

Zbornik gozdarstva in lesarstva 87 (2008), s. 33 - 44

GDK: 228.81:176.1 Fagus sylvatica(4-191.2)=163.6

Prispelo / Received: 15. 06. 2008

Sprejeto / Accepted: 01. 12. 2008

Pregledni znanstveni članek

Scientific review paper

ZGRADBA IN RAZVOJ PRAGOZDOV IN OHRANJENIH BUKOVIH GOZDOV V EVROPIT. RUGANI¹, T. A. NAGEL², D. ROŽENBERGAR³, D. FIRM⁴, J. DIACI⁵

Izvleček

V preteklih tisočletjih so čisti bukovi (*Fagus sylvatica* L.) gozdovi poraščali velika območja srednje in jugovzhodne Evrope. Zaradi intenzivnega izkoriščanja gozdov so se ohranili le redki pragozdni ostanki, ki so danes pomemben vir informacij za razumevanje zgradbe in razvoja naravnih bukovih gozdov. Osnovne informacije o naravnih gozdovih so pomembne tudi za gospodarjenje z gozdovi, s katerim poskušamo posnemati naravne procese. Ker so bukovi pragozdovi redki, so lahko tudi ohranjeni bukovi gozdovi, v katerih niso gospodarili več desetletij, dragocen vir informacij. V prispevku smo prikazali izsledke primerjalne analize dvaindvajsetih najbolj ohranjenih gozdov v Evropi, v katerih prevladuje bukev (delež v lesni zalogi več kot 75 %). Posebej smo prikazali znake strukture (lesna zaloga, premeri, starosti, drevesni ostanki) in razvojne dinamike (umrljivost, pomlajevanje, režimi motenj). Izsledke smo primerjali z ugotovitvami za jelovo-bukove gozdove. Podane so tudi nekatere usmeritve za sonaravno gospodarjenje.

Ključne besede: bukev (*Fagus sylvatica* L.), pragozd, gozdni rezervat, struktura in dinamika gozda, režim motenj, gojenje bukve

STRUCTURE AND DYNAMICS OF OLD-GROWTH AND NEAR-NATURAL BEECH FORESTS IN EUROPE

Abstract

In past millennia, pure beech (Fagus sylvatica L.) forests covered vast areas of central and southeastern Europe. However, due to intensive forest exploitation by humans, few old-growth remnants of these forests remain. These small remnants of the former forest provide invaluable information on structure and natural processes and are important for understanding the natural spatial-temporal dynamics of beech forests. This basic information is also crucial for forest management, which tries to mimic natural processes. As these old-growth forests are so rare, near-natural beech forests that have been unmanaged for decades may provide a valuable source of information as well. In the present paper, we review the literature on old-growth and near-natural beech forests in Central Europe in order to describe the structure (i.e. diameter and age structure, course woody debris, canopy structure, etc.) and dynamics (mortality, regeneration, disturbance regimes, etc) of these ecosystems. In total, we included 22 forests that contained at least 75 % of beech in the species composition. We compared our findings with data on fir-beech forests. Finally, some guidelines for close-to-nature management are presented.

Key words: beech (Fagus sylvatica L.), old-growth forest, forest reserve, forest structure and dynamics, disturbance regime, beech silviculture

INTRODUCTION**UVOD**

Poznavanje razvoja gozda, v katerem ni bilo vpliva človeka, omogoča reševanje zapletenih okoljevarstvenih, naravovarstvenih in še posebej praktičnih gozdnogojitvenih vprašanj. V Evropi je izjemno malo pragozdov (< 2 % površine gozdov) v primerjavi s svetom, kjer poraščajo več kot tretjino gozdne površine (FAO 2005). Zato je pragozdnih raziskav v Evropi razmeroma malo, in še te so pretežno vezane le na določena gozdna rastišča. Primanjkuje raziskav, ki bi strnile izsledke različnih raziskav o pragozdovih (CHRISTENSEN / EMBORG 1996, PETERS 1997, STANDOVAR *et al.* 2006, MEYER *et al.* 2003) in celostno obravnavale razvoj gozda

(LEIBUNDGUT 1960, KORPEL 1995, PRUŠA 1985). Bukve je bila med najbolj zastopanimi drevesnimi vrstami v Evropi pred stalno naselitvijo človeka (BRADSHAW / MOUNTFORD 2002, GIESECKE *et al.* 2007). Zaradi velike gostote poselitve ter kasnejšega pospeševanja iglavcev in neavtohtonih vrst so se v severni, zahodni in južni Evropi ohranili le manjši ostanki bukovih pragozdov. Največji ohranjeni bukovi gozdovi so v vzhodni in jugovzhodni Evropi (Slovenija, BiH, Srbija, Slovaška). Večino teh pragozdov so v preteklosti zavarovali in v njih izpeljali prve meritve, vendar je večina objav v domačih jezikih in nedosegljiva za širše primerjave. Zelo malo je preglednih raziskav, ki bi izsledke povezovale z usmeritvami za gospodarjenje. Namen prispevka je primerjal-

¹ T. R., dipl. inž. gozd, UL, BF, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, SI-1000 Ljubljana

² dr. T. A. N., UL, BF, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, SI-1000 Ljubljana

³ mag. D. R., UL, BF, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, SI-1000 Ljubljana

⁴ D. F., dipl. inž. gozd, UL, BF, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, SI-1000 Ljubljana

⁵ prof. dr. J. D., UL, BF, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, SI-1000 Ljubljana

na analiza dosedanjih raziskav bukovih pragozdov Evrope, s posebnim poudarkom na pragozdovih jugovzhodne Evrope.

Primerjava se posebej osredotoča na preverjanje domnev o pogostem razvoju bukovih pragozdov v smeri enomernih sestojev (LEIBUNDGUT 1982, OTTO 1994). Omenjene domne-

ve so subjektivne, saj temeljijo na opazovanjih starih, vendar ne pragozdnih sestojev, delno pa upravičene zaradi razvojnih posebnosti bukve. Neenakomerna in hkrati občasno izjemno obilna semenitev vpliva na pojav mladja na velikih površinah (KORPEL 1995). Plastičnost bukovih krošenj poskrbi za hitro

Preglednica 1: Poglavitni strukturni kazalci za izbrane pragozdove in ohranjene bukove gozdove (ločeni so s črto) v Evropi*

Table 1: Main structural parameters for selected old-growth and near-natural beech forests (divided with bold line) in Europe*

Ime rezervata (država) <i>Reserve name (country)</i>	Velikost (ha) <i>Size (ha)</i>	N.m.v. (m) <i>Altitude (m)</i>	Min. $d_{1,3}$ (cm) <i>Min. DBH (cm)</i>	N** (os./ha) (N ha ⁻¹)	G** (m ² /ha) <i>Basal area (m²/ha)</i>	LZ** (m ³ /ha) <i>Volume (m³/ha)</i>	Maks. starost (leta) <i>Max. Age (years)</i>	Odmrlo drevje (os./ha) <i>Dead trees (N ha⁻¹)</i>	Odmrlo drevje (%)*** <i>Dead trees (%)***</i>	Stoječe Ležeče <i>Standing / Downed</i>	Viri / References
Mirdita (Albanija)	3500	1300-1500	7	331	37	559		26	40 (6,7)	14/86	TABAKU / MEYER 1999, MEYER et al. 2003
Puka (Albanija)	3500	1300-1500	7	325	46	781		25	30 (3,9)	35/65	TABAKU / MEYER 1999, MEYER et al. 2003
Rajca (Albanija)	2000	1300-1500	7	390	43	807		30	85 (9,6)	33/67	TABAKU / MEYER 1999, MEYER et al. 2003
Mačen do (BiH)	33	550-1020	5		33	521			/ (18)		MEŠKOVIĆ 2004
Havešova (Slovaška)	171	500-650	7	290 (200-400)	35 (25-45)	716 (450-960)			128 (15)	21/79	KORPEL 1995, DRÖS- SLER / VON LÜPKE 2007
Kyjov (Slovaška)	53	700-820	7	320 (250-400)	32 (25-40)	451 (352-553)	230		110 (20)	30/70	KORPEL 1995, DRÖS- SLER / VON LÜPKE 2007
Rožok (Slovaška)	67	500-790		197-322	33-47	740 (550-900)	230-260		175 (19)	17/83	KORPEL 1995
Stužica (Slovaška)	659	650-900		280-540		500-700			110 (15)	55/45	KORPEL 1995, 1997
Krokar (Slovenija)	74	880-1190	10	334	44	639		125	146 (19)		ZEIBIG et al. 2005, HARTMAN (neobjav.)
Kukavica (Srbija)		1000-1100	10			621	250-300		/ (4)		LEIBUNDGUT 1982
Uholka (Ukrajina)	9000	700-800	8	219 (140-336)	39 (23-52)	770 (421-1042)			111 (13)	28/72	COMMARMOT et al. 2005
Dobra (Avstrija)	12	390-550	7	209	40	700	250-300	16	45 (6)		MAYER 1971
Suserup Skov (Danska)	19	100	3			674			163 (19)	5/95	CHRISTENSEN et al. 2005
La Tillaie (Francija)	36	130	5			260	250		220 (45)	25/75	PONTAILLER et al. 1997, CHRISTENSEN et al. 2005
Valle Cervara (Italija)	53	1200-1850	7,5	532 (169- 1268)	41 (31-53)	497 (381-654)	314 (131- 501)	19 (0-79)	65 (12)	36/64	PIOVESAN et al. 2005
Hainich (Nemčija)	300	300-500	1	537		567			64 (10)	35/65	MANNING 2003, CHRISTENSEN et al. 2005
Heilige Hallen (Nemčija)	14	120-140	35	63	26	507	300-330		195 (28)	49/51	BORRMANN 1996, TABAKU / MEYER 1999
Serrahn (Nemčija)	90	100	7	263	33	605	200-230		94 (14)	35/65	VON OHEIMB et al. 2005, 2007
Bukov vrh (Slovenija)	9	1200-1300	5			525			92 (15)	74/26	KORDIŠ 1985, KOVAČ 1999
Kopa (Slovenija)	13	1020-1080	10	328	40	593			137 (19)	34/66	MARINČEK 1987, RUGANI (neobjav.)
Ravna Gora (Slovenija)	16	860-950	1	408-509		520-550			/ (20)		LEBEZ 1987
Trdinov vrh (Slovenija)	23	990-1160	10	261	41	650			105 (14)		MARINČEK 1987, ČANŽELJ 2004

