

ОСОБЛИВОСТІ ЗБЕРЕЖЕННЯ ВІДМЕРЛИХ ДЕРЕВ ЯК ОСЕЛИЩ БІОРИЗНОМАНІТТЯ ЗА ВЕДЕННЯ СТАЛОГО ЛІСОВОГО ГОСПОДАРСТВА

О.Ю. Чорнобров

*Інститут агроекології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)
e-mail: oleksandr.chornobrov@ukr.net; ORCID: 0000-0001-8251-1573*

Нестача структурних елементів пралісів, зокрема старовікових відмерлих дерев, у сучасних експлуатаційних лісах призводить до втрати біорізноманіття. У статті розглянуто особливості збереження відмерлих дерев-оселищ за ведення сталого лісового господарства в Європі. Вперше ідея охорони окремих дерев була висунута лісівниками та вченими-природознавцями на початку XIX ст., однак набула широкого практичного застосування лише з 70-х років XX ст. Концепція збереження дерев як структурних елементів біорізноманіття була розроблена для ведення лісового господарства у бореальних лісах, призначених для вирощування деревини за суцільно-лісосічною системою рубок. Вона також застосовується у лісах помірної зони за лісового господарства з постійним покривом. Нині збереження дерев-оселищ ґрунтується передусім на концепції мікрооселищ, пов'язаних із деревами. До них належать специфічні утворення — порожнини, дупла, тріщини, відсутність кори, товсті відмерлі гілки, нарости, плодові тіла грибів тощо, що є важливими для структури та життєздатності лісових угруповань і багатьох дотичних видів (зокрема, членистоногих, мохоподібних, лишайників, птахів). З'ясовано, що основними чинниками, що статистично значуще впливають на кількість мікрооселищ, пов'язаних із деревами, є деревний вид, категорія життєздатності та діаметр дерева. У лісах помірної зони широколистяні породи, великі та сухостійні дерева містять більше та багатші пов'язані з деревами мікрооселища, ніж хвойні, малі та ростучі дерева, відповідно. Діаметр дерева є одним із найважливіших чинників, що істотно впливають на просторові структури деревних мікрооселищ. Загалом, відмерлі дерева відіграють особливо важливу роль, забезпечуючи як більшу загальну кількість деревних мікрооселищ, так і частіше утворення певних їх типів. Збереження відмерлих дерев як складової груп дерев-оселищ є вагомим заходом щодо забезпечення наявності структурних елементів природних лісів та збереження біорізноманіття в експлуатаційних насадженнях.

Ключові слова: середовище, лісова екосистема, сухостій, деревний детрит, стале лісоуправління.

ВСТУП

Ліси — це природні екосистеми, що виконують важливі екологічні, економічні й соціальні функції та надають низку екосистемних послуг. Нині в Європі розробляються та впроваджуються підходи до управління лісами, спрямовані на збалансування конфліктів між ресурсними функціями лісів, зокрема заготівлею деревини, та збереженням біорізноманіття [1–3]. Сучасне ведення лісового господарства за суцільно-лісосічної системи призводить до значного домінування штучно створених монокультур спрощеної структури, що існують протягом певного циклу (оборот

рубки). Як наслідок, у лісах часто бракує середовища існування для багатьох лісових видів, особливо тих, які залежать від структурних елементів пралісів [1; 3–6]. Збереження біорізноманіття є одним із пріоритетів екологічної політики Європейського Союзу [7] та України [8]. Глобальна втрата біорізноманіття пов'язана зі зникненням пралісів, оскільки більшість видів, що знаходяться під загрозою зникнення, пов'язані з пізніми стадіями розвитку лісів [6]. Старовікові ростучі дерева та відмерла деревина великих розмірів є одними з ознак, що найчастіше використовуються як основні характеристики пралісів [4; 6].

Як відомо, відмерла деревина виконує низку критичних функцій у лісових екосистемах, найважливішими серед яких участь у процесах кругообігу поживних речовин і депонуванні вуглецю, забезпечення субстратів та середовищ існування для видів флори й фауни, а також низка захисних функцій [4; 9]. Близько 25% видів дикої флори і фауни лісів помірної зони є залежними від мертвої деревини, що розкладається [10; 11].

