

EKOLOGICZNA ROLA MARTWEGO DREWNA W EKOSYSTEMACH LEŚNYCH – Dyskusja wybranych zagadnień w świetle literatury

Jerzy Solon

1. WSTĘP

Analiza i ocena roli martwego drewna w ekosystemach leśnych Polski nie jest zadaniem łatwym. Spowodowane jest to przede wszystkim niewystarczającą ilością dostępnych danych empirycznych pochodzących z naszych lasów. Drugie ograniczenie wynika z faktu, iż roli martwego drewna nie można rozpatrywać w oderwaniu od oddziaływań innych struktur i procesów występujących w ekosystemach leśnych. Wszystko to powoduje, że niemożliwe jest stworzenie jednego ogólnego modelu opisującego w pełni interesujące nas zagadnienia.

Celem poniższego przeglądu jest skrótowe zasygnalizowanie głównych funkcji pełnionych przez martwe drewno oraz wskazanie zagadnień wymagających dalszych, szczegółowych badań.

2. CHARAKTERYSTYKA WYKORZYSTANYCH MATERIAŁÓW

W przeglądzie wykorzystano dane z licznych prac publikowanych. Ze względu na położenie geograficzne obszaru badań można je podzielić na trzy grupy. Pierwsza, najliczniejsza, obejmuje dane pochodzące z lasów Ameryki Północnej. Można je wykorzystać przy analizie ogólnych zależności, natomiast w zasadzie nie mają bezpośredniego odniesienia do warunków panujących w Polsce. Druga, znacznie mniej liczna grupa publikacji dotyczy obszarów Skandynawii, Rosji europejskiej i Europy Środkowej. Przedstawione w tych pracach dane i zależności można – z pewnymi zastrzeżeniami – odnieść również do warunków panujących w polskich lasach. Najmniejsza liczba wykorzystanych publikacji dotyczy bezpośrednio ziem polskich. Zagadnienie roli martwego drewna w polskich lasach nigdy nie było priorytetowym zadaniem badawczym ani w obrębie leśnictwa, ani w ekologii i ochronie przyrody. Dlatego też polska literatura na ten temat jest bardzo skromna. Szczególnie mało badań dotyczyło zapasu martwego drewna. Do najważniejszych prac z tego kierunku należą m.in. opracowania Falińskiego i Bobieca (Faliński 1978; Bobiec 2002; Bobiec i in. 2000), dotyczące Puszczy Białowieskiej oraz Zielonki dotyczące Tatr (Zielonka, Niklasson 2001).

Więszym zainteresowaniem cieszył się problem roli martwego drewna jako siedliska życia licznych gatunków roślin i zwierząt. W ramach tego nurtu pierwsze prace wykonano już w latach trzydziestych dwudziestego wieku (Hackiewicz-Dubowska 1936). W ostatnich latach szczegółowo badanym obszarem była Puszcza Białowieska, w której wykonano liczne prace dotyczące zasiedlania martwego drewna przez rośliny zarodnikowe (Bujakiewicz i in. 1995; Chlebicki i in. 1996; Cieśliński i in. 1995; Cieśliński i in. 1996; Faliński, Mulenko 1997; Klama 1995; Żarnowiec 1995) oraz przez owady (Byk 2001; Gutowski, Jaroszewicz 2001).

Wzrastająca liczba popularnych opracowań, podkreślających potrzebę zachowania określonych ilości martwego drewna w lasach gospodarczych i na obszarach chronionych nie wnosi nic nowego do naszej wiedzy na temat funkcji.

3. MORFOLOGICZNY PODZIAŁ MARTWEGO DREWNA

Prawie każdy z autorów zajmujących się problemem martwego drewna wprowadza swoją własną klasyfikację morfologiczną. Najczęściej wyróżnia się trzy główne kategorie martwego drewna: martwe pnie stojące (snags), gruby martwy materiał leżący (coarse woody debris) oraz drobny materiał leżący (fine woody debris). Granice między poszczególnymi kategoriami ustalane są dość arbitralnie (Caza 1993; Lofroth 1998; Stevens 1997). Uważa się przy tym najczęściej, że nachylenie pnia pod kątem 45 stopni jest wartością graniczną dla przejścia z kategorii „pień stojący” do kategorii „drewno leżące”. Większa różnorodność występuje przy odróżnianiu materiału grubego od materiału drobnego. Za wartości graniczne przyjmuje się średnicę 2,5 cm (Harmon i in. 1986), 5 cm (Mattson i in. 1987), 7,5 cm (Quesnel 1994), 10 cm (Spies i in. 1988), 15 cm (Sollins 1982), a nawet 20 cm (Harmon i in. 1987).

Stopień rozłożenia martwego drewna (stojącego lub leżącego) jest najczęściej określany w skali 5 stopniowej (Caza 1993; Lofroth 1998; Stevens 1997).

W innych klasyfikacjach określa się biochemiczny typ rozkładu. Najczęściej wyróżnia się trzy kategorie: drewno białe, brązowe i miękkie (Caza 1993). W przypadku drewna „białego” za pierwsze etapy dekompozycji odpowiedzialne są grzyby z grupy Basidiomycota. Tekstura drewna staje się włóknista, a usuwane są mniej więcej równomiernie wszystkie składniki chemiczne drewna, choć część celulozy może pozostać nienaruszona. Drewno „brązowe” również powstaje w wyniku działalności grzybów z grupy Basidiomycota. W tym przypadku w pierwszej kolejności usuwane są związki węglowe, ale pozostaje lignina. W przypadku drewna „miękkiego” za dekompozycję odpowiedzialne są grzyby z grup Ascomycota i Deuteromycota, a usuwane są równomiernie wszystkie węglowodany.

