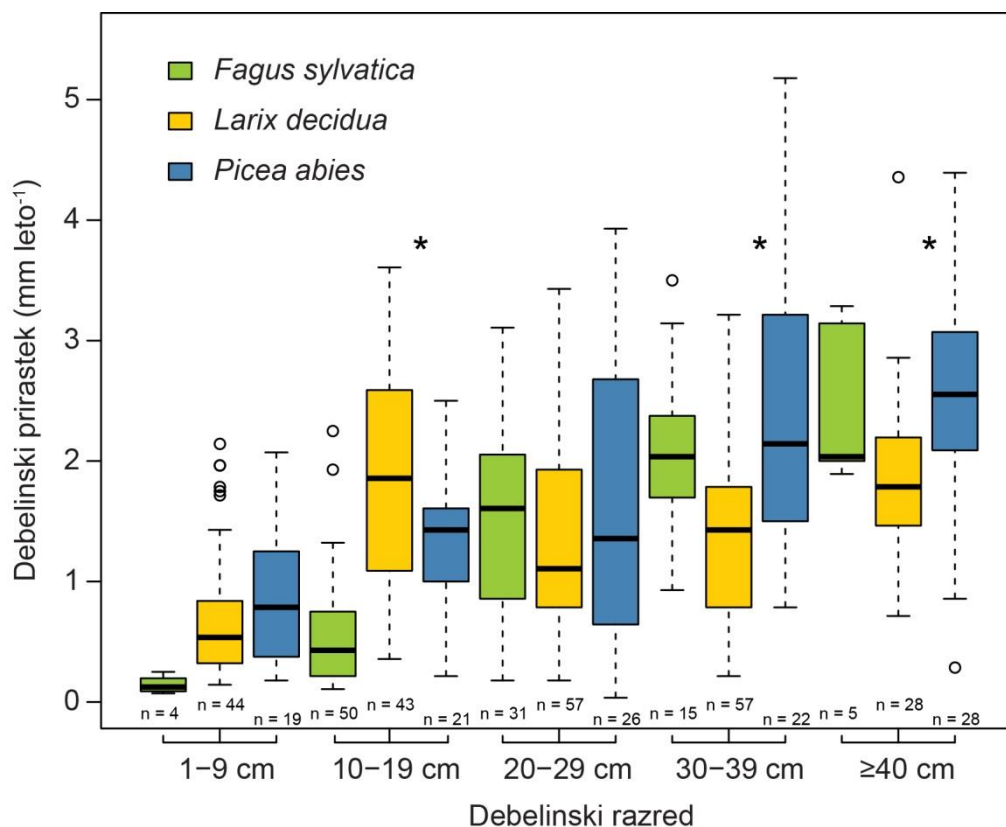


Slika 13: Porazdelitev števila živih dreves po 5-cm debelinskih razredih v letih 1957 in 2010 na ploskvi 182. Ob prvi meritvi je bil merski prag DBH ≥ 10 cm. Prvi debelinski razred obsega vrednosti 4–10 cm (*).

Figure 13: Diameter size class (5-cm range) distribution for live trees on PSP 182 in the year 1957 and 2010. Diameter threshold at the first census was DBH ≥ 10 cm. Width of the first size class is 4–10 cm (*).

V splošnem je za vse tri glavne drevesne vrste značilno, da vrednost povprečnega debelinskega prirastka narašča z velikostjo oz. prsnim premerom dreves (Slika 14). Obenem je pomembno opozoriti, da zaradi znatnih razlik v zgradbi sestojev na posameznih SRP, neposredna primerjava priraščanja bukve s priraščanjem smreke in macesna ni mogoča, kar še posebej velja za populacije v 1. in 2. debelinskem razredu (DBH 1–20 cm). Pri bukvi so vrednosti povprečnega debelinskega prirastka v proučevanem obdobju bile med 0,14 (1. deb. raz.) in 2,47 mm leto⁻¹ (5. deb. raz.). Podobne povprečne vrednosti prirastka v posameznih

debelinskih razredih so bile ugotovljene tudi pri macesnu ($0,73\text{--}1,87\text{ mm leto}^{-1}$) in smreki ($0,89\text{--}2,54\text{ mm leto}^{-1}$).

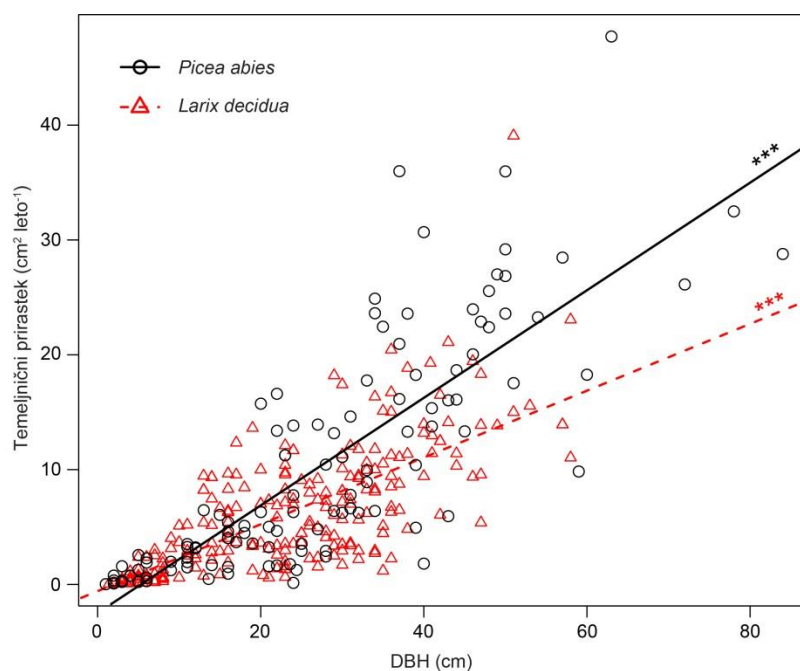


Slika 14: Primerjava debelinskega priraščanja treh glavnih drevesnih vrst po debelinskih razredih (združeni podatki iz štirih SRP). Velikost posameznih vzorcev je podana na dnu grafikona (n). Predstavljeni so tudi rezultati statističnih analiz razlik v priraščanju med macesnom in smreko po posameznih debelinskih razredih. Značilne razlike znotraj posameznih debelinskih razredov so označene z zvezdico (Mann-Whitneyev U test, * $p < 0,05$). Razlaga simbolov je pri sliki 9.

Figure 14: Comparison of diameter growth rates for three dominant tree species in different size classes (data from four PSP combined). The sample sizes are indicated at the bottom of the figure (n). Results of the statistical analyses of differences between growth rates for *Larix decidua* and *Picea abies* in five size classes are presented. Asterisks indicate significant differences in growth rates between the two species in the size class (Mann-Whitney U test, * $p < 0.05$). For the symbol description please see Figure 9.

Primerjava debelinskega priraščanja macesna in smreke je pokazala, da pri obeh vrstah debelinski prirastek znotraj posameznih debelinskih razredov razmeroma močno variira in da imajo izključno sovladujoči in vladajoči osebki smreke značilno večje prirastke kot osebki macesna v obeh razredih (Slika 14). Medtem ko v preostalih razredih nismo ugotovili značilnih razlik v priraščanju obeh vrst (1. in 3. deb. raz.) oz. je macesen priraščal hitreje (2. deb. raz.).

Za dodatno ovrednotenje razlik v rastni moči med smreko in macesnom v proučevanih sestojih, smo opravili primerjavo odvisnosti povprečnega letnega temeljničnega prirastka od prsnega premera pri obeh drevesnih vrstah. Pri obeh je bila ugotovljena značilna pozitivna linearna povezava (Slika 15) in primerjava je pokazala, da pri danem prsnem premeru smreka prirašča značilno hitreje kot macesen (ANCOVA, $p < 0,001$).



Slika 15: Primerjava povprečnega letnega temeljničnega prirastka (BAI) za macesen in smreko v odvisnosti od prsnega premera (združeni podatki iz štirih SRP). Podana je tudi statistična značilnost linearnega modela (***) $p < 0,001$).

Figure 15: Differences in the mean annual basal area increment (BAI) of *Larix decidua* and *Picea abies* in a relationship with DBH (data from four PSP combined). Asterisks indicate the significance of the linear model (***) $p < 0.001$).

5.2.3 Vpliv mortalitete in vrasti na sukcesijsko dinamiko gozdov

V proučevanem obdobju (1982–2010) smo ugotovili razlike v stopnji mortalitete in vrasti (oz. preraščanju) med populacijami dreves v različnih življenjskih stadijih oz. debelinskih razredih (Preglednica 6). V splošnem je bil za mortaliteto značilen trend upadanja od spodnjih socialnih plasti do zgornjih, medtem ko smo pri vrasti ugotovili obraten trend in tudi pri analizah posameznih ploskev smo prišli do enakih rezultatov. Najvišji stopnji mortalitete sta bili ugotovljeni v dveh najnižjih debelinskih razredih (DBH 1–20 cm), ki sta bili obenem značilno večji od stopenj mortalitete v višjih debelinskih razredih. Z izjemo prvih dveh debelinskih razredov, kjer nismo ugotovili značilnih razlik med stopnjama mortalitete in vrasti, je bila v vseh preostalih razredih stopnja vrasti značilno večja od stopnje mortalitete (Preglednica 6). Stopnja vrasti v prvi debelinski razred, ki je pokazatelj vraščanja novih osebkov v sestoj, je bila razmeroma nizka na vseh raziskovalnih ploskvah. Nasprotno pa so bile za populacije dreves srednje in zgornje plasti ugotovljene visoke stopnje vrasti oz. preraščanja v višje debelinske razrede. Če upoštevamo celotno populacijo spremljanih dreves, je razvidno, da je za 28-letno obdobje značilna razmeroma nizka mortaliteta (manj kot 1 % na leto), ki pa je bila značilno večja od skupne vrasti (Preglednica 6).

Preglednica 6: Stopnja mortalitete in vrasti za drevesa v različnih življenjskih stadijih oz. debelinskih razredih v obdobju 1982–2010, ki je bila izračunana na podlagi podatkov zbranih na štirih SRP (Ploskve 2, 3, 4 in 5).

Table 6: Demographic parameters in different life stages for all plots combined (Plot 2, 3, 4 and 5; 1982–2010).

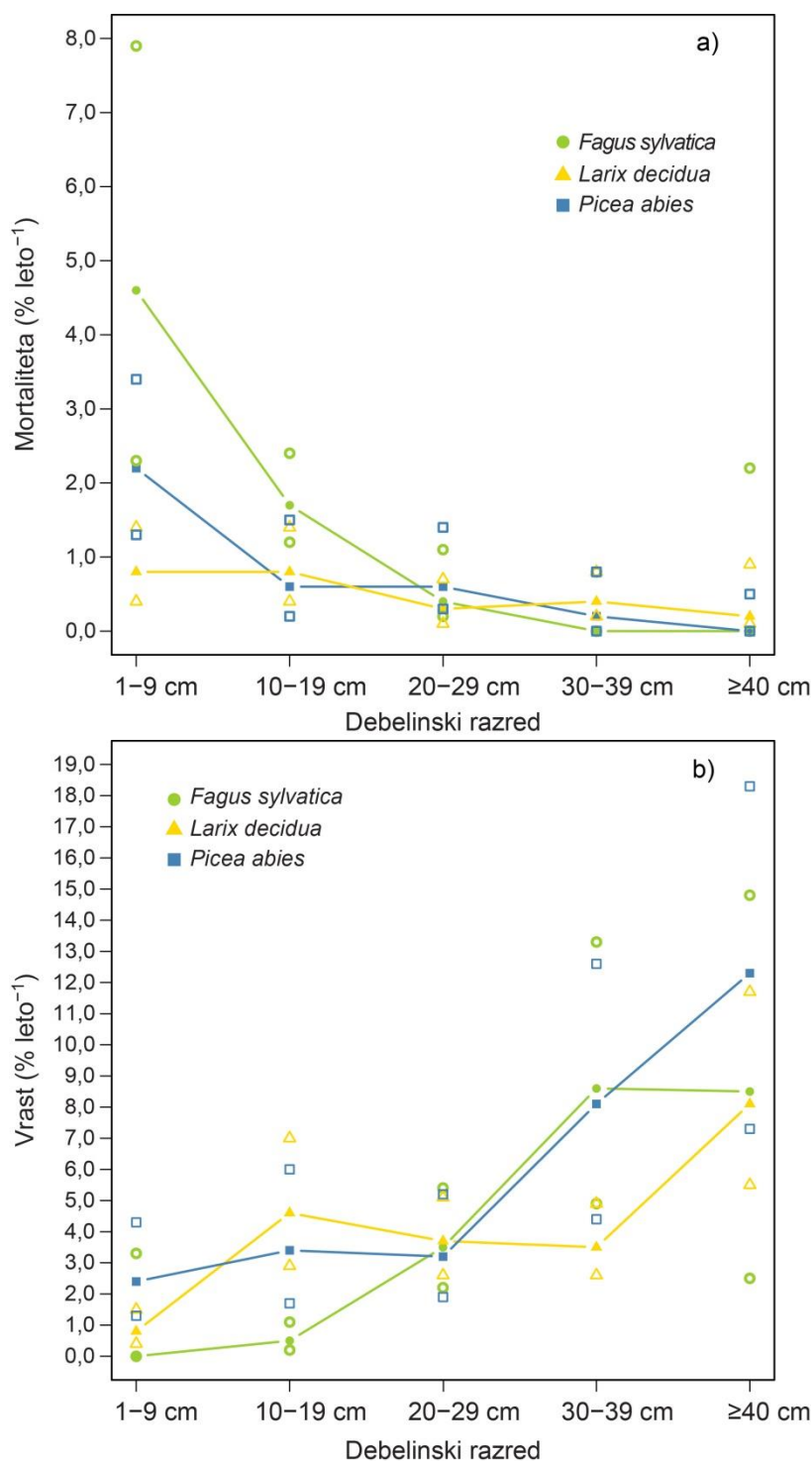
Življenjski stadij oz. socialna plast	DBH razred	Stopnja mortalitete* (leto ⁻¹)	Stopnja vrasti* (leto ⁻¹)
Podstojna drevesa	1 cm ≤ DBH < 10 cm	0,0159 (0,0116–0,0218)	0,0121 (0,0075–0,0191)
Drevesa srednje plasti	10 cm ≤ DBH < 20 cm	0,0118 (0,0088–0,0158)	0,0205 (0,0148–0,0283)
	20 cm ≤ DBH < 30 cm	0,0041 (0,0024–0,0068)	0,0354 (0,0282–0,0451)
Sovladujoča drevesa	30 cm ≤ DBH < 40 cm	0,0026 (0,0013–0,0052)	0,0489 (0,0392–0,0623)
Vladujoča drevesa	DBH ≥ 40 cm	0,0012 (0,0004–0,0041)	0,0977 (0,0743–0,1320)
Skupaj		0,0075 (0,0062–0,0091)	0,0007 (0,0004–0,0013)

*...V oklepajih je podan 95 % interval zaupanja za posamezno stopnjo mortalitete in vrasti.

Podoben vzorec odmiranja in vraščanja je bil ugotovljen tudi pri posameznih drevesnih vrstah. Bukev je imela v proučevanem obdobju, upoštevajoč celotno v vzorec zajeto populacijo, stopnjo mortalitete ($m = 1,3 \text{ \% leto}^{-1}$, 95 % interval zaupanja = 0,9–1,7 %) značilno višjo od stopnje vrasti ($r = 0,0 \text{ \% leto}^{-1}$, 95 % interval zaupanja = 0,0–0,1 %), saj na ploskvi 2 nismo ugotovili na novo vraslih osebkov bukve. Enako velja tudi za smreko (m

= 0,7 % leto⁻¹, 95 % interval zaupanja = 0,5–1,1 %; $r = 0,2$ % leto⁻¹, 95 % interval zaupanja = 0,1–0,4 %) in macesen ($m = 0,5$ % leto⁻¹, 95 % interval zaupanja = 0,4–0,7 %; $r = 0,1$ % leto⁻¹, 95 % interval zaupanja = 0,0–0,1 %), vendar smo pri njiju ugotovili nekoliko nižjo stopnjo mortalitete in višjo stopnjo vrasti, ki je kljub vsemu izredno nizka. Ob primerjavi mortalitete in vrasti obeh vrst nismo ugotovili značilnih razlik med njima.

Pri analizah mortalitete in vrasti posameznih drevesnih vrst v posameznih debelinskih razredih smo ugotovili podoben splošen trend upadanja mortalitete od nižjih debelinskih razredov do višjih in obraten trend pri vrasti oz. preraščanju. Najvišjo stopnjo mortalitete (4,6 % leto⁻¹) v proučevanem obdobju smo ugotovili pri bukvi v najnižjem debelinskem razredu, kjer ji sledi smreka in potem macesen (Slika 16a). Za macesen in smreko je za 28-letno obdobje značilna razmeroma nizka stopnja mortalitete in v nobenem debelinskem razredu nismo odkrili značilnih razlik med obema vrstama. V prvih dveh debelinskih razredih je imela bukev stopnjo mortalitete višjo kot stopnjo vrasti, v preostalih razredih pa je bila vrast značilno večja od mortalitete. Pri smreki sta bili mortaliteta in vrast v prvem razredu primerljivi, medtem ko je bila slednja v preostalih razredih značilno večja in enako velja tudi za macesen (Slika 16). Smreka je imela v primerjavi z macesnom v splošnem višjo stopnjo vrasti oz. preraščanja po posameznih debelinskih razredih, vendar v nobenem razredu razlike niso bile značilne (Slika 16b).



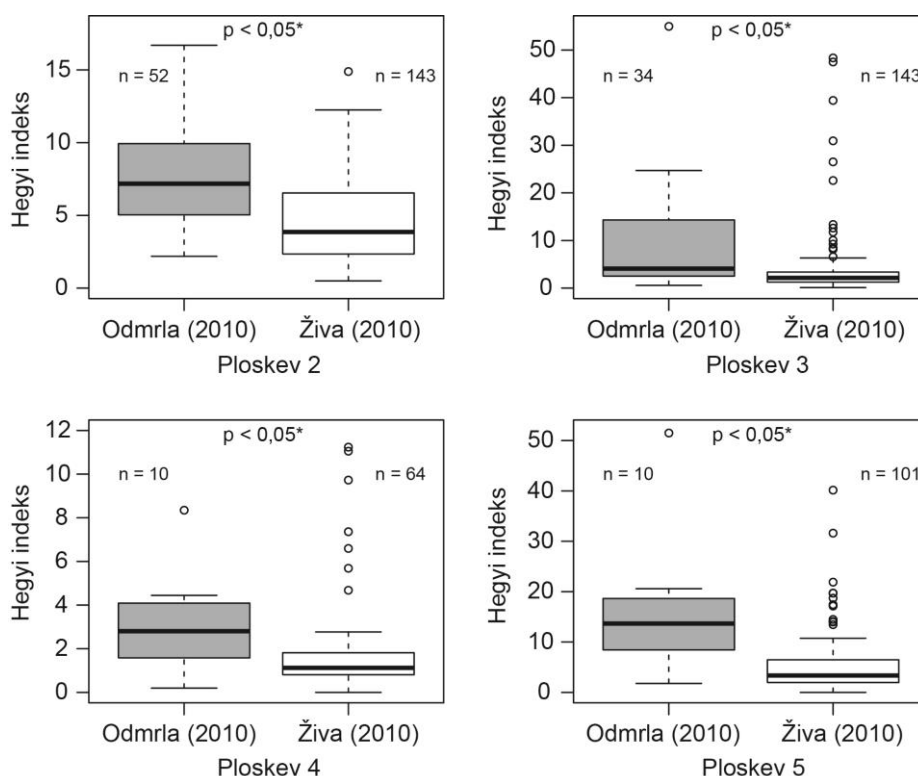
Slika 16: Stopnje mortalitete (a) in vrasti (b) za posamezne drevesne vrste v obdobju 1982–2010, izračunane na podlagi združenih podatkov za štiri SRP (Ploskve 2, 3, 4 in 5). Prazni simboli predstavljajo spodnjo in zgornjo mejo 95 % intervala zaupanja za posamezne stopnje mortalitete in vrasti po debelinskih razredih.

Figure 16: Species-specific mortality (a) and recruitment (b) rates combined for all study plots (Plot 2, 3, 4 and 5; 1982–2010). Open symbols indicate the 95 % confidence limits for mortality and recruitment rates in different size classes.

Na osnovi mortalitete macesna v proučevanem obdobju in predpostavljajoč konstantno stopnjo mortalitete smo izračunali, da bi se obstoječa populacija macesna številčno zmanjšala za polovico v 137-ih letih. Obenem se nizka stopnja mortalitete ($0,32\% \text{ leto}^{-1}$) sovladujočih in vladujočih osebkov macesna odraža v visoki vrednosti ocene koliko časa bo populacija teh še prisotna v strehi sestoja, ki je 312 let.

5.2.4 Vpliv kompeticije na mortaliteto in rast drevesnih vrst

Na vseh ploskvah so pretežni delež vseh (pl. 2: 81 %, pl. 3: 62 %, pl. 4 in pl. 5: 100 %), v proučevanem obdobju, odmrlih dreves predstavljala drevesa iz spodnje (tj. podstojna) in srednje plasti sestoja (DBH 1–20 cm). Primerjava vrednosti indeksa kompeticije odmrlih in preživelih dreves (v obdobju 1982–2010; ploskev 2–5) je pokazala, da so odmrla drevesa bila izpostavljena večji konkurenci kot preživela drevesa. Na vseh ploskvah so bile vrednosti indeksa kompeticije odmrlih dreves značilno večje od vrednosti indeksa dreves, ki so preživela (Slika 17). Mediane indeksa kompeticije odmrlih dreves po posameznih ploskvah so bile približno 2- do 4-krat večje od median preživelih dreves, kar kaže na precejšnje razlike med obema skupinama. Največje razlike so bile ugotovljene na ploskvi 5 in najmanjše pa na ploskvi 2. Srednja vrednost indeksa kompeticije v letu 1982, upoštevajoč vsa drevesa, je na ploskvi 2 in 3 bila 5, 2 na ploskvi 4 in 7 na ploskvi 5.



Slika 17: Prikaz Hegyijevega indeksa kompeticije po posameznih ploskvah za preživela drevesa in drevesa, ki so odmrli v obdobju med obema meritvama (1982–2010). Vrednost indeksa smo izračunali za leto prve meritve (1982) na ploskvi. Podani so tudi rezultati statističnih analiz (Mann-Whitneyev U test z uporabo metod prevzorčenja) razlik med preživeli in odmrli drevesi ter število dreves v obeh skupinah (n). Razlaga simbolov je pri sliki 9.

Figure 17: Box plots of the Hegyi competition index at plot establishment (1982) for trees that survived and for trees that died over the census period (1982–2010). Results of the statistical analyses (Mann-Whitney U test and resampling methods) of differences between the two groups and the sample sizes (n) are given. For the symbol description please see Figure 9.

Za ploskve, na katerih smo ugotovili razmeroma visoke srednje vrednosti Hegyijevega indeksa za leto 1982 (ploskev 2, 3 in 5), je značilna visoka sestojna gostota (805–888 os. ha⁻¹) v primerjavi s ploskvijo 4 (463 os. ha⁻¹), kjer je bila srednja vrednost indeksa nižja. Obenem je na teh treh ploskvah (v letu 1982) bilo ugotovljeno tudi večje število podstojnih osebkov z manjšim prsnim premerom (DBH 1–15 cm) kot na ploskvi 4.

Velikost vzorca oz. majhno število odmrlih osebkov posameznih drevesnih vrst na posameznih ploskvah nam je onemogočilo izpeljavo podrobne analize razlik v vplivu kompeticije na mortaliteto med prisotnimi vrstami. Poleg tega pri izračunu Hegyijevega indeksa kompeticije ni upoštevana drevesna vrsta izbranega osebka kot tudi ne drevesna vrsta njegovih kompetitorjev. Vseeno pa smo lahko na podlagi razlik v zgradbi in drevesni sestavi posameznih ploskev ter na podlagi vzorcev odmiranja kvalitativno ovrednotili razlike med prisotnimi vrstami. Na ploskvi 2, kjer v skupni temeljnici prevladujeta bukev in smreka, je pričakovano odmrlo največ podstojnih osebkov bukve, ki je bila v letu 1982 številčno najbolj zastopana v najnižjih debelinskih razredih (DBH 1–15 cm), in pri katerih so bili ugotovljeni razmeroma visoki indeksi kompeticije (srednja vrednost CI = 9,6) v primerjavi s preživelimi osebki bukve (srednja vrednost CI = 5,5). Na ploskvi 3, na kateri je delež macesna in smreke glede na skupno temeljnico približno izenačen, smo ugotovili razlike v vzorcu odmiranja med obema vrstama. Odmrli osebki smreke so bili zgoščeni v najnižjih debelinskih razredih (DBH 1–15 cm) in srednja vrednost indeksa kompeticije za to populacijo je bila 15,6. Za razliko od smreke so bili odmrli osebki macesna enakomerno razporejeni po debelinskih razredih od 15 do 55 cm in v povprečju so imeli v primerjavi z odmrli smrekami skoraj 7-krat nižje vrednosti indeksa kompeticije (srednja vrednost CI = 2,4). Na obeh ploskvah (ploskev 4 in 5), ki ju poraščajo čisti macesnovi sestoji, je v proučevanem obdobju odmrlo najmanj dreves (po 10 macesnov na vsaki ploskvi) in vsa so izvirala iz spodnje oz. srednje plasti (DBH 1–20 cm). Primerjava srednjih vrednosti indeksa kompeticije odmrlih dreves na obeh ploskvah pa je pokazala razlike med njima. Vrednost indeksa kompeticije odmrlih dreves na ploskvi 5 (srednja vrednost CI = 16,1) je bila v povprečju več kot 5-krat večja od vrednosti indeksa odmrlih dreves na ploskvi 4 (srednja vrednost CI = 3,1). Med vrednostmi indeksa preživelih dreves na posamezni ploskvi so bile razlike manjše (srednja vrednost CI = 1,9 (pl. 4) in 5,6 (pl. 5)).

Analiza vpliva kompeticije na priraščanje posameznih drevesnih vrst je pričakovano pokazala, da je pri vseh prisotna razmeroma močna negativna korelacija med povprečnim temeljničnim prirastkom in indeksom kompeticije (Spearmanov koeficient korelacije rangov, *** $p < 0,001$; bukev: $\rho = -0,75$ ***; smreka: $\rho = -0,76$ ***; macesen: $\rho = -0,65$ ***).

5.3 PLANINA KLEK

5.3.1 Strukturne značilnosti gozdov na Kleku

5.3.1.1 Sestojna gostota, temeljnica in drevesna sestava

Za sestoj nad planino Klek je bilo značilno, da se na razmeroma majhni površini prepletajo deli z večjo in manjšo sestojno gostoto ter da je vertikalno razgiban. Obe značilnosti se odražata v izrazito heterogenem sestojnem sklepu in relativni presvetljenosti sestoja. Gostota živih dreves ($DBH \geq 4$ cm) na posameznih ploskvah je bila med 180 in 900 os. ha⁻¹ (mediana = 440 os. ha⁻¹). Ob primerjavi gostot na posameznih transektih med njimi nismo ugotovili značilnih razlik (ANOVA, $F(3, 80) = 2,43$; $p = 0,07$), smo pa pri najvišje ležečem transektu ugotovili nekoliko večjo variabilnost (Preglednica 7). Skupna temeljnica dreves je na polovici ploskev bila med 24 in 39 m² ha⁻¹, maksimalna ugotovljena vrednost pa je 59 m² ha⁻¹. Ob primerjavi temeljnice na posameznih transektih smo ugotovili njeno postopno zmanjševanje od prvega proti zadnjemu transektu (Preglednica 7), vendar so bile samo razlike med prvim in zadnjim tudi statistično značilne (ANOVA, $F(3, 80) = 4,04$; $p < 0,01$; Tukeyev test, $p < 0,05$). Obenem so bile tudi na najvišje ležečem transektu v posameznih primerih ugotovljene zelo visoke vrednosti temeljnice (maks. = 58 m² ha⁻¹).

Preglednica 7: Osnovne strukturne značilnosti sestoja na Kleku po posameznih transektih (živa drevesa, $DBH \geq 4$ cm).

Table 7: Basic structural characteristics of forest stands on four transects on Klek (live trees, $DBH \geq 4$ cm).

Transekt (št. ploskev)	Število dreves (N ha ⁻¹)*	Temelnica (m ² ha ⁻¹)*	Relativni pomen** (<i>Larix decidua</i> / <i>Picea abies</i>)	
			Število dreves	Temelnica
I (21)	500 ± 113	36,05 ± 12,5 ^a	0,78 / 0,21	0,80 / 0,20
II (21)	390 ± 102	34,01 ± 8,2	0,75 / 0,24	0,73 / 0,26
III (21)	416 ± 125	29,79 ± 9,3	0,82 / 0,18	0,78 / 0,22
IV (21)	437 ± 194	25,77 ± 11,3 ^a	0,80 / 0,19	0,79 / 0,19
Skupaj (84)	436 ± 142	31,41 ± 11,0	0,79 / 0,21	0,77 / 0,22

*...Srednja vrednost ± standardni odklon; enake nadpisane črke označujejo pare katerih srednje vrednosti se značilno razlikujejo (ANOVA, $p < 0,05$).

**...Srednja vrednost za delež posamezne drevesne vrste v skupnem številu dreves in v skupni temeljnici.

Macesen je v proučevanem sestoji absolutno prevladoval, saj so njegovi osebki v povprečju imeli več kot tri četrtinski delež v skupni gostoti in temeljnici (Preglednica 7). Po zastopanosti v sestoji mu je sledila smreka. Podobno razmerje v zastopanosti obeh vrst je bilo ugotovljeno tudi ob primerjavi drevesne sestave posameznih transektov. Druge primešane vrste, jelka, bukev in jrebika, so bile prisotne izrazito sporadično in v majhnem

številu. Deloma je izjema jelka, ki je bila sicer maloštevilna (skupaj 11 os.), vendar je bila v sestoji zastopana tudi z osebki večjih dimenzij. Delež macesna v skupni gostoti je na polovici ploskev bil med 67 in 96 % (min. = 27 %), medtem ko je bil delež smreke le na četrtini vseh ploskev višji od 33 % in na 23 ploskvah ni bila prisotna. Macesnov delež v skupni temeljnici je bil le na četrtini vseh ploskev nižji od 63 %. Primerjava zgradbe na posameznih transektih je pokazala, da med njimi ni večjih razlik v osnovnih strukturnih znakih, zato smo v nadaljnjih analizah in prikazih uporabili združene podatke iz 84-ih ploskev. Populaciji obeh prevladujočih drevesnih vrst sta si bili glede na premer in višino osebkov zelo podobni (Preglednica 8), vendar smo pri smreki ugotovili nekoliko večji srednje temeljnični premer.

Preglednica 8: Drevesna sestava sestoji na Kleku (živa drevesa, DBH $\geq$ 4 cm) na podlagi združenih podatkov iz vseh ploskev.

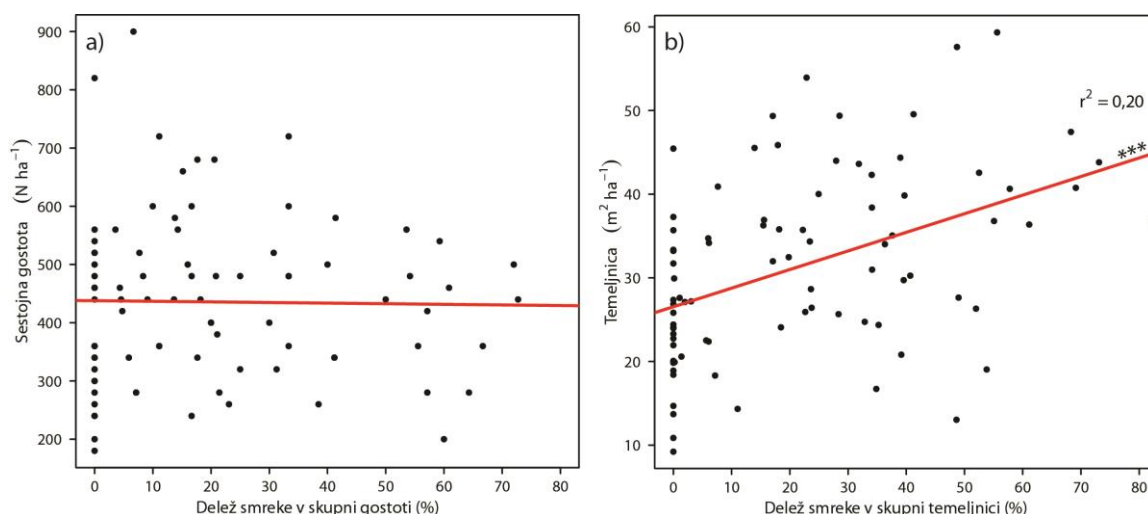
Table 8: Tree species composition (live trees, DBH $\geq$ 4 cm) of the studied stand on Klek based on the pooled data from 84 plots.

Drevesna vrsta	Število dreves (N ha ⁻¹)*	Temelnjica (m ² ha ⁻¹)*	Srednje temeljnični premer (cm)	Povprečna višina (m)
<i>Larix decidua</i>	343 $\pm$ 150	23,28 $\pm$ 8,5	29,4	11,5
<i>Picea abies</i>	89 $\pm$ 93	7,92 $\pm$ 9,0	33,7	11,3
drugo [†]	3 $\pm$ 7	0,21 $\pm$ 0,7	29,9	7,9
Skupaj	436 $\pm$ 142	31,41 $\pm$ 11,0	30,3	11,4

*...Srednja vrednost $\pm$ standardni odklon.

[†]...*Abies alba*, *Fagus sylvatica* in *Sorbus aucuparia*. Drevesne vrste so našete v padajočem vrstnem redu glede na njihovo zastopanost v sestojih (obe listopadni vrsti sta izjemno redki, popisani so bili le 3 osebki).

Analiza vpliva deleža smreke v skupni gostoti na skupno gostoto je pokazala, da v proučevanem sestoji med obema parametroma ni značilnih povezav (linearni model: $r^2 \approx 0,0$; F (1, 82) = 0,02; p = 0,89). V sestoji so tako prisotni deli z nizkim deležem smreke in visoko ali nizko sestojno gostoto in podobno velja tudi za dele, v katerih je delež smreke višji (Slika 18a). Kljub temu so bile praviloma najvišje gostote ugotovljene na ploskvah, kjer je delež smreke bil manjši od 20 %. Na primeru vpliva deleža smreke v skupni temeljnici na skupno temeljnico pa je bila povezava značilna, vendar šibka ($r^2 = 0,20$; F (1, 82) = 19,98; p < 0,001), pri čemer so deli z višjim deležem smreke izkazovali tudi višjo temeljnico (Slika 18b).