Лісогосподарська діяльність негативно впливає на запаси та різноманітність компонентів відмерлої деревини у лісах [4]. Як наслідок ведення лісового господарства, запаси мертвої деревини значно зменшилися, оскільки природні непорушені ліси були перетворені на експлуатаційні насадження [12].

Нині запаси надземного компонента деревного детриту в лісах, призначених для заготівлі деревини, дуже низькі [12; 13]. Це передусім пов'язано з вирубкою дерев після досягнення ними цільового діаметра у процесі проведення рубок головного користування. Крім того, у процесі ведення лісогосподарської діяльності з насаджень видаляються сухостійні, всихаючі та пошкоджені дерева.

Проведення доглядових рубок зменшує надходження деревини від природного відпаду, а внаслідок здійснення санітарних рубок вилучаються дерева, пошкоджені через стихійні природні явища (вітровали, спалахи чисельності шкідників, лісові пожежі) [12].

Разом із зменшенням запасів істотно змінився склад відмерлої деревини за деревними видами, розподілом діаметрів і класами розкладу [14; 15]. Водночас, відомо, що сапроксільні організми, зокрема і рідкісні безхребетні, потребують специфічних середовищ існування відповідних деревних порід, з якими вони пов'язані. Зі значною втратою середовищ існування не дивно, що багато видів сапроксільних лісових зникає. Наприклад, понад 700 із 2000 лісових видів, занесених до Червоної книги у Швеції, залежать від мертвої деревини [14].

Внаслідок ведення лісогосподарської діяльності у лісових насадженнях залишаються лише невеликі запаси відмерлої деревини, зазвичай низькі пні, невеликі гілки та сучки; майже відсутні стоячі відмерлі дерева або великі повалені стовбури та їх фрагменти. Однак більші фрагменти відмерлої деревини є особливо важливими, оскільки вони довше залишаються в лісовій екосистемі, постійно гарантуючи середовище існування, на відміну від компонентів невеликих розмірів, що забезпечують середовище існування лише тимчасово [16].

Нестача відмерлої деревини, особливо старих відмерлих дерев значних діаметрів, в експлуатаційних лісах призводить до зменшення чисельності чи зникнення залежних від неї видів живих організмів, що спричиняє втрату біорізноманіття [13]. Згідно з даними досліджень, виявлено помірний прямий кореляційний зв'язок між запасами відмерлої деревини та видовим багатством сапроксільних організмів у лісових екосистемах [17]. За даними метааналізу біорізноманіття загалом та рідкісних видів зокрема мало значну пряму кореляцію з запасами відмерлої деревини [18]. Отже, збереження відмерлої деревини у лісових насадженнях є важливим природоохоронним заходом щодо збереження біорізноманіття у лісових екосистемах.

Мета роботи — з'ясувати особливості збереження відмерлих дерев як середовищ існування в системі природоохоронних заходів збалансованого лісового господарства.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

Збереження дерев як оселищ вивчалось науковцями з часу виникнення ідеї охорони окремих дерев до вивчення його впливу на збереження біорізноманіття за ведення лісового господарства на сучасному етапі розвитку. Нині збереження дерев-оселищ ґрунтується передусім на концепції мікрооселищ, пов'язаних із деревами [1; 19; 20], і досліджувалося низкою вчених. Ґрунтовні

напрацювання щодо збереження дерев як складової інтегрованого природоохоронного підходу з метою збереження біорізноманіття у системах ведення екологічно збалансованого лісового господарства викладено у роботах [2; 3; 5].

Дослідники L. Larrieu зі співавт. вивчали динаміку відмерлої деревини та деревних мікрооселищ у гірських лісах Європи, де не проводиться лісогосподарська діяльність протягом тривалого часу [20]. В Європі перші рекомендації щодо застосування стандартизованої концепції мікрооселищ, пов'язаних з деревами, було розроблено та викладено у праці [21]. Автори T. Asbeck зі співавт. розглянули використання деревних мікросередовищ як індикаторів лісового біорізноманіття в інтегрованому лісоуправлінні [22].