Na formę występowania martwego drewna silny wpływ ma sposób jego powstawania. Harmon i in. (1986) oraz Stevens (1997) zwracają uwagę na następujące sposoby i przyczyny:

- wiek drzewa i bezpośrednie obumarcie lub silne osłabienie i zwiększenie podatności na inne czynniki negatywne;

- konkurencja między poszczególnymi osobnikami - osobniki słabsze powoli obumierają nie mając szans wejścia do górnej warstwy drzewostanu;
- fizyczne zmiany podłoża (zsuwanie się stoków, rozmywanie brzegów itp.), powodujące przewracanie się drzew;
- choroby drzew powodowane głównie przez grzyby, ale również przez pasożytnicze rośliny naczyniowe („duszenie” przez liany) lub czynniki abiotyczne (np. kwaśne deszcze);
- oddziaływanie owadów, powodujących albo bezpośrednio obumaranie drzewa, albo osłabienie i wzrost podatności na inne czynniki niszczące;
- pożary, powodujące bezpośrednio powstanie martwego drewna, albo też wpływające pośrednio (przez zmiany w glebie, odsłonięcie drzew wcześniej znajdujących się w głębi drzewostanu, uszkodzenie żywych pni lub zniszczenie aparatu asymilacyjnego) na osłabienie i wzrost podatności na inne czynniki niszczące;
- wiatr: silne wichury powodują najczęściej łamanie pojedynczych pni jak i całych drzewostanów; słabsze wiatry są przyczyną systematycznego obłamywania gałęzi.

4. FUNKCJE EKOLOGICZNE MARTWEGO DREWNA

Niezależnie od pochodzenia martwego drewna, jego formy i ilości w lesie można wyróżnić cztery główne funkcje spełniane zarówno przez martwe drewno stojące jak i leżące:

- a) modyfikacja warunków siedliskowych;
- b) pośredni i bezpośredni wpływ na różnorodność gatunkową oraz kondycję populacji niektórych gatunków roślin i zwierząt;
- c) wpływ na warunki siedliskowe i różnorodność biologiczną w ciekach i zbiornikach wodnych położonych w kompleksach leśnych oraz poza nimi;
- d) modyfikacja krążenia pierwiastków w ekosystemie leśnym.

Waga każdej z tych funkcji zależy od położenia biogeograficznego, warunków geomorfologicznych i hydrologicznych, typu ekosystemu oraz rodzaju i ilości zapasu martwego drewna (por. Stevens 1997).

4.1. MODYFIKACJA WARUNKÓW ABIOTYCZNYCH W ZBIOROWISKU LEŚNYM

Obecność martwego drewna (stojącego i leżącego) wpływa na wzrost mozaikowości warunków siedliskowych w zbiorowisku leśnym (Franklin i in. 1981). W szczególności zróżnicowaniu ulegają warunki świetlne, temperatura, wilgotność, oraz mikrorzeźba dna lasu. Należy przy tym podkreślić, że w wielu przypadkach wpływ martwych drzew stojących jest wyraźnie odmienny niż grubego drewna leżącego. Natomiast wpływ materiału drobnego jest zdecydowanie minimalny.

4.1.1. ROLA DRZEW STOJĄCYCH

Modyfikacja warunków siedliskowych w wyniku obecności martwych drzew stojących jest stosunkowo niewielka. Jedyne zauważalny efekt związany jest większym nasłonecznieniem dna lasu w sąsiedztwie martwych drzew. Towarzyszy temu często lokalne podniesienie temperatury dziennej oraz wzrost amplitud temperatur dobowych wraz z niewielkim wzrostem siły wiatru (Harmon i in. 1986).

4.1.2. ROLA DUŻEGO MATERIAŁU LEŻĄCEGO

Przewrócone drzewo, często z tarczą korzeniową powoduje powstanie luk w drzewostanie. W przypadku starych, kilkusetletnich drzewostanów luki mogą zajmować ponad 10% całkowitej powierzchni, przy czym średnia ich wielkość wynosi ponad 50 m kw., a największe mogą zajmować nawet ponad 200 m kw. (Tyrrell, Crow 1994). W efekcie występowania luk wzrasta lokalnie nasłonecznienie oraz ruch powietrza. Często zimą w lukach (i w obniżeniach) zalega grubsza warstwa śniegu, co niewątpliwie wpływa na zmiany zapasu wilgoci w ciągu całego roku. Obecność tarczy korzeniowej przy przewróconym drzewie powoduje natychmiastowe powstanie zróżnicowanej mikrorzeźby: wilgotniejszych obniżen, często ze słabo wykształconą glebą, oraz wyraźnych lecz nieregularnych wyniesień. W zależności od rodzaju lasu powyższe mikroformy mają różną trwałość (por. Mirin 2000); w krańcowych przypadkach mogą doprowadzić do zmiany typu lasu (taką genezę przypisuje się np. olsom dębowym w Puszczy Białowieskiej). Hou i Pan (2001) podkreślają, że występowanie losowo rozmieszczonych i zmiennych w czasie obniżen i wyniesień jest naturalną częścią cyklu fluktuacyjnego dojrzałych i stabilnych zbiorowisk leśnych.

Same martwe pnie również zmieniają mikrorzeźbę terenu. Ich rola jest szczególnie wyraźna w lasach górskich, gdzie wpływają na stabilizację stoków, tworząc barierę zatrzymującą lub opóźniającą przemieszczanie grawitacyjne drobnych cząstek gleby (Maser i in. 1988; Stevens 1997).

Należy również podkreślić, że obecność leżących drzew zwiększa powierzchnię dostępną dla organizmów żywych, a nie pokrytą (lub słabiej pokrytą) warstwą ściółki. W przypadku silnej akumulacji drewna tworzy się ponadto sieć płaszczyzn położonych na różnej wysokości nad powierzchnią gruntu.

Maser i Trappe (1984) podkreślają rolę martwego drewna w tworzeniu stosunkowo chłodnych i wilgotnych mikrosiedlisk. Efekt jest najsilniej widoczny latem w przypadku średnio i silnie rozłożonych pni w obrębie suchych lasów. W takich warunkach akumulacja wody może sięgać do 250% wagi suchej masy pnia (Maser i in. 1988). W zależności od powierzchni zajętej przez martwe pnie ich rola buforująca zmiany temperatury i wilgotności może być widoczna w całym zbiorowisku leśnym (Lofroth 1998).

4.2. POŚREDNIA I BEZPOŚREDNIA ROLA SIEDLISKOTWÓRCZA W ZBIOROWISKU LEŚNYM I WPŁYW NA RÓŻNORODNOŚĆ BIOLOGICZNĄ

Rola martwego drewna w kształtowaniu bogactwa gatunkowego zbiorowisk leśnych polega na kształtowaniu odpowiednich warunków siedliskowych dla określonych grup roślin i zwierząt. W szczególności martwe drewno:

- stanowi podłoże dla osiedlania się określonych grup organizmów i dostarcza niezbędnej energii i substancji chemicznych;
- zapewnia wilgotne mikrosiedliska;
- umożliwia zakładanie gniazd, kopanie nor i miejsc schronienia;
- stanowi drogi wędrówek ponad runem oraz pod śniegiem;
- stanowi ostoje umożliwiające przetrwanie niekorzystnych (ekstremalnych) warunków termicznych i wodnych (Stevens 1997).