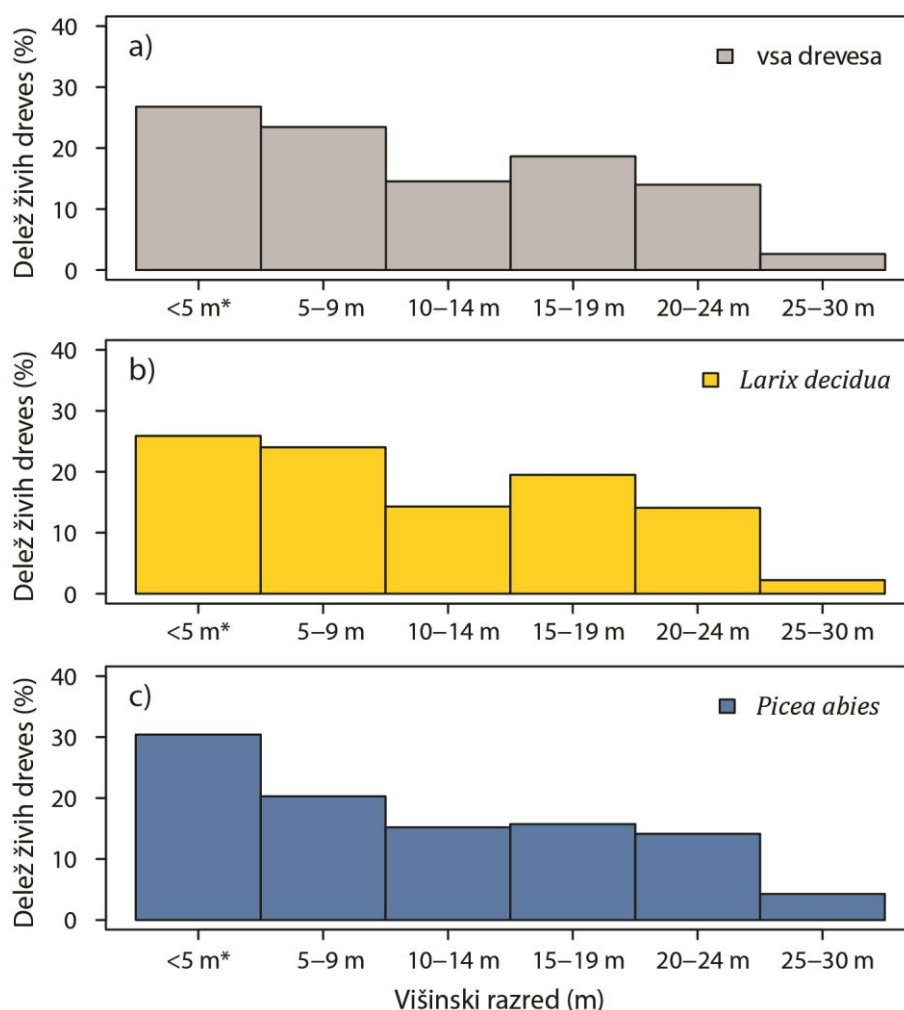


Slika 18: Razsevni grafikon, ki prikazuje sestojne gostote (a) in temeljnice (b) v odvisnosti od relativnega pomena smreke na posameznih ploskvah (črni krogi). Podana je tudi statistična značilnost linearnega modela (*** $p < 0,001$).

Figure 18: Scatter plots of the relationship between the relative dominance of *Picea abies* on plot level (black dots) and the stand density (a) and basal area (b). Red line indicates the fitted linear model (significance level, *** $p < 0.001$).

5.3.1.2 Višinska struktura in dolžina krošnje

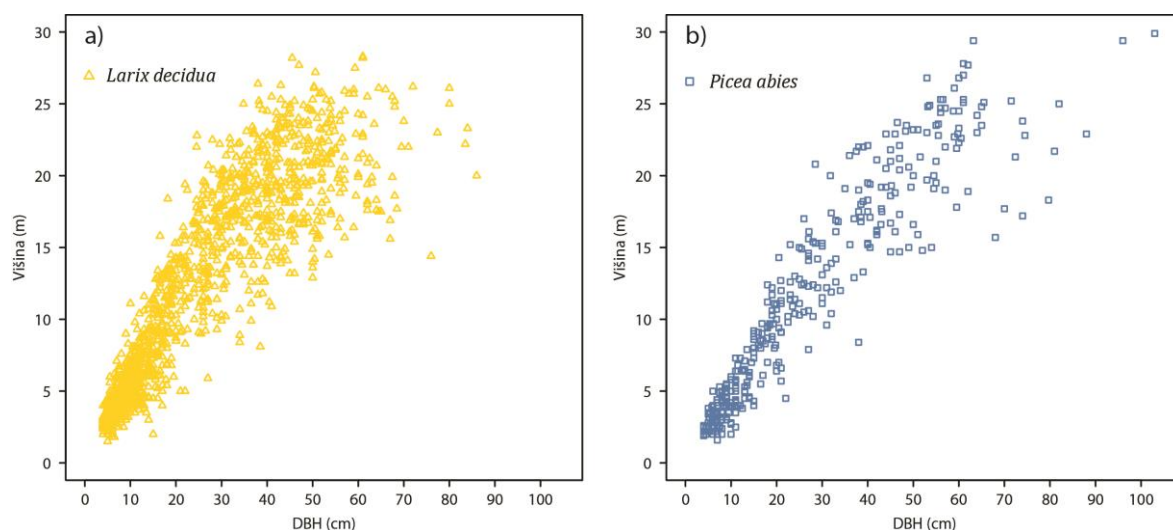
Macesen in smreka sta imela primerljivi povprečni (Preglednica 8) in maksimalni višini (28 m in 30 m). Jelka je imela nekoliko nižjo povprečno višino in maksimalna izmerjena višina je bila 19 m. Oba listavca sta bila zastopana z osebki višine do 6 m. V sestoji je porazdelitev števila živih dreves po višinskih razredih imela razmeroma enakomerno padajočo obliko, z največjim številom dreves v prvem razredu in postopnim upadanjem, ki je bilo nekoliko manj zvezno med zadnjima dvema razredoma (Slika 19a). Porazdelitev osebkov po višinskih razredih za macesen je imela enako obliko (Slika 19b). Manjše število dreves v razredu 10–14 m v obravnavanem sestoji je odraz manjšega števila osebkov macesna v tem razredu. Medtem ko je za populacijo smreke bila značilna bolj pravilna enakomerna padajoča porazdelitev osebkov po višinskih razredih (Slika 19c).



Slika 19: Frekvenčna porazdelitev števila dreves po 5-m višinskih razredih na Kleku za vsa drevesa (a), macesen (b) in smreko (c). V prvi razred so vključeni osebki z DBH ≥ 4 cm in H < 5 m (*).

Figure 19: Frequency distribution of trees in 5-m range height classes in the stand for all live trees (a), *Larix decidua* (b) and *Picea abies* (c). First class includes all individuals with DBH ≥ 4 cm and height < 5 m (*).

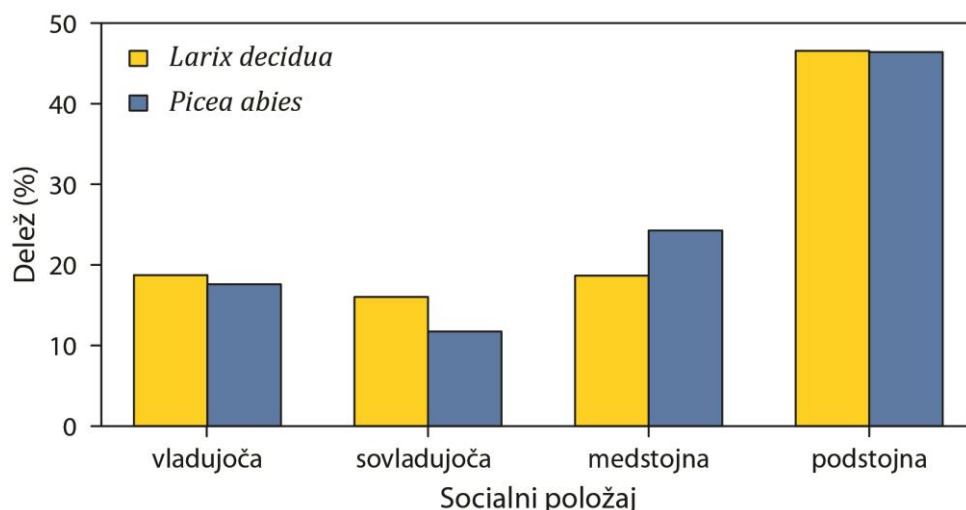
Pri macesnu in smreki so osebki z višino do 15 m predstavljali približno 65 % obeh populacij. Obenem je bila dinamika višinskega priraščanja obeh vrst na Kleku primerljiva (Slika 20), pri čemer smo pri macesnu ugotovili nekoliko večjo variabilnost.



Slika 20: Razsevni grafikon, ki prikazuje višine dreves v odvisnosti od prsnega premera za macesen (a) in smreko (b).

Figure 20: Scatter plots of height versus diameter for *Larix decidua* (a) and *Picea abies* (b) population.

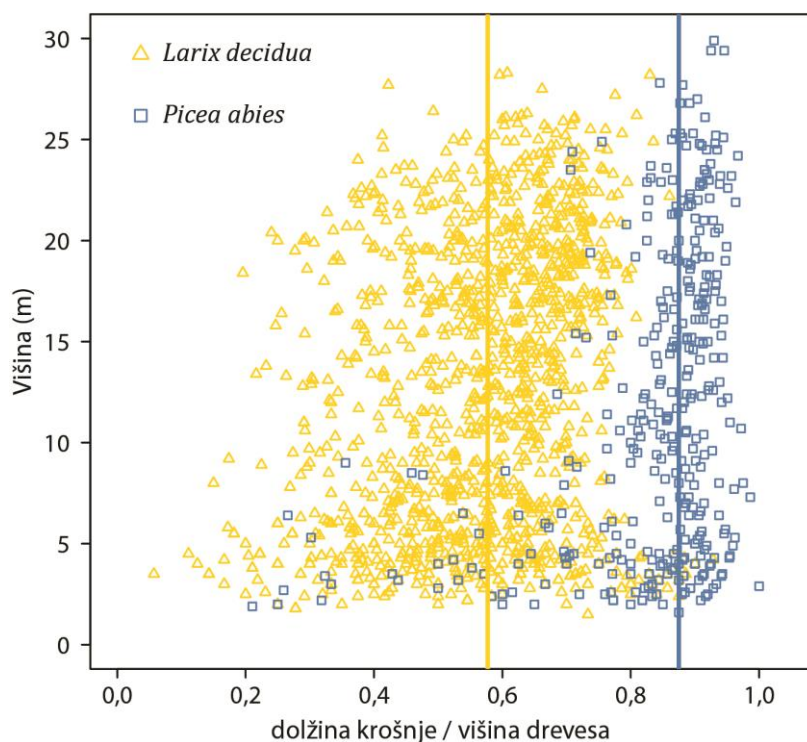
Obe prevladujoči drevesni vrsti sta bili zastopani v vseh socialnih položajih, s podobno relativno zastopanostjo v posameznih položajih, vendar smo ob primerjavi njunih porazdelitev potrdili značilnost razlik (χ^2 -test; χ^2 (3) = 8,54; $p < 0,05$). Pri obeh je bilo največje število osebkov ugotovljeno v razredu podstojnih osebkov (približno 46 %) in najbolj izrazita razlika med obema vrstama je bila ugotovljena v razredu medstojnih osebkov (Slika 21). Jelka je bila zastopana v vseh socialnih položajih, medtem ko sta bili bukev in jerebika prisotni izključno v razredu podstojnih osebkov.



Slika 21: Zastopanost (izražena v % števila dreves) macesna in smreke v štirih socialnih položajih.

Figure 21: Relative frequency of number of *Larix decidua* and *Picea abies* trees in four crown classes (dominant, co-dominant, intermediate and suppressed).

V proučevanem sestoju so na splošno prevladovala drevesa z razmeroma globoko krošnjo, saj so bile le pri četrtini osebkov vrednosti razmerja med dolžino krošnje in višino drevesa nižje od 50 %. Primerjava macesnove in smrekove populacije pa je pokazala izrazite razlike med njima (Slika 22). Macesen je bil najštevilčnejše (več kot dve tretjini celotne populacije) zastopan z osebki, ki so imeli krošnjo razvito na 40–70 % celotne višine, srednja vrednost za populacijo macesna je bila 56 %. Pri čemer je bila pri podstojnih osebkih, v primerjavi s preostalimi socialnimi položaji, v povprečju ugotovljena nekoliko nižja vrednost (srednja vrednost: 51 % (podstojna) in 58–63 % (preostali trije položaji)). Pri smreki so močno prevladovali (78 % vseh) osebki, ki so imeli globoke krošnje (krošnja na več kot 80 % celotne višine) in posledično je bila srednja vrednost za populacijo smreke (83 %) značilno višja od tiste ugotovljene pri macesnu (t-test: $t(622) = 35,70$; $p < 0,001$). Obenem je bilo za populacijo smreke značilno, da so osebki z razmeroma kratkimi krošnjami pripadali izključno plasti podstojnih dreves.



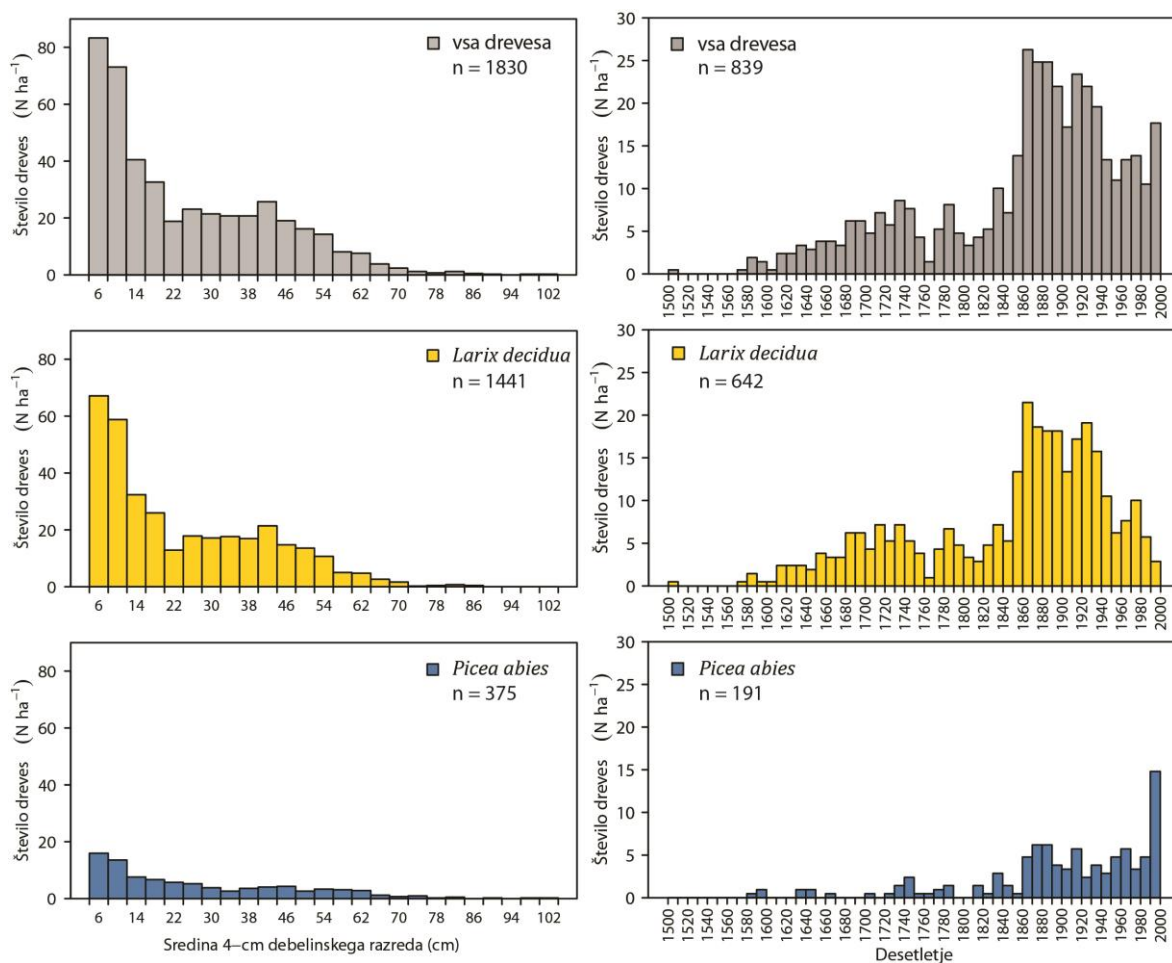
Slika 22: Razsewni grafikon višine dreves v odvisnosti od razmerja med dolžino žive krošnje in višine dreves za macesen in smreko. Vertikalni črti označujeta vrednosti mediane za macesen (zlata) in smreko (modra).

Figure 22: Scatter plot of height versus relative crown depth (crown length/tree height ratio) for *Larix decidua* and *Picea abies* population. Vertical lines indicate the median value for *Larix* (gold) and *Picea* (blue).

5.3.1.3 Debelinska in starostna struktura

Frekvenčna porazdelitev števila dreves po debelinskih razredih na posameznih transektih je imela zelo podobno obliko (Priloga B) in pri parnih primerjavah med njimi nismo ugotovili značilnih razlik (test Kolmogorov-Smirnova; $D \leq 0,20$; $p \geq 0,57$). Zato smo pri analizah in prikazih v nadaljevanju uporabili združene podatke iz vseh ploskev. Enako velja tudi za analizo starostne strukture (Priloga C), saj pri parnih primerjavah porazdelitev števila dreves po 10-letnih razredih med transekti nismo ugotovili značilnih razlik ($D \leq 0,22$; $p \geq 0,12$).

V proučevanem sestoji je porazdelitev števila živih dreves po debelinskih razredih imela razmeroma enakomerno padajočo obliko (Slika 23), vendar je bilo upadanje mestoma manj zvezno (velik upad po 2. deb. raz.) in na intervalu med 24 in 44 cm DBH ni bilo izraženo. Največje število osebkov (36 % vseh) smo ugotovili v prvih dveh razredih (4–12 cm DBH). V sestoji so bila prisotna tudi drevesa večjih premerov ($DBH \geq 70$ cm), katerih skupna gostota je bila 7 os. ha⁻¹. Pri populacijah macesna in smreke je bil vzorec porazdeljevanja po debelinskih razredih skoraj identičen prej opisani skupni porazdelitvi (Slika 23). Kljub temu smo ob primerjavi njunih frekvenčnih porazdelitev ugotovili značilne razlike med njima (test Kolmogorov-Smirnova; $D = 0,44$; $p < 0,05$), kar je verjetno bolj posledica absolutnih razlik v številčnosti obeh vrst kot pa samih razlik v zastopanosti v posameznih razredih. Obe drevesni vrsti sta bili najštevilčnejše zastopani v prvih dveh razredih (macesen 37 % in smreka 33 % celotne populacije). Smreka je v primerjavi z macesnom imela nekoliko višji delež osebkov z $DBH \geq 60$ cm (macesen 3 % in smreka 8 %) in tudi večji maksimalni prsni premer (macesen 86 cm in smreka 103 cm).



Slika 23: Debelinska (levo) in starostna (desno) struktura na podlagi združenih podatkov (84 ploskev) za vsa drevesa in obe prevladujoči drevesni vrsti v sestoji. Razpon posameznih debelinskih razredov je 4 cm (na x osi so označene sredine razredov). Pri starostni strukturi smo drevesa združili po 10-letnih razredih (na x osi je označen začetek posameznega desetletja). Vrednosti predstavljajo starost na višini, kjer je bil odvzet izvrtak (tj. 1 m). Podane so tudi velikosti vzorcev (n).

Figure 23: Diameter (left) and age structure (right) for all trees and for both dominant species in the studied stand (pooled data from 84 plots). All diameter size classes include a 4-cm range of DBH (midpoints of classes are indicated on x-axis) and for age structure trees were grouped into 10-year age classes (values on x-axis denote the beginning of each decade). The reported values are ages at coring height (i.e. 1 m). Sample sizes are also given (n).

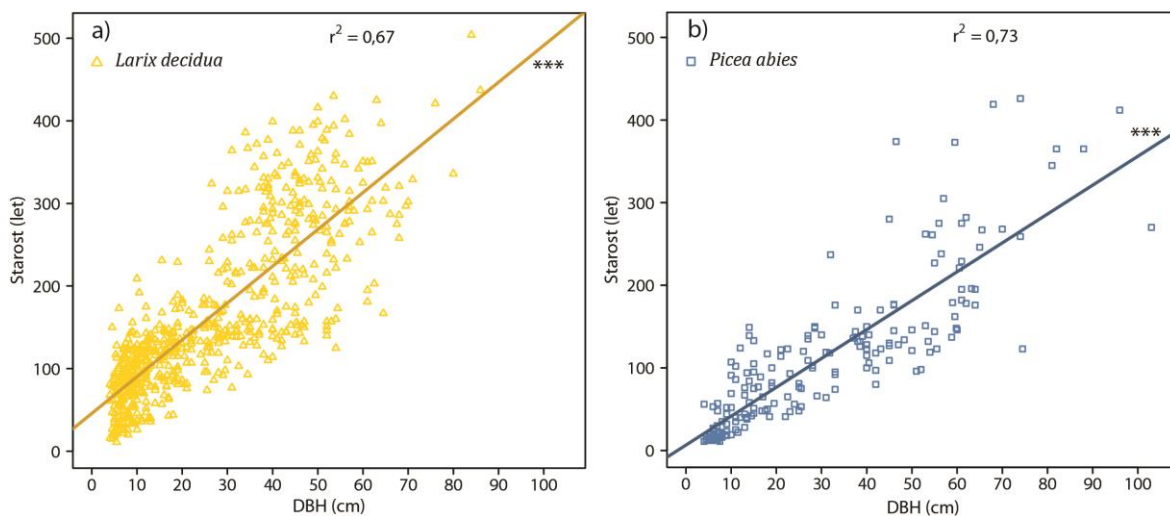
V sestoji so približno polovico celotne populacije predstavljali osebki, ki so vrasli na višino 1 m (na tej višini so bili odvzeti izvrtki) po letu 1880 in četrtnina vseh je bila stara več kot 200 let ter četrtnina mlajša od 80 let. Za porazdelitev števila dreves po 10-letnih razredih je bilo značilno močno povečanje števila dreves po letu 1850 oz. 1860 (porast je razviden tudi na primeru posameznih transektov – Priloga C) in potem postopno zmanjševanje števila v mlajših starostnih razredih (Slika 23). Podobno se je zmanjševalo tudi število starejših dreves v razredih pred letom 1850. Nekoliko večje število vraslih dreves pa smo ugotovili tudi v

90-ih letih 20. stoletja, vendar je razlaga številčnosti oz. vrasti v zadnjih dveh desetletjih (1980–2000) otežena in nezanesljiva, saj smo v vzorec zajeli samo osebke z $DBH \geq 4$ cm.

Populaciji macesna in smreke sta se značilno razlikovali v porazdelitvi števila dreves po starostnih razredih (test Kolmogorov-Smirnova; $D = 0,44$; $p < 0,001$). Macesen je bil, za razliko od smreke, razmeroma številčno zastopan z osebki s starostjo nad 200 let, vendar je tudi za njegovo populacijo opazen trend postopnega zmanjševanja števila proti višjim starostim. Pri obeh vrstah je opazen porast števila osebkov po letu 1860 (pri macesnu že v desetletju prej), vendar je ta bil bolj izrazit pri macesnu (Slika 23). Pri slednjem je potem v obdobju do konca 20. stoletja sledilo postopno upadanje številčnosti, kljub temu pa je obdobje visoke stopnje vrasti v sestoj trajalo skoraj 100 let. Medtem ko smo pri smreki po letu 1860 ugotovili monotono in manj številčno vraščanje skozi celotno obdobje do konca 20. stoletja in v zadnjem desetletju spet povečano uspešno vrast. Obe drevesni vrsti sta se razlikovali tudi v povprečni starosti (macesen 162 let in smreka 111 let), saj so bili osebki smreke v povprečju 50 let mlajši. Obenem je bila kar četrtnina vseh osebkov macesna starejša od 222 let (maks. starost: 504 let) in pri smreki je bil večinski delež populacije (75 %) mlajši od 144 let (maks. starost: 426 let). Večina jelk v sestoji je bila mlajša od 120 let (srednja vrednost: 103 leta), vendar so posamezni osebki imeli precej višje starosti (maks. starost: 304 let) in minimalna ugotovljena starost je bila 39 let.

Starost dreves v strehi sestoji (vladujoči in sovladujoči položaj) je močno variirala, saj so pri polovici vseh osebkov starosti bile med 146 in 319 leti (srednja vrednost: 239 let; min. starost: 80 let). Drevesa macesna v strehi sestoji (interkvartilni razmik: 152–324 let) so bila v povprečju več kot 50 let starejša od dreves smreke (interkvartilni razmik: 123–266 let). Podoben vzorec smo ugotovili tudi ob primerjavi dreves v vmesnem in podstojnem položaju. Starost polovice macesnovih osebkov v vmesnem položaju je bila večja od 120 let, medtem ko je bil večji del (75 %) populacije smreke mlajši od 100 let (mediana = 56 let). Večina podstojnih osebkov smreke je bila mlajša od 90 let (mediana = 46 let), pri macesnu pa je bila le četrtnina osebkov mlajša od 64 let (mediana = 93 let).

Pri macesnu (linearni model: $F(1, 640) = 1277$; $p < 0,001$) in smreki ($F(1, 189) = 511$; $p < 0,001$) je bila pozitivna odvisnost starosti od prsnega premera značilna in razmeroma močno izražena, nekoliko bolj pri slednji (Slika 24). Kljub temu je starost manjših macesnov (DBH 4–20 cm) močno variirala, saj so starosti pri enakem premeru bile približno med 10 in 150 let. Še bolj izrazit razkorak pa je bil ugotovljen pri osebkih večjih premerov, kjer je bil razpon starosti tudi več kot 200 let. Variabilnost pri smreki je bila nižja, kar še posebej velja za osebke s prsnim premerom 4–10 cm (razpon ≈ 50 let). Podobno kot pri macesnu pa je bil razpon starosti pri osebkih večjih premerov znatno večji, a v splošnem manjši od 150 let.



Slika 24: Razsevni grafikon odvisnosti starosti od prsnega premera za macesen (a) in smreko (b). Povezanost med premerom in starostjo smo ovrednotili s pomočjo linearne regresije in prilagojena modela sta prikazana s črto. Podana je tudi stopnja značilnosti (***) in pojasnjevalna moč obeh modelov.

Figure 24: Scatter plot of age versus diameter for *Larix decidua* (a) and *Picea abies* (b). The relationship between age and diameter was assessed with linear regression and the lines indicate the fitted model. The significance level (***) $p < 0,001$ and the explanatory power for each model are also given.

5.3.1.4 Struktura odmrlih dreves

V proučevanih sestojih je število odmrlih stoječih dreves na polovici ploskev bilo med 20 in 60 dreves na hektar in le na četrtini vseh ploskev je njihov volumen bil več kot $15 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Volumen ležečih odmrlih dreves je na polovici ploskev bil manjši od $8 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ in le na 21-ih ploskvah smo ugotovili vrednosti višje kot $18 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Skupni volumen vseh odmrlih dreves in njihovih ostankov je v povprečju bil približno $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Preglednica 9) in na devetih ploskvah je bil skupni volumen večji od $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Delež stoječih odmrlih dreves v skupnem volumnu odmrlih je na polovici ploskev bil manjši od 22 %. Glede na skupno število vseh stoječih dreves na posamezni ploskvi (živih in odmrlih), je delež stoječih odmrlih dreves le na manj kot četrtini ploskev presegal vrednost 12 % (mediana = 8 %).

Preglednica 9: Število in lesna zaloga odmrlih dreves in drevesnih ostankov na Kleku po drevesnih vrstah na podlagi združenih podatkov iz 84-ih ploskev.

Table 9: Density and volume of snags, downed coarse woody debris (CWD) and stumps in the studied stand by species (based on pooled data from 84 plots).

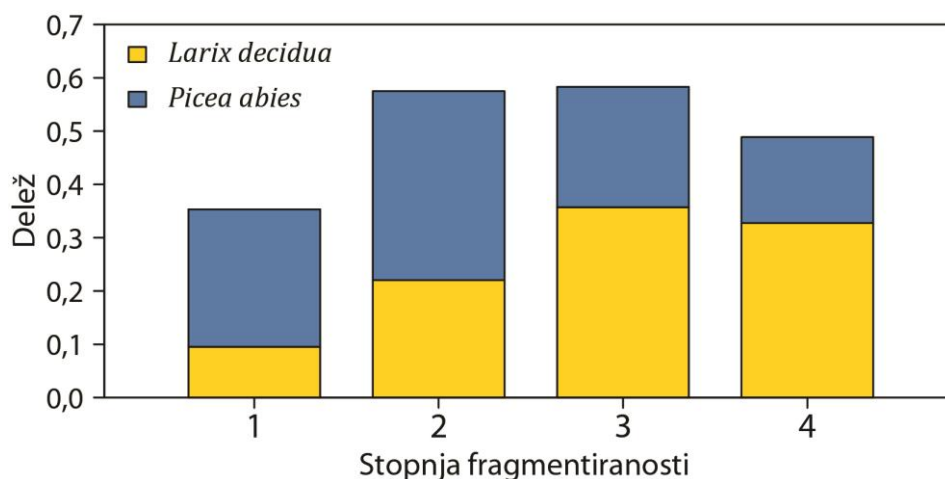
Drevesna vrsta	Stoječa		Ležeča		Panji	
	Število (N ha ⁻¹)	Volumen (m ³ ha ⁻¹)	Število (N ha ⁻¹)	Volumen (m ³ ha ⁻¹)	Število (N ha ⁻¹)	Volumen (m ³ ha ⁻¹)
<i>Larix decidua</i>	40	7,79	82	9,62	33 (< 1)*	2,06
<i>Picea abies</i>	7	5,43	13	5,30	1	0,15
<i>Abies alba</i>	< 1	0,04	< 1	0,01	< 1	0,01
Skupaj	48	13,26	95	14,93	35	2,22

*... V oklepaju je podano število panjev antropogenega izvora.

Stoječa odmrleta drevesa (skupaj 200 os.) so bila prisotna na 72 ploskvah, na katerih smo v povprečju popisali manj kot 3 osebke in le na 25 % ploskev je bilo število večje (maks. = 17 os.). Polovica vseh v vzorec zajetih osebkov je imela prsni premer manjši od 13 cm in le četrtina osebkov je imela premer večji od 22 cm (maks. DBH = 117 cm; smreka). Med drevesnimi vrstami so bile zastopane: macesen, ki je številčno prevladoval (84 %), smreka (≈ 16 %) in jelka (Preglednica 9). Razmerje v zastopanosti glede na volumen med macesnom in smreko se je precej spremenilo v korist slednje, saj je njen delež v skupnem volumnu bil 40 %.

Med odmrlimi stoječimi osebki so pri obeh vrstah prevladovali osebki manjših premerov (mediana (3. kvartil); 13 (22) cm za macesen in 10 (26) cm za smreko), vendar je med odmrlimi smrekami bilo nekoliko več osebkov večjih dimenzij (19 % os. DBH ≥ 40 cm; macesen 2 %), kar se posledično odraža tudi v njenem deležu v skupnem volumnu.

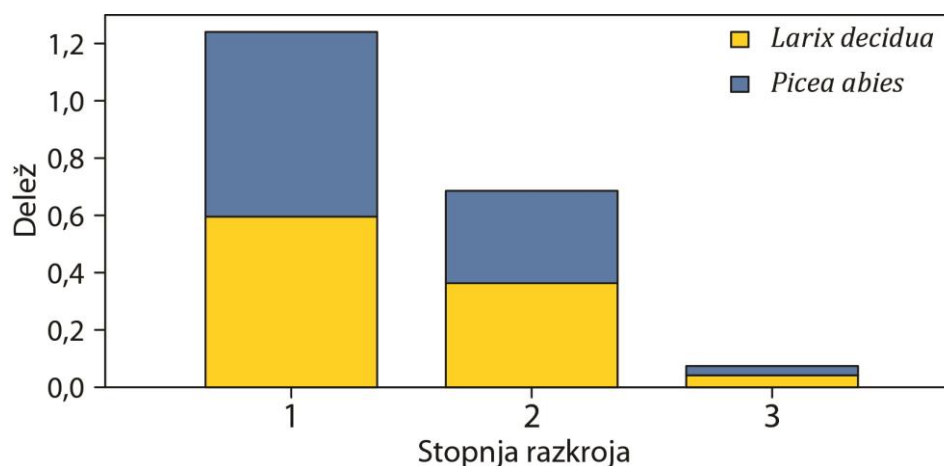
Na Kleku so bila odmrta stoječa drevesa zastopana v vseh štirih stopnjah fragmentiranosti, z najmanjšim številom dreves v prvi stopnji (odmrta drevesa z ohranjeno krošnjo; 12 %). Najbolj številčna so bila drevesa, od katerih so ostala cela debela ali prelomljena debela (34 % in 30 %). Primerjava obeh vrst je pokazala značilne razlike med njima (χ^2 (1) = 8,78; $p < 0,01$), saj je bil macesen za razliko od smreke, za katero velja ravno obratno, številčneje zastopan v zadnjih dveh stopnjah (68 %) (Slika 25).



Slika 25: Zastopanost stoječih odmrlih dreves macesna in smreke (glede na število osebkov) v štirih različnih stopnjah fragmentiranosti (1 – krošnja nedotaknjena; 2 – krošnja manjka, prisotne samo večje veje; 3 – samo deblo; 4 – prelomljeno deblo).

Figure 25: Fragmentation class distributions of snags (relative frequency) by species (1 – crown intact; 2 – crown missing but large branches present; 3 – bole only; 4 – broken bole).

Glede na stopnjo razkroja so številčno prevladovali osebki v prvi stopnji (61 % vseh osebkov), najmanjše število pa je bilo ugotovljeno v tretji stopnji razkroja (4 %). Med prevladujočima drevesnima vrstama ni bilo značilnih razlik (χ^2 (1) = 0,10; $p = 0,75$) v zastopanosti v posameznih stopnjah razkroja, pri čemer sta bili obe vrsti najbolj številčni v prvi stopnji (Slika 26).