Науковці A.P. Spinu зі співавт. у роботі [1] вивчали питання спільного збереження ростучих та відмерлих дерев для збільшення мікрооселищ, пов'язаних із деревами, у гірських лісах Центральної Європи. Вчені D. Jansone зі співавт. аналізували склад та чисельність мікросередовищ на збережених після рубки деревах у насадженнях гемібореальної зони Європи [23]. Також вивчалася різноманітність мікрооселищ, пов'язаних із деревами, та вплив чинників на їх формування, за даними Національної інвентаризації лісів [24].

У роботі науковцями I. Varone з колегами [25] досліджувалося питання впливу збереження ростучих та відмерлих дерев на збереження різноманіття мохоподібних і лишайників в експлуатаційних лісах після проведення рубок. Інші автори [26] виявляли здатність способів залишення ростучих і відмерлих дерев підтримувати різноманітність епіфітних лишайників на ділянках проведення суцільних рубок у соснових лісах Європи.

Серед нещодавніх праць також слід відмітити дослідження щодо просторового розміщення деревних мікрооселищ у різних лісах [27; 28], а також питання щодо ефективності залишення груп деревоселищ для забезпечення важливих деревних мікрооселищ [29].

З огляду літератури встановлено, що вивчення особливостей збереження відмерлих дерев як середовищ існування в системі наразі є актуальним питанням як лісової екології, так і практичного виконання природоохоронних заходів у системі збалансованого лісового господарства.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження проведено шляхом аналізу та синтезу літературних джерел та Інтернет-ресурсів. Пошук літературних джерел здійснювався у наукометричних базах за запитом щодо мікрооселищ, пов'язаних із деревами, та збереження відмерлої деревини, за сталого ведення лісового господарства. Також проаналізовано настанови та рекомендації, що діють у країнах Європейського Союзу за тематикою статті.

Розглянуто результати прикладних досліджень щодо мікрооселищ та відмерлої деревини, та оглядові статті щодо сучасних напрямів ведення сталого лісоуправління зі збереження елементів біорізноманіття. У роботі застосовано комплексний підхід для розгляду питання особливостей збереження дерев як середовищ існування в історичній ретроспективі від зародження ідеї до формування концепції в умовах сучасного ведення інтегрованих систем лісового господарства у лісах помірного кліматичного поясу Європи.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

В Європі ідея охорони окремих дерев була висунута лісівниками та вченими-природознавцями на початку XIX ст. [30]. У той час утилітарна охорона природи мала на меті збереження дерев з дуплами, які слугували місцями гніздування комахоїдних кажанів та птахів. Однак, протягом тривалого періоду багатьма лісівниками відкидалася така практика, посилюючись на економічні причини [30]. Починаючи з 70-х років XX ст. збереження лісів набуває значної важливості в усьому світі, відтоді захист деревоселищ впроваджується у великих масштабах. Це також пов'язано

з активізацією наукових досліджень щодо функцій відмерлих дерев як середовищ існування у лісових екосистемах [9].

Концепція збереження дерев як структурних елементів біорізноманіття була розроблена для ведення лісового господарства у бореальних лісах, що призначені для вирощування деревини за суцільно-лісосічною системою [3; 5]. Нині ж вона також застосовується у лісах помірної зони Європи за лісового господарства з постійним покривом [2].

Збереження дерев в експлуатаційних лісах передбачає залишення після рубок великих живих або відмерлих дерев, які вже мають специфічні структури та утворення, необхідні багатьом спеціалізованим видам упродовж певних періодів свого життєвого циклу для пошуку їжі, розмноження або гніздування [19; 31]. У країнах Європи такі об'єкти називаються «habitat trees», що може бути перекладено на українську мову як «дерева-габітати», або «дерева-оселища».

