

Rolurile fitopatogenilor în pădurile seculare

E. Fodor, I.O. Hâruța

Fodor E., Hâruța I.O. 2022. The roles of plant pathogens in old-growth forests. Bucov. For. 22(1): 41-60

Abstract. Old-growth forests are considered a benchmark for naturalness and models to which one compares managed forests. The comparison led to debates around biodiversity and its conservation, structure and dynamics, polarizing conservationists and forest practitioners. Plant pathogens are frequently disregarded as components of forests biodiversity, the common perception referring to this category of organisms as important biotic stressors. However, pathogens are building several functional groups such as necrotrophic and biotrophic pathogens, endophytic pathogens, sapro-parasitic species, in highly natural forests including old-growth forests. They are establishing interaction networks with several other functional groups of organisms such as hyperparasites, consumers, disease facilitators, indirect opportunistic species (such as tree hollow dwellers), saprotrophs or mutualists. Being connected to old trees (rare or missing components of managed forests) or to endangered forest plants, pathogens become indicators of naturalness and biodiversity. The gradient going from saprotrophs, to sapro-pathogens and generalist/specialist pathogens characterizing forest ecosystems is linked at great extent to wood and bark, being connected to nutrient cycling as ecosystem level process. As long as disease is maintained within the baseline mortality of the trees, pathogens play the important role of control factors and contribute directly and indirectly to forest biodiversity. The current disease ecology progresses, the biodiversity integrative studies, and the new holistic approaches shaping modern ecology bring in the focus rare, endemic pathogens. These play several roles: as important control factors for plant populations, as components of the plants' phenotypic niche and of the global biodiversity, as potential providers of services (sources of medicines) and as components of the intricate ecological webs. However, the comparisons between old-growth and managed forests biodiversity should be focused on species evenness (high evenness in old-growth forests versus low evenness in managed forests) and not particularly on species richness. Still, there are pathogens responsible for major biotic disturbances in forests worldwide, the invasive, alien or emerging pathogens threatening both old-growth forests and managed forests.

Keywords: old-growth forests, plant pathogens, biodiversity, biotic disturbances, disease ecology, species interaction networks.

Authors. Ecaterina Fodor (ecaterina.fodor@gmail.com); Ioan Ovidiu Hâruța - University of Oradea, Faculty of Environmental Protection, Forestry and Forest Engineering Department, Gen. Magheru Av. 26, Oradea, Romania.

Manuscript received July 14, 2022; revised July 28, 2022; accepted July 29 2022; online first July 30, 2022.

Introducere

Dacă cineva străbate o pădure ideal gospodărită conform celor mai bune practici economice, este surprins de o caracteristică, prezența unor arbori perfect conformați, fără scorbură și aproape fără simptome de boală. Aceeași plimbare printr-o pădure naturală, poate chiar seculară (prescurtată de aici înainte ca PS) va scoate la iveală o cu totul altă imagine: a arborilor veterani adăpostind scorbură, a ramurilor uscate, a unei cantități considerabile de lemn mort la sol și a majorității arborilor prezentând leziuni induse de boli, abia vizibile sau dimpotrivă, extinse.

Cea mai răspândită abordare a patogenilor arborilor provine din principiile generale ale fitopatologiei clasice. Dovezi din ce în ce mai multe vin în momentul actual să confirme că lucrurile nu se desfășoară nici liniar și nici simplu, patogenii contribuind în mod semnificativ la biodiversitatea globală. Din 1996 când Gilbert și Hubbell au atras atenția asupra reținerii comunității științifice în a admite că bolile plantelor sunt importante în conservarea pădurilor s-au schimbat puține lucruri. Cei doi au arătat că bolile epidemice pot provoca modificări la nivelul ecosistemelor forestiere dar bolile endemice contribuie la dinamica și compoziția comunității pădurii (Gilbert și Hubbell 1996). În timp ce patogenii endemici sunt componente obișnuite ale comunității pădurii, bolile epidemice sunt determinate de patogeni introduși, de evenimente climatice întâmplătoare sau de activități umane (incluzând aici și exploatarea pădurilor). În ce mod fac față pădurile gospodărite și cele negospodărite (așa cum sunt PS) patogenilor, în special patogenilor arborilor reprezintă o problemă centrală la interfața dintre fitopatologie, conservarea biodiversității, gospodărirea pădurilor și managementul ariilor protejate. A devenit de asemenea, un argument cheie în dezbaterile cu o îndelungată istorie asupra valorii intrinseci comparată cu valoarea instrumentală a pădurii (Proctor 1997). Această problemă poate fi plasată inclusiv într-un context mai larg, cel al reconcilierii cu natura (Rozenzweig 2003), compromisă în ultima vreme nu numai ca urma-

1. Amploarea interacțiunii dintre fitopatogeni și gazde diferă în pădurile gospodărite comparativ cu PS.
2. Există specii de fitopatogeni care funcționează ca specii indicatoare a gradului de naturalitate, a integrității habitatului și biodiversitate.
3. Gradientul care include saprofitismul, modul sapro-parazit precum și speciile trofic specializate/generaliste este dependent mai ales de lemn și scoarța arborilor și este conectat la circuitul nutrienților ca și proces de nivel ecosistemic.
4. Interacțiunile în care intră fitopatogenii sunt complexe și includ și alte specii decât gazdele lor, stabilind rețele ecologice complexe.

Caseta 1 Cadrul general al sintezei de față
The general frame of the present essay

re a supraexploatareii, a crizelor de mediu care includ gradațiile de insecte și epidemiile, dar și ca o consecință a războiului. Trebuie specificat de la bun început că războiul a devenit cea mai mare amenințare la adresa pădurilor gospodărite și a celor naturale. Informațiile culese de Societatea Europeană pentru Viața Sălbatică (European Wilderness Society) au arătat că rezervații ale biosferei și arii protejate din Ucraina au avut de suferit în timpul războiului actual ca urmare a loviturilor de artilerie, bombardamentelor, poluării chimice și radiologice. În situația în care războiul se va extinde sunt amenințate zone împădurite protejate din Carpații Orientali, cum ar fi Parcul Național Zacharovanyi Krai în care sunt incluse PS de fag.

Revenind la scopul inițial al sintezei de față, acesta este centrat pe două aspecte principale: i) Patogenii ca și componente ale biodiversității pădurii, ii) Patogenii ca și factori perturbatori ai PS. Deoarece populațiile de plante în păduri aparțin la diferite forme de viață, trebuie luată în considerare nu numai contribuția fitopatogenilor arborilor la biodiversitatea globală ci și cei ai plantelor ierboase. Categoriile de fitopatogeni sunt importante pentru conservarea biodiversității PS dar din alte perspective.

Din perspectivă istorică, interesul a fost focalizat aproape exclusiv asupra fitopatogenilor arborilor așa că sinteza de față este focalizată pe această categorie existând totuși câteva referiri la fitopatogeni care atacă plante din stratul ierbos.

Sănătatea pădurilor și a arborilor

Pentru început, enunțul clasic asupra bolilor plantelor și a fitopatogenilor emis încă din vremea lui Robert Hartig statuează că: boala reprezintă o stare lipsită de sănătate a pădurii. Paradigma actuală a fitopatologiei a căpătat un cadru holistic bazat pe conceptul patosistemului și interacțiunile la nivelul microbiomului plantelor remodelând astfel înțelegerea a ceea ce înseamnă arborele sănătos și ecosistemul sănătos.