* ...v obravnavanih raziskavah so bile uporabljene različne metode zajemanja podatkov (polna premerba, stalne raziskovalne ploskve, vzorčenje na sistematično razporejenih ploskvah) / in these studies, different methods for data collection were used

** ...v oklepaju je podan interval vrednosti / in brackets, interval of value is given

*** ...delež odmrlih dreves glede na skupno lesno zalogo / percentage of dead trees with respect to total growing stock

zapiranje manjših sestojnih vrzeli in zaustavi razvoj mladja (ELLENBERG 1996). Bukev kljub sencozdržnosti ne preneše dolgotrajne, skoraj popolne zastrtosti kot na primer jelka, še posebej pod zastorom lastne vrste (MEYER *et al.* 2003). Občutljivost skorje na direktno sončno sevanje vpliva na širjenje sestojnih vrzeli. Pogost vdor gliv in bakterij v notranjost debla naj bi vplival na večjo občutljivost bukve na vetrolome v primerjavi z jelko. Zaradi tega so utemeljene domneve, da je v bukovih gozdovih manj manjših vrzeli v primerjavi z jelovo-bukovimi gozdovi. Ko zaradi zmanjšane gostote odraslih dreves ali večjih motenj nastanejo vrzeli, lahko predvidevamo, da bodo v povprečju večje in proces širjenja hitrejši.

Izsledki so podani v treh sklopih, ki obravnavajo sestojne kazalce, pomlajevanje in horizontalno strukturo pragozdov. Cilji raziskave so: (1) primerjati razlike v zgradbi in razvoju različnih bukovih pragozdov, (2) poiskati razvojne razlike med bukovimi in sorodnimi gozdnimi ekosistemi (predvsem jelovo-bukovi pragozdovi), ki so pomembne za gospodarjenje, (3) preveriti domneve, da se bukev pogosteje razvija v skupinah, in da naravni bukovi gozdovi pogosto oblikujejo enomerne sestoje (nem. Hallenbestände).

METODE

METHODS

Zaradi majhnega števila bukovih pragozdov smo v pregledu zajeli nekatere dobro ohranjene gozdove brez večjih znakov sečenj in z dobro dokumentiranim razvojem. Iz skupaj več kot 40 objektov smo za podrobnejšo analizo izbrali 22 najbolj ohranjenih, z več kot tričetrtinskim deležem bukve v lesni zalogi (preglednica 1). Objekti ležijo v desetih državah in sestavljajo velik del Evrope: od Francije na zahodu do Ukrajine na vzhodu; od Albanije na jugu do Danske na severu. Pragozdove in ohranjene gozdove bukve najdemo v zahodni in severni Evropi pretežno v ravninskem in gričevnatem pasu (100-500 m n.m.v.), medtem ko so se v srednji in južni Evropi ohranili predvsem v gorskih višinskih pasovih (500-1800 m n.m.v.).

STRUKTURNI KAZALCI

STRUCTURAL PARAMETERS

Primerjava osnovnih strukturnih kazalcev kaže, da so razlike med izbranimi objekti kljub velikemu razponu geografskih položajev (2°E-23°E, 41°N-55°N) majhne. Vrednosti lesnih zalog nihajo med 500 in 800 m³/ha, vendar so razlike

med posameznimi rezervati povezane predvsem z boniteto rastišč in manj z njihovo nadmorsko višino, kar je razvidno tudi iz razlik v maksimalnih višinah dreves (30-45 m). Podobno velja tudi za temeljnico, katere vrednosti so med 32 in 47 m²/ha. Pri primerjavi števila dreves je treba upoštevati metodološke razlike (razlike v merskem pragu - od 1 do 10 cm), zato je neposredna primerjava otežena. Povprečno število dreves na hektar se giblje med 63 in 540 (preglednica 1). Bukev dosega prsne premere ($d_{1,3}$) prek 120 cm, vendar se dimenzija in število najdebelejših dreves ($d_{1,3} > 80$ cm) močno razlikujeta med pragozdnimi in kasneje zavarovanimi rezervati. V raziskavah, kjer so preučevali porazdelitev premerov, je bila v nekaterih ugotovljena njihova negativna eksponentna porazdelitev. Zaradi narave objektov (prepoved uporabe destruktivnih metod) in zapostavljenosti tovrstnih raziskovalnih vprašanj v preteklosti so informacije o starostni strukturi bukovih pragozdov pomanjkljive. Kljub temu v nekaterih obravnavanih raziskavah avtorji navajajo, da bukev dosega starost 200-300 let, v posameznih primerih pa tudi prek 500 let (MLINŠEK 1967, KORPEL 1995, PIOVESAN *et al.* 2005). Pri obravnavi odmrlega drevja moramo opozoriti na metodološke razlike med raziskavami, podobne kot pri številu dreves. Lesna zaloga odmrlega drevja se giblje v zelo širokem razponu od 30 m³/ha do 220 m³/ha, kar v povprečju pomeni 4-45 % skupne lesne zaloge (preglednica 1). V posameznih primerih so vrednosti zaradi intenzivnejših motenj (La Tillaie, Francija) ali posledic gospodarjenja v preteklosti, ki pa je bilo kasneje opuščeno (Heilige Hallen, Nemčija), precej večje. V pragozdovih in ohranjenih gozdovih bukve prevladujejo ležeči drevesni odmrli ostanki, saj je razmerje med stoječimi in ležečimi ostanki navadno med 1 : 2 in 1 : 4. Končna vzroka za odmrte posameznih dreves sta najpogosteje prevrnitev oz. izkoreninjenje in prelom debla (BORRMANN 1996, DRÖSSLER / VON LÜPKE 2007, VON OHEIMB *et al.* 2007).

