



Romania-Ukraine
ENI-CROSS BORDER COOPERATION

www.ro-ua.net

JOINT OPERATIONAL PROGRAMME ROMANIA-UKRAINE 2014-2020

Мертва деревина як складова лісових екосистем

Deadwood as a component of forest ecosystems



МЕРТВА ДЕРЕВИНА ЯК СКЛАДОВА ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

навчально-методичний посібник для ВНЗ

Ужгород, РІК-У, 2022

УДК 574.4:630*81-026.82](075.8)

М 52

М 52 Мертва деревина як складова лісових екосистем: навчально-методичний посібник для ВНЗ / за ред. Я. С. Гасинець, Р. Т. Волосянчук, О. І. Станкевич-Волосянчук. – Ужгород: РІК-У, 2022. – 128 с.

ISBN 978-617-8046-47-7

Навчально-методичний посібник «Мертва деревина як складова лісових екосистем» може використовуватися на природничих факультетах вищих навчальних закладів для викладання бакалаврських та магістерських програм, де розглядаються питання ролі та важливості мертвої деревини у лісових екосистемах: «Охорона і раціональне використання лісових екосистем», «Засади сталого управління лісовими екосистемами» та «Картування екосистем та оцінка їх екосистем них послуг». Тут містяться методичні матеріали щодо визначення типів мертвої деревини у лісах, стадій розкладання мертвої деревини, проведення досліджень ксилотрофних грибів та сапротрофних комах, а також деяких груп хребених тварин, які тісно пов'язані у своїй життєдіяльності з мертвою деревиною.

Навчально-методичний посібник складається зі вступу, трьох розділів, післямови та запитань для самоперевірки до кожного розділу. Посібник також містить кольоровий блок фотоілюстрацій, які супроводжують описані методику.

УДК 574.4:630*81-026.82](075.8)

Автори: Станкевич-Волосянчук О. (вступ, 3.1, 3.2, післямова), Шпарик Ю. (р. 1), Глеб Р. (2.1), Дедусь В. (2.2), Покинъчерета В. (3.1, 3.2), Волосянчук Р. (вступ, післямова).

Рецензент: Кіш Р. Я

Переклад англійською: Р. Волосянчук

*Рекомендовано до друку Вченою радою біологічного факультету
ДНВЗ «Ужгородський національний університет»,
протокол № 4 від 15.11.2021 року*

Видання надруковано у рамках проекту «Поводження з мертвою деревиною для стійких лісів у румунсько-українському прикордонному регіоні (RESFOR)», який фінансується Європейською Спільнотою через Європейський Інструмент Сусідства, Спільну Операційну Програму «Румунія-Україна 2014-2020» (EMS-ENI code: 2soft / 1.2 / 13).

©ГО «ЕКОСФЕРА», 2022

©ТОВ «РІК-У», 2022

ISBN 978-617-8046-47-7

ЗМІСТ

ВСТУП.....	5
1. МЕРТВА ДЕРЕВИНА – НЕВІД’ЄМНА ЧАСТИНА ЛІСОВОЇ ЕКОСИСТЕМИ	7
1.1. Методика визначення стадій розкладання мертвої деревини	10
1.2. Функції мертвої деревини.....	12
1.3. Запитання для перевірки.....	14
2. ГРИБИ ЯК ВАЖЛИВИЙ КОМПОНЕНТ ЛІСОВОЇ ЕКОСИСТЕМИ	15
2.1. Сапротрофні деревні макроміцети (ксилотрофи, деревиноруйнівні гриби)	16
2.2. Трофічна ніша ксилотрофів	17
2.3. Гниття деревини і його характеристики	18
2.4. Методика досліджень.....	22
2.4.1. Методи визначення грибів	24
2.4.2. Діагностика лісових екосистем.....	24
2.5. Запитання для перевірки.....	26
3. САПРОКСИЛОБІОНТНІ КОМАХИ	27
3.1. Роль комах у процесах розкладання деревини	27
3.2. Методика досліджень.....	29
3.3. Запитання для перевірки.....	32

4. ЛІСОВІ ХРЕБЕТНІ ТВАРИНИ, ПОВ'ЯЗАНІ З МЕРТВОЮ ДЕРЕВИНОЮ.....	33
4.1. Мертва деревина як місце прихистку чи розмноження	33
4.1.1. Променеві риби	33
4.1.2. Земноводні	34
4.1.3. Плазуни	35
4.1.4. Птахи	36
4.1.5. Ссавці	42
4.2. Мертва деревина, як місце живлення хребетних тварин	45
4.2.1. Променеві риби	45
4.2.2. Земноводні	45
4.2.3. Плазуни	45
4.2.4. Птахи	46
4.2.5. Ссавці	47
4.3. Методика досліджень птахів	48
4.4. Запитання для перевірки.....	50
ПІСЛЯМОВА	51

Вступ

Старі стовбури, дерева, що відмирають чи стоять вже мертві, стовбури і гілля, що впали на землю, пні та дерева, вивернуті з корінням, формують один із найбагатших і, поки-що, недооцінених біотопів для біорізноманіття світу. Мертва деревина, по суті, є цілим мікросвітом – мікроекосистемою у лісі, яка дає життя величезній кількості видів. З мертвою деревиною тісно пов'язані не лише гриби, слизовики, мохи та лишайники, у ній живуть і нею харчуються також комахи й інші безхребетні. Від мертвої деревини у лісі залежать і хребетні тварини – земноводні, плазуни, ссавці та птахи. Загалом види, що на певних стадіях свого розвитку залежать від мертвої деревини, називають сапроксилними (давньогрець. *σαπρος* – гнилий, *ξύλο* – деревина). Сапроксилобіонтними називають організми, які на певному етапі живуть у мертвої деревині, сапроксилотрофними – які нею живляться.

Часто доводиться чути хибну думку, що праліс, де багато мертвої деревини, є розсадником шкідників та хвороб лісу. Але насправді це не так: фахівці зазначають, що повний цикл розкладання деревини у лісах, які не зазнають втручань людини, передбачає почергову заміну одних грибів та комах, іншими. І різноманітні види, які живуть на мертвої деревині та харчуються нею, регулюють чисельність та можливість розселення одне одного. Так, сапротрофами та сапроксилотрофами «з'їдаються» до останку лише ослаблені чи пошкоджені стихією дерева. А міцні й здорові живуть сотні років по сусідству...

Однак підтримання біорізноманіття лісових видів – не єдина функція мертвої деревини. Наприклад, вивернуте з корінням дерево у лісі є не лише оселищем для сотні ксилотрофних

та сапроксилобіонтних видів, воно ще й відіграє важливу водорегулятивну роль. В результаті падіння дерева разом з корінням створюється мікрорельєф, характерний для пралісів, де заглибини у ґрунті чергуються з горбиками, які дуже добре затримують стік води. Так опади і талий сніг залишаються у лісі, а лісові струмки і потоки наповнюються водою рівномірно і поступово. Якщо дозволяє рельєф, то вивернуті з корінням дерева сприяють утворенню лісових мікрородоім чи болітець, де охоче харчується лелека чорний та живе черепаха болотяна. До речі, обидва види червонокнижні. За цим принципом слід здійснювати рекультивацию трельовальних волоків у господарських лісах: щоби ліс не втрачав воду і запобігав формуванню паводків.

Мертва деревина має ще одну корисну і важливу функцію – кліматичну. Мертва деревина депонує до 10 % вуглецю, який накопичило дерево за життя, через хімічні зв'язки (харчові ланцюги) в інших сапротрофних організмах та ґрунті. Решта 90 % вуглецю повертається назад у повітря, але не в один момент, як це відбувається від спалювання дров, а поступово. Ця поступовість розтягнута десятиліттями, поки триває процес розкладання мертвої деревини. Тому важливо залишати більше мертвої деревини у лісах, а для палива повніше використовувати відходи деревообробної галузі та енергетичні плантації верб, акації, павловнії, тополь тощо.

На прикладі пралісів можна спостерігати, як живе природний ліс без втручання людини. Ліс не гниє, а дає життя самому собі та іншим лісовим мешканцям. На повалених деревах, які розкладаються, ростуть не лише гриби, мохи, лишайники, папороті чи судинні рослини, але й молодий підріст ялини, ялиці, бука. Адже перегнила мертва деревина – найкращий субстрат для самовідтворення лісу.

Що таке мертва деревина, її підтипи та способи визначення стадій розкладання, хто її населяє та хто з лісових мешканців пов'язаний з нею трофічно, якими є функції мертвої деревини – усі ці питання розкриває пропонований навчально-методичний посібник «Мертва деревина як складова лісових екосистем».

1. Мертва деревина – невід'ємна частина лісової екосистеми

Мертва деревина є невід'ємним елементом кожної лісової екосистеми – це сухі гілки і цілі дерева, які відмерли

в процесі природного відбору або внаслідок дії зовнішніх чинників (стихійні явища, дикі тварини, хвороби, шкідники, антропогенний вплив тощо). Якщо раніше, при веденні лісового господарства на вирощування товарної деревини, мертва деревина (сухі стовбури, які можна було використати) вилучалася з лісів для отримання прибутку, то з переорієнтацією лісового господарства на невиснажливе (стале) управління лісами в останні десятиліття все більше уваги надається її соціологічному значенню та іншим корисним функціям мертвої деревини. В українській лісознавчій науці широко використовуються також терміни, які є певною мірою синонімами до терміну «мертва деревина» – це «детрит» та «мортмаса». Їх відмінності від мертвої деревини в тому, що до детриту і мортмаси включають також недеревинну мертву органіку – переважно опале листя та глицію. Відмітимо, що в Україні є різноманітні добре опрацьовані таблиці стосовно запасів живої та мертвої деревини у деревостанах багатьох лісотвірних порід (Лакида, 2002; Шпаківська, Марискевич, 2009; Укрдержліспроект, 2012; Швиденко та ін., 2014; Білоус, 2014).

Значне зростання інтересу науковців, практиків та громадськості до мертвої деревини в лісах стало результатом особливої уваги на початку XXI століття до пралісів, невід'ємним елементом яких власне і є мертва деревина. Вивчення пралісів у цей час отримало новий поштовх, наслідком якого стали

різноманітні наукові публікації, зарахування пралісів України і Словаччини до переліку об'єктів природної спадщини UNESCO (єдиний такий об'єкт в Україні) та законодавче оформлення пралісів, як об'єкту охорони природи державного рівня в Україні. Великий інтерес до мертвої деревини спричинив появу різноманітних її класифікацій та означень (Stierling, et al., 1994; Stevens, 1997; Humphrey, et al., 2002; Humphrey, Bailey, 2012; Білоус, 2014; Ва́че et al., 2019). Так, деякі автори (Fridman & Walheim, 2000; Christensen et al., 2005) розрізняють лише два типи мертвої деревини, а саме сухостій (така, що стоїть) і повалену, а інші використовують більш детальні класифікації з чотирма або п'ятьма типами мертвої деревини (Kirby et al., 1998; Schuck et al., 2004; Travaglini et al., 2007). Основні класифікації розрізняють сухостій та повалену мертву деревину, а межа поділу між ними – це кут нахилу від вертикалі: наприклад, 45° (Harmon & Sexton, 1996; Rondeux & Sanchez, 2009; Merganičová et al., 2012) чи 30° («Санітарні правила в лісах України», 1995). В законодавчому полі України також уже використовуються терміни і означення, пов'язані з мертвою деревиною (Протокол до Карпатської конвенції щодо невиснажливого управління лісами, 2011; Закон України ... щодо охорони пралісів ..., 2017; Методика визначення належності лісових територій до пралісів, квазіпралісів і природних лісів, 2018).

Розпочнемо з означення терміну «**мертва деревина**» (англ. – **deadwood**):

- грубі дерев'яністі рештки (coarse woody debris), що утворилися в процесі розвитку і росту лісу (definitions.net);
- мертві стовбури (деревина мертвих дерев, які стоять) і мертві колоди (повалена деревина) (Forest: deadwood, 1995);
- весь дерев'янистий матеріал у лісах, який більше не є живим, тобто це мертві стовбури або їх частини, мертві гілки всіх розмірів та мертве коріння, але не мертва деревина живих дерев (Harmon & Sexton, 1996);
- всі шматки мертвого дерев'янистого матеріалу, наприклад, мертві стовбури, пні, гілки та великі корені,

на землі в лісових екосистемах або у лісових потоках (IUFRO, 2000);

- вся нежива дерев'яниста біомаса лісів, що не міститься в підстилці, а стоїть в деревостані, лежить на землі або розташована в ґрунті. Мертва деревина включає деревину стовбурів, гілок і коріння, середній діаметр яких більший або дорівнює 10 см, хоча для окремих країн цей діаметр може бути іншим (FRA-2015);
- загальний обсяг грубих дерев'янистих решток, що стоять чи лежать, діаметром ≥ 7 см (з корою, тонший кінець) і з мінімальною довжиною 1,0 м. Таким чином, у одного шматка деревини може бути ділянка (грубша за 7 см), яка враховується в об'ємі мертвої деревини, і ділянка (менше 7 см), яка не враховується в об'ємі мертвої деревини. Лише надземний матеріал зараховується до мертвої деревини (Польовий протокол проекту RESFOR).

Загалом, у лісовій екосистемі утворюються **такі типи мертвого дерев'янистого матеріалу** (Шпарик та ін., 2010; Шпарик, 2016):

1. **Опад** (щорічний) підрозділяється на такі підтипи (рис. 1.1):
 - 1.1. **Дрібні гілки** (не обов'язково мертві), які падають під дією різних чинників з дерева на ґрунт. Їх довжина переважно менше 1 м, а діаметр – приблизно до 2 см.
 - 1.2. **Середні гілки** – довжина переважно 1-2 м, а діаметр – приблизно 2-5 см.

Відмітимо, що лісовий опад недерев'янистої органічної речовини (листя, глиця, цьогорічні пагони, плоди тощо) не зараховують до мертвої деревини.

2. **Мертва деревина, що стоїть**, підрозділяється на такі підтипи:
 - 2.1. **Мертва деревина живих дерев** – це ядрова частина у стовбурах і коренях живих дерев (рис. 1.2).
 - 2.2. **Свіжий сухостій** – це мертві (всохлі) дерева всіх розмірів і порід, які не відхилилися від вертикалі згідно Санітарних правил в лісах України більше, як на 30° (в бага-

тьох наукових працях – 45) градусів, а крона їх ще збережена (рис. 1.3).

3.3. **Старий сухостій** – мертві (всохлі) дерева всіх розмірів і порід, які не відхилилися від вертикалі більше, як на 30 (45) градусів, але без крони (можуть бути окремі сухі сучки першого порядку – рис. 1.3).

3. **Мертва лежача деревина** підрозділяється на такі підтипи (рис. 1.4 – 1.5):

3.1. **Цілі мертві дерева** (з корінням і кроною), які лежать на землі або стоять, але, згідно «Санітарних правил в лісах...», нахилені більше, як на 30° (в більшості наукових публікацій – 45°) від вертикалі.

3.2. **Мертві стовбури дерев та їх частини**, які лежать на землі або стоять, але нахилені більше, як на 30° (45°) від вертикалі.

3.3. **Товсті гілки** – це мертві гілки, які лежать на землі і мають довжину і товщину більше певних порогових значень (напр., у проєкті RESFOR – більше 1 м і 7 см відповідно).

Відмітимо, що кору, яка вже відпала від стовбура чи гілок, не зараховують до мертвої деревини, бо в більшості випадків вона вже видозмінена діяльністю комах і грибків та не містить деревини. Важливо також розуміти, що запаси мертвої деревини в лісах можуть коливатися від декількох відсотків в молодняках до 100 % – у усохлих (мертвих) лісах. Найближчими до природних величин є запаси мертвої деревини в пралісах і вони становлять близько 15 % від запасів живої деревини або 8-10 річних приростів деревини (Шпарик та ін., 2010; Шпарик, 2016).

1.1. Методика визначення стадій розкладання мертвої деревини

Цінність мертвої деревини для лісової екосистеми визначається її типами, які було розглянуто вище, та стадіями її розкладання (Triska & Cromack, 1980; Zimmerman et al., 1995; Humphrey

et al., 2002; Rondeux & Sanchez, 2009; Білоус, 2014). Стадія розкладання мертвої деревини – це співвідношення в ній тканин з різним ступенем зміни кольору, пружності і структури (гниття). Багатьма авторами пропонується класифікувати мертву деревину на п'ять стадій розкладання. У проєкті RESFOR також використовувалася 5-ступенева шкала. В українському законодавчо-нормативному полі використовується 4-ступенева шкала (Методика визначення належності лісових територій до пралісів, квазіпралісів і природних лісів, 2018):

- **1 (перша стадія** – рис. 1.6)): свіжа або ще не розкладена деревина (лезо ножа за помірного натискання вздовж волокон деревини проникає лише через кору);
- **2 (друга стадія** – рис. 1.7)): початкового розкладання (лезо ножа за помірного натискання вздовж волокон деревини проникає через кору і вглиб на декілька сантиметрів у деревину);
- **3 (третя стадія** – рис. 1.8)): інтенсивного розкладання (лезо ножа за помірного натискання вздовж волокон деревини проникає через кору й у деревину на всю довжину);
- **4 (четверта стадія** – рис. 1.9)): повного розкладання (лезо ножа за помірного натискання проникає в деревину на всю довжину вздовж і впоперек волокон).

При визначенні стадії розкладання мертвої деревини важливо мати на увазі таке:

- стадії розкладання мертвої деревини найбільш точно ідентифікуються методом помірного натискання лезом складаного ножа в цю деревину;
- один елемент мертвої деревини (наприклад, повалений стовбур) може мати кілька стадій розкладання, і тонші його частини мають вищу стадію розкладання (гниють швидше);
- в родючіших і вологіших типах лісу гниття мертвої деревини йде швидше, ніж у бідніших і сухіших типах лісу.

1.2. Функції мертвої деревини

Аналіз наукової літератури дав можливість виділити найбільш важливі функції мертвої деревини в лісових екосистемах (Zlatnik, 1936; Triska, Cromack, 1980; Korpel, 1995; Stevens, 1997; Лакида, 2002; Schuck et al., 2004; Humphrey, Bailey, 2012; Шпарик, 2016):

1. **Гідрологічну** функцію (формування мікрорельєфу) виконують практично всі типи мертвої деревини, в першу чергу – мертва лежача деревина, а реалізується вона через: перерозподіл і затримання елементами мертвої деревини поверхневого стоку; формування ямкового мікрорельєфу від падіння дерев з кореневими системами, який теж регулює стік; перевід поверхневого стоку в ґрунтовий через порожнини, які залишилися після відмирання коріння; утримання води в елементах мертвої деревини внаслідок їх гниття.
2. **Кліматичну** функцію (депонування вуглецю) виконують теж всі типи мертвої деревини, в першу чергу – мертва лежача деревина та дрібні гілки, а реалізується вона через: депонування вуглецю через гниття мертвої деревини, яке підвищує кількість вуглецю в ґрунті (2-3% від запасу мертвої деревини); депонування вуглецю в ґрунті через залучення елементів мертвої деревини до харчових ланцюгів (< 1%); депонування вуглецю в плодкових тілах трутовиків, лишайників тощо (< 1%). Слід мати на увазі, що залишення мертвої деревини в лісі суттєво збільшує депонування вуглецю на території лісової ділянки, бо існує прямий зв'язок між фітомасою та запасами вуглецю. Однак цей ефект триває лише до моменту збалансування приросту мертвої деревини та її втрат від гниття – це тривалість повного перегнивання мертвої деревини, яка визначається деревною породою (бук – 40-50 років), а в хімічному контексті процеси горіння і гниття практично ідентичні.
3. **Фертилітарну** функцію (поліпшення родючості ґрунтів) виконують переважно всі типи опадів мертвої дере-

вини та мертва деревина коренів, а реалізується вона через: залучення перегною (результату гниття мертвої деревини) до біохімічних процесів ґрунтів для покращення їх родючості («чорні струмки»); поліпшення гідрологічного режиму ґрунтів (уникнення оглеєння) через підвищення їх пористості мертвою деревиною коренів.

4. **Відновлювальну** або лісовідновлювальну функцію (мікрооселища для підросту) виконують переважно мертві стовбури дерев та їх частини на останніх стадіях розкладання, а реалізується вона через: формування місць проростання насіння дерев власне на самій гнилій мертвій деревині в умовах сильно кам'янистих ґрунтів; формування місць проростання насіння дерев на дрібноземі, який затримує мертва деревина з поверхневого стоку в умовах сильно кам'янистих ґрунтів.
5. **Механічну** у функцію виконує мертва деревина (ядрова частина) стовбура живих дерев і стовбури мертвих дерев, а реалізується вона через утримання крони у вертикальному положенні завдяки достатній міцності мертвої деревини стовбура. Частка ядрової частини (мертвої деревини) в стовбурі живих дерев зростає з віком і може досягати 90 % від площі поперечного перерізу; утримання молодих дерев від зсувів на сильно кам'янистих ґрунтах мертвими стовбурами дерев.
6. **Протиерозійну** функцію (запобігання руйнуванню ґрунтів) виконують всі типи мертвої деревини, а реалізується вона через: сухостій, який сприяє переведенню поверхневого стоку (основного чинника водної ерозії) в ґрунтовий завдяки вертикальним отворах від мертвого коріння; лежачу мертву деревину, яка затримує і/або перенаправляє поверхневий стік, тобто зменшує його руйнівну силу; опад, дрібні і середні гілки, які захищають ґрунт від руйнування лісогосподарськими машинами – рекомендується подрібнення і розкидання гілок від зрубаних дерев на лісових дорогах (волоках).

7. **Природоохоронну** функцію (підтримання біорізноманіття) виконують всі типи мертвої деревини, а реалізується вона через: мікрооселища в мертвій деревині, які є екологічними нішами для багатьох живих організмів (переважно це комахи, гриби, і рослини); трофічні зв'язки (харчову базу) з багатьма живими організмами (переважно це комахи і гриби); покращення захисних властивостей (місць для схованок) лісових екосистем для більшості їх «жителів» (дрібні тварини).

Звичайно, вказані вище функції мертвої деревини – це не повний їх перелік, а лише найбільш важливі для врахування у практиці управління лісами. Наприклад, для розвитку туризму і рекреації важливою є **захаращувальна** функція мертвої деревини (всіх підтипів) – її вплив суттєво сповільнює і може навіть повністю припинити рух людей через лісові масиви. А, навпаки, **пейзажна** функція всіх підтипів мертвої деревини є позитивною для рекреації – її наявність суттєво покращує рекреаційну цінність лісових масивів тощо.

Для правильного управління обсягами мертвої деревини в лісах потрібно розуміти, що найближчими до природних величин є запаси мертвої деревини у пралісах, де вони становлять близько 15 % від запасів живої деревини або 8-10 річних приростів деревини (в чистих букових пралісах $\approx 100 \text{ м}^3/\text{га}$). Залежно від завдань, які визначені законодавством для окремих лісових ділянок (категорії лісів), запаси та види мертвої деревини на них можуть відрізнятися від пралісів, з метою досягнення найбільшої ефективності управління лісами.

1.3. Запитання для перевірки

1. Що таке мертва деревина і на які підтипи її поділяють?
2. Назвіть функції мертвої деревини у лісі.
3. Скільки налічують стадій розкладання мертвої деревини і як їх розпізнати?

2. Гриби як важливий компонент лісової екосистеми

Гриби (Fungi) – царство живих еукаріотичних гетеротрофних організмів, які не мають хлорофілу і розмножуються спорами, а їх талом представлений переважно гіфами. На відміну від інших еукаріотичних організмів, вони живляться, всмоктуючи поживні речовини із субстрату вегетативним тілом, яке утворене переплетінням гіфів (міцелій). За різними даними, різноманіття грибів на Землі становить від 1,5 до 2 млн. видів (Hawksworth, 2001; Kirk et al., 2008; Blackwell, 2011). Залежно від субстрату, на якому гриби ростуть чи живляться, виділяють такі **основні екологічні групи**:

- **Симбіотрофні макроміцети (мікоризоутворювачі)** – макроміцети, які в процесі свого життєвого розвитку утворюють мікоризу на коренях дерев, трав та чагарників;
- **Сапротрофні ґрунтові макроміцети (сапротрофи)** – макроміцети, що живляться мертвими органічними речовинами та використовують для живлення лісовий опад, підстилку чи верхній гумусовий шар ґрунту;
- **Сапротрофні деревні макроміцети (ксилотрофи, деревиноруйнівні гриби)** – гриби, які виростають на дерев'янистому субстраті (гілки, стовбури, корені, пні) та в процесі життєдіяльності переробляють целюлозні та лігноцелюлозні залишки;
- **Карботрофи** – гриби, що ростуть на місцях пожеж та вогнищ;

Лісова екосистема – це складний комплекс організмів, у якому гриби є одним з найважливіших компонентів.

- *Копротрофи* – гриби, що розвиваються та використовують для життєдіяльності залишки органіки екскрементів тварин;
- *Бріотрофи* – гриби, які живляться органічними речовинами відмерлих частин мохів;
- *Мікотрофи* (сапротрофні мікофіли) – гриби, що розвиваються на плодovих тілах грибів.

2.1. Сапротрофні деревні макроміцети (ксилотрофи, деревиноруйнівні гриби)

Особливе місце в лісових біоценозах займає еколого-трофічна група грибів-ксилотрофів, які, руйнуючи деревину та розкладаючи природний опад, забезпечують процеси гуміфікації і мінералізації органічних речовин, сприяють посиленню кругообігу мінеральних речовин та енергії (Khacheva, 2015).

Незважаючи на велику кількість досліджень деревиноруйнівних грибів, єдиного бачення, що це за група організмів, немає. У вузькому значенні до них належать гриби, які в процесі свого розвитку розщеплюють своїми ферментами целюлозні та лігноцелюлозні комплекси деревини (власне ксилотрофи). У широкому значенні до деревиноруйнівних грибів зараховують всі гриби, які розвиваються на дерев'янистих субстратах і неопосередковано використовують целюлозні комплекси як трофічний ресурс. У цьому разі до деревиноруйнівної групи грибів належать і ксилобіонти – гриби, які заселяють деревину, але не обов'язково використовують її трофічно, і власне ксилотрофи, для яких деревина є єдиним або основним елементом живлення (Мухин, 2015).