Conform Noii Paradigme (Manion 1991, 2003), pentru a putea evolua pădurile au nevoie de o anumită reprezentare cantitativă a stării de boală pentru că: 1. Patogenii ca agenți ai bolii acționează ca factori de reglare, factori terminali sau factori recuperatori de resursă (sunt factori dependenți de densitate a populațiilor de arbori) și 2. Efectul lor este cuantificat cu ajutorul mortalității de bază în populațiile de arbori definită ca număr de indivizi eliminați datorită mortalității, necesari pentru menținerea structurii pădurii (Manion 2003). În PS patogenii elimină arborii în limita mortalității de bază ceea ce corespunde unei perturbări de intensitate scăzută. Patogenii reduc densitatea populațiilor de plante conducând la o vigoare mai mare și succesul reproductiv al supraviețuitorilor (Alexander și Mihail 2000).

În același context se plasează dezbaterile asupra definiției bolii și corespunzător, a individului sănătos iar prin extindere, a ecosistemului sănătos (Costanza și al. 1992) care necesită un comentariu special. Tradițional, boala la nivelul individului este definită (existând la acest moment mai multe alte definiții) ca o deviere la starea normală de funcționare a plantei determinată de un anumit tip de agent (Manion 1991). Totuși, trebuie să admitem că un arbore adult perfect sănătos este greu de găsit în condiții naturale, acesta fiind de fapt, o situație ideală. Definiția a derivat din medicina umană fiind parțial inaplicabilă unui individ modular iar arborii (ca de altfel, plantele în general) sunt organisme modulare (Harper 1980, Schmid 1990). Acest fapt implică o autonomie parțială a modulelor componente astfel încât,

la orice moment dat în ciclul lor de viață, unele din module pot să prezinte patogeni care determină apariția unei stări de boală de gravitate redusă sau chiar asimptomatice sau nu inițiază nici un proces patogen. Din acest motiv este corect să emitem ipoteza că un arbore sănătos prezintă puține simptome de boală care atacă puține module (cu excepția bolilor sistemice care se propagă la un moment dat la nivelul întregului fitoindivid), fără o reducere semnificativă a funcțiilor fiziologice. Teoria recentă a holobiomului aduce și mai multă claritate în acest tablou general prin interacțiunile complexe care determină menținerea unei stări de echilibru a fitoindividului sănătos.

În privința pădurilor și sănătății ecosistemelor, definițiile variază în funcție de perspective, utilitare vizavi de ecologice, uneori excluzându-se reciproc. De asemenea, scopurile și măsurarea adecvată a stării de sănătate diferă la pădurile gospodărite în comparație cu PS sau alte tipuri de păduri cu grad înalt de naturalitate (Kolb și al. 1995).

În pădurile gospodărite conformarea la scopurile amenajării pădurilor este o condiție inclusă în definirea stării de sănătate a pădurii. De la bun început, dacă ne focalizăm pe ecosistemul forestier trebuie admis că sănătatea pădurii nu poate fi redusă la sănătatea arborilor individuali și nu poate fi folosită în sensul dat sănătății de către medicina umană. Un valoros punct de pornire în definirea unei stări atât de complexe este raportarea la sindromul de suferință a pădurii descris ca o stare de reducere a productivității primare, pierderea integrității, a rezilienței și stabilității datorită unor pierderi de nutrienți și biodiversitate, a creșterii fluctuațiilor numerice ale populațiilor cheie (așa cum sunt populațiile de arbori). Sindromul este caracterizat de un proces de retrogresie succesională datorită căruia speciile oportuniste înlocuiesc speciile competitive și de asemenea, prin extinderea patogenilor și insectelor dăunătoare (Haskell și al. 1992, Rapport 1992). Alte principii ecologice sunt incluse pentru a completa imaginea precum homeostazie, complexitate sau proprietăți emergente care sunt uneori con-

siderate discutabile sau neoperaționale. Dintr-o perspectivă utilitară, consecințele semnificative sunt legate de pierderea unor bunuri importante sau a unor servicii ecologice (Rapport et al. 1998, Cherubini et al. 2021) în cazul în care pădurile sunt percepute prin valoarea lor instrumentală. În pofida dilemei în formularea unei definiții, monitorizarea sănătății pădurii a devenit un set integrat de măsurători și indici concepuți pentru a da o interpretare cuantificabilă a stării de sănătate a pădurii. Din perspectiva sănătății ecosistemului, un ecosistem sănătos este definit prin vigoare, organizare și reziliență (Rapport și al. 1998). Fitopatogenii joacă în general un rol major ca factori de perturbare ce duc la compromiterea sănătății pădurii.

Mulți critică conceptul făcând referință la metafora stării de sănătate (drept echivalent al rezilienței și durabilității) ca fiind lipsită de valoare operațională (Lackey 2001), pentru că este un concept de natură normativă, fie incorect definit (Callicott și al. 1999), fie motivat politic (Jamieson 1995). Trebuie luat în considerare faptul că o parte din acești critici sunt filozofi sau cercetători preocupați de noua sinteză social-ecologică (social-environmental synthesis). Aceștia se concentrează pe valori și nevoi sociale în căutarea unor cadre conceptuale pentru conservarea solidă și pozitivă a naturii în beneficiul oamenilor.

În momentul de față, conceptul de sănătate a pădurii este operațional datorită implementării unor indici și indicatori bine definiți. Trebuie accentuat însă că acești indici și indicatori care sunt întrebuințați pe scară largă în programele de monitorizare dau o imagine medie a sănătății pădurii bazată pe evaluări la nivel de arbori individuali (Bussotti și al. 2018). În România spre exemplu, între indicatorii de sănătate a pădurii utilizați în cadrul Inventarului Forestier Național a fost luată în considerare starea coroanelor și nivelul de defoliere printre alte tipuri de evaluări (starea solului, creșterea arborilor, fenologie, etc.) (Popa și al. 2017).

Scheme mai elaborate de monitorizare utilizate în alte părți ale lumii includ de asemenea: mortalitatea arborilor, situația arborilor morți

în picioare, comunitățile de licheni (care sunt indicatori de poluarea aerului), profilul vegetației, fragmentarea, regenerarea și recrutarea arborilor (Morin 2020). În Europa, cadrul pentru un management durabil al pădurilor, centrat în primul rând pe pădurile comerciale include printre altele, criteriul 2 care se referă la menținerea sănătății și vitalității ecosistemelor forestiere (compromise prin factori perturbatori atât abiotici cât și biotici) și criteriul 4 care se referă la menținerea, conservarea și stimularea diversității biotice în ecosistemele forestiere. Amândouă criteriile sunt ținte importante pentru toate statele membre UE.

Totuși, acest cadru este valabil în primul rând din rațiuni economice și pentru serviciile ecologice furnizate de păduri (Linser și Wolfslehner 2022). Una din concluziile anului 2020 s-a referit la starea pădurilor gospodărite care suferă un proces de deteriorare în Europa unde atacurile de insecte, condițiile climatice și bolile fungice au fost raportate ca fiind cauzele majore ale defolierilor (Rași 2020). Aceste concluzii s-au referit de asemenea la procentul modest de păduri primare și naturale care acopereau doar 3,3% din suprafața împădurită în 2020, fiind reprezentate de păduri restrânse ca suprafață și fragmentate (Barredo și al. 2021). Fragmentarea și diminuarea ariilor ocupate de PS joacă un rol important în amplificarea amenințărilor din partea fitopatogenilor autohtoni și exotici. În acest context PS și alte tipuri de păduri naturale cum ar fi pădurile primare sunt considerate ca ecosisteme de referință pentru pădurile gospodărite (Kuuluvainen și Aakala 2011). Sunt considerate modele ale structurii, dinamicii, continuității și rezilienței după perturbări biotice și/sau abiotice. Această afirmație implică faptul că pădurile cu un grad înalt de naturalitate sunt mai reziliente și revin la starea de echilibru după perturbări biotice.