REŽIM MOTENJ IN HORIZONTALNA STRUKTURA

DISTURBANCE REGIME AND HORIZONTAL STRUCTURE

RAZVOJNE FAZE

DEVELOPMENTAL PHASES

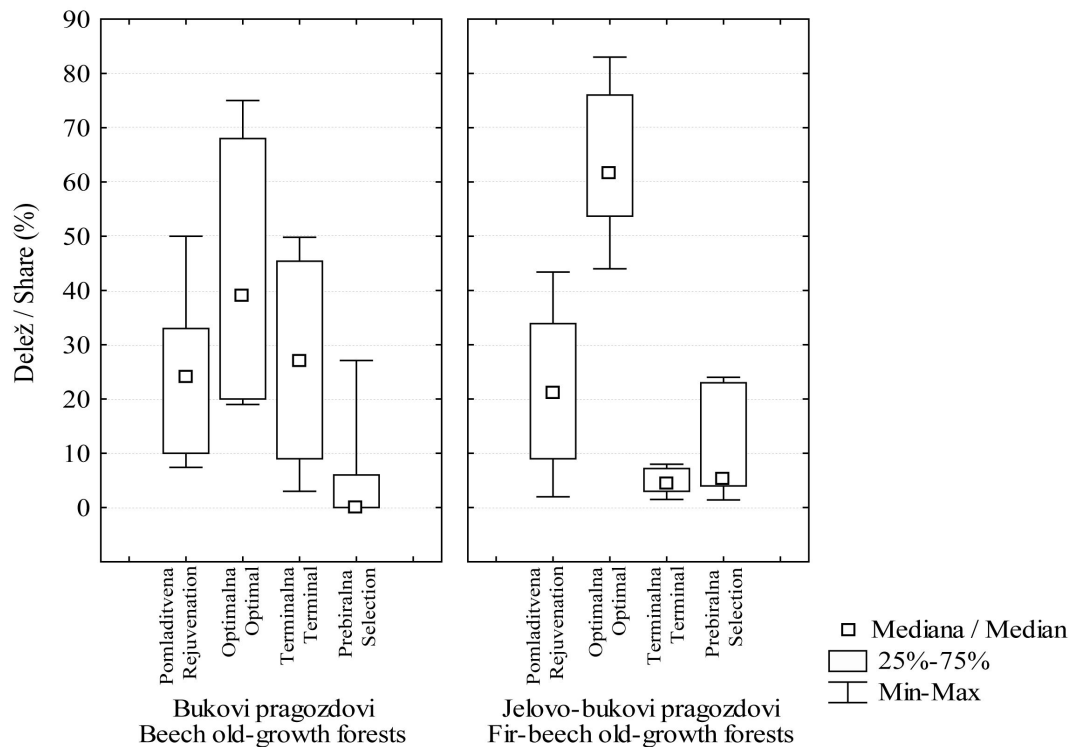
Razvojne faze so orodje za razlago razvojnih ciklov pragozda. Prvi jih je v ta namen uporabil Watt (1923, 1947) pri preučevanju bukovih gozdov v Veliki Britaniji. Kasneje

je Leibundgut (1959) vključil razvojne faze v metodologijo spremljanja razvoja pragozdov. Z začetkom načrtnih raziskav pragozdov so razvojne faze in metodo prevzeli tudi v drugih srednjeevropskih državah (MLINŠEK 1985, PRUŠA 1985, KOOP 1989, KORPEL 1995). Žal so metode v vsaki državi drugačne, zato je primerljivost izsledkov zmanjšana. Mnogi očitajo metodi kartiranja razvojnih faz subjektivnost zaradi okularne ocene zgradbe gozda. V zadnjem času zato pri presoji razvojnih faz vse pogosteje upoštevajo merljive kazalnike, namesto kartiranja pa uvrščajo posamezne kvadrante gozda v razvojne faze (MEYER *et al.* 1999, TABAKU / MEYER 1999). Prve ponovitve kartiranja razvojnih faz v Sloveniji (KOVAČ 1999, MOČILNIKAR 2006, YRSKA 2008) so prav tako nakazale določeno mero subjektivnosti metode, vendar raziskovalci ugotavljajo, da zabeležene spremembe bolj pojasnjujejo razvojna dogajanja v pragozdu, kot jih metoda opisovanja vrzeli po Runklu (1981).

Preučevanje časovnih serij razvojnih faz je v dolgoživih ekosistemih, kot je gozd, dolgotrajno, zato pogosto uporabljamo presoje prostorskih razmestitev razvojnih faz in njihovih velikosti. Velik delež mladega gozda, na primer, nakazuje večjo pogostost močnejših in krajše obnovitvene cikle,

medtem ko več starajočega gozda nakazuje daljše obnovitvene cikle. Pri tem je treba upoštevati, da je enkratni pogled v gozd lahko zavajajoč, zlasti če obsega le nekaj hektarjev, saj vidimo le majhen del razvojnega dogajanja, ki se lahko razlikuje od dolgoročnih procesov. Če gre za analize razvojnih faz večjih površin gozdov v vsaj dveh ponovitvah, so lahko naše ugotovitve zanesljivejše. V nadaljevanju prikazujemo pregled združenih razvojnih faz bukovih pragozdov v Evropi (slika 1). Žal je takšnih gozdov, kjer so izpeljali analize, razmeroma malo, in še pri teh obstajajo omejitve zaradi različnih metod dela.

V raziskavi smo zaradi večje primerljivosti združili različne razvojne faze v štiri temeljne razrede: pomladitvena faza je zavzemala 8 do 37 %, optimalna 20 do 70 %, terminalna 6 do 24 % in prebiralna 0 do 24 %. Primerjava razvojnih faz s fazami jelovo-bukovih pragozdov je pokazala, da je delež pomladitvene faze podoben. Je razmeroma velik, vendar vključuje tudi inicialno fazo pod zastorom, ki ima zastiranje zgornje plasti večje od 30 % ter strnjene skupine dreves, ki so nižje od polovice sestojne višine (razvojna faza drogovnjakov v gospodarskem gozdu). Delež odprtih površin v gozdu je razviden iz površine vrzeli, ki so prikazane v naslednjem poglavju.



Slika 1: Primerjava deležev razvojnih faz v izbranih evropskih bukovih (Kyjov, Havešova, Suserup Skov (2x), Bukov vrh, Krokár, Ravna gora) in jelovo-bukovih pragozdovih (Rajhenavski Rog (2x), Pečka, Strmec, Šumik, Žakova hora)

Fig. 1: Comparison of the developmental phase distribution in selected beech (Kyjov, Havešova, Suserup Skov (2x), Bukov vrh, Krokár, Ravna gora) and fir-beech (Rajhenavski Rog (2x), Pečka, Strmec, Šumik, Žakova hora) old-growth forests

V obeh ekosistemih prevladuje optimalna faza, vendar je v nasprotju s pričakovanimi rezultati v bukovih gozdovih raztros njenih vrednosti velik in je mediana locirana pri manjših vrednostih. Razlike v deležu optimalne faze lahko pojasnimo z večjim deležem terminalne faze v bukovih pragozdovih. Prebiralne faze je v bukovih pragozdovih izločene manj, kar je skladno s pričakovanji. Površine razvojnih faz so manjše od hektarja, uravnoteženo razmerje med fazami pa se razvije na površinah do nekaj hektarjev.

O velikosti zaplat posameznih razvojnih faz v pragozdu ne vemo veliko. Na podlagi dostopnih kart (KORDIŠ 1985, LEBEZ 1987, KOVAČ 1999) lahko sklepamo, da so posamezne zaplate velike od nekaj arov (nekaj dreves) do nekaj hektarjev (večje zaplate optimalne ali inicialne faze).

RAZVOJNA DINAMIKA VRZELI GAP DISTURBANCE REGIME

V bukovih pragozdovih v Evropi so velikopovršinske motnje zelo redke, zato je oblikovanje sestojnih vrzeli glavna posledica motenj v strehi sestoja. Tradicionalno stališče je, da v bukovih pragozdovih prevladujejo manjše vrzeli, ki nastanejo predvsem zaradi notranjih (endogenih) motenj (tj. umrljivosti dreves zaradi starosti), ki so v pragozdovih stalne. Vendar so tudi zunanje (eksogene) motnje, kot so npr. veter in sneg, povzročiteljice umrljivosti dreves v teh gozdovih. Tako lahko neurja z močnimi vetrovi povzročijo nastanek več vrzeli različnih velikosti.

Ker je bilo opravljenih zelo malo raziskav o procesih motenj v ostankih bukovih pragozdov, je oblikovanje zaključkov o režimu motenj oteženo. V literaturi smo našli le 7 prispevkov, ki obravnavajo razvojno dinamiko vrzeli v bukovih pragozdovih ter ohranjenih bukovih gozdovih. Te študije kvantificirajo nekatere kazalce razvojne dinamike vrzeli, kot so:

(1) delež vrzeli (delež površine gozda, ki jo pokrivajo vrzeli), (2) porazdelitev velikosti vrzeli, (3) gostota vrzeli (število vrzeli na hektar) in (4) značilnosti vrzelnikov (preglednica 2). Delež vrzeli v celotni površini v izbranih objektih se giblje med 3 in 16 %. Največji delež vrzeli so ugotovili v dveh pragozdovih na Slovaškem, najmanjšega pa v dveh pragozdovih v Albaniji. V slednjih prevladujejo vrzeli, nastale zaradi odmrtnosti enega drevesa (večina vrzeli je manjših od povprečne velikosti krošnje), s povprečno velikostjo 60,6 in 74,4 m². Večina vrzeli, ki jih raziskave obravnavajo, je majhnih (< 100 m²), npr. slovaška pragozdova, kjer je 85 % vseh vrzeli manjših od 250 m² (DRÖSSLER / VON LÜPKE 2005).