Ксилотрофні гриби руйнують компоненти клітинної стінки, включно із целюлозою, геміцелюлозою та лігніном, які становлять основну частину деревини. Залежно від організму, гриби можуть вражати прилеглу до камбію (заболонь), або центральну (ядро) частину стовбура. Процес гниття не завжди можна бачити ззовні, за винятком місць, де кору пошкоджено. Деревиноруйнівні гриби зменшують вагу деревини за рахунок

поглинання продуктів розпаду целюлози або геміцелюлози суцільних тканин, що призводить до втрати міцності деревини на 70-90%. Деревина не витримує власної ваги і падає, особливо під впливом вітру, сильного дощу чи інших факторів. Таким чином, ксилотрофи беруть участь у сукцесійних процесах, які відбуваються в лісових біоценозах.

2.2. Трофічна ніша ксилотрофів

За еколого-трофічними параметрами виділяють такі групи грибів:

- *Облігатні паразити* – гриби які поселяються і функціонують лише на живому субстраті, і не здатні рости на мертвому субстраті. До них належать іржасті, сумчасті гриби, що викликають пошкодження листя, глиці, некрозно-ракові хвороби різних органів дерев;
- *Факультативні сапротрофи* – гриби, які надають перевагу живому субстрату, але здатні поселятися і на мертвому субстраті;
- *Сапротрофи* – гриби, що поселяються і функціонують лише на мертвому субстраті та забезпечують розкладання основного обсягу біомаси лісового біогеоценозу. До підгрупи, що спеціалізується на розкладанні деревини, застосовують термін ксилотрофи. У них часто добре виражена трофічна спеціалізація, що виявляється в їх переважному розвитку на деревині певного виду деревних порід, а також на різних фракціях опадів. Завдяки цьому у лісових екосистемах відбувається так зване «налаштування» на утилізацію рослинних залишків.

Залежно від субстрату, ксилотрофів поділяють на групи. За видами дерев, які вони вражають, ксилотрофи поділяються на:

- *Евритрофи 1 порядку*. Це види, які розвиваються як на листяних, так і на глицевих породах дерев.
- *Евритрофи 2 порядку*. Це види грибів, що розвиваються лише на листяних породах, або лише на глицевих.

- *Стенотрофи*. Види грибів, які розвиваються на певному виді дерев.

2.3. Гниття деревини і його характеристики

Залежно від механізму руйнування деревини виділяють три основні типи гниття: буру, білу та м'яку гнилизну. На основі цього можна також класифікувати гриби:

- *Гриби – збудники бурої гнилизни*. Вони за допомогою ферменту целюлази розкладають целюлозу клітинних стінок, внаслідок чого деревина стає бурою від лігнінових речовин та крихкою, і її об'єм при цьому значно зменшується. До грибів, які розкладають целюлозу, належать види родів *Coniophora*, *Serpula*, *Trametes*, *Lentinus*, *Laetiporus*, *Piptoporus*, *Daedalea*, *Fistulia*;
- *Гриби – збудники білої гнилизни*. В разі розкладання грибами лігніну деревина не темніє. Деструкція деревини починається за допомогою целюлази, але відбувається переважно за допомогою оксидаз. Така деревина зазвичай розпадається на волокна і пластини. Об'єм деревини при цьому не зменшується і зберігається в'язкість. З'являються плями, згустки білої целюлози і міцелію. Типовими представниками цієї групи грибів є трутовик справжній (*Fomes fomentarius*), трутовик лускатий (*Polyporus squamosus*), лензитес березовий (*Lenzites betulina*) та трутовик несправжній (*Phellinus igniarius*);
- *Гриби – збудники м'якої гнилизни*. Насичену водою деревину, яка перебуває у воді або у ґрунті, а також надземні елементи, біля яких є певні об'єми води, можуть вражати гриби, що викликають м'яку гнилизну. Деревина, уражена таким видом грибів, зазвичай зберігає свою форму, стає дуже м'якою і змінює колір. У сухому стані вона може виглядати нормально, але при навантаженні розколюється на тріски. Гриби розкладають в основному полісахариди, руйнуючи середню частину клітин-

ної стінки, та обмежено розкладають лігнін. До грибів, які викликають м'яку гнилизну, належать види родів: *Dematophora*, *Xylaria*, *Sclerotinia*, *Nectria*.

Білу і буру гнилизну в основному утворюють базидіоміцети, а м'яку – аскоміцети та дейтероіцети. Процеси гниття відбуваються неперервно, але для дослідження умовно поділяються на стадії гниття деревини під дією грибів. На сьогодні розроблено велику кількість шкал, які використовуються для діагностики ступеня розкладання. Вони містять набори різноманітних тактильних (твердість деревини, міцність кори, глибина проникнення в неї гострого предмета при натисканні) і візуальних (колір, відсоток залишків кори, наявність гілок, рослинності, форма поперечного перерізу стовбура) критеріїв (Russell et al., 2015; Бергман, 2020). Так виділяють від 3 до 8 стадій розкладання деревини (Вакин и др., 1969; Fogel et al., 1973; Gordienko, 1979; Maser et al., 1979; Renvall, 1995; Климченко и др., 2011).

У більшості мікологічних досліджень використовують шкали із 3 або 4 стадіями. (табл. 2.1-2.2). Недоліком шкал гниття є відсутність інструментальних вимірювань. У зв'язку з цим суб'єктивність отриманих даних досить висока. Ще одним недоліком є те, що деревина розкладається нерівномірно, як по своїй довжині, так і по перерізу стовбура, і важко встановити ступінь розкладання внутрішніх шарів деревини.

Таблиця 2.1.

Шкала діагностики стадій деструкції деревини (Gordienko, 1979).

Стадія деструкції	Візуальні ознаки
1. Слабка	Деревина зі щільною корою, видимі ознаки деструкції є лише подекуди
2. Середня	Верхній шар деревини м'який, кора місцями відпала, розкладання помітне візуально, гострі предмети проникають на значну глибину в деревину, гнилизна пластинчаста або призматична

Стадія деструкції	Візуальні ознаки
3. Сильна	Залишається лише форма стовбура, кора місцями відпала, на поверхні зазвичай добре розвинені синузії мохів і лишайників

Таблиця 2.2. Коротка характеристики стадій гниття деревини (за А.Т. Вакін і ін., 1969)

Стадія гниття	Опис
1 – Темна	спостерігається зміна забарвлення деревини, вона набуває темного кольору, але технічні якості не змінюються. Вона пронизана гіфами грибів, які живляться вмістом клітин.
2 – Тверда	з'являються ділянки злегка пошкодженої деревини, виникають світлі місця, порожнини, плівки міцелію і звивисті темні смужки, відомі під назвою «чорні лінії». Технічні якості деревини значно знижуються.
3 – М'яка	відбуваються істотні макроскопічні й мікроскопічні зміни. Деревина стає пухкою, легкою, світлішою або темнішою за здорову, в ній утворюються вицвіті целюлози і скупчення грибниці у вигляді плівок. Деревина повністю втрачає міцність і набуває пилоподібної або волокнистої структури.
4 – Розпад	характеризується припиненням процесу гниття і початком руйнування механічним шляхом. Процес гниття доходить до повного розкладання деревини – гуміфікації і мінералізації

Для кожної стадії є свої характерні види грибів. Користуючись шкалою із чотирма стадіям гниття, види грибів розподіляться таким чином (табл. 2.3). Так, на першій стадії гниття деревина заселяється факультативними, піонерними і пато-

генними видами. Це в основному представники аскоміцетів, сордаріоміцетів і дейтеромицетів. Необлігатні паразитичні гриби, маючи широкий ферментативний спектр, заселяють і розкладають деревину на всіх стадіях. Піонерні види розкладають найбільш доступні полісахариди, не руйнуючи целюлозні комплекси деревини. На цій стадії відбувається підготовка деревини для заселення більш активних деструкторів. Друга стадія є найбільш активною стадією гниття. В більшості випадків плодові тіла представлені трутовими грибами (40% від загального видового різноманіття). Третя стадія розкладання деревини відбувається в основному за рахунок сапротрофів, які запускають процеси гуміфікації органічної речовини. Їх спори та міцелій потрапляють на деревину через підстилку. Ця стадія найбільш тривала за часом і може становити від 5-7 до 100 і більше років (Бурова, 1986). На четвертій стадії стовбури вже сильно розкладені, покриті щільним шаром мохів та судинних рослин, можуть мати на собі і молодий підріст дерев. Більшість плодових тіл грибів уже старі та відмерлі, з'являються представники міксоміцетів, сордаріоміцетів та аскоміцетів.

Аналізуючи розподіл видів за ступенем розкладання деревини, видно, що найбільша кількість видів грибів приурочена до другої стадії, а найменше до першої. На четвертій ж стадії молоді плодові тіла відсутні, а на першій стадії найбільше видів представлені Сордаріоміцетами та класом грибів відділу Аскомікотові гриби.

Таблиця 2.3. Розподіл грибів за стадіями гниття деревини

Стадія гниття	Роди грибів
1	<i>Biscogniauxia</i> , <i>Bertia</i> , <i>Bjerkandera</i> , <i>Gloeoporus</i> , <i>Hypoxylon</i> , <i>Fomes</i> , <i>Fomitopsis</i> , <i>Phellinus</i> , <i>Inonotus</i> , <i>Laetiporus</i> , <i>Radulomyces</i> , <i>Thelephora</i> , <i>Trichaptum</i> , <i>Trametes</i> , <i>Stereum</i> , <i>Schizophyllum</i> , <i>Vuilleminia</i>

Стадія гниття	Роди грибів
2	<i>Antrodia, Antrodiella, Auricularia, Bjerkandera, Ceriporiopsis, Cerrena, Clavicornona, Corticium, Crepidotus, Daedalea, Daedaleopsis, Datronia, Gloeoporus, Fistulina, Fomes, Fomitopsis, Ganoderma, Hapalopilus, Phellinus, Piptoporus, Radulomyces, Stereum, Schizophyllum, Thelephora, Trametes, Trichaptum, Lenzites, Laetiporus, Heterobasidion</i>
3	<i>Antrodia, Antrodiella, Auricularia, Bjerkandera, Ceriporiopsis, Clavicornona, Corticium, Crepidotus, Daedalea, Gloeoporus, Fistulina, Fomes, Fomitopsis, Piptoporus, Inonotus, Ganoderma, Hapalopilus, Trametes, Lenzites, Lycoperdon, Heterobasidion</i>
4	<i>Antrodia, Antrodiella, Auricularia, Clavicornona, Hapalopilus</i>

2.4. Методика досліджень

Для дослідження ксилотрофів використовуються методи: маршрутно-експедиційні, спостереження, порівняння та моніторинг, а матеріалами виступають плодові тіла (спорокарпи) ксилотрофних грибів, які знаходять на деревах та їх частинах, деревна тирса, залишки міцелію та ризоїдів (Мухин, 1993). Всі зібрані зразки належним чином етикетують та упаковують індивідуально.

Під час маршрутних методів провадиться збір невеликої кількості зразків грибів з великої та досить різноманітної території. При цьому особливу увагу звертають на найбільш рідкісні чи певну групу видів. Точність та об'єктивність при такому методі залежить від суб'єктивних факторів – бажань та уподобань власне дослідника, наявного часу, погоди тощо.

Точнішими є дослідження на полігонах, де розробляється методика, підбираються певні розміри ділянок, які рендомізо-

вано розподіляють по території. Ділянки картуються (визначаються GPS – координати) і мають фіксований розмір. Обсяг вибірки та розмір ділянок, на яких провадяться дослідження, стандартизовані. Завдяки такому підходу отримують об'єктивні дані, як кількісні, так і якісні. Це також дозволяє провести дослідження на інших територіях чи повторити через певний проміжок часу, а отримані статистично обробити й порівняти.

Кожне дослідження має декілька етапів та починається зі збору первинних даних про територію робіт. Оскільки вегетативне тіло грибів є прихованим всередині субстрату, то під поняттям особина мається на увазі сукупність генетично однорідного міцелію. Але оскільки в польових дослідженнях таке виділення на теперішній час є неможливим, то замість поняття особин користуються поняттям «облікова одиниця», за яку приймається або окреме плодове тіло, або групи плодових тіл. Це зумовило заміну параметру чисельності у мікологічних описах на ясність. За одиницю опису приймається один заселений грибами субстрат, який можна в польових умовах чітко виділити – пень, повалене дерево, гілка, фрагмент стовбура тощо. Для оцінки ясності міцелію використовуються спеціальні шкали, які базуються або на кількості виявлених на досліджуваній території одиниць певного виду (Haas, 1932, Bohus, Babos, 1960, Darimont, 1973, Winterhoff, 1975 – за Winterhoff, 1992), або на частці цих одиниць у % від загальної кількості виявлених (Stephenson, 1993) – табл. 2.4.

Таблиця 2.4.

Шкали оцінки ясності міцелію за різними авторами

Haas [1932]		Darimont [1973] (на 1 га)		Winterhoff [1975] (на 100 м ²)		Stephenson [1993]	
+	1 субстрат	RR	1 субстрат	+	1 субстрат	R	рідкісно (< 0,5%)
1	дуже мало	R	1–3 субстр.	1	2–5 субстр.	O	зрідка (0,5–1,5%)
2	дуже розсіяно	AR-AC	4–10 субстр.	2	6–10 субстр.	C	поширено (1,5–3,0%)

Haas [1932]		Darimont [1973] (на 1 га)		Winterhoff [1975] (на 100 м2)		Stephenson [1993]	
3	розсіяно	C	11–25 субстр.	3	розсіяно	A	рясно (> 3,0 %)
4	багато	CC	26–100 субстр.	4	багато субстр.		
5	масово	CCC	>100 субстр.	5	повсюдно		

2.4.1. Методи визначення грибів

Для уточнення та актуалізації назв видів грибів використовується міжнародна наукова база даних в області мікологічної номенклатури «Index Fungorum» (<http://www.indexfungorum.org>), а для визначення їх таксономічного розміщення використовують мікологічну базу даних міжнародного проєкту, що виконує функцію реєстрації та зберігання відомостей про таксономію грибів – «Mycobank» (<http://www.mycobank.org>). Визначення видів грибів провадиться переважно за макроскопічними та мікроскопічними ознаками плодових тіл, типом субстрату, та шляхом генетичного аналізу міцелію чи плодового тіла.

Основними макроскопічними ознаками для визначення ксилотрофних грибів є форма, забарвлення і величина плодового тіла, його запах і смак, строки існування (однорічні або багаторічні плодові тіла), структура верхньої поверхні шапинки, форма гіменофора, розмір пор, структура та кольори тканини, вид дерева, на якому росли гриби (рис. 2.1, 2.2). Є такі види грибів, у яких гіменофор відсутній, або його важко класифікувати (рис. 2.3).

2.4.2. Діагностика лісових екосистем

Одним з актуальних питань збереження лісових екосистем є виявлення особливо цінних лісових біоценозів з метою їх охо-

рони та збереження. Як індикатори стану лісових екосистем можна використовувати ксилотрофні гриби, які реагують на певні зміни, що відбуваються в екосистемах (Мухин, 1993; Стороженко и др., 1992; Kotiranta, Niemelä, 1996). В одних випадках представники ксилотрофних грибів є збудниками кореневої чи стовбурної гнилизни і можуть негативно впливати на фітосанітарний стан лісів. В інших випадках ксилотрофні гриби, як організми-деструктори, є головними компонентами непорушених лісових екосистем і відіграють основну роль в деструкції лігніну та целюлози. Тому саме по собі видове багатство біоти ксилотрофних грибів не є індикатором стану лісів.

Посилення антропогенного навантаження на лісові екосистеми супроводжується зміною кількісного складу грибів, співвідношення екологічних груп, зникають рідкісні види грибів (*Aurantiporus fissilis*, *Hericium coralloides*, *H. erinaceus*, *Hymenochaete cinnamomea*, *H. cruenta*, *Fistulina hepatica*, *Grifola frondosa*, *Ischnoderma resinosum*, *Phellinus nigrolimitatus*, *Porodaedalea conchata*, *Picibes badius*), а деякі види грибів змінюють спосіб живлення. Порушення екологічних умов лісового середовища призводить до появи видів, нехарактерних для даних екосистем, і їх наявність можна використати в ролі індикаторів антропогенних порушень (Арефьев, 2000; Sverdrup-Thygeson and Lindenmayer, 2003; Penttilä, 2004; Курагина, 2014; Методика..., 2018) – табл. 2.5.

Таблиця 2.5. Ксилотрофні гриби, які потенційно можуть бути індикаторами антропогенних впливів (адаптовано для карпатського регіону за «Методика...», 2018)

Листяні та мішані ліси	Глицеві ліси
Сильне механічне пошкодження лісу	
<i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Cerioporus mollis</i> , <i>Daedaleopsis tricolor</i> , <i>Ganoderma applanatum</i> , <i>Trametes ochracea</i> , <i>Trametes versicolor</i> , <i>Schizophyllum commune</i> , <i>Phellinus robustus</i>	<i>Armillaria mellea</i>

Листяні та мішані ліси	Глищеві ліси
Сильне комплексне антропогенне порушення лісу	
<i>Phlebia rufa</i> , <i>Pycnoporus cinnabarinus</i> , <i>Stereum hirsutum</i> , <i>Piptoporus betulinus</i> (низька чисельність)	<i>Heterobasidion anosum</i> , <i>Thelephora terrestris</i> ,
Сильне рекреаційне навантаження	
<i>Trametes hirsuta</i> , <i>Trichaptum bifforme</i> , <i>Piptoporus betulinus</i> (низька чисельність)	<i>Trichaptum abietinum</i> ,
Середнє механічне пошкодження лісу	
<i>Laetiporus sulphureus</i> , <i>Lenzites betulina</i>	<i>Gloeophyllum sepiarium</i>
Середнє комплексне антропогенне порушення лісу	
<i>Harpalopilus nidulans</i>	<i>Climacocystis borealis</i>
Слабке комплексне антропогенне порушення лісу	
<i>Ceriporus varius</i> , <i>Stereum subtomentosus</i>	<i>Fomitopsis pinicola</i>
Незначне комплексне антропогенне порушення лісу	
<i>Daedaleopsis confragosa</i> , <i>Ganoderma australa</i> , <i>Ganoderma lucidum</i> , <i>Fomes fomentarius</i>	<i>Phellinus igniarius</i>

2.5. Запитання для перевірки.

1. Яка екологічна група грибів пов'язана з мертвою деревиною?
2. Які є основні типи гниття деревини?
3. Як гриби можуть виступати видами-індикаторами антропогенного впливу на лісові екосистеми?

3. Сапроксилобіонтні комахи

3.1. Роль комах у процесах розкладання деревини

У процесах розкладання деревини беруть участь багато видів комах. Серед них домінують, як за кількістю видів, так і особин, ряди твердокрилі (*Coleoptera*), двокрилі (*Diptera*) та перетинчастокрилі (*Hymenoptera*) комахи. Найчисленнішими та найрізноманітнішими є представники твердокрилих, які можуть становити до 80% видового різноманіття комах, пов'язаних із мертвою деревиною.

При заселенні дерева комахами відбувається закономірна зміна їх видового складу. Така сукцесія має ряд етапів, які є відображенням етапів розкладання деревини. Найбільш відомою є класифікація Б. М. Мамаєва (Мамаев, 1977), який запропонував етапи розкладання кори і деревини окремо. Згідно з його класифікацією, розклад кори відбувається за **три стадії**:

1. Сколітидна стадія розкладання кори – індикаторною групою є жуки підродина короїди (*Scolytinae*);
2. Церамбіцидна стадія розкладання кори – індикаторна групою є родина жуків-вусачів (*Cerambycidae*);
3. Пірохроїдна стадія розкладання кори – індикаторна родина жуки-вогнівки (*Pyrochroidae*).

Розклад деревини за Мамаєвим відбувається за **п'ять стадій**:

1. Лімексилонідна стадія розкладання деревини – індикаторна родина жуки-свердлики (*Lymexyloidea*);

2. Церамбіцидна стадія розкладання деревини – індикаторна родина жуки-вусачі (*Cerambycidae*);
3. Луканідна стадія розкладання деревини – індикаторна родина жуки-рогачі (*Lucanidae*);
4. Форміцидна стадія розкладання деревини – індикаторна родина – мурашки (*Formicidae*);
5. Лумбріцидна стадія розкладання деревини – індикаторною групою є родина дощові черви (*Lumbricidae*).

Окрім індикаторної групи, також ідентифікувати стадію розкладання можна за паразитами саме цих видів або за супутніми комахами. Однак ця методика має свої недоліки. Першим недоліком є те, що комахи можуть не заселяти деревину, в якій забагато міцелію грибів або занадто суху чи вологу деревину. В таких ситуаціях цілі ентомокомплекси певних стадій можуть випадати. Виділені вище ентомокомплекси можуть бути чітко сформовані лише за сприятливих умов і на невеликий проміжок часу. Другим недоліком є те, що автор не описує сукцесію мертводеревинних частин на ще живих деревах (дупла, гнилизна, сухі гілки, ксилотрофні гриби та інше).

За оселища сапроксилобіонтні комахи можуть використовувати не лише повалені мертві дерева або сухостій, а й різноманітні так звані мікрооселища живих дерев, які за класифікацією швейцарських дослідників (L. Larrieu 2018) представлені 7 формами (47 типів):

1. *Порожнини* – отвори в дереві, які можуть бути утворені трьома шляхами: а) внаслідок діяльності тварин (ходи та отвори вильоту імаго короїдів; дупла дятлів); б) внаслідок процесу розпаду (гнилизна); в) внаслідок морфологічних особливостей дерева (дендротельми в кореневих лапах або розвилці гілок);
2. *Травми* – механічні пошкодження кори дерева, які відкривають доступ до заболоні. Можуть утворюватися внаслідок вітровалу, снігу, морозу. Оголена деревина та травми з часом можуть перетворитися на гнилизну, якщо утворена рана з часом не заросте;

3. *Мертва крона* – мертві частини гілок в кроні, які залишаються після опадання основної частини гілки, або мертві сухі гілки в кроні;
4. *Нарости* – утвори на стовбурі дерева, які виникають внаслідок механічного пошкодження (кап) або патогенних мікроорганізмів (пухлини);
5. *Плодові тіла* ксилотрофних грибів та слизовиків;
6. *Епіфітні та епікільні структури* – представлені різноманітними структурами, які використовують стовбур дерева як механічну опору. Сюди зараховують ліаноподібні рослини, мохи, гнізда хребетних та безхребетних тварин, мікрогрунти у вилці дерев та інше;
7. *Екsudати* – витоки соку листяних дерев або смоли глицевих.

Залежно від оселища, з яким пов'язані комахи, використовують різні способи їх відлову та обліку.

3.2. Методика досліджень

Для відлову комах, які розвиваються в порожнинах дерев, навесні отвори порожнин закривають темною тканиною (бажано використовувати агроволокно, щоби не порушувати циркуляцію повітря та рівень вологості). В центрі роблять отвір у тканині, до якого за допомогою вивідної пластикової трубки діаметром 2 см кріпиться пластикова банка об'ємом 250 мл з фіксуючою рідиною (переважно використовують 4% розчин формаліну). Якщо отвір дупла контактує з ґрунтом або перебуває близько до землі, поряд з отвором забивають металічний кілок, до якого кріпиться банка (рис.3.1). Якщо отвір порожнини високо від землі, до стовбура прив'язують дерев'яний брусок, до якого кріпиться банка з фіксуючою рідиною (рис. 3.2).

Функціонують такі пастки протягом вегетаційного періоду, але можливо залишати на зиму, змінивши фіксуючу рідину на антифриз. Вибирати матеріал бажано 1-2 рази на місяць шляхом заміни банки з фіксуючою рідиною.

Для дослідження ентомофауни дендротельм використовують так звані штучні дендротельми, в яких намагаються відтворити умови, максимально наближені до умов природних мікрооселищ. Як пастки використовують пластикові стакани, які на 1/3 заклеюють світлонепроникним скотчем. В пастку наливають 500 мл дощової води, кладуть 120 г сушеного букового листя і букову паличку розміром 18 мм x 150 мм x 9 мм (рис. 3.3). Такі пастки кріплять до стовбура дерева на певній висоті – залежно від мети дослідження.

Функціонують такі пастки від квітня і до червня, за цей період у пастці мають заселитися комахи. Наприкінці червня пастки знімаються, детрит збирається у зіп-пакети, воду зливають у пляшки для подальшої обробки в лабораторії.

Для дослідження ентомофауни природних дендротельм (Рис. 3.4) вимірюють рівень кисню та кислотності води і вибирають вміст мікрооселища у зіп-пакети для подальшої камеральної обробки.

У таких мікрооселищах мешкають переважно личинки двокрилих, які розвиваються у воді.

Для обліку сапротоксильонітних комах, що літають, найчастіше використовують комбіновані пастки двох типів: навісні прозорі перегородки – політрапи (Nageleisen, 2009) (рис 3.5) або ж прозорі перегородки з жовтою лійкою (Duelli P., Obrist M.K., Schmatz D.R. 1999) (рис. 3.6). Принцип роботи таких пасток полягає в тому, що комахи на льоту вдаряються у прозорі перегородки і падають вниз в ємність з фіксуючою рідиною. В політрапі ємність з фіксуючою рідиною кріпиться знизу до прозорої лійки. Забір матеріалу відбувається шляхом зняття стакану та проціджування рідини через сито, на якому затримуються комахи. Жовті пастки мають корок в носіку лійки і наповнюються розчином фіксуючої речовини. Забір матеріалу в таких пастках відбувається шляхом витягування корка та проціджування рідини через сито, на якому затримуються комахи.