O altă perspectivă, de această dată pur teoretică are în vedere faptul că PS oferă argumente pentru problema evoluției interacțiunilor dintre gazde și patogeni în virtutea faptului că există multe exemple de arbori care parcurg întreg ciclul de viață în condiții naturale, situație care

nu se întâlnește în pădurile gospodărite. Mai mult, introducerea conceptului de holobiont în co-evoluția breslelor de patogeni conectați la o specie gazdă (Janzen 1980, Margulis și Fester 1991, Medina și al. 2021) aduce un argument important în favoarea luării în considerare a fitopatogenilor din perspectiva conservării biodiversității. Holobionții sunt de fapt comunități/rețele de parteneri care interacționează difuz sau la nivel intim cu gazdele (Bascompte 2019). Această abordare (microbiom+arbori=holobiont) este caracterizată printr-un nivel înalt de integrare, de la nivelul molecular până la nivelul comunității dacă se încorporează și paradigma sistemică. Abordarea însă continuă să fie incompletă prin neîncorporarea sănătății ca stare normală, dacă se asimilează în mod metaforic holobiontul cu ecosistemul (Inkpen 2019).

Patogenii sunt implicați în interacțiuni de tip simbiotic cu gazdele lor. Cum tipul dominant de relație este relația trofică, de la nivel molecular la nivelul populației, această interacțiune exercită un control puternic asupra populației gazdei. De asemenea, interacțiunea cu gazdele determină o adaptare reciprocă de nivel fenotipic care generează nișa fenotipică (Hunter 2009, Preston 2017), una din dimensiunile nișei fitopatogenilor cu consecințe evolutive importante.

Cu toate acestea, rolurile jucate de fitopatogeni în ecosisteme depășesc interacțiunile trofice, așa cum vom vedea.

În cele din urmă, fitopatogenii sunt membrii ai biocenozei forestiere semnificativi pentru biodiversitate, circuitul nutrienților, dinamică și procese succesionale.

Pădurile seculare

De ce discuția este centrată pe păduri seculare? Pentru că stabilitatea acestora și multiplele modele și procese duc la constituirea complexității acestor unice ecosisteme forestiere. Studiile focalizate pe păduri cu grad înalt de naturalitate au fost orientate în mod tradițional pe structură (Westphal și al. 2006, Burrascano și al. 2008, Fantini și al. 2020), modele succesionale, di-

namică (Piovesan și al. 2005, Diaci și al. 2010, Lábusová și al. 2019, Bottero și al. 2011), biodiversitate (Piovesan și al. 2005, Diaci și al. 2010, Lábusová și al. 2019, Bottero și al. 2011), lemn mort (Lombardi și al. 2012) sau conservare, problema fitopatogenilor arborilor fiind rar abordată (Vujanovic și Brisson 2002) mai ales din perspectiva perturbărilor biotice.

PS rămâne până în ziua de azi un concept difuz și contradictoriu (Spies 2004). Totuși, aceste păduri împreună cu pădurile primare reprezintă referințe ale naturalității și modele în comparațiile cu pădurile gospodărite, în funcție de care se stabilesc țintele de conservare și se combat urmările schimbărilor climatice (Kameniar și al. 2022).

O definiție largă ia în considerare prioritizarea valorii de conservare. Termeni alternativi folosiți includ: păduri primare, păduri virgine, păduri primare, păduri vechi sau antice, păduri de climax, păduri de stadii târzii succesionale, păduri supra-mature. Din păcate, una din consecințele unei definiții vagi lasă loc justificării tăierilor de arbori ce duc la restrângerea la nivel mondial a suprafețelor acoperite de păduri cu grad înalt de naturalitate.

Conform unei clasificări ierarhice a pădurilor folosind criteriul de naturalitate (Bauhus și al. 2009), PS prezintă o serie de trăsături particulare, funcționale la scări spațiale mai mici cum ar fi nivelul arboretelor și mergând mai departe, la scări spațiale ce depășesc această limită. Vom menționa numai acele trăsături care sunt relevante pentru contextul de față (caseta 2).

În afara categoriilor de păduri menționate, există în momentul de față un interes crescut față de păduri seculare secundare caracterizate de gospodărire neagresivă la un moment dat al istoriei lor (Vandekerckhove și al. 2011), un concept care relaxează criteriile de conservare, drept care merită a fi luat în considerare.

În acest context, se face referire la conceptul de ospitalitate a ecosistemului forestier în raport cu alte organisme și habitate, (include și protejarea puieților) (Gilhen-Baker și al. 2022) subliniind astfel importanța unei raportări holiste la păduri. O astfel de raportare creează o nouă

- Nu se observă forme de impact uman sau nu sunt documentate.
- Prezintă coronamente multietajate și o variație mare a dimensiunilor arborilor.
- Distribuția pe categorii dimensionale și de vârstă include arborii bătrâni-arborii habitat. Pădurile gospodărite sunt relativ tinere iar arborii bătrâni sunt considerați a fi o problemă.
- Sunt compuse din arbori indigeni.
- Stadiul succesional dominant este cel de climax. Datorită perturbărilor există și suprafețe care corespund unor stadii sau serii succesionale anterioare climatului.
- Prezintă cantități mari de lemn mort, rezultat al mortalității de bază.
- Funcționează ca urmare a proceselor naturale și nu sunt gospodărite pentru interese umane.
- Perturbările naturale sunt principalele cauze ale schimbărilor.
- Prezintă o biodiversitate mare.

Caseta 2 Caracteristici ale PS
Characteristics of OGF

dimensiune și oferă noi oportunități în conservarea pădurilor cu grad înalt de naturalitate.

Pe scurt:

i) PS sunt jaloane culturale și sursa multor mituri, credințe religioase și producții artistice.

ii) Sunt responsabile pentru stocarea carbonului în lemn dar de asemenea, în sol într-o măsură mai mare decât plantațiile tinere) (Dean și al. 2020, Yang și al. 2021). PS preiau 10% din carbonul sechestrat în pădurile zonei temperate și pădurile boreale (Luyssarert și al. 2008).

iii) Organisme fixatoare de azot așa cum sunt lichenii și mușchii sunt mai abundente în PS (Lesica și al. 1991).

iv) Aceste păduri creează macroclimate stabile și ca urmare funcționează ca refugii pentru multe specii din care unele sunt periclitare, contribuind astfel, în mod indirect la combaterea consecințelor schimbărilor climatice (Frey și al. 2016).

v) Arborii habitat din PS se constituie în puncte fierbinți de biodiversitate.

vi) PS conțin rezervoare genetice valoroase.

vii) Conservarea PS alături de alte tipuri de păduri cu grad înalt de naturalitate este importantă în contracararea noilor pandemii care amenință populația umană datorită biodiversității mari și reținerea vectorilor animalii potențiali în limitele arealelor lor naturale și endemice (Vora și al. 2022).

viii) PS adăpostesc habitate periclitare sau vulnerabile cum ar fi de exemplu, în România, pădurile subalpine de molid sau pădurile cu pin de Banat (Rizman 2014).

