

DELOVANJE, EKOSISTEMSKA VLOGA IN VPLIV NARAVNIH MOTENJ NA GOZDOVE S Poudarkom NA VETROLOMIH IN NAMNOŽITVAH PODLUBNIKOV – PREGLED FUNCTIONING, ROLE AND IMPACT OF NATURAL DISTURBANCES IN FOREST ECOSYSTEMS, WITH A FOCUS ON WINDTHROWS AND BARK BEETLE OUTBREAKS – A REVIEW

Matevž KONJAR¹, Matija KLOPČIČ²

(1) Zavod za gozdove Slovenije, matevz.konjar@zgs.si

(2) Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, matija.klopccic@bf.uni-lj.si

IZVLEČEK

Naravne motnje so eni izmed osrednjih upravljalških in znanstvenih izzivov, s katerimi se spoprijema gozdarska stroka. Njihova vloga se s povečevanjem vpliva podnebnih sprememb povečuje in spreminja. Namen preglednega članka je pripraviti strnjen in aktualiziran pregled znanstvenih dognanj, ki se nanašajo tako na vlogo in delovanje motenj v gozdnih ekosistemih kot tudi na pomen naravnih motenj z vidika upravljanja gozdnih ekosistemov in trajnostnega zagotavljanja vseh funkcij gozdov. Članek vsebuje pregled aktualnih raziskovalnih izsledkov in razvoja razumevanja delovanja in vloge naravnih motenj ter pregled raziskovalnih rezultatov s področja preučevanja različnih tipov motenj s poudarkom na vetrolomih in namnožitvah podlubnikov.

Ključne besede: naravne motnje, režimi naravnih motenj, dejavniki naravnih motenj, vetrolom, podlubniki, gospodarjenje z gozdovi, podnebne spremembe

ABSTRACT

Natural disturbances represent one of the main management and scientific challenges faced by the forestry sector. Their role is increasing and changing with the growing impact of climate change. This review paper aims to provide a concise and up-to-date overview of scientific findings related to the role and functioning of natural disturbances in forest ecosystems, as well as their significance for forest ecosystem management and the sustainable provision of all forest functions. The article includes a review of recent research efforts and the evolving understanding of the function and role of natural disturbances. Additionally, it provides an overview of research results on various types of disturbances, with a particular focus on windthrows and barkbeetle outbreaks.

Key words: natural disturbance, natural disturbance regime, disturbance agents, windthrow, bark beetles, forest management, climate change

GDK 421:453:61 (045)=163.6

DOI 10.20315/ASetL.135.6

Prispelo / Received: 18. 11. 2024

Sprejeto / Accepted: 27. 01. 2025



1 UVOD

1 INTRODUCTION

Naravne motnje so eni izmed osrednjih upravljalških in znanstvenih izzivov, s katerimi ima opraviti gozdarska stroka v 21. stoletju (Keenan, 2015). Pomena naravnih motenj za razvoj gozdnih ekosistemov in njihovo upravljanje se gozdarska stroka zaveda že dlje časa (Anko, 1993). V preteklosti je bilo na področju preučevanja naravnih motenj in njihovih režimov narejenega že veliko, se pa potreba po razumevanju in primernem odzivanju na vplive naravnih motenj z večanjem vpliva podnebnih sprememb na naravno okolje še povečuje (FAO, 2015).

Namen tega preglednega članka je bil pripraviti strnjen pregled dosedanjih dognanj s področij, ki se na-

našajo na delovanje in preučevanje naravnih motenj ter upravljanje z gozdovi z vidika odzivanja na njihove vplive. Ker gre za izjemno široko in razvejeno področje znanstvenega in aplikativnega delovanja, ki presega izključno domeno gozdarske stroke, smo se pri raziskavi omejili. V prvem delu smo se osredotočili na predstavitev temeljnih spoznanj o vlogi naravnih motenj v ekosistemu in razvoju našega razumevanja vloge naravnih motenj. V drugem delu smo poskušali predstaviti najpogostejše tipe motenj. Tudi v tem primeru smo se zaradi celotnega obsega raziskovalnega področja osredotočili predvsem na vpliv in delovanje dveh v zadnjem obdobju najpogostejših tipov motenj v Sloveniji, tj. vetrolov in gradacij podlubnikov. Članek je nadaljevanje in aktualizirana nadgradnja članka, s katerim je prof. dr.

Boštjan Anko leta 1993 temeljito razčlenil vlogo in pomen naravnih motenj za razvoj gozdnih ekosistemov in trajnostno, sonaravno in mnogonamensko upravljanje z gozdnimi ekosistemi (Anko, 1993).

2 DEFINICIJA IN OPIS POJMA NARAVNA MOTNJA

2 DEFINITION AND DESCRIPTION OF THE TERM NATURAL DISTURBANCE

Definicij pojma naravna motnja je mnogo, razlike med njimi so opazne, prav tako njihova neusklajenost, kar je poudaril že Rykiel (1985). Le mesec po objavi njegovega članka je bila izdana monografija *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Pickett in White, 1985), v kateri sta urednika predstavila danes verjetno najširše sprejeto in najpogostejše citirano definicijo (Rogers, 1996). Ta definira naravne motnje kot relativno diskretne dogodke, ki povzročijo strukturne spremembe na nivoju ekosistema, združbe ali populacije, povzročijo fizične spremembe v okolju ali spremembe v dostopnosti virov (Pickett in White, 1985). V nadaljevanju sta avtorja motnje po vzoru Neilsona in Wullsteina (1983) razdelila na destruktivne dogodke in fluktuacije dejavnikov okolja. Poudarila sta, da je treba zaradi razlik v velikosti in lastnostih opazovanega ekosistema za vsak posamezni primer posebej definirati proces delovanja in prostorski ter časovni okvir motnje.

Forman (1987) je motnje definiral kot dogodke, ki povzročijo značilne spremembe v ustaljenem vzorcu razvoja ekosistema. V tej definiciji je cilj predvsem na spremembe v razmeroma ustaljenih omrežjih, po katerih poteka pretok virov in osebkov znotraj habitata. Bormann in Likens (1994) sta motnje definirala kot motnjo začasnega vzorca razvoja gozda in ključni dejavnik, ki določa strukturo in funkcije ekosistema ter vpliva na oblikovanje krajine. Dva načina opisa motenj so podali tudi Tepley in sod. (2012), ki so motnje najprej opisali kot spremembe v ustaljenem delovanju ekosistema ali odmik od normalnega stanja. Poudarili so pomen dožemanja normalnega stanja kot dinamičnega in kompleksnega. Prav tako so motnje opredelili kot dogodke, ki značilno spremenijo zgradbo, strukturo in delovanje ekosistema.

Novejšo definicijo pa so podali tudi DeLong in sod. (2013), ki so motnje opredelili kot proces, ki je obraten v primerjavi s sukcesijo. Ekosistemi se razvijajo v procesu sukcesije prek procesov, kot so obnova, rast, medsebojna konkurenca in tekmovanje, povečevanje organizacijske in strukturne kompleksnosti, dokler ne dosežejo tako imenovane klimaksne faze, ki je dinamično ravnotežje, pogojeno z dejavniki okolja (Odum, 1969). Motnje v primerjavi s sukcesijo tako delujejo v obratni smeri, njihovo delovanje je relativno hitro, po-

sledica motenj pa je navadno vrnitev v nižje sukcesijsko in organizacijsko manj kompleksno stanje.

V literaturi najdemo še več različnih opisov in definicij pojma naravnih motenj, večini pa je skupno to, da motnje, podobno kot omenjene definicije, opisujejo kot dogodke, ki povzročijo spremembe v zgradbi in delovanju opazovanega ekosistema.

3 REŽIMI NARAVNIH MOTENJ

3 NATURAL DISTURBANCE REGIMES

Režimi motenj zajemajo časovno in prostorsko delovanje ter interakcije, ki značilne za vse dejavnike, ki vplivajo na nastanek motenj, delujejo znotraj posameznega ekosistema in vplivajo na njegovo delovanje, zgradbo in razvoj (Loehman in sod., 2018). Režimi motenj nam prek časa pojavljanja, predvidljivosti, pogostosti in učinka predstavijo vzorec delovanja in vpliva motenj na preučevani ekosistem (Lytle, 2001). Poznavanje režimov motenj nam omogoča razumevanje njihove vloge pri delovanju ter vplivu na strukturo in dinamiko razvoja opazovanega ekosistema (Attiwill, 1994). V naslednjih podpoglavjih bomo našli sklope atributov, ki pojasnjujejo kako naravne motnje v sklopu določenega režima motenj delujejo v času in prostoru, kakšen je njihov vpliv na razvoj ekosistema in kakšne so njihove interakcije z drugimi dejavniki v naravi. Sistem opisovanja lastnosti delovanja motnje z 11 atributivnimi skupinami povzemamo po članku *Disturbance Regimes and the Historical Range and Variation in Terrestrial Ecosystems* (Keane, 2017).

3.1 Dejavniki naravnih motenj

3.1 Natural disturbance agents

Dejavnik motnje je naravni ali antropogeni dejavnik, ki povzroči motnjo v gozdnem ekosistemu. Različni dejavniki lahko delujejo posamično ali v medsebojni povezavi. Delimo jih na različne načine, npr. i) na endogene (npr. delovanje žuželk, divjadi ali bolezni) ali eksogene (npr. veter, sneg, poplave), ii) na biotske ali abiotske (Rogers, 1996) ter iii) na naravne in antropogene (Lindenmayer in McCarthy, 2002). Globalno med najpogostejše tipe motenj v gozdnih ekosistemih spadajo suša, ogenj, veter, žuželke, bolezni, sneg, žled, paša divjih ali domačih rastlinojedih živali, geomorfološki in gravitacijski pojavi ter direkten vpliv človeka (Rogers, 1996; Schelhaas in sod., 2003; Seidl in sod., 2017).

Določeni dejavniki povzročajo motnje neodvisno od drugih dejavnikov (npr. veter, sneg, žled), drugi delujejo kot posledica drugega vzroka (npr. suša nastane kot posledica nizke količine padavin in visokih ali nizkih temperatur), spet tretji pa lahko povzročajo motnje na podlagi kombinacije obeh prej navedenih načinov (npr.

strela lahko povzroča odmrtnje drevesa ali pa neti požare) (Keane, 2017). V splošnem velja, da dokaj dobro poznamo delovanje posameznih tipov motenj (predvsem v gozdu), manj pa povezave in interakcije med njimi. Poznavanje interakcij pri delovanju različnih motenj je pomembno, če želimo razumeti vlogo motenj v razvoju ekosistema. Mnogi znanstveniki poudarjajo tudi pomen raziskovanja interakcij med dejavniki, ki se utegnejo spreminjati zaradi vpliva podnebnih sprememb in povečevanja vpliva človeka na režim motenj (Seidl in sod., 2017). Slednji se utegnejo spremeniti zaradi sprememb v delovanju posameznih tipov in zaradi kaskadnega efekta (Buma, 2015).

Pogostost pojavljanja

Ta lastnost opisuje pojavljanje motnje v času in se izraža s (pričakovanim) časovnim intervalom med dvema dogodkoma in verjetnostjo, da se motnja v določenem trenutku pojavi (Sturtevant in Fortin, 2021). Odvisna je od lastnosti preučevanega tipa motenj in velikosti obravnavanega območja. Zato lahko pogostost izražamo tudi s podatkom, v kolikšnem času lahko pričakujemo, da motnje znotraj obstoječega režima poškodujejo celotno opazovano območje (Keane, 2017). V znanstveni literaturi je preučevanje povezave med pogostostjo pojavljanja, intenziteto, površino in pestrostjo ekosistemov eno osrednjih področij raziskovanja v ekologiji (McCabe in Gotelli, 2000; Miller in sod., 2011; Hall in sod., 2012).

Intenziteta delovanja dejavnika

Intenziteta delovanja dejavnika opisuje, s kakšno absolutno in relativno močjo (glede na možni razpon delovanja dejavnika) deluje določen dejavnik motnje. V primeru vetra je to hitrost vetra v m/s ali km/h, v primeru požara temperatura gorenja v °C (Iwasaki in Noda, 2018). Intenziteta delovanja dejavnika v določeni meri pogojuje stopnjo poškodovanosti ekosistema, sta pa relativna intenziteta in kasnejši učinek motnje odvisna tudi od velikosti opazovanega območja (Carreño-Rocabado in sod., 2012). Intenziteto delovanja dejavnika npr. na področju varstva gozdov pogosto označujemo kot delež uničenih / poškodovanih dreves ali delež poškodovanosti krošenj vseh dreves določene vrste na določeni površini (Pravilnik o varstvu gozdov, 2009).

Učinek dejavnika

Učinek dejavnika izraža učinek delovanja dejavnika na opazovani ekosistem, tj. označuje jakost delovanja motnje na opazovano območje. Medtem ko dejavniki z nizkim učinkom v gozdu povzročijo odmrtnje zgolj posameznih dreves oziroma motnje nizkih jakosti, de-

javniki s srednjim učinkom povzročijo odmrtnje večjega števila dreves (pogosto enega dela strukture, npr. dreves v strehi sestoja) (motnje srednjih jakosti), dejavniki z visokim učinkom povzročijo odmrtnje večine osebkov (motnje visokih jakosti), dejavniki z zelo visokim učinkom pa lahko povzročijo skoraj popolno izumrtje vseh živih organizmov na določenem območju (motnje zelo visokih ali ekstremnih jakosti, npr. vulkanski izbruhi, jedrske nesreče) (Frelich in Reich, 1998). Povezava med intenziteto in stopnjo poškodovanosti ne narašča linearno in je odvisna tudi od občutljivosti vrst in ekosistema na motnje (Iwasaki in Noda, 2018).

Prostorski obseg

Prostorski obseg motnje se razlikuje med biomi in se pogosto pojavlja v značilni porazdelitvi za posamezen biom. Porazdelitev območij pod vplivom motenj vpliva na delovanje mnogih procesov, ki oblikujejo biom in vplivajo na njegov razvoj. Če se porazdelitev spremeni (npr. se motnje začnejo pojavljati na večjem območju kot v preteklosti), to vpliva na nadaljnji razvoj ekosistema, vključno z njegovo biodiverzitetjo (Armstrong, 1988). Zato je preučevanje porazdelitve površin motenj eno pomembnejših področij preučevanja biomov v ekologiji. Tovrstno preučevanje je postalo precej lažje in natančnejše z razvojem tehnologij daljinskega zaznavanja. Sprva so podatke pridobivali s pomočjo letalskih posnetkov in infrardečih kamer, v zadnjem času pa prevladuje uporaba modernih tehnologij (npr. fotogrametrija, LiDAR, multispektralno snemanje) (Dietmaier in sod., 2019; Rabins, 2019). Skupaj z razsežnostjo motnje se pogosto preučuje tudi njena prostorska razporeditev (Paine, 2019).

Sezonskost pojavljanja

Mnogi dejavniki, ki vplivajo na nastanek motenj, delujejo sezonsko, saj so pogojeni z različnimi sezonsko značilnimi okoljskimi pojavi in dejavniki. Na primer požari in gradacije podlubnikov se navadno pogosteje pojavljajo poleti, ko je verjetnost suše, ki nastane kot posledica višjih temperatur in manjše količine padavin, v tem delu leta višja (Turco in sod., 2017). Obenem lahko čas pojavljanja (npr. letni čas s svojimi okoljskimi značilnostmi) določene motnje vpliva na to, kakšen vpliv ima ta motnja na ekosistem (npr. močnejši vetrovi ali moker sneg povzročijo več škode na listavcih v času, ko imajo ti olistane krošnje in je posledično upor vetra oziroma obtežitev s snegom večja) (Nykänen in sod., 1997; Jackson in sod., 2021). Spremembe v okolju lahko privedejo do kompleksnih sprememb režima motenj, ki so lahko vidne tudi z vidika sezonskosti (Loehman in sod., 2018; Burton in sod., 2020).

Trajanje

Trajanje motnje pojasnjuje, kako dolgo določen dejavnik vpliva na ekosistem. Medtem ko določeni dejavniki pogostejše delujejo kratkotrajno, vpliv drugih traja dlje; prvi povzročajo akutne motnje, drugi kronične motnje in stanja stresa (Anko, 1993; Attiwill, 1994). Primera akutnega delovanja sta na primer vetrolom ali požar; bolj dolgotrajnega pa polucija ali objedanje gozdnega mladja. Določeni tipi motenj (npr. suša) lahko delujejo tako kronično kot akutno (Keane, 2017; Loehman in sod., 2018). Vpliv motnje je odvisen od vzajemnega učinka trajanja in intenzitete delovanja določenega dejavnika (Anko, 1993).

Interakcije

Kot je bilo že omenjeno, mnogi dejavniki delujejo v medsebojnih interakcijah. Interakcije se pojavljajo med različnimi kombinacijami biotskih in abiotskih dejavnikov in motenj. Medtem ko lahko določene motnje delujejo povsem samostojno (npr. veter), se druge pogosto pojavljajo šele, ko se pojavijo pogoji za interakcijo (npr. gradacije podlubnikov in požari so pogostejši po sušah) (DeLong in sod., 2013; Burton in sod., 2020). Interakcije med različnimi tipi dejavnikov in/ali motenj so pogosto zelo kompleksne in pogosto delujejo zunaj pričakovanih okvirjev. Znanstveniki se intenzivno posvečajo temu področju, tako v želji po ugotavljanju vpliva gospodarjenja na razvoj ekosistemov kot tudi v želji po tem, da bi poznali in lahko predvideli spremembe, ki nas čakajo v prihodnje (North in Keeton, 2008; Dale in sod., 2009).

Variabilnost

Dejstvu, da se režimi motenj skozi čas spreminjajo, so začeli ekologi posvečati pozornost v 90. letih 20. stoletja (Cissel in sod., 1994 cit. po Keane, 2017). S postopnim spoznavanjem vpliva delovanja podnebnih sprememb na režime motenj se pomen tovrstnih raziskav še dodatno povečuje (Dale in sod., 2009). Na področju preučevanja variabilnosti delovanja naravnih motenj znotraj posameznega režima sta pomembno pripomogla tudi razvoj in preučevanje koncepta zgodovinskega razpona variabilnosti (Morgan in sod., 1994). S konceptom zgodovinskega razpona variabilnosti opisujemo celoten zgodovinski razpon nihanj različnih okoljskih dejavnikov in procesov znotraj ekosistema. Poznavanje zgodovinskega razpona variabilnosti določenega dejavnika nam ponuja referenco pri ugotavljanju človekovega vpliva na delovanje določenega ekosistema ali prepoznavanju posebnih dogodkov, ki lahko nakazujejo trend sprememb v obsegu, v katerem se določen dejavnik znotraj opazovanega sistema giblje.

Ker se v prihodnosti npr. pričakuje nadaljnje zviševanje povprečne temperature na Zemlji (Meehl in sod., 2007), znanstveniki domnevajo, da bo to imelo velik vpliv na spremembe v režimih motenj, ki pa se lahko pokažejo tudi v spremembah biodiverzitete (Dale in sod., 2009; Miller in sod., 2011).