Оскільки політрапи використовуються для лову сапротоксильонітних комах, встановлювати їх бажано над купами поваленої мертвої деревини, що робить їх надзвичайно ефектив-

ними для обліку представників підродина сколітіни. Жовті пастки є більш ефективними для обліку вусачів, коваліків, перетинчастокрилих та інших комах, для яких жовтий колір є атрактантом. Функціонують такі пастки протягом вегетаційного сезону, відбір матеріалу бажано провадити 2 рази на місяць.

Ефективним для обліку сапротоксильонітних певних дерев або плодових тіл грибів є використання так званих виводкових камер (рис. 3.7, 3.8). Зазвичай це пластикові коробки, які щільно закриваються та мають отвір для виходу комах, до якого кріпиться ємність з фіксуючою рідиною. В польових умовах відбираються плодові тіла ксилотрофних грибів і з етикеткою поміщаються в мішок з агроволокна, кожен екземпляр в окремий мішок. В лабораторних умовах вміст мішка переміщують до виводкових камер і час від часу змінюють ємність з фіксуючою рідиною або перевіряють коробки на наявність комах, які розвиваються у цих грибах.

Аналогічно досліджують сапротоксильонітних комах деревини, уміщуючи до виводкових камер гілки або невеликі шматки стовбурів дерев.

Особливу увагу при використанні цього методу обліку комах варто звертати на рівень вологості у цих камерах. Недостатній рівень вологи може призвести до пересихання гриба та смерті біонітних, надлишкова волога сприяє розвитку цвілевих грибів.

Цей метод дослідження ефективний для обліку представників спеціалізованих міцетобіонітних, таких як *Erotylidae*, *Mycetophagidae*, *Ciidae* та інших. Перевагою є те, що цей метод дає змогу досліджувати консортивні зв'язки комах з певним видом грибів або з деревами певної стадії розкладання (встановити види, які залежать від деревини певної кондиції, та полі-, оліго- та монофагів).

Якщо дослідник не має часу або можливості встановлення та обслуговування постійних пасток, можливим є облік шляхом ручного збору комах. Існують різні методики одноденного моніторингу сапротоксильонітних комах, одна з найефективніших – це збір трухлявини мертвого дерева методом просіювання. Для цього шматки мертвої деревини вміщують у тканинну трубу, всередині якої розміщене сито (рис. 3.9), а низ затягується і зав'язується шнурком. Після просіювання дрібні частини дере-

вини, трухлявина, личинки та імаго сапроксилобіонтів попадають у нижню камеру труби, звідки їх висипають на білу тканину (аналогічну використовують під час збору комах методом струшування (рис. 3.10)). Після відбору імаго жуків решта відсіву поміщається в мішок з агроволокна для подальшої обробки в лабораторії. Перевагою цього методу є те, що дослідник має змогу обліковувати фауну лише тих дерев, які його цікавлять (це можуть бути дерева лише певної стадії розкладання, виду або розмірів), а збір і обробка трухлявини в лабораторії дають можливість виявити дрібні види комах, яких можна не побачити в полі.

Зібраний матеріал найзручніше зберігати на ватних матрасах, оскільки мокрий матеріал важко визначати за морфологічними ознаками. Якщо ж матеріал відбирається для аналізу ДНК, то він зберігається винятково у 96% етанолі.

Сапроксилобіонтні комахи є надзвичайно чутливими до змін умов середовища. Найвище їх біорізноманіття – на території пралісових і старовікових лісів. Аналізуючи список індикаторних пралісових видів твердокрилих Німеччини (Muller, 2005), встановлено, що на розвиток певних видів сапроксилобіонтів можуть впливати одночасно декілька факторів: вік і стан лісу, об'єм мертвої деревини, різноманіття мікрооселищ і ксилотрофних грибів. В цьому ключі, дослідження угруповань комах мертвої деревини старовікових та господарських лісів є надзвичайно ефективним, оскільки дає можливість оцінити ті критичні фактори, які допоможуть знайти відповіді на питання раціонального лісового господарювання.

3.3. Запитання для перевірки

1. Які комахи є індикаторами різних стадій розкладання мертвої деревини? Назвіть комах, характерних для кожної стадії.

2. Які оселища у межах мертвої деревини можуть використовувати сапроксилобіонтні комахи?

4. Лісові хребетні тварини, пов'язані з мертвою деревиною

4.1. Мертва деревина як місце прихистку чи розмноження

4.1.1. Променеві риби

Мертва деревина відіграє важливу роль у підтримці біорізноманіття хребетних видів тварин. Наприклад для риб, особливо для реофільних видів, які населяють лісові водотоки зі стрімкою течією. Потрапляючи у гірські річки і потоки, вона створює важливі водні оселища, зокрема сприяє формуванню гравійних і галькових мілин та невеликих басейнів, які зменшують витрати води і створюють сприятливі умови для риб та їхніх нерестовищ. І не лише для них, але й для водних безхребетних, а також водоростей, для яких мертва деревина є цінним субстратом.

Особливо важливою мертва деревина у цьому сенсі є для родини лососевих (*Salmonidae*): форелі або пструга струмкового (*Salmo trutta*), лосося дунайського (*Hucho hucho*) і харіуса європейського (*Thymallus thymallus*). Два останні види внесено до Червоної книги України (ЧКУ).

Не менш цінними лісові водні мікрооселища, створені мертвою деревиною, є й для інших представників іхтіофауни, зокрема родини коропових (*Cyprinidae*): яльця-андруги звичай-

ного (*Telestes souffia*), який також є червонокнижним видом, головня європейського, або клена (*Squalius cephalus*), гольяна звичайного (*Phoxinus phoxinus*), пічкура звичайного (*Gobio gobio*), підуста звичайного (*Chondrostoma nasus*), верховодки звичайної (*Alburnus alburnus*), бистрянки звичайної (*Alburnoides bipunctatus*); родини баліторових (*Balitoridae*): слижа європейського (*Barbatula barbatula*); родини миньових (*Lotidae*): миня річкового (*Lota lota*); родини бабцевих (*Cottidae*): бабця строка-топлавцевого (*Cottus poecilopus*) та звичайного (*C. gobio*).

■ 4.1.2. Земноводні

Важливою мертва деревина у лісі є також є для земноводних. Існує низка їх лісових видів, які не мають шансів на виживання без достатньої кількості мертвої деревини, яка включає трухляві частини стовбурів і пнів, сухі гілки і суччя, мертві і гниючі дерева, сухостій тощо. Типовим представником таких видів є саламандра вогняна, або плямиста (*Salamandra salamandra*), яка належить до ряду хвостатих (*Caudata*). Ці тварини критично залежать від наявності мертвої деревини великого діаметру (рис. 4.1). Товсті трухляві чи гнілі колоди є чудовими акумуляторами вологи, яка дозволяє забезпечувати сприятливий для земноводних мікроклімат навіть у періоди тривалої спеки. Ця особливість є важливою і для інших видів хвостатих амфібій, зокрема тритонів: звичайного (*Lissotriton vulgaris*), карпатського (*L. montandoni*), альпійського (*Ichthyosaura alpestris*), гребінчастого (*Triturus cristatus*) і дунайського (*T. dobrogicus*). Усі вони тією чи іншою мірою є лісовими мешканцями і взаємодіють з мертвою деревиною. Три види хвостатих земноводних – саламандра, тритони карпатський та альпійський – внесені до ЧКУ, а карпатський тритон є ендеміком Карпат.

Висока вологість мертвої деревини є важливою також для представників ряду безхвостих земноводних (*Anura*): кумки звичайної, або червоночеревої (*Bombina bombina*), кумки гірської, або жовточеревої, (*B. variegata*), для ропух сірої (*Bufo bufo*)

(рис. 4.2) і зеленої (*B. viridis*), райки звичайної (*Hyla arborea*) та для трьох видів жаб, які належать до групи бурих, або лісових жаб: гостромордої (*Rana arvalis*), прудкої (*R. dalmatina*) і трав'яної (*R. temporaria*) (рис. 4.3). Ці тварини часто переховуються у напіврозкладених колодах і, навіть, там впадають у сплячку. Кумка жовточерева є червонокнижним видом України.

■ 4.1.3. Плазуни

Плазунів, які живуть у лісових біотопах і топічно пов'язані з мертвою деревиною, насправді не так багато. Переважно це мешканці лісів Карпат, Полісся та широколистяних лісів України. Деякі представники плазунів, які належать до фауни Криму та степової частини України, і звиклі до аридних та теплих умов, також можуть використовувати мертво деревину – переважно дупла – для прихистку. Наприклад, це полоз жовточеревий (*Dolichophis caspius*). Цей вид внесений до ЧКУ.

Щодо лісових видів, то мертва деревина – щілини у корі дерев, пні, дупла – активно використовуються ящірками: веретільницею ламкою (*Anguis fragilis*), ящірками прудкою (*Lacerta agilis*), зеленою (*L. viridis*) та живородною (*Zootoca vivipara*). Серед змій це – ескулапів полоз (*Zamenis longissimus*), вузь звичайний (*Natrix natrix*) та водяний (*N. tessellata*), гадюка звичайна (*Vipera berus*), мідянка (*Coronella austriaca*). У лісових водоймах пралісів можна зустріти і болотяну черепаху (*Emys orbicularis*).

Найбільш залежним від мертвої деревини у лісі, очевидно, є ескулапів полоз. Це типовий мешканець лісів, дереволаз, який більшу частину свого життя проводить саме на деревах. На деревах відбувається і парування полоза. Його можна зустріти у передгірних букових лісах, у мішаних та широколистяних, рідше у глицевих. Часом заповзає у сади. Ховається у дуплах дерев, гнилих пнях, купах хмизу. У зручних сховках і зимує. Ескулапів полоз внесений до ЧКУ, як і мідянка.

Найнесподіванішим видом плазунів, який може бути пов'язаним з мертвою деревиною, є болотна черепаха (рис. 4.4). Для

цієї черепахи життєво необхідною є наявність неглибокої водойми. Такі водойми в лісі утворюються в результаті вивалення дерев разом з корінням. Утворення такого мікрорельєфу у лісах є особливо важливим саме у наш час, коли клімат змінюється, ліси втрачають воду, а лісові водойми, які існували раніше, висихають.

■ 4.1.4. Птахи

Лісові види птахів утворюють своєрідні орнітокомплекси, в структурі яких виділяється особлива екологічна група за способом гніздування – *птахи-дуплогнізники*. Саме для цієї групи птахів старі, фаутні та дупляві дерева є важливими і необхідними для їхнього життя та успішного розмноження у лісі. Дуплогнізні птахи охоче заселяють природні та видовбані дятлами дупла в стовбурах дерев й у товстих гілках крони, виводячи в них пташенят. Це досить велика і різноманітна група птахів, більшість представників якої належать до ряду горобцеподібних (*Passeriformes*). Однак серед них є також совоподібні (*Strigiformes*), дятлові (*Picidae*) та качкові (*Anatidae*).

Дятлові – єдина родина птахів, здатних самостійно видовбати собі дупло (окрім крутиголовки (*Jynx torquilla*)). Слід зауважити, що дятел довбає лише ослаблене, пошкоджене шкідниками, стихією або часом дерево. Ці птахи надають перевагу високостовбурним лісам з великою кількістю старих дерев. Поширені у широколистяних, змішаних, глицевих та заплавних лісах, деякі види охоче селяться у садах, парках та скверах населених пунктів.

В Україні є 10 видів дятлових, з них 5 видів роду *Dendrocopos*: дятел звичайний (*Dendrocopos major*), дятел середній (*D. medius*), дятел сирійський (*D. syriacus*), дятел білоспинний (*D. leucotos*) і дятел малий (*D. minor*).

Дятел сирійський є інвазійним видом, який з'явився на території України протягом другої половини ХХ ст. Населяє переважно штучно створені або трансформовані екосистеми: пар-

ки, сади, сквери або лісопарки та лісові масиви, які прилягають до населених пунктів. У природних лісах та пралісах практично не трапляється (Станкевич-Волосянчук, 2012).

Дятел білоспинний (рис. 4.5), який ще на початку ХХ ст., наприклад, у Закарпатті був одним з найчисельнішим серед інших видів дятлів (Hrabar, 1938; Портенко, 1950), наразі внесений до ЧКУ. Дупла робить переважно у м'яких породах дерев. Дуже залежить від старовікових букових лісів з великою кількістю мертвої деревини (Gerdzhikov et al., 2018).

Дятел середній надає перевагу буковим лісам і дібровам, однак трапляється й у садах та парках. Також дуже залежить від мертвої деревини. Дятел малий ще століття тому вважався звичайним видом прирічкових заплавних лісів Закарпаття. Сьогодні це рідкісний вид, який більшу частину часу перебуває у кроні дерев і його можна частіше почути, аніж побачити. Дупло цей птах робить у товстих гілках крони дуже високо над землею.

Найпоширенішим та найчисельнішим дятлом цього роду є дятел звичайний. Це дуже пластичний вид, який живе у будь-яких лісових масивах та деревних насадженнях, де є мертва деревина – від пралісів до парків і скверів населених пунктів.

Усі види роду *Dendrocopos* вирізняються строкатістю забарвлення (чорно-білим) і наявністю червоної «шапочки» на голові з тими чи іншими відмінностями. Ці види майже постійно перебувають на стовбурі чи у кроні дерев, звідки можна почути їхні голоси або «барабанний дріб». Ці види дятлів видовбують дупла у стовбурах дерев на висоті 1,5-7 м діаметром 7-11 см та глибиною 20-35 см (льоток має діаметр 4-6 см).

До дятлових належать також 3 види жовни: жовна зелена (*Picus viridis*), жовна сіра (*P. canus*) та жовна чорна (*Dryocopus martius*). Жовна зелена – типовий європейський вид, рідкісний на території України (внесений до ЧКУ), очевидно програє у конкурентній боротьбі за середовище існування більш поширеній жовні сірій, яка є представником китайської фауни (Станкевич-Волосянчук, 2021). Полюбляють жовни листяні та заплавні ліси з великою кількістю старих дерев (Gjerde et al., 2005), жовна чорна частіше гніздиться в дуплах бука та сосни (De Rosa et

all., 2016). Жовни зелена і сіра часто використовують свої дупла протягом 10 років. Глибина дупла становить 30-50 см, діаметр 15-18 см (розмір льотка 5-6 см). Отвір у дупел жовни чорної має овальну форму і великий за розміром – до 22 см у діаметрі. Глибина дупла 40-50 см.

Крутиголовка – єдиний представник дятлових, який самостійно не довбає дупло, а використовує видовбане іншими видами. Типовий вид заплавних лісів, віддає перевагу узліссям та висвітленим ділянкам лісу. Висота розміщення дупла – 1-10 (у середньому 2-4) м. Також це єдиний з дятлових перелітний вид – крутиголовка відлітає на зиму у теплі краї.

Дятел трипалий (*Picoides tridactylus*) – єдиний вид дятлових, який в Україні живе лише у стиглих та пристигаючих глицевих лісах з ділянками сухостою. Гніздиться у дуплах дерев, діаметр дупла 8-14 см, глибина дупла 20-35 см, діаметр льотка 4-5 см. Внесений до ЧКУ.

Совоподібні – нічні хижі птахи, осілі та кочові, переважно дуплогнізники. Сиви, що живуть в дуплах, потребують високоствовбурних лісів зі старовіковими деревами: сова довгохвоста (*Strix uralensis*), сова сіра (*S. aluco*), совка (*Otus scops*), сичик-горобець (*Glaucidium passerinum*), сич хатній (*Athene noctua*), сипуха (*Tyto alba*), хоча останні 2 види надають перевагу горищам людських осель і сакральних споруд. Сиви не мостять гнізда, відкладають яйця просто на дно дупла. Сова довгохвоста і совка внесені до ЧКУ.

Качкові – широко розповсюджена й найчисленніша родина водоплавних птахів, які мало пов'язані з лісами. Однак і серед цих птахів є дуплогнізники, які виводять своїх пташенят в дуплах дерев у лісах поблизу водойм. До таких належать гоголь (*Bucephala clangula*), крех великий (*Mergus merganser*) та крех малий (*Mergellus albellus*). Гоголь внесений до ЧКУ. Усі 3 види приурочені до північних широт, в Україні вони зимують, або трапляються на прольоті (Страутман, 1963). Для гоголя та креха великого відомі випадки гніздування на території України.

Свої гнізда ці птахи облаштовують у дуплах дерев на висоті 10-15 м над землею, зазвичай, неподалік від води. Використову-

ють природні порожнини в стовбурах осики, ялини, дуба, сосни, рідше берези, охоче займають старі гнізда жовни чорної і штучні дуплянки, підвішені на деревах і жердинах, або порожнини старих пнів. Надають перевагу самітнім деревам з відкритим простором навколо, аніж щільному деревостану. Зовнішній матеріал в облаштуванні гнізда не використовується, яйця укладаються прямо на деревну потерть або бідну вистилку з білого пуху і декількох пір'їн. Враховуючи розміри цих птахів, дупло має бути досить містким: зазвичай, його внутрішній діаметр становить близько 25 см, а ширина льотного отвору не менше 12 см.

Синиці – рухливі, невеликі за розміром горобцеподібні птахи (рис. 4.6). Осілі, кочові, широко розповсюджені у лісах, парках, скверах, садках. Гніздяться в дуплах дерев, охоче заселяють синичники. До цього роду належать 7 видів синиць: синиця велика (*Parus major*), лазорівка (*P. caeruleus*), гаїчка болотяна (*P. palustris*), синиця чорна (*P. ater*), синиця біла (*P. cyanus*), синиця чубата (*P. cristatus*), гаїчка пухляк (*P. montanus*).

Мухоловки – дуплогнізні горобцеподібні птахи, перелітні, селяться у світлих лісах з дуплявими деревами, або на узліссях. Своє гніздо мухоловка мала (*Ficedula parva*) розташовує найчастіше у неглибоких дуплах, іноді на зламі буреломних дерев, біля стовбура на сучку або, навіть, у розвилці гілок. Висота гнізда над землею 1-3 м, іноді до 4 м і вище. Мухоловка строката (*F. hypoleuca*) облаштовує гніздо в природних дуплах, старих дуплах дятлів і деяких синиць, в щілинах дерев, під дахами дерев'яних будівель. Мухоловка білошия (*F. albicollis*) гніздиться в дуплі, іноді дуже відкритому, з великим вічком. Висота гнізда над землею значна, рідко нижче 5 м зазвичай на висоті близько 10 м і вище. Для облаштування гнізда мухоловці сірій (*Muscicapa striata*) потрібен не лише горизонтальний майданчик для основи гнізда, але і вертикальна стінка, яка б захищала гніздо з одного боку. В умовах лісу, парку, саду гніздо зазвичай розташоване біля стовбурів великих дерев, за відсталою корою, на виростах дерева або в невеликих заглибленнях, наприклад, від вигнилого сучка, в дрібних дуплах з великим льотним отво-

ром, в ущелинах, нерідко на зламі буреломних дерев, на вивороті коренів поваленої вітром ялини, або навіть просто біля основи товстої гілки, що відходить від стовбура. Мухоловка мала внесена до ЧКУ.

Повзик (*Sitta europaea*) – невеликий яскраво забарвлений птах, що належить до ряду горобцеподібних. Осілий вид, широко розповсюджений у наших лісах. Оселяється у старих високостовбурних лісах з густим підліском. Гнізда влаштовує у дуплах – природних або створених дятлом на висоті, зазвичай, не нижчій за зріст людини. Льоток підганяє під свої розміри, замазуючи його глиною так, щоб ніхто інший не зміг протиснутись крізь отвір.

Горихвістка звичайна (*Phoenicurus phoenicurus*) – гніздові біотопи цього перелітного птаха це рідколісся та узлісся. Надає перевагу світлим лісам, зокрема старовинним дібровам, а також паркам, великим садам та міським цвинтарям. Гніздяться в дуплах на висоті 1-6 м, або в штучних гніздівлях.

Підкоришник звичайний (*Certhia familiaris*) та **підкоришник короткопалий** (*C. brachydactyla*) – поширені лісові європейські види. Підкоришник звичайний віддає перевагу старим глицевим лісам. Підкоришник короткопалий більш південний вид, надає перевагу листяним та мішаним лісам. Підкоришники гніздяться в дуплах, тріщинах кори та під її відшарованими пластинами. В Україні кочові та осілі види.

Окрім дуплогнізних птахів з мертвою деревиною у лісах пов'язані ще дві маленькі лісові пташки з горобцеподібних, які належать до групи наземногнізних птахів. Цих пташок приваблюють не фаутні дерева, а дерева, вивернуті з корінням, їхні крони та пні. Привабливі для гніздування оселища вони знаходять не лише у пралісах та старовікових лісах, але й у господарських, де провадяться вибіркові рубки і на лісосіках залишається неліквідна деревина (крона дерев та пні). Ці види – волове очко (*Troglodytes troglodytes*) та вільшанка (*Erithacus rubecula*).

Волове очко обирає зазвичай місця з різноманітним підліском, дуже захаращені буреломом, з купами хмизу, густими заростями. Свої гнізда волове очко будує в основі розгалуження

кущів, нагромадженнях хмизу, під великими шматками кори, які лежать на землі, у гушавині гілок дерев, розщеплах стовбурів. Гніздо має вигляд кулі з боковим отвором.

Вільшанки зазвичай влаштовують свої гнізда прямо на землі, під корінням дерев або в основі кущів, рідше – у гнилих пнях, тріщинах чи дуплах дерев, а іноді і в живоплотах (рис. 4.7).

Ще однією групою птахів, яким для створення гнізд є дуже важливими старовікові напівмертві дерева у лісі, є великі кроногнізні птахи – хижі птахи, **сова бородата** (*Strix nebulosa*) та **лелека чорний** (*Ciconia nigra*).

Лісові хижі птахи – **орел беркут** (*Aquila chrysaetos*), **підорлик великий** (*Aquila clanga*), **підорлик малий** (*A. pomarina*), **яструб великий** (*Accipiter gentilis*), **яструб малий** (*A. nisus*), **орлан білохвостий** *Haliaeetus albicilla*, **скопа** *Pandion haliaetus*, **орел-карлик** *Hieraetus pennatus* – будують свої гнізда у лісах на старих великих деревах, частина крони яких може бути всохлою. Так чи інакше, ці види дуже залежать від наявності старих лісів, а орел білохвостий, скопа та орел-карлик залежні саме від заплавлених лісів зі старими деревами, яких в Україні стає все менше. Ці хижі птахи, як і лелека чорний, будують свої гнізда високо в кроні у розвилці. Їхні гнізда важкі і масивні. Усі вони, крім яструбів, внесені до ЧКУ бо сильно потерпають від санітарних рубок, в які потрапляють старовікові дерева, крона яких часто буває напівсухою.

Сова бородата, як і всі інші сови, не будує собі гнізда, а намагається зайняти вже наявне гніздо лелеки чорного або якогось хижого птаха.

Лелека чорний – лісовий птах. Для гніздування обирає старі лісові масиви або групи старих дерев поруч з болотами, річками, озерами чи луками. Заселяє усі типи лісів як у горах, так і на рівнині. Віддає перевагу листяним, часто заплавленим, лісам. Гнізда зазвичай будує у важкодоступних і малонаселених районах на старих розлогих деревах, найчастіше на товстих бічних гілках на відстані 1-2 м від стовбура. Розміщує їх переважно на дубі і сосні, рідше на вільсі, осипці, буку, березі. В Україні, за

попередніми оцінками, гніздиться 400-500 пар, з яких у Карпатах – близько 150 пар і на Поліссі – 250-350 (Бокотей, Дзюбенко, 2007).

■ 4.1.5. Ссавці

Більшість ссавців також у той чи інший спосіб пов'язані з мертвою деревиною. Хрестоматійними у цьому контексті є **кажани**, або **рукокрилі** (*Chiroptera*), більшість видів яких оселяється в дуплах. Вони не лише знаходять тут прихисток, але й розмножуються і навіть зимують. Відомо чимало випадків, коли взимку під час лісозаготівлі в повалених деревах знаходили колонії кажанів. Не всі кажани є дендрофілами. Однак для **широковухів** (*Barbastella*), **вечірниць** (*Nyctalus*), **нетопирів** (*Pipistrellus*), **вуханів** (*Plecotus*), переважної більшості видів **нічниць** (*Myotis*) наявність старовікових лісів є визначальним фактором існування. При чому окремі види використовують не лише дупла, але й щілини й порожнини під корою, які властиві саме мертвим або відмираючим деревам. Найчисельнішими серед них є нічниця, з яких щонайменше 9 видів пов'язані з дуплявими деревами. Це нічниця велика (*Myotis myotis*), гостровуха (*M. blythii*), довговуха (*M. bechsteini*), вусата (*M. mystacinus*), північна (*M. brandtii*), крихітна (*M. alcathoe*), війчаста (*M. nattereri*), водяна (*M. daubentonii*) та ставкова (*M. dasycneme*). Окремо треба сказати про нічницю довговуху, або Бехштейна (рис. 4.8), увесь життєвий цикл якої є надзвичайно залежним від дупел, де вони мешкають, розмножуються і, навіть, зимують. Дуже рідко представників цього виду можна зустріти на зимівлі в інших сховищах, наприклад у підземних порожнинах.

Наступною групою дендрофілів за кількістю видів є найдрібніші наші рукокрилі – нетопири, а саме лісовий (*Pipistrellus nathusii*), середземноморський (*P. kuhlii*), карлик (*P. pipistrellus*) та пігмей (*P. pygmaeus*). Вони також обирають дупла як сховища і місця розмноження. Зазвичай вони в наших краях не зимують, а мігрують на південь. Схожу поведінку, зокрема міграцій-

ну, демонструють також вечірниця – дозірна (*Nyctalus noctula*) і мала (*N. leisleri*), хоча іноді вони лишаються зимувати у своїх літніх оселищах, зокрема в дуплах.

Залюбки оселяється в дуплах у літній період вухань звичайний (*Plecotus auritus*). На відміну від нетопирів і вечірниць, вухань є осілим видом, але в дуплах не зимує. Як місця зимівлі вухані обирають підземні порожнини як антропогенного, так і природного походження.