PS, pădurile virgine și cvasi-virgine din România reprezintă aproximativ 1% din suprafața împădurită dar această suprafață este expusă diminuării datorate factorilor biotici și abiotici (Biriș 2017, Luick și al. 2021a), în pofida eforturilor angajate în identificarea și protejarea acestor păduri în cadrul proiectului de amploare Catalogul pădurilor virgine și cvasi-virgine din România (2012-2021). Anterior acestui proiect au existat câteva alte proiecte reprezentând parteneriate dintre oameni de știință români și din alte țări europene, cu participare de voluntari centrate pe identificarea și propunerea conservării unor PS valoroase pentru România. Între aceste proiecte figurează: PINMATRA desfășurat în intervalul 2001-2005 (Biriș și Veen 2005), OldGroFor (Virgin & Old Growth Forests in Romania - Safeguarding European Biodiversity Heritage)(2018-2020), cartări ale pădurilor cu grad înalt de naturalitate efectuate de WWF România și Greenpeace România, PRIMOFARO (Potential Primary and Old-Growth Forest Areas in Romania) (Schickhofer and Schwarz 2019), REMOTE (REsearch on MOUNTain TEMperate Primary Forests) (2011-până în prezent). Probabil este util să menționăm în acest context că PS precum și pădurile primare sunt caracterizate de o reziliență crescută față de perturbările tot mai frecvente și mai severe. De exemplu, printre factorii perturbatori importanți în Europa sunt enumerate doborâturile de vânt, insectele de scoarță și incendiile (Seidl și al. 2014).

Fitopatogenii și interacțiunile intespecifice complexe

Am ales pentru analiza interacțiunilor dintre fitopatogeni și alte organisme silvicole abordarea ce utilizează teoria rețelelor pentru a demonstra complexitatea acestor interacțiuni dintr-o perspectivă integratoare. Știința rețe-

lelor pune la dispoziție mecanisme de analiză a interacțiunilor complexe incluzând între acestea și rețelele ecologice (Strogatz 2001). Provenind din teoria grafurilor, știința rețelelor explorează proprietățile unor rețele reale (tehnologice, sociale, ecologice, biochimice, etc.) folosind un set de metrici și reguli. Proprietățile generale fac comparabile rețele de naturi diferite demonstrând astfel universalitatea lor (Barabási 2016). Structura de bază a unei rețele este compusă din noduri (care pot reprezenta entități de orice natură) și legăturile (segmente de dreaptă) dintre noduri care indică o legătură funcțională între acestea.

Fitopatogenii, în mod particular fitopatogenii arborilor stabilesc relații complexe directe și indirecte care nu sunt restrânse la gazde incluzând și speciile mutualiste din structura micorizelor sau speciile mutualiste endofite, speciile oportuniste cum sunt organismele saproxilice

sau speciile ce trăiesc în scorburii, precum și grupe diversificate de consumatori de fitomasă. Astfel, biodiversitatea este organizată prin rețelele de interacțiune a speciilor (Hagen și al. 2012). Din acest motiv, explorarea interacțiunilor interspecifice ale fitopatogenilor clarifică poziția lor reală în ecosistemul forestier cât și nivelul de participare la edificarea biodiversității. Folosind reprezentări din categoria rețelelor (cu rol preponderent heuristic în sinteza de față) interacțiunile interspecifice capătă o semnificație importantă, neglijată până nu demult în studiile de ecologia bolilor.

Multe dintre exemplele de interacțiuni interspecifice se referă la relațiile dintre insecte și fitopatogeni: în unele cazuri atacul fitopatogenilor (în special a celor foliari) este facilitat și augmentat drept consecință a consumului prealabil de fitomasă foliară de către insectele defoliatoare, în alte cazuri interacțiunea fiind de tip

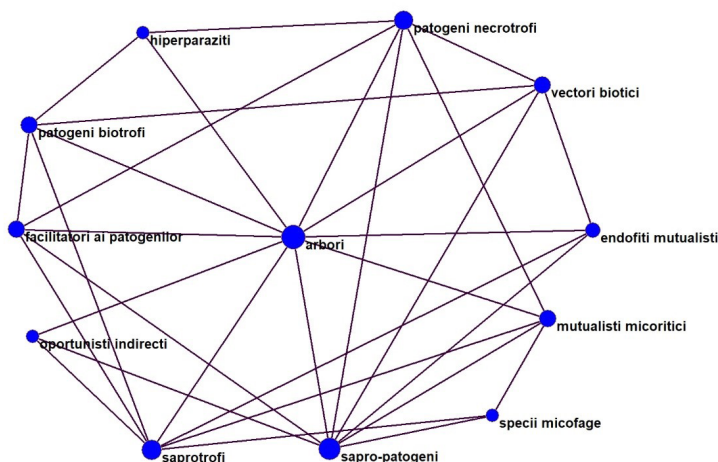


Figura 1 Cadrul conceptual al interacțiunilor interspecifice dintre arbori și fitopatogeni precum și cu organisme asociate fitopatogenilor: arbori-gazdă, grupe funcționale de fitopatogeni, hiperparaziți, vectori biotici cum sunt gândacii de scoarță. Mutualiști asociați arborilor, facilitatori (cum sunt insectele defoliatoare care favorizează instalarea făinărilor), oportuniști indirecti (cum sunt organismele care trăiesc în scorburii produse de ciupercile de putregai), specii micofage (se dezvoltă în ciupercile de putregai) și grupul speciilor micorizante. Mărimea cercurilor este proporțională cu numărul de parteneri de interacțiune corespunzător fiecărui grad al nodului (gradul unui nod reprezintă numărul de legături stabilite de acesta cu alte noduri).

Conceptual framework of interspecific interactions between trees - pathogens and pathogen-associated organisms. Interaction network: host trees, pathogen functional groups, hyperparasites, biotic vectors (such as bark beetles), mutualists associated to trees, facilitators (such as defoliators facilitating infections with powdery mildews), indirect opportunists (such as hollow dwellers following wood rot fungi), mycophagous species (developing in wood-rot and mycorrhizal fungi). The size of circles is proportional to the number of interacting partners corresponding to each node's degree (number of direct links).

mutualist (între insecte și fitopatogeni), insectele funcționează ca vectori ai bolilor arborilor. Este important de subliniat perspectiva prin care fitopatogenul este perceput ca unitate funcțională care utilizează mai multe specii de gazde (cu excepția speciilor monofage/specializate). În acest context, interacțiunile tripartite ce includ arborii, fitopatogenii și insectele sunt considerate ca modelatori ai comunității de organisme forestiere (Tack și Dicke 2013, Gross 2016).

Fitopatogenii edifică grupe funcționale în interiorul microbiomului arborelui și interacționează cu alte specii/unități funcționale în afară de gazdă. Cele mai multe din rețelele ecologice empirice (construite pe date observaționale) sunt detaliate la nivel de specie. Există însă și posibilitatea de a utiliza o altă abordare: în locul construirii unei rețele folosind o listă de specii și un tip de interacțiune (trofică, legată de dispersie, competiție, etc.) se pot agrega specii conform unui criteriu funcțional formând grupe coerente ce interacționează. Arhitectura rezultată este explorată pentru proprietățile ei topologice. Legăturile ilustrează tipuri diferite de interacțiuni trofice (cum ar fi spre exemplu, micofagia) și non-trofice (cum este relația de facilitare).

În conformitate cu strategiile de parcurgere a ciclului de viață și proprietățile patogene, în grupul funcțional edificat de fitopatogeni se diferențiază câteva subgrupe ce încorporează patogenii biotrofi, necrotrofi și sapro-patogenii. Datele empirice care transmit informații asupra interacțiunilor fitopatogenilor cu alte grupe de organisme în afară de gazde sunt răspândite în literatura științifică. Am agregat informațiile asupra interacțiunilor interspecifice și am diferențiat ca și grupe distincte în baza tipului de relație în: hiperparazitism, facilitare, mutualism, oportunism, consum și saprofitism. Mai jos sunt enumerate câteva exemple care validează legăturile de conectare a nodurilor/grupelor funcționale. A rezultat o rețea sintetică validată de date empirice.

Interacțiunile interspecifice ale fitopatogenilor arborilor sunt complexe și insuficient studiate. Figura 1 ilustrează cum interacționează diferite grupe funcționale cu arborii și între ele.