4 PREUČEVANJE DELOVANJA IN VPLIVA NARAVNIH MOTENJ

4 INVESTIGATION OF FUNCTIONING AND IMPACTS OF NATURAL DISTURBANCES

Motnje so tako kot integralni del razvoja ekosistemov že od nekdaj tudi integralni del ekologije kot vede, so pa v ekologiji vlogo osrednjega dejavnika razvoja ekosistemov zavzele šele v 70. letih 20. stoletja (White in Jentsch, 2001). Delovanje motenj vedno preučujemo na nivoju sistema, v katerem se pojavljajo (Paine, 2019). Še v začetku druge polovice dvajsetega stoletja je veljalo prepričanje, da naravne motnje predstavljajo iz prostorskega in časovnega vidika diskretne spremembe v sistemu s statično amplitudo (Shackelford, 2017). Motnje so dojemali kot enega izmed dejavnikov, ki vplivajo na proces sukcesije v sistemu, ki načeloma teži k ravnovesnemu stanju (Rogers, 1996). Znanstveniki, ki se z obstojem ravnovesnega stanja in njegovo dolgoročno nespremenljivostjo niso strinjali, so prejeli potrditev svojih domnev o spremenljivosti s prvimi večjimi razkritji dokazov obstoja podnebnih sprememb na globalni ravni (Treut in sod., 2007). Z ugotovitvijo, da so spremembe med stanji integralni del obstoja ekosistemov in da obstaja možnost več enakovrednih stanj, h katerim lahko razvoj ekosistemov teži, se je v ekologiji pričel razvoj serije različnih teorij, ki poskušajo pojasniti vpliv motenj na razvoj ekosistemov (White in Jentsch, 2001). V nadaljevanju podajamo opis izbranih teorij.

Koncept sukcesije (ang. *concept of succession*)

Izraz sukcesija opisuje serijo sprememb, ki si sledijo v ekosistemu kot posledica delovanja motnje, ki sprosti določen del ravnega prostora in naravnih virov (Connell in Slatyer, 1977). Sukcesijo delimo na primarno (kolonizacija novega, praznega prostora) in sekundarno (ponovna kolonizacija izpraznjenega prostora) (Connell in Slatyer, 1977). Z raziskovanjem koncepta sukcesije je pričel že Cowles leta 1899 (Emery, 2010), ko je s preučevanjem peščenih obrežij jezera Michigan analiziral kronosekvence, s pomočjo katerih je sklepal o povezavi med vegetacijo in sukcesijsko starostjo določenega območja. Za njim je Clements (1936) nadaljeval raziskovanje predvidljivih sprememb v ekosistemi in kot končno, trajno stanje sukcesijskega razvoja opredelil klimaksni stadij. Kasnejši raziskovalci so se z

idejo o predvidljivosti in mehanizmih, ki vodijo potek sukcesije (tj. potek kot posledica dejavnikov znotraj/zunaj združbe), strinjali v različni meri (Odum, 1969; Connell in Slatyer, 1977), kljub temu pa se določeni koncepti ohranjajo še danes (npr. lastnosti razvojnih faz in premosorazmerje med fazo razvoja in pestrostjo ekosistema). Ker so pogostejše ekološke raziskave v zadnjih desetletjih privedle do ugotovitve, da je napovedovanje razvoja ekosistemov po motnjah zahtevnejše, kot so sprva doumevali, se novejša študije pogosto nanašajo na razvoj modelov razvoja vegetacije, ki bi glede na vse doslej prepoznane dejavnike uspešno napovedovali sukcesijski razvoj ekosistemov (Emery, 2010). Primer takšnega modela je Landis-II (Scheller in Mladenoff, 2004).

Dinamika vrzeli, vzorcev in procesov (ang. *gap dynamics, patterns and processes*)

Razvoj raziskovanja dinamike vrzeli je bil eden prvih premikov iz opisnega v pojasnjevalni način raziskovanja dinamike razvoja ekosistemov. Vlogo pionirja je na tem področju prevzel Watt (1947), ki je na podlagi preučevanja dinamike vrzeli v evropskih bukovih gozdovih razvil metodo, po kateri razvoj opazovanega sistema pojasnjujemo z vidika zaplat, ki v različnih razvojnih fazah sestavljajo mozaik, v katerem so zaplate medsebojno povezane. Kot faze je opredelil stanja, ki se ciklično pojavljajo kot posledica menjavanja delovanja motenj in naravnega pomlajevanja in so odvisna od lastnosti delovanja motnje (McCarthy, 2001). Razvoj teorije dinamike vrzeli je ponudil novo orodje za vpogled v strukturo in dinamiko razvoja gozdov, za razumevanje in napovedovanje vpliva gospodarjenja z gozdom ter postavil temelje za razvoj novih temeljnih teorij s področja (gozdne) ekologije (Katovai in Katovai, 2012 cit. po Yamamoto, 2012).

Ciklična mikrosukcesija (ang. *cyclic micro-succession*)

Ta koncept sta postavila Churchill in Hanson (1958) v raziskavi razvoja alpskih in arktičnih ekosistemov, v kateri sta poudarila raznolikost možnosti razvoja ekosistemov, ki temelji na lastnostih režima motenj in njegovi variabilnosti. V svoji teoriji sta kot ena prvih sukcesijski razvoj opredelila kot posledico različnih sprememb v sistemu, ki lahko privedejo do različnega izida.

Dinamika zaplat (ang. *patch dynamics*)

Dinamika zaplat pojasnjuje notranjo dinamiko razvoja ekosistema, ki jo ustvarja vzorec delovanja motenj in posledični vzorec sukcesije (Pickett in Thompson, 1978; Pickett in White, 1985). Teorija dinamike

zaplat se osredotoča na preučevanje delovanja motenj na ravni pokrajin, od teorije dinamike vrzeli se loči po večjem fokusnem območju. Na pokrajinski ravni so lastnosti dinamike zaplat odvisne od režima motenj, notranje strukture vrzeli (vrstna sestava, populacijska gostota, prostorska razširjenost populacij itd.) in trajanja obstoja vrzeli.

Mozaični cikli (ang. *mosaic cycles*)

Z mozaičnimi cikli opisujemo razvoj zaplat znotraj ekosistema, za katere je bilo v naravi ugotovljeno, da pogosto težijo k uniformnosti (Remmert, 1991). Tako je ekosistem površinsko razdeljen na različno velike zaplate, ki so relativno homogene po strukturi in zgradbi in dokaj usklajeno prehajajo med fazami. Znotraj ekosistema lahko najdemo zaplate, ki so si glede na fazo sukcesijskega razvoja podobne, ni pa nujno, da je njihov razvoj in prehajanje med fazami potekalo po istem zaporedju. Glavne faze v gozdnem ekosistemu so faza pomlajevanja, optimalna faza in faza razkroja. Menjavanje teh faz lahko zasledimo tako znotraj klimatske združbe kot tudi znotraj nižjih sukcesijskih stopenj (npr. pionirskih faz).

Dinamika vrtiljaka (ang. *carousel dynamics*)

Omenjeni model obravnava sukcesijski razvoj po motnjah prek dinamike sprememb vrstne sestave in velikosti populacij znotraj preučevane enote ekosistema (število vseh vrst, število novih vrst, število vrst, ki izginejo itd.), ki variira glede na režim motenj (van der Maarel in Sykes, 1993). Metoda je bila razvita na podlagi študij travniškega ekosistema, kasnejše aplikacije v drugih ekosistemi pa so pokazale potencialne pomanjkljivosti aplikacije na drugih ekosistemi, tudi v gozdovih (Maslov in van der Maarel, 2000).

Odziv ekosistemov na delovanje motenj lahko opišemo tako z vidika ekosistema kot tudi s fiziološkega vidika delovanja posameznih osebkov (Trémolieres, 2005). Študije so dokazale, da se organizmi med evolucijo in v času njihovega življenjskega cikla prilagajajo na delovanje motenj (Carreño-Rocabado in sod., 2012). Rastlinske in živalske vrste oblikujejo številne prilagoditve in strategije za: (1) izogibanje poškodbam s strani motenj (npr. stabilnejša rast zaradi vetra), (2) hitrejšo okrevanje po motnjah (npr. odganjanje iz debela), (3) hitrejšo in obsežnejšo kolonizacijo po motnjah (npr. proizvodnja semena, usklajena z delovanjem motenj) in celo (4) s spodbujanjem in olajševanjem delovanja motenj, ki jim omogočajo večjo konkurenčnost (npr. akumulacija gorljivega opada) (Tepley in sod., 2012).

Motnje v ekosistemu sprožijo procese, ko preživeli osebki poskušajo izkoristiti novo dostopne vire in prostor. Posledično prihaja do sprememb v strukturi, dinamiki razvoja, produkciji in biodiverziteti ekosistemov (Paine in sod., 1998). Potek reorganizacije je odvisen od tipa in lastnosti motnje (DeLong in sod., 2013). Jentsch in White (2019) sta po Yangu in Naeemu (2008) povzela in prilagodila razdelitev motenj glede na njihov vpliv na ekosisteme na štiri tipe:

- fluktuacije fizičnih dejavnikov okolja (npr. suše, vročinski valovi, močni vetrovi),
- abiotske spremembe v dostopnosti virov (npr. jezerski obrat, zmanjševanje nivoja kisika v vodi),
- spremembe v dostopnosti virov zaradi biotskih fluktuacij (npr. namnožitve in množična izumrtja organizmov),
- hitre spremembe v strukturi ekosistemov, ki vplivajo na porazdelitev biomase.

Proces, ki sledi vplivu delovanja dejavnika na ekosistem, imenujemo odziv in ga pogosto opisujemo z izrazi, kot sta odpornost in sposobnost okrevanja (Shackelford, 2017). Prvi je to terminologijo predstavil Holling (1973), kasneje pa je bil koncept še teoretično dodelan. Teorija se uporablja za pojasnjevanje stanj v ekologiji pa tudi pri socioloških preučevanjih družbe (Walker in sod., 2003). Odpornost in sposobnost okrevanja ekosistema sta pomembna in aktualna pojma v kontekstu preučevanja teorije naravnih motenj, a opisovanje obeh konceptov presega okvir tega preglednega članka. Teorija obeh konceptov je razložena v Lake (2013), DeRose in Long (2014), Abella in sod. (2018), Nikinmaa in sod. (2020).

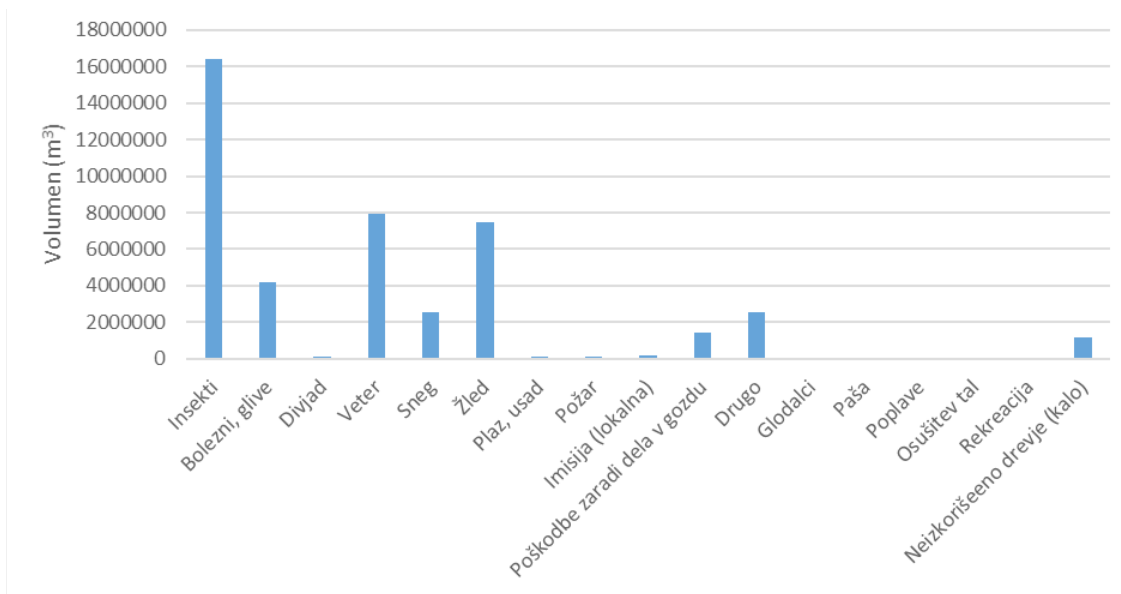
5 NAJPOGOSTEJŠI DEJAVNIKI IN NARAVNE MOTNJE

5 MOST COMMON AGENTS AND NATURAL DISTURBANCES

V gozdovih zmernege pasu so dejavniki, ki najpogosteje povzročajo naravne motnje, veter, podlubniki, bolezni, suša, ogenj, sneg in led, poplave, geomorfološki pojavi, vpliv rastlinojede divjadi, človeški vnos tujerodnih vrst in človekova raba gozda (Rogers, 1996; Schelhaas in sod., 2003; DeLong in sod., 2013; Fischer in sod., 2013). V obdobju med letoma 1995 in 2023 so v Sloveniji med različnimi dejavniki motenj k skupni količini sanitarnega poseka največ prispevali žuželke (37 %), veter (18 %) in žled (17 %) (slika 1) (Timber, 2024). Na nivoju Evrope so bili v obdobju med letoma 2002 in 2022 kot ključni dejavniki za nastanek naravnih motenj zabeleženi predvsem veter (46 %), požari (24 %) in podlubniki (16 %). Podlubniki so v obdobju zadnjih 20 let svoj vpliv na nivoju Evrope podvojili (Patacca in sod., 2023). Na podlagi naštetih dejstev smo se posledično odločili, da se v sklopu priprave tega članka osredotočimo predvsem na vpliv vetra in podlubnikov.

Veter

Veter je naravni pojav, ki ima veliko amplitudo vpliva na rast in razvoj dreves in ekosistemov. Na sestoje vpliva na različne načine, ki so odvisni od intenzitete dogodka, trajanja vpliva in interakcije z drugimi dejavniki in motnjami (Konôpka in sod., 2016). Tako lahko veter vpliva na vlažnost in temperaturo okolja (povečevanje ali nižanje zračne, tudi talne vlage, ti. *windchill factor*), lahko vpliva na rast in razvoj dreves in sestojev (npr. fenotipske spremembe habitusa), vpliva na pro-



Slika 1: Skupni sanitarni posek v Sloveniji med letoma 1995 in 2023 glede na dejavnik motnje (Timber, 2024)

Fig. 1: Total sanitary felling in Slovenia between 1995 and 2003 according to the disturbance agents (Timber, 2024)

dukcijsko in raznos semena, v primeru visoke intenzivnosti pa poškoduje sestoje, ruva ali lomi še posebej starejša in/ali že prizadeta drevesa, včasih pa tudi zdrava drevesa na večjih ali manjših površinah. Odločilno vpliva tudi na širjenje vrzeli (Zhu in sod., 2004).

Pogostost različnih učinkov vetra na drevesa in sestoje se zmanjšuje v obratnem sorazmerju z njegovo intenziteto (Konôpka in sod., 2016). Pojav, ko veter visoke intenzitete poškoduje in ruva drevje, imenujemo vetrolom (ang. *windthrow*). Vetrolom je torej zgolj le eden izmed načinov, kako veter vpliva na razvoj gozdov. Gre za izredno kompleksen fenomen, tako z vidika nastanka kot tudi z vidika vpliva na ekosistem. Vetrolo mi v gozdovih vplivajo na razvoj sestoja, saj povzročajo spremembe v strukturi in vrstni sestavi sestoja, hkrati pa vplivajo tudi na dinamiko razvoja gozdnih tal, saj opravljajo biomelioracijo in vplivajo na dostopnost hranil in produktivnost tal (npr. kot posledica mešanja talnih horizontov prek ruvanja dreves).

Vetrolom se zgodi, ko navor, ki ga veter z delovanjem na krošnjo opravlja na koreninski sistem in deblo (tj. sila, s katero veter deluje na krošnjo, pomnožena z dolžino debla), preseže strižno trdnost tal ali pa preseže upogibno in vzvojno trdnost debla (navadno prihaja do kombinacije upogibanja in torzije zaradi asimetrije drevesa) ali katerega izmed delov koreninskega sistema (Mitchell, 2013). Veter povzroči, da drevo prične nihati v obliki elipse (Mergen, 1954), nihanje opišemo s frekvenco in razmerjem blaženja (ang. *dampening ratio*). Lastnosti nihanja so odvisne od morfoloških lastnosti drevesa, ki se razvijajo kot posledica prilagajanja drevesa na več dejavnikov, med katerimi imata pomembnejši vpliv moč vetra in razpoložljiva svetloba. Načeloma se dimenzijsko razmerje, drevesna višina, višina prvega vejnega venca, simetričnost in trdnost debla povečujejo s prehajanjem globlje v sestoj, velikost krošnje, koničnost in prožnost debla pa se zmanjšujejo (Brüchert in Gardiner, 2006). Korenine na privetrni strani so izpostavljene natezanju, korenine na zavetni strani pa stiskanju. Koreninski sistem se na to privaja tako s spremembami v razporeditvi mase koreninskega sistema kot tudi z morfološkimi spremembami korenin (Nicoll in Ray, 1996). V primeru, da sistem popusti pri koreninskem sistemu, govorimo o izruvanju ali prevrnitvi drevesa, če sistem popusti višje nad gozdnimi tlemi, pa o prelomu debla na različnih višinah (Quine in Gardiner, 2007). Mlajša drevesa so bolj prožna in odporna proti prelomu (Stokes, 1999), s starostjo pa se povečuje njihova višina, volumen ter možnost pojavljanja obolenj zaradi zmanjšane vitalnosti (npr. trohnoba, bolezn korenin), kar poveča možnost preloma debla (Ruel, 1995).

Ruel (1995) je opredelil naslednje sklope ključnih dejavnikov za ranljivost dreves zaradi vetrolo ma.

Klimatski dejavniki

Ranljivost sestojev je v prvi vrsti odvisna od jakosti vetra. Vpliv vetra opisujemo s povprečno hitrostjo, hitrostjo sunkov, smerjo vetra, trajanjem vpliva in frekvenco pojavljanja. Kljub temu, da obstaja povezava med povprečno hitrostjo vetra in poškodbami, ki jih povzroči (Konôpka in sod., 2016), pa na količino poškodovanih dreves bolj ključno vpliva hitrost posameznih sunkov (Smith in sod., 1987; Quine in sod., 1995), ki nastajajo kot posledica interakcije med topografijo in razgibanostjo terena (Zhu in sod., 2004). Prav tako lahko na količino povzročenih poškodb drevja vpliva smer vetra (tako direktnega vetra kot sunkov, ki nastanejo kot posledica turbulenc). Če veter prihaja iz smeri, ki ji drevesa niso prilagojena, je stopnja poškodovanosti praviloma večja (Robertson, 1987). Pogosta posledica turbulenc so tudi spremembe smeri v vertikalni smeri, ki lahko privedejo do vertikalnih sunkov proti tlu (ang. *downburst*), ti pa lahko dosegajo izredno visoke hitrosti in so lahko zelo uničujoči, še posebej če gre za vrzelast sestoj (Quine in sod., 1995).

Poleg lastnosti vetra se poškodbe, povzročene po vetru, pogosto povezuje s količino padavin (Busby, 1965; Kamimura in sod., 2011), vrste poškodb pa s temperaturo tal (npr. v primeru pomrznjenih tal so vetrolo mi redkejši, pri višjih hitrostih vetra pa pogosteje prihaja do prelomov debla) (Peltola in sod., 2000; Saad in sod., 2017). Na dovzetnost sestojev za poškodbe po vetru pomembno vpliva tudi pokritost krošnje s snežno odejo ali z ledom (Stathers in sod., 1994; Quine in sod., 1995).