Класичним осілим дендрофільним видом також є широковух звичайний (*Barbastella barbastellus*). Цей вид улітку днює переважно в різних деревних мікрооселищах, надаючи перевагу щілинам і порожнинам під корою. Дупла вони також використовують, але як другорядні сховища. Належить до дуже холодостійких кажанів, що дозволяє, зокрема, часто міняти місця зимівлі. Зимує як правило в різноманітних підземеллях, обираючи їх привхідні частини з температурою від одного до п'яти градусів Цельсія. Всі види кажанів нашої фауни внесені до ЧКУ.

Окрім кажанів, із дуплами тісно пов'язані й окремі види гризунів (*Rodentia*), наприклад, білки (*Sciurus vulgaris*), які належать до родини вивіркових (*Sciuridae*). Вони ведуть деревний спосіб життя і залюбки обирають цей тип мікрооселищ. Білки використовують дупла для облаштування помешкань, місць розмноження, комор для зимових запасів.

Поруч із білками на деревах оселяються їхні близькі родичі – вовчки з родини вовчкових (*Gliridae*). У фауні України їх чотири види: вовчок сірий (*Glis glis*), ліскулька руда (*Muscardinus avellanarius*), соні лісова (*Dryomys nitedula*) та садова (*Eliomys quercinus*). Вони так само тісно пов'язані як із дуплами, так і мертвою деревиною. Вовчки зазвичай влітку населяють дупла, де й розмножуються, а от на зиму часто залягають у сплячку на землі – в прикореневих порожнинах і в порожнинах та нішах під поваленими стовбурами дерев.

Дупла й мертва деревина дуже важливі для більшості видів родини куницевих (*Mustelidae*). Серед них, у першу чергу, слід згадати куницю лісову (*Martes martes*), яка часто селиться в дуплах. Не оминає їх і куниця кам'яна (*Martes foina*), яка, на від-

міну від лісової, використовує значно ширший спектр оселищ і для якої дупла не є критично важливими. Активно використовують мертву деревину як сховища й інші представники куніцевих: ласка (*Mustela nivalis*), горностаї (*M. erminea*) та лісовий тхір (*Putorius putorius*), які селяться під колодами, у кореневих порожнинах і дуплах. Два останні види внесені до ЧКУ.

Активно використовує дупла дерев ще один червонокнижний вид – кіт лісовий (*Felis silvestris*), представник родини котових (*Felidae*). Переважно він оселяється у дуплах, рідше – під скупченнями мертвої деревини. Тут він також влаштовує виводкові лігва. Більші ссавці також активно взаємодіють із мертвою деревиною. Наприклад, лисиці (*Vulpes vulpes*) з родини псових (*Canidae*) час від часу використовують її як сховище. Інші хижаки, такі, як вовк (*Canis lupus*) та рись (*Lynx lynx*), також регулярно використовують мертву деревину як сховище. Найчастіше такими їм слугують вивороти і великі скупчення мертвої деревини. Рись також внесена до ЧКУ.

Повертаючись до гризунів, в першу чергу мишоподібних, згадаємо, що й вони значно залежні від мертвої деревини. І нориці і власне миші використовують мертву деревину переважно як сховище. Вона слугує їм коморами для запасів кормів, а також місцями для зимової сплячки. Класичними видами таких тварин з родини хом'якових (*Cricetidae*) є нориця руда (*Myodes glareolus*), а з родини мишевих (*Muridae*) – мишак жовтогрудий (*Sylvaemus flavicollis*). В значній мірі це стосується також інших представників цього роду – мишаків європейського (*S. sylvaticus*) та уральського (*S. uralensis*).

Подібне ставлення до мертвої деревини простежується і в комахоїдних ссавців (*Insectivora*) – мідіць (*Sorex*), кутор (*Neomys*), їжаків (*Erinaceus*) тощо. Усі вони часто влаштовують сховища під купами сушняку і колод, у корневих порожнинах, під корою і навіть у гнилій деревині.

Із ряду парнокопитних, або ратичних (*Artiodactyla*) найбільш залежною від мертвої деревини є дика свиня (*Sus scrofa*) з родини свиневих (*Suidae*). Вона хоч і зрідка, але використовує її як сховище.

4.2. Мертва деревина, як місце живлення хребетних тварин

4.2.1. Променеві риби

Риба гірських річок знаходить собі багато поживи саме біля мертвої деревини у водотоках. Мертва деревина сповільнює стік, створюючи заводі, де живуть безхребетні. Вони й стають кормом для форелі, харіуса, лосося дунайського та інших видів риби.

4.2.2. Земноводні

Відомо, що земноводні харчуються різними безхребетними, зокрема комахами, які населяють деревину, що розкладається. Тож для земноводних мертва деревина є не лише місцем прихистку, але й місцем, де вони знаходять для себе поживу: сапроксильні комахи та їх личинки, а також інші безхребетні є для них важливим кормом.

4.2.3. Плазуни

Лісові види плазунів також використовують мертву деревину, як місце, де завжди є пожива. Ескулапів полоз харчується мишачими гризунами, землерийками, пташенятами та яйцями птахів, а також дитинчатами білок, вовчків, добуваючи їх саме з дупел дерев.

Ящірки, зокрема веретільниця ламка, в лісі часто шукають поживу саме під лежачою мертвою деревиною. Вони харчуються комахами, багатоніжками, мокрицями, іншими червами, яких знаходять у вологих місцях – у лісовій підстилці, у гнилих пнях, під поваленими стовбурами дерев різного ступеня розкладання.

■ 4.2.4. Птахи

Мертва деревина приваблює багатьох комахоїдних птахів лісу саме наявністю у ній комах та їхніх личинок. Звісно, не всі комахоїдні живляться на стовбурах дерев, частина з них ловить комах на льоту. Все ж мертва деревина слугує багатою годівницею для ряду лісових птахів.

На сухостої, наприклад, живляться дятлові. Усі дятлові є комахоїдами і лише у зимовий період вони переходять частково на рослинні корма, поїдаючи плоди, насіння з шишок глицевих, горіхи та ядра абрикосових кісточок. Живляться дятлові та вигодовують пташенят комахами, які видобувають з-під кори дерев та з деревини, заселеної личинками сапротрофних комах. Не рідко жертвами дятлів також стають пташенята дрібних птахів, як підкоришник, які перебувають в дуплах. Більшість дятлів живляться на дереві, пересуваючись по стовбуру вгору аж до крони та перелітаючи з дерева на дерево. Жовни зелена та сіра живиться переважно на землі, оскільки основою їхнього харчування є мурахи та їхні лялечки (переважно роди *Formica* та *Lasius*). Дятлів легко відрізнити у повітрі за характерною формою тіла та пульсуючим (пірнаючим) характером польоту.

Повзик протягом весняно-літнього періоду харчується винятково комахами, наприклад, мурахами, метеликами, листоїдами, гусінню, довгоносиками тощо. Своїм загостреним на кінці дзьобом він викльовує їх із щілин та отворів у корі дерева.

Раціон підкоришника складається також переважно з комах та інших безхребетних – птах пересувається по стовбурах дерев знизу догори по спіралі. Закінчивши огляд дерева, перелітає на низ іншого. На відміну від повзика, ніколи не спускається деревами вниз головою. Самиці підкоришника зазвичай харчуються на верхній частині стовбура, самці – на нижній.

Синицеві також живляться переважно комахами, яких збирають у кронах дерев та у кущах підліску. При цьому багато видів родини добувають собі корм під корою, роздовбуючи її подібно до дятлів.

Лежача мертва деревина на різних стадіях розкладання може приваблювати інших комахоїдних птахів лісу – тих, хто шукає поживу на землі, у лісовій підстилці, шукаючи мурах, комах, черв'яків, слимаків та інших безхребетних. Це дрозди (*Turdidae*), вільшанка, волове очко, тинівка лісова (*Prunella modularis*) та інші.

■ 4.2.5. Ссавці

Відомо, що кажани ловлять комах на льоту і не використовують для цього мертву деревину. Однак, як місце, де можна знайти поживу, мертва деревина є важливою для інших ссавців. Наприклад, для білок, які нерідко розорюють гнізда птахів. Живляться білки також комахами та їх личинками, які розвиваються в мертвій деревині. Те саме можна сказати і про ліскульку та соню садову, які надають перевагу тваринним кормам, споживаючи у великій кількості безхребетних, пов'язаних у своєму розвитку з мертвою деревиною. Основу живлення куницевих також становлять організми, які пов'язані з мертвою деревиною, або які використовують дупла як сховища. Наприклад, білки часто стають жертвами куниць. Жертвами дикого kota також часто є мешканці дупел, а також тварини, пов'язані з мертвою деревиною. Серед них домінують мишоподібні гризуни та інші дрібні ссавці, птахи, земноводні і, навіть, комах. Лисиця, вовк також живляться тваринами, пов'язаними із мертвою деревиною: мишоподібні гризуни, білки, а також птахи та їхні яйця.

Представники комахоїдних ссавців живляться переважно різноманітними безхребетними, серед яких значною є частка сапроксильних комах.

Значну частину раціону борсука (*Meles meles*) становлять комах та їх личинки, здобуті у мертвій деревині. Руйнувати старі пні чи колоди у пошуках їстівного є його гастрономічним хобі.

Особливої уваги серед великих хижих ссавців заслуговує ведмідь (*Ursus arctos*). Мертва деревина відіграє набагато важ-

ливішу роль для цієї тварини, ніж для вовка чи рисі. Він не лише використовує її як прихисток, але й споживає корми, здобуті в мертвій деревині. Раціон ведмедя лише на 20 відсотків складається з тваринної їжі, проте чверть з неї становлять личинки жуків, переважно сапроксильних. Ведмеді здобувають їх, риючись у деревині, що розкладається. Ведмідь бурий внесений до ЧКУ.

Мертва деревина у трофічному плані важлива і для парнокопитних. Наприклад, у раціоні диких свиней значну частку становлять живі організми, здобуті в трухлявій деревині. Хоча основою живлення цих тварин є рослинні корми, вони часто попутно споживають різноманітну їжу тваринного походження. Це молюски, личинки комах, жаби, ящірки, змії, мишоподібні гризуни, комахоїдні, яйця птахів тощо.

З інших ратичних мертва деревина важлива для благородних оленів (*Cervus elaphus*) з родини оленевих (*Cervidae*), у раціоні яких часто представлені гриби, зокрема ті, які зростають на мертвій деревині. Насамперед, це опеньки та інші сапрофітні види.

4.3. Методика досліджень птахів

Обліки птахів у лісах проводяться двома основними методами: **маршрутним** та **точковим**.

Для застосування маршрутного методу, який є найбільш поширеним, обирають фіксовані маршрути, різної довжини (від 1 км до 3 км), які б охоплювали найбільш типові лісові біотопи. Ширина смуги для обліків у лісі зазвичай рекомендується в 50 м (25 м в один бік + 25 м в інший бік), в умовах рідколісся та чагарників – до 100 м (50 + 50 м). Дослідження проводяться у добру погоду зранку. В смугі шириною 50 м до уваги беруться усі птахи, яких можна визначити візуально та за голосом (Равкин, Целинчев, 1990). Також облікуються птахи у польоті. Обрахунок щільності населення птахів можна здійснювати на км² або на 1 км маршруту.

Обрахунок щільності населення птахів на км² відбувається за формулою:

$$N = \frac{n}{P},$$

де N – щільність населення виду (ос./км²);

n – середнє значення чисельності виду на маршруті;

P – площа обстеженої території (обраховується в км², враховуючи довжину маршруту та ширину облікової смуги).

Значно рідше для обліку лісових птахів застосовують точковий метод. Він полягає у виборі конкретних точок на певній площі лісу, відстань між якими повинна бути 200 м. Таких точок може бути 10-20. Радіус точки – 50 м, у межах якого дослідник фіксує усі види птахів, які трапляються протягом 5 хв. (у деяких випадках – 10 хв.). Через 5 хв. дослідник прямує до наступної точки.

Щільність населення кожного виду в одній точці обраховується за формулою:

$$N_i = \pi R^2 * n,$$

де N_i – щільність населення виду в одній точці;

n – середнє значення чисельності виду у кожній точці;

R – радіус точки (наприклад, 50 м)

Середнє значення щільності населення (ос./км²) обраховується за формулою:

$$N = \frac{N_1 + N_2 + N_3 + \dots + N_i}{10},$$

де N_i – щільність населення виду в одній точці;

10 – кількість точок.

4.4. Запитання для перевірки

1. Яка таксономічна група птахів найбільш тісно пов'язана з мертвою деревиною?
2. Назвіть кількість червонокнижних видів серед наземних хребетних, які залежать від мертвої деревини у лісах? Чому, на вашу думку, вони потрапили у групу загрожуваних видів і потребують особливої охорони?
3. Які основні методи обліків птахів застосовуються у лісових екосистемах?

Післямова

Мертва деревина є індикатором, який відображає багато природних елементів, і він стає загальним орієнтиром для природних лісів у Європі. Якщо в лісі є достатньо потрібних типів мертвої деревини, він, швидше за все, буде досить природним. Дослідники та уряди зараз оцінюють мертву деревину в лісах, щоби з'ясувати, скільки її має бути у заповідному лісі як еталоні, а скільки – у господарських лісах. Обсяг мертвої деревини залежить від продуктивності, характеру природних збурень, стадій сукцесії, історії лісу та людського втручання. Тип мертвої деревини і траєкторія її розкладання (спосіб, яким дерево руйнується з часом) залежать від способу загибелі (удар блискавки, пошкодження бурєю, посуха, хвороби тощо).

Мертва деревина є дуже динамічною системою з характеристиками, що безперервно змінюються. Зміни є результатом змін розташування (наприклад, падіння дерев) і наростання розпаду мертвих тканин. Підтримка біорізноманіття лісів залежить від безперервного і стабільного надходження грубих дерев'янистих решток, яке збалансовується швидкістю їх мінералізації чи втрати через такі процеси, як пожежі.

Підсумовуючи, зазначимо, що мертва деревина є надзвичайно важливою для величезної кількості живих організмів. Адже вона є не одним оселищем, а формує десятки мікрооселищ, які надають притулок і їжу для тисяч видів різноманітних лісових мешканців. Відсутність або недостатня кількість мертвої деревини в лісових екосистемах призводить до значних, іноді непоправних втрат біорізноманіття. Враховуючи, що на більшій частині Європи активне господарювання

в лісах триває вже тисячі років, людство вже завдало чималої шкоди організмам, які пов'язані саме з мертвою деревиною. Інтенсивне використання її як дров, призвело, на думку вчених, до значних втрат біорізноманіття. На основі численних знахідок у торфових родовищах і бурштині ми знаємо, що за останні кілька тисяч років багато видів сапроксильних жуків вимерли саме через те, що їх середовище проживання зникло. Тому збільшення частки мертвої деревини у лісах є запорукою збереження й значної частки нашого біорізноманіття.



Рис. 1.1. Типи мертвої деревини в опаді

Fig. 1.1. Types of dead-wood in the litter



Рис. 1.2. Мертва деревина живих дерев – ядрова частина у стовбурах і коренях

Fig. 1.2. Dead wood of living trees: the core part of the trunks and roots



Рис. 1.3. Свіжий (2.2) і старий (2.3) сухостій
Fig. 1.3. Fresh (2.2) and old (2.3) standing deadwood



Рис. 1.4. Повалена мертва деревина: цілі дерева з корінням і кроною
Fig. 1.4. Lying deadwood: whole uprooted trees with crown



Рис. 1.5. Повалена мертва деревина: мертві стовбури дерев та їх частини (3.2), і товсті гілки (3.3).
Fig. 1.5. Lying deadwood: dead tree trunks and their parts (3.2), and thick twigs (3.3).



Рис. 1.6. Перша стадія – свіжа або ще нерозкладена деревина
Fig. 1.6. Stage 1 – fresh or still not decomposed wood



Рис. 1.8. Третя стадія – інтенсивного розкладу
Fig. 1.8. Stage 3 – intense decomposition



Рис. 1.7. Друга стадія – початкового розкладу
Fig. 1.7. Stage 2 – initial decomposition



Рис. 1.9. Четверта стадія – повного розкладу
Fig. 1.9. Stage 4 – full decomposition

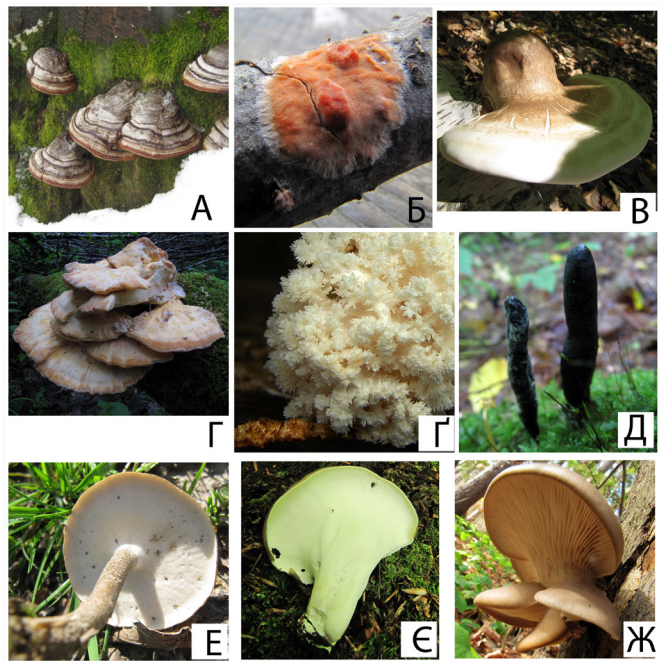


Рис. 2.1. А – сидячі плодові тіла можуть бути копитоподібні, периноподібні (*Fomes fomentarius*); Б – розпростерті плодові тіла у вигляді кірки чи плівки, які можуть утворювати псевдошапінки (*Peniophora aurantiaca*); В – напів-сидячі плодові тіла з ніжкою (*Piptoporus betulinus*); Г – віялоподібні, сплющені (*Laetiporus sulphureus*); Г – коралоподібні (*Hericium coralloides*); Д – пальцеподібні (*Xylaria polymorpha*); Е – з центральною ніжкою (*Lentinus substrictus*); Є – з ексцентричною ніжкою (*Picibes badius*); Ж – з боковою ніжкою (*Pleurotus ostreatus*).

Fig. 2.1. А – sessile fruiting bodies may be hoove- or bracket-shaped, feather-bed-shaped (*Fomes fomentarius*); Б – spread fruit bodies in the form of crust or film, which can form pseudocaps (*Peniophora aurantiaca*); В – semi-sessile fruiting bodies with a stipe (*Piptoporus betulinus*); Г – handfan-shaped, flattened (*Laetiporus sulphureus*); Г – coral-like (*Hericium coralloides*); Д – finger-shaped (*Xylaria polymorpha*); Е – with a central stipe (*Lentinus substrictus*); Є – with an eccentric stipe (*Picibes badius*); Ж – with a side stipe (*Pleurotus ostreatus*).

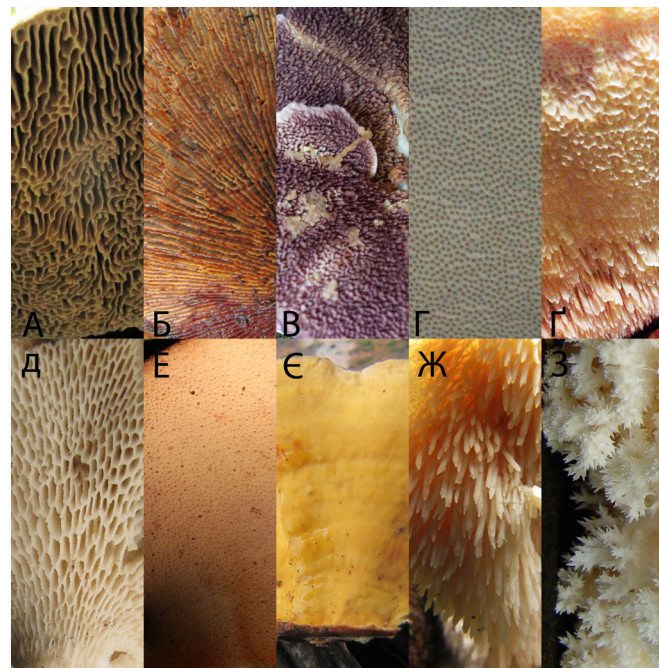


Рис. 2.2. Форма гіменофора грибів: а – лабіринтовий (*Daedalea quercina*), б – пластинчастий (*Daedaleopsis tricolor*), в – ірексковий, зубчатий (*Trichaptum biforme*), г - трубчастий з округлими порами (*Fomitopsis pinicola*); г – трубчастий з незграбними порами (*Gloeophyllum odoratum*), д – з витягнутими порами (*Polyporus arcularius*), е – трубочки вільні, не з'єднані між собою (*Fistulina hepatica*), є – гладенький (*Stereum subtomentosum*), ж – шипастий (*Hericium cirrhatum*), з – голкоподібні відростки (*Hericium coralloides*).

Fig. 2.2. The form of the fungi hymenophore: а – labyrinthine (*Daedalea quercina*), б – lamellae (gill-like) (*Daedaleopsis tricolor*), в – teeth-shaped (*Trichaptum biforme*), г – tubular with rounded pores (*Fomitopsis pinicola*); г – tubular with awkward pores (*Gloeophyllum odoratum*), д – with elongated pores (*Polyporus arcularius*), е – tubules are free, not interconnected (*Fistulina hepatica*), є – smooth (*Stereum subtomentosum*), ж – barb-shaped (*Hericium cirrhatum*), з – needle-like outgrowths (*Hericium coralloides*).

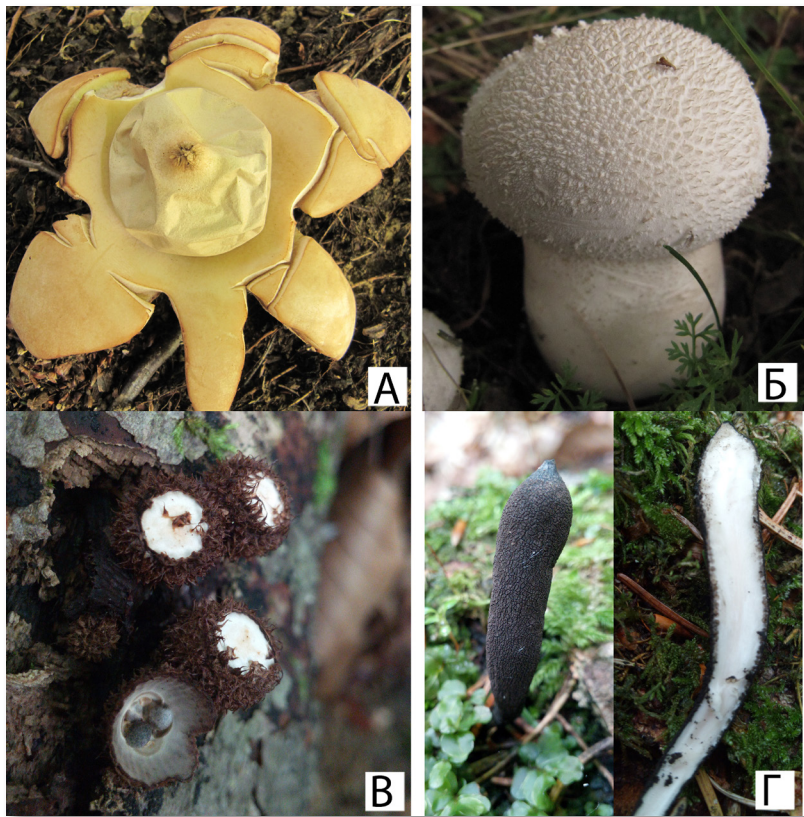


Рис. 2.3. А – *Geastrum fimbriatum*, Б – *Lycoperdon perlatum*
В – *Cyathus striatus*, Г – *Xylaria polymorpha*.

Fig. 2.3. А – *Geastrum fimbriatum*, Б – *Lycoperdon perlatum*
В – *Cyathus striatus*, Г – *Xylaria polymorpha*



Рис.3.1. Зовнішній вигляд пастки на комах, що розвиваються в порожнинах дерев. Порожнина контактує з ґрунтом.

Fig. 3.1. Example of a trap for insects developing in tree cavities. The cavity is in contact with the ground.

Рис.3.2. Зовнішній вигляд пастки на комах, що розвиваються в порожнинах дерев. Отвір порожнини без контакту з ґрунтом.

Fig.3.2. Example of a trap for insects developing in tree cavities. The cavity has no contact with the ground.

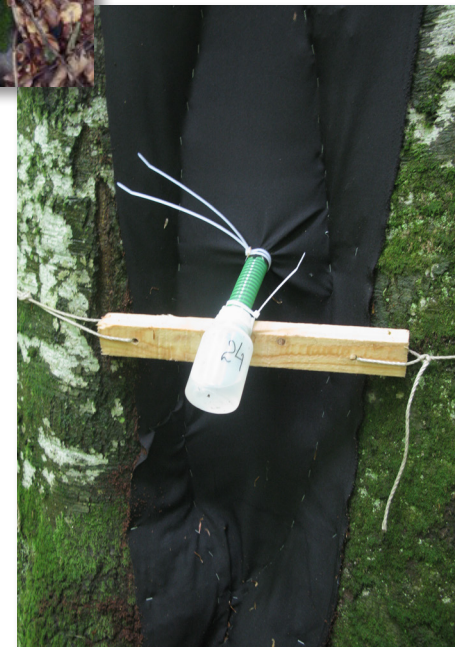




Рис. 3.3. Зовнішній вигляд штучної дендротельми.

Fig. 3.3. Example of an artificial dendrotelma.



Рис.3.4. Зовнішній вигляд природної дендротельми.

Fig.3.4. Example of a natural dendrotelma.



Рис.3.5. Зовнішній вигляд комбінованої прозорої пастки (політрап).

Fig.3.5. Example of a combined transparent trap (polytrap).



Рис.3.6. Зовнішній вигляд комбінованої пастки з жовтою лійкою.

Fig.3.6. Example of a combined trap with a yellow funnel.



Рис.3.7. Зовнішній вигляд виводкової камери для комах, що розвиваються в деревині.