Nekatere raziskave vendarle poročajo o nesorazmerno velikem deležu velikih vrzeli v celotni površini vrzeli. V pragozdu Krokra (ZEIBIG *et al.* 2005) tvorijo vrzeli s površino do 200 m² 37 % skupne površine vrzeli, medtem ko vrzeli velikosti med 200 in 600 m² (manj pogoste) sestavljajo 42 % skupne površine vrzeli. Podobno so ugotovili tudi v slovaškem pragozdu Kyjov, kjer vrzeli, večje od 875 m², sestavljajo kar polovico skupne površine vrzeli (DRÖSSLER / VON LÜPKE 2005). V skoraj vseh pragozdovih je bilo izmerjenih tudi nekaj velikih vrzeli. Te dosegaajo velikost 800 m² v Sloveniji in Nemčiji, 4000 m² na Slovaškem, 1,2 ha v Franciji in do 3 ha v Romuniji. Ker tvorijo velike vrzeli velik delež skupne površine vrzeli, imajo verjetno tudi pomemben vpliv na dinamiko teh gozdov. Le-te nastanejo večkrat s hkratnim izruvanjem večjega števila dreves, zato lahko sklepamo, da so občasne motnje, kot npr. vetrolomi, pomemben dejavnik v dinamiki bukovih pragozdov (HEINRICH 1991).

Poznamo več povzročiteljev umrljivosti dreves, ki sprožijo nastanek vrzeli, kot npr. veter, sneg in saprofitske glive. Iz načina odmrtnosti vrzelnika lahko pogosto sklepamo o povzročitelju motnje. Na primer, v pragozdu Krokra je kot način odmrtnosti vrzelnikov prevladoval prelom debla. Več avtorjev navaja, da se deblo pogosto prelomi zaradi napada gliv in ne le zaradi vpliva vetra ali snega (NAGEL / DIACI 2006). V dveh slovaških pragozdovih so potrdili endogeno in eksogeno (zaradi vetra) umrljivost dreves, saj sta bila prelom in izruvanje debla prevladujoča dejavnika umrljivosti dreves (DRÖSSLER / VON LÜPKE 2005). Stojeca mrtva drevesa v bukovih pragozdovih so redka, saj se kmalu po odmrtnosti prelomijo zaradi hitrega razkroja lesa. Navadno se drevo prelomi ali izruva v času, ko je še živo. V Sloveniji in na Slovaškem je znašal delež stoječih mrtvih vrzelnikov približno 1 % vseh vrzelnikov.

Večina vrzeli je nastala zaradi odmrtnosti več vrzelnikov. V Sloveniji in na Slovaškem je imela približno polovica vseh vrzeli več kot en vrzelnik. V takih vrzelih z več vrzelniki je bilo ugotovljeno nesočasno odmrtnost posameznih vrzelnikov. V večjih vrzelih so bili vrzelniki, ki so odmrli zaradi različnih dejavnikov, v različnih stopnjah razpadanja. Večje vrzeli nastanejo navadno zaradi širjenja in zlitja več manjših vrzeli. V raziskavah je bilo potrjeno, da je sekundarno širjenje vrzeli pomemben proces v bukovih pragozdovih (ZEIBIG *et al.* 2005). Ob nastanku manjše odprtine robna drevesa z lateralno rastjo krošnje postopoma zapolnjujejo vrzel. Če prej ne nastopi nova motnja, se krošnje robnih dreves sklenejo. Ker so robna drevesa v vrzelih bolj izpostavljena, lahko zaradi njihove smrtnosti pride do novega širjenja vrzeli. Robna drevesa so

zaradi svoje izpostavljenosti bolj občutljiva za vpliv vetra. Ta pogosto poškoduje krošnje in posamezne veje, kar omogoči vdor gliv (WORRALL *et al.* 2005). Prav tako je bukova skorja občutljiva za direktno sončno sevanje, in ko skorja počni, je omogočen vdor patogenov.

POMLAJEVANJE REGENERATION

Naravno mladje ali pomladek primerne drevesne sestave in gostote je nujen predpogoj za normalen razvoj naravnega gozda oziroma pragozda, saj omogoča prihajanje novih generacij gozdnega drevja in obnovo gozdnih sestojev. Avtorji le redko navajajo težave pri pomlajevanju v naravnih bukovih pragozdovih (BRINAR 1957, CESTAR *et al.* 1986, CIMPERŠEK 1988, DIACI / ROŽENBERGAR 2001, EMBORG 1998, KOOP 1989, MADSEN / LARSEN 1997, MOUNTFORD *et al.* 2006, ODOR *et al.* 2006, SZWAGRZYK *et al.* 1996, WATT 1923). Pomlajevanje bukve poteka nemoteno predvsem v osrednjem delu naravnega areala razširjenosti te drevesne vrste, kjer so razmere za razvoj sestojev optimalne. To je območje južne in jugovzhodne Evrope (Slovenija, balkanske države do Ukrajine in Romunije),

kjer se bukov pomladek bujno in v velikih gostotah pojavlja povsod, kjer tla doseže vsaj nekaj svetlobe in obstajajo osnovne ekološke razmere za razvoj mladih bukovih drevesc (DIACI / ROŽENBERGAR 2001). Težave s pomlajevanjem obstajajo v ravninskih delih Evrope in na skrajnem severnem delu areala bukve (Anglija, severna Nemčija, Danska), kjer različni dejavniki in rastiščne razmere zavirajo in v nekaterih primerih povsem onemogočajo naravno pomlajevanje bukve (GALHIDY *et al.* 2006, MOUNTFORD *et al.* 2006, WATT 1923). Nekateri izmed teh dejavnikov so: slabši obrod bukve, manjši uspeh klitja zaradi distričnih tal, veliko malih glodalcev, ki se prehranjujejo s semenom bukve (MOUNTFORD / PETERKEN 1999), glive, ki uničujejo klice in mlada drevesca, močno razvit zeliščni sloj, ki konkurira bukovemu pomladku, in velika rastlinojeda divjad, ki z objedanjem zmanjšuje rastno moč pomladka.

Preteklo pojmovanje režimov motenj in sestojne dinamike v bukovih gozdovih je opisovalo procese v gozdu kot izrazito počasne in malopovršinske. V stabilnem bukovem pragozdu naj bi prevladovala optimalna razvojna faza z enomernimi sestoji, ki povsem zastirajo gozdna tla. Manjše sestojne vrzeli ali t.i. inicialna razvojna faza naj bi se pojavljala le točkovno in pokrivala do 10 % površine gozda (LEIBUNDGUT 1959,

Preglednica 2: Osnovni kazalci vrzeli v bukovih pragozdovih in ohranjenih gozdovih z bukvijo

Table 2: Basic gap characteristics in old-growth and near-natural beech forests

Ime rezervata (država) <i>Reserve name (country)</i>	Delež vrzeli <i>Gap fraction (%)</i>	Najmanjša velikost vrzeli <i>Minimum gap size (m²)</i>	Največja velikost vrzeli <i>Maximum gap size (m²)</i>	Povprečna velikost vrzeli <i>Average gap size (m²)</i>	Število vrzeli /ha <i>No. of gaps per hectare</i>	Prelomljeni vrzelniki <i>Snapped gapmakers (%)</i>	Izrjavani vrzelniki <i>Uprooted gapmakers (%)</i>	Stoječi mrtvi vrzelniki <i>Standing dead gapmakers (%)</i>	Viri / References
Mirdita (Albanija)	6,6				9				TABAKU / MEYER 1999, MEYER <i>et al.</i> 2003
Puka (Albanija)	3,4			60,6	6				TABAKU / MEYER 1999, MEYER <i>et al.</i> 2003
Rajca (Albanija)	3,3			74,1	4,5				TABAKU / MEYER 1999, MEYER <i>et al.</i> 2003
Tillaie (Francija)	7-15			175					PONTAILLER <i>et al.</i> 1997
Gross Founteua (Francija)	3,1-6,3		12850						PONTAILLER <i>et al.</i> 1997
Hainich (Nemčija)		29	794	144					MANNING 2003
Heilige Hallen (Nemčija)	13,3			183					TABAKU / MEYER 1999
Nera (Romunija)			30000						ASZALOS / STANDOVAR 2003
Kyjov (Slovaška)	14,6		4400			72,9	20,8	1,5	DRÖSSLER / VON LÜPKE 2007
Havešova (Slovaška)	16		4000			44,9	49,1	0,1	DRÖSSLER / VON LÜPKE 2007
Krokar (Slovenija)	5,6	6	833	137		66	22	1	ZEIBIG <i>et al.</i> 2005

VON OHEIMB *et al.* 2005). Ker so razmere za razvoj pomladka v vrzeli v primerjavi z lokacijami pod zastorom ugodnejše, naj bi tudi pomladek uspeval le na teh površinah.