Spre exemplu, speciile care facilitează fitopatogenii determină apariția de situsuri infecțioase care debilează arborii. O infecție extinsă cu făinarea stejarilor *Erysiphe alphitoides* (Erysiphales: Ascomycota) a celei de a doua înfrunziri urmează după o defoliere (consum de fitomasă) produsă de insecte precum *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebididae) sau *Melolontha melolontha* (Coleoptera: Scarabeidae).

Vectorii edifică interacțiuni cu fitopatogenii arborilor în calitate de mutualiști (în cazul interacțiunii puternice cu gândacii de scoarță) sau forezie accidentală (interacțiune slabă ca în cazul plasmodiilor de *Myxomycota* care transportă propagule fungice). Aceste specii transportă și facilitează infecții cu specii de fitopatogeni biotrofi, necrotrofi sau sapro-patogeni. Există menționări de transport a inoculului micoritic de către insecte, preponderent de speciile micofage care se hrănesc cu bazidiocarpii ciupercilor de micoriză (Hosaka și Uno 2012). De asemenea, coleopterele care trăiesc în lemn sunt vectori pentru specii patogene și sapro-patogene precum *Fomitopsis pinicola*, *Fomes fomentarius*, *Trametes versicolor* (Polyporales: Basidiomycota) (Jacobsen și al. 2017).

Speciile micofage (fungivore) se găsesc printre insecte, nematode, gastropode și vertebrate. Acestea se hrănesc cu specii de ciuperci de micoriză precum și cele de lemn (incluzând fitopatogeni, sapro-patogeni și specii sapro-trofe). Legătura dintre ciupercile saproxilice (unele specii se regăsesc și pe arborii vii) și insectele fungivore se extinde dincolo de relația trofică, bazidiocarpii unor specii fiind folosiți drept habitat, un exemplu fiind asocierea dintre *Fomes fomentarius* (L.) Kickx specia monofagă de insectă *Bolitophagus reticulatus* (L.) (Coleoptera: Tenebrionidae) (Midtgaard și al. 1998), de altfel fiind considerată o relație răspândită dat fiind răspândirea largă a buretelui de iască. Totuși, aceste asocieri sunt periclitare de fragmentarea și dispariția habitatului atât în legătură cu pădurile gospodărite dar în egală măsură cu PS datorită faptului că insectele sunt factori importanți de dispersie a sporilor (Jonsson și Nordlander 2006).

Rețeaua de interacțiuni între grupe funcționale este o rețea unidirecționată și unipartită cuprinzând cele mai importante grupe de fitopatogeni și organisme asociate fitopatogenilor și fiind centrată pe gazdele-arbori. Este o rețea sintetică construită pe principiul rețelelor de co-prezență (Freilich și al. 2018, Goberna și Verdu 2022), cu nodurile reprezentând grupele funcționale iar segmentele de dreaptă, interacțiuni trofice și non-trofice.

Au fost aplicate cele mai simple metrice de rețea pentru a permite cititorului o apreciere la prima vedere a complexității rețelei. În abordări orientate analitic, asemenea rețele sunt construite la nivel de specie. Rețeaua de mai sus cuprinde 12 noduri corespunzătoare grupelor funcționale fiind atașate la un nod focal reprezentat de gazda-arbore și 32 de legături. Gradul mediu al unui nod este de 5,3 iar conectivitatea rețelei este de 0,48, aceștia fiind cei mai simpli descriptori ai topologiei rețelei. Conectivitatea rețelei construite pentru această sinteză este mare.

Am luat în considerare metrica numită centralitatea de intermediere *betweenness centrality* care în acest context ilustrează cel mai bine nivelul de interacțiune între grupele considerate.

Centralitatea de intermediere (*betweenness centrality*, BC) este definită ca metrică ce cuantifică proporția de cele mai scurte căi q între oricare două noduri i și j care trec printr-un nod focal v .

$$BC_v = \frac{\sum_{i \neq v \neq j} g_{ij}^{(v)}}{g_{ij}} \quad (1)$$

Nodurile care manifestă cea mai mare centralitate de intermediere sunt arborii (0,204) urmați de grupul speciilor sapro-patogene (0,116) și grupul patogenilor necrotrofi (0,051). Poziția unui nod în ierarhia centralității de intermediere arată cât de important este nodul considerat pentru o rețea dată luând în considerare constrângerile și oportunitățile ce decurg prin ocuparea respectivei poziții (Borgatti și al. 2009). Cele mai multe din speciile sapro-patogene din păduri sunt conectate la lemn și, drept consecință sunt importante în circuitul nutrienților.

Analiza și reprezentarea grafică a rețelei au fost realizate cu ajutorul softului Pajek ver. 5.14 (Batagelj și Mrvar 2010-2021). Pajek este un pachet de programe utilizate în analiza și vizualizarea rețelelor mari oferind informații de bază asupra metricilor de rețea (gradul unui nod, număr de legături, conectivitate) precum și analize complexe cum ar fi detectarea organizării pe comunități distincte, clustering, măsuri ale centralității, etc. Vizualizarea se realizează folosind diferite metode de generare a prezentării rețelei. Figura 1 a fost obținută folosind metoda de optimizare Kamada-Kawai care se bazează pe minimizarea energiei totale din sistem (o abordare a distanțelor teoretice din graf). Dimensiunea nodurilor din reprezentarea grafică a fost fixată la a fi proporțională cu gradul fiecărui nod.

Speciile indirect oportuniste includ păsările și mamiferele mici care utilizează scorburile arborilor ca adăpost pentru îngrijirea puilor sau folosesc micro-ecosistemele reprezentate de scorburile inundate de la bază trunchiurilor. Aceste micro-ecosisteme efemere poartă un nume specific, dendrothelmata. Scorburile sunt consecința directă a activității fitopatogenilor lemnului care creează astfel un tip caracteristic de micro-habitat (Asbeck și al. 2021). Diversitatea microhabitatelor asociate arborilor, mai ales a acelor care apar ca urmare a activității ciupercilor de lemn crește cu vârsta și din acest motiv prezența arborilor veterani mai cu seamă în pădurile negospodărite este strâns corelată cu biodiversitatea și cu arboretele cu o structură complexă (Michel și Winter 2009).

Fitopatogenii interferează cu și speciile mutualiste ale arborilor ca în cazul competiției directe pentru colonizarea rădăcinilor metabolic active dintre fitopatogenii din sol și speciile micorizante (Fitter și Garbaye 1994).

Speciile hiperparazite, neglijate multă vreme în studiile de fitopatologie și ecologie joacă un rol important în controlul populațiilor de fitopatogeni/paraziți, cel mai adesea în țesuturile gazdei, această interacțiune tripartită devenind importantă în mod direct pentru patogeni și indirect pentru gazde (Kiss 2001, Parratt și Laine 2016, Sadhu și al. 2021), cât și pentru rețelele trofice. Se pot compara cu prădătorii prin controlul de sus în jos exercitat asupra populațiilor de patogeni, contribuind la stabilitatea populațiilor plantelor-gazde (Gleason et al. 2014). Cu toate acestea reprezintă un subiect puțin abordat în fitopatologia forestieră. Hiperparaziții prezintă două tipuri de strategii de viață: sunt fie patogeni necrotrofi, fie biotrofi ai gazdelor lor fungice (Huth și al. 2021, Sun și al. 2019). Cel mai cunoscut exemplu rămâne până în prezent cel al hipovirusului-1 al fitopatogenului *Cryphonectria parasitica* (CHV1) care are drept țintă agentul patogen al cancerului de scoarță al castanilor, virusul hiperparazit fiind responsabil

Caseta 3 Proprietăți topologice importante ale rețelei din Fig.1.