Fig.3.7. Example of a brood chamber for insects developing in wood.

Рис.3.8. Зовнішній вигляд виводкової камери для комах, що розвиваються у ксилотрофних грибах.

Fig.3.8. Example of the brood chamber for insects developing in xylophilic fungi.

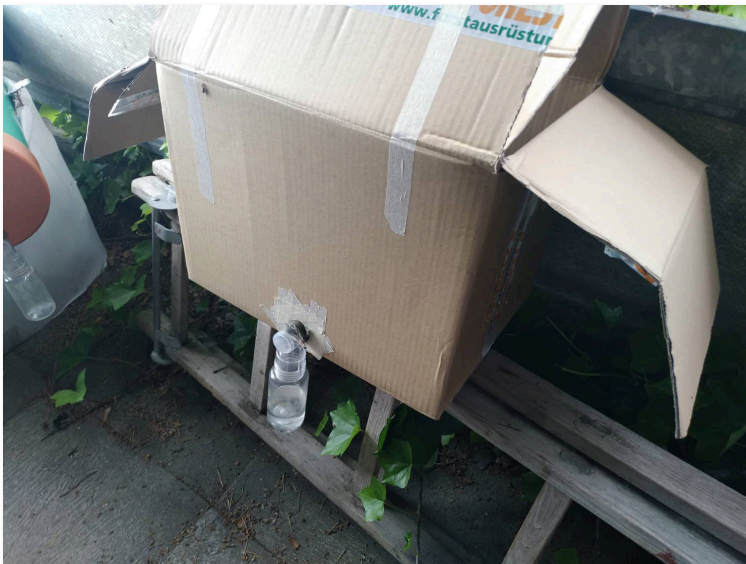


Рис.3.9. Зовнішній вигляд сита для просіювання трухлявини дерев.

Fig.3.9. Example of a sieve for sifting of the wood rot dust.

Рис.3.10. Зовнішній вигляд полотна для розбору трухлявини дерев.

Fig.3.10. Example of a tissue for analysis of wood rot dust.





Рис. 4.1. Саламандра вогняна, або плямиста (*Salamandra salamandra*) комфортно почувається серед мертвої деревини (Фото В. Покинъчереда).

Fig. 4.1. The fire salamander (*Salamandra salamandra*) feels comfortable among the dead wood (Photo by V. Pokynchereda).



Рис. 4.3. Жаба трав'яна (*Rana temporaria*) – типовий представник лісової фауни, тісно пов'язаної з мертвою деревиною (Фото В. Покинъчереда).

Fig. 4.3. The common frog (*Rana temporaria*) is a typical representative of the forest fauna, closely related to deadwood. (Photo by V. Pokynchereda).



Рис. 4.2. Ропуха звичайна (*Bufo bufo*) використовує трухляві колоди і пні як сховища (Фото В. Покинъчереда).

Fig. 4.2. The common toad (*Bufo bufo*) uses rotten logs and stumps as a shelter (Photo by V. Pokynchereda).



Рис. 4.4. Черепаха болотна (*Emys orbicularis*) у вологих умовах пралісу (Фото О. Станкевич-Волосянчук)

Fig. 4.4. The European pond turtle (*Emys orbicularis*) in humid virgin conditions (Photo by O. Stankiewicz-Volosianchuk)



Рис. 4.5. Самиця дятла білоспинного (*Dendrocopos leucotos*) на стовбурі фаутного дуба у різновіковому дубово-грабовому лісі (Фото О. Станкевич-Волосянчук)

Fig. 4.5. Female white-backed woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) on a trunk of a dying oak in an uneven-age oak-hornbeam forest (Photo by O. Stankiewicz-Volosianchuk)



Рис. 4.6. Синиця велика (*Parus major*) взимку (Фото О. Станкевич-Волосянчук)

Fig. 4.6. The great tit (*Parus major*) in winter (Photo by O. Stankiewicz-Volosianchuk)



Рис. 4.7. Вільшанка (*Erithacus rubecula*) на купі хмизу (Фото О. Станкевич-Волосянчук)

Fig. 4.7. The European robin (*Erithacus rubecula*) on a pile of woodbrush (Photo by O. Stankiewicz-Volosianchuk)



Рис. 4.8. Нічниця довговуха (*Myotis bechsteini*) під час зимівлі в штольні на території Карпатського біосферного заповідника (Фото В. Покинъчереда).

Fig. 4.8. Bechstein's bat (*Myotis bechsteini*) overwintering in a tunnel on the territory of the Carpathian Biosphere Reserve (Photo by V. Pokynchereda).

**DEADWOOD AS
A COMPONENT OF FOREST
ECOSYSTEMS**

educational and methodological handbook for universities

Uzhhorod, RIK-U, 2022

UDK 574.4:630*81-026.82](075.8)

D 52

D 52 Deadwood as a component of forest ecosystems: educational and methodological handbook for universities / Editors: Ya.S. Hasynets, R.T. Volosyanchuk, O.I. Stankiewicz-Volosianchuk. – Uzhhorod: RIK-U, 2022. – 128 p.

Educational and methodological handbook «**Deadwood as a component of forest ecosystems**» can be used for teaching bachelor's and master's programs at the faculties of nature sciences of higher educational institutions, where the role and importance of deadwood in forest ecosystems are considered: «Protection and rational use of forest ecosystems», «Principles of sustainable management of forest ecosystems» and «Ecosystem mapping and evaluation of their ecosystem services. It contains methodological materials on determining types of deadwood in forests, stages of deadwood decomposition, studying xylophilic fungi and saproxylic insects as well as some groups of vertebrates that are closely related in their life to deadwood.

The handbook consists of an introduction, three chapters, afterword, and self-examination questions for each chapter. The handbook also contains a block of color photo illustrations that accompany the described methods.

Authors: Stankiewicz-Volosianchuk O. (introduction, 3.1, 3.2, afterword), Shparyk Yu. (Ch. 1), Hleb R. (2.1), Diedus V. (2.2), Pokynchereda V. (3.1, 3.2), Volosyanchuk R. (introduction, afterword).

Reviewer: Kish R. Ya

English translation: R. Volosyanchuk

*Recommended for printing by the Scientific Council
of the Faculty of Biology, Uzhhorod National University,
Minutes № 4 of 15.11.2021*

The handbook was published within the framework of the project «Promote deadwood for resilient forests in the Romanian-Ukrainian cross-border region (RESFOR)», funded by the European Community through the European Neighborhood Instrument, Joint Operational Programme «Romania-Ukraine 2014-2020» (EMS-ENI code: 2soft / 1.2 / 13).

ISBN ISBN 978-617-8046-47-7

© «EKOSPHERA» NGO, 2022

© LLC «PIK-Y», 2022



CONTENT

INTRODUCTION	75
1. DEADWOOD AS AN INTEGRAL PART OF THE FOREST ECOSYSTEM	77
1.1. Methods for identification of deadwood decomposition stages	80
1.2. Functions of deadwood	81
1.3. Control questions	83
2. FUNGI AS AN IMPORTANT COMPONENT OF THE FOREST ECOSYSTEM	84
2.1. Saprotrophic wood macromycetes (xylophilic, wood-destroying fungi).....	85
2.2. Trophic niche of xylophilic.....	86
2.3. Wood rot and its characteristics	86
2.4. Methodology	90
2.4.1. <i>Methods of fungi identification</i>	92
2.4.2. <i>Diagnostics of forest ecosystems</i>	92
2.5. Control questions	94
3. SAPROXYLIC INSECTS.....	95
3.1. The role of insects in the decomposition of wood	95
3.2. Methodology	97
3.3. Control questions	100

4. FOREST VERTEBRATES ASSOCIATED WITH DEADWOOD	101
4.1. Deadwood as a place of shelter or reproduction	101
4.1.1. <i>Ray-finned fishes</i>	101
4.1.2. <i>Amphibia</i>	102
4.1.3. <i>Reptiles</i>	103
4.1.4. <i>Birds</i>	104
4.1.5. <i>Mammals</i>	109
4.2. Deadwood as a feeding for vertebrates	112
4.2.1. <i>Ray-finned fishes</i>	112
4.2.2. <i>Amphibia</i>	112
4.2.4. <i>Birds</i>	113
4.2.5. <i>Mammals</i>	114
4.3. Methods of studying birds	115
4.4. Control questions	116
AFTERWORD	117
БІБЛІОГРАФІЯ / REFERENCES	119



Introduction

Old trunks, dying or dead trees, fallen trunks and branches, stumps and uprooted trees form one of the richest and, so far, underestimated habitats for the world's biodiversity. Deadwood is, in fact, a whole microcosm – a microecosystem in the forest that gives life to a huge number of species. Insects and other invertebrates live and feed on deadwood beyond closely related to it fungi, mycetozoa, mosses and lichens. Vertebrates – amphibians, reptiles, mammals and birds – also depend on deadwood in the forest. In general, species that depend on deadwood at certain stages of their development are called saproxylic (ancient Greek σαπρως – rotten, ξύλο – wood). Saproxylobiont are organisms that live in deadwood at a certain stage, saproxylotrophic – those that feed on it.

We may often hear a the misconception that an old-growth forest with a lot of deadwood is a breeding ground for forest pests and diseases. But in reality this is not the case: experts say that the full cycle of wood decomposition in forests that do not undergo human intervention, involves a consequent chain of many fungi and insects. And the various species that live and feed on deadwood regulate each other's populations and ability to spread. So, saprotrophs and saproxylotrophs «eat» only weakened or damaged trees. And strong and healthy neighbors live for hundreds of years...

However, maintaining the biodiversity of forest species is not the only function of deadwood. For example, an uprooted tree in a forest is not only home to hundreds of xylotrophic and saproxylobiont species, it also plays an important water-regulating role. As a result of falling of an uprooted tree, a crater-hillock land microforms typical for virgin forests are created, which very well detain a water drain.

So precipitation and melted snow remain in the forest, and forest streams and creeks are filled with water evenly and gradually. If the relief allows, uprooted trees contribute to the formation of forest micro-reservoirs or micro-swamps, where the black stork willingly feeds and the pond turtle lives. By the way, both species are listed in the Red Book. According to this principle, skidding roads should be reclaimed in commercial forests: so that the forest does not lose water and prevents the formation of floods.

Deadwood has another useful and important function – climatic. Deadwood stores up to 10% of the carbon that a tree has accumulated over a lifetime through chemical bonds (food chains) in other saprotrophic organisms and in soil. The remaining 90% of the carbon is returned to the air, but not at one moment, as is the case with burning firewood, but gradually. This gradualness is stretched for decades while the process of decomposing deadwood continues. Therefore, it is important to leave more deadwood in the forests, and use for fuel fuller the wood industry residuals and supply from energy plantations of willows, Robinia, paulownia, poplars, etc.

On the example of old-growth forests, one can observe how a natural forest lives without human intervention. The forest does not rot, but gives life to itself and other forest inhabitants. Not only fungi, mosses, lichens, ferns or vascular plants, but also young undergrowth of spruce, fir and beech grow on decomposing fallen trees. After all, rotten deadwood is the best substrate for self-regeneration of the forest.

What is deadwood, its subtypes and ways to determine the stages of decomposition, who inhabits it and which of its forest dwellers is trophically related to it, what are the functions of deadwood – all these issues are revealed in the proposed handbook «Deadwood as a component of forest ecosystems».

1. Deadwood as an integral part of the forest ecosystem

Deadwood is an integral part of every forest ecosystem: dry branches and whole trees that died out due to natural selection or external factors (calamities,

wildlife, diseases, pests, anthropogenic impact, etc.). If earlier, in managing forests for commercial timber, deadwood (dry trunks that could be used) was removed from forests for profit, then with the reorientation of forestry to inexhaustible (sustainable) forest management in recent decades, more and more attention is paid to nature protection significance and other useful functions of deadwood. In Ukrainian forestry science, the terms «detritus» and «mortmass» synonymous to some extent with the term «deadwood» are also widely used. Their differences from deadwood are that detritus and mortmass also include non-woody dead organic matter – mostly fallen leaves and needles. It should be noted that in Ukraine there are various well-developed tables on the stocks of living and deadwood in the stands of many forest species (Lakyda, 2002; Shpakivska, Maryshevych, 2009; Ukrderzhlisproekt, 2012; Shvydenko et al., 2014; Bilous, 2014).

The significant increase in the interest of scientists, practitioners and the public to the deadwood in forests has been the result of special attention to primeval forests, where the deadwood is an integral part, at the beginning of the 21st century. The studies of primeval forests at this time received a new impetus, which resulted in various scientific publications, inclusion of primeval forests of Ukraine and Slovakia into the list of the UNESCO Natural Heritage Sites (the only such site in Ukraine) and legislative registration of virgin forests as a national level nature protection units in Ukraine. Great interest

in deadwood has led to the emergence of its various classifications and definitions (Stierling, et al., 1994; Stevens, 1997; Humphrey, et al., 2002; Humphrey, Bailey, 2012; Belous, 2014; Bače et al., 2019). So, some authors (Fridman & Walheim, 2000; Christensen et al., 2005) distinguish only two types of deadwood: standing and lying; while others use more detailed classifications with four or five types of deadwood (Kirby et al., 1998; Schuck et al., 2004; Travaglini et al., 2007). The main classifications distinguish standing and lying deadwood, and the threshold between them is the angle of inclination from the vertical: for example, 45° (Harmon & Sexton, 1996; Rondeux & Sanchez, 2009; Merganičová et al., 2012) or 30° («Sanitary rules in the forests of Ukraine», 1995). The legislation of Ukraine already uses terms and definitions related to deadwood (Protocol to the Carpathian Convention on Sustainable Forest Management, 2011; Law of Ukraine... on the protection of virgin forests..., 2017; Methodology of identification of virgin, quasi-virgin and natural forests, 2018).

Let's start with the definition of the term **deadwood**:

- coarse woody debris formed in the process of forest development and growth (definitions.net);
- dead trunks (standing dead trees) and dead logs (lying wood)) (Forest: deadwood, 1995);
- all woody material in forests that is no longer alive, i.e. dead trunks or parts thereof, dead branches of all sizes and dead roots, but not deadwood of living trees (Harmon & Sexton, 1996);
- all pieces of deadwood, such as dead trunks, stumps, branches and large roots, on the ground in forest ecosystems or in forest streams (IUFRO, 2000);
- all deadwoody forest biomass that is not contained in litter but stands in a stand, lies on the ground or is located in the ground. Deadwood includes wood of trunks, branches and roots, the average diameter of which is larger than or equal to 10 cm, although for some countries this diameter may be different (FRA-2015);
- the total volume of standing and lying coarse wood debris pieces with a diameter of ≥ 7 cm (over the bark, thinner at

the end), and 1.0 m minimal length. Thus, a single piece of woody debris may have a section (coarser than 7cm) accounted for in the deadwood volume and a section (thinner than 7 cm) not accounted for in the deadwood volume. Only above-ground material is included in deadwood (RESFOR Field Protocol).

In general, the **following types of the dead woody material** are formed in a forest ecosystem (Shparyk et al., 2010; Shparyk, 2016):

1. **Litter** (annual) is divided into the following subtypes (Fig. 1.1):

1.1. Small branches (not necessarily dead) that fall from the tree to the ground due to various factors. Their length is preferably less than 1 m and a diameter of about 1-2 cm.

1.2. Medium branches – mostly 1-2 m long and about 3-5 cm in diameter.

Note that the forest litter of non-woody organic matter (leaves, needles, this year's shoots, fruits, etc.) is not considered as deadwood.

2. **Standing deadwood** is divided into the following subtypes:

2.1. Deadwood of living trees: core part in trunks and roots of living trees (Fig. 1.2).

2.2. Fresh standing deadwood: dead (dry) trees of all sizes and species that have not inclined from the vertical position, according to the Sanitary Rules in the Forests of Ukraine, for more than 30 (in many scientific publications – 45) degrees, and their crown is still present (Fig. 1.3).

2.3. Old standing deadwood – dead (dry) trees of all sizes and species that have not inclined from the vertical position for more than 30 (45) degrees, but without crown (some dry first-order boughs may still remain – Fig. 1.3).

3. **Lying deadwood** is divided into the following subtypes (Fig. 1.4 – 1.5):

3.1. Whole dead trees (with roots and crown) lying on the ground or standing, but, according to the «Sanitary Rules in Forests...», are inclined more than 300 (in most scientific publications – 450) from the vertical.

3.2. Dead tree trunks and their parts lying on the ground or standing, but inclined more than 300 (450) from the vertical.

3.3. Thick branches: dead branches that lie on the ground and have a length and thickness bigger than certain threshold values (e.g., in the RESFOR project – more than 1 m and 7 cm, respectively).

Note that bark that has already fallen off the trunk or branches is not considered as deadwood, because in most cases it is already modified by insects and fungi and does not contain wood. It is also important to understand that stocks of deadwood in forests can range from a few percent in young stands to 100% in dry (dead) forests. The closest to natural values are stocks of deadwood in primeval forests, where they comprise about 15% of living wood stocks or 8-10 annual increments of wood (Shparyk et al., 2010; Shparyk, 2016).

1.1. Methods for identification of deadwood decomposition stages

The value of deadwood for the forest ecosystem is determined by its types, discussed above, and its stages of decomposition (Triska & Cromack, 1980; Zimmerman et al., 1995; Humphrey et al., 2002; Rondeux & Sanchez, 2009; Belous, 2014). A decomposition stage of deadwood is the ratio of tissues in the wood with varying degrees of change in color, elasticity and structure (decaying). Many authors suggest classifications with five stages of deadwood decomposition. The RESFOR project also used a 5-stage scale. In Ukrainian legislation, a 4-stage scale is used (Methodology for determining the affiliation of forest areas to virgin, quasi-virgin and natural forests, 2018):

- **Stage 1** (Fig. 1.6)): fresh or not yet decomposed wood (a knife blade with a slight pressing along the wood fibers penetrates only through the bark);
- **Stage 2** (Fig. 1.7)): the initial decomposition (a knife blade with a slight pressing penetrates through the bark and for a few centimeters deep into the wood along the wood fibers);

- **Stage 3** (fig. 1.8): intensive decomposition (a knife blade with slight pressing penetrates for all its length through the bark and into the wood along the fibers);
- **Stage 4** (Fig. 1.9): complete decomposition (knife blade with slight pressure penetrates for its entire length into the wood along and across the fibers).

When determining the stage of deadwood decomposition, it is important to keep in mind the following:

- the most accurate method of deadwood decomposition stages identification is by slight pressing with a pocket knife blade into the wood;
- one element of deadwood (for example, a fallen trunk) may have several stages of decomposition and its thinner parts have a higher stage of decomposition (decaying faster);
- in more fertile and moist forest types, deadwood decays faster than in poorer and drier forest types.

1.2. Functions of deadwood

The most important functions of deadwood in forest ecosystems, by the analysis of scientific literature (Zlatnik, 1936; Triska, Cromack, 1980; Korpel, 1995; Stevens, 1997; Lakida, 2002; Schuck et al., 2004; Humphrey, Bailey, 2012; Shparik, 2016), are:

1. Hydrological function (formation of microrelief) is performed practically by all types of deadwood, first of all by lying deadwood, and it is realized through: redistribution and retention of surface water runoff by deadwood elements; formation of pit microrelief from trees falling with root systems, which also regulates runoff; transfer of surface runoff into soil through cavities left after root decay; water retention in the elements of deadwood due to their decay.

2. Climatic function (carbon deposition) is also performed by all types of deadwood, primarily lying deadwood and small branches, and it is realized through: carbon deposition due to decaying wood, which increases the amount of carbon in the soil (2-3% of the

deadwood stock); carbon deposition in the soil due to the involvement of deadwood elements in food chains (<1%); carbon deposition in the fungi fruiting bodies, lichens, etc. (<1%). It should be kept in mind that maintaining wood in the forest significantly increases the carbon deposition on the forest plot, as there is a direct link between phytomass and carbon stocks. However, this effect lasts only until the point when increase of deadwood and its losses from decay is balanced, which is equal to the duration of complete decay of the wood determined by the tree species (40-50 years for beech), and in chemical context the processes of burning and decaying are practically identical.

3. Fertilitarian function (improving soil fertility) is performed mainly by all types of fallen deadwood and root deadwood, and it is realized through: involvement of humus (the result of deadwood decaying) into the soil biochemical processes to improve their fertility («black streams»); improving the hydrological regime of soils (gleying prevention) by increasing their porosity by root deadwood.

4. Regeneration or reforestation function (micro-habitats for undergrowth) is performed mainly by dead tree trunks and their parts in the last stages of decomposition, and it is realized through: formation of places for tree seed germination on the decayed deadwood under conditions of very rocky soils; formation of places for tree seed germination on fine soil spots retained by deadwood from surface runoff under conditions of very rocky soils.

5. Mechanical function is performed by deadwood (core part) of the trunk of living trees and trunks of dead trees, and it is realized by keeping the crown in a vertical position due to the sufficient strength of the trunk deadwood. The share of the core part (deadwood) in the trunk of living trees increases with age and can reach 90% of the cross-sectional area; keeping young trees from landslides on very rocky soils by dead tree trunks.

6. Anti-erosion function (prevention of soil destruction) is performed by all types of deadwood, and it is realized through: standing deadwood, which helps to transfer the surface runoff (the main factor of water erosion) into soil due to vertical holes from dead roots; lying deadwood, which delays and / or redirects the surface

runoff, i.e. reduces its destructive force; litter, and small and medium-sized branches that protect the soil from destruction by forestry machinery: it is recommended to chop and scatter branches from felled trees on forest roads (skidding trails).

7. Nature conservation function (maintenance of biodiversity) is performed by all types of deadwood, and it is implemented through: micro-habitats in the deadwood, which are ecological niches for many living organisms (mainly insects, fungi and plants); trophic connections (as a food source) with many living organisms (mostly insects and fungi); improving the protective properties of forest ecosystems for most of their «inhabitants» (hiding places for small animals).

Of course, the above functions of deadwood are not a complete list, but only the most important ones to be taken into account in the practice of forest management. For example, for the development of tourism and recreation, the **cluttering** function of all deadwood subtypes is important – its impact significantly slows down and may even completely stop the movement of people through forest massifs. On the contrary, the **landscape** function of all deadwood subtypes is positive for recreation – its presence significantly improves the recreational value of forests, etc.

For proper management of deadwood in forests, it should be kept in mind that the closest to natural values are deadwood stocks in primeval forests, where they account for about 15% of live wood stocks or 8-10 annual increments of wood ($\approx 100 \text{ m}^3 / \text{ha}$ in pure beech primeval forests). Depending on the tasks defined by the legislation for individual forest plots (forest categories). To achieve maximum efficiency of forest management, stocks and types of deadwood on the plots may differ from the primeval forests,

1.3. Control questions

1. What is deadwood and what subtypes it has?
2. List the functions of deadwood in a forest.
3. How many decomposition stages of deadwood are and how to identify them?

2. Fungi as an important component of the forest ecosystem

heterotrophic organisms that do not have chlorophyll and reproduce by spores, and their thallus is represented mainly by hyphae. Unlike other eukaryotic organisms, they feed by absorbing nutrients from the substrate by the vegetative body, which is formed by the interweaving of hyphae (mycelium). According to various estimates, the diversity of fungi on Earth is between 1.5 and 2 million species (Hawksworth, 2001; Kirk et al., 2008; Blackwell, 2011). Depending on the substrate on which the mushrooms grow or feed, there are the **following main ecological groups**:

- *Symbiotrophic macromycetes (mycorrhizal agents)* – macromycetes, which in the course of their life development form mycorrhizae on the roots of trees, grasses and shrubs;
- *Saprotrophic soil macromycetes (saprotrophs)* – macromycetes that feed on dead organic matter and use for food forest debris, litter or the upper humus layer of the soil;
- *Saprotrophic wood macromycetes (xylotrophs, wood-destroying fungi)* – fungi that grow on woody substrate (branches, trunks, roots, stumps) and consume cellulose and lignocellulose residues in the process of their life;
- *Carbotrophs* – fungi that grow on places of fires and bonfires;
- *Coprotrophs* – fungi that grow and use for life the remnants of organic animal excrement;
- *Bryotrophs* – fungi that feed on organic matter of dead parts of mosses;

The forest ecosystem is a complex system of organisms, in which fungi are one of the most important components. Fungi are a kingdom of living eukaryotic

- *Mycotrophs* (saprotrophic mycophiles) are fungi that grow on the fruiting bodies of fungi.

2.1. Saprotrophic wood macromycetes (xylotrophs, wood-destroying fungi)

A special place in forest biocenoses is occupied by the ecological-trophic group of xylotrophic fungi, which, by destroying wood and decomposing natural litter, ensure processes of humification and mineralization of organic matter, enhance the circulation of minerals and energy (Khacheva, 2015).

Despite the large number of studies on wood-destroying fungi, there is no single vision of what this group of organisms is. In the narrow sense, they include fungi, which in the process of their development break down by their enzymes cellulose and lignocellulose complexes of wood (actually xylotrophs). In a broad sense, wood-destroying fungi include all fungi that grow on woody substrates and directly use cellulose complexes as a trophic resource. In this case, the wood-destroying group of fungi includes also xylobionts (fungi that inhabit wood, but do not necessarily use it trophically), and actually xylotrophs, for which wood is the only or the main nutrient (Mukhin, 2015).

Xylotrophic fungi destroy the components of the cell wall, including cellulose, hemicellulose, and lignin, which are the main part of wood. Depending on the organism, fungi can affect the adjacent to the cambium (sapwood), or the central (core) part of the trunk. The process of decay is not always visible from the outside, except in places where the bark is damaged. Wood-destroying fungi reduce the weight of wood by absorbing the products of vascular tissue cellulose or hemicellulose breakdown, which leads to a loss of wood strength by 70-90%. Trees cannot withstand their own weight and fall, especially under the influence of wind, heavy rain or other factors. Thus, xylotrophs are involved in successive processes that occur in forest biocenoses.