За визначенням Дейвіса [32] габітати — це порівняно чітко обмежені місця чи ділянки простору з відповідними ресурсами енергії та речовини, що забезпечують необхідні мінімальні вимоги живого. Я.П. Дідух [33] вживає поняття «габітат» та «оселище» як синоніми. Габітат ним розглядається як місцеіснування, тип середовища (оселище) стосовно організму, популяції, виду, фітоценозу (біоценозу) [33].

Дерева-оселища вже мають порожнини, тріщини, відсутність кори, товсті відмерлі гілки, нарости та гниль на стовбурах, плодові тіла грибів [13]. Зазначені структурні особливості називаються пов'язаними з деревами мікрооселищами (англ. *tree-related microhabitats*, *TreMs*) і є важливими для структури та життєздатності лісових угруповань і багатьох залежних видів (зокрема, членистоногих, мохоподібних та лишайників, птахів) [1]. Наразі найпоширенішим визначенням деревного мікрооселища є «чітко окреслена структура, що виникає на живих або відмерлих деревах, що становить особливий та важливий субстрат або місце життєдіяльності видів або видових

угруповань упродовж принаймні частини їхнього життєвого циклу для розвитку, живлення, укриття або розмноження» [31]. Зазначене визначення було встановлено під час роботи експертної робочої групи під керівництвом Європейського інституту лісу (EFI), результатом якої стали перші рекомендації щодо використання стандартизованої концепції мікрооселищ [21]. Типологія деревних мікрооселищ для лісів помірної зони розрізняє такі їх форми [31; 34]:

- порожнини: порожнини для розмноження дятлів, дупла з деревною гниллю, заглиблення, отвори та ходи личинок комах;
- пошкодження дерев та оголена деревина: оголена заболонь та/або ядра деревина;
- відмерла деревина крони в різних формах;
- нарости: нарости спричинені реакцією дерева на світло або бактеріальною, грибковою чи вірусною атакою, що утворюють щільний куц дрібних гілочок («відьмині мітли»); кулясті нарости більш-менш щільного деревного матеріалу (виразки);
- плодові тіла сапроксильних грибів та слизовиків: плодові тіла багаточіпних та ефемерних грибів;
- епіфітні, епіксільні та паразитичні структури: епіфітні крипто- та фанерогами, гнізда хребетних та безхребетних, мікрогрунт (утворений внаслідок розкладання лишайників, мохів або листового опаду субстрату у товстій старій корі або на горизонтальних гілках та розгалуженнях);
- свіжі виділення ексудату: деревного соку або живиці.

У польовому довіднику (2025 р., 2-ге вид.) описано 52 мікрооселища, пов'язані з деревами, у помірному кліматичному поясі [34].

Залишення окремих ростучих дерев та дерев-оселищ є складовою «лісового господарства зі збереженням» (англ. *retention forestry*), що має на меті інтеграцію ключових структур біорізноманіття в експлу-

атаційні ліси та наразі використовується здебільшого в умовах суцільно-лісосічної системи головних рубок у Північній Америці, Європі, частинах Австралії та Південної Америки [5]. Воно передбачає довгострокове збереження структур та організмів, таких як ростучі та відмерлі дерева та невеликих ділянки лісу, які залишаються під час лісозаготівлі з метою покращання біорізноманіття та функціонування екосистеми [5]. Частки залишених для зберігання площ від загальної площі ділянки головної рубки наразі значно варіюються між країнами та регіонами. Частка дерев, що зберігаються, зазвичай становить від кількох відсотків до приблизно 30%, але значно варіюється залежно від регіону та категорії власників лісів [5].

Результати метааналізу за даними досліджень у США, Канаді та Європі показали, що застосування лісівництва зі збереженням пом'якшує негативний вплив лісозаготівель на біорізноманіття [3]. Зазначена модель управління лісами сприяла вищому багатству та чисельності лісових видів, ніж суцільні рубки. Науковцями також було встановлено, що для всіх видів разом (лісових видів, видів відкритих середовищ існування, видів універсального призначення та некласифікованих видів) багатство було вищим на вирубках зі збереженням ділянок лісу, ніж на суцільних вирубках [3]. Позитивний вплив збереження дерев за суцільних рубок на багатство лісових видів посилювався зі збільшенням частки дерев, що збереглися, та часу з моменту вирубки.