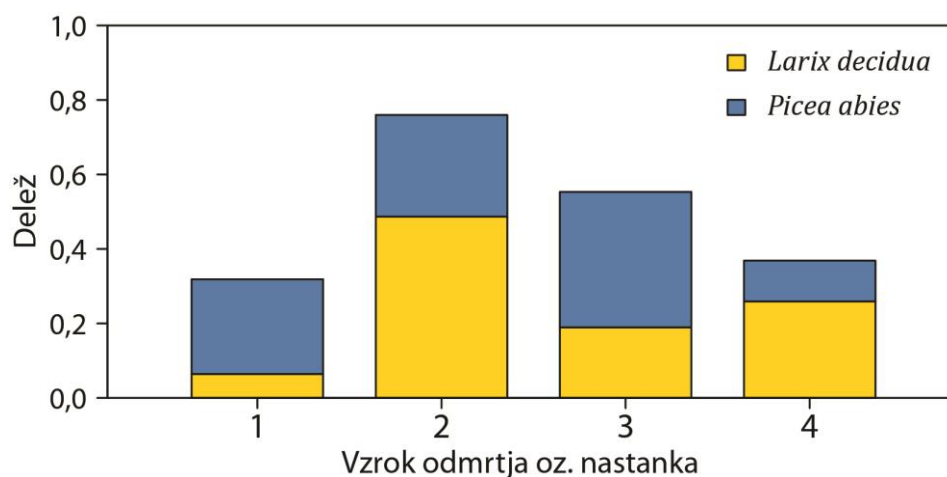


Slika 26: Zastopanost stojećih odmrlih dreves macesna in smreke (glede na število osebkov) v različnih stopnjah razkroja debla (1 – les in skorja sta nedotaknjena oz. ne kažeta znakov razkroja; 2 – les je nedotaknjen do delno razkrojen, skorja deloma manjka; 3 – les je v večji meri že razkrojen, skorja odpada oz. manjka).

Figure 26: Decay class distributions of snags (relative frequency) by species (1 – wood and bark intact, smaller to medium sized branches present; 2 – wood is sound to partially rotten, branch stubs firmly attached with only larger stubs present, some bark slippage; 3 – wood is substantially rotten, bark mostly missing or absent).

Ležeča odmrta drevesa ali njihovi ostanki (skupaj 399) so bili prisotni na 81 ploskvah. V povprečju smo na teh ploskvah popisali manj kot 5 kosov in le na četrtini ploskev je bilo identificiranih več kot 6 kosov (maks. = 14). Večino ležečih dreves oz. ostankov so predstavljali ostanki s premerom na debelejšem koncu med 10 in 30 cm (73 %) in maksimalni izmerjeni premer je bil 90 cm (smreka). Poleg macesna, katerega ostanki so bili najštevilčnejši (86 %), sta bili ponovno zastopani tudi smreka (14 %) in jelka (Preglednica 9). Podobno kot pri stojećih odmrlih drevesih se je razmerje v skupnem volumnu med macesnom in smreko, v primerjavi s številom ostankov, obrnilo v korist slednje (smreka 36 %). Ostanki smreke so bili v splošnem večjih premerov kot macesnovi (mediana D = 29 cm (smreka) in 20 cm (macesen)). Obenem je bil pri smreki ugotovljen večji delež ležečih ostankov z večjim premerom (35 %; $D \geq 40$ cm) kot pri macesnu (8 %).

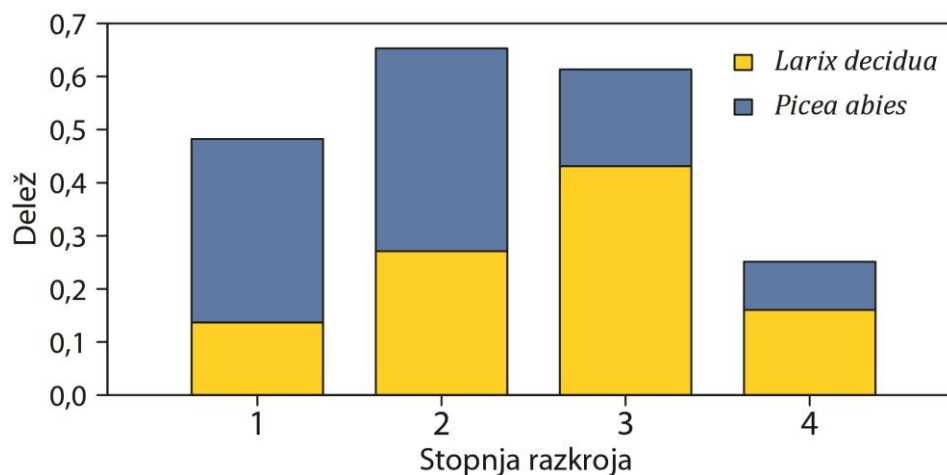
Glede na vzrok odmrtnosti dreves oz. nastanek drevesnega ostanka so bili na Kleku najštevilčnejše zastopani primeri, kjer se je deblo prelomilo pri tleh (2. razred: 46 %), v razmeroma majhnem številu primerov (9 %) pa je bilo kot vzrok odmrtnosti dreves ugotovljeno izruvanje. Obenem je bil v tem razredu ugotovljen najmanjši delež za macesen (Slika 27). Prevladujoči vrsti sta se glede na nastanek ležečih drevesnih ostankov oz. vzrok odmrtnosti značilno razlikovali ($\chi^2(3) = 34,97$; $p < 0,001$). Pri smreki je bilo najmanj ostankov uvrščenih v četrti razred (»neznan vzrok«: 11 %).



Slika 27: Zastopanost ležečih odmrlih dreves oz. ostankov macesna in smreke (glede na število) v štirih različnih razredih glede na vzrok odmrta oz. vzrok nastanka (1 – izruvanje; 2 – deblo, prelom pri tleh; 3 – deblo, prelom nad tlemi; 4 – neznan vzrok).

Figure 27: Origin class distributions of downed coarse woody debris (relative frequency) by species (1 – uproot; 2 – bole; 3 – snap; 4 – unknown event).

Ležeči ostanki odmrlih dreves so bili najbolj številčno zastopani v drugi (29 %) in tretji (40 %) stopnji razkroja. Primerjava zastopanosti ostankov macesna in smreke v posameznih stopnjah razkroja je pokazala značilne razlike med njima (χ^2 (3) = 23,40; $p < 0,001$). Ostanki macesna so bili najštevilčnejše zastopani v drugi in tretji stopnji (70 %) in smreka v prvi in drugi (73 %) (Slika 28).

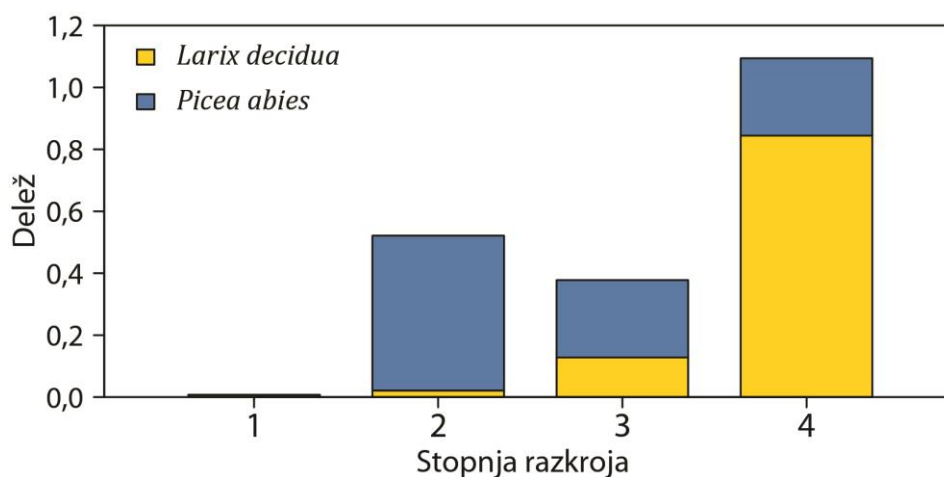


Slika 28: Zastopanost ležečih odmrlih dreves oz. ostankov macesna in smreke (glede na število) v različnih stopnjah razkroja debla (1 – les in skorja sta nedotaknjena oz. ne kažeta znakov razkroja in majhne ter srednje velike veje so še prisotne; 2 – les je nedotaknjen do delno razkrojen, skorja deloma manjka, nastavki večjih vej so še prisotni; 3 – les je v večji meri že razkrojen, nastavke vej je mogoče izpuliti, skorja je le delno pritrjena oz. odpada; 4 – les je že skoraj povsem razkrojen, nastavki vej so odpadli, skorja manjka, deblo je ovalno ali sploščeno).

Figure 28: Decay class distributions of downed coarse woody debris (relative frequency) by species (1 – wood and bark intact, smaller to medium sized branches present; 2 – wood is sound to partially rotten, branch stubs

firmly attached with only larger stubs present, some bark slippage; 3 – wood is substantially rotten, branch stubs easily pulled, bark mostly missing or absent; 4 – wood is mostly rotten, branch stubs rotted down to log surface, bark no longer attached, log is oval or flattened in shape).

Na proučevanem območju smo popisali na 62 ploskvah skupno 146 panjev in samo trije so bili antropogenega izvora. V povprečju smo na teh ploskvah popisali 2 panja in le na četrtini ploskev je bilo število panjev večje kot 3 (maks. = 7). Številčno so prevladovali panji s premerom med 20 in 50 cm (78 %). Med drevesnimi vrstami smo poleg macesna, katerega panji so bili najbolj pogosti, saj so predstavljali kar 95 % vseh popisanih, ugotovili še smreko (4) in jelko (Preglednica 9). Večina macesnovih panjev (84 %) na Kleku je kazala znake močne razkrojenosti in obenem je bilo kar 82 % vseh popisanih panjev uvrščenih v zadnji razred (Slika 29).

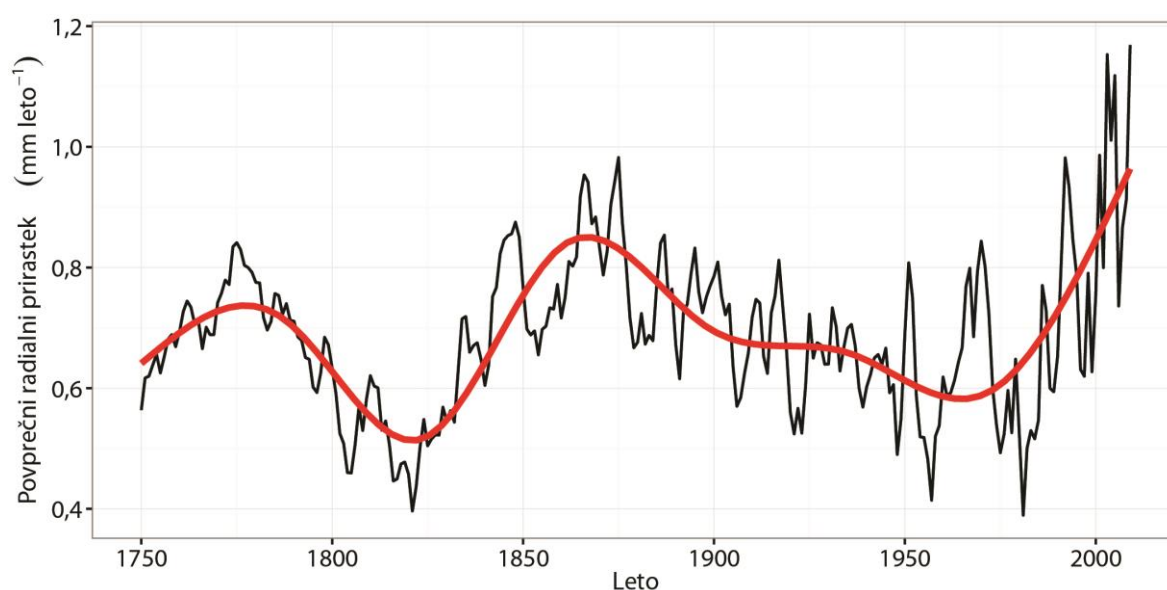


Slika 29: Zastopanost panjev macesna in smreke v različnih stopnjah razkroja (1 – les in skorja sta nedotaknjena oz. ne kažeta znakov razkroja; 2 – les je nedotaknjen do delno razkrojen, skorja deloma manjka; 3 – les je v večji meri že razkrojen, skorja odpada oz. manjka; 4 – les je že močno razkrojen, skorja manjka, nepravilna oblika).

Figure 29: Decay class distributions of stumps (relative frequency) by species (1 – wood and bark intact; 2 – wood is sound to partially rotten, some bark slippage; 3 – wood is substantially rotten, bark mostly missing or absent; 4 – wood is mostly rotten, bark no longer attached, shape is irregular).

5.3.2 Rast drevesnih vrst in rekonstrukcija sukcesijske dinamike

V proučevanem sestoju so bila za povprečni letni radialni prirastek, ki smo ga izračunali na podlagi prirastnih nizov vseh v vzorec zajetih dreves, značilna razmeroma velika nihanja v obdobju zadnjih 260 let (Slika 30). Ob koncu 18. stoletja smo tako ugotovili trend upadanja prirastka, ki je trajal približno do sredine prve polovice 19. stoletja (1820–1830). Temu je sledilo obdobje naglega povečevanja prirastka, ki je trajalo približno 50 let. V obdobju naslednjih 100-tih let je prirastek postopoma upadal vse do zadnje četrtine 20. stoletja, ko smo v sestoju ponovno ugotovili jasen trend povečevanja povprečnega prirastka.

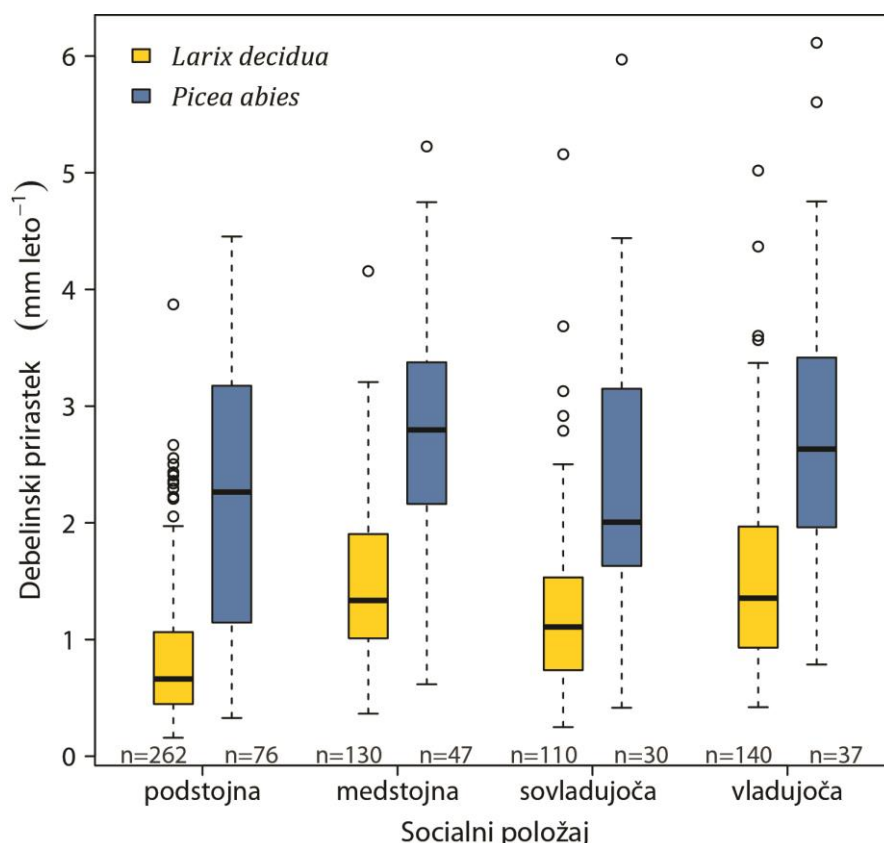


Slika 30: Povprečni letni radialni prirastek za obdobje 1750–2010 (črna črta) na podlagi združenih podatkov za celotno populacijo dreves na Kleku ($n = 838$). Rdeča črta prikazuje dejanskim podatkom prilagojeni linearni model, ki temelji na metodi kubičnega glajenja z zlepkami.

Figure 30: Mean radial increment for the period 1750–2010 (black line) of all sampled trees in the studied stand ($n = 838$). The fitted linear model based on the cubic smoothing spline method is indicated with the red line.

Povprečni debelinski prirastek za obdobje zadnjih 60 let (1950–2010), izračunan na podlagi združenih podatkov za vsa drevesa, je bil $1,5 \pm 1,0$ mm leto⁻¹ (srednja vrednost $\pm$ standardni odklon). V tem obdobju je le četrtina dreves imela povprečni prirastek večji kot 2 mm leto⁻¹. Primerjava debelinskih prirastkov macesna in smreke v različnih socialnih položajih (Slika 31) je pokazala, da sta se njuni populaciji značilno razlikovali v hitrosti priraščanja (ANOVA: $F(1, 824) = 371,2$; $p < 0,001$). Smreka ($2,5 \pm 1,2$ mm leto⁻¹) je v tem obdobju v povprečju priraščala več kot dvakrat hitreje kot macesen ($1,2 \pm 0,8$ mm leto⁻¹). Obenem je smreka imela značilno višje prirastke kot macesen tako znotraj kot tudi med posameznimi socialnimi položaji (Tukeyev test: $p < 0,001$). Največjo razliko med obema vrstama smo

ugotovili pri podstojnih osebkih (macesen: 0,8 mm leto⁻¹ in smreka: 2,2 mm leto⁻¹). Osebk v vmesnem položaju so izkazovali primerljive prirastke kot osebk v vladujočem položaju, kar je veljalo za obe vrsti. Za populacijo jelke je povprečni debelinski prirastek v zadnjih 60-ih letih bil 1,8 mm leto⁻¹, vendar je ta vrednost razmeroma nezanesljiva, saj temelji na majhnem številu dreves (n = 6).



Slika 31: Debelinsko priraščanje macesna in smreke v različnih socialnih položajih v obdobju 1950–2010 (uporabili smo srednje vrednosti posameznih dreves; 84 ploskev). Velikost vzorcev je podana na dnu grafikona (n). Razlaga simbolov je pri sliki 9.

Figure 31: Diameter increment in the period 1950–2010 by species and social class (suppressed, intermediate, co-dominant and dominant) based on the mean values for individual trees (pooled dataset). The sample sizes are indicated at the bottom (n). For the symbol description please see Figure 9.

V končna regresijska modela, s katerima smo ovrednotili vpliv različnih dejavnikov na hitrost debelinskega priraščanja obeh drevesnih vrst v obdobju zadnjih 20-ih let (1990–2010), so bile kot značilne pojasnjevalne spremenljivke vključene premer in starost osebkov ter globina krošnje (Preglednica 10). Vključitev interakcij med posameznimi pojasnjevalnimi spremenljivkami ni značilno izboljšala pojasnjevalne moči modelov (ANOVA; $p > 0,05$). Pri obeh smo zaradi neznačilnega vpliva izločili višino in zaradi kolinearnosti s premerom tudi socialni položaj. Za macesen je izbrani model pojasnil dobro polovico variabilnosti debelinskega prirastka ($r^2 = 0,53$; $F(3, 638) = 236,4$; $p < 0,001$),

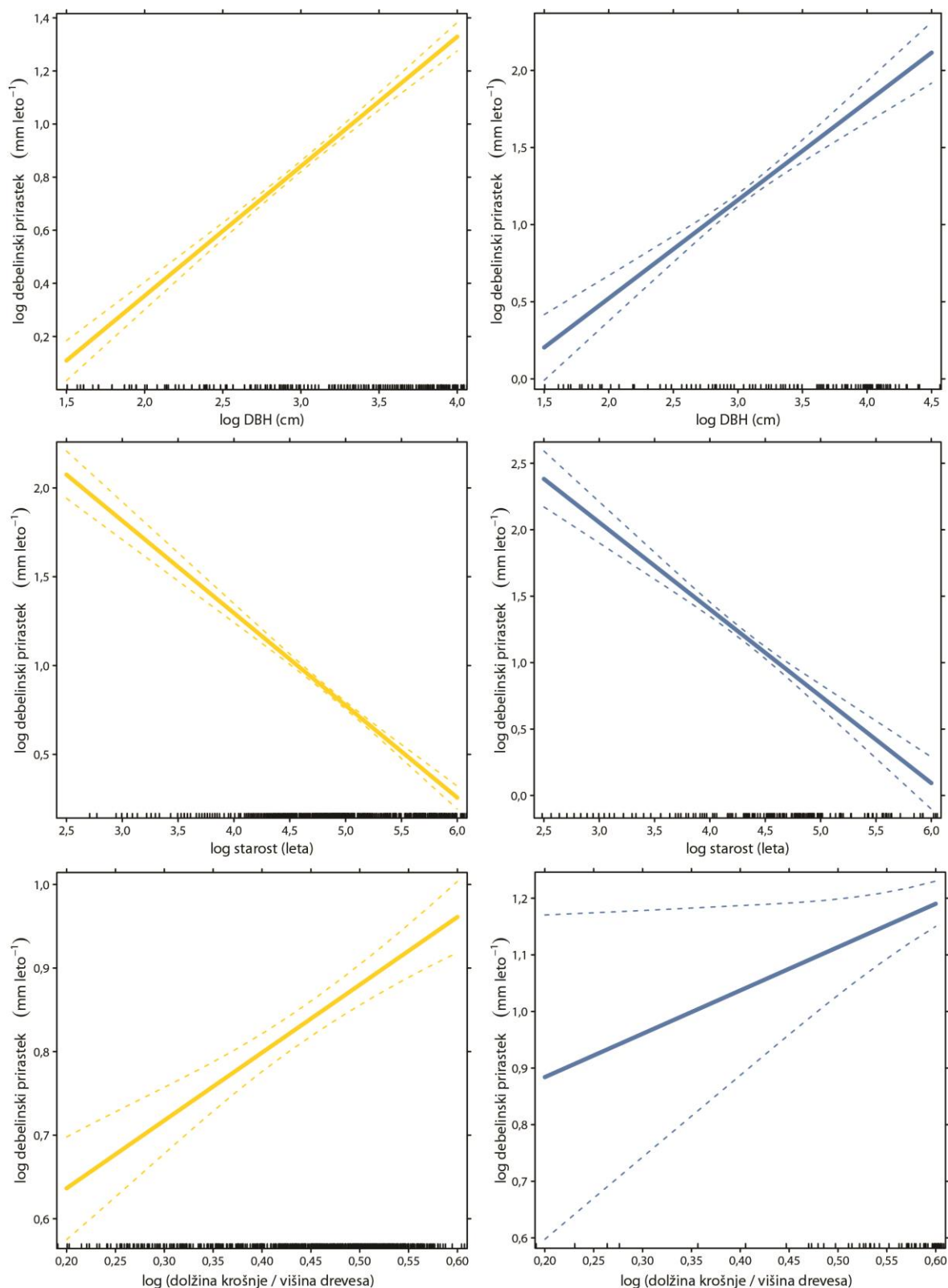
medtem ko je bila pojasnjevalna moč modela za smreko še nekoliko višja ($r^2 = 0,57$; $F(3, 186) = 82,6$; $p < 0,001$).

Preglednica 10: Parametri multivariatnega regresijskega modela odvisnosti debelinskega priraščanja od prsnega premera (DBH), starosti (AGE) in razmerja med dolžino krošnje ter višino drevesa (rel_CROWN) pri macesnu in smreki na Kleku. Odvisna in neodvisne spremenljivke so bile transformirane z logaritemsko funkcijo.

Table 10: Model parameter estimates, their standard errors and significances for best-fitting general linear models predicting individual diameter growth of *Larix decidua* and *Picea abies* in the studied stand. Predictors included in the best-fit models are diameter at breast height (DBH), tree age (AGE) and the ratio of tree's crown length to tree's height (rel_CROWN). Response and predictor variables were log-transformed.

Drevesna vrsta		Koeficient	Standardna napaka	t	p
<i>Larix decidua</i>	konstanta	1,56	0,11	14,03	< 0,001
	DBH	0,49	0,02	19,60	< 0,001
	AGE	-0,52	0,03	-18,49	< 0,001
	rel_CROWN	0,81	0,12	6,67	< 0,001
<i>Picea abies</i>	konstanta	1,60	0,25	6,54	< 0,001
	DBH	0,64	0,07	9,35	< 0,001
	AGE	-0,65	0,06	-11,32	< 0,001
	rel_CROWN	0,77	0,35	2,17	< 0,05

Pri obeh drevesnih vrstah smo ugotovili naraščanje prirastka s povečevanjem premera in globine krošnje (Slika 32). Obenem je pri obeh višina prirastka s starostjo upadala, pri čemer sta bili upadanje s starostjo in naraščanje z velikostjo približno nasprotno sorazmerni. Ocena vpliva globine krošnje je bila za macesen bolj zanesljiva kot pri smreki, kjer je bila ocena obremenjena z večjo napako, obenem je bil negativen učinek krajše krošnje na priraščanje dreves pri macesnu nekoliko bolj izražen kot pri smreki. Nezanesljivost ocene vpliva globine krošnje pri smreki je med drugim tudi posledica tega, da je bilo v vzorcu zajeto majhno število smrek s kratkimi krošnjami, saj so te v proučevanem sestoju redke.



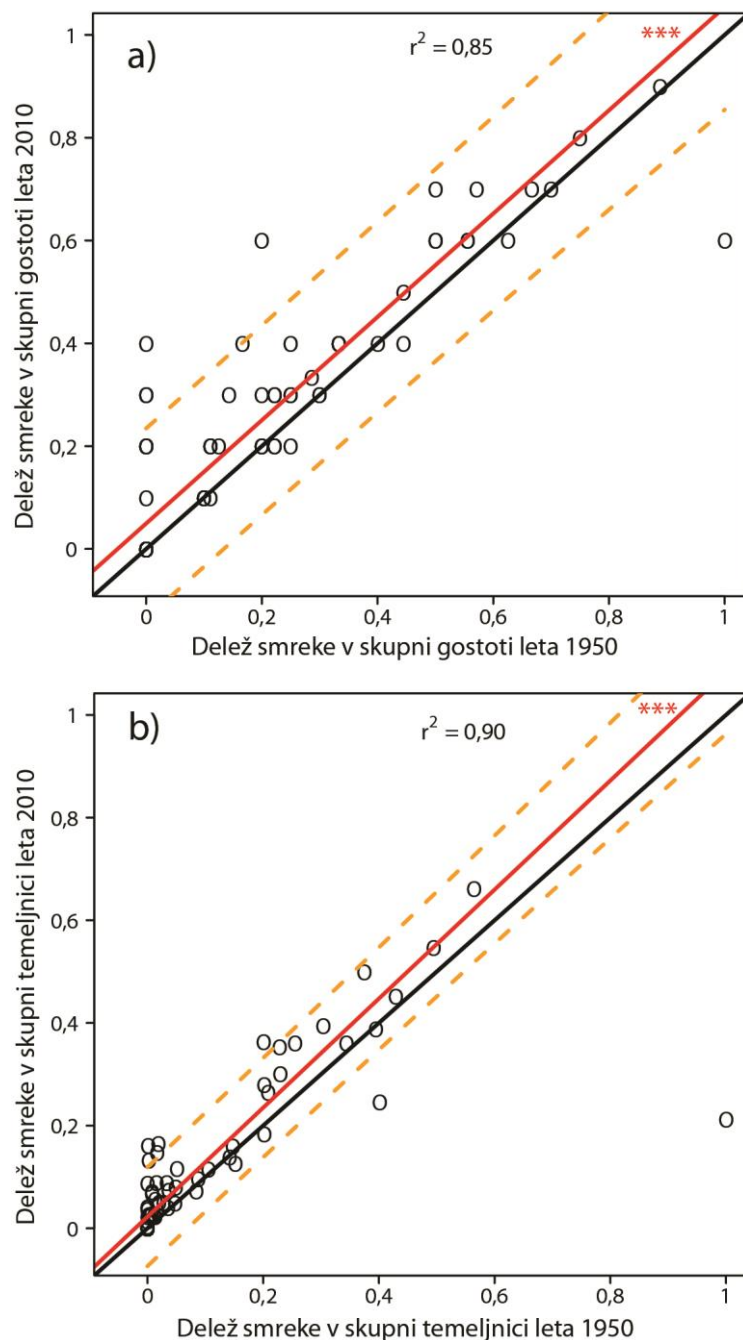
Slika 32: Prikaz vpliva posameznih pojasnjevalnih spremenljivk (premer, starost in globina krošnje), vključenih v multivariatni regresijski model, na hitrost debelinskega priraščanja pri macesnu (leva stran) in smreki (desna stran). Polna črta prikazuje ocenjeni vpliv in 95 % interval zaupanja je podan s črtkanima črtama. Vse osi so v logaritemskem merilu.

Figure 32: Effect display for individual predictor variables (DBH, AGE and rel_CROWN) included in the general linear models predicting diameter growth of *Larix decidua* (left side) and *Picea abies* (right side). A 95 % confidence interval (dashed line) is drawn around the estimated effect. All axes are in logarithmic scale.

Analiza populacijskih sprememb na posameznih ploskvah v obdobju 1950–2010 temelji samo na osebkih, ki so bili ob koncu obdobja še živi, in zato rezultati ne predstavljajo popolnoma točne rekonstrukcije razvoja proučevanega sestoja. Na podlagi analiz strukture odmrlih dreves, kjer smo v splošnem ugotovili majhno število odmrlih dreves na večini ploskev, smo predpostavili, da nam bo kljub določenim omejitvam uporabljeni pristop omogočil dovolj dober vpogled v spremembe drevesne sestave glede na število dreves in temeljnico na posameznih ploskvah. V raziskavi smo primarno želeli ovrednotiti hitrost sprememb deleža obeh prevladujočih vrst in obenem nas niso zanimale spremembe v času, temveč izključno neto razlika v deležu smreke med stanjem v letih 1950 in 2010.

V obdobju zadnjih 60 let je na 84-ih ploskvah (skupna površina 2,09 ha) uspešno vraslo skupaj 139 novih osebkov, od tega 68 macesnov, 70 smrek in ena jelka. V proučevanem obdobju je tako povprečna stopnja vrasti v sestoj bila približno 1 os. leto⁻¹ ha⁻¹, pri čemer med obema prevladujočima vrstama ni bilo večjih razlik.

Na več kot polovici ploskev je v tem obdobju smreka v sestoj glede na število dreves ohranila enak delež oz. se je njen delež zmanjšal. V povprečju se je delež smreke v sestoj povečal za 5 odstotnih točk in na četrtini ploskev je bilo povišanje deleža smreke višje od 8 odstotnih točk (Slika 33a). V proučevanem sestoj se je delež smreke v skupni gostoti v obdobju 1950–2010 značilno povečal (Wilcoxonov test: $V = 33$; $p < 0,001$), iz 10 % na 20 % (mediana). Ob analizi odvisnosti med stanjem leta 1950 in 2010 smo ugotovili, da višji ali nižji delež smreke na začetku obdobja ni vplival na velikost in smer sprememb deleža smreke v tem obdobju, saj je bila vrednost koeficienta linearne regresije približno ena (linearni model: $F(1, 81) = 462,4$; $p < 0,001$).



Slika 33: Sprememba deleža smreke v skupni gostoti (a) in temeljnici (b) v obdobju 1950–2010 na posameznih ploskvah (črni krogi) na Kleku. Črni črti označujeta nespremenjeno stanje. Rdeči črti prikazujeta podatkom prilagojena linearna modela odvisnosti med stanjem v letu 1950 in 2010 (stopnja značilnosti: *** $p < 0,001$); črtkane črte podajajo 95 % interval predvidenih vrednosti za oba modela.

Figure 33: Plot-level changes of *Picea abies* relative abundance within total tree density (a) and basal area (b) in the period 1950–2010 in the studied stand. Black lines indicate the locus of zero change. Red lines represent the fitted linear models predicting the 2010 relative abundance with the 1950 abundance (significance level: *** $p < 0.001$); dashed lines indicate the 95 % prediction interval for fitted models.

Delež smreke v skupni temeljnici se je v istem obdobju na polovici ploskev bodisi zmanjšal ali povečal za manj kot pol odstotne točke (Slika 33b). Na četrtini ploskev je povečanje njenega deleža bilo v razponu med 4 in 16 odstotnimi točkami. Povprečna sprememba upoštevajoč vse ploskve je bila približno 3 odstotne točke. Primerjava stanja na začetku in ob koncu obdobja je pokazala, da se je delež smreke tudi v primeru temeljnice značilno povečal (Wilcoxonov test: $V = 111$; $p < 0,001$), iz 0,2 % na 3,6 %. Podobno kot pri sestojni gostoti tudi v primeru temeljnice v proučevanem obdobju nismo ugotovili pomembnejšega vpliva zastopanosti smreke v letu 1950 na velikost in smer sprememb njenega deleža na posameznih ploskvah ($F(1, 81) = 694,7$; $p < 0,001$; $\beta = 1,062$).

5.3.3 Vzorci pomlajevanja

5.3.3.1 Osnovne značilnosti mladja na Kleku

Za proučevani sestoje je bila značilna izrazita variabilnost gostote mladja ($H \geq 10$ cm in $DBH < 4$ cm), saj so vrednosti na posameznih ploskvah bile med 149 in 6864 os. ha⁻¹ (koeficient variacije: 81 %). V povprečju je v sestoji gostota mladja bila 1584 os. ha⁻¹ (± 1289 os. ha⁻¹; standardni odklon). Najbolj številčno sta bila zastopana macesen (1046 ± 946 os. ha⁻¹; 66 %) in smreka (522 ± 728 os. ha⁻¹; 33 %), pri kateri smo ugotovili približno za polovico nižjo povprečno gostoto kot pri macesnu. Druge prisotne vrste (rušje, jelka, bukev in gorski javor; 1–9 os. ha⁻¹) so bile izrazito maloštevilne (16 ± 60 os. ha⁻¹; 1 %), pri čemer je bila bukev še najbolj številčna. V sestoji smo podobno kot pri gostoti, tudi pri drevesni sestavi mladja ugotovili veliko variabilnost, saj je delež macesna oz. smreke na posameznih ploskvah bil med 0 in 100 %. Vendar je bil delež macesna le na četrtini vseh ploskev manjši kot 50 % (mediana = 76 %).