2.2. Trophic niche of xylotrophs

According to their ecological and trophic parameters, fungi are subdivided into the following groups:

Obligatory parasites are fungi that inhabit and function only on living substrate and are unable to grow on dead substrate. These include Rust fungi and Ascomycota, that cause damages of leaves and needles, necrosis and cancer diseases of various tree organs;

Facultative saprotrophs – fungi that prefer living substrate, but are able to inhabit also dead substrate;

Saprotrophs are fungi that inhabit and function only on dead substrate and provide decomposition of the bulk of biomass in forest biogeocenosis. The term xylotrophs is used for a subgroup specializing in wood decomposition. They often have a well-expressed trophic specialization, which is manifested in their predominant development on the wood of a particular species of trees, as well as on different fractions of litter. Due to this, there is a so-called «adjustment» for the consumption of plant residues in forest ecosystems.

Depending on the substrate, xylotrophs are divided into groups. According to the species of trees they affect, xylotrophs are divided into:

- *Eurythrophs of the 1st order*. These are species that grow on both deciduous and conifer species.
- *Eurythrophs of the 2nd order*. These are species of fungi that grow only on deciduous species, or only on conifers.
- *Stenotrophs*. Species of fungi that grow on a particular tree species.

2.3. Wood rot and its characteristics

Depending on the mechanism of wood destruction, there are three main types of rot: brown, white and soft rot. Based on this, we can also classify fungi:

- *Fungi – pathogens of brown rot*. With the help of the cellulase enzyme, they break down the cellulose of the cell walls,

which makes the wood brown from lignin and fragile and reduces its volume significantly. Fungi that decompose cellulose include species of the genera *Coniophora*, *Serpula*, *Trametes*, *Lentinus*, *Laetiporus*, *Piptoporus*, *Daedalea*, *Fistularia*;

- *Fungi – pathogens of white rot*. If the fungi decompose lignin, the wood does not darken. Destruction of wood begins by cellulase but occurs mainly by oxidases. Such wood usually breaks down into fibers and plates. The volume of the wood does not decrease and the viscosity is maintained. Spots, clots of white cellulose and mycelium appear. Typical representatives of this group of fungi are *Fomes fomentarius*, *Polyporus squamosus*, *Lenzites betulina* and *Phellinus igniarius*;
- *Fungi – pathogens of mild rot*. Water-saturated wood that is in the water or in the soil, as well as aboveground elements that have certain amounts of water near them, can be affected by fungi that cause mild rot. Wood affected by this type of fungus usually retains its shape, becomes very soft and changes color. In the dry state, it may look normal, but it splits into chips under load. Fungi decompose mainly polysaccharides, destroying the middle part of the cell wall, and partly decompose lignin. Fungi that cause mild rot include the following genera: *Dematophora*, *Xylaria*, *Sclerotinia*, *Nectria*.

White and brown rots are mainly caused by basidiomycetes, and mild rot is caused by ascomycetes and deuteromycetes. The processes of decay occur continuously, but for the study are conventionally divided into stages of decay of wood under the action of fungi. To date, a large number of scales have been developed that are used to diagnose the decomposition degree. They contain sets of various tactile (wood hardness, bark strength, depth of penetration of a sharp object when pressed) and visual (color, percentage of bark residues, the presence of branches, vegetation, the shape of the cross section of the trunk) criteria (Russell et al., 2015; Bergman, 2020). There are 3 to 8 stages of wood decomposition (Vakin et al., 1969; Fogel et al., 1973; Gordienko, 1979; Maser et al., 1979; Renvall, 1995; Klimchenko et al., 2011).

Most mycological studies use scales with 3 or 4 stages. (Table 2.1-2.2). The disadvantage of rot scales is the lack of instrumental measurements. In this regard, the subjectivity of the data is quite high. Another disadvantage is that the wood decomposes unevenly, both in length and cross-section of the trunk, and it is difficult to determine the degree of decomposition of the inner layers of wood.

Table 2.1. Scale for identification of wood destruction stages (Gordienko, 1979).

Destruction stages	Visual signs
1. Weak	Wood with dense bark, visible signs of destruction are only occasional
2. Medium	The top layer of wood is soft, the bark has fallen off on some places, decomposition is visible visually, sharp objects penetrate to a considerable depth into the wood, rot is lamellar or prismatic
3. Strong	There is only the shape of the trunk, the bark has fallen off on some places, there are usually well-developed communities of mosses and lichens on the surface

Table 2.2. Brief characteristics of the stages of wood rot (according to A.T. Vakin et al., 1969)

Stage of decay	Description
1 – Dark	A change in color of wood occurs, it becomes dark, but the technical properties do not change. It is permeated with hyphae of fungi that feed on the contents of cells.
2 – Hard	Areas of slightly damaged wood appear; bright spots, cavities, mycelial films, and tortuous dark streaks known as «black lines» appear. Technical properties of wood are significantly decreased.

3 – Soft	Significant macroscopic and microscopic changes occur. The wood becomes loose, light, lighter or darker than healthy wood, faded cellulose and clusters of mycelium in the form of films appear. Wood completely loses strength and gets a dusty or fibrous structure.
4 – Disintegration	Characterized by the cessation of the decay process and the beginning of mechanical destruction. The process of decay comes to the complete decomposition of wood: humification and mineralization.

Each stage has its own characteristic species of fungi. Using a scale with four stages of decay, fungal species are distributed as follows (Table 2.3). So, at the first stage of decay the wood is invaded by facultative, pioneer and pathogenic species. These are mainly representatives of ascomycetes, sordariomycetes and deuteromycetes. Non-obligate parasitic fungi, having a wide enzymatic spectrum, occupy and decompose wood at all stages. Pioneer species decompose the most available polysaccharides without destroying the cellulose complexes of wood. At this stage, wood is prepared for invasion of more active destructors. The second stage is the most active stage of decay. In most cases, fruiting bodies are represented by Polypores (40% of the total species diversity). The third stage of wood decomposition occurs mainly due to saprotrophs, which trigger the processes of humification of organic matter. Their spores and mycelium get on the wood through the litter. This stage is the longest in time and can range from 5-7 to 100 years or more (Burova, 1986). At the fourth stage, the trunks are already strongly decomposed, covered with a dense layer of moss and vascular plants, and may have young undergrowth of trees. Most of the fruiting bodies of fungi are old and dead, representatives of myxomycetes, sordariomycetes and ascomycetes appear.

Analysis of the species distribution by the degree of wood decomposition shows that the largest number of fungi species is linked to the second stage, and the least species number is linked to the

first stage. At the fourth stage, young fruiting bodies are absent, and at the first stage, most species are represented by Sordariomycetes and the class of fungi of the Ascomycotes division.

Table 2.3. Distribution of fungi by stages of wood rot

Stage of decay	Genera of fungi
1	<i>Biscogniauxia, Bertia, Bjerkandera, Gloeoporus, Hypoxylon, Fomes, Fomitopsis, Phellinus, Inonotus, Laetiporus, Radulomyces, Thelephora, Trichaptum, Trametes, Stereum, Schizophyllum, Vuilleminia</i>
2	<i>Antrodia, Antrodiella, Auricularia, Bjerkandera, Ceriporiopsis, Cerrena, Clavicornia, Corticium, Crepidotus, Daedalea, Daedaleopsis, Datronia, Gloeoporus, Fistulina, Fomes, Fomitopsis, Ganoderma, Hapalopilus, Phellinus, Piptoporus, Radulomyces, Stereum, Schizophyllum, Thelephora, Trametes, Trichaptum, Lenzites, Laetiporus, Heterobasidion</i>
3	<i>Antrodia, Antrodiella, Auricularia, Bjerkandera, Ceriporiopsis, Clavicornia, Corticium, Crepidotus, Daedalea, Gloeoporus, Fistulina, Fomes, Fomitopsis, Piptoporus, Inonotus, Ganoderma, Hapalopilus, Trametes, Lenzites, Lycoperdon, Heterobasidion</i>
4	<i>Antrodia, Antrodiella, Auricularia, Clavicornia, Hapalopilus</i>

2.4. Methodology

The following methods are used to study xylophages: route-expedition, observation, comparison and monitoring. Study materials are fruiting bodies (sporocarps) of xylophagous fungi found on trees and their parts, wood sawdust, mycelium and rhizoid remnants (Mukhin, 1993). All collected samples should be properly labeled and packaged individually.

In the route methods, a small number of fungi samples are collected from a large and quite diverse area. At the same time, a spe-

cial attention is paid to the most rare or a certain group of species. The accuracy and objectivity of this method depends on subjective factors – visions and preferences of the researcher, available time, weather, and so on.

More accurate are the studies on sample plots randomly distributed across the territory, where a methodology is developed, and certain sizes of the plots are chosen. The plots are mapped (GPS coordinates are determined), sample size and the size of the plots where the research is conducted are standardized. This approach provides objective data, both quantitative and qualitative. It also allows applicability of the study methodology in other areas or repeating it after a certain period of time as well as statistical processing and comparison of results.

Any study has several stages and begins with the collection of primary data on the area of work. Since the vegetative body of fungi is hidden inside the substrate, the term «invidie» means a set of genetically homogeneous mycelium. But since such identification is yet impossible under field study conditions, the term «accounting unit» is used instead of the term «invidie», which means either a single fruiting body or a group of fruiting bodies. Thus the population parameter was replaced in mycological descriptions by the abundance. A description unit is one substrate inhabited by fungi, which can be clearly identified in the field: a stump, a felled tree, a branch, a fragment of a trunk, etc. To assess mycelia abundance, special scales are used, which are based either on the number of units of a certain species found in the study area (Haas, 1932, Bohus, Babos, 1960, Darimont, 1973, Winterhoff, 1975 – by Winterhoff, 1992), or on the share of these units in % of the total number detected (Stephenson, 1993) – table. 2.4.

Table 2.4. Mycelium abundance scales, by various authors

Haas [1932]		Darimont [1973] (на 1 га)		Winterhoff [1975] (на 100 м ²)		Stephenson [1993]	
+	1 group	RR	1 group	+	1 group	R	Rare (< 0,5%)

1	very few gr.	R	1–3 groups	1	2–5 group	O	Occasional (0,5–1,5%)
2	very scattered	AR-AC	4–10 groups	2	6–10 groups	C	Common (1,5–3,0%)
3	scattered	C	11–25 groups	3	scattered	A	Abundant (> 3,0 %)
4	manygr.	CC	26–100 groups	4	many scattered		
5	in masses	CCC	>100 groups	5	everywhere		

2.4.1. Methods of fungi identification

To clarify and update the names of fungal species, the international scientific database in the field of mycological nomenclature «Index Fungorum» (<http://www.indexfungorum.org>) is used, and to determine their taxonomic location the mycological database of an international project that performs the function of registration and storage of information on the taxonomy of fungi – «Mycobank» (<http://www.mycobank.org>) is used. Identification of fungal species is carried out mainly on the basis of macroscopic and microscopic characteristics of fruiting bodies, type of substrate, and by genetic analysis of the mycelium or fruiting body.

The main macroscopic features for xylotrophic fungi are shape, color and size of the fruiting body, its smell and taste, life span (annual or perennial fruiting bodies), structure of the upper surface of the cap, shape of the hymenophore, pore size, structure and color of tissue, tree species, on which fungi grew (Figs. 2.1, 2.2). For some species of fungi, the hymenophore is absent or it is difficult to classify (Fig. 2.3).

2.4.2. Diagnostics of forest ecosystems

One of challenges in forest ecosystem conservation is the identification of particularly valuable forest biocenoses in order to pro-

tect and preserve them. Xylophilic fungi that respond to certain changes in ecosystems can be used as indicators of the forest ecosystems status (Mukhin, 1993; Storozhenko et al., 1992; Kotiranta and Niemelä, 1996). In some cases, representatives of xylophilic fungi are the causes of root or stem rot and can adversely affect the phytosanitary condition of forests. In other cases, xylophilic fungi, as decomposing organisms, are major components of intact forest ecosystems and play a major role in the decomposition of lignin and cellulose. Therefore, the species richness of xylophilic fungi as such is not an indicator of the status of forests.

Increasing anthropogenic pressure on forest ecosystems is accompanied by changes in the quantitative composition of fungi and in the ratio of ecological groups, some rare species of fungi are disappearing (Aurantiporus fissilis, Hericium coralloides, H. erinaeus, Hymenochaete cinnamomea, H. cruenta, Fistulina hepatica, Grifola frondosa, Ischnoderma resinatum, Phellinus nigrolimitatus, Porodaedalea conchata, Picibas badius), and some other species of fungi change their feeding habit. Disruption of ecological conditions of the forest environment leads to the appearance of species that are not characteristic for these ecosystems, and their presence can be used as indicators of anthropogenic disturbances (Arefiev, 2000; Sverdrup-Thygeson and Lindenmayer, 2003; Penttilä, 2004; Kuragina, 2014; Methodology..., 2018) – table. 2.5.

Table 2.5. Xylophilic fungi that can potentially be indicators of anthropogenic impacts (adapted for the Carpathian region according to «Methodology..., 2018»)

Deciduous and mixed forests	Coniferous forests
<i>Severe mechanical damage of the forest</i>	
<i>Bjerkandera adusta, Cerioporus mollis, Daedaleopsis tricolor, Ganoderma applanatum, Trametes ochracea, Trametes versicolor, Schizophyllum commune, Phellinus robustus</i>	<i>Armillaria mellea</i>
<i>Severe complex anthropogenic disturbance of the forest</i>	

<i>Phlebia rufa</i> , <i>Pycnoporus cinnabarinus</i> , <i>Stereum hirsutum</i> , <i>Piptoporus betulinus</i> (низька чисельність)	<i>Heterobasidion anosum</i> , <i>Thelephora terrestris</i> ,
<i>Heavy recreational pressure</i>	
<i>Trametes hirsuta</i> , <i>Trichaptum biforme</i> , <i>Piptoporus betulinus</i> (низька чисельність)	<i>Trichaptum abietinum</i> ,
<i>Medium mechanical damage of the forest</i>	
<i>Laetiporus sulphureus</i> , <i>Lenzites betulina</i>	<i>Gloeophyllum sepiarium</i>
<i>Medium complex anthropogenic disturbance of the forest</i>	
<i>Hapalopilus nidulans</i>	<i>Climacocystis borealis</i>
<i>Light complex anthropogenic disturbance of the forest</i>	
<i>Cerionoporus varius</i> , <i>Stereum subtomentosus</i>	<i>Fomitopsis pinicola</i>
<i>Minor complex anthropogenic disturbance of the forest</i>	
<i>Daedaleopsis confragosa</i> , <i>Ganoderma australe</i> , <i>Ganoderma lucidum</i> , <i>Fomes fomentarius</i>	<i>Phellinus igniarius</i>

2.5. Control questions

1. Which ecological group of fungi is associated with deadwood?
2. What are the main types of wood rot?
3. How can fungi be indicators of anthropogenic impact on forest ecosystems?

3. Saproxylic insects

3.1. The role of insects in the decomposition of wood

Many species of insects are involved in the decomposition of wood. Among them, Coleoptera, Diptera and Hymenoptera orders dominate in terms of the number of both species and individuals. The most numerous and diverse are representatives of the Beetles, which can make up to 80% of the insect species diversity associated with deadwood.

In the process of a tree colonization by insects, a natural change in their species composition occurs. Such succession has a number of stages, which reflect the stages of wood decomposition. The most known is the classification of B.M. Mamayev (Mamayev, 1977), who proposed the stages of decomposition of bark and wood separately. According to this classification, the bark decomposition has **three stages**:

1. Scolitid stage of bark decomposition: the indicator group are beetles of the Bark beetle subfamily (*Scolytinae*);
2. Cerambicid stage of bark decomposition: the indicator group is the family of Longhorn beetles (*Cerambycidae*);
3. Pyrochroid stage of bark decomposition: the indicator group is the family of Fire-coloured beetles (*Pyrochroidae*).

According to Mamayev, the wood decomposition has **five stages**:

1. Limexylonid stage of wood decomposition: the indicator group is the family of ship-timber beetles (*Lymexylidae*);

2. Cerambicidal stage of wood decomposition: the indicator group is the family of Longhorn beetles (*Cerambycidae*);
3. Lucanidal stage of wood decomposition: the indicator group is the family of stag beetles (*Lucanidae*);
4. Formicidal stage of wood decomposition: the indicator group is the family of ants (*Formicidae*);
5. Lumbricidal stage of wood decomposition: the indicator group is the family of earthworms (*Lumbricidae*).

In addition to the indicator group, it is also possible to identify the decomposition stage by parasites of these species or by accompanying insects. However, this technique has its drawbacks. The first disadvantage is that insects may not inhabit wood that has too much mycelium of fungi or is too dry or wet. In such situations, whole entomocomplexes of certain stages may be missing. The entomocomplexes presented above can be clearly formed only under favorable conditions and for a short period of time. The second disadvantage is that the author does not describe the succession of deadwood parts on still living trees (hollows, rot, dry branches, xylotrophic fungi, etc.).

For habitats, saproxylic insects can use not only fallen dead trees or dry trees, but also various so-called micro-habitats of living trees, which, according to the classification of Swiss researchers (L. Larrieu 2018), are represented by 7 forms (47 types):

1. *Cavities* – holes in a tree, which can be formed in three ways: a) due to the activities of animals (passages and openings of bark beetles imagos; woodpeckers' hollows); b) due to the decay process (rot); c) due to the morphological features of a tree (dendrotelma in the primary roots or fork branches);
2. *Tree injuries and exposed wood* – mechanical damages to the bark of the tree, which open access to the sapwood. May be formed due to wind, snow, frost. Bare wood and injuries can turn into rot over time if the wound does not heal;
3. *Dead crown* – dead parts of branches in the crown, which remain after the fall of the main part of the branch, or dead dry branches in the crown;

4. *Excrescences* – formations on the trunk of a tree, which occur due to mechanical damage (burls) or pathogenic microorganisms (tumors);
5. *Fruiting bodies* of xylotrophic fungi and slime moulds
6. *Epiphytic and epixylic structures* are represented by various structures that use a tree trunk as a mechanical support. These include liana-like plants, mosses, nests of vertebrates and invertebrates, microsoils in the fork of trees, etc.;
7. *Exudates* – leaks of sap from deciduous trees or resin from conifers.

Depending on the habitat of the insects, various methods are used to catch and account them.

3.2. Methodology

To catch insects developing in tree cavities, holes of cavities are covered in spring with a dark tissue (preferably with spunbond to not disrupt air circulation and moisture levels). A hole is made in the center in the tissue, to which a 250 ml plastic jar containing a fixing liquid (preferably a 4% formalin solution is used) is attached using a 2 cm outlet tube. If the hole of the cavity contacts the ground or is close to the ground, next to the hole drive a metal peg to which the jar is attached (Fig. 3.1). If the hole of the cavity is high above the ground, a wooden bar is tied to the trunk, to which a jar with fixing liquid is attached (Fig. 3.2).

Such traps operate during the vegetation season, but can be left for the winter by changing the fixing fluid to antifreeze. It is desirable to collect the material 1-2 times a month by replacing the jars with fixing fluid.

To study the entomofauna of dendrotelms, so-called artificial dendrotelms, trying to copy in them conditions of the natural microhabitats as close as possible. Plastic cups are used as traps, which are sealed by 1/3 with opaque tape. The trap is filled with 500 ml of rainwater, 120 g of dried beech leaves and a 18 mm x 150 mm x 9 mm size beech stick (Fig. 3.3). Such traps are attached

to the trunk of the tree at a certain height, depending on the purpose of the study.

Such traps operate from April to June, during this time the trap should be colonized by insects. At the end of June, the traps are removed, the detritus is collected into zip bags, the water is poured into bottles for further processing in the laboratory.

To study the entomofauna of natural dendrohelms (Fig. 3.4), the level of oxygen and acidity in the water is measured and the contents of the microsettlement is collected into zip bags for further processing in the lab.

Such micro-settlements are inhabited mainly by larvae of Flies (*Diptera*), which develop in water.

For accounting flying saproxylic insects, combined traps of two types most often are used: hanging transparent membranes – polytraps (Nageleisen, 2009) (Fig. 3.5) or transparent membranes with a yellow funnel (Duelli P., Obrist M.K., Schmatz D.R. 1999) (Fig. 3.6). The principle of operation of such traps is that flying insects hit the transparent membranes and fall down into the container with the fixing liquid. In the polytrap, the container with the fixing fluid is attached to the bottom of the transparent funnel. The material is collected by removing the container and filtering the liquid through a sieve to separate insects. Yellow traps have a stopper in the spout of the funnel and are filled with a solution of fixative. Collection of material in such traps is done by removing the stopper and filtering the liquid through a sieve to separate insects.

Since polytraps are used to catch saproxylic insects, preferably to install them over piles of fallen deadwood, which makes them extremely effective for accounting representatives of the subfamily Scolytinae. Yellow traps are more effective for accounting for Longhorn beetles, Click beetles, Hymenoptera and other insects for which yellow color is an attractant. Such traps operate during the vegetation season, collecting material preferably to do 2 times a month.

The use of so-called brood chambers is effective for accounting for saproxylic insects of certain trees or fruiting bodies of fungi (Figs. 3.7, 3.8). These are usually plastic boxes that close tightly and have a perforation for insects to exit, where a container with fixing

liquid is attached. In the field, the fruiting bodies of xylotrophic fungi are collected into a spunbond bag and labeled, each sample in a separate bag. In the laboratory, the contents of the bags are moved to the brood chambers, and from time to time the container with the fixing liquid is replaced or the boxes are checked for insects that develop in these fungi.

Similarly, saproxylic insects are examined by placing branches or small pieces of tree trunks into brood chambers.

Particular attention should be paid to the level of humidity in these chambers when using this method of insect accounting. Insufficient moisture can lead to drying of the fungus and death of bionts, excess moisture promotes development of mold.

This research method is efficient for accounting for representatives of specialized fungicolous insects, such as Erotylidae, Mycetophagidae, Ciidae and others. The advantage is that this method allows to study the consortial relationships of insects with a certain species of fungi or with trees of a certain decomposition stage (to identify species that depend on wood of a certain condition, and poly-, oligo- and monophages).

If a researcher does not have time or opportunity to set and maintain permanent traps, it is possible to make accounting by collecting insects manually. There are various methods of one-day monitoring of saproxylic insects, one of the most efficient is the collection of deadwood rot dust by sieving. To do this, pieces of deadwood are placed in a tissue tube, inside which is a sieve (Fig. 3.9), and the bottom is tightened and tied with a string. After sieving, small pieces of wood, rot dust, larvae and imagoes of saproxylic insects enter the lower chamber of the pipe, where they are poured on a white cloth (similar to that used when collecting insects by shaking (Fig. 3.10)). After adult beetles were collected, the remains are placed in a spunbond bag for further processing in the laboratory. The advantage of this method is that the researcher is able to study the fauna of only trees of interest (these may be trees only of a certain stage of decomposition, species or size), and the collection and processing of rot dust in the laboratory allow identification of small insect species that are not visible in the field.

The most convenient is to store collected material on cotton mattresses, as wet material is difficult to identify by morphological traits. If the material is selected for DNA analysis, it is stored exclusively in 96% ethanol.

Saproxylic insects are extremely sensitive to changes of environmental conditions. Their highest biodiversity is on the territory of primeval and old-growth forests. Analyzing the list of primeval forest indicator species of Beetles in Germany (Muller, 2005), it was found that the development of certain species of saproxylic beetles can be influenced by several factors: forest age and status, volume of deadwood, diversity of microhabitats and xylotrophic fungi. In this regard, the study of deadwood insect communities in old-growth and commercial forests is extremely efficient, as it provides an opportunity to assess the crucial factors that will help to address the sustainable forestry issues.

3.3. Control questions

1. What insects are indicators of different stages of deadwood decomposition? List the insects that are typical for each stage.
2. What habitats within deadwood can use saproxylic insects?

4.brates associated with deadwood

4.1. Deadwood as a place of shelter or reproduction

4.1.1. Ray-finned fishes

Deadwood plays an important role in maintaining the biodiversity of vertebrate species. For example, for fish, especially for rheophilic species that inhabit fast-flowing forest watercourses. By entering mountain rivers and streams, it creates important aquatic habitats, including the formation of gravel and pebble shoals and small pools, which reduce water runoff and create favorable conditions for fish and their spawning grounds. And not only for them, but also for aquatic invertebrates, as well as algae for which deadwood is a valuable substrate.

Especially important deadwood in this sense is for the salmon family (*Salmonidae*): trout (*Salmo trutta*), Danube salmon (*Hucho hucho*) and European grayling (*Thymallus thymallus*). The last two species are listed in the Red Book of Ukraine (RBU).

No less valuable forest aquatic micro-settlements created by deadwood are for other members of the ichthyofauna, in particular the carp family (*Cyprinidae*): souffia or western vairone (*Telestes souffia*), which is also a Red Book species, common, or European chub (*Squalius cephalus*), common minnow (*Phoxinus phoxinus*),

common gudgeon (*Gobio gobio*), common nase (*Chondrostoma nasus*), common bleak (*Alburnus alburnus*), spiralin, or riffle minnow (*Alburnoides bipunctatus*); *Balitoridae* family: stone loach (*Barbatula barbatula*); family of lings, or rocklings (*Lotidae*): burbot, or freshwater ling (*Lota lota*); family of cottids (*Cottidae*): alpine bullhead (*Cottus poecilopus*) and European bullhead (*C. gobio*).

■ 4.1.2. Amphibia

Deadwood in the forest is important also for amphibians. There is a number of forest species that have no chance of surviving without sufficient amount of deadwood, which includes rotten parts of trunks and stumps, dry branches and twigs, dead and rotting trees, standing deadwood, etc. A typical representative of such species is the fire salamander (*Salamandra salamandra*), which belongs to the *Caudata* group. These animals crucially depend on the presence of the large diameter deadwood (Fig. 4.1). Thick decayed or rotten logs are excellent accumulators of moisture, which allows providing favorable microclimate for amphibians, even in periods of prolonged heat. This feature is important for other species of tailed amphibians, including newts: common (*Lissotriton vulgaris*), Carpathian (*L. montandoni*), alpine (*Ichthyosaura alpestris*), northern crested (*Triturus cristatus*) and Danube ones (*T. dobrogicus*). All of them are, more or less, forest dwellers and interact with deadwood. Three species of tailed amphibians – salamander, Carpathian and alpine newts – are listed in the RBU, and the Carpathian newt is endemic to the Carpathians.