У лісах помірної зони широколистяні, великі та сухостійні дерева містять більше та багатші пов'язані з деревами мікрооселища, ніж хвойні, малі та ростучі дерева, відповідно [22]. За даними дослідження лише найбільші дерева підтримували всі типи мікрооселищ, залежних із деревами [20]. Це можна пояснити комбінацією чинників, пов'язаних із деревною породою і станом життєздатності: різними властивостями деревини, структурою крони, положенням дерева в полозі, старінням дерева [22]. Однак, ступінь, до якого ці атрибути дерев

доповнюють один одного з точки зору кількості та багатства мікрооселищ на рівні насаджень, досі мало вивчався.

А.Р. Spinu зі співавт. у роботі [1] встановили, що поєднання деревного виду та статусу життєздатності з діаметром були основними чинниками чисельності та багатства мікрооселищ у гірських лісах Центральної Європи, які були найвищими на відмерлих деревах ялиці білої (*Abies alba* Mill.). Як висновок, відмерлі дерева не можуть замінити функції мікрооселищ живих дерев, але вони здатні доповнювати їх, щоб збільшити загальне різноманіття мікрооселищ на рівні насаджень. Зокрема, стоячі зломи великих розмірів, які розкладаються, мають значний внесок у різноманіття таких оселищ [1]. Тому, у забезпеченні мікросередовищ у лісових екосистемах важливим є залишення ростучих та відмерлих дерев.

І. Вагоне зі співавт. у праці [25] досліджували вплив збереження ростучих та відмерлих дерев на збереження різноманіття мохоподібних і лишайників в експлуатаційних лісах Латвії після проведення рубок. Результати показали, що на повалених деревах та сухостій було виявлено вище видове багатство на одне дерево порівняно з ростучими деревами. Видовий склад істотно відрізнявся між типами дерев, що зберігаються. Сухостій та повалені дерева містили більшу кількість ключових видів лісових середовищ існування, ніж живі дерева. Вид дерев, що зберігалися, мав значний вплив на видове багатство мохів на ростучих деревах. Для різноманітності мохів на сухостійних деревах важливими чинниками були деревний вид та діаметр на висоті грудей. На кількість видів лишайників на відмерлих деревах впливав лише деревний вид. Як висновок, збереження різноманіття мохоподібних і лишайників на ростучих деревах, що залишаються, також має враховувати їх роль як субстратів детриту у майбутньому після їх відмирання [25].

А. Nirhamo зі співавт. [26] вивчали здатність способів залишення ростучих і відмерлих дерев підтримувати різноманітність епіфітних лишайників на ділянках

здійснення суцільних рубок у соснових лісах (*Pinus sylvestris* L.). Вони встановили, що серед залишених дерев найбільше різноманіття лишайників було виявлено саме на зломаних сухостійних. Видове багатство на ростучих деревах на ділянках проведення рубок було подібним до контролю. Відмерла деревина на ділянках, де не було рубок, мала більше видове багатство та чіткі види угруповання лишайників порівняно з детритом, залишеним на ділянках суцільних рубок [26]. Як висновок, підтримання біорізноманіття в експлуатаційних лісах вимагає комплексного забезпечення характеристик середовища існування природних непорушених лісів, зокрема і репрезентативного різноманіття компонентів відмерлої деревини.

Інші подібні дослідження в гемібореальних лісах Європи [23] показали, що крім діаметра та деревного виду, категорія життєздатності дерева мала значущий вплив на кількість мікрооселищ, пов'язаних із деревами. Відмерлі дерева мали статистично значущу більшу кількість мікрооселищ порівняно з ростучими деревами ($p < 0,05$) [23]. В іншій роботі J. Donis зі співавт. [24] встановлено, що у гемібореальних лісах мікрооселища частіше траплялися на листяних, ніж на хвойних породах, на деревах із більшим діаметром (понад 60 см) та на відмерлих деревах порівняно з ростучими. Тому загалом, відмерлі дерева відіграють особливо важливу роль, забезпечуючи як більшу загальну кількість деревних мікрооселищ, так і частіше утворення певних їх типів [24].