V sestoji je prevladovalo mladje v prvem višinskem razredu ($H < 1,3$ m), kar velja tudi za vse posamezne vrste (Preglednica 11). Primerjava zastopanosti macesna in smreke po višinskih razredih je pokazala, da se vrsti značilno razlikujeta (χ^2 -test: $\chi^2(1) = 47,40$; $p < 0,001$), pri čemer je bilo za slednjo značilno znatno pomanjkanje števila osebkov v drugem višinskem razredu. Delež macesna v prvem višinskem razredu je glede na skupno število osebkov v tem razredu bil 64 %, v drugem pa 82 %. Pri macesnu in smreki so odmrli osebki predstavljali približno 2 % celotne populacije mladja (Preglednica 11).

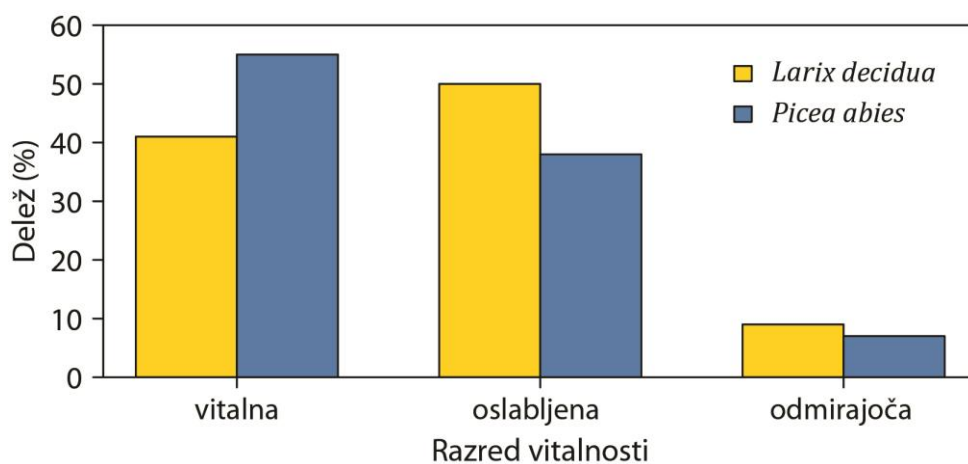
Preglednica 11: Gostota in drevesna sestava mladja na Kleku na podlagi združenih podatkov iz 84-ih ploskev.
Table 11: Seedling and sapling density by tree species in the studied stand (pooled data from 84 plots).

Drevesna vrsta	Višinski razred*	ŽIVA		ODMRLA	
		Gostota (N ha ⁻¹)	Delež (%)	Gostota (N ha ⁻¹)	Delež (%)
<i>Larix decidua</i>	1	871	83	9	43
	2	175	17	12	57
<i>Picea abies</i>	1	486	93	5	56
	2	36	7	4	44
Drugo**	1	14	88	1	100
	2	2	12	/	/
Skupaj	1	1371	87	15	48
	2	213	13	16	52

*...1 – 0,1 m ≤ H < 1,3 m; 2 – H ≥ 1,3 m in DBH < 4 cm.

**...*Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Pinus mugo* in *Acer pseudoplatanus*. Vrste so našteje v padajočem vrstnem redu glede na številčnost.

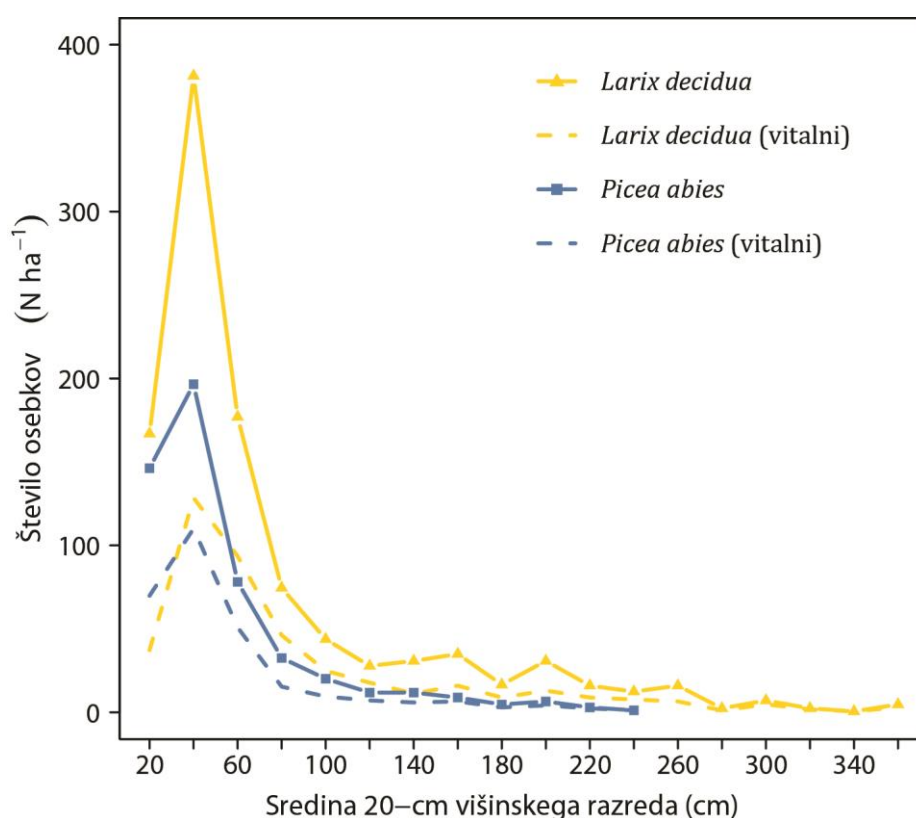
Ob primerjavi vitalnosti pomladka obeh prevladujočih vrst smo ugotovili značilne razlike med njima ($\chi^2(2) = 43,78$; $p < 0,001$), saj je v populaciji smreke, za razliko od macesna (41 %), prevladovalo vitalno mladje (55 %) (Slika 34). Pri drugih vrstah so prevladovali oslavljeni oz. odmirajoči osebki. Izjema je bila le jelka, pri kateri so vsi osebki izkazovali dobro vitalnost.



Slika 34: Zastopanost mladja macesna in smreke v treh razredih vitalnosti.

Figure 34: Vigor class (healthy, weakened, dying) distributions of regeneration (relative frequency) by species.

Macesen in smreka sta imela zelo podobno obliko porazdelitve števila osebkov po 20-cm višinskih razredih (Slika 35). Pri obeh smo največje število osebkov ugotovili v razredu 30–50 cm, pri čemer so bile med njima v tem razredu največje razlike v številčnosti. Po tem razredu je številčnost mladja hitro upadala vse do višinskega razreda 110–130 cm, kjer se je potem ustalila. Primerjava porazdelitev mladja po višinskih razredih, upoštevajoč celotno populacijo mladja, je pokazala na značilne razlike med macesnom in smreko (test Kolmogorov-Smirnova; $D = 0,44$; $p < 0,05$). Ko pa smo primerjali samo številčnost vitalnega mladja obeh vrst, se je pokazalo, da med njima dejansko ni večjih razlik ($D = 0,39$; $p = 0,10$), kar je bila predvsem posledica večjega števila macesnov slabše vitalnosti v prvih treh višinskih razredih.



Slika 35: Frekvenčna porazdelitev mladja po 20-cm višinskih razredih za macesen in smreko. Polni črti s simboli označujeta številčnost mladja za celotni populaciji obeh vrst, črtkani črti pa številčnost vitalnega mladja. Na x osi so označene sredine razredov.

Figure 35: Frequency distribution of seedlings and saplings in 20-cm height classes by species. Solid line indicates the distribution for the entire population and dashed line represents the distribution for the healthy part of the population. The values on x axis indicate the mid-points of the height classes.

Pri mladju smreke smo ugotovili znatno manj poškodovanih osebkov kot pri macesnu, saj je bilo 47 % osebkov smreke brez vidnih poškodb, medtem ko je bil delež nepoškodovanih pri macesnu le 23 %. Pri slednjem so prevladovala mehanske poškodbe na deblu (36 %) in v

približno enakem deležu so bile prisotne poškodbe zaradi objedanja divjadi (21 %) ter oslabiljenost zaradi zasenčenja (nerazvita krošnja; 18 %). Osebkki z zlomljenim vrhom so bili pri obeh drevesnih vrstah redki (≤ 3 %). Pri smreki je največji delež odpadel na poškodbe krošnje zaradi glivnih obolenj ali zasenčenja (27 %) in mehanske poškodbe debla (18 %). Na drugih prisotnih drevesnih vrstah so bile najbolj pogoste poškodbe zaradi objedanja divjadi, izjema je le rušje (Preglednica 12).

Preglednica 12: Poškodovanost mladja posameznih drevesnih vrst zaradi objedanja in lupljenja rastlinojedih parkljarjev na Kleku (združeni podatki iz 84-ih ploskev).

Table 12: Damages on tree regeneration of different species by wild ungulates in the studied stand (pooled data from 84 plots).

Drevesna vrsta	Delež poškodovanega mladja (%)	Tip poškodbe			
		Objedanje** (%)			Lupljenje (%)
		1	2	3	
<i>Larix decidua</i>	21	7	52	41	12
<i>Picea abies</i>	5	7	90	3	34
Drugo*	70	/	21	79	/

*...*Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Pinus mugo* in *Acer pseudoplatanus*.

**... 1 – majhna; < 10 % poganjkov poškodovanih in terminalni poganjek nepoškodovan, 2 – srednja; 10–50 % poganjkov poškodovanih, vključno s terminalnim in 3 – močna; > 50 % poganjkov poškodovanih, stranskih in terminalni.

Pri macesnu so med poškodbami zaradi divjadi prevladovala tiste, ki so nastale kot posledica objedanja (88 %) in enako velja tudi za preostale drevesne vrste (pri smreki 66 % in pri drugih vrstah 100 % vseh poškodb). V primerjavi s smreko smo pri macesnu ugotovili razmeroma visok delež osebikov, ki so bili močno objedeni (Preglednica 12).

5.3.3.2 Vpliv rastiščnih in sestojnih dejavnikov na gostoto mladja

V končni regresijski model za gostoto mladja macesna so bile vključene tri pojasnjevalne spremenljivke (Preglednica 13). Rezultati kažejo, da v proučevanem sestoju višja številčnost mladja smreke ne vpliva negativno na gostoto mladja macesna. Gostota mladja macesna je povezana z obliko površja, saj rezultati kažejo, da je macesen številčnejše zastopan na vbočenih delih površja kot na izbočenih ali ravnih delih. Med gostoto mladja macesna in sestojno temeljnico pa smo ugotovili izrazito negativno povezavo, saj se s povečevanjem slednje gostota zmanjšuje.

Preglednica 13: Parametri negativnega binomskega regresijskega modela odvisnosti gostote mladja macesna in smreke na Kleku od rastiščnih in sestojnih značilnosti.

Table 13: Negative binomial regression model parameter estimates for best-fitting models predicting *Larix decidua* and *Picea abies* tree regeneration density in the studied stand based on different site and stand level characteristics.

Drevesna vrsta	Spremenljivke*	Ocena parametra	Standardna napaka	95 % interval zaupanja za oceno parametra		p
				sp. meja	zg. meja	
<i>Larix decidua</i>	(konstanta)	3,583	0,353	2,880	4,301	< 0,001
	N_PIAB**	0,291	0,072	0,156	0,428	< 0,001
	SL_CONF (1)					
	2	0,787	0,162	0,464	1,114	< 0,001
	3	0,168	0,247	-0,300	0,665	0,495
	BA**	-1,687	0,358	-2,408	-0,976	< 0,001
<i>Picea abies</i>	(konstanta)	-1,198	0,848	-2,854	0,437	0,158
	N_LADE**	0,689	0,162	0,395	0,997	< 0,001
	SL_CONF (1)					
	2	-0,871	0,284	-1,399	-0,345	< 0,01
	3	-1,222	0,376	-1,955	-0,443	< 0,01
	GR_VEG (1)					
	2	-0,086	0,404	-0,943	0,681	0,831
	3	-0,683	0,423	-1,575	0,126	0,106
	4	-1,343	0,456	-2,293	-0,456	< 0,01
	BA**	2,585	0,604	1,344	3,853	< 0,001

*...N_PIAB – število mladja smreke; N_LADE – število mladja macesna; SL_CONF – oblika površja na ploskvi (1- izbočeno, 2-vbočeno, 3-ravno); BA – temeljnica na ploskvi; GR_VEG – pokrovnost tal z grmi, polgrmi in zelišči (1- 0 do 25 %, 2- 25 do 50 %, 3- 50 do 75 % in 4- 75 do 100 %).

**...Logaritemsko transformirana spremenljivka.

V model za gostoto mladja smreke so bile vključene štiri spremenljivke (Preglednica 13). Podobno kot pri macesnu smo tudi pri smreki ugotovili pozitivno povezavo med gostotama mladja obeh vrst. Za razliko od macesna je bil pri smreki z vidika številčnosti močno izražen pozitiven vpliv izbočenih delov površja. Obenem smo pri smreki potrdili pozitivno povezavo med sestojno temeljnico in gostoto mladja. Poleg negativnega vpliva vbočenih in ravnih delov površja na gostoto mladja smreke je bilo pri slednji močno izraženo upadanje številčnosti mladja s povečevanjem pokrovnosti tal s polgrmi in drugo pritalno vegetacijo.

5.3.3.3 Vpliv mikrorastiščnih in sestojnih dejavnikov na vitalnost mladja

Končni logistični model vitalnosti mladja macesna je vključeval šest pojasnjevalnih spremenljivk (Preglednica 14). Pri populaciji macesna se je pokazalo, da se z naraščanjem višine osebkov in naklona površja povečuje verjetnost pojavljanja vitalnih osebkov. Med preostalimi dejavniki, ki so imeli pozitiven vpliv na vitalnost, so bili še višja pokrovnost tal s pritalno vegetacijo, pri kateri je bil ugotovljen najbolj izrazit pozitiven učinek, in rast na razkrojenih ostankih odmrlih dreves. Vendar vpliv slednjega dejavnika ni bil statistično značilen, kar je verjetno posledica majhnega števila osebkov znotraj tega razreda za talno podlago. Višja sestojna temeljnica je imela močno izražen negativen vpliv na verjetnost pojavljanja vitalnih osebkov macesna v proučevanem sestoju in podobno velja tudi za večjo površinsko skalovitost. Povprečna klasifikacijska natančnost modela pri mejni verjetnosti 0,5 je bila razmeroma nizka, saj je bila le 63 %. Vendar je izdelani model pri mejni verjetnosti 0,5 bolj pravilno razvrščal nevitale (84 %) kot vitalne osebkke (34 %).

Preglednica 14: Parametri logističnega regresijskega modela odvisnosti vitalnosti mladja (vitalno - nevitalno) macesna in smreke na Kleku od različnih drevesnih, mikrorastiščnih in sestojnih značilnosti.

Table 14: Logistic regression model parameter estimates for both *Larix decidua* and *Picea abies* best-fitting models predicting individual tree regeneration vigor status (healthy vs. unhealthy) in the studied stand based on different tree, microsite and stand level characteristics.

Drevesna vrsta	Spremenljivke*	Ocena parametra	Standardna napaka	p	Razmerje obetov	95 % interval zaupanja za razmerje obetov
<i>Larix decidua</i> (n = 1767)	(konstanta)	-0,550	0,284	0,053	0,577	0,329–1,002
	H	0,005	0,001	< 0,001	1,005	1,004–1,007
	SUBSTR (1)					
	2	-0,230	0,134	0,087	0,795	0,611–1,034
	3	0,333	0,252	0,187	1,395	0,851–2,294
	SLOPE	0,025	0,007	< 0,001	1,025	1,012–1,039
	ROCK (1)					
	2	-0,485	0,146	< 0,001	0,615	0,461–0,820
	3	-0,677	0,171	< 0,001	0,508	0,363–0,709
	4	-0,146	0,174	0,402	0,864	0,613–1,215
	GR_VEG (1)					
	2	0,238	0,228	0,295	1,269	0,816–1,995
	3	0,600	0,219	< 0,01	1,822	1,194–2,817
	4	0,717	0,244	< 0,01	2,048	1,274–3,327
	BA	-0,409	0,100	< 0,001	0,664	0,546–0,806
<i>Picea abies</i> (n = 881)	(konstanta)	-1,222	0,376	< 0,01	0,295	0,140–0,611
	H	0,004	0,002	< 0,05	1,004	1,000–1,007
	SUBSTR (1)					
	2	0,014	0,166	0,934	1,014	0,732–1,403
	3	1,740	0,644	< 0,01	5,697	1,835–25,037
	SLOPE	0,023	0,010	< 0,05	1,023	1,004–1,044
	SL_CONF (1)					
	2	-0,540	0,154	< 0,001	0,583	0,431–0,787
	3	-0,223	0,287	0,437	0,800	0,456–1,411
	BA	0,529	0,139	< 0,001	1,697	1,295–2,231

*...H – višina osebkov; SUBSTR – talna podlaga (1-humus, 2-kamnita tla, 3-razkrojeni ostanki odmrlih dreves); SLOPE – naklon površja; ROCK – površinska skalovitost na ploskvi (1- < 5 %, 2- 5 % do 25 %, 3- 25 % do 50 % in 4- ≥ 50 %); GR_VEG – pokrovnost tal z grmi, polgrmi in zelišči (1- 0 do 25 %, 2- 25 do 50 %, 3- 50 do 75 % in 4- 75 do 100 %); BA – temeljnica na ploskvi; SL_CONF – oblika površja na ploskvi (1-izbočeno, 2-vbočeno, 3-ravno).

Najboljši logistični model za smreko je vključeval pet izmed desetih vključenih pojasnjevalnih spremenljivk (Preglednica 14). Podobno kot pri macesnu se je verjetnost pojavljanja vitalnega mladja smreke povečevala z višino osebkov in povečevanjem naklona površja. Obenem smo pri smreki ugotovili, v primerjavi z drugima dvema tipoma talne podlage, značilno močno povečanje verjetnosti za pojavljanje vitalnih osebkov, če so ti rasli na razkrojenih ostankih odmrlih dreves. Za razliko od macesna se je pri smreki verjetnost za pojavljanje vitalnih osebkov s povečevanjem sestojne temeljnice povečevala. Verjetnost za pojavljanje vitalnih osebkov pa se je zmanjšala, če je bilo površje vbočeno oz. ravno. Pri mejni verjetnosti 0,5 je povprečna klasifikacijska natančnost modela za smreko bila 61 %.

Za razliko od modela za macesen smo pri modelu za smreko (mejna verjetnost 0,5) ugotovili večje število pravilno razvrščenih primerov med vitalnimi osebki (75 %) in manjše med nevitalnimi (43 %). Zaradi slabe napovedovalne moči obeh modelov smo se pri razlagi rezultatov omejili zgolj na razlike v vplivu različnih pojasnjevalnih dejavnikov pri macesnu in smreki. Eden od vzrokov za ugotovljene razlike v klasifikacijski natančnosti obeh modelov, bi lahko bila tudi različna populacijska sestava obeh vrst glede na vitalnost mladja (Slika 34). Pri obeh drevesnih vrstah sta bili skupini vitalnih in nevitalnih osebkov številčno neuravnoteženi in to neposredno vpliva na rezultate logistične regresije, saj v takšnih primerih model posamezne osebkke pogosteje uvrsti v bolj številčno skupino (pri macesnu v skupino nevitalnih in pri smreki vitalnih osebkov).

6 RAZPRAVA

6.1 ZGODOVINA MOTENJ IN RAZVOJNA DINAMIKA ALTIMONTANSKEGA MEŠANEGA PRAGOZDNEGA OSTANKA V LUČKI BELI

Kronologija motenj jasno nakazuje, da je velik del proučevanega sestoja ob koncu 50-ih let 19. stoletja prizadela motnja večje jakosti v strehi sestoja. S tem dogodkom sovpada tudi bistveno povečanje vraščanja dreves po 50-ih letih 19. stoletja. Mnoga drevesa so dogodek preživela, nekatera od njih so bila v strehi sestoja že v 50-ih letih 19. stoletja, kar nakazuje, da je motnja ustvarila mozaik velikih sestojnih vrzeli z majhnimi zaplatami dreves v strehi sestoja, odpornimi na veter.

Na podlagi zgodovinskih virov za dolino Lučka Bela je mogoče sklepati, da je bil ta dogodek naravnega izvora in da je razvoj sestoja po tem dogodku prav tako potekal po naravni poti. Podatki kažejo, da je bilo pred 90-imi leti 19. stoletja v dolini prisotno tudi pašništvo (po dolini poteka ena od najstarejših poti na planoto do planin Stare stale in Korošica), a je bilo bistveno manj intenzivno kot pašništvo na planoti nad dolino (Fajgelj, 1953; Kuret, 1989). V prvem gozdnogospodarskem načrtu (1892) je bil za to območje predlagan prebiralni sistem (Priloga A), v okviru katerega je bil načrtovan samo posek dreves v določenih debelinskih razredih (uporaba t.i. debelinskega praga). Podatki popisov sestojev iz tistega obdobja kažejo, da je bila drevesna sestava gozdov še vedno razmeroma naravna, saj so sestoj v glavnem sestavljale bukev, jelka in smreka. Toda zgradba proučevanega sestoja je bila v 90-ih letih 19. stoletja drugačna od drugih sestojev v nižjih, bolj dostopnih predelih doline, kjer je bila ocenjena lesna zaloga t.i. uporabnih dreves precej višja (Anonimno, 1892). Zaradi nedostopnosti doline v tamkajšnjih gozdovih verjetno sploh ni bilo intenzivne sečnje vse do 30-ih let 20. stoletja (prve drče) oziroma 50-ih let 20. stoletja, ko je bila zgrajena prva gozdna cesta (Diaci, 1995). V naslednjih dveh desetletjih so večino gozdnih sestojev intenzivno izkoriščali, razen območij, ki niso bila dostopna. Ker se raziskovalno območje nahaja na težko dostopnem in strmem terenu na koncu doline, kar je zelo oteževalo spravilo lesa, predvidevamo, da se je obravnavani sestoj izognil intenzivnim sečnjam, ki so potekale v 20. stoletju. Toda posamezna drevesa (veliki panji osebkov macesna so še vedno vidni) na vzhodnem delu proučevanega območja (Diaci, 1995) so bila izbrana in posekana v 60-ih in 70-ih letih 20. stoletja.

Tudi mikrotopografija terena, ki je bila zaznamovana s prisotnostjo uleklin in gomil (tj. ostankov koreninskih krožnikov izruvanih dreves; ang. pit-and-mound topography) na večjem delu proučevanega sestoja, nakazuje, da je bila motnja v 50-ih letih 19. stoletja naravna in ne rezultat sečnje v 19. stoletju. Značilnosti oblike in velikosti ostankov

koreninskih krožnikov oz. gomil kažejo, da je večina starih več kot 100 let (Schaetzel in sod., 1989; Ulanova, 2000), bile pa so v podobni fazi razgradnje (Slika 36). To kaže, da je dogodek v 50-ih letih 19. stoletja verjetno povzročil močan veter. Veliko število izruvanih dreves se sklada s splošno sprejetim pogledom, da je dominantni mehanizem odmrtnosti dreves v mezofilnih gozdovih na rastiščih, kjer drevesa koreninijo plitvo ali pa so tla slabo nosilna, pogosto izruvanje (Schaetzel in sod., 1989; Everham in Brokaw, 1996) (Slika 37). Prav tako smo tudi v zgodovinskih virih našli pisne dokaze o vetrolomih, ki so jih povzročile lokalne nevihte, in so prizadeli gozdove na tem območju v 19. in 20. stoletju (Breznik, 1980; Kuret, 1989), kar kaže, da je veter pomemben povzročitelj motenj na tem območju.



Slika 36: Primer jelke, ki raste na razgrajeni gomili, tj. ostanek koreninskega krožnika drevesa, ki je bilo izruvano (Avtor: J. Diaci).

Figure 36: Example of a Silver fir growing on a decomposed mound that was formed after an uprooting (Author: J. Diaci).



Slika 37: Primer manjše sestojne vrzeli, ki je nastala zaradi izruvanega drevesa. Vidni so tudi ostanki starejšega vrzelnika (Avtor: J. Diaci).

Figure 37: Example of a small canopy gap that was formed after a tree was uprooted. Remains of an older gap maker are also still visible (Author: J. Diaci).

Razmeroma veliko število dogodkov, ki nakazujejo nastanek vrzeli, najdenih v kronologiji motenj pred dogodkom v 50-ih letih 19. stoletja, kaže, da je bila takrat struktura sestojja bolj odprta in manj homogena v primerjavi s trenutnim stanjem sestojja, za katero je značilen razmeroma zaprt oz. tesen sklep krošenj, kar bi tudi lahko bil razlog za večjo dovzetnost sestojja za vetrolom (Foster, 1988; Nagel in Diaci, 2006). Obenem tudi veliko število osebkov bukve, ki so vrasli v 18. stoletju, nakazuje, da je bila sestojna zgradba bolj heterogena (Szwagrzyk in sod., 1996; Szwagrzyk in sod., 2001). Vendar tako upad velikosti vzorca kot v dogodku v 50-ih letih 19. stoletja odstranjeni dendroekološki dokazi, omejujeta možnosti za razlago zgodovine sestojja pred 50-imi leti 19. stoletja. Kljub temu sklepamo, da so v sestoju pred vetrolomom glavno gonilo razvojne dinamike bile majhne sestojne vrzeli, kar je ustvarjalo ugodne razmere za vzpostavitev mladja, še posebej mladja bukve. Pomanjkanje vrasti jelke v 18. stoletju je nejasno, še posebej, ker je bolj sencovzdržna vrsta kot bukev. Ena izmed možnosti je, da je vetrolom v 50-ih letih 19. stoletja odstranil precej

osebkov jelke iz strehe sestoja, saj obstaja nekaj dokazov, da je jelka manj odporna na veter kot bukev (Nagel in Diaci, 2006). Druga možna razlaga je, da so osebkji jelke v strehi sestoja odmrli v obdobju obsežnega propadanja jelke, ki je širše območje prizadelo v 20. stoletju (Diaci, 1995; Bončina in sod., 2003), kar pojasnjuje tudi dolgoročno upadanje njenega deleža v skupni temeljnici, ki je razvidno iz inventurnih podatkov za sestoj. Končno pa je možno tudi, da rastiščne razmere v proučevanem objektu bolj ustrezajo bukvi (Mayer in Ott, 1991).

20. stoletje je bilo zaznamovano z obdobjem z razmeroma majhno pogostostjo motenj v strehi sestoja, kar sovpada z razvojnimi stadijem sestoja, ki je v fazi intenzivnega odmiranja dreves zaradi kompeticije (ang. stem exclusion stage); ta faza običajno sledi motnjam večje jakosti (Oliver in Larson, 1996). Naši rezultati nakazujejo, da se je streha sestoja zaprla oz. sklenila na začetku 20. stoletja, ko se je končalo obdobje intenzivnega vraščanja dreves, ki je trajalo od 60-ih let 19. stoletja do 20-ih let 20. stoletja, in posledično se je takrat tudi stopnja priraščanja dreves, ki so sedaj v strehi sestoja, zmanjšala (podatki niso prikazani). Sestoj zdaj prehaja iz faze intenzivnega odmiranja dreves zaradi kompeticije v fazo ponovne vzpostavitve pomladka (ang. understory reinitiation stage) po vetrolomu (Oliver in Larson, 1996). Za sedanjo strukturo strehe sestoja je značilen sklenjen sklep krošenj s posamičnimi manjšimi vrzeli (Slika 38). Še tiste maloštevilne vrzeli, ki so morda nastale v obdobju po vetrolomu zaradi odmrta posameznih dreves in za kar je v glavnem bil vzrok upad v populaciji jelke na tem območju, so verjetno zaprli osebkji bukve z obstransko širitvijo krošenj. Obstranska širitev krošenj dreves bukve je že bila ugotovljena kot pomemben mehanizem zapiranja vrzeli tudi v primerljivem pragozdnem sestoju v avstrijskih Alpah (Splechtna in sod., 2005). Sposobnost bukve, da majhne sestojne vrzeli zapre z obstransko širitvijo krošnje, je dobro dokumentirana (Schütz, 1998; Lemoine in sod., 2002; Diaci, 2006). Razvoj sestoja po vetrolomu pojasni tudi zdajšnja homogena sestojna zgradbo, visoko gostoto in temeljnico dreves v strehi sestoja, visoko mortaliteto dreves v spodnji plasti sestoja ter v splošnem majhno količino velikih odmrlih stoječih dreves in velikih ležečih drevesnih ostankov. Posledično se zgradba obravnavanega sestoja bistveno razlikuje v primerjavi s podobnimi mešanimi pragozdovi v Srednji Evropi (Mayer in Neumann, 1981; Korpel, 1995; Splechtna in sod., 2005).



Slika 38: V pragozdnem ostanku Lučka Bela zdaj prevladujejo deli z normalnim do tesnim sestojnim sklepom. Sestojne vrzeli so prisotne le mestoma in so manjših dimenzij. Najpogostejši vzrok za njihov nastanek je izruvanje enega ali šopa dreves (Avtor: J. Diaci).

Figure 38: Currently, old-growth forest Lučka Bela is characterized by a very closed and dense canopy layer. Canopy gaps are present only sporadically and are usually small. The prevalent cause for their formation is uprooting of a single or a clump of trees (Author: J. Diaci).

Zaprta oz. popolnoma sklenjena streha sestoja je med drugim povzročila tudi popolno odsotnost mladja in vrasti osebkov v najnižje debelinske razrede v večjem delu 20. stoletja. Gosta streha sestoja (v kateri prevladuje bukev) povzroča manjšo osvetljenost in temperature v nižjih plasteh sestoja (Szwagrzyk in sod., 2001; Diaci, 2006; Nagel in sod., 2006) in posledično je odsoten celo izrazito sencovzdržen pomladek bukve in jelke. To pojasni tudi višjo stopnjo mortalitete zastrtih oz. podstojnih osebkov bukve in smreke v primerjavi z jelko, ki je med temi tremi drevesnimi vrstami najbolj sencovzdržna. Poleg zelo nizke osvetljenosti v spodnjih plasteh sestoja, bi lahko bilo pomanjkanje pomladka povezano tudi z močnim objedanjem prostoživečih velikih rastlinojedov (Mayer, 1975; Ammer, 1996; Motta in Edouard, 2005).

V razvoju sestoja po velikem vetrolomu v 50-ih letih 19. stoletja je ključno vlogo odigrala vzpostavitev ugodnih mikrorastišč za uspešno nasemenitev in rast mladja ter sprostitev že obstoječega pomladka. Vloga slednjega je močno odvisno od sestojne zgradbe v trenutku motnje (Veblen in sod., 1989; Kulakowski in Veblen, 2003; Splechtna in sod., 2005; Nagel

in sod., 2006). V naši raziskavi je razvoj sestoje strehe oz. ponovna vzpostavitev zgornje plasti sestoja po motnji v pretežni meri potekal s sprostitvijo že obstoječega pomladka, kar jasno kaže tudi starostna struktura dreves v strehi sestoja in socialni položaj osebkov, ki so vrasli po veliki motnji. O podobnih razvojnih vzorcih po vetrolomih, ko določeno število osebkov sencovzdržnega pomladka in posamezna podstojna drevesa ostanejo nedotaknjeni, so poročali tudi v drugih raziskavah razvojne dinamike po motnjah v podobnih gorskih gozdovih Srednje Evrope (Fischer, 1992; Fischer in sod., 2002; Wohlgemuth in sod., 2002; Nagel in sod., 2006).

Vetrolom je ustvaril tudi ustrezne razmere (tj. povečana osvetljenost in razgaljena mineralna prst) za vrast svetloljubnega macesna in plescencovzdržnega gorskega javorja, zato so tudi ti osebki dosegli streho sestoja (Slika 39). Uspešna vrast gorskega javorja po vetrolomu je bila ugotovljena tudi v bukovem pragozdnem ostanku Ravna gora v Sloveniji (Marinšek in Diaci, 2004). Vsi ti rezultati kažejo, da je v obeh načinih okrevanja oz. ponovne vzpostavitve odraslega sestoja dominirala bukev in da je večina trenutne populacije jelke in smreke vrasla po vetrolomu. To visoko stopnjo vrasti, še posebej smreke, lahko razložimo z izboljšanimi svetlobnimi in temperaturnimi razmerami ter prisotnostjo ugodnejših mikrorastišč, kot so gomile in uleknine nastale po izruvanju dreves ter veliki drevesni ostanki sami (Ulanova, 2000; Kulakowski in Veblen, 2003; Kuuluvainen in Kalmari, 2003). Prav tako je možno, da je na vzorce vrasti po vetrolomu vplivalo selektivno objedanje pašnih in prostoživečih velikih rastlinojedov (Motta in Edouard, 2005), toda o populacijah pašnih in prostoživečih velikih rastlinojedov na proučevanem območju na začetku 20. stoletja vemo le malo, kar otežuje presojo vpliva teh živali na okrevanje gozda po vetrolomu.



Slika 39: Motnja srednje jakosti (vetrolom) je omogočila uspešno vrst v streho sestoja tudi nekaterim svetloljubnejšim drevesnim vrstam (npr. gorskemu javorju) (Avtor: J. Diaci).

Figure 39: The intermediate intensity disturbance (windthrow) also enabled successful recruitment and canopy accession of some light-demanding tree species (e.g. sycamore maple) (Author: J. Diaci).

Čeprav smo proučevali le majhen pragozdni ostanek, ta raziskava prispeva k obstoječemu vedenju o procesih ob in po motnjah v mešanih gorskih gozdovih v Alpah, ki je razmeroma slabo. Rezultati nakazujejo, da so lahko bili vetrolomi srednje jakosti in pogostosti na ravni sestoja pomembna komponenta režima motenj. Te dogodke verjetno povzročajo močni vetrovi ob lokalnih nevihtah, ki povzročajo vzorec poškodb, kateri obsega tako majhne, prostorsko razpršene vrzeli kot tudi večje sestojne vrzeli, nastale z odmrtnjem več dreves hkrati (Woods, 2004; Nagel in Diaci, 2006). Večji nevihtni sistemi, kot sta bila orkana Vivian in Lothar, ki sta v 90-ih letih 20. stoletja v Srednji Evropi povzročila poškodbe v

gozdnih ekosistemih na izjemno velikem območju (Schönenberger in sod., 2003; Angst in sod., 2004), so verjetno del zgodovinskega obsega variabilnosti (ang. historic range of variability) v Alpah, ampak so zelo redki. Periodični vetrolovi, povezani z močnimi lokalnimi nevihtnimi dogodki, se pojavljajo bolj pogosto in so lahko imeli pomemben vpliv na razvojno dinamiko gozdov pred naselitvijo oz. vplivom človeka (Splechtna in sod., 2005; Nagel in sod., 2007).