Udział poszczególnych funkcji jest wyraźnie odmienny w przypadku drewna stojącego i leżącego.

4.2.1. ROLA PNI STOJĄCYCH

Pnie stojące nie stanowią specyficznego siedliska dla żadnego gatunku roślin znanego w Europie, choć w innych regionach fitogeograficznych jest to zjawisko dość pospolite, np. w Kanadzie epifitem na martwych drzewach stojących jest paproć *Polypodium glycyrrhiza* (Lofroth 1998).

Pnie stojące są niezbędne dla zachowania populacji wielu gatunków ptaków i ssaków. Dotyczy to przede wszystkim drzew dziuplastych. Z badań przeprowadzonych w stanie Oregon wynika, że co najmniej 39 gatunków ptaków i 24 gatunki ssaków wykorzystuje takie drzewa do zakładania gniazd, zimowania lub jako miejsca zdobywania pokarmu (Bunnell, Boyland, Wind 1999). Z tych samych badań wynika, że dla zapewnienia ciągłości istnienia populacji, minimalne zagęszczenie martwych drzew (dziuplastych) powinno wynosić co najmniej 2,4 sztuk na hektar, przy czym dla większości gatunków obojętne jest czy są one rozmieszczone losowo, równomiernie czy skupiskowo.

Jeszcze silniej rola stojących martwych pni uwidacznia się w przypadku owadów. W Puszczy Białowieskiej występuje 455 gatunków chrząszczy, które żyją w dziuplach i stojącym martwym drewnie. Okazuje się przy tym, iż więcej gatunków spotyka się w Parku Narodowym niż poza nim. Najbogatsze są zbiorowiska borowe. Natomiast niezależnie od typu lasu co najmniej 30% gatunków jest obligatoryjnie związana z próchniejącymi stojącymi drzewami. (Byk 2001). Wpływ użytkowania lasu na bogactwo chrząszczy związanych z martwym drewnem stojącym wykazali również Siitonen i in. (1999). Z ich porównania bardzo starych nieużytkowanych drzewostanów (głównie świerkowych) w Karelii ze starymi użytkowymi lasami Finlandii wynika, że rzadkie i zagrożone gatunki w skali europejskiej (*Cerylon impressum*, *Boros schneideri*, *Corticaeus fraxini*, *C. longulus*) występują stosunkowo często w Karelii, natomiast są istotnie bardzo rzadkie w analizowanych lasach Finlandii, choć ilość

dostępnych martwych drzew była na wszystkich powierzchniach zbliżona. W przypadku zgrupowań chrząszczy na obumarłych pniach sosny różnice są znacznie mniejsze. Niezależnie od zagęszczenia martwych drzew (od ok. 3 do ok. 50 sztuk na ha) bogactwo gatunkowe i liczebności gatunków pospolitych były zbliżone na wszystkich analizowanych pniach; okazało się natomiast że jedynie obecność niektórych rzadkich gatunków jest warunkowana odpowiednim zagęszczeniem martwych stojących drzew w skali lokalnej i regionalnej (Siitonen i in. 2000). Z kolei z badań Kaili (Kaila, Martikainen, Punttila 1997) wynika, że duży wpływ na charakter zgrupowań chrząszczy ma siedlisko i typ zbiorowiska, przy czym liczebność zgrupowania jest w głównej mierze zależna od liczby dostępnych martwych drzew, natomiast skład gatunkowy – przede wszystkim od zwarcia drzewostanu.

4.2.2. GRUBE DREWNO LEŻĄCE

Niewiele gatunków roślin i zwierząt kręgowych jest obligatoryjnie związana z leżącym martwym drewnem, natomiast znaczna liczba gatunków znajduje tu optymalne warunki bytowania. W przypadku tych gatunków możliwość tworzenia stabilnych populacji zależy między innymi od zagęszczenia martwego drewna oraz od jego trwałości (tempa dekompozycji). Jest to szczególnie ważne w przypadku gatunków o słabej zdolności rozprzestrzeniania się (Lofroth 1998).

W obrębie martwego drewna wytwarzają się specyficzne więzi biocenotyczne, służące do podtrzymania istnienia wielu powiązanych wzajemnie gatunków. Przykładem może być powiązanie między grzybami saproksylicznymi a drobnymi ssakami. Ssaki roznoszą zarodniki, co umożliwia grzybom kolonizację kolejnych obszarów, a jednocześnie zwiększa bazę pokarmową dla ssaków. Z kolei obecność grzybów powoduje wyraźną zmianę w rozmieszczeniu i trasach wędrówek drobnych ssaków (Franklin i in. 1981).

4.2.2. ROŚLINY NACZYNIOWE

W lasach liściastych i iglastych strefy umiarkowanej i borealnej właściwie nie występują gatunki związane wyłącznie z leżącym martwym drewnem. Podkreśla się natomiast, iż w specyficznych warunkach lokalnych (np. w lasach bagiennych) część gatunków właściwych dla terenów suchszych występuje jedynie na rozkładających się pniach. Często również na martwych pniach optimum występowania mają gatunki z rodziny Ericaceae i Orchidaceae, których obecność jest związana z obecnością określonych gatunków grzybów (Franklin i in. 1981; Lofroth 1998). Zależności te nie były dotąd szczegółowo analizowane w lasach Polski, ale analiza flory krajowej wskazuje, że podobne związki również mogą występować. Ogólnie jednak rzecz biorąc, skład gatunkowy roślin naczyniowych na rozkładających się pniach i na glebie mineralnej nie różni się istotnie w większości badanych lasów (Lee, Sturgess 1999). Możliwe są jednak przypadki, gdy zwarta masa martwego drewna zapobiega zgryzaniu rzadszych gatunków przez leśne ssaki kopytne

(Stevens 1997). Z drugiej strony możliwe są wyraźne różnice w obfitości występowania osobników poszczególnych gatunków, co w większości przypadków może wynikać z odmiennych warunków świetlnych (Kennedy, Quinn 2001).