Topografija terena

Topografija terena pomembno vpliva na učinek vetra na sestoje. Hitrost vetra (in z njo vpliv) narašča s splošno razgibanostjo terena, prek vrhov vzpetin, z naraščanjem nadmorske višine, na dnu ožjih dolin (ti. Venturijev efekt), na rebrih pobočij, sedlih in za grebeni (turbulence) (Stathers in sod., 1994; Quine in sod., 1995; Ruel, 1995; Klopčič in sod., 2009). Večina študij poroča o pogostejšem pojavljanju in večjih stopnjah poškodovanosti drevja na privetrnih straneh (Schütz in sod., 2006; Klopčič in sod., 2013). Vpliv na pogostost pojava in jakost poškodb sestojev na privetrni oziroma zavetni strani ima tudi jakost vetra - pri močnejših vetrovih praviloma nastaja več škode na privetrnih straneh (Stathers in sod., 1994; Schütz in sod., 2006; Klopčič in sod., 2009).

Lastnosti tal in koreninskega sistema

Dovzetnost sestojev za vpliv vetra je odvisna od globine, odcednosti in strukturnih lastnosti gozdnih tal (tekstura, struktura, gostota, kamnitost), ki vplivajo na razvoj koreninskega sistema dreves (Mergen, 1954; Stathers in sod., 1994). Iz strukturnega vidika peščena tla ponujajo do dvakrat več opore kot glinena (Busby, 1965; Coutts, 1983; Stathers in sod., 1994). Ključna sta tudi namočenost tal (Panferov in sod., 2009) in interakcija med namočenostjo in strukturnimi ter teksturnimi lastnostmi tal. Različne študije ugotavljajo povezavo med dovzetnosti sestojev za vetrolom in pH-vrednostjo, ki jo imajo tla. Nekatere študije nakazujejo pogostejše vetrolome na kisljih tleh na silikatu (Mayer in sod., 2005), medtem ko druge študije nakazujejo večjo verjetnost pojavljanja vetrolomov na bazičnih tleh na karbonatnih matičnih podlagah (Klopčič in sod., 2013). Korenine preprečujejo prevrnitev drevesa z zadrževanjem zemljine in s tem nižanjem težišča drevesa (Ruel, 1995).

Različne oblike koreninskega sistema različno vplivajo na stabilnost drevesa, različne drevesne vrste v različnih talnih razmerah tudi razvijejo različne koreninske sisteme (Busby, 1965). Globoki koreninski sistemi, ki se razvijejo na odcednih tleh, praviloma drevesom zagotavljajo večjo stabilnost v primerjavi s plitvimi koreninskimi sistemi z glavnimi stranskimi koreninami (Kotar, 2005), ki se razvijejo v primerih, ko rast v globino ovirajo prevelika zasičenost z vodo, visoka gostota (zbitost) ali pa plitvost tal oziroma je takšen koreninski sistem genetsko porojen z drevesno vrsto. Stabilnost se močno poveča pri koreninskih sistemih s srčno korenino (Hintikka, 1972). Študije so pokazale, da je kritična točka stabilnosti koreninskega sistema pogostejše zavetna stran drevesa, saj korenine slabše prenašajo kompresijo v primerjavi s tenzijo (Busby, 1965; Coutts, 1983; Mergen, 1954).

Sestojni dejavniki

Med ključne sestojne lastnosti, ki vplivajo na dovzetnost sestojev za vetrolom, spadata vrstna sestava in zgradba sestoja (Stathers in sod., 1994; Ruel, 1995; Klopčič in sod., 2009, 2013). Drevesa, ki rastejo v sestojih z nižjo gostoto, imajo načeloma ugodnejše (nižje) dimenzijsko razmerje, globlje krošnje, širši koreninski sistem, posledično pa tudi nižje težišče (Cremer in sod., 1982). Na drugi strani je v gostejših sestojih sila vetra na posamezno drevo manjša, sila pa se tudi razporeja med drevesi prek stika krošenj (ti. kolektivna stabilnost). Prav tako se sile razporejajo med drevesi prek prepletenih koreninskih sistemov (Stathers in sod., 1994). Gostota sestoja praviloma ne vpliva na globino koreninskega sistema (Mason, 2002). Več študij navaja višjo

stabilnost raznomernih sestojev (Busby, 1965; Stathers in sod., 1994; Mason, 2002; Klopčič in sod., 2009, 2013; Mitchell, 2013), med najbolj ogrožene pa uvrščajo starejše enomerne sestoe z višjo lesno zalogo (Ruel, 1995; Klopčič in sod., 2009) ter sestoe z večjim deležem vrzeli (Ruel, 1995; Ogris in sod., 2004; Klopčič in sod., 2009).

Vrstna sestava je eden izmed dejavnikov, ki vplivajo na dovzetnost sestojev, ni pa mogoče vrst absolutno razvrstiti po odpornosti. Kljub temu načeloma velja, da so sestoji z višjim deležem listavcev v lesni zalogi bolj odporni v primerjavi s sestoji, ki imajo višji delež iglavcev (Stathers in sod., 1994; Quine in sod., 1995; Klopčič in sod., 2013).

Dejavniki, povezani z gospodarjenjem z gozdovi

Spreminjanje drevesne sestave in strukture sestoja zaradi gospodarjenja lahko vpliva na ranljivost sestojev. Vpliv gospodarjenja na dovzetnost sestojev se prične že v fazi osnovanja sestoja. Naravna obnova z rastišču prilagojenimi drevesnimi vrstami navadno zagotavlja večjo stabilnost v primerjavi s sestoji, kjer s pospeševanjem ali umetno obnovo dosežemo višjo stopnjo spremenjenosti. Tipičen primer tega so umetno osnovani zasmrečeni sestoji (Dobbertin, 2002; Schütz in sod., 2006; Klopčič in sod., 2013; Mitchell, 2013; Donis in sod., 2018). Dva izmed ukrepov, ki ključno vplivata na stabilnost starejših sestojev, sta nega gošče in nega letvenjaka. Gojitveni ukrepi za zmanjševanje gostote v mlajših razvojnih fazah namreč pomembno prispevajo k ugodnejšemu dimenzijskemu razmerju dreves v odraslih sestojih (Stathers in sod., 1994; Ruel, 1995).

Poleg vrste obnove in nege mlajših razvojnih faz na ranljivost sestojev vpliva tudi razporeditev in delež mlajših razvojnih faz, ključne so predvsem vrzeli z mladjem, ki oblikujejo notranji gozdni rob. Sestoji z višjim deležem vrzeli so bolj ranljivi, saj se s povečevanjem deleža vrzeli povečuje dolžina notranjih gozdnih robov (Ogris in sod., 2004; Klopčič in sod., 2009; Mitchell, 2013; Donis in sod., 2018), vsaka sprememba v sestojni višini pa vpliva na pojav in intenziteto turbulenc (Zhu in sod., 2004).

Izvajanje sečnje in pojav motenj v letih pred delovanjem vetra kot dejavnika značilno povečujejo verjetnost pojava vetroloma, saj oboje ustvarja vrzeli, povečuje količino notranjih robov, hkrati pa tudi zmanjšuje gostoto sestoja (Dobbertin, 2002; Ogris in sod., 2004; Klopčič in sod., 2009; Donis in sod., 2018). Pri posegih v sklenjen sestoj (tako pri redčenju kot obnovi) se namreč vetru izpostavi drevesa, ki imajo višje dimenzijsko razmerje in katerih stabilnost temelji predvsem na kolektivni stabilnosti. Ogroženost redčenih sestojev se s časom zmanjšuje, saj se drevesom znižuje dimenzij-

sko razmerje in povečuje ter krepi koreninski sistem (Stathers in sod., 1994). Gostoto sestoja lahko z redčenji z najmanjšimi tveganji zmanjšujemo v mlajših razvojnih fazah (Stathers in sod., 1994; Quine in sod., 1995), ki zaradi hitre rasti drevja v relativno kratkem času zapolnijo nastale vrzeli v strehi sestoja, hkrati pa se drevesom hitro niža tudi dimenzijsko razmerje. Tako kot vrzeli so tudi zunanji gozdni robovi ranljiva točka, saj ustvarjajo turbulence (Quine in sod., 1995; Zhu in sod., 2004). Da bi se izognili negativnim učinkom, se izogibamo ustvarjanju novih gozdnih robov, ki so postavljeni prečno na smer vetra in jih sestavljajo pretežno enomerna, odrasla drevesa (Stathers in sod., 1994; Quine in sod., 1995; Ruel, 1995; Donis in sod., 2018).

Podlubniki

Podlubniki so skupina žuželk, ki večino življenja preživijo pod skorjo dreves, se tam prehranjujejo in razmnožujejo (Kirkendall in sod., 2015). Gre za množico različnih vrst, ki so razširjene po celotnem planetu in imajo pomembno vlogo pri razvoju gozdov. Življenjski cikel večine vrst je odvisen od odmrle drevnine, nekatere vrste pa so odporne na obrambo živih dreves in se navadno razvijajo na drevesih, ki so manj vitalna ali v stresu. Vrste, kot je npr. osmerozobi smrekov lubadar (*Ips typographus*), navadno napadajo oslabiljene osebe in povzročajo manjše namnožitve (Hlásny in sod., 2019). Te vrste imajo v ekosistemu pomembno vlogo v dinamiki razvoja gozda, ohranjajo biodiverzitetu in zagotavljajo splošno vitalnost gozdov (Morris in sod., 2018; Davis in sod., 2020).

Da vrsta uspešno kolonizira določeno drevo, je potrebna izpolnitev več pogojev. Žuželka mora (s pomočjo vizualnih in kemičnih znakov) locirati primerno drevo (Saint-Germain in sod., 2007) in ga kolonizirati znotraj svojega kratkega življenja kljub izpostavljenosti okoljskim dejavnikom in plenilcem (Raffa in sod., 2015). Drevesa se pred napadom ščitijo z vrsto prirojenih in med seboj povezanih fizičnih, histoloških in biokemičnih mehanizmov (Raffa, 2001). Prva fizična pregrada je skorja drevesa, ki preprečuje vstop večini organizmov. Če organizmom le uspe vstop v drevo, se drevo na napad odzove z uporabo najrazličnejših sekundarnih metabolitov (najpogostejše smol), pa tudi s histološkimi spremembami (npr. razvojem smolnih kanalov, namernim odmiranjem tkiv ipd.) (Huang in sod., 2020). Vse spremembe so namenjene fizičnemu in biokemičnemu onemogočanju napredovanja (in celo obstoja) podlubnikov in vplivajo na njihove osnovne funkcije (lahko jih zastrupljajo), premikanje (onemogočajo napredek ali onemogočajo pobeg) in komunikacijo z zunanjim svetom (privabljanje drugih osebkov)

(Franceschi in sod., 2005; Raffa in sod., 2015). Odziv dreves na napade podlubnikov temelji na prerazporejanju virov. Razporejanje virov in posledično obramba sta odvisna od razmer v okolju (npr. suša) in vitalnosti drevesa (Huang in sod., 2020). Manj vitalna drevesa so bolj dovzetna za napade podlubnikov, vitalna drevesa pa se lahko iztrošijo, če so napadi pogosti in zelo številčni. Podlubniki se med seboj sporazumevajo z vrsto kemijskih signalov, med drugimi z agregacijskimi feromoni, s pomočjo katerih osebkovi, ki napadajo gostitelja, privabijo druge osebkove v bližini (Franceschi in sod., 2005; Hlásny in sod., 2019).

Podlubniki pogosto delujejo v povezavi z glivami in drugimi mikroorganizmi (Kirkendall in sod., 2015), ki lahko podlubnike uporabijo zgolj kot prenašalce, lahko pa med njimi obstaja simbiotsko razmerje (Nève Repe in sod., 2013). Nekatere vrste teh organizmov lahko same privedejo do smrti gostitelja (npr. *Ophiostoma novo ulmi* in *O. ulmi* - holandska brestova bolezen na brestih), medtem ko druge zgolj prispevajo k njegovi hitrejši oslavitvi (Raffa in sod., 2015). Simbiotsko razmerje med mikroorganizmi lahko podlubnikom zagotavlja hrano za ličinke, omogoča uspešnejši boj proti obrambi drevesa in jih bolje ščiti pred patogeni ter nizkimi temperaturami (Hlásny in sod., 2019).

Uspešna kolonizacija podlubnikom omogoča reprodukcijo. Ta je odvisna od razmer v okolju (temperatura, dostopnost gostiteljev itd.). Če se razmere nenadno izboljšajo (npr. povišanje temperature, povečano število potencialnih gostiteljev), lahko populacija začne proizvajati več generacij na leto in eksponentno rasti (Raffa in sod., 2015; Biedermann in sod., 2019; Hlásny in sod., 2019). Če se v obdobju od začetka spomladanskega rojenja do konca razvoja prve generacije v eno past ulovi 7000 ali več osebkov, govorimo o prenamnožitvi ali gradaciji (Pravilnik o varstvu gozdov, 2009). Gradacije podlubnikov močno variirajo v obsegu. Do močnih povečanj lahko pride, če se spremeni vpliv dejavnikov, ki pospešujejo razvoj vrste oziroma se poveča število dreves z manjšo vitalnostjo ali se poveča število primerenih dreves za naselitev zaradi npr. zaradi vetroloma ali snegoloma, ki so njihova prehranska baza. Z rastjo populacije podlubnikov se praviloma poveča tudi stopnja kolonizacije in posledično odmiranje zdravih dreves. Drevesa med kolonizacijo odmirajo zaradi motenj preskrbe listnega aparata z vodo in hranili ter korenin s proizvedeno organsko biomaso (sladkorji), ki jih povzročajo podlubniki z vrtanjem rogov, in zaradi motenj v oskrbi z vodo, ki jih povzročajo okužbe z mikroorganizmi (Kirkendall in sod., 2015; Hlásny in sod., 2019).

Obsežne gradacije lahko z odmrtnjem velikega deleža dreves v ekosistemu privedejo do velikih spre-

memb v kroženju hranil, snovi in energije v ekosistemu (Edburg in sod., 2012; Mikkelsen in sod., 2013). Med drugim lahko vplivajo na vodni krog, kvaliteto vode, trajanje snežne odeje, količino vezanega ogljika v ekosistemu, kemijo tal. Vrste v gradaciji tako pridobijo na pomenu z ekološkega pa tudi ekonomskega in s socialnega vidika (Hlásny in sod., 2019).

Med najpogostejše razširjene vrste v Evropi spadajo osmerozobi smrekov lubadar (*Ips typographus*), šesterozobi smrekov lubadar (*Pityogenes chalcographus*), ostrozobi jelov lubadar (*Pityokteines spinidens*), zrnati jelov lubadar (*Cryphalus piceae*), veliki borov strženar (*Tomicus piniperda*) in mali borov strženar (*Tomicus minor*) (Ogris, 2010). Po škodah močno prevladuje *Ips typographus* (Vité, 1989; Schelhaas in sod., 2003; Marini in sod., 2012; Hlásny in Turčáni, 2013; Bentz in sod., 2019; Hlásny in sod., 2019).

Dejavnikom, ki vplivajo na dinamiko razvoja populacij podlubnikov, so bile posvečene mnoge študije, ki so praviloma dokazale vzajemni vpliv več dejavnikov (Morris in sod., 2018; Müller in sod., 2022; Hlásny in sod., 2019; Chisholm in sod., 2021). Najpogostejše je bil poročan vpliv dejavnikov, ki jih opisujemo v naslednjih poglavjih.

Podnebni in vremenski dejavniki

Količina padavin in temperatura zraka kompleksno in vzajemno vplivata na ranljivost sestojev na napade podlubnikov, saj se vplivi obojega kažejo tako na razvoju populacije in življenjskih procesih podlubnikov kot tudi na vitalnosti dreves (Müller in sod., 2022). Ker ta dva klimatska dejavnika pogosto delujeta povezano, je izključni vpliv posamičnega dejavnika težje preučevati in določiti (Rouault in sod., 2006; Vakula in sod., 2015). Prav tako lahko prihaja do zamika med delovanjem dejavnika in njegovim vplivom na povečanje škode (Marini in sod., 2017). Dinamika razvoja populacij je značilno povezana z razponom temperatur in trajanjem za razvoj podlubnikov ugodnih razmerah v okolju (Lombardero in sod., 2000; Bentz in sod., 2009). Določene študije poročajo o povezavi med količino padavin, njihovo časovno razporeditvijo in populacijo ter vplivom podlubnikov (de Groot in Ogris, 2019; Hansen in sod., 2023). Temperatura zraka in tal poleg pospeševanja evapotranspiracije, ki povečuje verjetnost nastanka sušnega stresa, neposredno vpliva tudi na preživetje podlubnikov prek zime (Marini in sod., 2017). Vzajemno delovanje obeh dejavnikov lahko privede do suše, ki je eden izmed ključnih dejavnikov za povečanje ranljivosti sestojev na napade podlubnikov (Bentz in sod., 2009; Marini in sod., 2017; de Groot in Ogris, 2019), a akutni sušni stres na dovzetnost sestojev ne vpliva enoznačno. Medtem ko

poudarjen sušni stres povečuje dovzetnost sestojev za napad podlubnikov, ekstremni sušni stres lahko vpliva tudi zaviralno, saj omejuje primernost gostiteljskih dreves (Netherer in sod., 2015). Zadostna preskrba z vodo po drugi strani zagotavlja nemoteno delovanje vseh obrambnih mehanizmov, ki drevesu zagotavljajo določeno stopnjo zaščite pred napadom podlubnikov (Franceschi in sod., 2005). Poleg suše tudi drugi moteči vremenski dejavniki (npr. veter, sneg in žled) značilno vplivajo na vpliv podlubnikov (Klopčič in sod., 2009; Marini in sod., 2017; de Groot in Ogris, 2019), saj le ti z nastankom različnih poškodb zmanjšajo vitalnost drevja, obenem pa z akumulacijo poškodovane drevnine ustvarjajo ugodne razmere za njihovo razmnoževanje in nadaljnjo kolonizacijo bolj vitalnih dreves v okolici (Steyerer in sod., 2014; Nordkvist in sod., 2023).

Drugi rastiščni dejavniki

Med študijami, ki preučujejo vpliv rastiščnih dejavnikov na ranljivost sestojev, lahko zasledimo ugotovitve o povezavi z ekspozicijo (Jurc in sod., 2006; de Groot in Ogris, 2019), nadmorsko višino (Williams in sod., 2008; Bentz in sod., 2010) in naklonom terena (Pérez Camacho in sod., 2013; de Groot in Ogris, 2019). Vsi ti dejavniki v povezavi z razlikami v sončnem obsevanju, otekanju vode in razlikah v temperaturi vplivajo na dostopnost vode, vitalnost dreves, izpostavljenost za delovanje motečih vremenskih dejavnikov in posledično možnost razvoja populacije žuželk in njihovo infestacijo dreves (Netherer in sod., 2019). Vpliv naklona se kaže v količini v tla infiltrirane vode, v količini površinskega odtoka padavinske vode, v hitrosti izpiranja hranil, občutljivosti tal za erozijo itd. (Pérez Camacho in sod., 2013; Scholten in sod., 2017). V splošnem velja povezava, da naj bi bila tla na rastiščih z manjšim naklonom bolj rodovitna (López-López, 2004; Scholten in sod., 2017), več avtorjev pa omenja pozitivno povezavo med rodovitnostjo in odpornostjo sestojev na napade podlubnikov (Jurc, 2011; Pérez Camacho in sod., 2013; Stereńczak in sod., 2020). Kljub temu, da večina študij povezuje boljšo oskrbo z vodo in hranili z višjo odpornostjo dreves pred napadi podlubnikov (Jactel in sod., 2012; Netherer in sod., 2015), pa določene študije kronično pomanjkanje vode in hranil povezujejo z večjo odpornostjo na akutne dogodke, ki so posledično za dobro preskrbljene sestoje večji stres (Netherer in sod., 2019; Nardi in sod., 2023).