High humidity of deadwood is also important for a number of tailless amphibians (*Anura*): European fire-bellied toad (*Bombina bombina*), yellow-bellied toad (*B. variegata*), for common, or European toad (*Bufo bufo*) (Fig. 4.2) and European green toad (*B. viridis*), European tree frog (*Hyla arborea*) and for three species of frogs that belong to the group of brown or forest frogs: moor frog (*Rana arvalis*), agile (*R. dalmatina*) and common one (*R. temporaria*) (Fig. 4.3). These animals often hide in half-decomposed logs and even hibernate there. Yellow-bellied toad is listed in the Red Book of Ukraine.

■ 4.1.3. Reptiles

In fact, there are not many reptiles that live in forest habitats and are associated with deadwood localities. These are mainly inhabitants of the forests of the Carpathians, Polissya and deciduous forests of Ukraine. Some reptiles, which belong to the fauna of the Crimea and the steppe part of Ukraine, and are adapted to arid and warm conditions, can also use deadwood – mostly hollows – for shelter. For example, it is the Caspian whipsnake (*Dolichophis caspius*). This species is listed in the RBU.

As for forest species, deadwood (cracks in tree bark, stumps, hollows) are actively used by lizards: deaf adder, or slowworm (*Anguis fragilis*), sand lizard (*Lacerta agilis*), European green lizard (*L. viridis*) and viviparous lizard, or common lizard (*Zootoca vivipara*). Among the snakes, these are Aesculapian snake (*Zamenis longissimus*), grass snake (*Natrix natrix*) and dice (water) snake (*N. tessellata*), common European viper (*Vipera berus*), smooth snake (*Coronella austriaca*). European pond turtle (*Emys orbicularis*) can also be found in primeval forest water bodies.

The most dependent on deadwood in the forest, apparently, is Aesculapian snake. This is a typical forest dweller, a treeclimber who spends most of his life on trees. The Aesculapian snake mates also on trees. It can be found in foothill beech forests, in mixed and deciduous forests, less often in coniferous forests. Sometimes it comes into gardens. It hides in tree hollows, rotten stumps, piles of brushwood. It may stay also over winter in such convenient hiding places. Aesculapian snake as well as smooth snake are listed in the RBU.

The most unexpected species of reptiles that can be associated with deadwood is the European pond turtle (Fig. 4.4). The presence of a shallow pond is vital for this turtle. Such reservoirs in the forest are formed as a result of trees felling along with their roots. The formation of such a micro-relief in forests is especially important in the modern time, when the climate is changing, forests are losing water, and forest water bodies that existed before are drying up.

■ 4.1.4. Birds

Forest species of birds form a kind of ornithocomplexes, in the structure of which there is an ecological group special by their method of nesting – hollow-nesting birds. Old, damaged and hollow trees are especially important for this group of birds and necessary for their life and successful reproduction in the forest. Hollow-nesting birds readily occupy natural and woodpeckers-made hollows in tree trunks and thick branches of the crown, raising chicks there. This is a fairly large and diverse group of birds, most of which belong to an order of passerines (*Passeriformes*). However, this group includes also owls (*Strigiformes*), woodpeckers (*Picidae*) and ducks (*Anatidae*).

Woodpeckers are the only family of birds that are able to dig their own hollow (except for the Eurasian wryneck (*Jynx torquilla*)). It should be noted that the woodpecker punches only weakened, damaged by pests, disaster or time tree. These birds prefer tall forests with lots of old trees. They occur in deciduous, mixed, coniferous and floodplain forests, some species settle readily in gardens, parks and garden squares of settlements.

There are 10 species of woodpeckers in Ukraine, including 5 species of the genus *Dendrocopos*: the great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*), the middle spotted woodpecker (*D. medius*), the Syrian woodpecker (*D. syriacus*), the white-backed woodpecker (*D. leucotos*) and the lesser spotted woodpecker (*D. minor*).

The Syrian woodpecker is an invasive species that appeared in Ukraine during the second half of the twentieth century. It inhabits mainly artificially created or transformed ecosystems: parks, gardens, garden squares or forest parks and forest massifs adjacent to settlements. It practically does not occur in natural and primeval forests (Stankevych-Volosianchuk, 2012).

The white-backed woodpecker (Fig. 4.5), which was, for example, in Transcarpathia one of the most numerous among other species of woodpeckers in the early XX century (Hrabar, 1938; Portenko, 1950), is now listed in the RBU. It makes hollows mainly in softwoods trees. It is highly dependent on old-growth beech forests with a high amount of deadwood (Gerdzhikov et al., 2018).

The middle spotted woodpecker prefers beech and oak forests, but it also occurs in gardens and parks. It is also very dependent on deadwood. The lesser spotted woodpecker was considered a common species of riparian floodplain forests of Transcarpathia a century ago. Today it is a rare species that spends most of its time in the tree crowns and can be heard more often than seen. This bird makes its hollow in the thick branches of the crown very high above the ground.

The most common and most numerous woodpecker of this genus is the great spotted woodpecker. This is a very plastic species that lives in any forest and tree plantations, where there is deadwood – from primeval forests to parks and gardens in settlements.

All species of the genus *Dendrocopos* are distinguished by variegated color (black and white) and the presence of a red «cap» on the head with some differences. These species almost always stay on the trunk or in the crown of trees, where you can hear their voices or «drumbeat». These species of woodpeckers dig holes in tree trunks at a height of 1.5-7 m with a diameter of 7-11 cm and a depth of 20-35 cm (the exit has a diameter of 4-6 cm).

Woodpeckers also include 3 species of woodpecker: the European green woodpecker (*Picus viridis*), grey-headed woodpecker (*P. canus*) and black woodpecker (*Dryocopus martius*). The green woodpecker is a typical European species, rare in Ukraine (listed in the RBU), which apparently loses the competition for habitat for more common grey-headed woodpecker, which is a representative of the Chinese fauna (Stankevych-Volosianchuk, 2021). They like deciduous and floodplain forests with a large number of old trees (Gjerde et al., 2005); the black woodpecker is more likely to nest in hollows of beech and pine (De Rosa et al., 2016). The European green and grey-headed woodpeckers often use their hollows for 10 years. The depth of the cavity is 30-50 cm, diameter 15-18 cm (exit size 5-6 cm). The exit of the black woodpecker hollows has an oval shape and is large in size: up to 22 cm in diameter. The depth of hollows is 40-50 cm.

The Eurasian wryneck is the only representative of woodpeckers that does not dig hollows on its own, but uses hollow made by other

species. It is a typical species of floodplain forests, prefers forest edges and light-abundant forest areas. The height of the hollow position is 1-10 (average 2-4) m. It is also the only migratory woodpecker species: the wryneck migrates to warmer regions for the winter.

The Eurasian three-toed woodpecker (*Picoides tridactylus*) is the only species of woodpecker that lives in Ukraine only in mature and pre-mature coniferous forests with areas of standing deadwood. It nests in tree hollows, diameter of the hollow is 8–14 cm, the hollow depth – 20–35 cm, exit diameter – 4–5 cm. Listed in RBU.

Owls are nocturnal birds of prey, sedentary and nomadic, mostly hollow-nesting. Hollow-nesting owls need tall forests with old-growth trees: Ural owl (*Strix uralensis*), tawny owl (*S. aluco*), Eurasian scops owl (*Otus scops*), Eurasian pygmy owl (*Glaucidium passerinum*), little owl (*Athene noctua*), barn owl (*Tyto alba*), although the last 2 species prefer the attics of human houses and sacred buildings. Owls do not build nests, they lay eggs just at the bottom of the hollow. The Ural and the Eurasian scops owls are listed in the RBU.

The **Anatidae** are a widespread and numerous family of wetland birds that have little to do with forests. However, among them, there are hollow-nesting birds, which raise their chicks in tree hollows in forests near water bodies. These include common goldeneye (*Bucephala clangula*), goosander (*Mergus merganser*) and smew (*Mergellus albellus*). The goldeneye is listed in the RBU. All 3 species are confined to the northern latitudes, in Ukraine they overwinter or occur during seasonal migration (Strautman, 1963). Cases of nesting on the territory of Ukraine are known for the common goldeneye and the goosander.

These birds build their nests in tree hollows at a height of 10-15 m above the ground, usually near water. They use natural cavities in the trunks of aspen, spruce, oak, pine, rarely birch, readily occupy the old nests of black woodpecker and artificial nestboxes hanging on trees and poles, or cavities of old stumps. They prefer solitary trees with open space around, rather than dense stands. External material is not used in the arrangement of the nest, the eggs are laid directly on a wooden nub or a poor bedding of white down and a few feathers. Given the size of these birds, the hollow should be large

enough: usually, its inner diameter is about 25 cm and the width of the flight exit is at least 12 cm.

Tits are mobile, small passerine birds. They are sedentary and nomadic, widespread in forests, parks, squares, gardens. They nest in tree hollows, readily occupy nestboxes. This genus includes 7 species of tits (Fig. 4.6): the great tit (*Parus major*), the Eurasian blue tit (*P. caeruleus*), the marsh tit (*P. palustris*), the coal tit (*P. ater*), the azure tit (*P. cyanus*), the crested tit (*P. cristatus*), the willow tit (*P. montanus*).

Flycatchers are hollow-nesting passerine birds, migratory, occurring in light forests with hollow trees, or on the forest edges. The red-breasted flycatcher (*Ficedula parva*) makes its nest most often in shallow hollows, sometimes at the break of wind-broken trees, on a twig near the trunk or even at the fork of branches. The height of the nest above the ground is 1-3 m, sometimes up to 4 m and above. The European pied flycatcher (*F. hypoleuca*) builds its nest in natural hollows, old hollows of woodpeckers and some tits, in crevices of trees, under the roofs of wooden buildings. The collared flycatcher (*F. albicollis*) nests in hollows, sometimes very open, with a large exit. The height of the nest above the ground is significant, rarely below 5 m, usually at the height of about 10 m and above. The spotted flycatcher (*Muscicapa striata*) requires not only a horizontal platform for the base of the nest, but also a vertical wall that would protect the nest on one side. In the forests, parks, gardens, the nest is usually located near the trunks of large trees, behind an exfoliated bark, on tree outgrowths or in small depressions like holes after rotten twigs, in small hollows with a large exit, in gorges, often at the break of wind-broken trees, on the inside of the roots of a wind-uprooted spruce, or even just at the base of a thick branch extending from the trunk. The red-breasted flycatcher is listed in the RBU.

The **Eurasian nuthatch** (*Sitta europaea*) is a small, brightly colored bird that belongs to the Passerine Order. Sedentary species, widespread in our forests. Inhabits old tall forests with dense undergrowth. Nests are arranged in hollows – natural or created by woodpeckers at a height usually not lower than human height. It adjusts the exit to its dimensions, smearing it with clay so that no one else can squeeze through the hole.

The **common redstart** (*Phoenicurus phoenicurus*): nesting habitats of this migratory bird are sparse forests and edges. It prefers light forests, including old-growth oak groves, as well as parks, large gardens and city cemeteries. They nest in hollows at a height of 1-6 m, or in artificial nestboxes.

The **Eurasian**, or **common treecreeper** (*Certhia familiaris*) and **short-toed treecreeper** (*C. brachydactyla*) are common European forest species. The common treecreeper prefers old coniferous forests. The short-toed treecreeper is a more southern species, preferring deciduous and mixed forests. Treecreepers nest in hollows, cracks in the bark and under its exfoliated plates. In Ukraine, they are nomadic and sedentary species.

Beyond the hollow-nesting birds, two other small forest passerine birds are associated with deadwood in the woods, there are sparrow-like species, which belong to the group of terrestrial nesting birds. These birds prefer uprooted trees, their crowns and stumps rather damaged trees. They find attractive nesting habitats not only in primeval and old-growth forests, but also in commercial forests, where selective fellings are carried out and non-merchandise wood (tree crowns and stumps) remains on the felling site. These species are the **Eurasian wren** (*Troglodytes troglodytes*) and the **European robin** (*Erithacus rubecula*).

The **Eurasian wren** usually chooses places with a variety of undergrowth, very cluttered with wind-broken wood, with piles of brushwood, dense thickets. The Eurasian wren builds its nests on the basis of branching bushes, in brushwood agglomerations, under large pieces of bark lying on the ground, in the thickets of tree branches, and in trunk splits. The nest looks like a ball with a side hole.

The **European robin** usually builds its nests directly on the ground, under the roots of trees or at the base of shrubs, less often – in rotten stumps, cracks or hollows of trees, and sometimes in hedges (Fig. 4.7).

Another group of birds, for which old-growth dying trees in the forest are very important for nesting, are large crown-nesting birds: birds of prey, the **great grey owl** (*Strix nebulosa*) and the **black stork** (*Ciconia nigra*).

Forest birds of prey: the **golden eagle** (*Aquila chrysaetos*), the **greater spotted eagle** (*Aquila clanga*), the **lesser spotted eagle** (*A. pomarina*), the **northern goshawk** (*Accipiter gentilis*), the **Eurasian sparrowhawk** (*A. nisus*), the **white-tailed eagle** (*Haliaeetus albicilla*), the **osprey** (*Pandion haliaetus*), the **booted eagle** (*Hieraaetus pennatus*) nest in forests on old large trees, part of the crown of which may be dead. One way or another, these species are highly dependent on the availability of old forests, and the white-tailed eagle, the osprey and the booted eagle are dependent on floodplain forests with old trees, which are more and more declining in Ukraine. These birds of prey as well as the black stork build their nests high in the crown at a fork. Their nests are heavy and massive. All of them, except for hawks, are listed in the RBU because they suffer a lot from sanitary fellings removing the oldest trees with often partly dead crowns.

The great grey owl, like all other owls, does not build a nest, but tries to occupy an existing nest of a black stork or some bird of prey.

Black stork is a forest bird. For nesting, it chooses old forests or groups of old trees near swamps, rivers, lakes or meadows. Inhabits all types of forests both in mountains and on plains. Prefers deciduous, often floodplain, forests. It usually builds its nests in hard-accessible and low-populated areas on old branchy trees, most often on thick side branches at a distance of 1-2 m from the trunk. They are placed mainly on oak and pine, less often on alder, aspen, beech, and birch. According to preliminary estimates, around 400-500 pairs nest in Ukraine, of which about 150 pairs in the Carpathians and 250-350 in Polissya (Bokotey and Dziubenko, 2007).

■ 4.1.5. Mammals

Most mammals are also associated with deadwood in one way or another. **Bats** (Chiroptera) are the most known in this context, most species of which inhabit hollows. They find here not only shelter but also breed and even stay over winter. There are many cases when bat colonies were found in felled trees during logging in winter. Not all

bats are dendrophiles. However, for barbastelles (*Barbastella*), noctules (*Nyctalus*), pipistrelles (*Pipistrellus*), long-eared bats (*Plecotus*), and the vast majority of myotis (*Myotis*), the presence of old-growth forests is a determining factor of existence. Moreover, some species use not only hollows, but also cracks and cavities under the bark, which are inherent for dead or dying trees. The most numerous of these species are myotis, of which at least 9 species are associated with hollow trees. These are the greater mouse-eared bat (*Myotis myotis*), the lesser mouse-eared bat (*M. blythii*), the Bechstein's bat (*M. bechsteinii*), the whiskered bat (*M. mystacinus*), the Brandt's bat (*M. brandtii*), the Alcahoie bat (*M. alcahoie*), the Natterer's bat (*M. nattereri*), the Daubenton's bat (*M. daubentonii*), and the pond bat (*M. dasycneme*). A special mention should be made of the Bechstein's bat (Fig. 4.8), whose entire life cycle is extremely dependent on the hollows, where they live, reproduce and even overwinter. Representatives of this species can very rarely be found wintering in other shelters like underground cavities.

The next group of dendrophiles by the number of species are our smallest bats – Pipistrelles, namely the Nathusius' pipistrelle (*Pipistrellus nathusii*), the Kuhl's pipistrelle (*P. kuhlii*), the common pipistrelle (*P. pipistrellus*) and the soprano pipistrelle (*P. pygmaeus*). They also choose hollows as shelters and breeding sites. Usually they do not stay for winter in our region, but migrate to the south. Similar behavior, including migratory one, is also shown by the common noctule (*Nyctalus noctula*) and the lesser noctule (*N. leisleri*), although they sometimes stay for the winter in their summer habitats, in particular in hollows.

In the summer, the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*) readily occupies hollows. Unlike Pipistrelles and Noctules, the brown long-eared bat is a sedentary species, but do not overwinter in hollows. It prefers for wintering underground cavities of both anthropogenic and natural origin.

The western barbastelle (*Barbastella barbastellus*) is also a classic sedentary dendrophilous species. This species spends the summer days mainly in various tree micro-habitats, preferring cracks and cavities under the bark. They also use hollows, but as secondary shelter. It belongs to the very cold-resistant bats, which allows, in particular, frequent changing wintering grounds. It usually winters

in various catacombs, choosing the parts near entrance with a temperature from one to five degrees Celsius. All species of bats of our fauna are listed in the RBU.

Beyond bats, some species of rodents (*Rodentia*) are closely associated to hollows, such as squirrels (*Sciurus vulgaris*), which belong to the squirrel family (*Sciuridae*). They lead a tree-like lifestyle and are prefer this type of micro-habitats. Squirrels use hollows for housing, breeding grounds, barns for winter food reserves.

Along with squirrels, their close relatives live on the trees – wolves from the family of dormice (*Gliridae*). There are four species of them in the fauna of Ukraine: the European fat dormouse (*Glis glis*), the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*), the forest dormouse (*Dryomys nitedula*) and the garden dormouse (*Eliomys quercinus*). They are also closely associated with hollows and deadwood. Dormice usually inhabit the hollows in summer, where they breed, but in winter they often hibernate on the ground – in cavities near basal roots and in cavities and niches under fallen tree trunks.

Hollows and deadwood are very important for most species of the Mustelids family (*Mustelidae*). Among them, first of all, we should mention the European pine marten (*Martes martes*), which often settles in hollows. They are also visited by the stone marten (*Martes foina*), which, unlike the pine marten, uses a much wider range of habitats and for which hollows are not crucially important. Deadwood is actively used as shelter by other Mustelids: the common weasel (*Mustela nivalis*), the ermine (*M. erminea*) and the European polecat (*M. (Putorius) putorius*), which dwell under logs, in root cavities and hollows. The last two species are listed in the RBU.

Another Red Book species is actively using tree hollows: the wildcat (*Felis silvestris*), a member of the cats family (*Felidae*). Mostly it settles in hollows, less often – under clusters of deadwood. He arranges here also brooding dens. Larger mammals also actively interact with deadwood. For example, foxes (*Vulpes vulpes*) of the canine family (*Canidae*) occasionally use it as a shelter. Other carnivores, such as the wolf (*Canis lupus*) and the lynx (*Lynx lynx*), also regularly use deadwood as shelter. The most often they use uprooted trees and large aggregations of deadwood. Lynx is also listed in the RBU.

Getting back to rodents, especially mice, we recall that they are much dependent on deadwood as well. Both fistulas and mice actually use deadwood mainly as storage. It serves as a storeroom for food supplies, as well as places for hibernation. The classic species of such animals in the cricetids family (*Cricetidae*) are the bank vole (*Myodes glareolus*) and in the murids family (*Muridae*) the yellow-necked mouse (*Sylvaemus flavicollis*). To a large extent, this also applies to other members of this genus – wood mouse (*S. sylvaticus*) and Ural field mouse (*S. uralensis*).

A similar attitude to the deadwood can be found in insectivorous mammals (*Insectivora*) – shrews (*Sorex*), water shrews (*Neomys*), hedgehogs (*Erinaceus*), etc. All of them often arrange their storages under piles of dry twigs and logs, in root cavities, under bark and even in rotten wood.

In the even-toed ungulates order (*Artiodactyla*), the most dependent on deadwood is the wild boar (*Sus scrofa*) of the Suids family (*Suidae*). Seldom, but it uses the deadwood as a shelter.

4.2. Deadwood as a feeding for vertebrates

4.2.1. Ray-finned fishes

Fish of mountain rivers find a lot of food right next to deadwood in water courses. Deadwood slows runoff down, creating backwaters where invertebrates live. They become a food for trout, grayling, Danube salmon and other fish species.

4.2.2. Amphibia

It is known that amphibians feed on various invertebrates, including insects that inhabit decomposing wood. Therefore, for amphibians, deadwood is not only a place of shelter, but also a place where they find food: saproxylic insects and their larvae, as well as other invertebrates are an important food for them.

4.2.3. Reptiles

Forest species of reptiles also use deadwood as a place where there is always food. Aesculapius snakes feed on murid rodents, shrews, chicks and birds' eggs, as well as squirrel and dormice cubs, acquiring them from tree trunks.

Lizards, in particular the slowworm, often look for food just under lying deadwood in the forest. They feed on insects, centipedes, woodlice, and other worms that are found in humid places – in forest litter, in rotten stumps, under fallen tree trunks of varying degrees of decomposition.

4.2.4. Birds

Deadwood attracts many insectivorous forest birds right because of the availability of insects and their larvae. Of course, not all insectivores feed on tree trunks, some of them catch insects on the fly. Still, deadwood is a rich food source for a number of forest birds.

For example, woodpeckers feed on standing deadwood. All woodpeckers are insectivores and only in winter they partially switch to plant food, eating fruits, seeds from conifer cones, nuts and apricot kernels. Woodpeckers eat and feed their chicks with insects that are extracted from under the bark of trees and from timber inhabited by larvae of saprotrophic insects. It is not seldom for woodpeckers to eat chicks of small birds found in hollows, such as treecreepers. Most woodpeckers feed on trees, moving up the trunk to the crown and flying from tree to tree. The European green woodpecker and the grey-headed woodpecker feed mainly on the ground, as the basis of their diet are ants and their pupae (mainly the genera *Formica* and *Lasius*). Woodpeckers are easy to identify in the air by their distinctive shape of the body and their pulsating (diving) flight pattern.

During the spring and summer, the nuthatch feeds exclusively on insects, such as ants, butterflies, leaf beetles, caterpillars, weevils, etc. Using its beak with a sharp end, it pecks them out of cracks and holes in the bark of a tree.

The treecreeper's diet also consists mainly of insects and other invertebrates – the bird moves along tree trunks from the bottom up in a spiral. After inspecting the tree, it flies to the bottom of another one. Unlike the nuthatch, it never goes down the trees upside down. Treecreeper females usually feed on the top of the trunk, males – on the bottom.

Parids also feed mainly on insects, which are collected in tree crowns and in undergrowth shrubs. At the same time, many species of the family get their food under the bark, chopping it like woodpeckers.

Lying deadwood at different stages of decomposition can attract other forest insectivorous birds – those that seek food on the ground, in the forest litter, looking for ants, insects, worms, snails and other invertebrates. These are thrushes (Turdidae), European robin, Eurasian wren, dunnock (*Prunella modularis*), and others.

■ 4.2.5. Mammals

It is known that bats catch insects on the fly and do not use deadwood for this. However, as a place to find food, deadwood is important to other mammals. For example, for squirrels, which often ruin birds' nests. Squirrels also feed on insects and their larvae, which live in deadwood. The same can be said of the common and the garden dormice, which prefer animal food, consuming large numbers of invertebrates associated in their development with deadwood. The basis of Mustelids' nutrition also are organisms that are associated with deadwood or that use hollows as a storage. For example, squirrels often fall prey to martens. Wildcat's prey are also often inhabitants of hollows, as well as animals associated with deadwood. They are mainly rodents and other small mammals, birds, amphibians and even insects. Foxes and wolves also feed on animals associated with deadwood: rodents, squirrels, as well as birds and their eggs.

Representatives of insectivorous mammals feed mainly on a variety of invertebrates, where saproxylic insects compose a significant share.

A significant part of the badger's diet (*Meles meles*) consists of insects and their larvae caught in deadwood. Destroying old stumps or logs in search of food is its gastronomic hobby.

The bear (*Ursus arctos*) deserves a special attention among large carnivorous mammals. Deadwood plays a much more important role for this animal than for wolf or lynx. He not only uses it as storage, but also consumes fodder obtained from deadwood. The bear's diet contains only 20 percent of animal food, but a quarter of this are larvae of beetles, mostly saproxylic. Bears get them by digging in decomposing wood. The brown bear is listed in the RBU.

Deadwood in trophic terms is also important for even-toed ungulates. For example, living organisms obtained from rotten wood compose a significant share of in the diet of wild pigs. Although the basis of the diet of these animals is plant foods, they often consume a variety of foods of animal origin. These are mollusks, insect larvae, frogs, lizards, snakes, rodents, insectivores, bird eggs, ect.

Among other undulates, deadwood is important for red deer (*Cervus elaphus*) from the deer family (Cervidae), whose diet often includes fungi, including those that grow on deadwood. First of all, it is *Armillaria* and other saprophytic species.

■ 4.3. Methods of studying birds

Surveys of birds in forests are carried out by two main methods: route and point.

To apply the route method, which is the most popular, fixed routes of different length (from 1 km to 3 km) are planned to cover the most typical forest habitats. The width of the survey transect in the forest is usually recommended at 50 m (25 m in one direction + 25 m in the other direction), in sparse forests and shrubs – up to 100 m (50 + 50 m). The survey conducted in good weather in the morning. In the 50 m wide transect, all birds that can be identified visually and by voice are taken into account (Ravkin, Tselinchev, 1990). Birds in flight are also counted. The calculation of bird population density can be performed per km² or per 1 km of the route.

The calculation of bird population density per km² is done by the formula:

$$N = \frac{n}{P}, \text{ де } N - \text{species population density (ind./km}^2\text{);}$$

n – the average value of the species' population on the route;
 P – the area of the surveyed territory (calculated in km², taking into account the length and the width of the transect).