Gospodarjenju z gozdovi, ki temelji na poznavanju naravnih procesov, v Evropi pogosto imenovano sonaravno gojenje gozdov, bi koristilo boljše razumevanje naravne variabilnosti zgradbe in vrstne sestave gozda ter procesov ob in po motnjah (Kulakowski in Bebi, 2004). Na primer, v gozdu, kjer gospodarimo daljše obdobje samo po sistemu drevesnega prebiranja, dobro posnemamo izrazito malopovršinske oz. endogene motnje (nastanek majhnih vrzeli zaradi odmrtnosti posameznih dreves), toda ob takšnem gospodarjenju ne upoštevamo pomembne vloge periodičnih motenj večjih jakosti v naravni razvojni dinamiki gozdov. Na sestavo in zgradbo vegetacije vplivajo tako rastiščne razmere kot motnje (Romme, 1982; Harmon in sod., 1984; Veblen in sod., 1992), zato je potrebno pri gospodarjenju z gozdovi, poleg izsledkov fitocenoloških raziskav, katere se pogosto uporabljajo za opisovanje vzorcev razširjenosti vrst v Srednji Evropi (Braun-Blanquet, 1964), upoštevati tudi vpliv preteklih motenj oz. naravni režim motenj. Preden pa se te procese (npr. motnje srednje jakosti in pogostosti) prične posnemati v gozdnogojitveni in gozdnogospodarski praksi, je potrebno opraviti več kvantitativnih raziskav naravnega obsega variabilnosti. Slednje še posebej velja za gozdove, v katerih je poudarjena funkcija varovanja pred naravnimi nevarnostmi (Brang, 2001; Brang in sod., 2004).

6.2 SUKCESIJSKA DINAMIKA MACESNOVIH IN ALTIMONTANSKIH MEŠANIH GOZDOV V POVEZAVI Z MEDVRSTNIMI RAZLIKAMI V ŽIVLJENJSKI STRATEGIJI

Proučevani območji sta imeli primerljivo zgodovino rabe tal, ki je povzročila velike spremembe v zgradbi in delovanju prvotnih naravnih ekosistemov. Podobne spremembe naravnih ekosistemov so bile ugotovljene tudi v številnih drugih raziskavah na območju Alp (Gobet in sod., 2003; Carcaillet in Muller, 2005; Röpke in sod., 2011; Schwörer in sod., 2015), v katerih je bila dokazana močna povezanost med povečevanjem vpliva človeka (npr. požiganje) in naraščanjem deleža macesna ter izginjanjem nekaterih pozno sukcesijskih vrst (npr. jelke). Obdobju razmeroma intenzivnega izkoriščanja teh območij je sledilo postopno opuščanje nekdanjih tipov rab, kar je omogočilo pričetek različnih oblik gozdnih sukcesij, v katerih so imeli v zadnjega pol stoletja glavno vlogo različni naravni procesi.

Izsledki analiz zgodovine motenj v gozdovih na območju rezervata Polšak potrjujejo spoznanja dosedanjih raziskav zgodovine gozdov (Breznik, 1980; Diaci, 1992) in kažejo, da je bilo človekovo preteklo delovanje na območju rezervata eden od ključnih dejavnikov, ki so vplivali na njihovo razvojno dinamiko in zgradbo. Starostna struktura vladujočih dreves v strehi sestojev nakazuje dobro ujemanje z zgodovino rabe tal opisane v dostopnih zgodovinskih virih (npr. Priloga A; Anonimno, 1892). Pregled opisov sestojev in sestojne karte iz leta 1892, ki predstavljajo najstarejši dostopen vir o stanju gozdov na Polšaku, je pokazal, da so v tistem obdobju pretežni delež pobočja poraščali razmeroma sklenjeni in mešani (bukev, smreka in macesen) gozdni sestoji z razmeroma nizko lesno zalogo »uporabnih« sortimentov. V načrtu je bil za te sestoje predpisan prebiralni sistem gospodarjenja, kar pomeni, da so bili uvrščeni med varovalne gozdove. Za območje planote (Priloga A), na kateri se nahaja tudi planina, so bili značilni odprti sestoji, v katerih sta prevladovala macesen in rušje, in travnate površine. Naša in pretekle raziskave tako potrjujejo primernost delitve gozdov rezervata v dva stratuma glede na zgodovino motenj v njih oz. pretekli režim motenj. Razlike v zgodovini rabe gozdov med obema stratumoma, ki so tako kvalitativne (posek – krčitev, požiganje in paša) kot kvantitativne (občasni – neprestani posegi) narave, se odražajo tako v drevesni sestavi sestojev kot v starostni strukturi populacij prisotnih drevesnih vrst. Za gozdove na pobočju je značilno, da v njih prevladuje bukev, macesen in smreka pa sta primešana v manjšem deležu. To kaže na večjo ohranjenost teh gozdov v smislu drevesne sestave v primerjavi z gozdovi na planoti, kar je v največji meri posledica dejstva, da so bili gozdovi na pobočju podvrženi rabi v obliki sečenj (različnih jakosti) za potrebe lesa, najverjetneje pa te površine nikoli niso bile popolnoma izkrčene.

Nasprotno pa je bil velik del površin na območju planote razmeroma zgodaj izkrčen za potrebe paše. Slednje se kaže tudi v razlikah v starostni strukturi populacij drevesnih vrst na planoti in pobočju. Tako je na primer primerjava starosti obeh populacij vladajočih osebkov macesna v strehi sestoja (na planoti in pobočju) pokazala jasne razlike med njima. Celotna populacija macesna v proučevanih sestojih na pobočju izvira iz prve polovice 19. stoletja, kar kaže da so bili v tistem obdobju gozdovi podvrženi motnjam večjih jakosti, najverjetneje antropogenega izvora. V tem obdobju (t.i. predmarčna doba) sta se v Sloveniji, tako kot na ostalih območjih takratne Avstro-Ogrske monarhije, pričela intenziven gospodarski razvoj in težnje po odpravi fevdalnega sistema. Znano je, da je v tistem obdobju (od 1815 do 1853, ko je bila izpeljana zemljiška odveza) prišlo do intenzivnejšega izkoriščanja gosposčinskih gozdov, kar je povzročilo zaostrovanje odnosov med lastniki in podložniki, ki so imeli gozdne služnosti (Blaznik in sod., 1970). Lastniki so skušali omejiti pravice služnostnih upravičencev do lesa, saj je ta pridobil na vrednosti. Kmetom pa so ti gozdovi predstavljali tujo posest, ki jo smejo na podlagi služnostnih pravic neomejeno izkoriščati, kar je v mnogih gozdovih povzročilo opustošenje.

Populacija macesna na planoti je starejša in bolj raznodobna, kar nakazuje, da je macesen v večjem številu že dalj časa prisoten na tem območju (najmanj 200 let). Starostna struktura macesnove populacije na planoti tako potrjuje navedbe v pisnih virih o dolgotrajnem človekovem vplivu na vegetacijo. Zgodovinski viri nakazujejo, da je bilo območje planote izkoriščano predvsem v obliki poletne visokogorske paše (Priloga A), a je zaradi pomanjkljivih virov zgodovina te dejavnosti (predvsem njen pričetek) na Polšaku precej nejasna. Vendar je na podlagi posrednih dokazov, kot so zgodovinski viri o poteku človekovega poseljevanja širšega območja (Glauert, 1937), mogoče zaključiti, da sega človekov vpliv (krčitev gozdov in paša) potencialno več kot 500 let nazaj. Planina Polšak, ki je najverjetneje nastala na izkrčeni gozdni površini, je bila izrazito ovčja planina, saj so naravne razmere na tem območju manj primerne za pašo drugih živali, predvsem zaradi razgibanega kraškega terena in pomanjkanja vode (Fajgelj, 1953). Paša na planini je trajala približno 70 dni, saj je bila količina hrane na Polšaku precej skromna in je zato pastir ovce s planine običajno preselil na druge predele Dleskovške planote (npr. planino Ravne) že pred koncem avgusta. Natančnih podatkov o številčnosti živali na planini skozi zgodovino nismo uspeli najti, razen za leto 1952, ko se je na planini paslo 300 ovac (Fajgelj, 1953). Domnevamo, da najverjetneje tudi za to planino veljajo splošni trendi iz katerih je razvidno, da se je število živali pričelo počasi zmanjševati že ob koncu 19. stoletja in ta trend se je nadaljeval tudi v prvi polovici 20. stoletja. Izrazito pa se je številčnost zmanjšala v desetletjih po drugi svetovni vojni.

Podobno kot planotasti del na Polšaku je bilo tudi širše območje planine Klek več stoletij (verjetno celo tisočletij) podvrženo vplivu različnih antropogenih motenj. Izsledki preteklih arheoloških raziskav (Ogrin, 2006) in raziskav zgodovine pašništva (Melik, 1950; Kos, 1960; Štular, 2006) kažejo, da je človek z različnimi dejavnostmi (oglarstvo, topljenje železove rude, paša) najverjetneje močno spremenil vrstno sestavo prvotnih ekosistemov, kar je pripomoglo k uveljavitvi macesna kot dominantne vrste v obravnavanem sestoju. Podatki iz prve polovice 20. stoletja kažejo (Melik, 1950), da je trajala paša na planini običajno dva meseca (julij–avgust) in da so na njej pasli različne vrste živali (do 150 glav živine), prevladovalo pa je govedo.

Dendroekološki podatki zbrani v sestoju so nam omogočili podrobno analizo zgodovine motenj in razvoja sestoja za obdobje zadnjih 250 let. Obenem se je podobno kot v mnogih drugih raziskavah (npr. Veblen, 1986a; Antos in Parish, 2002; Motta in Lingua, 2005) pokazalo, da je kljub razmeroma močni korelaciji med starostjo in prsnim premerom v populacijah macesna in smreke zaradi znatne variabilnosti v starosti osebkov znotraj posameznih debelinskih razredov, za razlago pretekle razvojne dinamike proučevanega sestoja bolj primerna uporaba starostne strukture. Še posebej to velja za macesen, pri katerem smo za razliko od smreke, ugotovili pri večini podstojnih osebkov zelo počasno rast in posledično tudi veliko večji razpon starosti osebkov z enakim premerom. Obenem je večji premer posameznih osebkov smreke v primerjavi z macesnom v večini primerov posledica hitrejšega priraščanja in ne posledica zgodnejše vrasti v sestoju.

Dinamika debelinskega priraščanja v populaciji dreves, ki je bila sestavni del sestoja v drugi polovici 18. stoletja, nakazuje, da so drevesa v tistem obdobju najverjetneje rasla v razmeroma sklenjenem sestoju, v katerem so bile razmere zaradi kompeticije zaostrene. Med letoma 1820 in 1830 pa je bil sestoj podvržen motnji večje jakosti, v kateri je bil del takratne populacije dreves odstranjen. Natančnih podatkov o tipu motnje nismo uspeli pridobiti, vendar na podlagi razvoja v naslednjih nekaj desetletjih sklepamo, da je bila ta motnja najverjetneje požar, in sicer antropogenega izvora. Krčenje gozda in čiščenje pašnikov s požiganjem je bila uveljavljena praksa na območju Slovenije (Blaznik in sod., 1970) in tudi v drugih delih Alp (npr. Genries in sod., 2009). Obenem ta motnja podobno kot motnje na Polšaku časovno sovпада s predmarčno dobo in v tistem času so v sredogorju gozdne ali zaraščajoče površine, v katerih so veljale služnostne pravice, intenzivno spreminjali v planinske pašnike oz. širili obstoječe. Po nekaterih ocenah iz sredine 19. stoletja se je v nekaj desetletjih po uvedbi franciscejskega katastra (1817–1827) veliko gozdnih površin (5–10 %) spremenilo v pašnike (Blaznik in sod., 1970). Ta trend se je obrnil po uveljavitvi gozdnega zakona iz leta 1852 in po zemljiški odvezi (1853), ko so lastniki na podlagi nove ureditve

lastninskih odnosov in posledično tudi pašnih ter gozdnih služnosti pričeli omejevati pašo in spreminjati planine v gozdove.

V prid domnevi, da je sestoj takrat pogorel, govori tudi starostna struktura obeh prevladujočih vrst in poznejši razvoj sestoja. Velike razlike v številčnosti starejših (starost > 200 let) osebkov macesna in smreke v sestoju bi lahko bile posledice požara. Odrasla macesnova drevesa so v primerjavi s smreko veliko bolj odporna na poškodbe zaradi požarov (Blarquez in Carcaillet, 2010), saj imajo debelejšo plast slabo gorljivega lubja. Za to značilnost vrst iz rodu *Larix* je že bilo pokazano, da pomembno prispeva k njihovi manjši dovzetnosti na poškodbe ob požaru (Hare, 1965; Hood in sod., 2007). Kljub temu je potrebno upoštevati tudi možnost, da je manjše število starejših smrek lahko tudi posledica razlik v splošni dolgoživosti obeh vrst. Slednje je sicer manj verjetno, saj obstajajo dokazi, da smreka pogosto doseže starost 200 let (Schütz, 1969; Motta in sod., 2000; Wallenius, 2002; Szewczyk in sod., 2011; Svoboda in sod., 2012).

Izrazito povečanje vrasti novih osebkov v sestoj smo ugotovili prav v prvih nekaj desetletjih po motnji. Pri tem je pomembno opozoriti, da se prikaz starostne strukture nanaša na starost dreves na višini 1 m in je zato potrebno pri določanju dejanskega desetletja vrasti upoštevati tudi čas, ki ga je drevo potrebovalo do te višine. Izjemno visoka stopnja vrasti macesna v obdobju po motnji prav tako potrjuje domnevo o požaru, saj je njegov vpliv na sestojne in talne razmere z vidika pomlajevanja macesna izrazito pozitiven: zmanjšanje sestojne gostote in uničenje pritalne vegetacije, uničenje organske in razgaljenje mineralne plasti tal ter sprememba kemičnih lastnosti tal (Kimmings, 1997; Nilsson in Wardle, 2005). Pozitiven vpliv požarov na številčnost pomladka v subalpinskih gozdovih v francoskih Alpah so ugotovili tudi Genries in sod. (2009). Obenem smo ugotovili v naslednjih 50-ih letih po motnji naraščajoč trend v debelinskem priraščanju dreves, kar je mogoče pojasniti z večjim deležem razvojno mlajših dreves (Čada in sod., 2013), zmanjšanjem vpliva kompeticije (manjša gostota dreves) in tudi s spremenjenimi talnimi razmerami po požaru (Wardle in sod., 1998; Berglund in sod., 2004; DeLuca in Sala, 2006).

Za obdobje od sredine druge polovice 19. stoletja do 70-ih let 20. stoletja je bil značilen trend postopnega zmanjševanja povprečnega prirastka, kar nakazuje, da sestoj v tem obdobju ni bil podvržen intenzivnejšim motnjam in da so se razmere za rast dreves zaradi višje gostote in temeljnice verjetno pričele zaostrovati (večji vpliv kompeticije). Kljub temu se je razmeroma visoka stopnja vrasti pri macesnu, ki se je pričela po motnji, nadaljevala približno vse do konca prve polovice 20. stoletja, kar bi lahko bila, poleg ugodnih sestojnih razmer, tudi posledica vpliva paše v sestoju. Druge raziskave so že nakazale pozitiven vpliv paše zmerne intenzivnosti na uspešnost pomladitve macesna (npr. Didier, 2001; Risch in sod.,

2003; Mayer in Stöckli, 2005; Motta in sod., 2006b), saj živali s teptanjem in pašo lahko pripomorejo k nastanku primernih mikrorastišč za nasemenitev macesna (razgaljena mineralna tla; Auer, 1947). Starostna struktura macesna nakazuje, da je do znatnega upada vrasti prišlo po letu 1940, kar bi lahko bilo med drugim tudi posledica opuščanja rabe visokogorskih planin po II. svetovni vojni (Melik, 1950; Petek, 2005). Vendar se je vraščanje macesna v sestoj vseeno nadaljevalo vse do zadnjega z vzorcem zajetega desetletja. Podobno kot pri macesnu smo tudi pri smreki v obdobju po motnji ugotovili povišanje stopnje vrasti, ki je ostala nespremenjena skozi celotno obdobje med letoma 1860 in 1990, le v zadnjem desetletju 20. stoletja smo ugotovili večje število vraslih osebkov smreke. V primerjavi z macesnom je imela smreka v obdobju po motnji v povprečju več kot dvakrat nižjo stopnjo vrasti. Potencialne razloge za manj uspešno vraščanje smreke bi lahko iskali tako med abiotskimi (npr. visoka in dolgotrajna snežna odeja) kot med biotskimi dejavniki (glive). Eden od razlogov za takšne razlike med obema vrstama bi lahko bil pomanjkanje ustreznih mikrorastišč za nasemenitev in zgodnjo rast smreke (Ott in sod., 1997; Brang, 1998; Frehner, 2002), kar je na Kleku, poleg že omenjenih dejavnikov, lahko tudi posledica južne ekspozicije in večjega deleža direktnega sončnega sevanja zaradi odprtosti sestojev (sušnost). V zgodovinskih virih nismo našli dokazov, ki bi pričali o načrtnem odstranjevanju mladja pozno sukcesijskih vrst (npr. smreke) na območju planin. Raziskave v drugih predelih Alp so pokazale, da je bila ta dejavnost ustaljena praksa (v posameznih primerih tudi formalno določena in nekateri viri navajajo tudi načrtno puščanje macesna) na območjih, kjer se je izvajala visokogorska paša (Janett, 1943; Motta in Lingua, 2005; Motta in sod., 2006b).

Rezultate dendroekoloških analiz režima motenj na Kleku v zadnjih 60-ih letih potrjuje tudi ugotovljena struktura odmrlih dreves v sestoji. Odmrli drevesa so bila zastopana v vseh stopnjah razkroja in prisotni so bili tako kosi večjih kot tudi manjših premerov. Pestra struktura in količina odmrlih dreves in njihovih ostankov ter izjemno majhno število panjev antropogenega izvora nakazujejo, da v zadnjem obdobju ta sestoj ni bil podvržen neposrednemu vplivu človeka. Trenutna zgradba sestoja je tako deloma odraz preteklih človekovih vplivov in obenem tudi različnih naravnih procesov, ki so imeli vodilno vlogo v nedavnem sukcesijskem razvoju sestoja. Podobno velja za proučevane sestoe na Polšaku, pri čemer so v sestojih na pobočju naravni dejavniki že dlje časa glavno gonilo razvoja.

Zgradba sestojev na Polšaku in Kleku, v katerih ima prevladujoči delež macesen (v nadaljevanju macesnovi sestoji), je bila zaznamovana z razmeroma visoko sestojno gostoto in temeljnico. V drugih raziskavah na območju Alp, ki so bile opravljene v subalpskih gozdovih macesna in cemprina (ter smreke), so bile ugotovljene podobne (npr. Risch in sod., 2003) oz. v večini primerov nekoliko nižje vrednosti (npr. Motta in Lingua, 2005; Motta in

sod., 2006b; Garbarino in sod., 2009). Razlike v zgradbi gozdov bi lahko bile posledica bolj ugodnih naravnih razmer na območjih, ki so bila predmet naše raziskave. Obenem pa so lahko tudi odraz razlik v intenzivnosti in trajanju preteklih motenj, kar je lahko v kombinaciji z ugodnejšimi razmerami omogočilo hitrejši sukcesijski razvoj sestojev. Trenutna zgradba proučevanih sestojev dokazuje, da je macesen kljub zaostrenim naravnim razmeram sposoben razmeroma hitro ponovno rekolonizirati v preteklosti izkrčene površine in postopoma oblikovati delno ali popolnoma sklenjene gozdne sestoje. Podoben potek sekundarnih gozdnih sukcesij so opisali tudi v drugih raziskavah na območju Alp (Holtmeier, 1995; Didier, 2001; Schulze in sod., 2007; Albert in sod., 2008; Garbarino in sod., 2011).



Slika 40: Pogled proti proučevanemu macesnovemu sestoju na Kleku. V ospredju je planina, v ozadju sta greben Klečica in vrh Debela peč (Avtor: K. Jarni).

Figure 40: A view towards the studied *Larix* dominated stand with the Klek pasture area in front and the top of Debela peč in the back (Author: K. Jarni).

Za sestoj na Kleku (Slika 40) je bila značilna izrazito raznomerna zgradba, kar jasno kažeta njegova debelinska in višinska struktura ter znatna variabilnost sestojne gostote in temeljnice znotraj sestoja. Primerjava zgradbe sestoja na posameznih transektih je pokazala, da nadmorska višina oz. oddaljenost od planine Klek nista imeli pomembnejšega pozitivnega ali negativnega vpliva na razvojno dinamiko posameznih delov sestoja. Nekoliko višja variabilnost strukturnih kazalcev na najvišje ležečem transektu je posledica tega, da je

macesnov sestoj v tem delu mestoma že prehajal v ruševje s posamičnimi macesni. Variabilnost zgradbe sestoja na Kleku ni bila povezana z lokalnimi razlikami v drevesni sestavi (npr. višjim deležem smreke), kar nakazuje da se v sestoju prepletajo površine z različno starostjo in mešanostjo. Populaciji macesna in smreke sta, ne upoštevajoč razlike v absolutni številčnosti, imeli enaki debelinski in višinski strukturi. Slednji kažeta, da je bila v preteklem razvoju sestoja populacijska dinamika obeh vrst izrazito stabilna, kar je posledica uspešne vrasti novih osebkov (razvidno že iz starostne strukture) in postopnega preraščanja že obstoječe populacije. Zgradba proučevanega sestoja tako potrjuje izsledke raziskave Donata in sod. (2012), v kateri so pokazali, da imajo, kadar poteka proces pomlajevanja zelo počasi, lahko tudi gozdovi v zgodnjih sukcesijskih stadijih (na Kleku so prevladovala drevesa mlajša od 150 let) izrazito heterogeno zgradbo v smislu horizontalne in vertikalne razgibanosti, sobivanja svetloljubnih in sencevzdržnih vrst ter prisotnosti večje količine odmrlih dreves.

Proučevani macesnovi sestoji na Polšaku so bili v primerjavi s tistimi na Kleku bolj enomerni in sklenjeni, kar se kaže tudi v njihovi debelinski strukturi. Vendar bi bila neposredna primerjava zgradbe sestojev na Kleku in Polšaku zaradi številnih objektivnih razlogov nesmiselna. Na Kleku smo z izbranim metodološkim pristopom zaobjeli velik del variabilnosti proučevanega sestoja. Medtem ko rezultati za Polšak temeljijo na podatkih s stalnih raziskovalnih ploskev, ki so bile ob osnovanju načrtno postavljene v razmeroma sklenjene sestoje (Tregubov, 1962; Mlinšek in sod., 1980) z visoko gostoto dreves in na mesta z manj zaostrenimi rastiščnimi razmerami. Prav slednje nam je onemogočilo, da bi sestoje na teh ploskvah z gotovostjo obravnavali kot bolj razvite stadije v sukcesijskem razvoju macesnovih gozdov v primerjavi s tistimi na Kleku (metoda zamenjave časovne komponente s prostorsko pri proučevanju sukcesijskega razvoja; npr. Risch in sod., 2004). Ugotovljene razlike so lahko posledica dejanskih razlik v razvojni starosti ali pa so posledica drugih naravnih in družbenih dejavnikov (npr. razlike v zgodovini rabe tal, rastiščnih razmerah in podnebj), ki vplivajo na potek sukcesije (Pickett, 1989; Glenn-Lewin in van der Maarel, 1992). Zato smo se pri razlagi ugotovljenih sprememb, upoštevajoč navedene omejitve, odločili za ločeno obravnavo obeh območij s poudarkom na opisu splošnih razvojnih vzorcev.

Izsledki analiz so pokazali, da je imela v preteklih nekaj desetletjih (28–60 let) v obravnavanih sestojih na Polšaku endogena mortaliteta (posameznih dreves) glavno vlogo pri usmerjanju njihovega sukcesijskega razvoja. Na Polšaku se je na večini ploskev (izjema je ploskev 182) v preteklem obdobju število dreves zmanjšalo, saj je bila stopnja mortalitete višja kot stopnja vrasti čez merski prag. Ob tem mortaliteta v povprečju ni bila visoka (manj kot 1 % leto⁻¹), le stopnja vrasti novih osebkov je bila izjemno nizka. Poleg odmiranja

podstojnih osebkov je k spremembam zgradbe sestojev (npr. povečanje temeljnice) pomembno prispevalo uspešno preraščanje dreves srednje in zgornje plasti v višje debelinske razrede.

Največje zmanjšanje populacije dreves smo ugotovili v sestoji na pobočju ($1,3 \text{ \% leto}^{-1}$), kjer sta bili sestojna gostota in temeljnica že ob prvi meritvi izrazito visoki (848 os. ha^{-1} , $47 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). Najvišjo stopnjo mortalitete v tem sestoji smo pričakovano ugotovili pri podstojnih osebkih bukve ($> 4 \text{ \% leto}^{-1}$), saj so svetlobne razmere pod sklenjeno streho sestoja izjemno zaostrene (Firm in sod., 2007). Posledično postaja sestoj vse bolj enomeren, kar se je odrazilo tudi v spremembi njegove debelinske strukture, ki je dobila bolj simetrično unimodalno obliko. Slednje je, poleg ugotovljenih vzorcev odmiranja in popolnega izostanka vrasti oz. pomladka, tudi rezultat uspešnega preraščanja osebkov v višje debelinske razrede, kar velja skoraj izključno za populacijo dreves večjih premerov ($\text{DBH} \geq 20 \text{ cm}$). Macesen in smreka, katerih osebki so bili večinoma v strehi sestoja, sta imela v sestoji na pobočju primerljiv upad števila osebkov v proučevanem obdobju. Podobno kot pri bukvi smo tudi pri njiju ugotovili odmrte posameznih osebkov v srednji plasti sestoja. Vendar je bilo pri njiju zmanjšanje števila približno za polovico manjše kot pri bukvi, kar nakazuje relativno stabilnost njunih populacij v sestoji. Drevesna sestava sestoja je kljub razlikam v mortaliteti posameznih vrst ostala nespremenjena. Vzorec odmiranja dreves jasno kaže, da je imela v proučevanem obdobju kompeticija ključno vlogo v razvoju sestoja (Peet in Christensen, 1987), kar potrjujejo tudi naše analize vpliva kompeticije na mortaliteto. Takšen potek razvoja je običajen za gozdove, ki so bili podvrženi motnjam večjih ali srednjih jakosti. Po začetni fazi ponovnega vzpostavljanja sestoja sledi faza naravnega redčenja, v kateri ima najpomembnejšo vlogo endogena mortaliteta (Peet in Christensen, 1980; Oliver in Larson, 1996). Kljub zmanjšanju gostote dreves se je skupna temeljnica povečala, kar velja tudi za vse posamezne vrste.

Opisane spremembe bi imele lahko pomemben vpliv na razvoj sestoja v prihodnosti. Populacija macesna v sestojih na pobočju izvira iz obdobja, ko so bili ti podvrženi motnjam večjih jakosti, kar je macesnu omogočilo uspešno nasemenitev in vrast v streho sestojev. Prisotnost macesna v teh sestojih bo v prihodnosti med drugim odvisna predvsem od režima motenj in zgradbe sestojev pred pojavom motnje. V prid možnosti za trajno prisotnost macesna v sestojih govorijo prej opisani procesi, katerih posledice so nastanek razmeroma enomernih in sklenjenih sestojev brez prisotnosti pomladka sencovzdržnejših vrst, tj. bukve. Ob pojavu motnje srednje ali večje jakosti (npr. vetroloma) bi lahko tako ponovno nastale ugodne razmere za uspešno vrast nove generacije macesna. Uspešna nasemenitev macesna na vetrolomni površini v bukovem sestoji je že bila dokumentirana v eni od preteklih raziskav na območju rezervata (Diaci, 1992) in nenazadnje smo podoben vzorec ugotovili

tudi v naši raziskavi v Lučki Beli. Pomen takšnih občasnih motenj, ki omogočajo trajno prisotnost svetloljubnejših vrst v različnih gozdnih ekosistemih, je bil izpostavljen že v številnih raziskavah (Batista in Platt, 2003; Marinšek in Diaci, 2004; Woods, 2004; Nagel in sod., 2014). Vir semena bi lahko predstavljala drevesa, ki so zdaj v sestoju, saj obstajajo dokazi o njegovi manjši dovzetnosti za poškodbe zaradi vetra (Everham in Brokaw, 1996; Zielonka in Malcher, 2009). Poleg tega so na celotnem pobočju prisotna manjša zelo strma in skalovita območja, ki so porasla s posamičnimi ali skupinami macesnov in tudi ti osebki predstavljajo potencialni vir semena. Zato sklepamo, da za trajno prisotnost macesna v teh mešanih altimontanskih gozdovih, razpoložljivost semenskih dreves ne predstavlja pomembnejšega omejujočega dejavnika. V primeru, da bo v proučevanem sestoju v prihodnosti prevladoval trenutni trend endogenega odmiranja dreves oz. postopno odmiranje posameznih dreves v strehi sestoja, kar bi povzročilo nastanek manjših sestojnih vrzeli in omogočilo vzpostavitev pomladka sencevzdržnejših vrst, je bolj verjetno pričakovati izpad populacije macesna v naslednjem razvojnem ciklu teh sestojev. V tem primeru tudi kasnejša motnja večje jakosti ne bo imela večjega pozitivnega vpliva na vrast macesna, saj ima v takšnih primerih ključno vlogo pri ponovni vzpostavitvi sestoja že obstoječi pomladek in posamezna nepoškodovana drevesa (Veblen in sod., 1989; Everham in Brokaw, 1996).

Podobno kot v sestoju na pobočju je bila sukcesijska dinamika macesnovih sestojev na Polšaku v proučevanem obdobju zaznamovana z zmanjšanjem števila dreves ($< 1 \% \text{ leto}^{-1}$), predvsem zaradi odmiranja podstojnih osebkov s premerom do 20 cm, povečanjem temeljnice in nizko stopnjo vrasti novih dreves. Izsledki analiz vpliva kompeticije na mortaliteto so jasno pokazali, da je odmiranje osebkov v teh sestojih močno odvisno od njihovega socialnega položaja in velikosti (premera glede na sosednja drevesa). Med vraslimi vrstami sta bili, sicer v zelo skromnem številu, ugotovljeni samo smreka in jelka, le na ploskvi 182 tudi macesen. Posledično se je v sestojih, v katerih je bil macesen ob prvi meritvi edina vrsta, drevesna sestava nekoliko spremenila. Ugotovljene spremembe nakazujejo, da so v enomernih macesnovih sestojih, kljub gosti in sklenjeni sestojni strehi, svetlobne razmere še vedno razmeroma ugodne (Firm in sod., 2007) in omogočajo uspešno vrast smreke in drugih pozno sukcesijskih vrst. Slednje potrjuje tudi vrstna sestava mladja, ki je bilo popisano na Polšaku. Za macesen je značilno, da pri odraslih osebkih prevladujejo krajše krošnje, ki so izrazito redke oz. presvetljene (McComb, 1955). Za povečanje sestojne gostote na ploskvi 182 obstajata dve možni ne izključujoči se razlagi. Prva vključuje možnost, da so bili določeni deli sestoja ob postavitvi ploskve bolj odprti, kar je omogočilo uspešno vrast macesnovih osebkov. Ker pa smo morali točno orientacijo ploskve rekonstruirati samo na podlagi posameznih označenih dreves, je možno tudi, da se stranice obnovljene in izvirne ploskve ne ujemajo popolnoma.

Čeprav nam podatki zbrani na Kleku ne omogočajo točne rekonstrukcije nedavne mortalitete v sestoji, lahko na podlagi podatkov o strukturi odmrlih dreves na ploskvah sklepamo, da so v sestoji na Kleku prav tako prevladovali zelo podobni vzorci odmiranja (endogena mortaliteta kot posledica kompeticije). Večina popisanih odmrlih osebkov je imela manjši premer (< 20 cm) in so odmrli stoje oz. je bilo deblo prelomljeno po odmrtnju. Na podlagi števila in količine popisanih odmrlih dreves sklepamo, da je, podobno kot na Polšaku, kjer je bila ugotovljena izjemno nizka stopnja mortalitete, bila tudi tukaj povprečna stopnja mortalitete v preteklih nekaj desetletjih zelo nizka. Primerjava mortalitete macesna in smreke na Polšaku je pokazala, da med njima v povprečju ni večjih razlik, pri obeh je bila najvišja mortaliteta ugotovljena v populaciji osebkov manjših premerov in potem postopno upadanje mortalitete proti višjim debelinskim razredom. Med drugim tudi pri vrsti nismo ugotovili med njima večjih razlik, kar velja predvsem za Klek, pri čemer je bila stopnja vrsti v splošnem zelo nizka. Ugotovljene spremembe drevesne sestave sestojev nakazujejo, da se je v preteklih nekaj desetletjih ta le malo spremenila in da poteka razvoj v smeri zamenjave vrst izjemno počasi. Slednje potrjuje tudi izrazito nizka stopnja mortalitete osebkov macesna v strehi sestojev na Polšaku, ki nakazuje, da bi se macesen lahko z določenim deležem v obravnavnih sestojih ohranil še več kot 200 let. Do podobnih zaključkov o dolgotrajnosti primerljivih srednje in pozno sukcesijskih stadijev so prišli tudi Risch in sod. (2004), kjer je bila doba trajanja stadijev s cemprinom in macesnom ocenjena na več stoletij. Številne raziskave so pokazale, da je hitrost sukcesijskih sprememb pogosto odvisna od rastiščnih razmer (Peet, 1981; Veblen, 1986a; Prach in sod., 1993; Myster in Pickett, 1994) in drugih naravnih dejavnikov, kot so temperaturne razmere (Aplet in Vitousek, 1994). Za obravnavane macesnove sestoje so značilna razmeroma plitva tla (prevladujejo rendzine) in kratka vegetacijska doba (Dakschöbler in sod., 2010a), kar lahko predstavlja enega od razlogov, da je hitrost sprememb v sestojih tako izrazito nizka.

V nedavnem sukcesijskem razvoju macesnovih sestojev so imeli med ekološkimi procesi glavno vlogo prav znotraj in med vrstna kompeticija ter razlike v ekologiji oz. življenjski strategiji macesna in smreke. Na podlagi teh spoznanj smo pripravili dva konceptualna modela prihodnjega razvoja, ki temeljita na rezultatih analiz naštetih ekoloških procesov oz. dejavnikov. Sukcesijska modela sta poenostavljena in predstavljata dve skrajni možnosti razvoja. Dejansko je potek sukcesij pogosto bolj kompleksen, saj nanj vplivajo številni, tudi naključni (npr. motnje), dejavniki (McCune in Allen, 1985; Platt in Connell, 2003; Kulakowski in sod., 2004; Bergeron in sod., 2014).