Sestojne značilnosti

Med glavnimi sestojnimi dejavniki, ki vplivajo na dovzetnost sestojev za gradacije podlubnikov, lahko zasledimo predvsem starost sestojev in njihovo vitalnost,

lesno zalogo (v povezavi z njo tudi sestojno višino in temeljnico), gostoto, zmes, strukturo in globino krošenj (Bentz in sod., 2009; Klopčič in sod., 2009; Raffa in sod., 2015; Morris in sod., 2018; Hlásny in sod., 2019; Forzileri in sod., 2021). Starejši sestoji so pogosto manj vitalni in zato bolj dovzetni za napade podlubnikov (Klopčič in sod., 2009; Morris in sod., 2018). Lesna zaloga je povezana s starostjo in strukturo sestoja. Starejši sestoji z višjo lesno zalogo in gostejši enomerni sestoji so praviloma bolj dovzetni za gradacije podlubnikov (Bentz in sod., 2009; Klopčič in sod., 2009). Gostota vpliva tudi na konkurenco med drevesi in hitrost širjenja podlubnikov (Chisholm in sod., 2021). Ker je večina vrst podlubnikov specializirana za razvoj na različnih vrstah iz družine Pinaceae (Raffa in sod., 2015), je za dovzetnost sestojev pomemben tudi delež iglavcev. Večja gostota gostiteljev omogoča hitrejšo širjenje in potencialno višje škode (Hlásny in sod., 2019; Chisholm in sod., 2021). Glede strukture sestojev večina študij navaja višjo dovzetnost enomernih sestojev (Raffa in sod., 2015; Biedermann in sod., 2019), delež krošnje pa korelira zaradi povezave z gostoto sestoja (Chisholm in sod., 2021). Količina sanitarnega poseka smreke zaradi podlubnikov je v negativni korelaciji s številom drevesnih vrst oz. vrstno pestrostjo v sestoji oz. nizka dostopnost smreke povečuje odpornost gozdnega sestoja, ki jo omogoča vrstna pestrost dreves (de Groot in sod., 2023).

Vpliv gospodarjenja z gozdovi

Vpliv ukrepov, predvsem redčenj, je odvisen od intenzitete in kakovosti izvedbe ukrepa. Več avtorjev zagovarja pozitiven vpliv redčenj na zmanjšanje dovzetnosti sestojev za napade podlubnikov (zmanjšanje gostote, konkurence in posledično večja dostopnost virov ter večje krošnje, ki močneje transpirirajo) (Fetting in sod., 2007; Morris in sod., 2018; de Groot in sod., 2019), a isti avtorji obenem opozarjajo na potrebno načrtovano in primerno izvedbo ukrepov, ki lahko v primeru nepravilne izvedbe privedejo do razvoja bolezni, povečane dovzetnosti za druge motnje in posledični razvoj podlubnikov. Z načinom gospodarjenja lahko bistveno vplivamo na drevesno sestavo. Če z gospodarjenjem naravno drevesno sestavo spremenimo ali celo zamenjamo npr. v pretežno monokulturo, se na takšnih območjih povečuje dovzetnost gozdnih sestojev za napade podlubnikov, tj. pade njihova odpornost (Ogris, 2007; de Groot in sod., 2019). Nekateri avtorji (Klopčič in sod., 2009; de Groot in Ogris, 2019) navajajo pomembno povezavo med količino sanitarnega poseka v preteklosti in verjetnostjo namnožitve podlubnikov, kar nakazuje na povezano delovanje različnih dejavnikov naravnih motenj in dejstvo, da najrazličnejši, še

tako intenzivni ukrepi, pogosto ne zadostujejo (Grodzki in sod., 2006; Sproull in sod., 2017).

Patogeni dejavniki s poudarkom na jesenovem ožigu

Patogeni dejavniki so razširjeni v vseh gozdovih, njihov vpliv pa je odvisen od dejavnikov okolja (vključno z delovanjem drugih tipov motenj in podnebja) in lastnosti gostitelja (Cobb in Metz, 2017; Maček, 2008). Patogene dejavnike delimo na abiotske in biotske. Abiotski patogeni dejavniki so bolezenska stanja, ki nastajajo zaradi neugodnih okoljskih dejavnikov (npr. strupenih snovi v zraku, tleh ali vodi, spremembe v oskrbi z vodo itd.) (Teshome in sod., 2020). Biotski pa nastanejo kot posledica delovanja različnih vrst organizmov, ki jih delimo na glive, bakterije, viruse, parazitske cvetnice, ogorčice in druge mikroorganizme (Kautz in sod., 2017). Biotski patogeni lahko okužijo eno ali več vrst gostiteljev (Frankel in sod., 2012) in enega ali več delov gostitelja (krošnjo, korenine, deblo) (Santini in sod., 2013). Biotski patogeni lahko v različnem časovnem okviru drevo zgolj oslabijo (in povečajo njegovo ranljivost za delovanje drugih motečih dejavnikov) ali pa povzročijo odmrtnost gostitelja (Desprez-Loustau in sod., 2006). Sta pa njihova kolonizacija in učinek pogosto povezana z delovanjem drugih abiotskih in/ali biotskih dejavnikov, ki oslabijo drevesa. Pogost vektor prenosa biotskih patogenih dejavnikov do gostiteljskega drevesa so različne vrste žuželk (Frankel in sod., 2012).

Med najbolj škodljive invazivne tujerodne biotske patogene dejavnike v Evropi štejemo predvsem holandsko brestovo bolezen (*Ophiostoma-novo ulmi* in *O. ulmi*), jesenov ožig (*Hymenoscyphus fraxineus*), fitoftore (*Phytophthora* sp.), hrastovo pepelovko (*Erysiphe alphitoides*), kostanjev rak (*Cryphonectria parasitica*), borovo ogorčico (*Bursaphelenchus xylophilus*) in borov smolasti rak (*Fusarium circinatum*) (Eriksson in sod., 2019). V Sloveniji poleg naštetih pomembno vlogo igrata tudi avtohtoni vrsti mraznica (*Armillaria* sp.) in rdeča trohnoba korenin (*Heterobasidion* spp.) (Poročilo ..., 2023). Za namen naše raziskave bomo podrobneje opisali jesenov ožig, saj ta dejavnik v Sloveniji prispeva največji delež k skupni količini sanitarnega poseka zaradi biotskih tipov motenj, če odštejemo vpliv podlubnikov (Poročilo ..., 2023).

V 90. letih 20. stoletja se je predvsem v severni Evropi začel pojavljati trend hitrega odmiranja velikega jesena (*Fraxinus excelsior*), ki se je kasneje razširil po celotni Evropi (Bakys in sod., 2009). Pojav so najprej povezovali z različnimi patogenimi dejavniki (npr. *Armillaria* spp.) in ga šele kasneje povezali z delovanjem vrste *Hymenoscyphus fraxineus* (Hauptman, 2011).

Vrsta je bila prvič opisana leta 2006 na Poljskem (Kowalski, 2006), še istega leta pa so jo prvič zaznali tudi v Sloveniji (Ogris, 2008a). Trenutno je razširjena po celotni državi in povzroča hitro odmiranje velikega in poljskega jesena (Hauptman, 2020). Gre za tujerodno invazivno vrsto glive, ki izvira iz Azije, kjer pa okužuje izključno liste tam živečih vrst jesena in povzroča škodo, ki so v primerjavi s trenutno epidemijo te bolezni v Evropi zanemarljive (McMullan in sod., 2018).

Jesenov ožig se lahko širi z askosporami, ki jih prenaša veter in te okužijo liste (Kraj in sod., 2012), obstajajo pa tudi domneve o prenosu prek lenticel na deblu (Husson in sod., 2012) ali micelija v tleh (Fones in sod., 2016). Jesenov ožig prizadene osebkke vseh starosti in povzroči hitro odmiranje. Simptomi okužbe so venenje in odpadanje listja, nekroze listja, listnih pecljev in skorje, odmiranje in sušenje poganjkov ter nastanek rakavih ran na poganjkih in vejah (Hauptman, 2011). Posledica poškodb je odmiranje krošnje, ki jo lahko spremlja razvoj adventivnih poganjkov, ali odmiranje koreninskega sistema, ki je pogosto povezano z delovanjem mraznice (*Armillaria* spp.) in poleg odmiranja povzroči tudi nestabilnost sestojev (Hauptman, 2020). Poleg mraznice se gliva *Hymenoscyphus fraxineus* pogosto pojavlja skupaj z drugimi vrstami gliv in jesenovimi podlubniki, ki nastopajo kot sekundarni škodljivci (Turbé in sod., 2012; Hauptman, 2014). Osebkke gostiteljskih dreves se zaradi genetskih razlik razlikujejo v dovzetnosti za okužbo in kasnejšimi poškodbami. Medtem ko so določeni genotipi zelo dovzetni, pa drugi kažejo popolno odpornost (Turbé in sod., 2012; Enderle, 2019).

Na razvoj in širjenje bolezni vplivajo različni klimatski, rastiščni in sestojni dejavniki. Med ključne klimatske dejavnike spada temperatura (Enderle, 2019; Hauptman, 2014). Razvoj vrste *Hymenoscyphus fraxineus* je namreč pri temperaturah nad 30 °C močno oviran (Hauptman, 2020). Toplejšim poletjem, ki so v zadnjem obdobju značilna za naš prostor, zato pripisujejo zaslugo za nižje škode v primerjavi s prvotnimi lokacijami na severu (Hauptman, 2020). Pomembno vlogo pripisujejo tudi vlagi (Hauptman, 2014; Skovsgaard in sod., 2017; Enderle, 2019), zasenčenosti (Ogris, 2008b) in matični podlagi (Skovsgaard in sod., 2017). Načeloma velja, da najmanj poškodb pretrpijo sestoji na sušnih, toplih in osončenih karbonatnih legah (Hauptman, 2020), ki prej olistajo (Bakys in sod., 2013).

Med sestojnimi dejavniki so študije pokazale vpliv starosti osebkov, saj naj bi pri starejših osebkkih bolezen napredovala počasneje (Skovsgaard in sod., 2017), in drevesne sestave, saj se okužba širi bistveno hitreje v sestojih z višjim deležem jesena (Skovsgaard in sod., 2017).

Jesenov ožig kot motnja na delovanje ekosistemov deluje kompleksno in večplastno. Na eni strani gre za motnjo, ki deluje selektivno in direktno vpliva izključno na eno drevesno vrsto. Z vidika te vrste ima zelo visok učinek, saj bolezen letalno prizadene večino osebkov določene vrste (Broome in Mitchell, 2017; Schei in sod., 2024). Primarni moteči dejavnik hkrati posredno vpliva tudi na ekosistem prek spremenjenih razmer za uspevanje vrst, ki so odvisne od razširjenosti jesenov v ekosistemu (Hultberg in sod., 2020; Schei in sod., 2024). Vpliv jesenovega ožiga je odvisen tudi od drugih prisotnosti motenj, saj pogosto vpliva na sestoe, v katerih jesen uspeva skupaj z bresti, ki pa je prav tako v zadnjem času izpostavljen okužbam s holandsko boleznijo brestov (*Ophiostoma ulmi* in *O. novo-ulmi*) (Ogris, 2018; Hultberg in sod., 2020). Vpliv jesenovega ožiga se posledično kaže tudi na spremenjeni količini odmrle lesne biomase in drugih virov, ki se sproščajo s propadom okuženih dreves. V okoljih, kjer je jesen pomembna gospodarska vrsta, utegne jesenov ožig pomembno vplivati tudi na lesno predelovalno industrijo (Clark in Webber, 2017), saj spremembe v dobavi surovin utegnejo posledično vplivati na upravljalške odločitve glede nadaljnjih ukrepov v gozdovih. Na podlagi naštetih dejstev lahko vidimo, kako navidezno enostavne in vrstno selektivne motnje kompleksno vplivajo na razvoj ekosistemov.

Suša

Suša je motnja, ki je lahko posledica nizke količine padavin, visokih temperatur ali najpogostejše kombinacije obojega. Lahko povzroča odmiranje osebkov kot samostojna motnja, pogostejše pa suša deluje v interakciji z drugimi dejavniki in motnjami, kot so požari in gradacije žuželk (Rogers, 1996). Vpliv suše se zaradi vpliva človekovega gospodarjenja z gozdovi (npr. sprememba vrstne sestave, akumulacija biomase, melioracije) spreminja. Domnevamo, da utegne biti suša eden ključnih dejavnikov, na katerega utegnejo vplivati podnebne spremembe, ta vpliv pa se lahko posredno prenese tudi na delovanje drugih dejavnikov in motenj (Loehman in sod., 2018).

Poplave

Vzrok za poplave so povečane padavine ali spremembe v odtekanju vode (npr. hitro taljenje ledu ali snega, površinsko odtekanje vode zaradi zamrznjenih tal, zajezev vodotokov biotskega ali abiotskega izvora). Vpliv poplav na ekosisteme je odvisen od njihove pogostosti in trajanja. Na lokacijah, kjer se poplave dogajajo redko, lahko dogodek z relativno nizko intenziteto privede do zelo visoke stopnje poškodovanosti. V nasprotnem primeru pa na lokacijah, kjer so popla-

ve pogoste in so jim (drevesne) vrste prilagojene, so poplavni dogodki dejavnik, ki tem vrstam omogoča konkurenčno prednost in dotok novih hranil (DeLong in sod., 2013). Nenavadno dolgotrajne poplave lahko povzročijo velikopovršinske poškodbe in motnje ekosistemov, ki so poplavam sicer prilagojeni. Takšen primer je bila dolgotrajna poplava v Črnem logu leta 2015, kjer je prišlo do množičnega odmiranja črne jelše (*Alnus glutinosa*) zaradi zmanjšane odpornosti dreves in kombinacije biotskih dejavnikov, kot so fitoftore in mraznice (Piškur in sod., 2016).

Ogenj

Vpliv ognja oziroma požarov je eden izmed najbolj raziskanih tipov motenj v ekologiji (Li in sod., 2023), saj je ogenj globalno najpomembnejši dejavnik za nastanek naravnih motenj (Schelhaas in sod., 2003). Ogenj deluje v močni povezavi z drugimi dejavniki motenj, ki povzročijo povečanje gorljive snovi v ekosistemu (npr. suša, gradacije žuželk, veter, izbruhi bolezni) (Rogers, 1996). Vpliv ognja se močno razlikuje med biomi. Medtem ko je v borealnih gozdovih ogenj poleg vetra in podlubnikov eden ključnih dejavnikov za nastanek motenj in povzroča dogodke z visoko intenziteto, velikim prostorskim obsegom in popolno odstranitvijo vegetacije (McCarthy, 2001; Loehman in sod., 2018), pa je v drugih biomi, kot so deževni gozdovi tako zmernega kot tropskega območja, ogenj dejavnik z manjšim ali celo neznatnim vplivom (Cochrane, 2011). Na vlogo ognja močno vpliva tudi človek, ki s svojim gospodarjenjem vpliva tako z zaviranjem njegovega delovanja (vpliv na pogostost) kot tudi z akumulacijo gorljive biomase, ki ostaja v gozdu (vpliv na intenziteto) (Steel in sod., 2015). Obstajajo domneve, da bodo, podobno kot na delovanje suše, tudi na delovanje ognja močno vplivale podnebne spremembe, ki bi utegnile povečati vpliv ognja celo v biomi, kjer ta do sedaj ni imel večje vloge (Cochrane, 2011; Juárez-Orozco in sod., 2017).

Sneg in led

Snegolomi in žledolomi so motnje, ki so značilne za zmerni pas severne poloble, kjer nastajajo v kombinaciji značilnih vremenskih dejavnikov in lahko v gozdovih povzročajo prostorsko razpršeno in neenakomerno poškodovanost sestojev (Lafon, 2016; Nagel in sod., 2017). Ker so določene drevesne vrste bolj dovzetne za poškodbe po snegu in žledu kot druge (Nykänen in sod., 1997; Nagel in sod., 2015; Klopčič in sod., 2020), lahko obe motnji pomembno vplivata na vrstno sestavo in zgradbo sestojev (Fischer in sod., 2013). V primerjavi z ognjem načeloma sneg in žled povzročata nižje stopnje poškodovanosti gozdov, saj le redko privedejo

do popolne odstranitve drevesne vegetacije na večjih območjih (Lafon, 2016). Obenem pa lahko na dolgi rok močno vplivajo na razvoj gozdov in gospodarjenje z njimi, saj so poškodovani sestoji kasneje bolj dovzetni za delovanje drugih tipov motenj (npr. suše ali žuželk) (Collin, 2013; Nagel in sod., 2017).

Geomorfološki pojavi

Med najpogostejše geomorfološke dejavnike, ki povzročajo poškodbe dreves in sestojev v zmernem pasu, spadajo zemeljski in snežni plazovi, skalni podori, drobirski tokovi in hudourniški izbruhi (Stoffel in sod., 2014; Konjar in sod., 2021). Ti dejavniki imajo zelo široko amplitudo intenzitete, prostorske razširjenosti in stopnje poškodovanosti, ki jo povzročijo. Lahko gre zgolj za manjše dogodke, ki v določenih razmerah celo izboljšajo rastne razmere (Konjar in sod., 2021), ali pa za večje dogodke, ki uničijo celotne sestoje, trajno spremenijo lastnosti rastišča (erozija tal) ali pa celo trajno preprečujejo razvoj vegetacije na določenem območju (primer lavinskih poti). Večini geomorfoloških dejavnikov (z izjemo potresov in vulkanizma) je skupno to, da delujejo zgolj na pobočjih oziroma v njihovi bližini, gonilo večine je namreč gravitacija (Rogers, 1996).

Vpliv rastlinojede divjadi

Vpliv rastlinojede divjadi delimo na objedanje zaradi paše, lupljenje in drgnjenje ob guljenju rogovja in/ali označevanju teritorija. Večjo škodo v gozdu povzroča predvsem objedanje, lokalno pa lahko tudi lupljenje skorje določenih drevesnih vrst (smreka, veliki jesen). Divjad z objedanjem vpliva na zgradbo in strukturo ekosistema, predvsem na nabor vrst in združb, ki uspevajo v ekosistemu (Motta, 1996; Heikkilä in sod., 2003; Klopčič in sod., 2010; Szwagrzyk in sod., 2020). Pašne živali v gozdovih ohranjajo odprte površine, z objedanjem poganjkov pa lahko povzročijo spremembo vrste sestave gozdov, saj v primerih, ko je objedanje intenzivno, bolje uspevajo hitrorastoče, praviloma svetlo-ljubne vrste (Rogers, 1996). Je pa stopnja objedenosti podmladka drevesnih vrst odvisna od priljubljenosti vrste za objedanje in obilja podmladka te vrste (Motta, 1996). Zato je vpliv delovanja divjadi na razvoj gozdov odvisen tako od razširjenosti in gostote populacij različnih vrst rastlinojede divjadi kot tudi od delovanja drugih dejavnikov (npr. delež mladja, vrstna sestava) (Klopčič in sod., 2010; Fischer in sod., 2013). Objedanje zaradi paše je lahko tudi sekundarni vpliv človekovega delovanja, ko gre za pašo domačih živali. Dober vpogled v vlogo velike parkljaste divjadi pri razvoju gozdov in s tem povezano problematiko pri gospodarjenju z gozdovi ponuja članek, ki so ga pripravili Roženber-

gar in sod. (2017). Navedeni članek poleg opisa vloge velike parkljaste divjadi pri razvoju gozdov in njenega posledičnega vpliva na doseganje gozdogospodarskih ciljev ponuja tudi pregled stanja, povezanega z vplivom velike parkljaste divjadi na razvoj gozdov v Sloveniji.