Important topological properties of the network depicted in figure 1.

de reducerea ratei de creștere și a virulenței gazdei sale fungice (Milgroom și Cortesi 2004).

Arborii infectați cu făinări (Erysiphales: Ascomycota), la o investigare mai atentă arată infecții ale făinărilor provocate de hiperparaziți din genul *Ampelomyces* care se consideră că ar fi evoluat din fitopatogeni. Gazdele acestor hiperparaziți sunt speciile *Erysiphe alphitoides*, *E. hypophylla*, (pe *Quercus* spp.), sau *Sawadea tulasnei* (pe *Acer* spp.) (Sucharzewska și al. 2012), indicând faptul că hiperparazitismul este mai frecvent întâlnit la fitopatogenii specializați (Bermúdez-Cova și al. 2022). Așa cum vom vedea mai jos, fitopatogenii specializați, cu o istorie co-evolutivă lungă cu plantele-gazde sunt markeri de biodiversitate în pădurile cu grad înalt de naturalitate iar hiperaraziții lor devin la rândul lor importanți pentru biodiversitate.

Fitopatogenii și biodiversitatea pădurii

Cu cât PS se extind spațial la scara peisajului și scara regională, plantele și fitopatogenii co-există drept colecții de populații care variază în privința gradului de izolare și persistență (Burdon și al. 2006).

Sunt mai ușor de localizat fitoindivizi bolnavi în păduri gospodărite decât în PS, drept urmare, mulți fitopatogeni și atacurile produse de ei rămân nedetectate în PS. Detectarea patogenilor este dependentă și de stadiul din ciclul de viață în care se află aceștia (spre exemplu fiind în stare inactivă ca endofiti în țesuturile gazdei). În momentul de față, progresele făcute în secvențierea ADN și metabarcoding la nivel de comunitate au creat un cadru largit pentru studiile de biodiversitate în diferite ecosisteme incluzând și pădurile (Alem și al. 2022, Jimu și al. 2018). Aceste noi unelte de investigație au fost folosite într-o măsură mai mică în cercetarea fitopatogenilor din PS, de aici decurgând o nișă de cercetare care ar trebui ocupată.

Speciile endofite (care ocupă întregul gradient de la specii mutualiste la patogeni) ar trebui considerate printr-o perspectivă de conservare mai ales în situațiile în care gazdele sunt rare

sau periclitare (Blackwell și Vega 2018).

În puține cazuri fitopatogenii au fost luați în considerare ca și componente ale biodiversității, spre exemplu patogenii foliari pornind de la premiza că arborii creează nișe pentru manifestarea biodiversității și dețin resurse pentru fitopatogeni (Vuajnovic și Brisson 2002).

Cazul special al ciupercilor de lemn (gradientul fiind extins de la specii fitopatogene la mutualiști ce includ speciile de micoriză până la saprotrofi) fiind expuse la modificarea compoziției breslei/comunității pe care o edifică în pădurile gospodărite au devenit specii drapel și indicatoare de naturalitate. Într-un sens mai restrâns, ciupercile grupate în ordinul clasic Polyporales, în majoritate degradatori ai lemnului (incluzând și ciupercile parazite) reprezintă un morfogrup eterogen după cum arată datele moleculare, pe de altă parte, un grup funcțional bine-definit (Runnel și al. 2019a, Floudas și al. 2012). Trecând peste faptul că ciupercile de putregai creează probleme în pădurile gospodărite, ele joacă roluri ecologice importante în crearea de noi microhabitate cum sunt scorburile pentru variate specii din fauna forestieră (Remm și Löhmus 2011) ceea ce devine important pentru măsurile de conservarea biodiversității. Autorii citați arată că densitatea scorburilor este mai mare în pădurile naturale în comparație cu pădurile gospodărite, o caracteristică legată și de diversitatea mai mare a speciilor de ciuperci de lemn.

Analiza speciilor de ciuperci de lemn periclitare a arătat că 115 specii din Polyporales sunt amenințate în Finlanda (Rassi și al. 2000) ale cărei PS acoperă numai 0,5% din suprafața împădurită (Hanski 2000). În acest context ne referim la un alt concept important legat de conservarea PS, acela al datoriei de extincție: se referă la numărul de specii care se presupune că vor intra într-un proces de extincție datorită unor schimbări negative în mediu petrecute în trecut (Tilman et al. 1994, Hanski 1999). E plauzibil ca datoria de extincție să crească și să afecteze nu numai speciile patogene (precum și cele saprotrofe) care atacă lemnul dar și comunitățile de insecte saproxilice care adăpostesc un nu-

măr semnificativ de specii periclitate considerate în același timp indicatoare de naturalitate. Fenomenul este corelat cu scăderea suprafețelor ocupate de PS. În Estonia, unde observații de teren minuțioase și extinse au fost făcute asupra Polyporales în păduri gospodărite și în păduri cu grad înalt de naturalitate, datele culese au arătat că diversitatea cea mai mare la nivelul ciupercilor de lemn a fost întâlnită în pădurile de stadii sucesionale intermediare și avansate unde au fost identificate cele mai multe specii de ciuperci periclitate (Runnel și al. 2021).

Între alte servicii ecologice oferite, speciile sapro-patogene ale lemnului reprezintă surse potențiale de medicamente (dacă se iau în considerare serviciile ecologice doar la nivelul PS), un exemplu fiind specia boreală *Fomitopsis officinalis* (Polyporales: Basidiomycota) (Stamets 2005).

Într-un context mai larg, preocupările în privința scăderii biodiversității iau în considerare amenințările comune la adresa atât a plantelor cât și a ciupercilor. Proporțiile de reprezentare diferă dar amenințările acționează în mod similar ceea ce duce la scăderea sau chiar extincția populațiilor. Spre exemplu, schimbările climatice afectează diversitatea a 4,1% specii de plante și a 9,4% dintre speciile de ciuperci. Utilizarea resurselor biotice afectează 21,1% din speciile de plante și 13,1% din speciile de

ciuperci. Extinderea rețelelor de transport și a coridoarelor de acces afectează 2,5% din diversitatea plantelor și 4,4% din diversitatea ciupercilor (Antonelly și al. 2020).

Tabelul 1 prezintă diferențele importante în privința biodiversității dintre PS și pădurile gospodărite, această listă rămânând deschisă pe măsură ce se înregistrează progrese în cunoștințe iar interesul în cercetare crește datorită orientării societății spre combaterea schimbărilor climatice globale.

Comparațiile între biodiversitatea PS și pădurile gospodărite arată că în multe cazuri biodiversitatea este mai mare în PS. Totuși, monitorizarea biodiversității ciupercilor în cele două tipuri de păduri rămâne o provocare (Runnel și al. 2021).

Aceeași comparație a evidențiat că pădurile cu grad înalt de naturalitate adăpostesc o mai mare diversitate de macromicete, inclusiv ciuperci de lemn dintre care unele sunt specii indicatoare. La acestea se înregistrează nivele mai mari ale diversității decât în pădurile gospodărite (Dvorak și al. 2017).

Sunt situații în care pădurile gospodărite prezintă de asemenea o biodiversitate mare la nivelul grupelor de organisme indicatoare de biodiversitate (insecte, ciuperci descompunătoare ale lemnului, ciuperci de micoriză, păsări, etc.). Atrena și al. (2020) au arătat că

Tabel 1 Biodiversitatea fitopatogenilor - comparație între pădurile gospodărite și pădurile seculare.
Tree pathogens' biodiversity -comparison between managed forests and old-growth forests.