Oddzielnym zagadnieniem jest rola martwego drewna jako substratu dla siewek drzew. Na funkcję tę zwracano już wielokrotnie uwagę, przy czym wyraźnie jest ona ważniejsza w przypadku lasów iglastych niż liściastych, a w obrębie iglastych silniej się uwidacznia w drzewostanach świerkowych niż sosnowych (Caza 1993; Franklin i in. 1981; Lofroth 1998; Stevens 1997; Takahashi i in. 2000).

W krańcowych przypadkach (np. w lasach budowanych przez *Tsuga* lub *Pseudotsuga*) 80-100% siewek drzew wyrasta na martwych pniach, choć zajmują one od 6 do 10% (rzadko do 30%) powierzchni (Caza 1993; Franklin i in. 1981). Najczęściej nie ma związku między stopniem rozkładu drewna a występowaniem siewek. Zwraca się natomiast uwagę na następujące zależności:

- liczebność i przeżywalność siewek jest skorelowana z wielkością luki w drzewostanie, powstałej w wyniku przewrócenia się drzewa (Harmon 1987; Scott, Murphy 1987);

- wyższa liczba siewek drzew na pniach wynika z konkurencji o przestrzeń między siewkami a mchami i roślinami zielnymi (Harmon, Franklin 1989), choć z drugiej strony wykazano (ale w odniesieniu do innych typów lasu) dodatnią korelację między udziałem powierzchniowym mchów na martwym drewnie i liczbą siewek (Santiago 2000);

- wyższa liczba siewek drzew na pniach wynika ze specyfiki warunków mikroklimatycznych: dłuższego okresu bezśnieżnego i wyższej wilgotności substratu w porównaniu z glebą (Caza 1993);

- wyższa liczba siewek drzew na pniach wynika z łatwiejszego kiełkowania na podłożu pozbawionym ściółki (Caza 1993);

- wysoka liczebność siewek jest związana z działalnością grzybów, które z jednej strony rozkładają substrat, a z drugiej wchodzi w skład kompleksu mikoryzowego (Caza 1993; Harmon, Franklin 1989).

Pozytywna rola martwego drewna w tworzeniu odnowienia naturalnego drzew jest jednak czasami kwestionowana. Harmon i in. (1986) podkreślają, że wraz z postępującym rozkładem drewna spada jego stabilność, co może powodować obumieranie siewek i młodych drzew. Zdaniem Scotta i Murphy'ego (1987) niewiele ponad 1% wszystkich siewek osiąga wysokość powyżej 25 cm, inne obumierają wcześniej.

4.2.2. ROŚLINY ZARODNIKOWE

Bogactwo gatunkowe roślin zarodnikowych (głównie mszaków) jest w znacznym stopniu zdeterminowane ilością i jakością martwego drewna (Lofroth 1998). W szczególności ważna jest wielkość leżących fragmentów, jako że występowanie niektórych gatunków ograniczone jest jedynie do bardzo grubych i wolno rozkładających się pni (Stevens 1997).

Ilość martwego drewna jest - w lasach europejskich - najczęściej funkcją użytkowania lasu. W przypadku lasów bukowych stwierdzono, że w drzewostanach o charakterze zbliżonym do naturalnego zarówno liczba gatunków jak i ich pokrywanie jest wyraźnie wyższe niż w lasach użytkowanych, przy czym różnice te są nieco wyższe niż by to wynikało jedynie z różnic w ilości martwego drewna (Ódor, Standovár 2001).

Wydaje się przy tym, że w przypadku większości gatunków mszaków nie masa martwego drewna decyduje o różnorodności bryoflory, lecz powierzchnia dostępna do zasiedlenia. Dlatego też maksymalne wskaźniki bogactwa otrzymuje się w sytuacji występowania różnych klas wielkościowych martwego drewna (Kruys, Jonsson 1999).

W lasach świerkowych martwe drewno pochodzi głównie z wywracania się całych drzew wraz z tarczą korzeniową. Skład gatunkowy mszaków nie jest niezmienny; mikrocezozy podlegają sukcesji wraz ze zmianami stopnia rozkładu drewna. Podobnie sukcesji ulegają mikrocezozy zasiedlające odsłoniętą glebę i substrat glebowy. Jak się okazuje ok. 60% bryoflory lasów świerkowych Rosji europejskiej związana jest z naruszoną glebą. Należy tu m.in. *Schistostega pennata*, gatunek generalnie rzadki, a spotykany prawie wyłącznie na wywróconych tarczach korzeniowych (Kovalski 2000).

Jak z powyższego wynika, skład gatunkowy mszaków zależy od ilości martwego drewna, jego zróżnicowania wielkościowego, stadium rozkładu oraz czasu, w czasie którego drewno mogło być zasiedlone.

4.2.2. GRZYBY

Bardzo wiele gatunków grzybów jest w sposób bezpośredni uzależnionych od obecności martwego drewna. W lasach Kolumbi Brytyjskiej do tej grupy należy ponad 500 gatunków (Lofroth 1998). Ze względu jednak na słabe możliwości rozsiewania się zarodników, obecność jakiegokolwiek martwego drewna – choć niezbędna - nie jest jeszcze czynnikiem wystarczającym do wykształcenia się pełnych zbiorowisk grzybów (Stevens 1997). Dotyczy to w szczególności przedstawicieli rodziny żagwiowatych (Polyporaceae).

Z licznych badań nad grzybami z tej rodziny, wykonanych w lasach świerkowych Skandynawii i Karelii wynika, że przy zbliżonym zapasie martwego drewna (od 52 do 128 m³/ha) czynnikiem decydującym o bogactwie gatunkowym jest wielkość i trwałość powierzchni tzw. „starych lasów”. W przypadku, gdy „stare lasy” nie użytkowane gospodarczo zajmują powyżej 40% całego kompleksu leśnego, bogactwo gatunkowe (na hektar powierzchni) może być kilka razy większe niż w przypadku niższego ich udziału (Siitonen, Penttilä, Kotiranta 2001).

Istotnym czynnikiem jest również pochodzenie martwego drewna. Okazuje się bowiem, że w lasach gospodarczych pozostałości po zrębach przeprowadzonych przed 40 laty są zasiedlane przez jedynie 40-50% gatunków, które są obecne na martwych kłodach naturalnego pochodzenia w lasach nieużytkowanych (Sippola, Renvall 1999).