Človekova raba gozda

Intenziven človeški vpliv na zgradbo krajine sega v začetek holocena in se ujema s pojavom trajne kmetijske naselitve (Daru in sod., 2021; Miedaner in Garbelotto, 2024). Človek je gozdove krčil z namenom pridobivanja kmetijske zemlje, lesa kot energenta in gradbenega materiala (Kaplan in sod., 2009). Intenziteta krčitev se je zaradi rasti človeške populacije, posledične rasti potreb in tehnološkega razvoja stopnjevala do 19. stoletja, ko se je pričel razvoj strukturiranih praks načrtovanja gospodarjenja z gozdovi (Vancura, 2020). Kljub temu človekova raba gozdov v globalnem smislu, poleg podnebnih sprememb, še vedno ostaja najintenzivnejša mo-tnja, ki vpliva na razvoj gozdov (Fischer in sod., 2013).

Človeka od nekdaj pri njegovih migracijah spremlja-j o tudi različni rastlinski in živalski organizmi, ki vsto-pajo v ekosisteme, v katerih so alohtoni (Jogan in sod., 2012). Medtem ko se nekateri organizmi v ekosisteme vključijo brez vpliva na obstoječe procese in strukturo (ti. tujerodne vrste), drugi lahko s svojo konkurenčno prednostjo povzročijo velike spremembe, upočasnijo, izrinejo ali pa celo povsem uničijo populacije avtohto-nih vrst (ti. invazivne tujerodne vrste) (Fischer in sod., 2013). Prenos organizmov se je s pogostejšim potova-njem in transportom dobrin v sodobnem času močno povečal. Zaradi zavedanja negativnih posledic prenosa tujerodnih vrst so bili vzpostavljeni sistemi, ki ta pro-ces preprečujejo oziroma ga nadzorujejo (European Commission, 2024; Invazivne ..., b. l.).

6 VPLIV PODNEBNIH SPREMOMB NA REŽIME NARAVNIH MOTENJ

6 IMPACT OF CLIMATE CHANGE ON NATURAL DISTURBANCE REGIMES

Ocenjujejo, da so naravne motnje v povprečju za-dnjih 70 let na nivoju Evropske unije k skupnemu volu-mnu poseka prispevale prek $43,8 \times 10^6 \text{ m}^3$ letno, vpliv naravnih motenj pa se je predvsem v obdobju zadnjih 20 let znatno povečeval (Patacca in sod., 2023). Različ-ne študije potrjujejo vpliv podnebnih sprememb na po-večan obseg in verjetnost pojavljanja motenj (Seidl in sod., 2011; Forzieri in sod., 2021). Seidl in sod. (2014) ocenjujejo, da se vpliv motenj v Evropi na letni ravni po-večuje za $0,91 \times 10^6 \text{ m}^3$ lesa, kar utegne močno vplivati na potencialno količino ogljika, ki ga lahko vežejo goz-dni ekosistemi (Patacca in sod., 2023), kar pa bi lahko

še dodatno (negativno) vplivalo na potek razvoja pod-nebnih sprememb (Zhang in sod., 2015). Pričakujejo, da bodo imele podnebne spremembe tudi v prihodnje pomemben in raznolik vpliv na različne druge pro-ce-se v gozdnih ekosistemih (Seidl in sod., 2017). Medtem ko se na eni strani pričakuje povečana produktivnost določenih ekosistemov, v katerih bodo okoljski dejav-niki to omogočali (Nabuurs in sod., 2002; Boisvenue in Running, 2006), pa se v drugih ekosistemih pričakujejo tako kronične kot tudi akutne spremembe, ki utegnejo negativno vplivati na vitalnost in produktivnost ekosi-temov, tako prek sprememb v dostopnosti različnih virov v okolju kot tudi prek sprememb v režimih mo-tenj (Spathelf in sod., 2014). Vse našteje spremembe utegnejo vplivati tudi na uspešnost trajnostnega zago-tavljanja vseh ekosistemskih storitev, ki jih družbi za-gotavljajo gozdni ekosistemi (Patacca in sod., 2023).

Med znanstveniki prevladuje mnenje, da bodo pod-nebne spremembe na ekosisteme vplivale predvsem s spreminjanjem temperature, dostopnostjo vode (npr. pogostejše poletne suše, ki vodijo do pogostejšega suš-nega stresa in primernejših razmer za razvoj škodljivi-h biotskih dejavnikov) ter pogostostjo in intenziteto pojavljanja biotskih in abiotskih motenj (Maroschek in sod., 2009; Spathelf in sod., 2014; Seidl in sod., 2017). Seidl in sod. (2011) nadalje ocenjujejo, da so za pove-čanje vpliva naravnih motenj trenutno poleg podnebnih sprememb odgovorne tudi antropogene indicirane spremembe v vrstni sestavi in strukturi sestojev (npr. pospeševanje iglavcev, povečevanje lesnih zalog, spre-membe v frekvenci požarov). Hkrati pa obstajajo tudi domneve, da dolgoročno utegnejo spremembe podne-bja vplivati na razvoj ekosistemov v smeri večje prilago-ženosti, ki v določenih primerih utegne vpliv narav-nih motenj tudi omejiti (Seidl in sod., 2017).

Različni abiotski dejavniki na populacije drevesnih vrst ključno vplivajo predvsem na mejah areala, kjer lahko postanejo omejujoč dejavnik. Zato se največji vpliv podnebnih sprememb pričakuje predvsem na skrajnih mejah areala (Dale in sod., 2009). Dvigovanje temperature bo imelo različen vpliv na kroženje vode v okolju in povečanje intenzitete ekstremnih vremen-skih pojavov. Tako je možno pričakovati pogostejše in intenzivnejše motnje, povezane s spremenjenim režimom padavin (tj. poplave, suše, požari), kot tudi motnje, ki nastajajo kot posledica ekstremnih visoko-energetskih vremenskih pojavov (tj. orkani, vetrolomi, tornadi, snežni viharji, poplave itd.) (Overpeck in sod., 1990; Subramanian in sod., 2019). Nasprotno pa lahko zasledimo tudi napovedi sprememb v smeri manjših intenzitet in nižje frekvence pojavljanja motenj (npr. napovedi redkejših požarov in manjših verjetnosti

vetrolomov) (Flannigan in sod., 1998; Takano in sod., 2016), kar nekateri pripisujejo vzajemnemu vplivu genetske pestrosti in spremenjenosti sestojev na njihovo odpornost (Spittlehouse in Stewart, 2003; Koch in sod., 2009; Jandl in sod., 2019). To le še poudarja dejstvo, da poskušamo napovedati potek dogodkov, katerih delovanja in dejavnikov, ki vplivajo nanje, še ne poznamo dovolj (Seidl in sod., 2017).

Pri preučevanju vpliva podnebnih sprememb na pojav vetrolomov več študij napoveduje največje spremembe predvsem na območjih, ki imajo trenutno nižjo temperaturo in višjo nadmorsko višino (Wohlgemuth in sod., 2008; Klaus in sod., 2011). Študije napovedujejo predvsem višjo ranljivost sestojev, katerih stabilnost je trenutno odvisna od trajanja zamrznjenosti tal (Pelto-la in sod., 2000; Saad in sod., 2017), pa tudi povečanje ranljivosti zaradi povišanja hitrosti vetra, pogostejšega pojavljanja močnejših vetrov (Blennow in Olofsson, 2008; Cheng in sod., 2014) in večje količine padavin (Seidl in sod., 2017; Forzieri in sod., 2021). Glede vpliva podnebnih sprememb na hitrosti vetra si študije niso enotne (Saad in sod., 2017; Seidl in sod., 2017).

Bentz in Jönsson (2015), ki sta preučevala spremembe v ranljivosti sestojev zaradi gradacij podlubnikov in defoliorjev, kot ključni faktor za povečanje ranljivosti postavljata v ospredje povišanje temperatur zraka in zmanjšanje količine padavin oziroma spremembe padavinskega režima in s tem zmanjšanje dostopnosti vode. Višje temperature v zimskem času utegnejo na ranljivost sestojev vplivati prek večje verjetnosti za zimsko preživetje žuželk in drugih bolezenskih dejavnikov (Lombardero in sod., 2000; Maroschek in sod., 2009; Goodsman in sod., 2018), višje temperature in manjša količina padavin v času rastne dobe pa utegnejo vplivati na hitrejše razmnoževanje in širitev različnih vrst žuželk in patogenov v višje nadmorske višine (Maroschek in sod., 2009; Bentz in sod., 2010; Cudmore in sod., 2010; Jactel in sod., 2019) ter istočasno zmanjšanje sposobnosti obrambe gostiteljev (Bentz in Jönsson, 2015; Biedermann in sod., 2019). Povečanje koncentracije CO₂ v atmosferi utegne vplivati predvsem na razvoj defoliorjev, med katerimi se določene vrste utegnejo na to odzvati s povečanjem deleža škod zaradi nižje kvalitete hrane, medtem ko se utegne razvoj drugih vrst zaradi istega vzroka upočasniti, njihova mortaliteta pa povečati (Battisti, 2004). Zvišanje temperature in nižja količina padavin v poletnem času pa bi lahko zmanjšala problematiko odmiranja velikega jesena zaradi jesenovega ožiga, saj višje temperature in nižja vlažnost vrsti *Hymenoscyphus fraxineus* ne ustrezata (Hauptman, 2014; Grosdidier in sod., 2018; Enderle, 2019).

7 VPLIVI NARAVNIH MOTENJ NA GOSPODARJENJE Z GOZDOVI

7 IMPACTS OF NATURAL DISTURBANCES ON FOREST MANAGEMENT

Veter po celotni Evropi trenutno močno ogroža predvsem starejše zasmrečene sestoje z visoko lesno zalogo, rastoče na tleh, ki zadržujejo večji delež vode (glinena in glejna tla) ter talnih podlagah, ki onemogočajo razvoj globljega koreninskega sistema (Dhubháin in Farrelly, 2018). Ker je delež tovrstnih sestojev v Evropi zelo visok (Honkaniemi in sod., 2020), se bo verjetno moteči vpliv vetra na gospodarjenje v prihodnje zaradi vpliva podnebnih sprememb na režime motenj še stopnjeval. Še bolj bodo izpostavljeni sestoji, ki ne bodo pravilno gospodarjeni (Dhubháin in Farrelly, 2018). Pri gospodarjenju z gozdovi se bo treba izogibati ustvarjanju ostrih (notranjih in zunanjih) gozdnih robov, pravokotnih na smer vetra, in zamujenim redčenjem (Dhubháin in Farrelly, 2018; Mitchell, 1995; O'Hara in Ramage, 2013). Poleg načinov gospodarjenja z obstoječimi sestoji se bodo gozdarski upravitelji v prihodnosti verjetno vse pogosteje spoprijemali tudi z vprašanjem sanacije škod z izvajanjem sanitarnih sečenj (Kärhä in sod., 2018). Ker se v Evropi pogosto že pojavlja, da škodni dogodki zaradi vetrolomov prese-gajo kapacitete proizvodnih sposobnosti (npr. primanjkljaj primerno usposobljenih, kvalitetnih izvajalcev) (Odenthal-Kahabka, 2020), bodo morali upravitelji v prihodnje vse pogosteje odločati o tem, katera vetrolomna območja bodo sanirali prioriteto, katera kasneje in katera pustiti nesansirana in jih prepustiti naravnemu razvoju. Tako sanitarni posek kot tudi prepustitev gozda naravnemu razvoju pomenita odmik od optimalnega gospodarjenja z ekonomskega in ekološkega vidika (Kärhä in sod., 2018), ne bo pa to nujno v večji meri vplivalo na druge funkcije, kot sta npr. varovalna funkcija in funkcija ohranjanja biotske raznovrstnosti (Waldron in sod., 2013; Thorn in sod., 2014; Wohlgemuth in sod., 2017). Pomembno vlogo pri načrtovanju gospodarjenja bo igralo tudi predvidevanje režima motenj v (bližnji in daljni) prihodnosti in priprava strategij za spoprijemanje z njimi (Ficko in sod., 2019; Stathers in sod., 1994). Kljub temu, da še vedno nimamo dovolj podatkov o lokalnih (maksimalnih) hitrostih vetra in mejnih vrednostih, pri preseganju katerih vetrolomi nastanejo, pa so na podlagi drugih vplivnih dejavnikov že nastali mnogi modeli, ki nam pomagajo predvideti ogroženost različnih sestojev in gozdnih tipov (Quine in White, 1992; Ruel in sod., 1997; Gardiner in sod., 2008; Mitchell in Ruel, 2015).

Vpliv gradacij podlubnikov na gospodarjenje je v mnogih pogledih podoben vplivu vetrolomov, saj moč-

no vpliva na potrebo po opravljanju sanitarnih sečenj (Thorn in sod., 2014). Sanitarna sečnja je eden najpogostejše uporabljenih ukrepov za preprečevanje širjenja podlubnikov (Wohlgemuth in sod., 2017; Leverkus in sod., 2021), kljub njeni široki uporabi pa določene študije kažejo, da njeno nepopolno opravljanje (ki je vprašljivo tudi iz ekološkega vidika) ne zagotavlja želenega uspeha pri zaustavitvi širjenja podlubnikov (Dobor in sod., 2020a). Študije glede ekološkega vpliva sanitarnih sečenj niso enotne (Royo in sod., 2016), treba pa je poudariti, da so sanitarne sečnje pomemben ukrep za ohranjanje ekonomskega donosa gozdov in posledično način za blaženje finančnih posledic naravnih motenj za družbo (Kärhä in sod., 2018).

Tako v primeru podlubnikov kot tudi vetrolomov večina študij nakazuje na pomen prihodnjega spreminjanja drevesne sestave k bolj naravni (manjši delež iglavcev, predvsem smreke, nižje lesne zaloge, manjše gostote in višine sestojev) kot ključnega dejavnika, ki bo vplival na zmanjševanje ogroženosti sestojev (Schütz in sod., 2006; Dobor in sod., 2020b; Honkanieni in sod., 2020).

Jesenov ožig močno vpliva na gospodarjenje s sestopi jesena, saj je na določenih lokacijah prišlo celo do odmrtnosti 60 % jesenov (Coker in sod., 2019). Pri jesenovem ožigu je preprečevanje širjenja praktično nemogoče (Turbé in sod., 2012), smiselno je zgolj spodbujanje odpornih osebkov, ki poskrbijo za nadaljnjo reprodukcijo (Hauptman, 2014). Pomemben je tudi nadzor pri prenosu gozdnega reprodukcijskega materiala in drugih gozdnih proizvodov, v prihodnosti pa bodo pomembno vlogo pri gospodarjenju igrale tudi metode, namenjene prepoznavanju odpornih osebkov (Bakys in sod., 2009; Turbé in sod., 2012).

8 ZAKLJUČKI

8 CONCLUSIONS

Naravne motnje so zaradi svoje pomembne vloge v procesu delovanja in razvoja ekosistemov izziv tako za raziskovalce kot tudi upravljalce gozdnih ekosistemov (Seidl in sod., 2017). Pomen preučevanja naravnih motenj se povečuje tudi s povečevanjem in diverzifikacijo potreb po funkcijah gozdov oziroma ekosistemskih storitvah, ki jih gozdovi zagotavljajo družbi. Zaznani globalni in lokalni trendi povečevanja intenzitete delovanja in vpliva naravnih motenj (Patacca in sod., 2023; Altman in sod., 2024; Timber, 2024), kot so npr. veter in podlubniki, nakazujejo potrebo po nadaljnjem raziskovalnem in strokovnem delu na področju razvoja razumevanja delovanja naravnih motenj in razvoja upravljalških praks, ki vključujejo ukrepe, namenjene zagotavljanju vseh funkcij gozdov. Kompleksnost in varia-

bilnost delovanja posameznih dejavnikov za nastanek naravnih motenj, njihovih interakcij in posledičnega vpliva naravnih motenj na razvoj gozdnih ekosistemov ponujata širok nabor raziskovalnih izzivov in spodbuja raziskovalne napore. Podnebne spremembe še dodatno aktualizirajo to področje in poudarjajo nujno po celostnem razumevanju delovanja različnih dejavnikov na gozdne ekosisteme in njihove vloge znotraj režima motenj v posameznem ekosistemu. Le celostno razumevanje stanja in sprememb namreč omogoča razvoj politik in upravljalških praks, ki oblikujejo sistem razmeram prilagojenega, trajnostnega in večnamenskega upravljanja z gozdnimi ekosistemi (Patacca in sod., 2023).

9 POVZETEK

9 SUMMARY

Natural disturbances are among the key factors affecting the development of forest ecosystems, their structure and functioning, and their biological and structural diversity. Consequently, the impact of natural disturbances is reflected in the provision of forest ecosystem services. Due to the effects of climate change, the role of natural disturbances in the development of forest ecosystems is increasing. This paper, therefore, analyses the functioning of natural disturbances, their importance for ecosystems and their impact on forest management. The paper is an updated extension of a fundamental review paper on the role and importance of natural disturbances for the development of forest ecosystems and for sustainable, close-to-nature, multi-purpose forest management (Anko, 1993).

The first section focuses on the terminology and theoretical background of the role of natural disturbances in forest ecosystems. It analyses various definitions of natural disturbances found in the scientific literature, introduces concepts such as disturbance regimes, ecosystem resilience and successional dynamics, and highlights different aspects of the interactions between natural disturbances and ecological processes, focusing on the interactions between biotic and abiotic factors in the long-term development of forests.

The second section analyses the specific drivers of natural disturbances, focusing on windthrows and bark beetle infestations. Windthrows occur as a result of extreme weather events that exceed the resilience of trees and stands. The extent of damage caused by windthrows is influenced by topographic, soil, stand and climatic factors. The resulting canopy gaps facilitate natural regeneration but also increase the susceptibility of stands to secondary disturbances such as bark beetle infestations. The latter is a complex phenomenon strongly linked to the vigour of host trees, climatic

conditions and interactions with other organisms and disturbance factors. Bark beetle infestations can lead to widespread changes in forest ecosystem structure and functioning, affecting processes such as nutrient cycling, the water regime and carbon sequestration.

In addition to ecological aspects, the paper also highlights the impact of natural disturbances on forest management. Adapting management strategies is key to maintaining the stability and resilience of forest ecosystems and ensuring the sustainable provision of all forest ecosystem services. Sustainable management requires an understanding of natural disturbances dynamics, the development and implementation of adaptation measures, and the reconciliation of economic and ecological objectives. A comprehensive understanding of the processes associated with natural disturbances enables the development of effective strategies to mitigate their negative impacts and increase forest resilience in the future.