Zadnje raziskave v bukovih pragozdovih kažejo na to, da so lahko spremembe sestojne strukture tudi razmeroma hitre in nastopajo na velikih površinah. Posledica teh procesov je intenzivno pomlajevanje, ki se pojavlja najprej razdrobljeno, po celotni površini sestojev, pri povečevanju odprtosti sklepa pa pokrije tudi večje površine pragozdnih rezervatov in se razširi tudi v sklenjene sestojne (CHRISTENSEN *et al.* 2006, VON OHEIMB 2005). V teh primerih pomladek bistveno vpliva na dinamiko razvoja sestoja, saj njegov obstoj na celotni površini gozda omogoča različne kombinacije prehajanja med razvojnimi fazami (KOOP / HILGEN 1987). Pojavi se več različnih ciklov razvoja, med katerimi nekateri sploh ne vsebujejo določenih razvojnih faz (npr. prehod iz faze staranja neposredno v mlajšo optimalno fazo), hkrati pa se pojavljajo tudi dvoslojni sestoji, ki jih avtorji v preteklosti v pragozdovih niso opisovali (VON OHEIMB *et al.* 2005, CHRISTENSEN *et al.* 2006).

Gostota bukovega pomladka se spreminja glede na svetlobne razmere in njegovo starost. Vrednosti, ki so jih navajali različni raziskovalci, se gibljejo od nekaj 100 do 610 000 na ha (preglednica 3). Praviloma so gostote večje v večjih vrzelih, kjer so svetlobne in talne razmere ugodnejše. Znotraj vrzeli so razmere primerne tudi za razvoj zeliščne in grmovne vegetacije, ki v nekaterih primerih zmanjšuje gostoto bukovega pomladka v njenem osrednjem delu.

Delež relativne razpršene svetlobe so v pragozdnih sestojih buke sorazmerno majhni. Analiza svetlobnih razmer s pomočjo sistematičnega vzorčenja na celotni površini rezervata na Slovaškem je pokazala, da je delež relativne razpršene svetlobe v rezervatu Havešova v povprečju znašal 2,5 %, v Kyjovu pa 9,4 %. Delež točk z manj kot 5% deležem razpršene svetlobe je prevladoval in znašal v Havešovi 85,6 %, v Kyjovu pa 38,8 %. Večje vrednosti relativne razpršene svetlobe so bile izmerjene v pragozdovih Havešova (38,6 %) in Kyjov (46,7 %) (DRÖSSLER / VON LÜPKE 2007). Ista avtorja navajata okvirne vrednosti relativne razpršene svetlobe izmerjene v albanskih bukovih pragozdovih Puka, Mirdita in Rajca v intervalu med 4,3 in 6,7 %. V rezervatu Suserup Skov na Danskem so znašale vrednosti relativne razpršene svetlobe, pridobljene s pomočjo linijskega vzorčenja, med 0,5 in 7,1 %, s povprečjem okoli 2 %. Raziskovalci so prav tako ugotovili, da so svetlobne razmere tudi prostorsko raznolike in da ni značilnih razlik v svetlobnih razmerah med

različnimi razvojnimi fazami. Avtorji sklepajo, da so svetlobne razmere bolj kot od razvojne faze odvisne od gostote in števila posameznih plasti vegetacije nad točko merjenja, ki je bila v vseh primerih na višini 1 m (NIELSEN / HAHN 2006). V rezervatih Šentjoški vrh in Tolsti vrh na Krašici so se srednje vrednosti razpršene svetlobe gibale med 2,0 in 5,5 %, glede na to, ali je bila ploskev v vrzeli ali pod zastorom (DIACI / THORMANN 2002). Vrednosti, izmerjene v vrzelih bukovega pragozda Krokcar, so znašale med 3,5 in 14,8 %, s srednjo vrednostjo 7,1 %. Tudi v dinarskih mešanih jelovo-bukovih pragozdovih so naše meritve pokazale podobne vrednosti. V večjih vrzelih je bilo razpršene svetlobe okoli 15 %, v majhnih okoli 7 %, pod zastorom pa v intervalu 2,7-3,6 % (ROŽENBERGAR 2007).

V bukovih pragozdovih je v povprečju (upoštevane so lokacije pod zastorom kot tudi v sestojnih vrzelih) razpršene svetlobe v spodnji plasti (meritve na višini 1,0-1,3 m od tal) manj kot 5 %. Pod zastorom so te vrednosti v glavnem nad 1 %, čeprav lahko padejo tudi pod to vrednost. To pomeni, da svetlobne razmere skoraj na celotni površini pragozdnih sestojev komaj zadoščajo za preživetje buke, saj je spodnja meja za svetlobo, pod katero osebk bukevega mladja več ne preživijo, okoli 1 % (WATT 1923, BURSCHEL / SCHMALTZ 1965). Ta meja je v nekaterih razmerah pomaknjena navzgor zaradi drugih dejavnikov, ki omejujejo rast, npr. pomanjkanje talne vlage ali hranil (MADSEN 1994, PONGE & FERDY 1997). Večina avtorjev navaja v ugodnih svetlobnih razmerah gostote med 20 000 in 30 000 na ha, kar zadostuje za prehod mlade generacije v zgornji sloj (MEYER *et al.* 2003).

Tako kot v zgornji plasti je tudi v pomladku bukev prevladujoča vrsta, ki v povprečju največkrat zavzema več kot 90 % (preglednica 3). Glede na rastišče so ponekod lahko tudi v večjem odstotku primešane druge vrste, ki pa se v nadaljnjem razvoju ne morejo uveljaviti v zgornji drevesni plasti. Listavci, ki so najpogosteje primešani v pomladku, so gorski javor, veliki jesen, brest, češnja in ostrolistni javor, včasih pa tudi nekatere pionirske drevesne vrste. Vse našete vrste potrebujejo za uspešen razvoj v mladostni fazi več svetlobe kot bukev, njihove potrebe po svetlobi pa se s starostjo še povečujejo (ELLENBERG 1996). Poleg poškodb zaradi objedanja velikih rastlinojedov naj bi bila manjša konkurenčnost v manj ugodnih svetlobnih razmerah zaradi prevladujočih malopovršinskih motenj glavni razlog za neuspeh drugih vrst v bukovih gozdovih. Vendar raziskovalci ugotavljajo, da druge vrste niso uspešne tudi v večjih sestojnih vrzelih in pri ugodnejših svetlobnih razmerah. Glavni razlog je pomladek

bukve, ki ima ob odpiranju sklepa krošenj bistveno prednost tudi pred hitro rastočimi svetloljubnimi vrstami (NAGEL et al. 2006). Konkurenco bukve sta od iglavcev sposobni prenesti le jelka in smreka, ki se v manjših deležih pojavljata v nekaterih bukovih pragozdovih. Zaradi svoje sencozdržnosti lahko na nekaterih rastiščih čakata tudi pod zastorom bukve in ob ugodnih razmerah individualno preideta v zgornji drevesni sloj, česar listavci ne zmorejo. Delež jelke in smreke v zgornjem sloju je v vseh primerih majhen.

ZAKLJUČKI IN IZSLEDKI ZA GOSPODARJENJE CONCLUSIONS AND GUIDELINES FOR MANAGEMENT

Primerjava bukovih naravnih gozdov je pokazala dobro ujemanje nekaterih kazalnikov na eni strani (lesna zaloga, temeljnica) in večje raztrose pri drugih (gostota dreves in pomladka, odmrta drevesa, razvojne faze).