М. Мауер зі співавт. у праці [35] досліджували вплив залишення відмерлих дерев та тих, що вижили, після стихійних природних явищ (вітровал, спалах чисельності короїдів) на ґрунтові гриби. Вони виявили, що збереження дерев, зокрема і відмерлих, значною мірою зменшує пов'язані з такими явищами зміни, що підкреслює їхню важливість для збереження ектомікоризних грибів та підтримки процесів розкладання після стихій [35].

Автори у роботі оцінювали ефективність залишення груп дерев-оселищ для

забезпечення важливих мікрооселищ, пов'язаних із деревами [29]. Вони зафіксували, що на рівні насадження трапляння мікрооселищ збільшувалася з віком насадження та кількістю сухостійних дерев, тоді як їх багатство зменшувалося з підвищенням кількості дерев на 1 га у насадженні. Збереження сухостійних дерев як складової груп дерев-оселищ є важливим заходом щодо забезпечення атрибутів старовікових природних лісів в експлуатаційних насадженнях [29].

У новому дослідженні L. Lartigou зі співавт. вивчали просторове розміщення деревних мікрооселищ у букових лісах Європи [27]. Вони встановили, що дерева з мікрооселищами не були випадковим способом розподілені у лісових насадженнях, де тривалий час не проводиться лісогосподарська діяльність. Діаметр дерева мав найбільший вплив серед чинників, які визначали просторові структури зазначених мікрооселищ. З метою збереження видів, які мешкають у деревних мікрооселищах, в експлуатаційних лісах рекомендовано зберігати дерева-оселища у просторовому розподілі, подібному до природних непорушених лісів [27].

Інші дослідники у роботі [28] з'ясували, що у гірському буковому пралісі (*Fagus sylvatica* L.) Карпат, середній показник багатства типів деревних мікрооселищ на одне дерево на стоячих відмерлих деревах статистично значуще перевищував значення на ростучих деревах ($p < 0,001$). Було також виявлено кластерну просторову закономірність показників деревних мікрооселищ, зокрема, ділянки з високим показником багатства таких оселищ займали близько 20% загальної площі досліджуваних лісів. Показник багатства мікрооселищ на одне дерево підвищувався зі збільшенням діаметра як ростучих, так і сухостійних дерев [28].

ВИСНОВКИ

Природоохоронна цінність відмерлих дерев-оселища обумовлюється наявністю спеціалізованих мікросередовищ існування, що забезпечують охорону значної

частки лісового біорізноманіття. Збереження таких дерев є важливою складовою управління відмерлою деревиною в експлуатаційних лісах із метою забезпечення балансу між ресурсними функціями лісів та охороною біорізноманіття. Розуміння особливостей формування та просторо-

вих закономірностей розподілу деревних мікросередовищ у природних лісових екосистемах та впливу лісового господарства на ці закономірності важливе не лише для глибшого розуміння лісової екології, але й для покращання сучасного лісоуправління, наближеного до природи.