VIRI

REFERENCES

- Abella S., Schetter T., Jaeger J., Brewer L., Menard K., Gallaher T., Diver J., Sprow L. 2018. Resistance and Resilience to Natural Disturbance during Ecological Restoration. *Ecological Restoration*, 36: 284-294. <https://doi.org/10.3368/er.36.4.284>
- Altman J., Fibich P., Trotsiuk V., Altmanova N. 2024. Global pattern of forest disturbances and its shift under climate change. *Science of The Total Environment*, 915: 170117. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.170117>
- Anko B. 1993. Vpliv motenj na gozdni ekosistem in na gospodarjenje z njim. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 42: 85-109.
- Armstrong R.A. 1988. The effects of disturbance patch size on species coexistence. *Journal of Theoretical Biology*, 133, 2: 169-184. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(88\)80003-1](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(88)80003-1)
- Attwill P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63, 2/3: 247-300.
- Bakys R., Vasaitis R., Barklund P., Ihrmark K., Stenlid J. 2009. Investigations concerning the role of *Chalara fraxinea* in declining *Fraxinus excelsior*. *Plant Pathology*, 58, 2: 284-292. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2008.01977.x>
- Bakys R., Vasaitis R., Skovsgaard J.P. 2013. Patterns and severity of crown dieback in young even-aged stands of European ash (*Fraxinus excelsior* L.) in relation to stand density, bud flushing phenotype, and season. *Plant Protection Science*, 49, 3: 120-126. <https://doi.org/10.17221/70/2012-PPS>
- Battisti A. 2004. Forests and climate change - lessons from insects. *iForest*, 1, 1: 1-5. <https://doi.org/10.3832/ifer0210-0010001>
- Bentz B., Allen C.D., Ayres M., Berg E., Carroll A., Hansen M., Hicke J., Joyce L., Macfarlane W., Munson S., Negrón J., Paine T., Powell J., Raffa K., Régnière J., Reid M., Romme B., Seybold S.J., Six D., Tomback D., Vandygriff J., Veblen T., White M., Witcosky J., Wood D. 2009. Bark beetle outbreaks in Western North America: causes and consequences: beetle bark symposium, Snowbird Utah 2005. Bentz B (ur.). Salt Lake City, UT, University of Utah Press. https://www.fs.usda.gov/rm/pubs_other/rmrs_2009_bentz_b001.pdf%20. (21. 2. 2026).
- Bentz B., Jönsson A. 2015. Modeling bark beetle responses to climate change. V: *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*. Vega F.E., Richard F.H. (ur.). Academic press: 533-553. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00013-7>
- Bentz B.J., Jönsson A.M., Schroeder M., Weed A., Wilcke R.A.I., Larsson K. 2019. *Ips typographus* and *Dendroctonus ponderosae* models project thermal suitability for intra- and inter-continental establishment in a changing climate. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2: 1-17. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00001>
- Bentz B.J., Régnière J., Fettig C.J., Hansen E.M., Hayes J.L., Hicke J.A., Kelsey R.G., Negrón J.F., Seybold S.J. 2010. Climate change and bark beetles of the Western United States and Canada: direct and indirect effects. *BioScience*, 60: 602-613. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.6>
- Biedermann P.H.W., Müller J., Grégoire J.-C., Gruppe A., Hagge J., Hammerbacher A., Hofstetter R.W., Kandasamy D., Kolarik M., Kostovcik M., Krokene P., Sallé A., Six D.L., Turrini T., Vanderpool D., Wingfield M.J., Bässler C. 2019. Bark beetle population dynamics in the anthropocene: challenges and solutions. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 10: 914-924. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.002>
- Björklund N., Carroll A.L., Lindgren B.S. 2010. Climate change and range expansion of an aggressive bark beetle: evidence of higher beetle reproduction in naïve host tree populations. *Journal of Applied Ecology*, 47, 5: 1036-1043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01848.x>
- Blennow K., Olofsson E. 2008. The probability of wind damage in forestry under a changed wind climate. *Climatic Change*, 87, 3: 347-360. <https://doi.org/10.1007/s10584-007-9290-z>
- Boisvenue C., Running S.W. 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12, 5: 862-882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x>
- Bormann F.H., Likens G. 1994. Pattern and process in a forested ecosystem: disturbance, development and the steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. New York, Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-6232-9>
- Broome A., Mitchell R. 2017. Ecological impacts of ash dieback and mitigation methods. Research note, FCRN029: 16 str. <https://www.forestresearch.gov.uk/publications/ecological-impacts-of-ash-dieback-and-mitigation-methods/> (8. 1. 2025).
- Brüchert F., Gardiner B. 2006. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany*, 93, 10: 1512-1521. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.10.1512>
- Buma B. 2015. Disturbance interactions: characterization, prediction, and the potential for cascading effects. *Ecosphere*, 6, 4: 1-15.
- Burton P., Jentsch A., Walker L. 2020. The ecology of disturbance interactions. *BioScience*, 70, 10: 854-870. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa088>
- Busby J.A. 1965. Studies on the stability of conifer stands. *Scottish Forestry*, 19, 2: 86-102.
- Carreño-Rocabado G., Peña-Claros M., Bongers F., Alarcón A., Licona J., Poorter L. 2012. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 100, 6: 1453-1463. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02015.x>
- Cheng C.S., Lopes E., Fu C., Huang Z. 2014. Possible impacts of climate change on wind Gusts under downscaled future climate conditions: updated for Canada. *Journal of Climate*, 27, 3: 1255-1270. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-13-00020.1>
- Chisholm P.J., Stevens-Rumann C.S., Davis T.S. 2021. Interactions between climate and stand conditions predict pine mortality during a bark beetle outbreak. *Forests*, 12, 3: 1-15. <https://doi.org/10.3390/f12030360>
- Churchill E.D., Hanson H.C. 1958. The concept of climax in arctic and alpine vegetation. *Botanical Review*, 24, 2/3: 127-191. <https://doi.org/10.1007/BF02872544>

- Cissel J.H., Swanson F.J., McKee W.A., Burditt A.L. 1994. Using the past to plan the future in the Pacific Northwest. *Journal of Forestry*, 92, 8: 30–46.
- Clark J., Webber J. 2017. The ash resource and the response to ash dieback in Great Britain. V: *Dieback of European Ash (Fraxinus spp.): consequences and guidelines for sustainable management*. Vasaitis R., Enderle R. (ur). Swedish University of Agricultural Sciences: 228–237.
- Clements F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, 24, 1: 252–284. <https://doi.org/10.2307/2256278>
- Cobb R., Metz M. 2017. Tree diseases as a cause and consequence of interacting forest disturbances. *Forests* 8, 5: 1–13. <https://doi.org/10.3390/f8050147>
- Cochrane M.A. 2011. The past, present, and future importance of fire in tropical rainforests. V: *tropical rainforest responses to climatic change*. Bush M., Flenley J., Gosling W. (ur). Berlin, Heidelberg, Springer Praxis Books: 213–240. https://doi.org/10.1007/978-3-642-05383-2_7
- Coker T.L.R., Rozsypálek J., Edwards A., Harwood T.P., Butfoyl L., Buggs R.J.A. 2019. Estimating mortality rates of European ash (*Fraxinus excelsior*) under the ash dieback (*Hymenoscyphus fraxineus*) epidemic. *Plants People Planet*, 1, 1: 48–58. <https://doi.org/10.1002/ppp3.11>
- Collin S. 2013. Soft rime and snow-break – when ice and snow bend the branches. *Waldwissen.net*. <https://www.waldwissen.net/en/forestry/forest-protection/storm-and-snow-damage/soft-rime-and-snow-break> (3. 5. 2021).
- 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. <https://doi.org/10.1086/283241>
- Coutts M.P. 1983. Root architecture and tree stability. *Plant and Soil*, 71, 1/3: 171–188. <https://doi.org/10.1007/BF02182653>
- Cowles H.C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan: part I. - geographical relations of the dune floras. *Botanical Gazette*, 27, 2: 95–117.
- Cremer K.W., Borough C.J., McKinnell F.H. 1982. Effects of stocking and thinning on wind damage in plantations. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 12, 2: 244–268.
- Dale V., Joyce L., McNulty S., Neilson R., Ayres M., Flannigan M., Hanson P., Irland L., Lugo A., Peterson C., Simberloff D., Swanson F., Stocks B., Wotton M. 2009. Climate change and forest disturbances. *BioScience*, 51, 9: 723–734. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:CCAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2)
- Daru B.H., Davies T.J., Willis C.G., Meineke E.K., Ronk A., Zobel M., Pärtel M., Antonelli A., Davis C.C. 2021. Widespread homogenization of plant communities in the Anthropocene. *Nature Communication*, 12, 1: 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27186-8>
- Davis T.S., Rhoades P.R., Mann A.J., Griswold T. 2020. Bark beetle outbreak enhances biodiversity and foraging habitat of native bees in alpine landscapes of the southern Rocky Mountains. *Scientific Reports*, 10, 16400: 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73273-z>
- DeRose R.J., Long J.N. 2014. Resistance and resilience: a conceptual framework for silviculture. *Forest Science*, 60, 6: 1205–1212.
- de Groot M., Diaci J., Ogris N. 2019. Forest management history is an important factor in bark beetle outbreaks: Lessons for the future. *Forest Ecology and Management*, 433: 467–474. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.025>
- de Groot M., Ogris N. 2019. Short-term forecasting of bark beetle outbreaks on two economically important conifer tree species. *Forest Ecology and Management*, 450: 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117495>
- de Groot M., Ogris N., Diaci J., Castagneyrol B. 2023. When tree diversity does not work: the interacting effects of tree diversity, altitude and amount of spruce on European spruce bark beetle outbreaks. *Forest Ecology and Management*, 537, 120952. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120952>
- DeLong C., Burton P., Geertsema M. 2013. *Natural Disturbance Processes*. V: *Encyclopedia of Environmetrics*. 2nd ed. John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9780470057339.vnn147>
- Desprez-Loustau M.-L., Marcais B., Nageleisen L.-M., Piou D., Vannini A. 2006. Interactive effect of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science*, 63: 597–612. <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2006040> 63. <https://doi.org/10.1051/forest:2006040>
- Dhubháin Á., Farrelly N. 2018. Understanding and managing windthrow. *COFORD Connects - Silviculture/Management*, 23: 2–4.
- Dietmaier A., Mcdermid G., Rahman M.M., Linke J., Ludwig R. 2019. Comparison of LiDAR and digital aerial photogrammetry for characterizing canopy openings in the boreal forest of Northern Alberta. *Remote Sensing*, 11, 16, 1919. <https://doi.org/10.3390/rs11161919>
- Dobbertin M. 2002. Influence of stand structure and site factors on wind damage comparing the storms Vivian and Lothar. *Forest Snow and Landscape Research*, 77, 1/2: 187–205.
- Dobor L., Hlásny T., Rammer W., Zimová S., Barka I., Seidl R. 2020a. Is salvage logging effectively dampening bark beetle outbreaks and preserving forest carbon stocks? *Journal of Applied Ecology*, 57, 1: 67–76. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13518>
- Dobor L., Hlásny T., Zimová S. 2020b. Contrasting vulnerability of monospecific and species-diverse forests to wind and bark beetle disturbance: the role of management. *Ecology and Evolution*, 10, 21: 12233–12245. <https://doi.org/10.1002/ece3.6854>
- Donis J., Kitenberga M., Snepsts G., Dubrovskis E., Jansons A. 2018. Factors affecting windstorm damage at the stand level in hemiboreal forests in Latvia: case study of 2005 winter storm. *Silva Fennica*, 52, 4: 1–8. <https://doi.org/10.14214/sf.10009>
- Edburg S.L., Hicke J.A., Brooks P.D., Pendall E.G., Ewers B.E., Norton U., Gochis D., Gutmann E.D., Meddens A.J. 2012. Cascading impacts of bark beetle-caused tree mortality on coupled biogeophysical and biogeochemical processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10, 8: 416–424. <https://doi.org/10.1890/110173>
- Emery S. 2010. Succession: a closer Look. *Nature Education Knowledge*, 3, 10, 45. <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/succession-a-closer-look-13256638/>
- Enderle R. 2019. An overview of ash (*Fraxinus* spp.) and the ash dieback disease in Europe. *CAB Reviews*, 14, 025. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201914025>
- Eriksson L., Boberg J., Cech T.L., Corcobado T., Desprez-Loustau M.-L., Hietala A.M., Jung M.H., Jung T., Lehtijarvi H.T.D., Oskay F., Slavov S., Solheim H., Stenlid J., Oliva J. 2019. Invasive forest pathogens in Europe: cross-country variation in public awareness but consistency in policy acceptability. *AMBIO*, 48, 1: 1–12. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1046-7>
- European Commission. 2024. Trade in plants and plant products within the EU. https://food.ec.europa.eu/plants/plant-health-and-biosecurity/trade-plants-and-plant-products-within-eu_en (5.2.2024).
- FAO assessment of forests and carbon stocks, 1990–2015: reduced overall emissions, but increased degradation. 2015. FAO. https://www.fao.org/3/i44_70e/i4470e.pdf&ved=2ahUKEwjlcLin_KFAxW21AIHHTKDA24QFnoECBEQAQ&usq=AovVaw30I-zh58x3d-TIMxwSoQZnE (5.2.2024).
- Fettig C., Klepzig K., Billings R., Munson S., Nebeker T., Negron J., Nowak J. 2007. The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the Western and Southern United States. *Forest Ecology and Management*, 238, 1–3: 24–53. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.10.011>

- Ficko A. 2019. Ukrepi za prilagojeno upravljanje gozdov ob izjemnih vremenskih dogodkih. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire.
- Fischer A., Marshall P., Camp A. 2013. Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: their effects on both recent and future forest development. *Biodiversity and Conservation*, 22: 1863–1893. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0525-1>
- Flannigan M.D., Bergeron Y., Engelmark O., Wotton B.M. 1998. Future wildfire in circumboreal forests in relation to global warming. *Journal of Vegetation Science*, 9, 4: 469–476. <https://doi.org/10.2307/3237261>
- Fones H.N., Mardon C., Gurr S.J. 2016. A role for the asexual spores in infection of *Fraxinus excelsior* by the ash-dieback fungus *Hymenoscyphus fraxineus*. *Scientific Reports*, 6, 1: 34638. <https://doi.org/10.1038/srep34638>
- Forman R.T.T. 1987. The ethics of isolation, the spread of disturbance, and landscape ecology. V: *Landscape heterogeneity and disturbance*. (Ecological Studies, 64). Turner M.G. (ur.). Springer, New York, NY: 213–229. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4742-5_12
- Forzieri G., Girardello M., Ceccherini G., Spinoni J., Feyen L., Hartmann H., Beck P., Camps-Valls G., Chirici G., Mauri A., Cescatti A. 2021. Emergent vulnerability to climate-driven disturbances in European forests. *Nature Communications*, 12, 1081. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21399-7>
- Franceschi V.R., Krokene P., Christiansen E., Krekling T. 2005. Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist*, 167, 2: 353–376. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x>
- Frankel S., Juzwik J., Koch F. 2012. Forest tree diseases and climate change. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Climate Change Resource Center. <http://www.fs.fed.us/ccrc/topics/forest-disease/index.shtml> (11. 12. 2023).
- Frelich L.E., Reich P.B. 1998. Disturbance severity and threshold responses in the boreal forest. *Conservation Ecology*, 2, 2, 7. <https://doi.org/10.5751/ES-00051-020207>
- Gardiner B., Byrne K., Hale S., Kamimura K., Mitchell S.J., Peltola H., Ruel J.-C. 2008. A review of mechanistic modelling of wind damage risk to forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 81, 3: 447–463. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn022>
- Goodsman D.W., Groszklos G., Aukema B.H., Whitehouse C., Bleiker K.P., McDowell N.G., Middleton R.S., Xu C. 2018. The effect of warmer winters on the demography of an outbreak insect is hidden by intraspecific competition. *Global Change Biology*, 24, 8: 3620–3628. <https://doi.org/10.1111/gcb.14284>
- Invazivne tujerodne vrste rastlin in živali. (b. l.). <https://www.gov.si teme/invazivne-tujerodne-vrste-rastlin-in-zivali/> (5. 2. 2024).
- Grodzki W., Jakuš R., Lajzová E., Sitková Z., Maczka T., Škvarenina J. 2006. Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. *Annals of Forest Science*, 63: 55–61. <https://doi.org/10.1051/forest:2005097>
- Grosdidier M., Ioos R., Husson C., Cael O., Scordia T., Marçais B. 2018. Tracking the invasion: dispersal of *Hymenoscyphus fraxineus* airborne inoculum at different scales. *FEMS Microbiology Ecology*, 94, 5. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiy049>
- Hall A.R., Miller A.D., Leggett H.C., Roxburgh S.H., Buckling A., Shea K. 2012. Diversity–disturbance relationships: frequency and intensity interact. *Biology Letters*, 8, 5: 768–771. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0282>
- Hansen E.M., Bentz B.J., Vandygriff J.C., Garza C. 2023. Factors associated with bark beetle infestations of Colorado Plateau ponderosa pine using repeatedly-measured field plots. *Forest Ecology and Management*, 545, 121307. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121307>
- Hauptman T. 2020. Kaj se dogaja z jesenom pri nas? Peto nadaljevanje. *Gozdarski vestnik*, 78, 2: 55–67.
- Hauptman T. 2014. Značilnosti glive *Chalara fraxinea* in možnosti zatiranja jesenovega ožiga : doktorska disertacija. Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta.
- Hauptman T. 2011. Jesenov ožig po svetu in pri nas. V: *Zbornik predavanj in referatov 10. slovenskega posvetovanja o varstvu rastlin z mednarodno udeležbo*. Podčetrtek, Gozdarski Inštitut Slovenije: 247–251.
- Heikkilä R., Hokkanen P., Kooiman M., Ayyguney N., Bassoulet C. 2003. The impact of moose browsing on tree species composition in Finland. *Alces* 39: 203–213.
- Hintikka V. 1972. Wind induced root movements in forest trees. *Communications Instituti Forestalis Fenniae*, 76, 2: 56.
- Hlásny T., Krokene P., Liebhold A., Montagné-Huck C., Müller J., Qin H., Raffa K., Schelhaas M., Seidl R., Svoboda M., Viiri H. 2019. Living with bark beetles: impacts, outlook and management options. (From Science to Policy, 8). European Forest Institute. <https://doi.org/10.36333/fs08> (15. 10. 2023)
- Hlásny T., Turčáni M. 2013. Persisting bark beetle outbreak indicates the unsustainability of secondary Norway spruce forests: case study from Central Europe. *Annals of Forest Science*, 70: 481–491. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0279-7>
- Holling C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* Volume, 4, 1973: 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000245>
- Honkaniemi J., Rammer W., Seidl R. 2020. Norway spruce at the trailing edge: the effect of landscape configuration and composition on climate resilience. *Landscape Ecology*, 35, 3: 591–606. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00964-y>
- Huang J., Kautz M., Trowbridge A.M., Hammerbacher A., Raffa K.F., Adams H.D., Goodsman D.W., Xu C., Meddens A.J.H., Kandasamy D., Gershenson J., Seidl R., Hartmann H. 2020. Tree defence and bark beetles in a drying world: carbon partitioning, functioning and modelling. *New Phytologist*, 225, 1: 26–36. <https://doi.org/10.1111/nph.16173>
- Hultberg T., Sandström J., Felton A., Öhman K., Rönnberg J., Witzell J., Cleary M. 2020. Ash dieback risks an extinction cascade. *Biological Conservation*, 244. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108516> (8. 1. 2025).
- Husson C., Caël O., Grandjean J.-P., Nageleisen L.-M., Marçais B. 2012. Occurrence of *Hymenoscyphus pseudoalbidus* on infected ash logs. *Plant Pathology*, 61, 5: 889–895. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2011.02578.x>
- Iwasaki A., Noda T. 2018. A framework for quantifying the relationship between intensity and severity of impact of disturbance across types of events and species. *Scientific Reports*, 8, 1: 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-19048-5>
- Jackson T.D., Sethi S., Dellwik E., Angelou N., Bunce A., van Emmerik T., Duperat M., Ruel J.-C., Wellpott A., Van Bloem S., Achim A., Kane B., Ciruzzi D.M., Loheide II S.P., James K., Burcham D., Moore J., Schindler D., Kolbe S., Wiegmann K., Rudnicki M., Liefers V.J., Selker J., Gougherty A.V., Newson T., Koeser A., Miesbauer J., Samelson R., Wagner J., Ambrose A.R., Detter A., Rust S., Coomes D., Gardiner B. 2021. The motion of trees in the wind: a data synthesis. *Biogeosciences*, 18, 13: 4059–4072. <https://doi.org/10.5194/bg-18-4059-2021>
- Jactel H., Koricheva J., Castagneyrol B. 2019. Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current Opinion in Insect Science*, 35: 103–108. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.010>
- Jactel H., Petit J., Desprez-Loustau M.-L., Delzon S., Piou D., Battisti A., Koricheva J. 2012. Drought effects on damage by forest insects