Preglednica 3: Gostota in drevesna sestava pomladka v bukovih pragozdovih

Table 3: Density and species composition of regeneration in beech old-growth forests

Lokacija (država) <i>Location</i> <i>(country)</i>	N/ha	Delež bukve v pomladku <i>Percentage of beech in the</i> <i>regeneration layer</i> (%)	Komentar / <i>Comments</i>
Mirdita (Albanija)	29 844	99	<ul style="list-style-type: none"> • mlajše do 2 m • jelka ima ponekod 23-50% delež v mladju
Puka (Albanija)	24 200	82	
Rajca (Albanija)	19 259	99	
Vyhorlat, Kyjov (Slovaška)	5 000-22 000	97	<ul style="list-style-type: none"> • pojavljajo se še g. javor, v. jesen in brest • povprečje 77 000 osebkov na ha; več kot polovica manjših od 20 cm, 3500 osebkov višjih kot 1m
Rožok (Slovaška)	2 300-35 000	98	<ul style="list-style-type: none"> • pomladek se pojavlja malopovršinsko na do 25 % površine • pojavljajo se g. javor, v. jesen in češnja
Havešova (Slovaška)	7 312-18 500	10-100	<ul style="list-style-type: none"> • povprečno 51,7 % bu, 90 % osebkov višjih kot 1m • pojavljajo se še g. javor in o. javor • povp. 65 000 os./ha (več kot polovica manjših od 20 cm); 3200 osebkov višjih kot 1m
Stužica (Stužica)	5 000-32 000 (90 000 po semen- skem letu)	86	<ul style="list-style-type: none"> • jelka (14 %)
Krokar (Slovenija)	7 308-51 154 (< 20 cm) 6 923-21 923 (20-130 cm)	81	<ul style="list-style-type: none"> • v povprečju je gostota 18 048 osebkov na ha • gorski javor 19 %
Bukov vrh (Slovenija)	160 000-610 000	90	<ul style="list-style-type: none"> • ponekod velik delež javorja (60 %)
La Tillaie (Francija)	2 500-27 000		<ul style="list-style-type: none"> • velike razlike glede na razvojno fazo
Serrahn (Nemčija)	3 202 (povp.) 9 408 (maks.)	99	<ul style="list-style-type: none"> • gostota v posameznih delih močno niha • v letu 1974 57 % površine s pomladkom • gostota velja za osebkove z višino nad 1,3 m • bukev se najuspešneje pomlajuje v manjših vrzelih (do 1 a) • v večjih vrzelih (1-4 a) je bukovega pomladka manj (veliko visokih zelišč) - bolj ustreza plemenitim listavcem (30-70 %) • bukev v središču vrzeli • pojavljata se še g. brest in g. javor
Dobra (Avstrija)	300-3 000		
Uholka (Ukrajina)	25 166 (0-158 000)	25 (<1,3 m) 98 (> 5 m)	<ul style="list-style-type: none"> • do višine 1,3 m 62 % g. javorja in o. javorja, drugo jesen in brest
Mačen do (Bosna in Hercegovina)	29 230 (inicialna faza) 1 000 (optimalna faza)	55-100	<ul style="list-style-type: none"> • g. javor 13-23 % • pojavlja se o. javor • bukev prevladuje v vrzelih • javor primešan v fazi razpadanja in fazi staranja • na eni lokaciji v pozni optimalni fazi je pod zastorom bukve nekoliko več jelke, sicer je ni

Značilno je majhno nihanje višine lesne zaloge ne glede na razvojno fazo, saj je lesna zaloga le redko manjša od 400 m³/ha. Sestoji z različnimi lesnimi zalogami (od 100 do 1000 m³/ha) se prepletajo izrazito malopovršinsko in dosegaajo velikosti do 2500 m² (MAYER 1971, MEYER *et al.* 2003, COMMARMOT *et al.* 2005, DRÖSSLER / VON LÜPKE 2007).

Manjše število dreves v srednjih debelinskih razredih (20-30 cm prsnega premera) in enomernost sestojev v optimalni in terminalni razvojni fazi avtorji pojasnjujejo na dva načina. Prvi menijo, da je enomernost posledica manjšega števila (3-4) prekrivajočih se generacij dreves s širokim razponom (MAYER 1971, KORPEL 1995, RADEMACHER *et al.* 2001), drugi pa, da gre za posledico hitrejšega priraščanja bukve v teh debelinskih razredih, saj ponavadi bukve pri tem premeru dosežejo zgornje plasti sestoja (COMMARMOT *et al.* 2005). Zastrte bukve v spodnji plasti priraščajo izjemno počasi, in ko dosežejo srednjo plast oz. ugodnejše svetlobne razmere, začnejo hitro priraščati. Število dreves v srednji plasti je zato manjše in tudi vertikalna zgradba sestojev je manj razčlenjena oz. razgibana kot porazdelitev premerov dreves, kar je razlog, da imajo ti sestoji enomeren videz.

Delež odmrlega drevja v pragozdovih in ohranjenih gozdovih bukve se lahko v času izrazito spreminja, saj je tesno povezan z režimom naravnih motenj in gospodarjenjem v preteklosti. Zelo je odvisen od hitrosti razkroja, ki pri bukvi poteka razmeroma hitro (RADEMACHER / WINTER 2003, CHRISTENSEN *et al.* 2005). Hitrost razkroja je nedvomno povezana s podnebnimi razmerami. Obenem je pomembno upoštevati tudi, da pri bukvi prevladujejo ležeči odmrli ostanki. Saniga in Schütz (2002) sta pri preučevanju spremembe lesne zaloge odmrlega drevja treh bukovih pragozdnih rezervatov skozi celoten razvojni cikel ugotovila le majhno nihanje zaloge mrtvih lesnih ostankov.

V bukovih gozdovih prevladuje malopovršinsko obnavljanje (< 10 a). Na redkejših, večjih pomladitvenih površinah drugi listavci težko prehajajo v zgornji drevesni sloj (ugodnejše svetlobne razmere) zaradi številnih bukovih predrastkov. Za uveljavitev pionirjev in plemenitih listavcev mora biti na voljo večja vrzel brez bukovih predrastkov. Vendar se tudi večji začetni delež svetloljubnih vrst v mladju zaradi izjemne tekmovalnosti bukve z razvojem sestoja značilno zmanjša (MARINŠEK / DIACI 2004). Na rastiščih čistih bukovih gozdov so druge vrste naravno primešane le izjemoma in v majhnem deležu. Če želimo njihov delež v gospodarskih bukovih gozdovih povečati, potrebujemo večje pomladitvene površine in bolj intenzivno gozdnogojitveno ukrepanje, kar

pomeni več stroškov zaradi nege. Potrebna je temeljita ekonomska presoja.

S primerjavo deležev in velikosti mlajših razvojnih faz, sestojnih vrzeli, svetlobnih razmer in frekvenčnih porazdelitev prsnih premerov nam ni uspelo potrditi domneve, da naravni bukovni gozdovi pogosto oblikujejo enomerne sestojne, kar je skladno z ugotovitvami drugih raziskovalcev (KOŠIR 1970, KORPEL 1995, MEYER *et al.* 2003, DRÖSSLER / VON LÜPKE 2005, 2007). Večje homogene zaplate mlade ali odraščajočega gozda (> 0,5 ha) nastajajo izjemoma, in to zaradi redkih motenj velikih jakosti. Enomerni sestoji na večjih površinah so zelo redki, kar vidimo pri porazdelitvi prsnih premerov. Bistvenih razlik z razvojno dinamiko jelovo-bukovih gozdov tako nismo potrdili. Kot ugotavljajo Meyer *et al.* (2003), prihaja do enomernejše zgradbe bukovih pragozdov predvsem v zgodnejših razvojnih fazah (pozna inicialna in zgodnja optimalna), ki so v pragozdovih bolj redko zastopane, v gospodarskem gozdu pa lahko v določenih vzgojnih oblikah povsem prevladujejo.

Ugotovitev, da bukev v svojem optimumu odlično izrablja zelo različne obnovitvene priložnosti, odpira paletu možnosti uporabe gozdnogojitvenih tehnik. Prepletanje tehnik in prilagajanje posebnostim rastišč in sestojev je veliko bližje naravnim procesom, kot uporaba izbrane, natančno določene gozdnogojitvene zvrsti na velikih površinah. Skromne svetlobne razmere pri tleh opozarjajo na prevladujoče obnovitvene vzorce. Tudi prve raziskave vpliva svetlobnih razmer na kakovost bukovega mladovja ne kažejo izrazito negativnih posledic uporabe malopovršinske obnove v bukovih gozdovih, kar pomeni, da je primerna tako z ekološkega kot gospodarskega vidika. Velike motnje nenazadnje izpelje narava sama, ne glede na režim gospodarjenja.