ЛІТЕРАТУРА

- Spínu, A. P., Asbeck, T., & Bauhus, J. (2022). Combined retention of large living and dead trees can improve provision of tree-related microhabitats in Central European montane forests. *European Journal of Forest Research*, *141*, 1105–1120. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-022-01493-1>.
- Gustafsson, L., Bauhus, J., Asbeck, T., Augustyniczik, A. L. D., Basile M., Frey, J., ... Storch, I. (2020). Retention as an integrated biodiversity conservation approach for continuous-cover forestry in Europe. *Ambio*, *49*, 85–97. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01190-1>.
- Fedrowitz, K., Koricheva, J., Baker, S. C., Lindenmayer, D. B., Palik, B., Rosenvald, R., ... Gustafsson, L. (2014). Review: Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, *51*, 1669–1679. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12289>.
- Merganicova, K., Merganic, J., Svoboda, M., Bace, R., & Seben, V. (2012). Deadwood in Forest Ecosystems. In Blanco J., Lo Y. (Eds.), *Forest Ecosystems — More than Just Trees* (pp. 81–108). IntechOpen. DOI: <https://doi.org/10.5772/31003>. URL: <https://www.intechopen.com/books/forest-ecosystems-more-than-just-trees/deadwood>.
- Gustafsson, L., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W. J., Brodie, A., Kouki, J., ... Franklin, J. F. (2012). Retention forestry to maintain multifunctional forests: A world perspective. *BioScience*, *62*(7), 633–645. DOI: <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.7.6>.
- Bobic, A. (2002). Living stands and dead wood in the Białowieża forest: suggestions for restoration management. *Forest ecology and management*, *165*, 1–3, 125–140. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00655-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00655-7).
- European Commission: Directorate-General for Environment (2021). EU biodiversity strategy for 2030 — Bringing nature back into our lives. Publications Office of the European Union. DOI: <https://data.europa.eu/doi/10.2779/677548>.
- Про основні засади (стратегію) державної екологічної політики України на період до 2030 року. Закон України № 2697-VIII. (2019). (Україна). URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2697-19#n8>.
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Solins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., ... Cummins, K. W. (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological Research*, *15*, 133–302. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60121-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60121-X).
- Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletin*, *49*, 11–42.
- Stokland, J. N., Tomter, S. M., & Soderberg, U. (2004). Development of Dead Wood Indicators for Biodiversity Monitoring: Experiences from Scandinavia. *EFI-Proceedings*, *51*, 207–228.
- Jonsson, B. G., Ekström, M., Esseen, P.-A., Grafström, A., Ståhl, G., & Westerlund, B. (2016). Dead wood availability in managed Swedish forests — Policy outcomes and implications for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, *376*, 174–182. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.017>.
- Bače, R., Svoboda, M., & Vitkova, L. (2019). *Deadwood management in production forests. Management guidelines for forest managers in Central European temperate forests*. Prague: Czech University of Life Sciences. URL: <https://informar.eu/sites/default/files/pdf/Deadwood%20management.pdf>.
- Jönsson, M., & Jonsson, B.G. (2007). Assessing coarse woody debris in Swedish woodland key habitats: implications for conservation and management. *Forest Ecology and Management*, *242*, 306–313.
- Blaser, S., Prati, D., Senn-Irlet, B., & Fischer, M. (2013). Effects of forest management on the diversity of deadwood-inhabiting fungi in Central European forests. *Forest Ecology and Management*, *304*, 42–48.
- Lachat, T., Bouget, C., Büttler, R., & Müller, J. (2013). Deadwood: quantitative and qualitative requirements for the conservation of saproxylic biodiversity. In Kraus D., Krumm F. (Eds.), *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity* (pp. 92–102). European Forest Institute.
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., & Bouget C. (2011). Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, *11*(5), 1027–1039. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.004>.
- Parajuli, R., & Markwith, S.H. (2023). Quantity is foremost but quality matters: A global meta-analysis of correlations of dead wood volume and biodiversity in forest ecosystems. *Biological Conservation*, *283*, 110100. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110100>.
- Büttler, R., Lachat, T., Larrieu, L., & Paillet, Y. (2013). Habitat trees: key elements for forest biodiversity. In Kraus D., Krumm F. (Eds.), *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodi-*