- and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 18, 1: 267–276. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02512.x>
- Jandl R., Spathelf P., Bolte A., Prescott C.E. 2019. Forest adaptation to climate change—is non-management an option? *Annals of Forest Science*, 76, 48: 1–13. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0827-x>
- Jentsch A., White P. 2019. A theory of pulse dynamics and disturbance in ecology. *Ecology*, 100, 7: 1–15. <https://doi.org/10.1002/ecy.2734>
- Jogan N., Bačič M., Krajšek S.S. 2012. Tujerodne in invazivne rastline v Sloveniji. V: *Neobiota Slovenije - končno poročilo projekta*. Jogan N., Bačič M., Krajšek S.S. (ur.): 161–181. <https://www.dlib.si/stream/URN:NBN:SI:DOC-SIMG4XLZ/9b062adf-93dd-40ba-8789-5b26ddda9121/PDF> (10. 10. 2023)
- Juárez-Orozco S.M., Siebe C., Fernández y Fernández D. 2017. Causes and effects of forest fires in tropical rainforests: a bibliometric approach. *Tropical Conservation Science*, 10, 104: 1–14. <https://doi.org/10.1177/1940082917737207>
- Jurc M. 2011. Gozdna zoologija: univerzitetni, visokošolski ali višješolski učbenik z recenzijo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire.
- Jurc M., Perko M., Džeroski S., Demsar D., Hrasovec B. 2006. Spruce bark beetles (*Ips typographus*, *Pityogenes chalcographus*, Col.: Scolytidae) in the Dinaric mountain forests of Slovenia: monitoring and modeling. *Ecological Modelling*, 94, 1–3: 219–226. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.10.014>
- Kamimura K., Kitagawa K., Saito S., Mizunaga H. 2011. Root anchorage of hinoki (*Chamaecyparis obtuse* (Sieb. Et Zucc.) Endl.) under the combined loading of wind and rapidly supplied water on soil: Analyses based on tree-pulling experiments. *European Journal of Forest Research*, 131, 1: 219–227. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0508-2>
- Kaplan J.O., Krumhardt K.M., Zimmermann N. 2009. The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 28, 27–28: 3016–3034. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.09.028>
- Kärhä K., Anttonen T., Poikela A., Palander T., Laurén A., Peltola H., Nuutinen Y. 2018. Evaluation of salvage logging productivity and costs in windthrown norway spruce-dominated forests. *Forests*, 9, 5: 280. <https://doi.org/10.3390/f9050280>
- Katovai E., Katovai D. 2012. Forest gaps: a blessing in disguise? A review on gap dynamics, human interpolations and interventions. *Science in New Guinea*, 32: 40–50.
- Kautz M., Meddens A.J.H., Hall R.J., Arneith A. 2017. Biotic disturbances in Northern Hemisphere forests – a synthesis of recent data, uncertainties and implications for forest monitoring and modeling. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 5: 533–552 <https://doi.org/10.1111/geb.12558>
- Keane R. 2017. Disturbance regimes and the historical range and variation in terrestrial ecosystems. V: *Reference Module in Life Sciences*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.02397-9>
- Keenan R.J. 2015. Climate change impacts and adaptation in forest management: a review. *Annals of Forest Science*, 72: 145–167. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0446-5>
- Kirkendall L.R., Biedermann P.H.W., Jordal B.H. 2015. Chapter 3 - evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. V: *Bark beetles*. Vega, F.E., Hofstetter, R.W. (ur.). San Diego, Academic Press: 85–156. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00003-4>
- Klaus M., Holsten A., Hostert P., Kropp J. 2011. Integrated methodology to assess windthrow impacts on forest stands under climate change. *Forest Ecology and Management*, 261, 11: 1799–1810. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.02.002>
- Klopčič M., Gartner A., Bončina A. 2009. Factors related to natural disturbances in mountain norway spruce (*Picea abies*) Forests in the Julian Alps. *Ecoscience*, 16: 48–57. <https://doi.org/10.2980/16-1-3181>
- Klopčič M., Jerina K., Bončina A. 2010. Long-term changes of structure and tree species composition in Dinaric uneven-aged forests: are red deer an important factor? *European Journal of Forest Research*, 129: 277–288.
- Klopčič M., Pahovnik A., Bončina A. 2013. Vplivni dejavniki pojava in jakosti vetroloma na območju Črničva 15. *Gozdarski vestnik*, 71, 7–8: 331–345.
- Klopčič M., Poljanec A., Dolinar M., Kastelec D., Bončina A. 2020. Ice-storm damage to trees in mixed Central European forests: damage patterns, predictors and susceptibility of tree species. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 93, 3: 430–443.
- Koch N.E., Jensen F.S., Kristensen K.H. 2009. Adapting forests to climate change. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 24, 6: 467–468. <https://doi.org/10.1080/02827580903378618>
- Konjar M., Levanič T., Nagel T.A., Kobal M. 2021. Can we use dendrogeomorphology for the spatial and temporal analysis of less intensive mass movement processes?: A case study of three debris flows in NW and W Slovenia. *Acta Silvae et Ligni*, 124: 55–62. <https://doi.org/10.20315/ASeL.124.5>
- Konôpka B., Zach P., Kulfan J. 2016. Wind – an important ecological factor and destructive agent in forests. *Forestry Journal*, 62, 2: 123–130. <https://doi.org/10.1515/forj-2016-0013>
- Kotar M. 2005. Zgradba, rast in donos gozda na ekoloških in fizioloških osnovah. Ljubljana, Zveza gozdarskih društev Slovenije, Zavod za gozdove Slovenije.
- Kowalski T. 2006. *Chalara fraxinea* sp. nov. associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. *Forest Pathology*, 36, 4: 264–270. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2006.00453.x>
- Kraj W., Zarek M., Kowalski T. 2012. Genetic variability of *Chalara fraxinea*, dieback cause of European ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Mycological Progress*, 11, 1: 37–45. <https://doi.org/10.1007/s11557-010-0724-z>
- Lafon C. 2016. Ice storms in central hardwood forests: the disturbance regime, spatial patterns, and vegetation influences. V: *Natural disturbances and historic range of variation*. Greenberg C.H., Collins B.S. (ur.). Springer International Publishing: 147–166. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21527-3_7
- Lake P. 2013. Resistance, resilience and restoration. *Ecological Management & Restoration*, 14, 1: 20–24. <https://doi.org/10.1111/emr.12016>
- Leverkus A.B., Buma B., Wagenbrenner J., Burton P.J., Lingua E., Marzano R., Thorn S. 2021. Tamm review: does salvage logging mitigate subsequent forest disturbances? *Forest Ecology and Management*, 481: 118721. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118721>
- Li T., Cui L., Liu L., Chen Y., Liu H., Song X., Xu Z. 2023. Advances in the study of global forest wildfires. *Frontiers in Soils and Sediments*, 23: 2654–2668. <https://doi.org/10.1007/s11368-023-03533-8>
- Lindenmayer D., McCarthy M.A. 2002. Congruence between natural and human forest disturbance: a case study from Australian montane ash forests. *Forest Ecology and Management*, 155, 1–3: 319–335. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00569-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00569-2)
- Lines-Kelly R. 1994. Soil sense: soil management for NSW North Coast farmers. North Coast Soil Management Working Party. Wollongbar, N.S.W.
- Loehman R., Bentz B., DeNitto G., Keane R., Manning M., Duncan J., Egan J., Jackson M., Kegley S., Lockman I., Pearson D., Powell J., Shelly S., Steed B., Zambino P. 2018. Effects of climate change on ecological disturbance in the Northern Rockies. V: *Climate change and Rocky Mountain ecosystems*. (Advances in Global Change Research, v. 63). Halofsky J.E. in Peterson D.L. (ur.). Springer: 115–141. https://doi.org/10.1007/978-3-319-56928-4_7
- Lombardero M.J., Ayres M.P., Ayres B.D., Reeve J.D. 2000. Cold tolerance of four species of bark beetle (Coleoptera: Scolytidae) in

- North America. *Environmental Entomology*, 29, 3: 421–432. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.3.421>
- López-López M. 2004. Growth, nutrient, and water status of Montezuma pine as affected by alder in the state of Hidalgo, Mexico. *Journal of Biological Sciences*, 9, 7: 833–840.
- Lytle D.A. 2001. Disturbance regimes and life-history evolution. *The American Naturalist*, 157, 5: 525–536. <https://doi.org/10.1086/319930>
- van der Maarel E., Sykes M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science*, 4, 2: 179–188. <https://doi.org/10.2307/3236103>
- Maček J. 2008. Gozdna fitopatologija. Ljubljana, Zavod za gozdove Slovenije, Zveza gozdarskih društev Slovenije – Gozdarska založba.
- Marini L., Ayres M.P., Battisti A., Faccoli M. 2012. Climate affects severity and altitudinal distribution of outbreaks in an eruptive bark beetle. *Climatic Change*, 115, 2: 327–341. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0463-z>
- Marini L., Økland B., Jönsson A.M., Bentz B., Carroll A., Forster B., Grégoire J.-C., Hurling R., Nageleisen L.M., Netherer S., Ravn H.P., Weed A., Schroeder M. 2017. Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. *Ecography*, 40, 12: 1426–1435. <https://doi.org/10.1111/ecog.02769>
- Maroschek M., Seidl R., Netherer S., Lexer M. 2009. Climate change impacts on goods and services of European mountain forests. *Unasylva*, 60, 231–232: 76–80.
- Maslov A., Van der Maarel E. 2000. Limitations and extensions of the carousel model in boreal forest communities. V: Conference: Vegetation science in retrospect and perspective: 361–364.
- Mason W. 2002. Are irregular stands more windfirm? *Forestry*, 75, 4: 347–355. <https://doi.org/10.1093/forestry/75.4.347>
- Mayer P., Brang P., Dobbertin M., Hallenbarter D., Renaud J.-P., Walther L., Zimmermann S. 2005. Forest storm damage is more frequent on acidic soils. *Annals of Forest Science*, 62: 303–311. <https://doi.org/10.1051/forest:2005025>
- McCabe D.J., Gotelli N.J. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia*, 124, 2: 270–279. <https://doi.org/10.1007/s004420000369>
- McCarthy J. 2001. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews*, 9, 1: 1–59. <https://doi.org/10.1139/er-9-1-1>
- McMullan M., Rafiqi M., Kaithakottil G., Clavijo B.J., Bilham L., Orton E., Percival-Alwyn L., Ward B.J., Edwards A., Saunders D.G.O., Garcia Accinelli G., Wright J., Verweij W., Koutsovoulos G., Yoshida K., Hosoya T., Williamson L., Jennings P., Ioos R., Husson C., Hietala A.M., Vivian-Smith A., Solheim H., MacClean D., Fosker C., Hall N., Brown J.K.M., Swarbrick D., Blaxter M., Downie J.A., Clark M.D. 2018. The ash dieback invasion of Europe was founded by two genetically divergent individuals. *Nature Ecology & Evolution*, 2: 1000–1008. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0548-9>
- Meehl G.A., Stocker T.F., Collins W.D., Friedlingstein P., Gaye A.T., Gregory J.M., Kitoh A., Knutti R., Murphy J.M., Noda A., Raper S.C.B., Waterson I.G., Weaver A.J., Zhao Z.-C., Alley R.B., Annan J., Arblaster J., Bitz C., Brockmann P., Brovkin V., Driesschaert E., Diansky N.A., Dyurgerov M., Eby M., Edwards N.R., Emori S., Forster P., Furrer R., Gleckler P., Hansen J., Harris G., Huybrechts P., Jones C., Joos F., Jungclaus J.H., Kettleborough J., Kimoto M., Knutson T., Krynytzky M., Lawrence D., Brocq A.L., Matthews H.D., Meinshausen M., Müller S.A., Nawrath S., Oerlemans J., Oppenheimer M., Orr J., Overpeck J., Palmer T., Payne A., Räisänen J., Rinke A., Roeckner E., Russell G.L., Schmidt G., Schmittner A., Schneider B., Shepherd A., Sokolov A., Stainforth D., Stott P.A., Stouffer R.J., Taylor K.E., Tebaldi C., Teng H., Terray L., van de Wal R., Vaughan D., Volodin E.M., Wild M., Yoshimura J., Yu R., Yukimoto S., Allen M., Pant G.B. 2007. Global climate projections. V: Climate change 2007: the physical science basis. contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, New York, Cambridge University Press.
- Mergen F. 1954. Mechanical aspects of wind-breakage and windfirmness. *Journal of Forestry*, 52, 2: 119–125. <https://doi.org/10.1093/jof/52.2.119>
- Miedaner T., Garbelotto M.M. 2024. Human-mediated migration of plants, their pathogens and parasites. *Journal of Plant Pathology*. <https://doi.org/10.1007/s42161-024-01589-0>
- Mikkelsen K., Bearup L., Maxwell R., Stednick J., McCray J., Sharp J. 2013. Bark beetle infestation impacts on nutrient cycling, water quality and interdependent hydrological effects. *Biogeochemistry* 115: 1–21. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9875-8>
- Miller A.D., Roxburgh S.H., Shea K. 2011. How frequency and intensity shape diversity-disturbance relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 14: 5643–5648. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018594108>
- Mitchell S.J. 2013. Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis. *Forestry*, 86, 2: 147–157. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps058>
- Mitchell S.J. 1995. The windthrow triangle: a relative windthrow hazard assessment procedure for forest managers. *The Forestry Chronicle*, 71, 4: 446–450. <https://doi.org/10.5558/tfc71446-4>
- Mitchell S.J., Ruel, J.-C. 2015. Modeling windthrow at stand and landscape scales. V: Perera A., Sturtevant B., Buse L. (ur). *Simulation modeling of forest landscape disturbances*. Cham, Springer: 17–43.
- Morgan P., Aplet G., Haufler J., Humphries H., Moore M., Wilson W. 1994. Historical range of variability. *Journal of Sustainable Forestry*, 2, 1–2: 87–111. https://doi.org/10.1300/J091v02n01_04
- Morris J., Cottrell S.P., Fetting C., DeRose R.J., Mattor K., Carter V., Clear J., Clement J., Hansen W., Hicke J., Higuera P., Seddon A., Sherriff R., Stednick J., Seybold S. 2018. Bark beetles as agents of change in social-ecological systems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16, 21: 34–43. <https://doi.org/10.1002/fee.1754>
- Motta R. 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 88, 1–2: 93–98. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03814-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03814-5)
- Müller M., Olsson P.-O., Eklundh L., Jamali S., Ardö J. 2022. Features predisposing forest to bark beetle outbreaks and their dynamics during drought. *Forest Ecology and Management*, 523, 20480. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120480>
- Nabuurs G.-J., Pussinen A., Karjalainen T., Erhard M., Kramer K. 2002. Stemwood volume increment changes in European forests due to climate change—a simulation study with the EFISCEN model. *Global Change Biology*, 8, 4: 304–316. <https://doi.org/10.1046/j.1354-1013.2001.00470.x>
- Nagel T.A., Firm D., Roženberger D., Kobal M. 2016. Patterns and drivers of ice storm damage in temperate forests of Central Europe. *European Journal of Forest Research*, 135: 519–530.
- Nagel T.A., Mikac S., Dolinar M., Klopčič M., Keren S., Svoboda M., Diaci J., Bončina A., Paulic V. 2017. The natural disturbance regime in forests of the Dinaric Mountains: a synthesis of evidence. *Forest Ecology and Management*, 388: 29–42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.047>
- Nardi D., Jactel H., Pagot E., Samalens J.-C., Marini L. 2023. Drought and stand susceptibility to attacks by the European spruce bark beetle: a remote sensing approach. *Agricultural and Forest Entomology*, 25, 1: 119–129. <https://doi.org/10.1111/afe.12536>
- Neilson R.P., Wullstein L.H. 1983. Biogeography of two southwest american oaks in relation to atmospheric dynamics. *Journal of Biogeography*, 10, 4: 275–297. <https://doi.org/10.2307/2844738>
- Netherer S., Matthews B., Katzensteiner K., Blackwell E., Henschke P., Hietz P., Pennerstorfer J., Rosner S., Kikuta S., Schume H., Schopf