Păduri seculare	Păduri gospodărite
Domină fitopatogenii autohtoni care au co-evoluat cu gazdele	Sunt expuse la specii alohtone și invazive de patogeni care pot constitui populații epidemice
În urma declinului populațiilor de arbori care au fost expuse unor perturbări puternice (epidemii, gradații, incendii) se instalează o succesiune naturală secundară. Abundențele înregistrate de specii de fitopatogeni în diferite grupe funcționale sunt relativ stabile și echitabile	Populații de arbori în declin apar frecvent după perturbări antropogene - arboretele prezintă compoziții noi stabilite în mod artificial. Adundențele înregistrate de specii de fitopatogeni în diferite grupe funcționale variază depinzând de intensitatea de gospodărire și există multe episoade de creșteri populaționale epidemice.
Fitopatogenii care atacă lemnul și scoarța incluzând și speciile sapro-patogene sunt diversificate iar unele specii sunt indicatori de naturalitate.	Numărul de specii patogene și sapro-patogene ale lemnului și scoarței este determinat de păstrarea sau extragerea arborilor bătrâni.
Existența unui element cheie – arborii habitat care adăpostesc specii rare de ciuperci de lemn.	Arborii habitat/arborii bătrâni sunt rar întâlniți în pădurile gospodărite.

Tabel 2 Exemple din păduri cvasi-virgine din munții Poiana Ruscă, România (specii asociate arborilor bătrâni sau morți care pot fi întâlniți și în PS
Examples from a near-virgin forest in Poiana Ruscă Mountains, Romania (Species linked to old, dying or dead trees encountered mainly in old growth forests.)

Specii	Caracterisitici
<i>Hericium erinaceus</i> (Bull.) Pers.	Specie rară, produce un putregai alb al lemnului, înregistrată în Liste Roșii din 13 state europene, periclitare cauzată de reducerea suprafețelor de păduri naturale din tipul <i>Luzulo-Fagetum</i> (9130). Cu toate că este o specie comestibilă, culegerea în păduri este restricționată în Marea Britanie (Antonelli și al. 2020).
<i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr.	Patogen de rădăcini cu rol mecanic la conifere, periclitată și indicatoare de naturalitate.
<i>Meripilus giganteus</i> (Pers.) P. Karst	Specie care produce putregai alb al lemnului la stejari și fag, rară, periclitată, indicatoare de naturalitate.

ciupercile de lemn înregistrate de-a lungul unui gradient de gospodărire în păduri de fag din Danemarca, au prezentat o bogăție specifică corelată cu volumul mare de lemn mort de dimensiuni mari, cu creșterea gradului de naturalitate datorat fie abandonării gospodăririi, fie înlocuirea acesteia cu modele naturale. La aceste elemente s-au adăugat o serie de trăsături ale arboretelor precum vârsta și existența golurilor în coronament.

Numărul de specii incluse în oricare grup funcțional important sau grup de specii indicatoare se poate să nu fie mai mare în PS pentru motivul că factorii limitativi cum sunt cei care acționează în pădurile boreale de conifere sau în pădurile din turbării determină existența unui număr mic de specii de plante din care o parte considerabilă este reprezentată de specii rare sau periclitare (Luick et al. 2021b). Același observație se aplică fitopatogenilor specializați.

Dintr-o perspectivă holistă/sistemică, într-un ecosistem aflat în echilibru există o biodiversitate optimă care poate fi mare când factorii de mediu acționează în regim optim și relativ scăzută când factorii sunt în mod cronic limitativi.

De exemplu, chiar speciile comune și răspândite de ciuperci de lemn cresc numeric în PS (cum este specia *Fomes fomentarius*) în timp ce alte specii prezintă populații stabile (de mărime constantă) în timp cum sunt *Piptoporus betulinus* și *Ganoderma lipsiense* (Polyporales: Basidiomycota) (Vandekerckhove et al. 2011). Cu toate acestea, chiar ariile intens fragmentate

ce adăpostesc PS păstrează pentru perioade îndelungate ciuperci de lemn ca *Phellinus nigrolimitatus* și *Phellinus ferrugineofuscus* (Polyporales: Basidiomycota) găsite pe molid în Finlanda (Komonen și al. 2021). În timpul deplasărilor pe teren în cadrul proiectului Catalogul pădurilor virgine și cvasi-virgine din România am întâlnit specii rare de ciuperci de lemn exemplificate în tabelul 2, o constatare importantă ce confirmă valoarea conservativă mare a arboretelor ce au făcut obiectul inventarierii.

Considerăm că diferențe importante între pădurile gospodărite și cele cu grad înalt de naturalitate sunt date de componenta echitabilității din biodiversitatea fitopatogenilor: în condiții stabile, echitabilitatea este mare în pădurile naturale și mică sau cel puțin mai mică în pădurile gospodărite. Această observație implică drept consecință ca rapoartele care exprimă abundențele relative ale fiecărei specii să fie diferite în pădurile gospodărite în comparație cu PS considerând compoziții aproximativ identice. Este o ipoteză care merită să fie verificată în viitor prin cercetări dedicate acestui subiect.

Fitopatogenii biotrofi prezintă un interes particular în conservarea biodiversității fiind asociați în mod specific cu gazdele lor și lipsindu-le o fază saprotrofă în ciclul de viață cu un caracter mai general în utilizarea surselor de hrană. Grupul taxonomic înalt specializat al ruginilor (Uredinales) cuprinde specii ce se constituie ca motoare ale dinamicii și diversificării în comunitățile din care fac parte (Toome and Aime 2013)

fiind produsele unui proces îndelungat de coevoluție a patogenilor cu gazdele lor (Thompson și Burdon 1992, Giraud și al. 2008). Se cunosc relativ puține specii care atacă arborii dar nu mai puțin importante sunt speciile din stratul ierbos care sunt atacate de acești patogeni, plante care sunt componente ale biodiversității dacă luăm considerare doar rolul lor de organisme indicatoare. Un exemplu este rugina *Uromyces erythronii* (Pucciniales, Pucciniaceae) asociată cu *Erythronium dens-canis* (Liliaceae), (Nagy și al., 2019). Planta gazdă este caracteristică pentru pădurile cu *Quercus*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus* sp. care vegetează pe soluri eutrofe și mezotrofe în Europa Centrală și de Est. (G1A1 în clasificarea habitatelor EUNIS). Specii rare de rugini sunt asociate cu specii rare de plante ceea ce duce la creșterea îngrijorării în privința conservării acestor sisteme duale (Helfer 1993).

De asemenea, prezența speciilor heteroice de rugini (au gazde alternative reprezentate de specii lemnoase și specii ierboase) indică prezența unor specii rare, endemice sau periclitare, acesta fiind și cazul speciei *Chrysomyxa rhododendri* (DC.) de Bary (Coleosporiaceae, Pucciniales) având drept gazdă *Picea* spp. (gazda ecidiană) și *Rhododendron* spp. (precum și alte specii din fam Ericaceae) drept gazdă pentru stadiul uredian. În România, gazdele sunt *Picea abies* și *Rhododendron kotschy* Simonk., smirdarul (*R. kotschy*) fiind specie protejată (Oltean et al. 1994) și considerată vulnerabilă în limitele arealului său conform IUCN.

Este de asemenea adevărat că speciile de rugini alohtone, introduse pot să dezvolte populații epidemice așa cum este cazul speciei *Melampsoridium hirsutanum* S. Ito ex Hirats. (Pucciniales, Pucciniaceae) care atacă arinii și speciile de larice (EPPO 2021, Negrean și Anastasiu 2006) și a speciei *Cronartium ribicola* J.C. Fisch. (Pucciniales, Cronartiaceae) care atacă pinii cu cinci ace folosind drept gazde alternative specii din genul *Ribes* (Newcombe and Dugan 2010, Blada 1990). *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Unger care este o specie monoică care atacă acele speciilor din genul *Picea* (Bontea 1985, Grudnicki

și Tănase 2003), deși nativă în Europa și Asia a devenit invazivă în zonele temperate din alte continente (Hansen 1997).