- versity (pp. 84–92). European Forest Institute, Joensuu.
20. Larrieu, L., Cabanettes, A., Gonin, P., Lachat, T., Paillet, Y., Winter, S., ... Deconchat, M. (2014). Deadwood and tree microhabitat dynamics in unharvested temperate mountain mixed forests: a life-cycle approach to biodiversity monitoring. *Forest Ecology and Management*, 334, 163–173. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.007>.
 21. Kraus, D., Büttler, R., Krumm, F., Lachat, T., Larrieu, L., Mergner, U., ... Winter, S. (2016). Catalogue of tree microhabitats — Reference field list. Integrate+ Technical Paper.
 22. Asbeck, T., Großmann, J., Paillet, Y., Winiger, N., & Bauhus, J. (2021). The Use of Tree-Related Microhabitats as Forest Biodiversity Indicators and to Guide Integrated Forest Management. *Current Forestry Reports*, 7, 59–68. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00132-5>.
 23. Jansone, D., Matisons, R., Gerra-Inohosa, L., Lībiete, Z., & Jansons, Ā. (2023). Dead better than alive — the case of retention trees and tree-related microhabitats in young stands of hemiboreal forests in Latvia. *Forests*, 14(10), 1949. DOI: <https://doi.org/10.3390/f14101949>.
 24. Donis, J., & Barone, I. (2026). Diversity and determinants of tree-related microhabitats in hemiboreal forests of Europe based on National Forest Inventory data. *Forests*, 17(1), 57. DOI: <https://doi.org/10.3390/f17010057>.
 25. Barone, I., Brümelis, G., & Donis, J. (2024). Living and dead retention tree value in the conservation of bryophyte and lichen communities in production forests. *Forest Ecology and Management*, 569, 122152. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122152>.
 26. Nirhamo, A., Hämäläinen, A., Hämäläinen, K., & Kouki, J. (2024). Retention forestry can maintain epiphytic lichens on living pine trees, but provides impoverished habitat for deadwood-associated lichens. *Journal of Applied Ecology*, 61, 2717–2726. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14772>.
 27. Larrieu, L., Bouget, C., Courbaud, B., Doerfler, I., Gouix, N., Goulard, M., ... Zudin, S. (2025). Spatial distribution of tree-related microhabitats in European beech-dominated forests. *Biological Conservation*, 301, 110867. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110867>.
 28. Przepióra, F., Lewandowski, P., & Ciach, M. (2025). Spatial distribution of tree-related microhabitats in a primeval mountain forest: From natural patterns to landscape planning and forest management recommendations. *Science of The Total Environment*, 960, 178319. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.178319>.
 29. Großmann, J., Carlson, L., Kändler, G., Pyttel, P., Kleinschmit, J. R. G., & Bauhus, J. (2023). Evaluating retention forestry 10 years after its introduction in temperate forests regarding the provision of tree-related microhabitats and dead wood. *European Journal of Forest Research*, 142, 1125–1147. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-023-01581-w>.
 30. Mölder, A., Schmidt, M., Pliening, T., & Meyer, P. (2020). Habitat-tree protection concepts over 200 years. *Conservation Biology*, 34(6), 1444–1451. DOI: <https://doi.org/10.1111/cobi.13511>.
 31. Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Büttler, R., Kraus, D., Krumm, F., ... Vandekerckhove, K. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: a hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*, 84, 194–207. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>.
 32. Davis, J. H. (1960). Proposal Concerning the Concept of Habitat and a Classification of 28 Types. *Ecology*, 41(3), 537–541.
 33. Дідух, Я. П. (2012). Проблеми співвідношення між деякими ключовими поняттями в екосистемології. У Я. П. Дідух, О. О. Кагало, Б. Г. Проць (Ред.). *Біотопи (оселища) України: наукові засади їх дослідження та практичні результати інвентаризації: Матеріали робочого семінару. Київ, 21–22 березня 2012 року* (с. 14–28). Київ-Львів.
 34. Büttler, R., Lachat, T., Krumm, F., Kraus, D., & Larrieu, L. (2024). *Field guide to tree-related microhabitats. Descriptions and size limits for their inventory in temperate and Mediterranean forests.* (2nd ed.). Birnensdorf: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL.
 35. Mayer, M., Rosinger, C., Gorfer, M., Berger, B., Deltedesco, E., Bässler, C., Müller, ... Godbold, D. L. (2022). Surviving trees and deadwood moderate changes in soil fungal communities and associated functioning after natural forest disturbance and salvage logging. *Soil Biology and Biochemistry*, 166, 108558. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108558>.

Дата першого надходження рукопису до редакції: 22.12.2025
 Дата прийняття статті до друку після рецензування: 25.01.2026
 Дата публікації: 10.04.2026