Much less often, the point method is applied in surveys of forest birds. It consists in selecting specific points on a certain area of forest, the distance between which should be 200 m. There can be 10-20 such points. The radius of the point is 50 m, within which the researcher records all species of birds that occur within 5 minutes. (in some cases – 10 minutes). After 5 minutes the researcher goes to the next point.

The population density of each species at one point is calculated by the formula:

$$N_i = \pi R^2 * n, \text{ where } N_i - \text{population density of a species at one point;}$$

n – the average value of the species' population at each point;
 R – radius of a point (for example, 50 m)

The average value of population density (ind. / km²) is calculated by the formula:

$$N = \frac{N_1 + N_2 + N_3 + \dots + N_n}{10}, \text{ where } N_i - \text{population density of a species at one point;}$$

10 – number of points.

4.4. Control questions

1. Which taxonomic group of birds is the most closely associated to deadwood?
2. What are the number of Red Book species among terrestrial vertebrates that depend on deadwood in forests? Why, on your opinion, they belong to the endangered species group and need special protection?
3. What main methods of bird surveying are applied in forest ecosystems?

Afterword

Deadwood is an indicator that captures many natural elements and it is becoming a general reference for natural forests in Europe. If there are enough of the right kinds of deadwood

in a forest then it is likely to be fairly natural. Researchers and governments are now surveying deadwood in forests to find out how much deadwood should be present in a natural forest as a reference, and how much is present in managed forests. The volume of deadwood depends on productivity, the pattern of natural disturbance, successional stages, forest history and human intervention. Deadwood type and decay trajectory (the way in which the tree decays over time) are influenced by the way in which it dies (lightning strike, storm damage, drought, disease etc.).

Deadwood is a very dynamic system, with continuously changing characteristics. Changes result from altered positioning (e.g. tree fall) and progressive decay of dead tissues. The maintenance of forest biodiversity is dependent upon a continuous and steady supply of CWD, balancing the rate of its mineralization or loss through processes such as fire.

In conclusion, we underline that deadwood is extremely important for a huge number of living organisms. The reason is that it is not one habitat, but forms dozens of micro-habitats that provide shelter and food for thousands of different species of forest dwellers. The absence or insufficient amount of deadwood in forest ecosystems leads to significant, sometimes irreparable, loss of biodiversity. With thousands of years of active forest management on the much of Europe's territory, the mankind has already caused considerable damage to organisms associated with deadwood. Intensive use of it for firewood has led, according to scientists, to significant losses

of biodiversity. Based on numerous findings in peat deposits and in amber, we know that over the past several thousand years, many species of saproxylic beetles have become extinct right because their habitat has disappeared. Therefore, increasing the share of deadwood in forests is a guaranty for conservation of a significant share of our biodiversity.

Бібліографія / References

1. Bače, R., Svoboda, M., Vítková, L. Deadwood management in production forests. Management guidelines for forest managers in Central European temperate forests. – Prague, 2019. – 31 p.
2. Blackwell M. The fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species // *American Journal of Botany*. 2011. Vol. 98, N 3. P. 426–438.
3. Bohus G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests // *Bot. Jahrb.* 1960. Vol. 80. P. 1–100.
4. Christensen, M.; Hahn, K.; Mountford, E.P.; Odor, P.; Standovar, T.; Rozenberger, D.; Diaci, J.; Wijdeven, S.; Meyer, P.; Winter, S. & Vrska, T. (2005). Deadwood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 210, 267-282.
5. Darimont F. Recherches mycologiques dans les forêts de Haute Belgique // *Mem. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.* 1973. T. 170.
6. De Rosa D., Andriuzzi W.S., Di Febbraro M. Breeding habitat selection of the Black Woodpecker *Dryocopus martius* L. in Mediterranean forests // *Avocetta*. – 2016. – V. 40. – P: 63-69.
7. Duelli P., Obrist M.K., Schmatz D.R. 1999. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: Above-ground insects. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74(1): 33-64.
8. Forest: deadwood. (1995). European Environment Agency. <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/forest-deadwood-1>.
9. FRA 2015. Forest Resources Assessment. Terms and Definitions. Rome, 2012. 36 p.
10. Fridman, J. & Walheim, M. (2000). Amount, structure, and dynamics of deadwood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, Vol. 131, pp. 23-36.

11. Gerdzhikov G.P., Georgiev K. B., Plachiyski D. G., Zlatanov T., Shurulinkov P.S. Habitat Requirements of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi* (Sharpe & Dresser, 1871) (Piciformes: Picidae) in Strandzha Mountain, Bulgaria // *Acta zoologica bulgarica*. – 2018. – V. 70 (4). – P: 527-534.
12. Gjerde I., Sætersdal M., Nilsen T. Abundance of two threatened woodpecker species in relation to the proportion of spruce plantations in native pine forests of western Norway. // *Biodiversity & Conservation* volume. – 2005. – № 14. – P: 377–393.
13. Gordienko, P. V. (1979). *Ekologicheskie osobennosti derevora-zrushaiushhikh gribov v lesnykh biogeotcenozaakh srednego Sikhote-Alinia* [Ecological features of wood-destroying fungi in forest biogeocenoses of the middle Sikhote-Alin]. Thesis abstract of Cand. Biol. science, 03.00.16 – Ecology, MGU, Moscow, Russia, 20 p.
14. Haas H. Die bodenbewohnenden Crosspilze in den Waldformationen einiger Gebiete von Württemberg // *Beih. Bot. Centralbl.* 1932. H. 50B. S. 35–134.
15. Harmon, M.E. & Sexton, J. (1996). Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems. U.S.LTER Network Office, University of Washington, Seattle, Publ. No. 20.
16. Hawksworth D. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited // *Mycol. Research*. 2001. Vol. 12. P. 1422–1432.
17. Hrabár A. Ptactvo na Podkarpatské Rusi. // *Sbornik Zemské muzejní společnosti v Užhorode*, 1938. – S. 59-86.
18. Humphrey, J. & Bailey, S. (2012). *Managing deadwood in forests and woodlands. Forestry Commission Practice Guide*. Forestry Commission, Edinburgh. 24 p.
19. Humphrey, J.; Stevenson, A.; Whitfield, P.; Swailes, J. (2002). *Life in the deadwood: a guide to managing deadwood in Forestry Commission forests*. Edinburgh. 18 p.
20. Index Fungorum [Электронный ресурс]. – : <http://www.indexfungorum.org/names/names>
21. IUFRO. *Terminology of Forest Management Planning. Terms and Definitions in English*. Vienna, 2000 – 176 p.
22. Kirby, K.J.; Reid, C.M.; Thomas, R.C. & Goldsmith, F.B. (1998). Preliminary estimates of fallen deadwood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *Journal of Applied Ecology*, Vol. 35, pp. 148-155.
23. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi*. 10th edition. UK, 2008. 771 p.
24. Korpel S. (1995). *Die Urwälder der Westkarpaten*. Stuttgart, Jena, New York: G. Fischer, 310.
25. Kotiranta H., Niemela T. *Uhanalaiset kaavat Suomessa. Toinen, uudistettu painos*. Helsinki: Suomen Ympäristökeskus Edita. 1996. – 184 p.
26. Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Büttler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A.K., Regnery, B., Vandekerckhove, K., 2018. Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: a hierarchical typology for inventory standardization. *Ecol. Indic.* 84, 194–207.
27. Merganičová, K., Merganič, J., Svoboda, M., Bače, R. and Šebeň, V. (2012). Deadwood in forest ecosystems. *Forest Ecosystems – More than Just Trees*, InTech Book, 81-108.
28. MycoBank. *Fungal Databases Nomenclature and Species Banks Online Taxonomic Novelties Submission*. [Электронный ресурс] / [J. Stalpers, A. Cock.] – 1999. – <http://www.mycobank.org>
29. Nageleisen, L.M. & Bouget, C., coord., 2009. *L'étude des insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. Synthèse des réflexions menées par le groupe de travail « Inventaires Entomologiques en Forêt » (Inv.Ent.For.)*. Les Dossiers Forestiers n 19, Office National des Forêts, P 59.
30. Penttilä, R. 2004: The impacts of forestry on polyporous fungi in boreal forests. – Ph.D. thesis, Department of Biological and Environmental Sciences, University of Helsinki
31. Postawa T., Pokynchereda V., Zagorodniuk I. *Summer Bat Fauna Of The Carpathian Biosphere Reserve (The Mala Uholka and Velka Uholka Valleys)* // *Studia Chiropterologica* , Vol. 1, 2000: 73-82.
32. Rondeux, J. & Sanchez, C. (2009). Review of indicators and field methods for monitoring biodiversity within national forest inventories. Core variable: Deadwood. *Environmental Monitoring and Assessment*. 164, 1-4, 617-630.
33. Schuck A. et al. (2004). Forest biodiversity indicator: deadwood – a proposed approach towards operationalising the MCPFE indicator. *EFI-Proceedings*. 51. 49-77.

34. Stephenson S.L., Kalyanasundaram I., Lakhanpal T.N. A comparative biogeographical study of myxomycetes in the mid-Appalachians of eastern North America and two regions of India// *Journal of Biogeography*. – 1993. –V.20. –P. 645-657.

35. Stevens, V. (1997). The ecological role of coarse woody debris: an overview of the ecological importance of CWD in BC forests. British Columbia, Ministry of Forests, Research Program.

36. Stierling, H.-R., Brandli, U.-B., Herold, A., Zinggeler, J. (1994). Schweizerisches Landesforstinventar. Anleitung für die Felddaufnahmen der Erhebung 1993-1995. Birmensdorf, 204 p.

37. Sverdrup-Thygeson, A., and D. B. Lindenmayer. 2003. Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: the importance of the landscape matrix. – *Forest Ecology and Management* 174:353-363

38. Travaglini, D.; Barbati, A.; Chirici, G.; Lombardi, F.; Marchetti, M. & Corona, P. (2007). ForestBIOTA data on deadwood monitoring in Europe. *Plant Biosystems*, 141, 2, 222-230.

39. Triska, F.J. & Cromack Jr, K. (1980). The role of wood debris in forests and streams. *Forests: fresh perspectives from ecosystem analysis*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA, 171-190.

40. Winterhoff W. Die Pilzvegetation der Dünenrasen bei Sandhausen (nördl. Oberrheinebene) // *Beitr. Naturk. Forsch. Südwestf.* 1975. Dtl. 34. S. 445–462.

41. Zimmerman, J. K., Pulliam, W. M., Lodge, D. J., Quinones-Orfila, V., Fetcher, N., Guzman-Grajales, S., et al. (1995). Nitrogen immobilization by decomposing woody debris and the recovery of tropical wet forest from hurricane damage. *Oikos*, 314-322.

42. Zlatnik A. «Luzansky prales» na Podkarpatske Rusi nejvetsi ceskoslovenska pralesova rezervace // *Krasa naseho Domova*. – 1936, 28, Praha. – S. 110–118.

43. Арефьев, С. П. Дереворазрушающие грибы – индикаторы состояния леса / С. П. Арефьев // *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. – Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2000. – Вып. 1. – С. 91–105. [Arefiev, S.P. Wood-destroying mushrooms – indicators of the state of the forest / S.P. Arefiev // *Bulletin of Ecology, Forestry and Landscape Studies*. – Tyumen: Izd-vo IPOS SB RAS, 2000. – Issue. 1. – P. 91–105]

44. Білоус А.М. Методика дослідження мортмаси лісів / Біоресурси і природокористування. – т. 6, №3-4, 2014. – с. 134-145. [Belous A.M. Methods of forest mort-mass research / *Bioresources and nature management*. – vol. 6, №3-4, 2014. – p. 134-145]

45. Бокотей А. А., Дзюбенко Н. В. Чорний лелека в Україні. – Львів, 2007. – 20 с. [Bokotei A.A., Dzyubenko N.V. Black stork in Ukraine. – Lviv, 2007. – 20 p]

46. Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов / Л. Г. Бурова. – М. : Наука, 1986. – 222 с. [Burova L.G. Ecology of macromycete fungi / L.G. Burova. – М. : Nauka, 1986. – 222 p.]

47. Вакин А. Т. Альбом пороков древесины / А. Т. Вакин, О. И. Полубояринов, В. А. Соловьев. – М. : Лесная промышленность, 1969. – 164 с. [Vakin A.T. Album of wood defects / A.T. Vakin, O.I. Poluboyarinov, V.A. Solovyov. – Moscow: Forest Industry, 1969. – 164 p]

48. Загороднюк І., Покинъчереда В., Киселюк О., Довганич Я.О. Теріофауна Карпатського біосферного заповідника // *Вестник зоологии*. – 1997. – suppl. N 5. – 60 с. [Zahorodniuk I., Pokynchereda V., Kyseliuk O., Dovhanych Ya.O. Theriofauna of the Carpathian Biosphere Reserve // *Bulletin of Zoology*. – 1997. – suppl. N 5. – 60 p]

49. Закон України «Про внесення змін до деяких законодавчих актів України щодо охорони пралісів згідно з Рамковою конвенцією про охорону та сталий розвиток Карпат». – *Відомості Верховної Ради (ВВР)*, 2017, № 37, ст.379. <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2063-19#Text> [Law of Ukraine «On Amendments to Certain Legislative Acts of Ukraine on the Protection of Virgin Forests in Accordance with the Framework Convention for the Protection and Sustainable Development of the Carpathians». – Information of the VerSupreme Council (VVR), 2017, № 37, p.379. <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2063-19#Text>]

50. Змитрович І. В., Мальшева Е. Ф., Мальшева В. Ф. Некоторые понятия и термины микогеографии: критический обзор // *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. 2003. Вып. 4. С. 173–188 [Zmitrovich I. V., Malysheva E. F., Malysheva V. F. Some concepts and terms of mycogeography: a critical review. *Bulletin of Ecology, Forest Science and Landscape Science*. 2003. Issue. 4., pp. 173–188]

51. Курагина Н.С. Оценка состояния древесных насаждений природного парка «Волго-Ахтубинская пойма» на основе анализа

ксилотрофной микобиоты // Вестник ВолГУ. Серия 3: Экономика. Экология, 2014. С. 111-116. [Kuragina N.S. Assessment of the state of tree plantations in the natural park «Volga-Akhtuba floodplain» based on the analysis of xylophilic mycobiota // Bulletin of VolGU. Series 3: Economy. Ecology, 2014, pp. 111-116]

52. Лакида П.І. Фітомаса лісів України: Монографія. – Тернопіль: Збруч, 2002. – 256 с.[Lakyda P.I. Phytomass of forests of Ukraine: Monograph. – Ternopil: Zbruch, 2002. – 256 p]

53. Леонтьев Д. В. Флористичний аналіз у мікології: підручник. – Харків: Вид. група «Основа», 2007. – 160 с.[Leontiev D.V. Floristic analysis in mycology: a textbook. – Kharkiv: Ed. Osнова group, 2007. – 160 p]

54. Мамаев Б. М. Биология насекомых – разрушителей древесины / Под общ. ред. Л. П. Познанина; ВИНТИ АН СССР. – М.: ВИНТИ, 1977. – 214 с. – (Итоги науки и техники. Серия «Энтомология». Т. 3).

55. Методика визначення належності лісових територій до пралісів, квазіпралісів і природних лісів. Затверджена наказом Міністерства екології та природних ресурсів України № 161 від 18.05.2018. <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0707-18#Text> [Methodology for determining the affiliation of forest areas to virgin, quasi-virgin and natural forests. Approved by the order of the Ministry of Ecology and Natural Resources of Ukraine № 161 dated 18.05.2018. <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0707-18#Text>]

56. Методика оцінювання антропогенного порушення лісових екосистем за структурою, поширенням та активізацією афілорофороїдних грибів / В.В.Лавров, О.І.Блінкова, О.М.Іваненко, З.В.Поліщук. – Біла Церква: БНАУ, 2018. – 46 с.[Methodology of assessment of anthropogenic disturbance in forest ecosystems by structure, distribution and activation of aphylorophoroid fungi / V.V. Lavrov, O.I. Blinkova, O.M. Ivanenko, Z.V. Polishchuk. – Bila Tserkva: BNAU, 2018. – 46 p]

57. Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 231 с [Mukhin V.A. Biota of xylophilic basidiomycetes of the West Siberian Plain. Yekaterinburg: Nauka, 1993. 231 p.]

58. Мухин В. А. Девятеразрушающие грибы-современная экологическая парадигма //Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии.-Екатеринбург, 2015 – С. 170-173. [Mukhin V. A. Wood-destroying fungi – a modern ecological paradigm // Biodiversity and ecology of fungi and mushroom-like organisms of northern Eurasia. – Yekaterinburg, 2015 – P. 170-173]

59. Покинъчереда В. Ф. Нічниця Брандта (Chiroptera) – новий вид фауни України // Вестник зоології. – 1999, т. 31-32, № 4-5 – С. 86. [Pokynchereda V.F. The Brandt's bat (Chiroptera) – a new species of fauna of Ukraine // Bulletin of Zoology. – 1999, v. 31-32, № 4-5 – P. 86]

60. Покинъчереда В. Ф., Загороднюк І. В., Постава Т., Лабоха М., Покинъчереда В.В. Нічниця довговуха та кажан північний (Mammalia, Chiroptera) на заході України // Вестник зоології, т. 33, № 6. – 1999. – С. 115-120. [Pokynchereda V.F., Zahorodniuk I.V., Postava T., Labokha M., Pokynchereda V.V. The Bechstein's bat and the northern bat (Mammalia, Chiroptera) in Western Ukraine // Bulletin of Zoology, vol. 33, № 6. – 1999. – P. 115-120]

61. Покинъчереда В.В., Покинъчереда В.Ф. Результати досліджень герпетобатрахофауни в Карпатському біосферному заповіднику // Матеріали міжнародної науково-практичної конференції «Природно-заповідний фонд України – минуле, сьогодення, майбутнє». – Тернопіль: Підручники і посібники, 2010. – С. 718 – 720. [Pokynchereda V.V., Pokynchereda V.F. The results of research on herpetobatrachofauna in the Carpathian Biosphere Reserve // Proceedings of the International Scientific and Practical Conference «Nature Reserve Fund of Ukraine – Past, Present, Future». – Ternopil: Textbooks and manuals, 2010. – P. 718 – 720]

62. Портенко Л. А. Очерк фауны птиц Западного Закарпатья // Памяти академика П. П. Сушкина, 1950. – С. 301-359. [Portenko L.A. Essay on the bird fauna of Western Transcarpathia // In memory of academician P. P. Sushkin, 1950. – P. 301-359]

63. Протокол до Карпатської конвенції щодо невиснажливого управління лісами, 2011. http://www.carpathianconvention.org/tl_files/carpathiancon/Downloads/03%20Meetings%20and%20Events/COP/2014_COP4_Mikulov/Follow%20Up/DOC13_Criteria_Indicators_virginforests_FINAL_26SEP.pdf [Protocol to the Carpathian Convention on Sustainable Forest Management, 2011]

64. Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. – М.: Изд. ВНИИ Природа, 1990. – 33 с. [Ravkin YE.S., Chyelintsev N.G. Methodological recommendations for integrated route accounting of birds. – M.: Ed. VNIИ Priroda, 1990. – 33 p.]

65. Станкевич-Волосянчук О. І. Урболандшафти як екокоридори проникнення інвазійних видів у склад регіональної біоти // Динаміка біорізноманіття 2012: матеріали наукової конференції (Луганськ, 19-21 квітня 2012). – Луганськ, 2012. – С. 170-176. [Stankevych-Volosianchuk O.I. Urban landscapes as eco-corridors of invasive species penetration into the regional biota // Dynamics of biodiversity 2012: materials of the scientific conference (Luhans'k, April 19-21, 2012). – Luhans'k, 2012. – pp. 170-176]

66. Станкевич-Волосянчук О. І. Червонокнижні види дятлів родини Picidae прирічкових заплавних лісів та дубово-грабово-букових дібров долини р. Уж у Закарпатті // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій (Львів-Шацьк, 9-12 вересня 2021). – Львів: СПОЛОМ, 2021. – С: 103-105. [Stankevych-Volosianchuk O.I. Red Book species of woodpeckers of the Picidae family in riparian floodplain forests and oak-hornbeam-beech forests of the Uzh River valley in Zakarpattia // State and biodiversity of ecosystems of the Shatsk National Nature Park and other protected areas (Lviv-Shats'k, 9-12 September 2021). – Lviv: SPOLOM, 2021. – pp: 103-105]

67. Стойко С.М. Пралісові екосистеми України, їх багатогранне значення та охорона / Лісівнича академія наук України: Наукові праці, Випуск 1, 2002. – с. 27-31. [Stoyko S.M. Primeval ecosystems of Ukraine, their multilateral significance and protection / Forestry Academy of Sciences of Ukraine: Scientific Papers, Issue 1, 2002. – pp. 27-31.]

68. Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с. [Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., Solovyov V.A., Krutov V.I. Scientific basics of forest resistance to wood-destroying fungi. M.: Nauka, 1992. 221 p.]

69. Страутман Ф. И. Птицы западных областей УССР. – Т. 2. – Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1963. – 182 с. [Strautman F.I. Birds

of the western regions of the Ukrainian SSR. – V. 2. – Lviv: Publishing House of Lviv University, 1963. – 182 p.]

70. Укрдержліспроект. Довідник з лісового фонду України за матеріалами державного обліку лісів станом на 01.01.2011 року. – Ірпінь, 2012. – 130 с. [Ukrderzhlisproekt. Handbook of the forest fund of Ukraine on the materials of the state forest accounting as of 01.01.2011. – Irpin', 2012. – 130 p.]

71. Хачева С.И. Пути микогенного разложения древесины в лесных экосистемах особо охраняемых природных территорий Республики Абхазия. Ученые записки Казанск. ун-та, 2015, 157: 75–89. [Khacheva S.I. Scientific notes of Kazan University (Uchionye zapiski Kazanskogo universiteta), 2015, 157: 75–89.]

72. Швиденко А., Лакида П., Щепашенко Д., Васишин Р., Марчук Ю. Вуглець, клімат та землеуправління в Україні: лісовий сектор. – Корсунь-Шевченківський: НУБІП і МІПСА, 2014. – 283 с. [Shvydenko A., Lakyda P., Shchepashchenko D., Vasylyshyn R., Marchuk Yu. Coal, climate and land management in Ukraine: forest sector. – Korsun-Shevchenkivsky: NUBIP and MIPSA, 2014. – 283 p.]

73. Шпаківська І.М., Марискевич О.Г. Оцінка запасів органічного вуглецю в лісових екосистемах Східних Бескидів. Лісівництво і Агролісомеліорація. Харків: УкрНДІЛГА. 2009; 115: 176–180. [Shpakivska I.M., Maryskevych O.H. Estimation of organic carbon reserves in forest ecosystems of the Eastern Beskyds. Forestry and agroforestry. Kharkiv: UkrNDILHA. 2009; 115: 176–180]

74. Шпарик Ю.С. Стале управління лісами (на прикладі Українських Карпат). – Івано-Франківськ: Територія друку, 2016. – 286 с [Shparyk Yu.S. Sustainable forest management (the Ukrainian Carpathians as an example). – Ivano-Frankivsk: Territory of Printing, 2016. – 286 p]

75. Шпарик Ю.С., Коммармот Б., Беркела Ю.Ю. Структура букового пралісу Українських Карпат. – Снятин: Прутпринт, 2010. – 143 с. [Shparyk Yu.S., Kommarmot B., Berkela Yu.Yu. Structure of beech primeval forest of the Ukrainian Carpathians. – Sniatyn: Prutprint, 2010. – 143 p.]

Навчально-методичний посібник

МЕРТВА ДЕРЕВИНА ЯК СКЛАДОВА ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

Автори:

Станкевич-Волосянчук О.
(вступ, розділ IV (плазуни, птахи), післямова),
Шпарик Ю. (розділ I), *Глеб Р.* (розділ II),
Дедусь В. (розділ III), *Покинньчереда В.*
(розділ IV (земноводні, ссавці)),
Волосянчук Р. (вступ, післямова).

Фотографії:

Шпарик Ю., Глеб Р., Дедусь В.,
Покинньчереда В., Станкевич-Волосянчук О.

Коректура: Волосянчук Р.

Верстка: Полянська І.

Підписано до друку __.__.202__. Формат 60x80/16.
Гарнітура Муrіad Pro. Умов. друк. арк. 7,5. Папір офсетний.
Замовлення № ____. Тираж ____.

Оригінал-макет виготовлено та видруковано:
ТОВ «РІК-У», 88000, м. Ужгород, вул. Гагаріна, 36
Свідоцтво Серія ДК 5040 від 21 січня 2016 року

ISBN 978-617-8046-47-7



9 786178 046477



This project is funded
by the European Union



Romania-Ukraine
ENI-CROSS BORDER COOPERATION



UkrRIMF



Universitatea
Ștefan cel Mare
Suceava

This publication has been produced with the assistance of the European Union. The contents of this publication are the sole responsibility of NGO “Ecosphera” and can in no way be taken to reflect the views of the European Union or of the Joint Operational Programme Romania-Ukraine 2014-2020 management structures.

The European Union is made up of 27 Member States who have decided to gradually link together their know-how, resources and destinies. Together, during a period of enlargement of 50 years, they have built a zone of stability, democracy and sustainable development whilst maintaining cultural diversity, tolerance and individual freedoms. The European Union is committed to sharing its achievements and its values with countries and peoples beyond its borders.

The Joint Operational Programme Romania-Ukraine 2014-2020 is financed by the European Union through the European Neighbourhood Instrument and co-financed by the participating countries in the Programme.

Project “Promote deadwood for resilient forests in the Romanian-Ukrainian cross-border region (RESFOR)”: EMS-ENI code: 2soft/1.2/13.

This project is funded by the European Union. The project is implemented by the partnership between WWF Romania – Danube Carpathian Programme, Maramures Branch, and “Stefan cel Mare University” of Suceava in Romania, the Research Institute of Mountain Forestry P.S. Pasternak and NGO “Ecosphera” in Ukraine.

88000 Uzhhorod, Kapushanska st., 82 a
tel./fax: +38 0312 615852; ekosphera@hotmail.com; <http://www.ekosphera.org>
Printed by Sole proprietor Yevhen Yashchenko, 2021. Design by Renata Kokina.