- A. 2015. Do water-limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? *New Phytologist*, 205, 3: 1128–1141. <https://doi.org/10.1111/nph.13166>
- Netherer S., Panassiti B., Pennerstorfer J., Matthews B. 2019. acute drought is an important driver of bark beetle infestation in Austrian Norway spruce stands. *Frontiers in Forest and Global Change*, 2. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00039>
- Nève Repe A., Kirisits T., Piškur B., de Groot M., Jurc M. 2013. Ophiostomatoid fungi associated with three spruce-infesting bark beetles in Slovenia. *Annals of Forest Science*, 70: 717–727. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0311-y>
- Nicoll B., Ray D. 1996. Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site condition. *Tree Physiology*, 16, 11–12: 891–898. <https://doi.org/10.1093/treephys/16.11-12.891>
- Nikinmaa L., Lindner M., Cantarello E., Jump A.S., Seidl R., Winkel G., Muys B. 2020. Reviewing the use of resilience concepts in forest sciences. *Current Forestry Reports*, 6, 2: 61–80. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00110-x>
- Nordkvist M., Eggers J., Fustel T.L.-A., Klapwijk M.J. 2023. Development and implementation of a spruce bark beetle susceptibility index: a framework to compare bark beetle susceptibility on stand level. *Trees, Forests and People*, 11: 100364. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100364>
- North M., Keeton W. 2008. Emulating natural disturbance regimes: an emerging approach for sustainable forest management. V: *Landscape ecology: Sustainable management of forest landscapes*. Laforzetta R., Chen J., Sanesi G., Crow T. (ur.). Springer-Verlag Press: 341–372. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8504-8_19
- Nykänen M.-L., Broadgate M., Kellomäki S., Peltola H., Quine C. 1997. Factors affecting snow damage of trees with particular reference to European conditions. *Silva Fennica*, 31, 2, 5618. <https://doi.org/10.14214/sfa8519>
- Odenthal-Kahabka J. 2020. Handreichung Sturmschadensbewältigung. Hrsg. Landesforstverwaltung Baden-Württemberg und Landesforsten Rheinland-Pfalz. [waldwissen.net. https://www.waldwissen.net/de/waldwirtschaft/schadensmanagement/wind-schnee-und-eis/strategien-zur-sturmschadensbewaeltigung](http://waldwissen.net/de/waldwirtschaft/schadensmanagement/wind-schnee-und-eis/strategien-zur-sturmschadensbewaeltigung)
- Odum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science, New Series*, 164, 3877: 262–270. <https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Ogris N. 2007. Model zdravja gozdov v Sloveniji: doktorska disertacija. Ljubljana, Univerza v Ljubljani.
- Ogris N. 2010. Priročnik za določevanje vzrokov poškodb drevja: medmrežna različica. <https://www.zdravgozd.si/> (16. 3. 2021).
- Ogris N., Jurc D. 2008. Najdba glive *Chalara fraxinea* T. Kowlaski v Sloveniji: elaborat, predštudija, študija. Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije. <https://dirros.openscience.si/IzpisGradiva.php?lang=slv&id=6744> (25.9.2023)
- Ogris N. 2008a. Najdba glive *Chalara fraxinea* T. Kowlaski v Sloveniji. Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije. <https://dirros.openscience.si/IzpisGradiva.php?id=6744&lang=slv> (25. 9. 2023)
- Ogris N. 2008b. Jesenov ožig, *Chalara fraxinea*. Novice iz varstva gozdov, 1: 1–1. <https://doi.org/10.20315/NVG.1.1>
- Ogris N. 2018. Ash dieback and Dutch elm disease: current situation and prospects in Slovenia. *Baltic Forestry*, 24, 2: 181–184.
- Ogris N., Džeroski S., Jurc M. 2004. Windthrow factors - a case study on Pokljuka. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 74: 59–76.
- O'Hara K.L., Ramage B.S. 2013. Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 86, 4: 401–410.
- Overpeck J.T., Rind D., Goldberg R. 1990. Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature*, 343: 51–53. <https://doi.org/10.1038/343051a0>
- Paine R.T. 2019. Ecological disturbance. V: *Encyclopædia Britannica*. <https://www.britannica.com/science/ecological-disturbance/Characteristics-of-disturbance-and-recovery> (11. 11. 2022)
- Paine R.T., Tegner M.J., Johnson E.A. 1998. Compounded Perturbations Yield Ecological Surprises. *Ecosystems*, 1: 535–545. <https://doi.org/10.1007/s100219900049>
- Panferov O., Doering C., Rauch E., Sogachev A., Ahrends B. 2009. Feedbacks of windthrow for Norway spruce and Scots pine stands under changing climate. *Environmental Research Letters*, 4, 4: 045019. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/4/045019>
- Patacca M., Lindner M., Lucas-Borja M.E., Cordonnier T., Fidej G., Gardiner B., Hauf Y., Jasinevičius G., Labonne S., Linkevičius E., Mahnken M., Milanovic S., Nabuurs G.-J., Nagel T.A., Nikinmaa L., Panyatov M., Bercak R., Seidl R., Ostrogović Sever M.Z., Socha J., Thom D., Vuletic D., Zudin S., Schelhaas M.-J. 2023. Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950. *Global Change Biology*, 29, 5: 1359–1376. <https://doi.org/10.1111/gcb.16531>
- Peltola H., Kellomäki S., Hassinen A., Granander M. 2000. Mechanical stability of Scots pine, Norway spruce and birch: an analysis of tree-pulling experiments in Finland. *Forest Ecology and Management*, 135, 1: 143–153. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00306-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00306-6)
- Pérez Camacho M., Angel L.-L., Equihua-Martínez A., Manuel C.-A., Mendez-Montiel J. 2013. Relationships between site factors and bark beetle attack on pine Trees. *Journal of Biological Science*, 13: 621–627.
- Pickett S.T.A., Thompson J.N. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 13, 1: 27–37. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(78\)90016-2](https://doi.org/10.1016/0006-3207(78)90016-2)
- Pickett S.T.A., White P.S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. 1st ed. Academic Press.
- Piškur B., Ogris N., Jurc D. 2016. Poročilo o preskusu št.: U2016-004: jelševa sušica (*Phytophthora alni* subsp. *multiformis*), Črni log. <https://www.zdravgozd.si/dat/pdp/U2016004.pdf> (6. 1. 2025)
- Poročilo Zavoda za gozdove Slovenije o gozdovih za leto 2022. 2023. Zavod za gozdove Slovenije. http://www.zgs.si/fileadmin/zgs/main/img/PDF/LETNA_POROCILA/Porocilo_o_gozdovih_2022_2.pdf%20 (5. 2. 2024).
- Pravilnik o varstvu gozdov. 2009. Uradni list RS, št. 114/09, 31/16, 52/22 in 125/22 – popr. <https://pisrs.si/pregledPredpisa?id=PRAV9492> (18. 11. 2024).
- Quine C., Gardiner B. 2007. Understanding how the interaction of wind and trees results in windthrow, stem breakage, and canopy gap formation. V: *Plant disturbance ecology—the process and the response*. Johnson E.A., Miyanishi K. (ur.). Amsterdam, Elsevier: 103–155.
- Quine C.P., Coutts M.P., Gardiner B.A., Pyatt D.G. 1995. Forests and wind: management to minimise damage. *Forestry Commission Bulletin*, 114.
- Quine C.P., White I.M.S. 1992. Revised windiness scores for the windthrow hazard classification: the revised scoring method. *Research Information Note*, 230.
- Rabins G. 2019. Canopy gap characteristics, their size-distribution and spatial pattern in a mountainous cool temperate forest of Japan; Master's Thesis. University of Helsinki.
- Raffa K., Grégoire J.-C., Lindgren B.S. 2015. Natural history and ecology of bark beetles. V: *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*. Vega F.E., Hofstetter R. W. (ur.). Elsevier Academic Press: 1–40. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00001-0>
- Raffa K.F. 2001. Mixed messages across multiple trophic levels: the ecology of bark beetle chemical communication systems. *Chemoecology*, 11: 49–65. <https://doi.org/10.1007/PL00001833>
- Remmert H. 1991. The mosaic-cycle concept of ecosystems - an overview. V: *The mosaic-cycle concept of ecosystems*. (Ecological

- Studies, 85). Remmert H. (ur.). Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag: 1–21. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-75650-4>
- Robertson A. 1987. The Use of Trees to Study Wind. *Arboricultural Journal*, 11: 127–143. <https://doi.org/10.1080/03071375.1987.9746776>
- Rogers P. 1996. Disturbance ecology and forest management: a review of the literature. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, Ogden, UT. <https://doi.org/10.2737/INT-GTR-336>
- Rouault G., Candau J.-N., Lieutier F., Nageleisen L.-M., Martin J.-C., Warzée N. 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science* 63, 6: 613–624. <https://doi.org/10.1051/forest:2006044>
- Royo A.A., Peterson C.J., Stanovick J.S., Carson W.P. 2016. Evaluating the ecological impacts of salvage logging: can natural and anthropogenic disturbances promote coexistence? *Ecology* 97, 6: 1566–1582. <https://doi.org/10.1890/15-1093.1>
- Roženberger D., Nagel T.A., Fidej G., Diaci J. 2017. Veliki rastlinojedi parkljarji, obnova, struktura in funkcije gozdov v Sloveniji. *Gozdarski vestnik*, 75, 9: 373–374.
- Ruel J.-C. 1995. Understanding windthrow: silvicultural implications. *The Forestry Chronicle*, 71, 4: 434–445. <https://doi.org/10.5558/tfc71434-4>
- Ruel J.-C., Pin D., Spacek L., Cooper K., Benoit R. 1997. The estimation of wind exposure for windthrow hazard rating: Comparison between Strongblow, MC2, Topex and a wind tunnel study. *Forestry*, 70, 3: 253–266. <https://doi.org/10.1093/forestry/70.3.253>
- Rykiel E.J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10, 3: 361–365.
- Saad C., Boulanger Y., Beaudet M., Gachon P., Ruel J.C., Gauthier S. 2017. Potential impact of climate change on the risk of windthrow in eastern Canada's forests. *Climate change*, 143: 487–501. <https://doi.org/10.1007/s10584-017-1995-z>
- Saint-Germain M., Buddle C., Drapeau P. 2007. Primary attraction and random landing in host-selection by wood-feeding insects: a matter of scale? *Agricultural and Forest Entomology*, 9, 3: 227–235. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2007.00337.x>
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Hueneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Lee-mans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M., Wall D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the Year 2100. *Science*, 287, 5459: 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Santini A., Ghelardini L., Pace C.D., Desprez-Loustau M.L., Capretti P., Chandelier A., Cech T., Chira D., Diamandis S., Gaitniekis T., Hantula J., Holdenrieder O., Jankovsky L., Jung T., Jurc D., Kirisits T., Kunca A., Lygis V., Malecka M., Marçais B., Schmitz S., Schumacher J., Solheim H., Solla A., Szabó I., Tsopelas P., Vannini A., Vettraino A.M., Webber J., Woodward S., Stenlid J. 2013. Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. *New Phytologist*, 197, 1: 238–250. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04364.x>
- Scheller R.M., Mladenoff D.J. 2004. A forest growth and biomass module for a landscape simulation model, LANDIS: Design, validation, and application. *Ecological Modelling*, 180: 211–229.
- Schelhaas M.-J., Nabuurs G.-J., Schuck A. 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9, 11: 1620–1633. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00684.x>
- Schei F.H., Arnberg M.P., Grytnes J., Johannesen M.S., Johansen J., Milford A.B., Røynstrand A., Tollefsrud M.M. 2024. Ash dieback: a single-species catastrophe or a cascade of ecological effects in the ground flora? *Forest Ecology and Management*, 572. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122322>
- Scholten T., Goebes P., Kühn P., Seitz S., Assmann T., Bauhus J., Bruehlheide H., Buscot F., Erfmeier A., Fischer M., Härdtle W., He J.-S., Ma K., Niklaus P.A., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Shi X., Song Z., von Oheimb G., Wirth C., Wubet T., Schmidt K. 2017. On the combined effect of soil fertility and topography on tree growth in subtropical forest ecosystems—a study from SE China. *Journal of Plant Ecology*, 10, 1: 111–127. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw065>
- Schütz J.-P., Götz M., Schmid W., Mandallaz D. 2006. Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. *European Journal of Forest Research*, 125: 291–302. <https://doi.org/10.1007/s10342-006-0111-0>
- Seidl R., Schelhaas M.-J., Lexer M.J. 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, 17, 9: 2842–2852. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x>
- Seidl R., Schelhaas M.-J., Rammer W., Verkerk H. 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Natura Climate Change*, 4: 930–930. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE2393>
- Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchianno G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J., Lexer M.J., Trotsiuk V., Mairota P., Svoboda M., Fabrika M., Nagel T.A., Rey C.P.O. 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7: 395–402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>
- Shackelford N. 2017. Understanding Ecological response to disturbance: mechanisms and management strategies in a changing world. University of Victoria. <https://dspace.library.uvic.ca/server/api/core/bitstreams/9f5d3350-a63f-4216-9d7e-9e396a-d7ae7b/content>
- Skovsgaard J.P., Wilhelm G.J., Thomsen I.M., Metzler B., Kirisits T., Havrdová L., Enderle R., Dobrowolska D., Cleary M., Clark J. 2017. Silvicultural strategies for *Fraxinus excelsior* in response to dieback caused by *Hymenoscyphus fraxineus*. *Forestry*, 90, 4: 455–472. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpx012>
- Smith V.G., Watts M., James D.F. 1987. Mechanical stability of black spruce in the clay belt region of northern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 9: 1080–1091. <https://doi.org/10.1139/x87-166>
- Spathelf P., van der Maaten E., van der Maaten-Theunissen M., Campioli M., Dobrowolska D. 2014. Climate change impacts in European forests: The expert views of local observers. *Annals of Forest Science*, 71, 2: 131–137. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0280-1>
- Spittlehouse D.L., Stewart R.B. 2003. Adaptation to climate change in forest management. *Journal of Ecosystems and Management*, 4, 1: 1–11.
- Sproull G., Bukowski M., McNutt N., Zwijacz-Kozica T., Szwagrzyk J. 2017. Landscape-level spruce mortality patterns and topographic forecasters of bark beetle outbreaks in managed and unmanaged forests of the Tatra Mountains. *Polish Journal of Ecology*, 65, 1: 24–37. <https://doi.org/10.3161/15052249PJ2017.65.1.003>
- Stathers R.J., Rollerson T.P., Mitchell S.J. 1994. Windthrow Handbook for British Columbia Forests, Research Program Working Paper 9401. Ministry of Forests Research Program, Victoria, British Columbia.
- Steel Z.L., Safford H.D., Viers J.H. 2015. The fire frequency-severity relationship and the legacy of fire suppression in California forests. *Ecosphere*, 6, 1: 1–21. <https://doi.org/10.1890/ES14-00224.1>
- Stereńczak K., Mielcarek M., Kamińska A., Kraszewski B., Piasecka Ż., Miścicki S., Heurich M. 2020. Influence of selected habitat and stand factors on bark beetle *Ips typographus* (L.) outbreak

- in the Białowieża Forest. *Forest Ecology and Management*, 459: 117826. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117826>
- Steyrer G., Hoch G., Tomiczek C. 2014. Schwere Eisbruchschäden im Dezember 2014 in Ostösterreich. *Forstschutz Aktuell*, 60/61: 48–50.
- Stoffel M., Tiranti D., Huggel C. 2014. Climate change impacts on mass movements — Case studies from the European Alps. *Science of The Total Environment*, 493: 1255–1266. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.102>
- Stokes A. 1999. Strain distribution during anchorage failure of *Pinus pinaster* Ait. at different ages and tree growth response to wind-induced root movement. *Plant and Soil*, 217: 17–27. <https://doi.org/10.1023/A:1004613126353>
- Sturtevant B.R., Fortin M.-J. 2021. Understanding and modeling forest disturbance interactions at the landscape level. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 1–27. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.653647>
- Subramanian N., Nilsson U., Mossberg M., Bergh J. 2019. Impacts of climate change, weather extremes and alternative strategies in managed forests. *Écoscience* 26, 1: 53–70. <https://doi.org/10.1080/11956860.2018.1515597>
- Szwagrzyk J., Gazda A., Muter E., Pielech R., Szweczyk J., Zięba A., Zwijacz-Kozica T., Wiertelorz A., Pachowicz T., Bodziarczyk J. 2020. Effects of species and environmental factors on browsing frequency of young trees in mountain forests affected by natural disturbances. *Forest Ecology and Management*, 474: 118364. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118364>
- Takano K., Nakagawa K., Aiba M., Oguro M., Morimoto J., Furukawa Y., Mishima Y., Ogawa K., Ito R., Takemi T. 2016. Projection of impacts of climate change on windthrows and evaluation of potential adaptation measures in forest management: a case study from empirical modelling of windthrows in Hokkaido, Japan, by Typhoon Songda (2004). *Hydrological Research Letters*, 10, 4: 132–138. <https://doi.org/10.3178/hrl.10.132>
- Tepley A., Paritsis J., Veblen T. 2012. Disturbance. V: The encyclopedia of sustainability, vol. 5: ecosystem management and sustainability. Craig R.K., Nagle J.C., Pardy B., Schmitz O., Smith W. (ur.). Berkshire Publishing: 286–290.
- Teshome D.T., Zharare G.E., Naidoo S. 2020. The threat of the combined effect of biotic and abiotic stress factors in forestry under a changing climate. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.601009>
- Thorn S., Bässler C., Gottschalk T., Hothorn T., Bussler H., Raffa K., Müller J. 2014. New insights into the consequences of post-windthrow salvage logging revealed by functional structure of saproxylic beetles assemblages. *PLOS ONE*, 9, e101757. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101757>
- Timber - podatkovna zbirka o poseku gozdnega drevja. 1995–2023. Zavod za gozdove Slovenije. zdravgozd.si/sanitarni_analiza.aspx (11. 11. 2024)
- Trémolieres M. 2005. Plant response strategies to stress and disturbance: the case of aquatic plants. *Journal of Biosciences*, 29, 4: 461–70. <https://doi.org/10.1007/BF02712119>
- Treut L., Somerville R., Cubasch U., Ding Y., Mauritzen C., Mokssit A., Peterson T., Prather M., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K., Tignor M., Miller H.L. 2007. Historical overview of climate change science. V: *Climate Change 2007: The physical science basis. contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M., Miller H.L. (ur.). Cambridge, New York, Cambridge University Press: 93–127.
- Turbé A., Jana U., de Toni A., Woodward S., Schopf A., Netherer S., Angelstam P., Mudgal S., Sonigo P. 2012. Disturbances of EU forests caused by biotic agents. European commission (DG ENV).
- Turco M., von Hardenberg J., AghaKouchak A., Llasat M.C., Provenzale A., Trigo R.M. 2017. On the key role of droughts in the dynamics of summer fires in Mediterranean Europe. *Scientific Reports*, 7, 81: 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00116-9>
- Vakula J., Zúbrik M., Galko J., Gubka A., Kunca A., Nikolov C., Bošela M. 2015. Influence of selected factors on bark beetle outbreak dynamics in the Western Carpathians. *Forestry Journal*, 61, 3: 141–156. <https://doi.org/10.1515/forj-2015-0023>
- Vancura V. 2020. The history of European forest exploitation. European Wilderness Society. <https://wilderness-society.org/history-of-european-forest-exploitation/> (6. 3. 2021).
- Vité J.P. 1989. The European struggle to control *Ips typographus*: past, present and future. *Holarctic Ecology*, 12, 4: 520–525.
- Waldron K., Ruel J.-C., Gauthier S. 2013. Forest structural attributes after windthrow and consequences of salvage logging. *Forest Ecology and Management*, 289: 28–37. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.006>
- Walker B., Holling C., Carpenter S., Kinzig A. 2003. Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 9, 2: 5. <https://doi.org/10.5751/ES-00650-090205>
- Watt A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1/2: 1–22. <https://doi.org/10.2307/2256497>
- White P.S., Jentsch A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. V: *Genetics physiology systematics ecology*. (Progress in botany, 62). Esser K., Lüttge U., Kadereit J.W., Beyschlag W. (ur.). Berlin, Heidelberg, Springer: 399–450. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56849-7_17
- Williams K.K., McMillin J.D., DeGomez T.E., Clancy K.M., Miller A. 2008. Influence of elevation on bark beetle (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) community structure and flight periodicity in Ponderosa Pine Forests of Arizona. *Environmental Entomology*, 37, 1: 94–109. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2008\)37\[94:IOEOBB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2008)37[94:IOEOBB]2.0.CO;2)
- Wohlgemuth T., Conedera M., Kupferschmid Albisetti A., Moser B., Usbeck T., Brang P., Dobberty M. 2008. Effects of climate change on windthrow, forest fire and forest dynamics in Swiss forests. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 159, 10: 336–343.
- Wohlgemuth T., Schwitter R., Bebi P., Sutter F., Brang P. 2017. Post-windthrow management in protection forests of the Swiss Alps. *European Journal of Forest Research*, 136: 1029–1040. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1031-x>
- Yamamoto S.-I. 2012. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*, 5: 223–229. <https://doi.org/10.1007/BF02767114>
- Yang L.H., Naeem S. 2008. The ecology of resource pulses. *Ecology*, 89, 3: 619–620.
- Zhang C., Ju W., Chen J.M., Wang X., Yang L., Zheng G. 2015. Disturbance-induced reduction of biomass carbon sinks of China's forests in recent years. *Environmental Research Letters*, 10, 11, 114021. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/11/114021>
- Zhu J.-J., Liu Z., Li X., Takeshi M., Yutaka G. 2004. Review: effects of wind on trees. *Journal of Forestry Research*, 15, 2: 153–160.