Prvi model prihodnjega sukcesijskega razvoja temelji na predpostavki, da bo smreka, zaradi primerjalno večje sencovzdržnosti, postopoma prevladala v kasnejših sukcesijskih stadijih. V prid takšnemu poteku sukcesije govorijo v nadaljevanju našeti dokazi. Populacija smreke

na obeh območjih je v povprečju 50 let mlajša od populacije macesna, kar velja za osebkke v vseh socialnih položajih. Kasnejša kolonizacija površine, ki je bila podvržena motnji, s strani pozno sukcesijskih oz. sencevzdržnejših vrst predstavlja eno od osnovnih značilnosti razvoja v sukcesijskih modelih, ki predvidevajo sosledje zamenjav vrst (Clements, 1916; Connell in Slatyer, 1977). V vseh proučevanih sestojih smo ugotovili povečanje deleža smreke. Primerjave debelinskega priraščanja so jasno pokazale veliko konkurenčno moč smreke v primerjavi z macesnom. Pri smreki smo ugotovili hitrejše debelinsko priraščanje ne glede na premer oz. socialni položaj in obenem so tudi osebkki v podstojnem in vmesnem položaju v splošnem izkazovali izrazito visoke prirastke. Hitro priraščanje smreke je med drugim verjetno tudi posledica dejstva, da je imela večina dreves dobro razvite in dolge krošnje ter da so v populaciji smreke prevladovali mlajši osebkki. Ker v večini sestojev izrazito prevladuje macesen, izjema je le ploskev 3 na Polšaku, ugotovljena debelinska rast smreke neposredno nakazuje, da je negativen medsosedski vpliv macesnov na rast smreke zaradi kompeticije zelo majhen. Tako bi se v sestoju na Kleku, kjer sta bili obe vrsti najbolj številčno zastopani, v plasti podstojnih osebkov v prihodnje lahko, zaradi hitrega preraščanja smreke, njen delež v sestoju hitreje povečeval. Manjši in podstojni osebkki macesna so v primerjavi s smreko priraščali izjemno počasi, kar v povezavi z izsledki analiz vpliva kompeticije na mortaliteto nakazuje, da se bo trend odmiranja tega dela macesnove populacije verjetno nadaljeval tudi v prihodnosti. Vpliv kompeticije na mortaliteto je bil ugotovljen v številnih drugih raziskavah (Peet in Christensen, 1987; Monserud in sod., 2004; Das in sod., 2008), pri čemer njen vpliv narašča s povečevanjem gostote dreves. Slabše priraščanje podstojnih macesnov, za katere so značilne kratke in slabo razvite krošnje, pa obenem kaže, da je znotraj vrstna kompeticija v sestojih močno izražena. V primeru postopnega povečevanja deleža smreke se bodo razmere za tisti del populacije macesnov, ki ni v strehi sestoja, še poslabšale. Na pomen razlik v doprinosu posameznih drevesnih vrst h kompeticiji v sestoju so jasno pokazali izsledki nekaterih drugih raziskav (Canham in sod., 2004; Uriarte in sod., 2004; Coates in sod., 2009). Tudi v naši raziskavi nekateri zbrani dokazi to posredno že nakazujejo, saj je v sestoju na Polšaku, kjer je bil delež smreke in macesna izenačen, v preteklem obdobju odmrlo tudi nekaj macesnov z večjim premerom in pri odmrlih macesnih je bil indeks kompeticije znatno nižji kot pri odmrlih smrekah. Že Canham in sod. (2006) in Pierce in Taylor (2010) so v svojih raziskavah dokazali, da je učinek kompeticije med različnimi drevesnimi vrstami pogosto lahko asimetričen. Naši izsledki nakazujejo, da je za kompeticijsko razmerje med macesnom in smreko značilna izrazita asimetričnost. Opisani mehanizmi bi tako lahko v nadaljnjem sukcesijskem razvoju proučevanih sestojev povzročili nastanek pozno sukcesijskih sestojev, v katerih bo prevladovala smreka (Slika 41).



Slika 41: Svetlobne razmere v sestoju na Kleku omogočajo uspešno vraščanje smreke v streho sestoja.

Figure 41: Light conditions in the studied stand on Klek enable successful recruitment of *Picea abies* into the canopy layer.

Drugi model v prihodnjem razvoju teh sestojev ne predvideva usmerjene zamenjave vrst, v njem so kot osnovni mehanizem stabilnega sobivanja macesna in smreke uporabljene predvsem razlike med njunima življenjskima strategijama. Macesen je izrazito dolgoživa vrsta, saj njegovi osebki pogosto dosegajo starosti 300 in več let (McComb, 1955; Mayer in Ott, 1991; Carrer in Urbinati, 2001), medtem ko osebki smreke v večini primerov ne dosežejo tako velikih starosti (Mayer in Ott, 1991). Znano je, da med dolgoživostjo in hitrostjo priraščanja pri drevesnih vrstah obstaja močna negativna povezava (Schulman, 1954; Loehle, 1988; Herms in Mattson, 1992), saj se hitrejše priraščanje običajno odraža v manjši mehanski trdnosti in odpornosti na druge abiotske in biotske dejavnike. Naši rezultati

kažejo na velike razlike med življenjskima strategijama macesna in smreke iz tega vidika. Tako bi lahko hitrejša priraščanja smreke poleg učinkov, ki smo jih predstavili v prejšnjem modelu, imelo tudi negativen učinek na populacijsko rast te drevesne vrste (manjša dolgoživost; (Bigler in Veblen, 2009)). To bi se lahko odrazilo v obliki višje mortalitete zaradi delovanja naravnih dejavnikov, kot so na primer glivna obolenja (Bleiker in Uzunovic, 2004) in mehanske poškodbe (King in sod., 2006). Poleg naštetega pa na manjšo mehansko stabilnost smreke, v primerjavi z macesnom, vpliva tudi njena zimzelena krošnja. Na, primerjalno gledano, manjšo dolgoživost smreke na proučevanih območjih nakazujejo podatki o strukturi odmrlih dreves zbrani na Kleku, kjer je bila smreka zastopana z znatno višjim deležem odmrlih dreves večjih premerov (Slika 42). Glede na to, da je bila pri smreki ugotovljena močna pozitivna odvisnost starosti od premera, lahko sklepamo, da so odmrli drevesa z večjim premerom verjetno pripadala generaciji starejših dreves. Naši izsledki kažejo, da je hitrost sukcesijskih sprememb (predvsem v smislu povečanja deleža smreke) v macesnovih sestojih izjemno nizka, kar bi lahko v kombinaciji s krajšo življenjsko dobo smreke omogočilo trajno in stabilno sobivanje obeh vrst. Podobni primeri stabilnega sobivanja drevesnih vrst, ki se močno razlikujejo v sencevzdržnosti in dolgoživosti, so bili predstavljeni že v številnih drugih raziskavah (npr. Veblen, 1986b; Ogden in Stewart, 1995; Lusk in Smith, 1998). V takšnih primerih je sobivanje dejansko mogoče, ker se razlike v številčnosti in preraščanju pomladka izravnavajo z razlikami v dolgoživosti vrst (Shmida in Ellner, 1984). V prid takšnemu poteku prihodnjega razvoja govori tudi izrazito nizka mortaliteta macesnov v strehi sestoja, ki nakazuje relativno stabilnost tega dela macesnove populacije in dolgotrajnost obstoječega stadija. Prav velika vztrajnost obstoječih sestojev (> 200 let) predstavlja enega od ključnih mehanizmov, ki bi lahko omogočil trajno sobivanje prisotnih vrst, saj v tako dolgih časovnih obdobjih lahko pridejo do izraza številni drugi dejavniki, kot so npr. nove motnje ali spremembe podnebja (Lertzman, 1995; Liu, 1997; Zielonka in Malcher, 2009). Domnevamo, da je povišana stopnja priraščanja pri macesnu in smreki, ki smo jo ugotovili v zadnjih treh desetletjih, dejansko posledica bolj ugodnih rastnih razmer zaradi dviga temperatur, odlaganja dušika in povečevanja koncentracije CO₂ v zraku (Spiecker in sod., 1996; Rolland in sod., 1998). Neznano pa ostaja, kako se bo sedanje razmerje med macesnom in smreko spremenilo, v primeru bolj izrazitih sprememb (npr. zmanjšanje količine padavin). Glede na napovedi bo že obstoječa populacija dreves podvržena večjim spremembam naravnih razmer, kar bo nedvomno neposredno ali posredno vplivalo tudi na hitrost in smer sukcesijskega razvoja.



Slika 42: Primer stoječega in ležečega odmrlega drevesa smreke na Kleku.

Figure 42: Example of a standing and lying dead *Picea abies* tree on Klek.

Na podlagi zbranih dokazov je težko sklepati kakšna je bila drevesna sestava gozdov na območju planin Polšak in Klek preden so bili podvrženi človeškemu vplivu. Kljub temu pa trenutna sporadična prisotnost pozno sukcesijskih vrst kot sta jelka in bukev v macesnovih sestojih in na primer starost in priraščanje dreves jelke na Kleku nakazujejo na potencialno večji pomen teh vrst v preteklosti. Proučevani bukov sestoj na pobočju v rezervatu Polšak predstavlja tudi zdajšnjo zgornjo mejo vertikalne razširjenosti te vrste na tem območju. Izsledki preteklih raziskav pritalne vegetacije in priraščanja bukve (Diaci, 1992; Firm, 2006) ter izsledki naših analiz priraščanja kažejo, da njena razširjenost ni posledica neugodnih naravnih razmer na višje ležečih območjih, temveč je odraz dolgotrajnih antropogenih motenj v preteklosti. Pri bukvi smo ugotovili razmeroma hitro debelinsko priraščanje in obenem so bili njeni prirastki primerljivi s prirastki macesna in smreke, kar ne kaže na omejujoč vpliv razmer v okolju (npr. temperatura). Ena od možnih razlag za popoln izostanek bukve na območju planote bi lahko bila človekova uporaba ognja za krčenje gozdnih in zaraščajočih se površin. Bukev je zaradi tankega lubja izrazito občutljiva na takšen tip motnje (Packham in sod., 2012) in to bi njeno populacijo v kombinaciji z izsekavanjem razmeroma hitro izločilo iz tega ekosistema. Možnosti za njeno ponovno

rekolonizacijo delov planote pa so zmanjšane zaradi številnih naravnih dejavnikov, kot so na primer slabo razvita tla, teža semena in posledično omejena razdalja razširjanja, predacija semena (Watt, 1923), poškodbe zaradi objedanja divjadi (Burschel in sod., 1985; Ammer, 1996) in pozni spomladanski mraz (Ozenda, 1983).

6.3 VPLIV RASTIŠČNIH IN SESTOJNIH DEJAVNIKOV NA POMLAJEVANJE DREVESNIH VRST V MACESNOVIH GOZDOVIH NA KLEKU

Proučevani macesnov sestoj na Kleku leži na nadmorski višini od 1600 do 1700 m in je zdajšnja sestojna gozdna meja na tem območju. Za to območje je značilna visoka (400 do 500 cm) in dolgotrajna snežna odeja, ki v kombinaciji z drugimi naravnimi dejavniki, kot so na primer nizke povprečne temperature, izrazita razgibanost površja in plitva ter slabo razvita tla, pomembno vpliva na vzpostavitev in rast pomladka drevesnih vrst. Izsledki analiz pomlajevanja jasno kažejo, da so razmere za pomlajevanje, kljub prisojni legi in v splošnem ugodnim svetlobnim razmeram, precej skrajnostne. Za sestoj je bila značilna zelo velika variabilnost gostote pomladka. Slednji je sicer bil prisoten na vseh vzorčenih ploskvah, vendar pogosto v zelo majhnem številu. Povprečna gostota pomladka (1584 os. ha⁻¹) ni bila visoka, vendar primerljiva z izsledki dosedanjih raziskav pomlajevanja v različnih čistih in mešanih subalpinskih gozdovih (npr. Poljanec, 2000; Risch in sod., 2003; Motta in Lingua, 2005; Genries in sod., 2009). Podobno kot v populaciji odraslih dreves sta tudi v plasti mladja prevladovala macesen in smreka, pri čemer je bila v povprečju številčnost macesna in smreke v pomladku približno v razmerju 2 proti 1, v populaciji odraslih dreves pa 4 proti 1. Čeprav smo pri analizi drevesne sestave pomladka na ploskvah v posameznih primerih ugotovili veliko variabilnost v smislu zastopanosti macesna in smreke, je bil na večini ploskev pomladek macesna številčnejši (> 50 %). Vendar je bil velik del macesnovega pomladka slabše vitalnosti in upoštevajoč samo vitalne osebke sta bili obe vrsti v plasti mladja številčno približno enakovredni, kar je z vidika razumevanja prihodnjega razvoja sestoja bolj pomemben podatek. Kljub temu, se naši izsledki razlikujejo od ugotovitev večine raziskav, v katerih so proučevali drevesno sestavo pomladka v subalpinskih mešanih gozdovih z macesnom, saj je bil pomladek macesna običajno manj številčen od pomladka drugih pozno sukcesijskih oz. sencevzdržnejših vrst (npr. cemprina) (Risch in sod., 2003; Motta in sod., 2006b; Genries in sod., 2009). Slednje nakazuje, da izsledki raziskav sukcesijskega razvoja subalpinskih mešanih gozdov, s sicer podobno drevesno sestavo, niso nujno neposredno prenosljivi tudi v druge dele Alp, saj se zaradi razlik v številnih ekoloških dejavnikih razmerja med vrstami, in posledično potek sukcesij, lahko razlikujejo.

Relativna številčnost pomladka macesna govori v prid domnevi, da v obravnavanem sestoju svetlobne razmere ne predstavljajo glavnega omejujočega dejavnika za vzpostavitev in rast mladja, kar je značilno za gozdove v subalpskem pasu, kjer je razpoložljivost ustreznih mikrorastišč pogosto odvisna od številnih drugih dejavnikov (Arno, 1984; Ott in sod., 1997; Schönenberger, 2001; Wieser in Tausz, 2007). Za proučevani sestoj je značilna izrazita heterogenost, tako v smislu horizontalne kot tudi vertikalne zgradbe, kar se odraža v veliki variabilnosti svetlobnih razmer na majhnem prostoru (Kuuluvainen in Pukkala, 1987).

Domnevamo, da je to eden od dejavnikov, ki omogočajo, da se macesen še vedno uspešno pomlajuje, kljub visoki sestojni gostoti in temeljnici (Slika 43). Podobne vzorce pomlajevanja vrste iz rodu *Larix* v manjših vrzelih so v raziskavi v borealnih gozdovih na Kitajskem ugotovili tudi Ban in sod. (1998).



Slika 43: Pomladek macesna na Kleku.

Figure 43: *Larix decidua* seedling in the studied stand on Klek.

Pozitivna povezanost med gostoto pomladka obeh vrst nakazuje, da je v proučevanem macesnovem sestoju prisotno delno prekrivanje ekoloških niš obeh vrst v smislu primernih mikrorastišč za nasemenitev in rast pomladka. Eden od vzrokov za ugotovljeno prekrivanje niš bi lahko bilo splošno pomanjkanje ustreznih mikrorastišč zaradi številnih naravnih dejavnikov (npr. talne razmere, oblika površja, pritalna vegetacija, osončenost; Ott in sod., 1997; Schönenberger, 2001; Frehner, 2002), tako da se na mestih, ki omogočajo rast pomladka, številčnejše uveljavita obe vrsti skupaj. Obenem pa to nakazuje, da v plasti mladja

vpliv medvrstne kompeticije še ni močno izražen. Kljub temu izsledki naše raziskave nakazujejo, da v proučevanem sestoju v procesu pomlajevanja macesen in smreka zasedata različne ekološke niše oz. se pomlajujeta na različnih mikrorastiščih. Macesnu za pomladitev, kar je posledica njegove izrazite svetloljubnosti, ne ustrezajo površine za katere je značilna visoka sestojna temeljnica in domnevamo, da je bila pozitivna odvisnost med vitalnostjo osebkov in pokrovnostjo pritalne vegetacije tudi odraz boljših svetlobnih razmer na delih z večjo gostoto slednje. Obenem pa je bil pomladek macesna številčnejše zastopan na vbočenih delih površja. Znano je, da lahko višina snežne odeje v visokogorju zaradi vpliva vetra, topografskih značilnosti in drugih dejavnikov (npr. razmestitve dreves) lokalno močno variira, kar ima posledično velik vpliv na lokalne rastiščne razmere (Turner in sod., 1982; Holtmeier, 2009). Obstojnost snežne odeje je lahko tako v konkavnih legah z manjšo osončenostjo bistveno večja v primerjavi z konveksnimi legami. Dolgotrajna snežna odeja ima lahko tako pozitiven kot negativen (npr. skrajšanje rastne sezone) vpliv na rast in razvoj mladja. Domnevamo, da bi pri macesnu lahko pripomogla k njegovi uspešni nasemenitvi na vbočenih delih površja, saj onemogoča razvoj goste pritalne vegetacije, predvsem trav, zato so posledično talne razmere za nasemenitev macesna ugodnejše. Obenem so vbočeni deli površja, zaradi debelejšje snežne odeje, običajno bolj vlažni, kar omogoča lažjo kalitev semen (Holtmeier, 2009). V uleklinah so tla pogosto tudi bolj kamnita oz. gručnata, kar je za macesen, ki mu za nasemenitev najbolj ustrezajo razgaljena mineralna tla (Auer, 1947), primernejše. Pri macesnu smo v primerjavi s smreko ugotovili znatno višji delež poškodovanih osebkov zaradi objedanja divjadi, kar kaže, da ima ta pomemben vpliv na rast in razvoj pomladka macesna.

Za razliko od macesna pa smo pri smreki ugotovili izrazito pozitiven vpliv izbočenih delov površja na gostoto in vitalnost mladja te vrste. Obenem je bil vitalen pomladek bolj pogosto prisoten na površinah z večjim naklonom. Znano je, da dolgotrajna snežna odeja omogoča oz. pospešuje poškodbe mladja zaradi parazitskih gliv, saj glivam iz rodu *Herpotrichia* za razvoj ustrezajo ekološke razmere, ki nastanejo na prehodu med snežno odejo in zrakom, za katere je značilna visoka zračna vlažnost in konstantna temperatura vrhnjega dela snežne odeje ($\approx 0\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Donaubauer, 1963). Izsledki naše raziskave kažejo, da je pomladek smreke pogosto poškodovan zaradi okužbe z glivo *Herpotrichia juniperi* (Duby) Petrak. Domnevamo, da je to eden od razlogov, da se smreka bolj številčno pojavlja na izbočenih delih površja in večjih naklonih, kjer je obstojnost snežne odeje običajno manjša. Velik vpliv različnih parazitskih gliv na razvoj mladja v subalpinskih gozdovih je bil dokazan že v številnih raziskavah na območju Alp (Aulitzky in Turner, 1982; Imbeck in Ott, 1987; Senn, 1999). Obenem je Senn (1999) v svoji raziskavi pokazal, da je macesen manj dovzeten za okužbe gliv kot drugi zimzeleni iglavci v subalpinskem pasu. Na pomladku smreke v subalpinskem pasu na območjih, kjer so v pritalni vegetaciji prisotne vrste iz rodu

Rhododendron, poškodbe krošnje pogosto povzroča tudi gliva *Chrysomyxa rhododendri* (DC.) de Bary (Wieser in Tausz, 2007).



Slika 44: Presvetljenost macesnovih krošenj omogoča razvoj goste zeliščne plasti (Avtor: K. Jarni).

Figure 44: Light conditions in the understory of *Larix* dominated stands are favorable for development of a dense ground vegetation layer (Author: K. Jarni).

Za subalpinske mešane in macesnove gozdove je v splošnem značilna močno razvita plast pritalne vegetacije (Ott in sod., 1997; Wieser in Tausz, 2007; Dakskobler in sod., 2010b) (Slika 44) in znano je, da ta lahko otežuje nasemenitev in tudi zgodnjo rast pomladka (Jäderlund in sod., 1997; Zackrisson in sod., 1997; Ponge in sod., 1998). Izsledki naših analiz nakazujejo, da je negativni učinek polgrmov (npr. dlakavi sleč, borovnica) na začetno rast pomladka močno izražen pri smreki, medtem ko pri macesnu negativnega vpliva nismo ugotovili. Macesen ima, gledano primerjalno, hitrejšo višinsko rast v mladosti in lahko v primeru uspešne nasemenitve hitro preraste plast pritalne vegetacije. Pozitiven vpliv višje sestojne temeljnice na gostoto in vitalnost pomladka smreke je mogoče pojasniti z vplivom, ki ga imajo odrasla drevesa na razporeditev snežne odeje v prostoru, manjšim deležem direktnega sončnega sevanja v rastni sezoni (manjša verjetnost izsušitve mikrorastišča; Brang, 1998), blaženjem temperaturnih ekstremov (Cunningham in sod., 2006) in, da je na mestih z višjo sestojno temeljnico pokrovnost tal s pritalno vegetacijo manjša. Obenem pa pozitiven vpliv temeljnice nakazuje, da v proučevanem sestoju svetlobne razmere v splošnem niso glavni omejujoč dejavnik pri razvoju pomladka smreke, kar je verjetno posledica tega, da v strehi sestoja prevladuje macesen katerega krošnje prepuščajo

razmeroma veliko svetlobe v spodnjo plast sestoja. Pozitiven vpliv zmerne zastrtosti s strani odraslih dreves na rast pomladka smreke so v svoji raziskavi v švicarskih Alpah ugotovili tudi Cunninghamova in sod. (2006).

Izsledki analiz vpliva talne podlage na vitalnost pomladka so pri obeh vrstah pokazali pozitiven vpliv rasti na delno ali močno razkrojenih ostankih odmrlih dreves, ki je bil še posebej opazen pri smreki. Do podobnih ugotovitev so prišli tudi v mnogih drugih raziskavah pomlajevanja smreke v subalpskih gozdovih v Alpah (Ott in sod., 1997; Poljanec, 2000; Kupferschmid in Bugmann, 2005; Motta in sod., 2006a) in v borealnih gozdovih (Hofgaard, 1993; Kuuluvainen in Kalmari, 2003). Takšen vpliv je največkrat posledica tega, da so ostanki običajno nekoliko dvignjeni nad pritalno vegetacijo (zmanjšanje vpliva kompeticije; (Schönenberger, 2001; Frehner, 2002)), snežna odeja na njih običajno prej skopni in, da razkrojen les običajno predstavlja ugodno mikrorastišče zaradi hranil in vodnih razmer (Jurgensen in sod., 1987; Hendrickson, 1991; Laiho in Prescott, 2004).

Višinska struktura pomladka obeh vrst nakazuje, da kljub skrajnostnim naravnim razmeram, proces pomlajevanja poteka razmeroma neprekinjeno (Nigh in sod., 2008), vendar je zaradi številnih omejujočih dejavnikov preraščanje pomladka oteženo. Slednje se odraža v večjem deležu nevitálnih osebkov v prvih dveh višinskih razredih (10–50 cm) in posledično v naglem zmanjševanju števila osebkov vse do višinskega razreda 110–130 cm, kar nakazuje višjo stopnjo mortalitete, to velja tako za macesen kot smreko. Po tem razredu se je številčnost pri obeh ustalila in tudi delež vitalnih osebkov je bil višji. Čeprav smo pri obeh ugotovili razmeroma majhen delež pomladka v drugem višinskem razredu ($H \geq 1,3$ m) je bilo pri smreki pomanjkanje osebkov bolj izrazito, kar nakazuje, da je preraščanje smreke v višje razrede manj uspešno. O podobni strukturi pomladka smreke in upadu številčnosti proti višjim razredom so poročali tudi Holeksa in sod. (2007). V raziskavi Cunninghamove in sod. (2006) pa se je pokazalo, da so bili osebki smreke v višinskem razredu 30–60 cm najbolj dovzetni za okužbe z glivo *Herpotrichia juniperi*, kar se je odrazilo tudi v njihovi rasti. Na uspešno nasemenitev in še bolj na preraščanje pomladka, glede na opisane abiotske in biotske ekološke dejavnike, zelo verjetno močno vplivajo dejanske vremenske razmere (npr. višina snežne odeje, osončenost) celega niza let, ki lahko tako pomembno vplivajo na številčnost in drevesno sestavo pomladka.

Za razumevanje sukcesijskega razvoja macesnovih gozdov je poleg populacijske dinamike odraslih dreves potrebno tudi poznavanje procesov, ki vplivajo na dinamiko in vzorce pomlajevanja posameznih drevesnih vrst. Glede na izjemno nizko gostoto pomladka drugih pozno sukcesijskih vrst in njihovi poškodovanosti zaradi objedanja lahko sklepamo, da so

možnosti za njihovo večjo uveljavitev v prihodnjih sukcesijskih stadijih izrazito majhne. Dosedanja razvojna dinamika sestoja in ugotovljeni vzorci pomlajevanja kažejo, da bosta macesen in smreka tudi v prihodnosti obdržala prevladujoč delež v sestoju. V naši raziskavi nismo našli dokazov, ki bi nakazovali, da v proučevanem sestoju sukcesijski razvoj poteka enosmerno v smeri postopne zamenjave macesna s smreko. Večina izsledkov nakazuje, da bi na proučevanem območju lahko medvrstne razlike v življenjski strategiji in skrajnostne rastiščne razmere omogočale stabilno sobivanje macesna in smreke tudi v poznejših sukcesijskih stadijih, tudi v primeru dolgotrajnejšega izostanka motenj večjih jakosti. V prid tej trditvi govori tako izrazito počasna dinamika pomlajevanja kot tudi prostorska in časovna heterogenost naravnih razmer (Barot, 2004), ki dejansko omogočata, tudi zaradi nakazanih medvrstnih razlik v pomladitvenih nišah (Grubb, 1977), uspešno nasemenitev in preraščanje obeh, macesna in smreke.

7 SKLEPI

Glavni namen raziskave je bil proučiti vpliv različnih motenj na razvojno dinamiko altimontanskih mešanih in subalpinskih macesnovih gozdov ter ovrednotiti potek sukcesij v obravnavanih gozdnih ekosistemih. Zasnovali smo sedem delovnih hipotez, katerih veljavnost smo v raziskavi preverili.

1. *Na potek gozdne sukcesije v slovenskih Alpah pomembno vpliva tip oz. vrsta (naravne, antropogene; vetrolom, požar, itd.) in jakost motenj.*

Izsledki analiz zgodovine motenj so pokazali, da so pretekle motnje pomembno vplivale na razvojno dinamiko in drevesno sestavo proučevanih sestojev. V predalpskih jelovo-bukovih gozdovih so v sukcesijskem razvoju po motnji imele glavno vlogo pri ponovni vzpostavitvi sestoja poznosukcesijske vrste, kot so bukev, smreka in jelka, kljub temu, da so bili podvrženi motnji večje jakosti (vetrolom oz. sečnja). Proučevani macesnovi sestoji v subalpinskem pasu so nastali v procesu sekundarne gozdne sukcesije na površinah, na katerih je bil gozd v preteklosti izkrcen in so jih potem vzdrževali s požiganjem. Za razliko od altimontanskih gozdov, so bili ti ekosistemi podvrženi dolgotrajnemu vplivu različnih motenj (požar, paša), kar je poleg skrajnostnih naravnih razmer, pripomoglo k temu, da so glavno vlogo v procesu sukcesije imele zgodnjesukcesijske vrste, kot sta macesen in rušje.

2. *Po naravnih motnjah srednjih in večjih jakosti v ohranjenih predalpskih jelovo-bukovih gozdovih sta potek in hitrost sukcesije odvisna predvsem od prisotnosti že obstoječega pomladka sencovzdržnih drevesnih vrst.*

V raziskavi smo potrdili, da je v predalpskih jelovo-bukovih gozdovih potek sukcesije po motnjah, ki povzročijo odmrtnje dreves v strehi sestoja in nastanek večjih sestojnih vrzeli, v veliki meri odvisen od zgradbe sestojev pred pojavom motnje. V primeru, da zaradi odmrtnja posameznih dreves v strehi sestoja (nastanek manjših vrzeli) svetlobne razmere v spodnji plasti sestoja, pred pojavom motnje večje jakosti, omogočajo vzpostavitev pomladka sencevzdržnejših vrst, na primer bukve, bo prav obstoječ pomladek imel glavno vlogo v razvoju novega sestoja. V nasprotnem primeru, ko je glavno gonilo razvoja pred pojavom motnje večje jakosti izključno endogena mortaliteta podstojnih osebkov in posledično postaja zgradba sestoja izrazito enomerna, se lahko v procesu nastajanja novega sestoja, poleg poznosukcesijskih vrst, uveljavijo tudi zgodnjesukcesijske vrste, na primer macesen.

3. *V subalpinskem vegetacijskem pasu poteka sukcesijski razvoj preko zgodnjesukcesijskih vrst (najpogosteje rušja in macesna), ki v kasnejših stadijih ustvarijo*

ugodne razmere za uveljavitev poznosukcesijskih vrst (npr. smreke). Potek sukcesije lahko opišemo s prvim teoretičnim modelom Connella in Slatyerja (ang. facilitation) oz. Clementsovim konvergentnim modelom.

Zbrani dokazi kažejo, da se v proučevanih subalpinskih macesnovih gozdovih postopoma, vendar zelo počasi, uveljavljajo poznosukcesijske vrste, predvsem smreka. Obenem je na podlagi izsledkov analiz pomlajevanja smreke mogoče zaključiti, da so ekološke razmere pod zastorom macesnov v splošnem ugodne za razvoj pomladka te vrste. Vendar zbrani dokazi ne omogočajo dokončne potrditve domneve o usmerjeni zamenjavi macesna s smreko v obravnavanih sestojih, saj se je pokazalo (izrazito majhna hitrost sprememb in medvrstne razlike v življenjski strategiji), da bo prihodnji potek sukcesije odvisen od številnih drugih ekoloških dejavnikov (motnje, podnebne spremembe) in bo zato precej bolj nepredvidljiv kot smo domnevali.

4. *Zmanjševanje števila dreves (gostota) in spremembe v drevesni sestavi sta posledica znotraj in medvrstne kompeticije kot enega glavnih mehanizmov sukcesijskega razvoja.*

V raziskavi smo potrdili, da so bile spremembe v zgradbi proučevanih sestojev v preteklih nekaj desetletjih predvsem posledica endogenih procesov pri katerih je imela glavno vlogo mortaliteta dreves zaradi znotraj in medvrstne kompeticije za svetlobo. Posledično smo v vseh sestojih ugotovili predvsem zmanjševanje števila podstojnih dreves, kar se je odrazilo tudi v spremembi debelinske strukture sestojev, saj so ti postali bolj enomerni. Kljub zmanjšanju števila dreves pa je bila sprememba drevesne sestave v vseh sestojih izredno majhna.

5. *Zdajšnji režim motenj (endogenih in eksogenih) v subalpinskih macesnovih gozdovih s smreko ne preprečuje oz. zadržuje sukcesijskega razvoja v smeri prevlade smreke, saj je nasemenitev in vraščanje macesna v odrasli sestoj v danih razmerah oteženo.*

Izsledki analiz populacijske dinamike macesna potrjujejo domnevo, da je zaradi zdajšnjih ekoloških razmer (predvsem svetlobnih) v obravnavanih subalpinskih sestojih macesna njegovo vraščanje v zgornjo plast sestoja oteženo in je praviloma omejeno na dele sestojev, kjer so prisotne sestojne vrzeli. Zato je v primeru nadaljevanja zdajšnjega poteka razvoja, v katerem so prevladovali endogeni procesi (odmrtnje posamičnih dreves), v prihodnosti pričakovati postopno povečevanje deleža smreke, ki pa bo zaradi zaostrenih naravnih razmer izrazito počasno.

6. *V subalpinskem vegetacijskem pasu je zaradi pomanjkanja semenskih dreves poznosukcesijskih drevesnih vrst (npr. bukve in jelke) njihova uveljavitev v poznejših sukcesijskih stadijih otežena.*

Izsledki naše raziskave v proučevanih subalpinskih gozdovih so pokazali, da bo uveljavljanje bukve in jelke v poznejših sukcesijskih stadijih zelo verjetno oteženo. Poleg pomanjkanja semenskih dreves, na to kaže tudi velika poškodovanost pomladka obeh vrst zaradi objedanja rastlinojede divjadi. Obenem pa bo njuna uspešna uveljavitev na teh območjih otežena zaradi skrajnostnih rastiščnih razmer in drugih abiotских ter biotskih dejavnikov (npr. slabo razvita tla, kratka vegetacijska doba).

7. *Konkurenčna premoč smreke in bukve v primerjavi z macesnom usmerja sukcesijo v sklenjenih mešanih sestojih v smeri prevlade obeh poznosukcesijskih vrst.*

V raziskavi smo potrdili, da je macesen v sklenjenih sestojih v smislu konkurenčnosti v podrejenem položaju v primerjavi z obema vrstama in da se v sestojih dejansko povečuje delež obeh poznosukcesijskih vrst. Vendar na proučevanih območjih macesnu njegova življenjska strategija omogoča potencialno dolgoročno obstojnost znotraj proučevanih gozdnih združb. V predalpskih jelovo-bukovih gozdovih je njegova prisotnost v sestojih odvisna od periodičnega pojavljanja motenj srednje ali večje jakosti, ki ustvarijo ugodne razmere za njegovo vrast v streho sestoja. Glede na novejša spoznanja o režimu motenj je pogostost takšnih motenj dovolj velika, da se macesnu kot izrazito dolgoživi vrsti uspe ohraniti v teh ekosistemih. V subalpinskih gozdovih macesna in smreke pa v prid dolgotrajnega sobivanja macesna in smreke, poleg možnosti pojava novih motenj, govorijo tako medvrstne razlike v dolgoživosti kot tudi razlike v pomladitvenih nišah, kar v povezavi s skrajnostnimi rastiščnimi razmerami pomembno vpliva na hitrost in smer sukcesijskega razvoja.

8 POVZETEK (SUMMARY)

8.1 POVZETEK

Gozdni ekosistemi v slovenskih Alpah so bili v preteklih stoletjih, ob naravnih motnjah, podvrženi različnim antropogenim motnjam, kar je povzročilo velike spremembe v njihovi zgradbi in delovanju. Ena od drevesnih vrst, ki je posledično pridobila na pomenu v teh ekosistemih, je evropski macesen (*Larix decidua* Mill.). Zmanjšanje intenzivnosti rabe alpskega prostora v zadnjih 100 letih je omogočilo pričetek najrazličnejših gozdnih sukcesij, kar se odraža v razvoju obstoječih sestojev in vračanju gozdne vegetacije na v preteklosti izkrcene površine. V dosedanjih raziskavah gozdne vegetacije v altimontanskem in subalpinskem pasu je bil poudarek predvsem na proučevanju zgradbe gozdnih sestojev v različnih sukcesijskih stadijih in manj na proučevanju njihove sukcesijske dinamike. Zato je poznavanje in razumevanje najpomembnejših procesov oz. ekoloških mehanizmov, ki povzročajo spremembe, ostalo pomanjkljivo.