Z badań przeprowadzonych w północnowschodniej Finlandii wynika, że nie ma bezpośredniego związku między żyznością siedliska a bogactwem gatunkowym grzybów żagwiowatych. W najbogatszych pod tym względem zbiorowiskach (tzn. lasach świerkowych bogatych w runo oraz w suchych lasach sosnowych) czynnikiem dominującym jest duży (powyżej 4 m³/ha) udział drewna o średnicy powyżej 40 cm. Należy tu podkreślić że wykazano również istotną korelację między intensywnością użytkowania a bogactwem gatunkowym. Przy użytkowaniu mało intensywnym, polegającym na wycince jedynie poszczególnych drzew (w starych drzewostanach) liczba gatunków nie ulega zmianie. Natomiast silne prześwietlenie drzewostanu powoduje wyraźny spadek liczby gatunków grzybów zasiedlających martwe drewno (Sippola 2000). W lasach świerkowych spadek ten może sięgać od 10 do 55%, przy czym najsilniej jest redukowana obecność gatunków rzadkich i wymagających grubych pni (spadek co najmniej o 50%). Znacznie mniejsze zmiany obserwuje się w lasach sosnowych, które co prawda są nieco uboższe w gatunki, ale – być może – lepiej przystosowane do okresowych zakłóceń (Stokland 2000).

Należy podkreślić, że wiele z gatunków grzybów jest związana ze starymi lasami. Ich zachowanie w skali regionalnej zależy od odpowiedniego rozmieszczenia w przestrzeni sprzyjających fragmentów drzewostanów (Lindgren 1999; Rassi i in. 1996). W przeciwnym bowiem razie niektóre gatunki mogą wyginać i to niezależnie od ich ochrony w wybranych płatach. Taką możliwość sugerują badania genetyczne nad grzybem *Fomitopsis rosea*, już obecnie silnie zróżnicowanym na rasy lokalne o osłabionej żywotności (Stenlid, Gustafsson 2000, 2001).

Obecność bogatych w gatunki zgrupowań grzybów na martwym leżącym drewnie jest niezbędna dla niezakłóconego krążenia materii w lesie. W odpowiednich warunkach ponad 20 % grzybów mikoryzowych, niezbędnych dla prawidłowego rozwoju drzew iglastych, kolonizuje martwe pnie (Franklin i in. 1981). Wraz z bakteriami wiążącymi azot dostarczają one od 0,3 do 1,4 kg/ha/rok azotu w postaci dostępnej dla roślin (Stevens 1997).

Ze starszych badań Harmona (Harmon i in. 1986), wynika, że we wczesnych fazach rozkładu drewna leżącego stężenie azotu, potasu i fosforu w owocnikach grzybów jest odpowiednio 38, 115 i 136 razy wyższe niż w rozkładających się pniach. Owocniki te są zarówno bezpośrednio zjadane, jak i obumierają na ziemi, dzięki czemu olbrzymie ilości związków chemicznych są powtórnie włączane do obiegu materii.

4.2.2. ZWIERZĘTA KRĘGOWE

W lasach borealnych i liściastych półkuli północnej nie występuje ani jeden gatunek kręgowca związanego bezwzględnie z martwym drewnem leżącym. Niemniej jednak liczne gatunki korzystają z zapasu drewna leżącego w lesie. W niektórych regionach USA ich liczba przekracza 170 (w tym 14 płazów i gadów, 115 gatunków ptaków i 49 gatunków ssaków – por. Franklin i in. 1981). Kręgowce wykorzystują martwe drewno leżące jako:

- miejsce rozrodu;

- schronienie przed niekorzystnymi warunkami lub drapieżnikami;
- bazę pokarmową lub miejsce zdobywania pokarmu;
- drogi wędrówek ponad gęstym runem;
- materiał konstrukcyjny wykorzystywany w innych miejscach;
- okresowe (zimowe) miejsce pobytu (Lofroth 1998; Stevens 1997).

Pośród wszystkich kręgowców najsilniej z martwym drewnem związane są drobne ssaki: gryzonie, owadożerne i niektóre drapieżne. Z badań zestawionych przez Lofrotha (Lofroth 1998) wynika, że obfitość drobnych ssaków jest dodatnio skorelowana z ilością i wielkością fragmentów martwego drewna. Na obecność niektórych gatunków owadożernych wpływa również stadium rozkładu drewna. Z drugiej strony zaobserwowano również zależność między występowaniem i liczebnością gryzoni a obecnością owocników niektórych gatunków grzybów saproksylicznych (Franklin i in. 1981). Wydaje się również, iż wiele populacji wykorzystuje martwe drewno w różnych klasach wielkościowych. Do zdobywania pokarmu odpowiednie są fragmenty mniejsze i lepiej rozłożone, podczas gdy schronienia związane są z materiałem grubszym o niższym stopniu rozkładu (Bunnell i in. 1999). Na możliwość wykorzystania martwego drewna przez określone gatunki drobnych ssaków wpływają również inne cechy strukturalne lasu. Ecke (Ecke i in. 2001) podaje, że w północnej Szwecji na liczebność populacji *Clethrionomys glareolus*, *C. rufocanus* i *Myopus schisticolor* dodatnio wpływa nie tylko pokrycie terenu przez martwe grube drewno ale również gęstość runa oraz obecność drobnej frakcji materiału leżącego.

4.2.2. BEZKRĘGOWCE

Wpływ martwego drewna leżącego na występowanie, skład i obfitość zgrupowań bezkręgowców jest podobny do wpływu drewna stojącego, choć często występuje znacznie dalej idąca specjalizacja pokarmowa (Lofroth 1998). Zdaniem Siittonena (2001) z martwego leżącego drewna korzysta w Finlandii 4000–5000 gatunków, co stanowi ok. 20–25% wszystkich bezkręgowców zamieszkujących lasy tego regionu. Powszechnie występujące w lasach Finlandii (oraz pozostałych krajów Europy północnej, środkowej i wschodniej) zmniejszenie zapasu martwego drewna leżącego w lasach gospodarczych o 90–98% w porównaniu z lasami zbliżonymi do naturalnych (Angelstam 1999) grozi zmniejszeniem bogactwa gatunkowego bezkręgowców na każdym stanowisku co najmniej o 50 % w ciągu najbliższych kilkadziesiąt lat (Siittonen 2001). Spadek liczby gatunków i obfitości populacji bezkręgowców saproksylicznych traktowanych łącznie wraz ze spadkiem ilości martwego drewna wynika, zdaniem powyższego autora, z trzech przyczyn: (a) zmniejszeniem liczby nisz ekologicznych, (b) zwiększeniem ryzyka wyginięcia przy niskich liczebnościach populacji przy ograniczonej bazie pokarmowej, (c) brakiem ciągłości czasoprzestrzennej między poszczególnymi skupiskami odpowiednich leżących kłód.