SUMMARY

Beech (Fagus sylvatica L.) was a predominant tree species in pre-settlement Europe. It covered vast areas of land from lowlands to alpine timberline. Due to long-term exploitation and promotion of conifers in recent centuries, natural beech forests mostly remain in remote and secluded places.

Old-growth beech forests in central and southeast Europe are rare and usually small in size. The largest old-growth beech forests are in eastern and southeastern Europe (Slovenia, Bosnia and Herzegovina, Serbia, Romania, Bulgaria and Slovakia). However, published studies from many of these forests are rare and mostly presented in local languages. Moreover,

they are difficult to compare due to the inconsistent methodologies, making it challenging to generate general conclusions for these forests. As we lack general information on basic old-growth reference conditions, management guidelines that would help improve close-to-nature management are also lacking. In the present paper, we tried to compare the existing analyses of old-growth and near-natural beech forests, especially in southeastern Europe.

Specifically, the objectives of this paper are: (1) to compare the structure and dynamics of old-growth beech forests in Europe; (2) to point out differences in the dynamics of beech and other forest communities (e.g. old-growth fir-beech forests), which are important for management; and (3) to check the assumptions that beech usually develops in groups and that natural beech forests mostly form uniform stands.

Owing to the limited number of old-growth beech forests, we also included the available data from mature unmanaged (near-natural) beech forests. Altogether, we surveyed 40 beech forests documented in the literature, 22 of which were eventually chosen for further analyses. These forests range from as far west as France to as far east as Ukraine, and from Albania to Denmark.

The growing stock varies from 500 to 800 m³/ha, but is closer associated with site conditions than with altitude. Thus, maximum tree height varies from 30 to 45 meters and basal area from 32 to 45 m². The maximum diameter of trees at breast height (DBH) is significantly higher in old-growth forests (over 120 cm) compared to recently (less than 100 years) protected forest reserves (over 80 cm). The diameter distribution approximates a negative exponential form in some forests, while others show a more irregular distribution. There is little information about the age structure because owing to the prohibition of destructive methods in these forests. Some authors state that beech lives up to 300 years, and sometimes even more than 500 years. Coarse woody debris (CWD) comprises 4 to 20 % of total wood volume (dead and living). Lying CWD is 2 to 4 times more frequent than standing CWD. Uprooting and stump breakage are predominant causes of tree death.

The developmental phase distribution is highly variable among the forests. The ratio of the regeneration phase varies from 8 to 37%, optimal from 20 to 70 %, terminal from 6 to 24 %, and selection phase from 0 to 24 %. The ratio of the regeneration phase in old-growth beech and fir-beech forests is comparable. In both ecosystems, the optimal phase is prevalent, although the median value is lower in old-growth beech

forests. This is probably due to the higher ratio of terminal phase in these forests.

The gap fraction varies from 3 to 16 % of the total forest area. Most of the gaps included in the studies are small (< 100 m²). In Slovakian old-growth beech forests, 85% of all gaps are smaller than 250 m². In some forests, intermediate to large sized gaps are more frequent. The largest gaps identified vary from 800 m² (Slovenia) up to 3 ha (Romania).

Numerous mortality agents were reported to cause gap formation, including wind, snow, and saprophytic fungi. In the Krokar forest in Slovenia, for example, snapped gap makers were the dominant mode of mortality. In the two forests in Slovakia, both snapping and uprooting were important mortality factors, suggesting a combination of both endogenous mortality and wind related mortality. Indeed, standing dead gap makers are very infrequent in old-growth beech forests, as wood decay in old-trees causes them to snap before they can stand dead for any length of time. In fact, most individuals are likely snapped or uprooted while they are still alive. In both Slovenia and Slovakia, only about 1% of gap makers were standing dead.

The density of beech regeneration varies from 100 to 610,000 per hectare. It is higher in gaps, where light and site conditions are better. In general, the ratio of relative diffuse radiation is low (<10%). The values are comparable with those in old-growth fir-beech forests. Beech regeneration survives where more than 1% of relative diffuse radiation is available. Thus, the conditions for survival are favourable in all beech old-growth stands where light data is available.

The hypothesis about the uniformity of old-growth beech forests was not confirmed. Variation in their disturbance regimes suggest we should apply different silvicultural techniques in managing beech forests.

VIRI REFERENCES

- ASZALOS, R. / STANDOVAR, T., 2003. A study of Gap Characteristics in the Nera Forest Reserve using Satellite Image Analysis, 26.- Forest & Landscape, Denmark, 1-14.
- BORRMANN, K., 1996. Vierzig Jahre Naturwaldforschung im Heilige Hallen-Bestand.- AFZ/Der Wald 23: 1292-1296.
- BRADSHAW, R. H. W. / MOUNTFORD, E., 2002. Report to Accompany Maps of past European Fagus Forests, 4.- Forest & Landscape Denmark, NAT- MAN, 1-9.
- BRINAR, M., 1957. Naša bukev in bukovi gozdovi.- Gozdarski vestnik: 193-201.
- BURSHEL, P. / SCHMALTZ, J., 1965. Die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung junger Buchen.- Allg. F.- u. J.-Ztg. 136: 193 - 210.