Glavni namen naše raziskave je bil poglobiti razumevanje ekoloških procesov, ki vplivajo na potek gozdnih sukcesij (smer in hitrost sukcesijskega razvoja) v altimontanskih mešanih in subalpinskih macesnovih gozdovih na območju slovenskih Alp. Osredotočili smo se na pojasnjevanje glavnih ekoloških mehanizmov, ki macesnu omogočajo uspešno uveljavitev v sestojih in prisotnost v poznejših sukcesijskih stadijih.

Raziskavo smo opravili na treh različnih lokacijah v slovenskih Alpah. Dva raziskovalna objekta ležita v Kamniško-Savinjskih Alpah (Lučka Bela in Polšak) in eden v Julijskih Alpah na planoti Pokljuka (Klek). V prvem sklopu raziskave smo se osredotočili na študij gozdne sukcesije, vzrokov zanjo in vloge macesna v ohranjenih predalpskih jelovo-bukovih gozdovih, kjer sta bila kot raziskovalna objekta izbrana pragozdni ostanek Lučka Bela in ohranjeni mešani altimontanski gozdovi na območju rezervata Polšak. Za drugi sklop raziskave, v katerem smo proučevali sukcesijsko dinamiko subalpinskih macesnovih gozdov, smo kot raziskovalna objekta izbrali macesnove gozdove v rezervatu Polšak in nad planino Klek na Pokljuki.

Za ovrednotenje zgodovine motenj v proučevanih sestojih smo uporabili kombinacijo metodoloških pristopov, kot so dendroekološke analize in analize različnih zgodovinskih virov ter analize strukturnih značilnosti sestojev. Za potrebe dendroekoloških analiz (analize starostne strukture in vzorcev priraščanja) smo v vseh sestojih iz sistematično določenih dreves odvzeli prirastne izvrtke (skupno število vzorcev > 1300). Strukturne značilnosti sestojev (in pomladka) smo ovrednotili na podlagi podatkov, ki smo jih pridobili na novo

postavljenih ploskvah (na sistematični mreži), in na podlagi podatkov iz stalnih raziskovalnih ploskev, na katerih smo ponovili meritve. Skupno število ploskev je 118 (površina ploskev je bila med 0,05 in 1 ha), od tega je bilo v raziskavo vključenih 9 stalnih raziskovalnih ploskev. Časovni razpon podatkov pridobljenih na stalnih ploskvah je bil 16–53 let. Hitrost in smer gozdne sukcesije v proučevanih sestojih smo ovrednotili s pomočjo dendroekološke rekonstrukcije razvojne dinamike sestojev (na podlagi prirastnih izvirkov) in s pomočjo analiz populacijskih sprememb na stalnih ploskvah (tj. mortalitete in vrasti posameznih drevesnih vrst ter njihovega priraščanja). Vpliv znotraj in medvrstne kompeticije na rast in mortaliteto drevesnih vrst smo ovrednotili s pomočjo Hegyijevega indeksa kompeticije. Podrobne analize vzorcev pomlajevanja, v katerih smo ovrednotili vpliv sestojnih in rastiščnih dejavnikov, smo opravili na podlagi podatkov, ki smo jih zbrali na 84-ih ploskvah ($P = 201 \text{ m}^2$) na Kleku.

Raziskava je pokazala, da so pretekle motnje (predvsem v prvi polovici 19. stoletja) imele pomemben vpliv na razvojno dinamiko proučevanih sestojev in posledično tudi na drevesno sestavo. V altimontanskih mešanih gozdovih, ki so bili podvrženi naravnim (vetrolom) oz. antropogenim (sečnja) motnjam srednjih jakosti, je ponovna vzpostavitev sestojev potekala na dva vzporedna načina. Odmrtje dreves v strehi sestoja je povzročilo sprostitvev podstojnih dreves in obstoječega pomladka sencovzdržnejših vrst (npr. bukve, *Fagus sylvatica* L.), ki so uspešno prerasle in tvorijo streho trenutnega sestoja. Obenem pa so motnje omogočile tudi uspešno pomladitev in vrast novih osebkov, med katerimi so se poleg poznosukcesijskih vrst v sestoju uveljavile tudi svetloljubne vrste, kot je macesen. Izsledki analiz so pokazali, da je v teh gozdovih v preteklih nekaj desetletjih prevladovala endogena mortaliteta, ki je bila v splošnem posledica kompeticije za svetlobo. Kljub zmanjšanju števila dreves smo v sestojih ugotovili povečanje sestojne temeljnice, ki je bila razmeroma visoka ($50\text{--}60 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). Najvišja stopnja mortalitete je bila ugotovljena v populaciji podstojnih dreves manjših premerov ($> 4 \% \text{ leto}^{-1}$), medtem ko je bila mortaliteta v strehi sestoja praviloma izredno nizka ($< 1 \% \text{ leto}^{-1}$) in prav tako tudi v rast. Slednje je predvsem posledica neugodnih svetlobnih razmer v spodnjih plasteh sestojev, saj v strehi sestoja prevladuje bukev. Nedavna sestojna dinamika se kaže tudi v zdajšnji zgradbi sestojev, ki so izrazito enomerni in sklenjeni. Rezultati so pokazali, da je prisotnost macesna v mešanih altimontanskih gozdovih močno odvisna od motenj in obenem tudi od zgradbe sestoja v trenutku pojava motnje. Zdajšnje sestojne razmere (pomanjkanje pomladka sencovzdržnih vrst) bi lahko v kombinaciji s pojavom motnje, ki bi povzročila nastanek nekoliko večjih vrzeli, omogočile ponovno vrast macesna v sestoj.

Proučevani subalpinski gozdovi so nastali na površinah, ki so bile v preteklosti izkrčene, tudi s požiganjem, za potrebe paše. Glavno vlogo pri ponovni rekolonizaciji teh površin je imel

macesen, ki mu je približno 50 let kasneje sledila smreka (*Picea abies* (L.) Karst.). Analize preteklega razvoja v teh gozdovih so pokazale, da je zaradi skrajnostnih naravnih razmer, kljub vplivom znotraj in medvrstne kompeticije, hitrost sukcesijskih sprememb majhna (nizka stopnja mortalitete macesna in nizka stopnja vrasti smreke). V proučevanih sestojih je prevladovala endogena mortaliteta in večinoma so odmrli podstojni osebki zaradi vpliva kompeticije. Na vseh stalnih raziskovalnih ploskvah smo ugotovili povečanje sestojne temeljnice. Čeprav smo v gozdovih ugotovili postopno povečevanje deleža smreke (druge poznosukcesijske vrste so bile maloštevilne) in slabše preraščanje podstojnih macesnov v višje plasti, zbrani dokazi nakazujejo, da bodo zdajšnji sukcesijski stadiji izrazito dolgotrajni (> 200 let). K stabilnemu sobivanju macesna in smreke v prihodnosti bi poleg novih motenj lahko pomembno prispevale tudi medvrstne razlike v življenjski strategiji (na primer razlike v dolgoživosti in odpornosti na abiotske in biotske dejavnike) in ekologiji pomlajevanja oz. prilagojenosti na skrajnostne rastiščne razmere.

8.2 SUMMARY

In addition to natural driving factors, forest ecosystems in the Slovenian Alps were subjected to a variety of anthropogenic disturbances in past centuries, leading to significant changes in their structure and function. One of the tree species that gained in importance due to these land use practices was European larch (*Larix decidua* Mill.). A reduction in land use intensity in the Alpine region during the past century has promoted forest development, often with varied pathways of succession, which is reflected in the structure and composition of the existing stands and the return of forest vegetation on previously cleared areas. Previous studies of forest vegetation in the upper montane and subalpine zone primarily focused on describing stand structure of different successional stages, and less on the processes that drive successional dynamics. Therefore, the key ecological processes and mechanisms behind the successional dynamics remain poorly understood.

The main purpose of this dissertation was to describe and quantify the ecological processes that influence the course of forest succession (direction and rate of successional development) in mixed upper montane and subalpine larch forests in the Slovenian Alps. Where we focused on explaining the ecological mechanisms that enable the establishment and persistence of larch in different forest types.

The research was conducted at three different locations in the Slovenian Alps. Two research sites were located in the area of the Kamnik-Savinja Alps (Lučka Bela and Polšak) and one in the Julian Alps on the Pokljuka plateau (Klek). The first part of the research focused on forest succession in mixed mountain forests, where larch is currently a less abundant canopy species in otherwise beech dominated stands. For this research, we selected the old-growth remnant Lučka Bela and a well-preserved mixed upper montane forest in the Polšak reserve. For the second set of studies, which was focused on successional dynamics of subalpine forests dominated by larch, we selected forest stands in the Polšak reserve and on Klek.

To examine the history of disturbance in the studied stands, we used a combination of methodological approaches, namely dendroecology, analysis of historical records, and stand structural analysis. For the dendroecological analysis (based on age structure and radial growth patterns), we systematically selected trees for coring (total number of samples > 1300). Structural characteristics of stands, including regeneration, were evaluated based on data gathered on newly established plots placed on a systematic grid, as well as on data from repeated measurements in permanent research plots. In total, there were 118 plots that ranged from 0.05 to 1 ha in size. Nine of these were permanent research plots with census data spanning 16 to 53 years. The rate and pathways of forest succession were evaluated using

dendroecological reconstructions of stand development and through the analysis of population changes in permanent plots (i.e. mortality, growth, and recruitment rates of individual tree species). The influence of intra and interspecific competition on the growth and mortality of trees was evaluated using the Hegyi competition index. Detailed analysis of regeneration patterns, which was focused on the effects of various stand and site factors on regeneration success, was conducted on the basis of data that we collected in 84 plots ($A = 201 \text{ m}^2$) in Klek.

Past disturbances (particularly events in the mid-19th century) had a significant effect on the successional dynamics and species composition in the studied stands. In the mixed upper montane forest stands, post-disturbance recovery in areas that were affected by intermediate severity disturbance (i.e. windthrow or logging) was dominated by two different recovery processes. Partial destruction of the canopy and formation of gaps resulted in release of the understory trees and advance regeneration of shade-tolerant species (e.g. *Fagus sylvatica* L.) that successfully accessed the stand canopy. However, the disturbance also enabled successful recruitment of shade intolerant species (e.g. larch), which are present in the current canopy. More recent stand dynamics were driven by endogenous mortality, which was mainly the result of competition for light. Despite a decrease in stand density, basal area increased in the mixed forest stands, and is currently very high ($50\text{--}60 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). The highest mortality rates were documented in the population of the understory trees ($> 4 \% \text{ year}^{-1}$), whereas mortality of canopy trees was generally very low ($< 1 \% \text{ year}^{-1}$). Recruitment rates were also extremely low, probably a result of unfavorable light conditions in the understory due to the dense beech dominated canopy layer. Establishment and successful recruitment of larch in these forest types depends on the disturbance regime and particularly on the stand structural characteristics at the time of the disturbance event.

The larch dominated stands in this study developed on sites that were cleared and burned for grazing purposes in the past. The initial re-colonization process was dominated by larch, followed by spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), approximately 50 years later. The documented rates of successional change in the recent period were low, despite the effects of the intra and interspecific competition, which is a result of an extremely low mortality rate in the larch population and a low recruitment rate of spruce. In the recent decades the endogenous mortality mainly as a result of competition for light was the primary driving force of successional changes in the studied stands. Consequently, an increase of the basal area was documented on all permanent research plots. A gradual increase of the spruce population was observed (other late-successional species were scarce), yet the results also indicate that the current successional stage will probably be very persistent (> 200 years). Coexistence of larch and spruce during future forest development could either be facilitated by disturbance

and unfavorable natural conditions, or also by differences in life history characteristics and by regeneration niche partitioning.

9 VIRI

- Abrams M. D., Sprugel D. G., Dickmann D. I. 1985. Multiple Successional Pathways on Recently Disturbed Jack Pine Sites in Michigan. *Forest Ecology and Management*, 10, 1-2: 31-48.
- Albert C. H., Thuiller W., Lavorel S., Davies I. D., Garbolino E. 2008. Land-use change and subalpine tree dynamics: colonization of *Larix decidua* in French subalpine grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 45, 2: 659-669.
- Ammer C. 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, 88, 1-2: 43-53.
- Andrič M., Vidic N. J., Ogrin M., Horvat J. 2011. Paleoeколоški podatki o človekovem vplivu ob gozdni meji na planini Klek v Julijskih Alpah. *Arheološki vestnik*, 62: 375-392.
- Angst C., Bürgi A., Duelli P., Egli S., Heiniger U., Hindenlang K., Lässig R., Lüscher P., Moser B., Nobis M., Polonski J., Reich T., Wermelinger B., Wohlgemuth T. 2004. Waldentwicklung nach Windwurf in tieferen Lagen der Schweiz. Schlussbericht eines Projektes im Rahmen des programms "LOTHAR Evaluations- und Grundlagenprojekte". Eidgenössische Forschungsanstalt WSL: 98 str.
- Anonimno. 1892. Bestandes-Beschreibung nach dem Stande des Jahres 1892 (II/V).
- Antos J. A., Parish R. 2002. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia*, 130, 1: 126-135.
- Aplet G. H., Vitousek P. M. 1994. An age altitude matrix analysis of Hawaiian rain-forest succession. *Journal of Ecology*, 82, 1: 137-147.
- Arno S. F. 1984. Timberline: Mountain and Arctic Forest Frontiers. *The Mountaineers*: 304 str.
- Atlas okolja. 2012. Ministrstvo za kmetijstvo in okolje, Agencija RS za okolje. http://gis.arso.gov.si/atlasokolja/profile.aspx?id=Atlas_Okolja_AXL@Arso (januar 2012)
- Auer C. 1947. Untersuchungen über die natürliche Verjüngung der Lärche im Arve-Lärchenwald des Oberengadins. *Mitteilungen Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen*, 25: 7-140.
- Aulitzky H., Turner H. 1982. Bioklimatische Grundlagen einer standortsgemäßen Bewirtschaftung des subalpinen Lärchen-Arvenwaldes. *Mitteilungen Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen*, 58: 327-580.
- Bakker J. P., Olff H., Willems J. H., Zobel M. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7, 2: 147-155.
- Ban Y., Xu H. C., Bergeron Y., Kneeshaw D. D. 1998. Gap regeneration of shade-intolerant *Larix gmelini* in old-growth boreal forests of northeastern China. *Journal of Vegetation Science*, 9, 4: 529-536.
- Barot S. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos*, 106, 1: 185-192.

- Batista W. B., Platt W. J. 2003. Tree population responses to hurricane disturbance: syndromes in a south-eastern USA old-growth forest. *Journal of Ecology*, 91, 2: 197-212.
- Bazzaz F. A. 1996. *Plants in Changing Environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press: 320 str.
- Bergeron Y., Chen H. Y. H., Kenkel N. C., Leduc A. L., Macdonald S. E. 2014. Boreal mixedwood stand dynamics: ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, 90, 2: 202-213.
- Berglund L. M., DeLuca T. H., Zackrisson O. 2004. Activated carbon amendments to soil alters nitrification rates in Scots pine forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 36, 12: 2067-2073.
- Biging G. S., Dobbertin M. 1992. A Comparison of Distance-Dependent Competition Measures for Height and Basal Area Growth of Individual Conifer Trees. *Forest Science*, 38, 3: 695-720.
- Biging G. S., Dobbertin M. 1995. Evaluation of Competition Indexes in Individual Tree Growth-Models. *Forest Science*, 41, 2: 360-377.
- Bigler C., Veblen T. T. 2009. Increased early growth rates decrease longevity of conifers in subalpine forests. *Oikos*, 118, 8: 1130-1138.
- Bizjak J. 2004. Oskrbovalno zaledje železnodobnega in srednjeveškega Bleda v visokogorju Julijskih Alp. V: *Bled 1000 let: Blejski zbornik 2004*. Dežman J. (ur.). Radovljica, Didakta: 131-134.
- Black B. A., Abrams M. D. 2003. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecological Applications*, 13, 6: 1733-1749.
- Blarquez O., Carcaillet C. 2010. Fire, Fuel Composition and Resilience Threshold in Subalpine Ecosystem. *PLoS ONE*, 5, 8: e12480.
- Blaznik P., Grafenauer B., Vilfan S., Zwitter F. 1970. *Gospodarska in družbena zgodovina Slovencev: Zgodovina agrarnih panog*. Ljubljana, Državna založba Slovenije: 650 str.
- Bleiker K. P., Uzunovic A. 2004. Fast- and slow-growing subalpine fir produce lesions of different sizes in response to inoculation with a blue-stain fungus associated with *Dryocoetes confusus* (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian Journal of Botany*, 82, 6: 735-741.
- Bončina A., Gašperšič F., Diaci J. 2003. Long-term changes in tree species composition in the Dinaric mountain forests of Slovenia. *Forestry Chronicle*, 79, 2: 227-232.
- Boyden S. B., Reich P. B., Puettmann K. J., Baker T. R. 2009. Effects of density and ontogeny on size and growth ranks of three competing tree species. *Journal of Ecology*, 97, 2: 277-288.
- Brang P. 1998. Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 4: 626-639.
- Brang P. 2001. Resistance and elasticity: promising concepts for the management of protection forests in the European Alps. *Forest Ecology and Management*, 145, 1-2: 107-119.
- Brang P., Schönenberger W., Bachofen H., Zingg A., Wehrli A. 2004. Schutzwalddynamik unter Störungen und Eingriffen: Auf dem Weg zu einer systemischen Sicht. *Forum für Wissen*: 55-66.

- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziozoologie - Grundzüge der Vegetations Kunde. Wien, New York, Springer: 865 str.
- Breznik A. 1980. Gozdni rezervat Polšek: diplomsko delo. (Univerza v Ljubljani), Ljubljana: 66 str.
- Burschel P., Elkateb H., Huss J., Mosandl R. 1985. Regeneration of the mixed mountain forest. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 104, 2: 65-100.
- Canham C. D., LePage P. T., Coates K. D. 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. Canadian Journal of Forest Research, 34, 4: 778-787.
- Canham C. D., Papaik M. J., Uriarte M., McWilliams W. H., Jenkins J. C., Twery M. J. 2006. Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in new England forests. Ecological Applications, 16, 2: 540-554.
- Carcaillet C., Brun J. J. 2000. Changes in landscape structure in the northwestern Alps over the last 7000 years: lessons from soil charcoal. Journal of Vegetation Science, 11, 5: 705-714.
- Carcaillet C., Muller S. D. 2005. Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropogenic or climatic changes? Boreas, 34, 4: 468-476.
- Carrer M., Urbinati C. 2001. Spatial analysis of structural and tree-ring related parameters in a timberline forest in the Italian Alps. Journal of Vegetation Science, 12, 5: 643-652.
- Carrer M., Urbinati C. 2004. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. Ecology, 85, 3: 730-740.
- Cevc T. 2006. Človek v Alpah. Desetletje (1996-2006) raziskav o navzočnosti človeka v slovenskih Alpah. Ljubljana, Založba ZRC, ZRC SAZU: 275 str.
- Chokkalingam U., White A. 2001. Structure and spatial patterns of trees in old-growth northern hardwood and mixed forests of northern Maine. Plant Ecology, 156, 2: 139-160.
- Christensen N. L., Peet R. K. 1984. Convergence during Secondary Forest Succession. Journal of Ecology, 72, 1: 25-36.
- Clements F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Washington Publ. No., 242: 1-512.
- Coates K. D., Canham C. D., LePage P. T. 2009. Above- versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species. Journal of Ecology, 97, 1: 118-130.
- Condit R., Ashton P. S., Manokaran N., LaFrankie J. V., Hubbell S. P., Foster R. B. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 354, 1391: 1739-1748.
- Condit R., Hubbell S. P., Foster R. B. 1995. Mortality Rates of 205 Neotropical Tree and Shrub Species and the Impact of a Severe Drought. Ecological Monographs, 65, 4: 419-439.
- Connell J. H., Slatyer R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist, 111, 982: 1119-1144.

- Cunningham C., Zimmermann N. E., Stoeckli V., Bugmann H. 2006. Growth of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: Does spring climate matter? *Forest Ecology and Management*, 228, 1–3: 19-32.
- Čada V., Svoboda M., Janda P. 2013. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 295: 59-68.
- Čas M. 1988. Spreminjanje kulturne krajine in nastanek današnjih gozdov macesna in smreke na Peci: raziskovalna naloga. Ljubljana, Inštitut za gozdno in lesno gospodarstvo Slovenije: 90 str.
- D'Amato A. W., Orwig D. A., Foster D. R. 2008. The influence of successional processes and disturbance on the structure of *Tsuga canadensis* forests. *Ecological Applications*, 18, 5: 1182-1199.
- Dakskobler I. 2006. Asociacija *Rhodothamno-Laricetum* (Zukrigl 1973) Willner & Zukrigl 1999 v Julijskih Alpah. Razprave. Razred za naravoslovne vede (Razred 4), 47, 1: 117-192.
- Dakskobler I., Culiberg M., Čas M., Čelik T., Firm D., Kadunc A., Leban F., Kobal M., Rozman A., Seliškar A., Urbančič M., Vreš B. 2010a. Naravni sestoji macesna v Sloveniji: zaključno poročilo projekta ciljnega raziskovalnega programa "Konkurenčnost Slovenije 2006-2013". Ljubljana, ZRC SAZU, Biološki inštitut Jovana Hadžija: 27 str.
- Dakskobler I., Kutnar L. 2012. Macesnovi gozdovi v Sloveniji: vzhodnoalpsko macesnovje, združba evropskega macesna in slečnika. Ljubljana, *Silva Slovenica* in Zveza gozdarskih društev Slovenije: 31 str.
- Dakskobler I., Leban F., Rozman A., Seliškar A. 2010b. Distribution of the association *Rhodothamno-Laricetum* in Slovenia. *Folia biologica et geologica*, 51, 4: 165-176.
- Dakskobler I., Seliškar A., Vreš B. 2010c. Posebnosti rastlinstva planine Klek na Pokljuki. *Proteus*, 72, 6: 250-258.
- Das A., Battles J., Mantgem P. J. v., Stephenson N. L. 2008. Spatial Elements of Mortality Risk in Old-Growth Forests. *Ecology*, 89, 6: 1744-1756.
- De Cuyper B. 1986. Structure and development dynamics of the forest reserve Poljšak in Slovenia, Yugoslavia. V: IUFRO XVIII. World Congress, Satellite Meeting of Young Graduates from Europe. Ljubljana, BF, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 6 str.
- De Cuyper B. 1987. Zonation in the forest reserve Poljšak. *Silva Gandavensis*, 52: 57-83.
- DeLuca T. H., Sala A. 2006. Frequent fire alters nitrogen transformations in ponderosa pine stands of the inland northwest. *Ecology*, 87, 10: 2511-2522.
- Diaci J. 1992. Zgradba in razvoj naravne visokogorske in podalpinske gozdne vegetacije na Dleskovški planoti v Savinjskih Alpah: magistrsko delo. (Univerza v Ljubljani), Ljubljana: 158 str.
- Diaci J. 1995. Proučevanje zgradbe naravnih gorskih gozdov v Savinjskih Alpah. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 46: 5-44.
- Diaci J. 1998. Primerjava zgradbe in razvoja naravnega bukovega gozda in nadomestnega gozda macesna in smreke ob zgornji gozdni meji v Savinjskih Alpah. V: *Gorski gozd -*

- XIX. gozdarski študijski dnevi. Logarska dolina, BF, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 313-336.
- Diaci J. 2006. Gojenje gozdov: pragozdovi, sestoji, zvrsti, načrtovanje, izbrana poglavja. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 348 str.
- Diaci J., Frank G. 2002. Pragozdovi v Alpah: varovanje in opazovanje, učenje in posnemanje. V: 2. poročilo o Alpah: podatki, dejstva, problemi, rešitve. Ljubljana, Mednarodna komisija za varstvo Alp CIPRA: 424 str.
- Didier L. 2001. Invasion patterns of European larch and Swiss stone pine in subalpine pastures in the French Alps. *Forest Ecology and Management*, 145, 1-2: 67-77.
- Dobbertin M., Baltensweiler A., Rigling D. 2001. Tree mortality in an unmanaged mountain pine (*Pinus mugo* var. *uncinata*) stand in the Swiss National Park impacted by root rot fungi. *Forest Ecology and Management*, 145: 79-89.
- Donato D. C., Campbell J. L., Franklin J. F. 2012. Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex? *Journal of Vegetation Science*, 23, 3: 576-584.
- Donaubauer E. 1963. Über die Schneeschütte-Krankheit (*Phacidium infestans* Karst.) der Zirbe (*Pinus cembra* L.) und einiger Begleitpilze. *Mitteilungen der Forstlichen Versuchsanstalt Mariabrunn*, 60: 147-166.
- Donnegan J. A., Rebertus A. J. 1999. Rates and mechanisms of subalpine forest succession along an environmental gradient. *Ecology*, 80, 4: 1370-1384.
- Drury W. H., Nisbet I. C. T. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*, 54: 331-368.
- Dullinger S., Dirnböck T., Kock R., Hochbichler E., Englisch T., Sauberer N., Grabherr G. 2005. Interactions among tree-line conifers: differential effects of pine on spruce and larch. *Journal of Ecology*, 93, 5: 948-957.
- Duncan R. P. 1989. An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in Kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*). *New Zealand Natural Sciences*, 16: 31-37.
- Egler F. E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition - a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4: 412-417.
- Ellenberg H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart, Ulmer: 1095 str.
- Everham E. M., Brokaw N. V. L. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Botanical Review*, 62, 2: 113-185.
- Fajgelj V. 1953. Planine v vzhodnem delu Savinjskih Alp. *Geografski vestnik*, 25: 123-166.
- Firm D. 2006. Razvoj visokogorskih gozdov v rezervatu Polšak: diplomsko delo. (Univerza v Ljubljani), Ljubljana: 68 str.
- Firm D., Rozman A., Diaci J. 2007. Zgradba in razvoj visokogorske vegetacije v gozdnem rezervatu na Dleskovški planoti. V: Podnebne spremembe: vpliv na gozd in gozdarstvo. Ljubljana, BF, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 133-151.
- Fischer A. 1992. Long term vegetation development in Bavarian Mountain Forest ecosystems following natural destruction. *Vegetatio*, 103, 2: 93-104.

- Fischer A., Lindner M., Abs C., Lasch P. 2002. Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37, 1: 17-32.
- Foster D. R. 1988. Species and Stand Response to Catastrophic Wind in Central New England, USA. *Journal of Ecology*, 76, 1: 135-151.
- Foster D. R., Aber J. D., Melillo J. M., Bowden R. D., Bazzaz F. A. 1997. Forest Response to Disturbance and Anthropogenic Stress. *BioScience*, 47, 7: 437-445.
- Foster D. R., Knight D. H., Franklin J. F. 1998a. Landscape Patterns and Legacies Resulting from Large, Infrequent Forest Disturbances. *Ecosystems*, 1, 6: 497-510.
- Foster D. R., Motzkin G., Slater B. 1998b. Land-use history as long-term broad-scale disturbance: Regional forest dynamics in central New England. *Ecosystems*, 1, 1: 96-119.
- Foster D. R., Zebryk T., Schoonmaker P., Lezberg A. 1992. Postsettlement history of human land-use and vegetation dynamics of a *Tsuga canadensis* (hemlock) woodlot in central New England. *Journal of Ecology*, 80, 4: 773-786.
- Fraver S., Wagner R. G., Day M. 2002. Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 12: 2094-2105.
- Frehner M. 2002. Untersuchungen über den Einfluss unterschiedlicher Kleinstandorte und der Pflanztechnik auf Fichtenpflanzungen in subalpinen Lawinenschutzwäldern. Beiheft zur Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen, 92: 279 str.
- Frelich L. E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: Studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge, Cambridge University Press: 266 str.
- Fuller T. L., Foster D. R., McLachlan T. S., Drake N. 1998. Impact of human activity on regional forest composition and dynamics in central New England. *Ecosystems*, 1, 1: 76-95.
- Garbarino M., Lingua E., Subira M. M., Motta R. 2011. The larch wood pasture: structure and dynamics of a cultural landscape. *European Journal of Forest Research*, 130, 4: 491-502.
- Garbarino M., Weisberg P. J., Motta R. 2009. Interacting effects of physical environment and anthropogenic disturbances on the structure of European larch (*Larix decidua* Mill.) forests. *Forest Ecology and Management*, 257, 8: 1794-1802.
- Genries A., Morin X., Chauchard S., Carcaillet C. 2009. The function of surface fires in the dynamics and structure of a formerly grazed old subalpine forest. *Journal of Ecology*, 97, 4: 728-741.
- Gimmi U., Bürgi M., Stuber M. 2008. Reconstructing Anthropogenic Disturbance Regimes in Forest Ecosystems: A Case Study from the Swiss Rhone Valley. *Ecosystems*, 11, 1: 113-124.
- Glauert G. 1937. Zur Besiedlung der Steiner Alpen und Ostkarawanken: das Gebiet zwischen Freibach, Sann und Miess. Separat, (Leipzig, Deutsches Archiv für Landes- und Volksforschung): 457-480.
- Gleason H. A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 44: 463-481.

- Gleason H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 53: 1-20.
- Glenn-Lewin D. C., Peet R. K., Veblen T. T. 1992. Plant succession: theory and prediction. London, Chapman and Hall: 352 str.
- Glenn-Lewin D. C., van der Maarel E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. V: Plant succession: theory and prediction. Glenn-Lewin D. C. in sod. (ur.). London, Chapman and Hall: 11-59.
- Gobet E., Tinner W., Hochuli P. A., van Leeuwen J. F. N., Ammann B. 2003. Middle to Late Holocene vegetation history of the Upper Engadine (Swiss Alps): the role of man and fire. Vegetation History and Archaeobotany, 12, 3: 143-163.
- Grubb P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Reviews, 52, 1: 107-145.
- Halpern C. B. 1988. Early Successional Pathways and the Resistance and Resilience of Forest Communities. Ecology, 69, 6: 1703-1715.
- Halpern C. B. 1989. Early Successional Patterns of Forest Species: Interactions of Life History Traits and Disturbance. Ecology, 70, 3: 704-720.
- Harcombe P. A., Bill C. J., Fulton M., Glitzenstein J. S., Marks P. L., Elisk I. S. 2002. Stand Dynamics over 18 Years in a Southern Mixed Hardwood Forest, Texas, USA. The Journal of Ecology, 90, 6: 947-957.
- Harcombe P. A., Marks P. L. 1978. Tree Diameter Distributions and Replacement Processes in Southeast Texas Forests. Forest Science, 24, 2: 153-166.
- Hare R. C. 1965. Contribution of bark to fire resistance of southern trees. Journal of Forestry, 63: 248-251.
- Harmon M. E., Bratton S. P., White P. S. 1984. Disturbance and vegetation response in relation to environmental gradients in the Great Smoky Mountains. Vegetatio, 55, 3: 129-139.
- Harmon M. E., Sexton J. 1996. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems. Seattle, Washington, U.S. LTER Network Office: University of Washington, Publication No. 20: 73 str.
- Hegyi F. 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. V: Growth Models for Tree and Stand Simulation. Fries J. (ur.). Stockholm, Sweden, Royal College of Forestry: 74-90.
- Hendrickson O. Q. 1991. Abundance and activity of N₂-fixing bacteria in decaying wood. Canadian Journal of Forest Research, 21, 9: 1299-1304.
- Henry J. D., Swan J. M. A. 1974. Reconstructing Forest History from Live and Dead Plant Material - Approach to Study of Forest Succession in Southwest New-Hampshire. Ecology, 55, 4: 772-783.
- Herms D. A., Mattson W. J. 1992. The dilemma of plants - to grow or defend. Quarterly Review of Biology, 67, 3: 283-335.
- Hofgaard A. 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. Journal of Vegetation Science, 4, 5: 601-608.

- Holeksa J., Saniga M., Szwagrzyk J., Dziedzic T., Ferenc S., Wodka M. 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126, 2: 303-313.
- Holtmeier F.-K. 1995. European Larch in Middle Europe with special reference to the Central Alps. V: *Ecology and management of Larix forests: A look ahead*. Schmidt W. C. in sod. (ur.). Whitefish, MT, ZDA, USDA For. Serv., Intermtn. Res. Stat.: 41-49.
- Holtmeier F.-K. 2009. *Mountain Timberlines. Ecology, Patchiness, and Dynamics*. Springer: 437 str.
- Hood S. M., McHugh C. W., Ryan K. C., Reinhardt E., Smith S. L. 2007. Evaluation of a post-fire tree mortality model for western USA conifers. *International Journal of Wildland Fire*, 16, 6: 679-689.
- Horvat J. 2006. Arheološki sledovi v slovenskem visokogorju. V: *Človek v Alpah: desetletje (1996-2006) raziskav o navzočnosti človeka v slovenskih Alpah*. Cevc T. (ur.). Ljubljana, Založba ZRC, ZRC SAZU: 21-40.
- Hosmer D. W., Lemeshow S. 2000. *Applied Logistic Regression*. New York, John Wiley and Sons: 375 str.
- Huston M., Smith T. 1987. Plant Succession - Life-History and Competition. *American Naturalist*, 130, 2: 168-198.
- Imbeck H., Ott E. 1987. Verjüngungsökologische Untersuchungen in einem hochstaudenreichen subalpinen Fichtenwald, mit spezieller Berücksichtigung der Schneeablagerung und der Lawinenbildung. *Mitteilungen der Eidgenössisches Institut für Schnee- und Lawinenforschung*, 42: 202 str.
- Jackson S. T. 2013. Natural, potential and actual vegetation in North America. *Journal of Vegetation Science*, 24, 4: 772-776.
- Jäderlund A., Zackrisson O., Dahlberg A., Nilsson M. C. 1997. Interference of *Vaccinium myrtillus* on establishment, growth, and nutrition of *Picea abies* seedlings in a northern boreal site. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 12: 2017-2025.
- Janett A. 1943. Über die Regelungen von Wald und Weide. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 94, 4: 105-117.
- Johnson E. A., Fryer G. I. 1989. Population-Dynamics in Lodgepole Pine-Engelmann Spruce Forests. *Ecology*, 70, 5: 1335-1345.
- Johnson E. A., Miyanishi K., Kleb H. 1994. The hazards of interpretation of static age structures as shown by stand reconstructions in a *Pinus contorta-Picea engelmannii* forest. *Journal of Ecology*, 82, 4: 923-931.
- Jurgensen M. F., Larsen M. J., Graham R. T., Harvey A. E. 1987. Nitrogen-fixation in woody residue of northern Rocky-mountain conifer forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 10: 1283-1288.
- Kimmins J. P. 1997. *Forest ecology: a foundation for sustainable management*. New Jersey, Prentice Hall: 596 str.
- King D. A., Davies S. J., Tan S., Noor N. S. M. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94, 3: 670-680.