Niestety, niewiele wiemy o związkach między ilością martwego drewna a występowaniem większości grup bezkręgowców. Jedynie w odniesieniu do owadów, a szczególnie chrząszczy (*Coleoptera*) możliwe są pewne uogólnienia.

Zdaniem Punttili (Punttila i in. 1999), w przypadku lasów świerkowych Finlandii, skład gatunkowy chrząszczy w znacznym stopniu zależy od wieku drzewostanu, natomiast nie ma istotnych różnic między lasami użytkowanymi a „starymi lasami”. Ponadto jedynie niewielka liczba gatunków jest uzależniona od obecności dużej ilości kłód o dużych średnicach. Podobne wyniki otrzymano również dla lasów sosnowych wschodniej Finlandii (Similä i in. 2000).

4.2.3. DROBNE DREWNO LEŻĄCE

Drobne drewno leżące nie ma większego wpływu na występowanie większości grup gatunków. Jedynie w lasach gospodarczych, przy braku większych ilości grubego drewna leżącego, drewno drobne odgrywa istotniejszą rolę w zwiększaniu bogactwa gatunkowego mszaków. Dotyczy to zarówno lasów bukowych (Ódor, Standovár 2001), jak i świerkowych (Kruys, Jonsson 1999).

W lasach gospodarczych, ale także w niektórych typach lasów naturalnych drobne drewno leżące, o stosunkowo szybkim tempie rozkładu i przy regularnej dostawie stanowi istotny segment w krążeniu pierwiastków i w procesie akumulacji węgla w ściółce.

4.3. ROLA MARTWEGO DREWNA W KSZTAŁTOWANIU WARUNKÓW ABIOTYCZNYCH I BIOTYCZNYCH W ŚRÓDLEŚNYCH CIEKACH

Tradycyjna gospodarka leśna stosunkowo mało uwagi poświęcała związkom między funkcjonowaniem ekosystemów leśnych a dynamiką i właściwościami ekologicznymi wód płynących. Wiadomo jednak, że zbiorowiska leśne i ekosystemy wodne połączone są wzajemną siecią zależności, co powoduje, że duże kompleksy przestrzenne funkcjonują jako jedna zwarta całość. Jednym z elementów zapewniających to współdziałanie jest martwe drewno dostające się do wód płynących przez lasy. Martwe drewno w ciekach w pierwszej kolejności wpływa na zwolnienie przepływu wody (nawet o 40-50% - Linstead 2001), co w dalszej konsekwencji prowadzi do osłabienia siły erozyjnej cieku i zwiększonej akumulacji w pobliżu pni niesionego materiału (Lofroth 1998; Stevens 1997). Wykazano przy tym wyraźną korelację między ilością martwego drewna, a wielkością zakumulowanego osadu mineralnego (Gomi i in. 2001). W przypadku potoków górskich ta rola jest szczególnie ważna, gdyż wypełnianie koryt osłabia erozję zboczową, co w bezpośredni sposób wpływa na funkcjonowanie lasu (Commandeur i in. 1996). Powyższe czynniki powodują wzrost średniej głębokości wody, nawet o 30-60% (Linstead 2001), co może prowadzić do powstawania koryt bocznych, jeziorzek i okresowych rozlewisk (Franklin i in. 1981; Lofroth 1998; Stevens 1997). Z punktu widzenia biologicznego martwe drewno jest samoistnym źródłem materii organicznej dla organizmów wodnych, ale także czynnikiem wspomagającym akumulację

resztek organicznych (np. liście) pochodzących z ładu (Franklin i in. 1981; Harmon i in. 1986). Jest to jednocześnie miejsce schronienia przed drapieżnikami lub niekorzystnymi warunkami termicznymi (Stevens 1997), oraz podłoże na którym mogą się rozwijać różne gatunki osiadłe, stanowiące z kolei pokarm dla wielu ryb (Maser, Trappe 1984). Powyżsi autorzy wskazują, że w niewielkich potokach północno-zachodniej części USA prawie 60 gatunków bezkręgowców wodnych w pełni zależy od obecności martwego drewna, natomiast kolejne ok. 130 gatunków znajduje tu swoje optimum środowiskowe.

Ogólnie rzecz biorąc obecność martwego drewna w niewielkich ciekach w znaczny sposób podnosi różnorodność siedliskową samego cieku i terenów otaczających (Lofroth 1998). Efekt ten jest najwyraźniejszy w przypadku naturalnych (nieregulowanych) cieków, otoczonych lasami i przy dostawie i rozmieszczeniu drewna niekontrolowanej przez człowieka (Gerhard, Reich 2000). W takich warunkach w Europie Środkowej cieki nizinne charakteryzują się obecnością ok. 0,45 m³ martwego drewna na 100 m² koryta, w niższych położeniach górskich wskaźnik ten wynosi ok. 0,38 m³/100 m², natomiast w typowych potokach górskich jest najniższy, i wynosi ok. 0,02 m³/100 m² (Hering i in. 2000).