- CESTAR, D. / GLAVAŠ, M. / HALAMBEK, M. / HARAPIN, M. / HREN, V. / MARTINOVIČ, J. / PELCER, Z., 1986. Bukva i bukove šume Hrvatske.- Radovi 21: 1 - 45.
- CHRISTENSEN, M. / EMBORG, J., 1996. Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark.- Forest Ecology and Management 85: 47-51.
- CHRISTENSEN, M. / HAHN, K. / MOUNTFORD, E. P. / ODOR, P. / STANDOVAR, T. / ROZENBERGAR, D. / DIACI, J. / WIJDEVEN, S. / MEYER, P. / WINTER, S. / VRŠKA, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest reserves.- Forest Ecology and Management 210: 267-282.
- CHRISTENSEN, M. / EMBORG, J. / BUSSE NIELSEN, A., 2006. The forest cycle of Suserup Skov - revisited and revised.- Ecological Bulletins 52.
- CIMPERŠEK, M., 1988. Ekologija naravne obnove v subpanonskem bukovju.- Zbornik gozdarstva in lesarstva 31: 121-184.
- COMMARMOT, B. / BACHOFEN, H. / BUNDZIAK, Y. / BÜRGI, A. / RAMP, B. / SHPARYK, Y. / SUKHARIUK, D. / VITER, R. / ZINGG, A., 2005. Structures of virgin and managed beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): a comparative study.- Forest Snow and Landscape Research 79: 45-56.
- ČANŽELJ, J., 2004. Spremembe sestojne zgradbe v pragozdnem rezervatu Gorjanci.- Diplomsko delo, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 42 s.
- DIACI, J. / ROZENBERGAR, D., 2001. Regeneration processes in European Beech Forests: prepared by members of Work-Package 3 in the Nat-Man Project, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Ljubljana, 96 s.
- DIACI, J. / THORMANN, J. J., 2002. Ein Vergleich verschiedener Lichtmessmethoden in Buchennaturwäldern Sloweniens aus verjüngungsökologischer Sicht.- Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 153: 39-50.
- DRÖSSLER, L. / VON LÜPKE, B., 2005. Canopy gaps in two virgin beech forest reserves in Slovakia.- Journal of Forest Science 51: 446-457.
- DRÖSSLER, L. / VON LÜPKE, B., 2007. Stand structure, regeneration and site conditions in two virgin beech forest reserves in Slovakia.- Allgemeine Forst Und Jagdzeitung 178: 121-135.
- ELLENBERG, H., 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, 5. Auflage.- Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 1096 s.
- EMBORG, J., 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark.- Forest Ecology and Management 106: 83-95.
- FAO, 2005. Global Forest Resources Assessment 2005 (<http://www.fao.org/forestry/foris/data/fra2005/kf/common/GlobalForestA4-ENsmall.pdf>)
- GALHIDY, L. / MIHOK, B. / HAGYO, A. / RAJKAI, K. / STANDOVAR, T., 2006. Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest.- Plant Ecology 183: 133-145.
- GIESECKE, T. / HICKLER, T. / KUNKEL, T. / SYKES, M. T. / BRADSHAW, R. H. W., 2007. Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L.- Journal of Biogeography 34.
- HEINRICH, J., 1991. Causes of Wind-Blown Damage in Beech-Forests (*Fagus sylvatica* L.) from a Geoscientific Viewpoint.- Allgemeine Forst Und Jagdzeitung 162.
- KOOP, H., 1989. Forest Dynamics.- Berlin, Springer Verlag.
- KOOP, H. / HILGEN, P., 1987. Forest Dynamics and Regeneration Mosaic Shifts in Unexploited Beech (*Fagus sylvatica* L.) Stands at Fontainebleau (France).- Forest Ecology and Management 20: 135-150.
- KORDIŠ, F., 1985. Gozdni rezervati Slovenije - Pragozd Bukov vrh.- Univerza Edvarda Kardelja v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, 77 s.
- KORPEL, S., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten.- Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 310 s.
- KORPEL, S., 1997. Totholz in Naturwäldern und Konsequenzen für Naturschutz und Forstwirtschaft.- Forst und Holz 52: 619-624.
- KOŠIR, Ž., 1970. Beitrag zur Erforschung der Urwaldstruktur reiner Buchenwälder.- Ber. d. Int. Symp. d. Int. Ver. für Vegetationskunde: 306-314.
- KOVAČ, J., 1999. Zgradba pragozdnega ostanka Bukov vrh.- Gozdarski vestnik 57: 227- 236.
- LEBEZ, J., 1987. Gozdni rezervati Slovenije - Pragozd Ravna gora.- Univerza Edvarda Kardelja v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, 57 s.
- LEIBUNDGUT, H., 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern.- Schweiz. Z. Forstwes. 110: 111-124.
- LEIBUNDGUT, H., 1960. Risultati delle ricerche in foreste vergini Europee.- Annali dell'Accademia Italiana di Scienze Forestali 9: 277-287.
- LEIBUNDGUT, H., 1982. Europäische Urwälder der Bergstufe.- Haupt, Bern, 308 s.
- MADSEN, P., 1994. Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light intensity and soil water content.- Scandinavian Journal of Forest Research 9: 316-322.
- MADSEN, P. / LARSEN, J. B., 1997. Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content.- Forest Ecology and Management 97: 95-105.
- MANNING, D. B., 2003. Gap studies in the Weber- stedter Holz, a Near Natural Beech Forest in Central Germany, 19.- Forest & Landscape, Denmark, NAT- MAN project, 1-23.
- MARINČEK, L., 1987. Bukovi gozdovi na Slovenskem.- Ljubljana, Delavska enotnost, 153 s.
- MARINŠEK, A. / DIACI, J., 2004. Razvoj inicialne faze na vetrolomni površini v pragozdnem ostanku Ravna gora.- Zb. gozd. lesar. 73: 31-50.
- MAYER, H., 1971. Das Buchen-Naturwaldreservat Dobra/Kamplaiten im niederösterreichischen Waldviertel.- Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 122: 45-66.
- MEŠKOVIČ, E., 2004. Istraživanje razvoja bukovih sastojina prašumskog tipa na lokalitetu "Mačen do", G. J. "Gostelja" - Kladanj.- Magistarski rad, Univerzitet u Sarajevu, Šumarski fakultet, 64 s.
- MEYER, P. / GUERICKE, M. / HILLEBRAND, K., 1999. Eigendynamische und gesteuerte Waldentwicklung im Kalk - Buchenwald - Ein Vergleich des Naturwaldes Hünstollen und der Wuchreihe Buche / Edellaubbäume im Forstamt Bovenden.- Forst und Holz 54: 48 - 54.
- MEYER, P. / TABAKU, V. / VON LÜPKE, B., 2003. Structural characteristics of Albanian beech (*Fagus sylvatica* L.) virgin forests - Deductions for semi-natural forestry.- Forstw. Cbl 122: 47-58.
- MLINŠEK, D., 1967. Rast in sposobnost reagiranja pragozdne bukve.- Zbornik Biotehniške fakultete 15: 63-79.
- MLINŠEK, D., 1985. Naraven gozd v Sloveniji.- Ljubljana, Univerza Edvarda Kardelja v Ljubljani, VDO Biotehniška fakulteta, VTOZD za gozdarstvo, 48 s.
- MOČILNIKAR, H., 2006. Obnovitveni cikli pragozdnega ostanka Rajhenavski Rog.- Diplomsko delo, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, 75 s.
- MOUNTFORD, E. P. / PETERKEN, G. F., 1999. Effects of stand structure, composition and treatment on bark-stripping of beech by grey squirrels.- Forestry 72: 379-386.
- MOUNTFORD, E. P. / SAVILL, P. S. / BEBBER, D. P., 2006. Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England.- Forestry 79: 389-408.
- NIELSEN, A.B. / HAHN, K., 2006. What is beneath the canopy. Structural complexity and understorey light intensity in Suserup Skov, eastern Denmark.- Ecological Bulletin 52: 43-52.
- 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 : 629-638
- 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: 268-278.
- ODOR, P. / HEILMANN-CLAUSEN, J. / CHRISTENSEN, M. / AUDE, E. / VAN DORT, K. W. / PILTAVER, A. / SILLER, I. / VEERKAMP, M. T. / WALLEYN, R. / STANDOVAR, T. / VAN HEES, A. F. M. / KOSEC, J. / MATOCEC, N. / KRAIGHER, H. / GREBENC, T., 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi- natural beech forests in Europe.- Biological Conservation 131.
- OTTO, H. J., 1994. Waldökologie.- Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- PETERS, R., 1997. Beech Forests.- Dordrecht, NL, Kluwer Academic Publishers, 169 s.

- PIOVESAN, G. / DI FILIPPO, A. / ALESSANDRINI, A. / BIONDI, F. / SCHIRONE, B., 2005. Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines.- *Journal of Vegetation Science* 16: 13-28.
- PONGE, J. F. / FERDY, J. B., 1997. Growth of *Fagus sylvatica* saplings in an old-growth forest as affected by soil and light conditions.- *Journal of Vegetation Science* 8: 789-796.
- PONTAILLER, J. Y. / FAILLE, A. / LEMEE, G., 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France).- *Forest Ecology and Management* 98: 1-15.
- PRUŠA, E., 1985. Die böhmischen und mährischen Urwälder - ihre Struktur und Ökologie.- Praga, Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, 578 s.
- RADEMACHER, C. / NEUERT, C. / GRUNDMANN, V. / WISSEL, C. / GRIMM, V., 2001. What characterizes virgin beech forests? Study of the age structure of the canopy and the spatial distribution of tree giants in a model forest using the simulation model BEFORE.- *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 120: 288-302.
- RADEMACHER, C. / WINTER, S., 2003. Coarse woody debris in natural beech forests: Generic predictions of the simulation model BEFORE-CWD of quantity, spatial distribution and availability.- *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 122.
- ROŽENBERGAR, D., 2007. Vpliv svetlobe na razrast bukovega mladovja v gospodarskem gozdu in pragozdu na dinarskih jelovo-bukovih rastiščih Kočevskega Roga.- Magistrsko delo, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, 107 s.
- RUNKLE, J. R., 1981. Gap Regeneration in Some Old-Growth Forests of the Eastern United States.- *Ecology* 62: 1041-1051.
- SANIGA, M. / SCHÜTZ, J. P., 2002. Relation of dead wood course within the development cycle of selected virgin forests in Slovakia.- *Journal of forest science* 48: 513-528.
- STANDOVAR, T. / ODOR, P. / ASZALOS, R. / GALHIDY, L., 2006. Sensitivity of ground layer vegetation diversity descriptors in indicating forest naturalness.- *Community Ecology* 7: 199-209.
- 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: 137-151.
- TABAKU, V. / MEYER, P., 1999. Gap patterns of Albanian and Central European beech forests.- *Forstarchiv* 70: 87-97.
- VON OHEIMB, G. / WESTPHAL, C. / TEMPEL, H. / HARDTLE, W., 2005. Structural pattern of a near-natural beech forest (*Fagus sylvatica* L.) (Serrahn, North-east Germany).- *Forest Ecology and Management* 212: 253-263.
- VON OHEIMB, G. / WESTPHAL, C. / HARDTLE, W., 2007. Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica* L.).- *European Journal of Forest Research* 126: 359-370.
- WATT, A. S., 1923. On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration.- *Journal of Ecology* 11: 1- 48.
- WATT, A. S., 1947. Pattern and process in the plant community.- *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- WORRALL, J. J. / LEE, T. D. / HARRINGTON, T. C., 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea-Abies* forests of Crawford Notch, New Hampshire, USA.- *Journal of Ecology* 93: 178-190.
- YRSKA, T., 2008. Spreminjanje razvojnih faz pragozdnega ostanka Rajhenavski Rog.- Diplomsko delo, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 58 s.
- ZEIBIG, A. / DIACI, J. / WAGNER, S., 2005. Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetation belt of Slovenia.- *Forest Snow and Landscape Research* 79: 69-80.