- Kladnik A. 1981. Gospodarski gozd - bivalni prostor divjega petelina (*Tetrao urogallus* L.): diplomsko delo. (Univerza v Ljubljani). Ljubljana: 77 str.
- Korpel S. 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart; Jena; New York, Gustav Fischer Verlag: 312 str.
- Kos M. 1960. O nekaterih planinah v Bohinju in okoli Bleda. Geografski vestnik, 32: 131-139.
- Krumm F., Kulakowski D., Risch A. C., Spiecker H., Brandli U. B., Bebi P. 2012. Stem exclusion and mortality in unmanaged subalpine forests of the Swiss Alps. European Journal of Forest Research, 131, 5: 1571-1583.
- Kulakowski D., Bebi P. 2004. Range of Variability of unmanaged subalpine forests. Forum für Wissen: 47-54.
- Kulakowski D., Matthews C., Jarvis D., Veblen T. T. 2013. Compounded disturbances in sub-alpine forests in western Colorado favour future dominance by quaking aspen (*Populus tremuloides*). Journal of Vegetation Science, 24, 1: 168-176.
- Kulakowski D., Veblen T. T. 2003. Subalpine forest development following a blowdown in the Mount Zirkel Wilderness, Colorado. Journal of Vegetation Science, 14, 5: 653-660.
- Kulakowski D., Veblen T. T., Drinkwater S. 2004. The persistence of quaking aspen (*Populus tremuloides*) in the Grand Mesa Area, Colorado. Ecological Applications, 14, 5: 1603-1614.
- Kupferschmid A. D., Bugmann H. 2005. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. Forest Ecology and Management, 205, 1-3: 251-265.
- Kuret N. 1989. Slovensko Štajersko pred marčno revolucijo 1848. Ljubljana, Slovenska akademija znanosti in umetnosti: 331 str.
- Kuuluvainen T., Kalmari R. 2003. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. Annales Botanici Fennici, 40, 6: 401-413.
- Kuuluvainen T., Pukkala T. 1987. Effect of crown shape and tree distribution on the spatial-distribution of shade. Agricultural and Forest Meteorology, 40, 3: 215-231.
- Laiho R., Prescott C. E. 2004. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. Canadian Journal of Forest Research, 34, 4: 763-777.
- Lemoine D., Jacquemin S., Granier A. 2002. Beech (*Fagus sylvatica* L.) branches show acclimation of xylem anatomy and hydraulic properties to increased light after thinning. Annals of Forest Science, 59, 7: 761-766.
- Lertzman K. P. 1995. Forest Dynamics, Differential Mortality and Variable Recruitment Probabilities. Journal of Vegetation Science, 6, 2: 191-204.
- Levanič T. 2005a. Kronologija macesna (*Larix decidua* Mill.) za območje jugovzhodnih Alp. Zbornik gozdarstva in lesarstva, 76: 39-70.
- Levanič T. 2005b. Vpliv klime na debelinsko rast macesna (*Larix decidua* Mill.) na zgornji gozdni meji v JV Alpah. Zbornik gozdarstva in lesarstva, 78: 29-55.

- Levanič T. 2007. ATRICS - A new system for image acquisition in dendrochronology. *Tree-Ring Research*, 63, 2: 117-122.
- Liu Q. J. 1997. Structure and dynamics of the subalpine coniferous forest on Changbai mountain, China. *Plant Ecology*, 132, 1: 97-105.
- Loehle C. 1988. Tree life-history strategies - the role of defenses. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 2: 209-222.
- Lorimer C. G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology*, 61, 5: 1169-1184.
- Lorimer C. G. 1983. Tests of Age-Independent Competition Indexes for Individual Trees in Natural Hardwood Stands. *Forest Ecology and Management*, 6, 4: 343-360.
- Lorimer C. G. 1985. Methodological considerations in the analysis of forest disturbance history. *Canadian Journal of Forest Research*, 15, 1: 200-213.
- Lorimer C. G., Frelich L. E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 19, 5: 651-663.
- Lusk C. H. 2004. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Functional Ecology*, 18, 6: 820-828.
- Lusk C. H., Smith B. 1998. Life History Differences and Tree Species Coexistence in an Old-Growth New Zealand Rain Forest. *Ecology*, 79, 3: 795-806.
- MacDonald D., Crabtree J. R., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Lazpita J. G., Gibon A. 2000. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*, 59, 1: 47-69.
- Marinček L., Čarni A. 2007. Illyrian pre-alpine fir and beech forests – the association *Homogyno sylvestris-Fagetum* Marinček et al. 1993. *Hacquetia*, 6, 2: 111-129.
- Marinšek A., Diaci J. 2004. Razvoj inicialne faze na vetrolomni površini v pragozdnem ostanku Ravna gora. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 73: 31-50.
- Mayer A. C., Stöckli V. 2005. Long-term impact of cattle grazing on subalpine forest development and efficiency of snow avalanche protection. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 37, 4: 521-526.
- Mayer H. 1975. Der Einfluss des Schalenwildes auf die Verjüngung und Erhaltung von Naturwaldreservaten. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 94, 4/5: 209-224.
- Mayer H., Neumann M. 1981. Struktureller und entwicklungsdynamischer Vergleich der Fichten-Tannen-Buchen-Urwälder Rothwald-Niederösterreich und Čorkova Uvala-Kroatien. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 100, 2: 111-132.
- Mayer H., Ott E. 1991. Gebirgswaldbau, Schutzwaldpflege. Ein waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsökologie und zum Umweltschutz. Stuttgart, New York, Gustav Fischer Verlag: 587 str.
- McComb A. L. 1955. The European Larch: Its races, site requirements and characteristics. *Forest Science*, 1: 298-318.
- McCune B., Allen T. F. H. 1985. Will similar forests develop on similar sites. *Canadian Journal of Botany*, 63, 3: 367-376.

- McCune B., Cottam G. 1985. The Successional Status of a Southern Wisconsin Oak Woods. *Ecology*, 66, 4: 1270-1278.
- McLachlan J. S., Foster D. R., Menalled F. 2000. Anthropogenic ties to late-successional structure and composition in four New England hemlock stands. *Ecology*, 81, 3: 717-733.
- Melik A. 1950. Planine v Julijskih Alpah. Ljubljana, Slovenska akademija znanosti in umetnosti: 301 str.
- Mlinšek D., Accetto M., Anko B., Piskernik M., Robič D., Smolej I., Zupančič M. 1980. Gozdni rezervati v Sloveniji. Ljubljana, Inštitut za gozdno in lesno gospodarstvo pri Biotehniški fakulteti: 414 str.
- Monserud R. A., Ledermann T., Sterba H. 2004. Are self-thinning constraints needed in a tree-specific mortality model? *Forest Science*, 50, 6: 848-858.
- Motta R., Berretti R., Lingua E., Piussi P. 2006a. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 235, 1-3: 155-163.
- Motta R., Edouard J. L. 2005. Stand structure and dynamics in a mixed and multilayered forest in the Upper Susa Valley, Piedmont, Italy. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 1: 21-36.
- Motta R., Lingua E. 2005. Human impact on size, age, and spatial structure in a mixed European larch and Swiss stone pine forest in the Western Italian Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 8: 1809-1820.
- Motta R., Morales M., Nola P. 2006b. Human land-use, forest dynamics and tree growth at the treeline in the Western Italian Alps. *Annals of Forest Science*, 63, 7: 739-747.
- Motta R., Nola P., Piussi P. 2000. Structure and stand development in a mixed Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), larch (*Larix decidua* Mill.) and stone pine (*Pinus cembra* L.) stand in Paneveggio (Trento, Italy). *Dendrochronologia*, 16-17: 57-74.
- Myster R. W., Pickett S. T. A. 1994. A comparison of rate of succession over 18 yr in 10 contrasting old fields. *Ecology*, 75, 2: 387-392.
- Nagel T. A., Diaci J. 2006. Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in southeastern Slovenia. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 3: 629-638.
- Nagel T. A., Levanic T., Diaci J. 2007. A dendroecological reconstruction of disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in Slovenia. *Annals of Forest Science*, 64, 8: 891-897.
- Nagel T. A., Svoboda M., Diaci J. 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management*, 226, 1-3: 268-278.
- Nagel T. A., Svoboda M., Kobal M. 2014. Disturbance, life history traits, and dynamics in an old-growth forest landscape of southeastern Europe. *Ecological Applications*, 24, 4: 663-679.
- Nigh G. D., Antos J. A., Parish R. 2008. Density and distribution of advance regeneration in mountain pine beetle killed lodgepole pine stands of the Montane Spruce zone of southern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 2826-2836.
- Nilsson M. C., Wardle D. A. 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 8: 421-428.

- Noble I. R., Slatyer R. O. 1980. The Use of Vital Attributes to Predict Successional Changes in Plant Communities Subject to Recurrent Disturbances. *Vegetatio*, 43, 1/2: 5-21.
- Novak V. 1970. Planinska paša. V: Gospodarska in družbena zgodovina Slovencev. Zgodovina agrarnih panog I. zvezek. Blaznik P. in sod. (ur.). Ljubljana, Državna založba Slovenije: 352-360.
- Nowacki G. J., Abrams M. D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs*, 67, 2: 225-249.
- Ogden J., Stewart G. H. 1995. Community dynamics of the New Zealand conifers. V: *Ecology of the Southern Conifers*. Enright N. J. in sod. (ur.). Melbourne, Australia, Melbourne University Press: 81-119.
- Ogrin M. 2006. Arheološke raziskave v Julijskih Alpah (Bohinj in Blejski kot). V: *Človek v Alpah: desetletje (1996-2006) raziskav o navzočnosti človeka v slovenskih Alpah*. Cevc T. (ur.). Ljubljana, Založba ZRC, ZRC SAZU: 96-110.
- Okitsu S., Ito K., Li C. H. 1995. Establishment Processes and Regeneration Patterns of Montane Virgin Coniferous Forest in Northeastern China. *Journal of Vegetation Science*, 6, 3: 305-308.
- Oliver C. D., Larson B. C. 1996. *Forest Stand Dynamics - update edition*. New York, John Wiley & Sons: 520 str.
- Ott E., Frehner M., Frey H.-U., Lüscher P. 1997. *Gebirgsnadelwälder: Ein praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung*. Bern, Stuttgart, Wien, Haupt: 288 str.
- Ozenda P. 1983. *The vegetation of the Alps*. Strasbourg, Council of Europe: 353 str.
- Packham J. R., Thomas P. A., Atkinson M. D., Degen T. 2012. Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology*, 100, 6: 1557-1608.
- Peet R. K. 1981. Forest vegetation of the colorado front range - composition and dynamics. *Vegetatio*, 45, 1: 3-75.
- Peet R. K., Christensen N. L. 1980. Succession - a Population Process. *Vegetatio*, 43, 1-2: 131-140.
- Peet R. K., Christensen N. L. 1987. Competition and Tree Death. *BioScience*, 37, 8: 586-595.
- Perušek M. 1998. Ptice gorskega gozda - gozdnega rezervata Polšak. V: *Gorski gozd - XIX. gozdarski študijski dnevi*. Logarska dolina, BF, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 391-404.
- Petek F. 2005. *Spremembe rabe tal v slovenskem alpskem svetu*. Ljubljana, Založba ZRC SAZU: 216 str.
- Pickett S. T. A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *American Naturalist*, 110: 107-119.
- Pickett S. T. A. 1989. Space for time substitution as an alternative to long-term studies. V: *Long-term studies in ecology*. Likens G. E. (ur.). New York, Springer: 110-135.
- Pickett S. T. A., Collins S. L., Armesto J. J. 1987. Models, Mechanisms and Pathways of Succession. *The Botanical Review*, 53, 3: 335-371.

- Pickett S. T. A., McDonnell M. J. 1989. Changing Perspectives in Community Dynamics - a Theory of Successional Forces. *Trends in Ecology & Evolution*, 4, 8: 241-245.
- Pickett S. T. A., White P. S. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. New York, Academic Press: 472 str.
- Pierce A. D., Taylor A. H. 2010. Competition and regeneration in quaking aspen-white fir (*Populus tremuloides*-*Abies concolor*) forests in the Northern Sierra Nevada, USA. *Journal of Vegetation Science*, 21, 3: 507-519.
- Platt W. J., Connell J. H. 2003. Natural Disturbances and Directional Replacement of Species. *Ecological Monographs*, 73, 4: 507-522.
- Pleterski A. 1986. Župa Bled: nastanek, razvoj in prežitki. Ljubljana, Slovenska akademija znanosti in umetnosti: 154 str.
- Počkar B., Stritih J. 1987. Strategija rasti gozda na zgornji gozdni meji - primerjava med Dinaridi in Julijskimi Alpami: diplomsko delo. (Univerza v Ljubljani). Ljubljana: 64 str.
- Poljanec A. 2000. Razvoj alpskega smrekovega gozda v dolini Lopučnice. *Gozdarski vestnik*, 58, 5-6: 252-265.
- Ponge J.-F., Andre J., Zackrisson O., Bernier N., Nilsson M.-C., Gallet C. 1998. The Forest Regeneration Puzzle. *BioScience*, 48, 7: 523-530.
- Prach K., Pysek P., Smilauer P. 1993. On the rate of succession. *Oikos*, 66, 2: 343-346.
- R Development Core Team. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>.
- Reich P. B., Walters M. B., Tjoelker M. G., Vanderklein D., Buschena C. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 12, 3: 395-405.
- Risch A. C., Nagel L. M., Schutz M., Krusi B. O., Kienast F., Bugmann H. 2003. Structure and long-term development of subalpine *Pinus montana* Miller and *Pinus cembra* L. forests in the Central European Alps. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 122, 4: 219-230.
- Risch A. C., Schutz M., Krusi B. O., Kienast F., Wildi O., Bugmann H. 2004. Detecting successional changes in long-term empirical data from subalpine conifer forests. *Plant Ecology*, 172, 1: 95-105.
- Robič D. 1992. Vegetacijska tabela popisov raziskovalnih ploskev na Dleskovški planoti s komentarjem. Ljubljana, samozaložba, tipkopis.
- Rolland C., Petitcolas V., Michalet R. 1998. Changes in radial tree growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the alpine timberline since 1750. *Trees-Structure and Function*, 13, 1: 40-53.
- Romme W. H. 1982. Fire and landscape diversity in subalpine forests of Yellowstone National Park. *Ecological Monographs*, 52, 2: 199-221.
- Röpke A., Stobbe A., Oegg K., Kalis A. J., Tinner W. 2011. Late-Holocene land-use history and environmental changes at the high altitudes of St Antönien (Switzerland, Northern Alps): Combined evidence from pollen, soil and tree-ring analyses. *Holocene*, 21, 3: 485-498.

- Rozman A. 2008. Dinamika razvoja zgornje gozdne meje in ekološka vloga rušja (*Pinus mugo* Turra) v sekundarni sukcesiji v Julijskih in Savinjskih Alpah: doktorska disertacija. (Univerza v Ljubljani). Ljubljana: 151 str.
- Schaetzl R. J., Johnson D. L., Burns S. F., Small T. W. 1989. Tree uprooting - review of terminology, process, and environmental implications. *Canadian Journal of Forest Research*, 19, 1: 1-11.
- Schönenberger W. 2001. Cluster afforestation for creating diverse mountain forest structures - a review. *Forest Ecology and Management*, 145, 1-2: 121-128.
- Schönenberger W., Wasem U. 1997. Wiederbewaldung einer Waldbrandfläche in der subalpinen Stufe bei Müstair. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 148, 6: 405-424.
- Schönenberger W., Angst C., Bründl M., Dobbertin M., Duelli P., Egli S., Frey W., Gerber W., Kupferschmid Albisetti A. D., Lüscher P., Senn J., Wermelinger B., Wohlgemuth T. 2003. Vivians Erbe - Waldentwicklung nach Windwurf im Gebirge. *Merkblatt für die Praxis*, 36: 1-12.
- Schulman E. 1954. Longevity under Adversity in Conifers. *Science*, 119, 3091: 396-399.
- Schulze E. D., Mischi G., Asche G., Borner A. 2007. Land-use history and succession of *Larix decidua* in the Southern Alps of Italy-An essay based on a cultural history study of Roswitha Asche. *Flora*, 202, 8: 705-713.
- Schütz J.-P. 1969. Etude des phénomènes de la croissance en hauteur et en diamètre du sapin (*Abies alba* Mill.) et de l'épicéa (*Picea abies* Karst.) dans deux peuplements jardinés et une forêt vierge. Beiheft zu den Zeitschriften des Schweizerischen Forstvereins, 44: 114 str.
- Schütz J.-P. 1998. Behandlungskonzepte der Buche aus heutiger Sicht. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 149: 1005-1030.
- Schweingruber F. H. 1988. Tree rings. Basics and applications of dendrochronology. Dordrecht, Kluwer: 276 str.
- Schweingruber F. H. 1996. Tree rings and environment. *Dendroecology*. Berne, Paul Haupt: 609 str.
- Schwörer C., Colombaroli D., Kaltenrieder P., Rey F., Tinner W. 2015. Early human impact (5000–3000 BC) affects mountain forest dynamics in the Alps. *Journal of Ecology*, 103, 2: 281-295.
- Senn J. 1999. Tree mortality caused by *Gremmeniella abietina* in a subalpine afforestation in the central Alps and its relationship with duration of snow cover. *European Journal of Forest Pathology*, 29, 1: 65-74.
- Sheil D., Burslem D., Alder D. 1995. The Interpretation and Misinterpretation of Mortality-Rate Measures. *Journal of Ecology*, 83, 2: 331-333.
- Shmida A., Ellner S. 1984. Coexistence of plant-species with similar niches. *Vegetatio*, 58, 1: 29-55.
- Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J. P. 1996. Growth Trends in European Forests: studies from 12 countries. Berlin, Springer: 372 str.
- Splechtna B. E., Gratzner G., Black B. A. 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest - A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16, 5: 511-522.

- Stokes M. A., Smiley T. L. 1968. An Introduction to Tree-ring Dating. Chicago, Illinois, University of Chicago Press: 73 str.
- Svoboda M., Janda P., Nagel T. A., Fraver S., Rejzek J., Bace R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 23, 1: 86-97.
- Swetnam T. W., Allen C. D., Betancourt J. L. 1999. Applied historical ecology: Using the past to manage for the future. *Ecological Applications*, 9, 4: 1189-1206.
- Szewczyk J., Szwagrzyk J., Muter E. 2011. Tree growth and disturbance dynamics in old-growth subalpine spruce forests of the Western Carpathians. *Canadian Journal of Forest Research*, 41, 5: 938-944.
- Szwagrzyk J., Szewczyk J., Bodziarczyk J. 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecology and Management*, 141, 3: 237-250.
- Szwagrzyk J., Szewczyk J., Kaczor K. 1996. Relationship between stand structure and advanced forest regeneration in an old-growth stand of Babia Gora National Park. *Ekologia Polska*, 44, 1-2: 137-151.
- Štular B. 2006. Prostor blejskih planin v srednjem veku. V: Človek v Alpah: desetletje (1996-2006) raziskav o navzočnosti človeka v slovenskih Alpah. Cevc T. (ur.). Ljubljana, Založba ZRC, ZRC SAZU: 230-241.
- Thorpe H. C., Daniels L. D. 2012. Long-term trends in tree mortality rates in the Alberta foothills are driven by stand development. *Canadian Journal of Forest Research*, 42: 1687-1696.
- Tilman D. 1985. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *American Naturalist*, 125, 6: 827-852.
- Tranquillini W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline: Tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag: 137 str.
- Tregubov V. 1962. Naravni sestoji macesna v Sloveniji in gospodarjenje z njimi. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 3: 29-145.
- Turner H., Häsler R., Schönenberger W. 1982. Contrasting microenvironments and their effects on carbon uptake and allocation by young conifers near alpine tree line. V: Carbon Uptake and Allocation in Subalpine Ecosystems as a key to Management. Corvallis, Oregon, Forest Research Laboratory, Oregon State University: 88 str.
- Ulanova N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 135, 1-3: 155-167.
- Uriarte M., Canham C. D., Thompson J., Zimmerman J. K. 2004. A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs*, 74, 4: 591-614.
- Valsecchi V., Carraro G., Conedera M., Tinner W. 2010. Late-Holocene vegetation and land-use dynamics in the Southern Alps (Switzerland) as a basis for nature protection and forest management. *Holocene*, 20, 4: 483-495.
- Veblen T. T. 1986a. Age and size structure of subalpine forests in the Colorado Front Range. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 113, 3: 225-240.

- Veblen T. T. 1986b. Treefalls and the coexistence of conifers in subalpine forests of the central Rockies. *Ecology*, 67, 3: 644-649.
- Veblen T. T., Hadley K. S., Marion S. R., Rebertus A. J. 1991. The Response of Subalpine Forests to Spruce Beetle Outbreak in Colorado. *Ecology*, 72, 1: 213-231.
- Veblen T. T., Hadley K. S., Reid M. S., Rebertus A. J. 1989. Blowdown and stand development in a Colorado subalpine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 19, 10: 1218-1225.
- Veblen T. T., Kitzberger T., Lara A. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain-forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 3, 4: 507-520.
- Venables W. N., Ripley B. D. 2002. Modern applied statistics with S. New York, Springer: 495 str.
- Wallenius T. 2002. Forest age distribution and traces of past fires in a natural boreal landscape dominated by *Picea abies*. *Silva Fennica*, 36, 1: 201-211.
- Wardle D. A., Walker L. R., Bardgett R. D. 2004. Ecosystem Properties and Forest Decline in Contrasting Long-Term Chronosequences. *Science*, 305, 5683: 509-513.
- Wardle D. A., Zackrisson O., Nilsson M. C. 1998. The charcoal effect in Boreal forests: mechanisms and ecological consequences. *Oecologia*, 115, 3: 419-426.
- Wasem U., Hester C., Wohlgemuth T. 2010. Waldverjüngung nach Feuer. Vielfältige Wiederbewaldung nach Waldbrand bei Müstair. *Wald und Holz*, 91, 1: 42-45.
- Watt A. S. 1923. On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. *Journal of Ecology*, 11: 1-48.
- Weber P., Bugmann H., Fonti P., Rigling A. 2008. Using a retrospective dynamic competition index to reconstruct forest succession. *Forest Ecology and Management*, 254, 1: 96-106.
- West D. C., Shugart H. H., Botkin D. B. 1981. Forest Succession: Concepts and Application. New York, Springer-Verlag: 517 str.
- Whitney H. E., Johnson W. C. 1984. Ice Storms and Forest Succession in Southwestern Virginia. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 111, 4: 429-437.
- Wieser G., Tausz M. 2007. Trees at their Upper Limit. Treelife Limitation at the Alpine Timberline. Dordrecht, Springer: 233 str.
- Wohlgemuth T., Kull P., Wüthrich H. 2002. Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *Forest Snow and Landscape Research*, 77, 1/2: 17-47.
- Woods K. D. 2000. Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. *Ecology*, 81, 1: 110-126.
- Woods K. D. 2004. Intermediate disturbance in a late-successional hemlock-northern hardwood forest. *Journal of Ecology*, 92, 3: 464-476.
- Wraber M., Tregubov V., Puncer I., Zupančič M. 1963. Gozdnogojitveni elaborat za območje gozdnega gospodarstva Nazarje. Nazarje, Gozdno gospodarstvo Nazarje: 70 str.
- Yamaguchi D. K. 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 3: 414-416.

- Zackrisson O., Nilsson M. C., Dahlberg A., Jäderlund A. 1997. Interference mechanisms in conifer-*Ericaceae*-feathermoss communities. *Oikos*, 78, 2: 209-220.
- Zielonka T., Malcher P. 2009. The dynamics of a mountain mixed forest under wind disturbances in the Tatra Mountains, central Europe - a dendroecological reconstruction. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 11: 2215-2223.
- Zuur A. F., Ieno E. N., Elphick C. S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3-14.
- Zuur A. F., Ieno E. N., Walker N. J., Saveliev A. A., Smith G. M. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer: 574 str.

ZAHVALA

Hvala mentorju, prof. dr. Juriju Diaciju, za ponujeno priložnost, vsesplošno podporo, nasvete in prijateljski odnos skozi celotno obdobje nastajanja naloge, saj je zmeraj našel pravšnji način za vzpodbudo.

Recenzentom, dr. Igorju Dakskoblerju, prof. dr. Janezu Pirnatu in prof. dr. Emanuelu Lingui, se zahvaljujem za vse konstruktivne pripombe in nasvete, ki so pomembno prispevali k izboljšanju naloge. Igorju se zahvaljujem tudi za nesebično pomoč pri iskanju in izbiri raziskovalnih objektov.

K nastanku naloge je pomembno prispevala tudi prijateljska pomoč Toma Nagla, Tihomirja Ruganija, Dušana Roženbergarja in Andreja Rozmana, za katero se jim iskreno zahvaljujem, predvsem za vse iskrene strokovne in manj strokovne razprave, ki smo jih imeli ob različnih priložnostih.

Za pomoč pri terenskem zbiranju podatkov in dobro družbo se zahvaljujem Urošu Kolarju, Petru, Klemnu, Andreji, Jerneju, Tomažu, Urški in Blažu, Mitji in Ines.

Posebej hvala tudi Janezu Miklavčiču in Andreju Firmu, ki sta poleg terenskega dela, opravila tudi zajeten del duhamornega laboratorijskega dela pri obdelavi drevesnih izvrtkov in pripravi podatkovne baze.

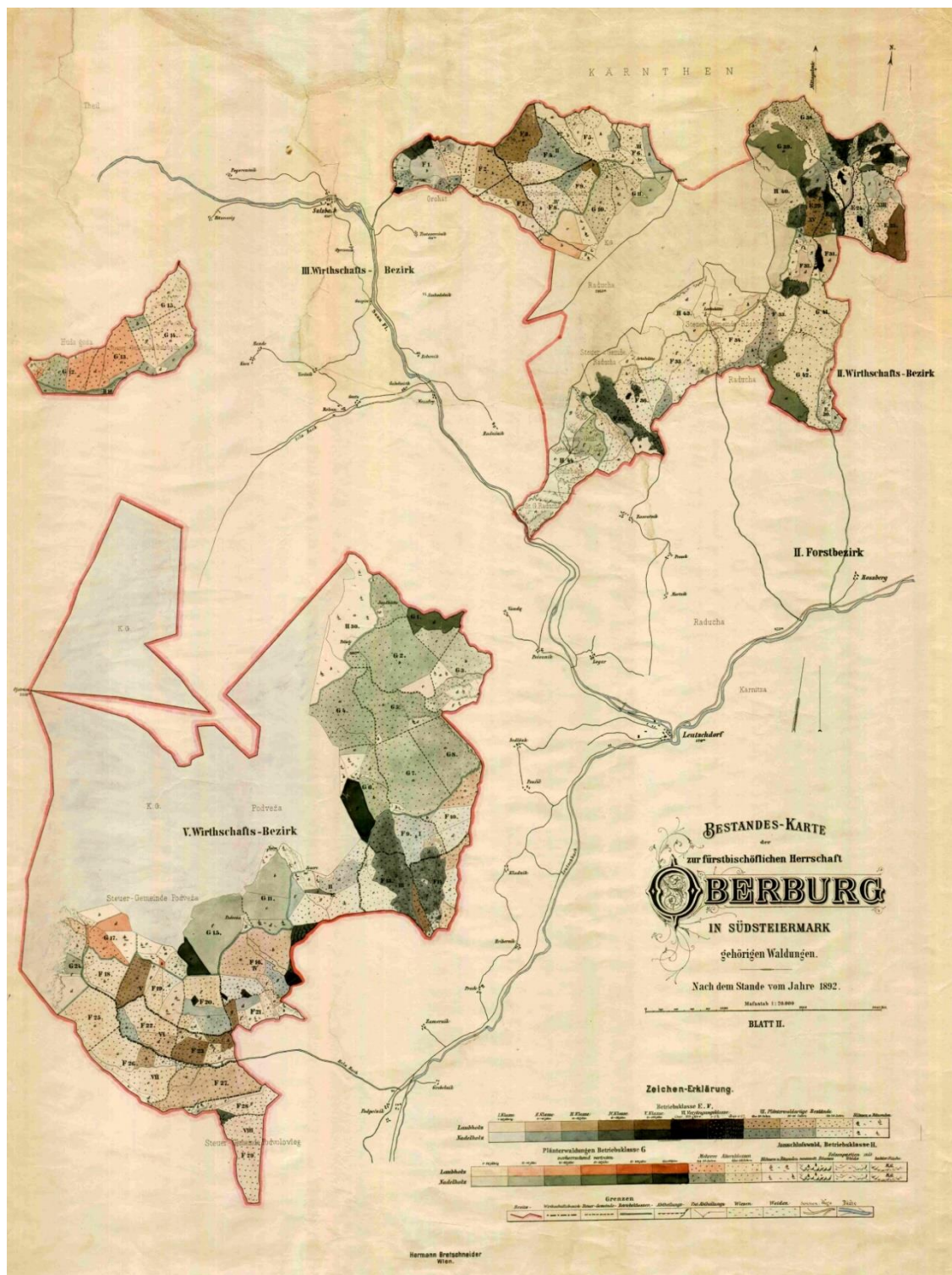
Gospodoma Antonu Kladniku in Lojzetu Budkoviču hvala za logistično podporo pri terenskem delu na Veži in Pokljuki.

Mami in očetu se zahvaljujem za vso ljubezen, ki mi jo nudita v življenju, predvsem pa za izkazano zaupanje in podpiranje svobodomiselnosti.

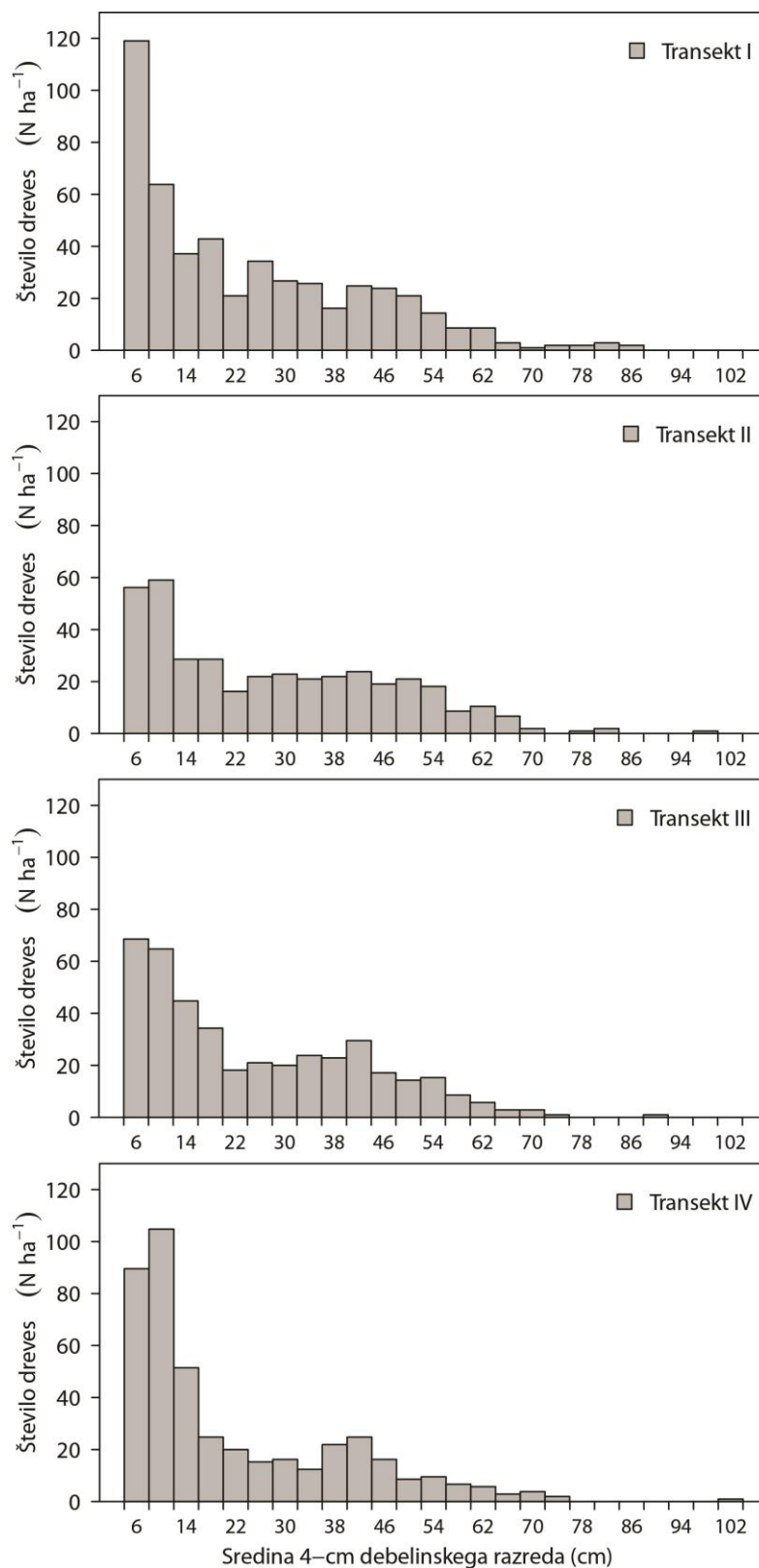
Brez vajine izjemne potrpežljivosti, razumevanja in ljubezni te naloge ne bi končal, zaradi vaju želim postati boljši človek, Tanja in Jurij hvala vama.

PRILOGE

Priloga A: Sestojna karta gozdov na območju Dleskovške planote, ki prikazuje stanje leta 1892. Karta je del gozdnogospodarskega načrta (1892) za širše območje Gornjega Grada. Raziskovalni objekt Lučka Bela se nahaja na območju sestojev F18 in G17. Raziskovalni objekt Polšak pa na območju sestojev G2, G4, G5 in H30 ter na višje ležečih negozdnh površinah.



Priloga B: Debelinska struktura (vsa živa drevesa, $DBH \geq 4$ cm) na posameznih transektih v proučevanem sestoju. Število dreves je podano po debelinskih razredih s 4-cm razponom (na x osi so označene sredine razredov).



Priloga C: Starostna struktura (vsa živa drevesa, DBH ≥ 4 cm) na posameznih transektih v proučevanem sestoju. Drevesa smo združili po 10-letnih starostnih razredih (na x osi je označen začetek posameznega desetletja). Vrednosti predstavljajo starost na višini, kjer je bil odvzet izvrtek (tj. 1 m).