LITERATURA

- Angelstam P.K., 1999, Loss of dead wood, deciduous and large trees in forest landscapes with different forest histories in northern Europe. Habitat Loss: Ecological, Evolutionary and Genetic Consequences, Helsinki, 7-12 September 1999. Organized by the Spatial Ecology Research Programme at the Division of Population Biology, Department of Ecology and Systematics, University of Helsinki.
- Bobiec A., 2002, Living stands and dead wood in the Białowieża Forest: suggestions for restoration management. *Forest Ecology and Management*, 165 (1-3), s. 125-140.
- Bobiec A., Van der Burgt H., Zuyderduyn C., Haga J., Meijer K. and Vlaanderen B., 2000, Rich deciduous forests in Białowieża as a dynamic mosaic of developmental phases: premises for nature conservation and restoration management. *Forest Ecology and Management*, 130, s. 159-175.
- Bujakiewicz A., Chlebicki A., Chmiel M., Lisiewska M., Majewski T., Mulenko W. and Skirgiello A., 1995, Fungi: Summary. *Phytocoenosis*, 7(N.S.)(Archivum Geobotanicum 4), s. 159-164.
- Bunnell F.L., Boyland M., Wind E., 1999, How Should We Distribute Dying and Dead Wood in Space? The Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests. November 2-3, 1999 Reno, Nevada. Abstracts.
- Bunnell F.L., Johnston B., Wind E., 1999, How Dead Trees Sustain Live Organisms in Western Forests. The Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests. November 2-3, 1999 Reno, Nevada, Abstracts.
- Byk A., 2001, Próba waloryzacji drzewostanów starszych klas wieku Puszczy Białowieskiej na podstawie struktury zgrupowań chrząszczy (Coleoptera) związanych z rozkładającym się drewnem pni martwych drzew stojących i dziupli. W: Szujewski A. (red.) Próba szacunkowej waloryzacji lasów Puszczy Białowieskiej metodą zooindykacyjną. Wydawnictwo SGGW, Warszawa, s. 333-367.
- Caza C.L., 1993, Woody Debris in the Forests of British Columbia: A Review of the Literature and Current Research. LMR 78. Published by the Research Branch Ministry of Forests, 115 s.
- Chlebicki A., Zarnowiec J., Cieśliński S., Klama H., Bujakiewicz A. and Załuski T., 1996, Epixylites, lignicolous fungi and their links with different kinds of wood. *Phytocoenosis*, 8 (N.S.)(Archivum Geobotanicum 6), s. 75-110.

- Cieśliński S., Czyżewska K. and Glanc K., 1995, Lichens. *Phytocoenosis*, 7(N.S.)(*Archivum Geobotanicum* 4), s. 75-86.
- Cieśliński S., Czyżewska K., Faliński J.B., Klama H., Mulenko W. and Żarnowiec J., 1996, Relics of the primeval (virgin) forest. Relic phenomena. *Phytocoenosis*, 8(N.S.)(*Archivum Geobotanicum* 6), s. 197-216.
- Commandeur P.R., Guy B.T., Hamilton H., 1996, The effects of woody debris on sediment fluxes in small coastal stream channels. Pacific Forestry Centre, Canadian Forest Service, Victoria, British Columbia Information Report BC-X-367.
- Ecke F., Löfgren O., Hörnfeldt B., Eklund U., Ericsson P., Sörlin, D., 2001, Abundance and diversity of small mammals in relation to structural habitat factors. *Ecol. Bull.*, 49, s. 165-171.
- Faliński J.B., Mulenko, W., 1997, Cryptogamous plants in the forest communities of Białowieża National Park. Ecological Atlas (Project CRYPTO 4). Polish Botanical Society, Warszawa, Białowieża, 522 + VIII s.
- Faliński J.B., 1978, Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio*, 38, s. 175-183.
- Franklin J.F., Cromack Jr. K., Denison W., McKee A., Maser C., Sedell J., Swanson F., Juday G., 1981, Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-118, Pac. Northwest For. and Range Exp. Stn., Portland, Oreg, 48 s.
- Gerhard M., Reich M., 2000, Restoration of streams with large wood: Effects of accumulated and built-in wood on channel morphology, habitat diversity and aquatic fauna. *International Review of Hydrobiology* 85(1), s. 123-137.
- Gomi T., Sidle R.C., Bryant M.D., Woodsmith R.D., 2001, The characteristics of woody debris and sediment distribution in headwater streams, southeastern Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 31(8), s. 1386-1399.
- Gutowski J., Jaroszewicz B., 2001, Katalog fauny Puszczy Białowieskiej. IBL, Warszawa, s. 1-403.
- Hackiewicz-Dubowska M., 1936, La végétation des troncs putrescents dans la forêt vierge de Białowieża. *Sprawozd. pos. Tow. Nauk. Warsz.*, 29, s. 1-31.
- Harmon M.E., 1987, The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. seedlings growing on logs. *Can. J. For. Res.*, 17, s. 1475-1479.
- Harmon M.E., Cromack Jr. K., Smith B.G., 1987, Coarse woody debris in mixed conifer forests, Sequoia National Park, California. *Can. J. For. Res.*, 17, s. 1265-1272.
- Harmon M.E., Franklin J.F., 1989, Tree seedlings on logs in *Picea* - *Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70(1), s. 48-59.
- Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N. H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack, Jr. K., Cummins K.W., 1986, Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 15, s. 133-302.
- Hering D., Kail J., Eckert S., Gerhard M., Meyer E.I., Mutz M., Reich M., Weiss I., 2000, Coarse woody debris quantity and distribution in Central European streams. *International Review of Hydrobiology*, 85(1), s. 5-23.
- Hou P., Pan C., 2001, Coarse woody debris and its function in forest ecosystem. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12(2), s. 309-314.
- Kaila L., Martikainen P., Punttila P., 1997, Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity-and-Conservation*, 6/1, s. 1-18.
- Kennedy P.G., Quinn T., 2001, Understorey plant establishment on old-growth stumps and the forest floor in western Washington. *Forest Ecology and Management*, 154(1-2), s. 193-200.
- Klama, H., 1995, Hepaticopsida. *Phytocoenosis*, 7(N.S.)(*Archivum Geobotanicum* 4), s. 63-74.

- Kovalski S., 2000, The bryophyte microsuccessions on uprooting root plates in spruce forests: biodiversity aspects (w:) Karjalainen L., Kuuluvainen T. (red.): *Disturbance Dynamics in Boreal Forests. With the main theme: Restoration and management of biodiversity.* Kuhmo, Finland, August 21-25, 2000, s. 73.
- Kruys N., Jonsson B.G., 1999, Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(8), s. 1295-1299.
- Lee P., Sturgess K., 1999, Assemblage of Vascular Plants on Deadwood Microsites within Aspen-Dominated Boreal Forests. *The Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests.* November 2-3, 1999. Reno, Nevada. Abstracts.
- Lindgren M., 1999, Polypore (Basidiomycetes) species richness and community composition in old-growth boreal forests of northeastern Finland and adjacent Russian Karelia. - Master's thesis, University of Helsinki, Faculty of Science, Systematic-ecological botany, 52 s.
- Linstead C., 2001, The effects of large woody debris accumulations on river hydraulics and implications for physical habitat. *IAHS AISH Publication (266)*, s. 91-100.
- Lofroth E., 1998, The dead wood cycle (w:) Voller J., Harrison S. (red.): *Conservation biology principles for forested landscapes.* UBC Press, Vancouver, B.C., s. 185-214.
- Maser C., Trappe J.M., 1984, The seen and unseen world of the fallen tree. Gen. Tech. Rep. PNW-164. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station; In cooperation with: U.S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, 56 s.
- Maser C., Cline S.P., Cromack Jr. K., Trappe J.M. and Hansen E., 1988, What we know about large trees that fall to the forest floor (w:) C. Maser, R.F. Tarrant, J.M. Trappe, and J.F. Franklin (eds.). *From the forest to the sea: a story of fallen trees.* USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-229, s 25-46.
- Mattson K.G., Swank W.T. and Waide J.B., 1987, Decomposition of woody debris in a regenerating, clear-cut forest in the Southern Appalachians. *Can. J. For. Res.*, 17, s.712-721.
- Mirin D., 2000, Dynamic mosaic structure of vegetation in the valleys of rivulets (w:) Leena Karjalainen L., Kuuluvainen T. (red.): *Disturbance Dynamics in Boreal Forests. With the main theme: Restoration and management of biodiversity.* Conference held in Kuhmo, Finland, August 21-25, 2000, s. 36.
- Ódor P., Standovár T., 2001, Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands: the effects of management-induced differences in dead wood. *Ecol. Bull.*, 49, s. 219-229.
- Punttila P., Siitonen J., Lindstrom P., 1999, Effects of local host-tree density on saproxylic beetles occurring on fallen *Picea abies* trunks in southern Finland. *Habitat Loss: Ecological, Evolutionary and Genetic Consequences.* Helsinki, 7-12 September 1999. Organized by the Spatial Ecology Research Programme at the Division of Population Biology, Department of Ecology and Systematics, University of Helsinki.
- Quesnel H., 1994, Assessment and characterization of old-growth stands in the Nelson Forest Region - progress report. B.C. Forest Service, Nelson, B.C.
- Rassi P., Itkonen P., Lindholm T., Salminen P., 1996, Vanhojen metsien suojelu Pohjois-Suomessa. Vanhojen metsien suojelutyöryhmän osamietintö 3. Protection of old-growth forests in northern Finland; report 3 by the working group for protection of old-growth forests. - Ministry of Environment, Land Use Dept., Helsinki, 108 s.
- Santiago L.S., 2000, Use of coarse woody debris by the plant community of a Hawaiian montane cloud forest. *Biotropica*, 32(4), s. 633-641.
- Scott M.L., Murphy P.G., 1987, Regeneration patterns of northern white cedar, and oldgrowth forest dominant. *Am. Mid. Nat.*, 117(1), s.10-16.
- Siitonen J., 2001, Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.*, 49, s. 11-41.

- Siitonen J., Penttilä R., Kotiranta H., 2001, Coarse woody debris, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozero National Park, Russian Karelia. *Ecol. Bull.*, 49, s. 231-242.
- Siitonen J., Punttila P., Koskela M., 1999, Effects of local and regional host-tree density on saproxylic beetle assemblages on dead pines. *Habitat Loss: Ecological, Evolutionary and Genetic Consequences*. Helsinki, 7-12 September 1999. Organized by the Spatial Ecology Research Programme at the Division of Population Biology, Department of Ecology and Systematics, University of Helsinki.
- Siitonen J., Punttila P., Koskela M., 2000, Tree mortality in natural and managed pine forests: effects of host-tree density on saproxylic beetle assemblages on dead pines (w:) Karjalainen L., Kuuluvainen T. (red.): *Disturbance Dynamics in Boreal Forests*. With the main theme: Restoration and management of biodiversity. Kuhmo, Finland, August 21-25, 2000, s. 48.
- Similä M., Martikainen P., Koukiand J., Uotila A., 2000, Beetles in the succession - a comparison between managed and semi-natural forests (w:) Karjalainen L., Kuuluvainen T. (red.): *Disturbance Dynamics in Boreal Forests*. With the main theme: Restoration and management of biodiversity. Kuhmo, Finland, August 21-25, 2000, s. 49.
- Sippola A.-L., Similä M., Ylisuvanto E., Eirola M., Jokimäki J., 2000, The effects of habitat quality and management intensity on diversity of polyporous fungi in northeastern Finland (w:) Karjalainen L., Kuuluvainen T. (red.): *Disturbance Dynamics in Boreal Forests*. With the main theme: Restoration and management of biodiversity. Kuhmo, Finland, August 21-25, 2000, s. 88.
- Sippola A.L., Renvall P., 1999, Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115(2-3), s. 183-201.
- Sollins P., 1982. Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. *Canadian Journal of Forest Research*, 12, s.18-28.
- Spies T.A. and Cline S.P., 1988, Coarse debris in forests and plantations of coastal Oregon (w:) C. Maser, R.F. Tarrant, J.M. Trappe, and J.F. Franklin (eds.). *From the forest to the sea: a story of fallen trees*. USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-229, s. 5-10.
- Stenlid J., Gustafsson M., 2000, Genetic consequences of fragmentation of fungal populations in boreal forests (w:) Karjalainen L., Kuuluvainen T. (red.): *Disturbance Dynamics in Boreal Forests*. With the main theme: Restoration and management of biodiversity. Kuhmo, Finland, August 21-25, 2000, s. 51.
- Stenlid J., Gustafsson M., 2001, Are rare wood decay fungi threatened by inability to spread? *Ecol. Bull.*, 49, s. 85-91.
- Stevens V., 1997, The ecological role of coarse woody debris: an overview of the ecological importance of CWD in B.C. forests. *Res. Br., B.C. Min. For., Victoria, B.C. Work. Pap.* 30.
- Stokland J.N., 2000, Different effects of forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests (w:) Karjalainen L., Kuuluvainen T. (red.): *Disturbance Dynamics in Boreal Forests*. With the main theme: Restoration and management of biodiversity. Kuhmo, Finland, August 21-25, 2000, s. 51.
- Takahashi M., Sakai Y., Ootomo R., Shiozaki M., 2000, Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(7), s. 1148-1155.
- Tyrrell L.E., Crow T.R., 1994, Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forests in relation to age. *Ecology*, 75(2), s. 370-386.
- Zielonka T. and Niklasson M., 2001, Dynamics of dead wood and regeneration pattern in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. *Ecol. Bull.*, 49, s. 159-163.
- Żarnowiec J., 1995, Bryopsida. *Phytocoenosis*, 7 (N.S.)(Archivum Geobotanicum 4), s. 47-61.