Ordinul Tahrinales (Ascomycota) reprezintă un alt taxon cu specii fitopatogene biotrofe considerate importante pentru biodiversitatea globală a pădurilor din perspectiva conservării (Balckwell și Vega 2018). Un exemplu este *Taphrina betulina* Rostrup pe *Betula* spp. în Europa (Bacigálová 1997).

Exemple de specii incluse în Liste Roșii precum *Amylocystis lapponica* (Polyporales), sunt reprezentate prin populații care revin la mărimi de echilibru în rezervații cu PS (Runnel et al. 2019b). În România, printre speciile incluse pe Lista Roșie se află specii de ciuperci de lemn precum *Lariciformes officinalis* considerată specie periclitată, *Hericium erinaceus* - specie vulnerabilă și *Hapalopilus croceus* menționată ca specie periclitată în România și vulnerabilă în Europa, pe stejar și castan comestibil (Tănase și Pop 2005, Dahlberg 2019). O observație importantă arată că ciupercile de lemn cu bazi-diocarpii voluminoși, pereni și robuști sunt mai expuse la practicile de gospodărire a pădurilor (Abrego și al. 2017). Ciupercile se dispersează ușor (Abrego et al. 2017), pe distanțe lungi (Stenlid și Gustafsson 2001) asigurând astfel un inocul stabil atâta vreme cât există gazdele și substraturile lor care includ arborii bătrâni.

Fragmentarea, suprafețele relativ mici ale arboretelor și pădurilor desemnate ca arii protejate reprezintă cauzele principale pentru viitoarea datorie de extincție atât a plantelor care vegetează în păduri cât și a ciupercilor. Ariile protejate cu PS din România sunt în multe cazuri prea mici și adiacente unor arborete intens gospodărite. Cu toate acestea ar fi nerealist în momentul prezent să ne așteptăm la suprafețe mai mari de pădure să fie excluse de la exploatare. Ar fi nevoie de un compromis între nevoile socio-economice și conservare care ar consta în ameliorarea calităților ecologice ale pădurilor gospodărite folosind noi practici în recoltarea lemnului, în regenerare și reconstrucția pădurii după modelul stării naturale succesionale târzii (Hanski 2000).

Fitopatogenii - factori perturbatori în pădurile seculare

Cei mai mulți fitopatogeni ai arborilor sunt specii oportuniste, unele devenind endofitice fără să inducă simptome de boală pentru multă vreme au arătat studiile asupra câtorva specii patogene la stejari (Gonthier și al. 2006, Moricca și al. 2012), starea de boală fiind indusă de factori de stres care au slăbit rezistența arborilor (Moricca and Ragazzi 2008). Totuși există un număr considerabil de specii de fitopatogeni ca urmare a schimbărilor climatice și globalizarea schimburilor economice cu impact asupra PS (Pysek et al. 2011), iar în ultima vreme datorită războiului care afectează zone tot mai extinse în întreaga lume.

Cum va afecta un factor de stres global (de exemplu, schimbările climatice) interacțiunea echilibrată dintre fitopatogeni și PS? În general se presupune că arborii vor suferi datorită unei mortalități crescute și extinderii declinului (Desprez-Lousteau et al. 2007). Categoria de fitopatogeni invazivi alohtoni care amenință pădurile se consideră a fi al doilea factor important după fragmentarea/distrugerea habitatelor care afectează pădurile gospodărite și naturale (Wilcove și al. 1998, Panzavolta și al. 2021). Amenințarea derivă mai ales din proprietățile patogene determinate de lipsa unei istorii de co-evoluție dintre gazde și patogeni și de lipsa unei istorii evolutive în noul mediu al patogenilor, la diferite scări spațiale: fitoindiv. arboret și peisaj forestier (Parker and Gilbert 2004, Stenlid et al. 2011, Stenlid and Oliva 2016, Holdenrieder et al. 2004). Prin extrapolare, dacă luăm în considerare mediul biotic reprezentat de microbiomul arborelui, microbiomul fiind parte componentă a fenotipului arborelui, noul patogen ca și participant la microbiom nu a avut timp suficient să se adapteze. De exemplu, comunitatea formată din speciile endofite microbiene (parte a microbiomului total) joacă un rol important în sprijinirea arborilor în înregistrarea modificărilor ce au loc în mediu și în medierea răspunsurilor la factorii de stres (Oliva et al. 2013). Trebuie reținut în acest context că speci-

ile endofite se înscriu într-un gradient al relației simbiotice de la mutualism la patogenie, iar rețeaua de interacțiune a speciilor este complexă și în continuă modificare și ajustare.

De interes este și faptul că arborii fiind organisme longevive, manifestă o capacitate redusă la modificările rapide din mediu bazându-se pe plasticitatea fenotipică pentru a face față schimbărilor climatice și altor tipuri de factori de stres. Arborii pot fi în dificultate când e nevoie de o adaptare rapidă care să solicite noi reglaje ale trăsăturilor morfologice și în ciclul de viață (Stenlid and Oliva 2016, Valladares et al. 2007). Diferite tipuri de factori de stres acționează asupra arborilor în pădurile gospodărite în mod cumulativ scăzându-le rezistența în fața fitopatogenilor. Schimbările climatice reprezintă unul din factorii principali care afectează pădurile și acționează ca facilitatori ai multor fitopatogeni. S-a arătat că reziliența PS este mai mare în comparație cu pădurile gospodărite dar crizele importante ale mediului cum sunt schimbările climatice, fragmentarea / distrugerea habitatelor și speciile invazive le afectează în egală măsură. Toate acestea creează un context pentru expunerea la noi condiții de mediu cărora să nu le poată face față iar atacul patogenilor duce în ultimă instanță la declin.

În ceea ce privește PS, factorii principali implicați în introducerea speciilor alohtone invazive este legată de extinderea drumurilor și altor căi de acces, de turism și proximitatea pădurilor gospodărite (Ascensão 2017). Un exemplu vine din experiența noastră rezultată observațiile de teren în timpul proiectului pentru includerea de arborete în Catalogul Pădurilor Virgine și Cvasi-virgine din România, mai precis din munții Poiana Ruscă care adăpostesc păduri cvasi-virgine de fag, amestec de fag și brad precum și păduri de fag cu molid și brad. În timpul activităților de teren desfășurate în intervalul 2018-2020 am observat cum patogenul *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya (Ascomycota: Helotiaceae), responsabil pentru cancerul de scoarță a speciilor de frasin și ca urmare, a declinului frasinilor pe plan mondial (Gross et al. 2014, Inoue

et al. 2019) s-a extins rapid pe *Fraxinus excelsior* care vegetează de-a lungul pârauului ce străbate Valea Pleșu (coordonate: 22°18'19" E: 45°39'28" N), mărginit de principalul drum forestier. Cu toate că drumul este în afara ariei protejate, (de altfel înconjurată de arborete gospodărite), este la o distanță suficient de mică pentru a expune arboretele protejate la infecții.

Concluzii

Aparent o discuție asupra rolului fitopatogenilor în pădurile cu grad înalt de naturalitate ar aduce argumente pentru combaterea pericolelor care amenință starea de sănătate a unor ecosisteme valoroase. La o privire mai atentă, și prin considerarea progreselor curente făcute în ecologia bolilor, a studiilor integrate asupra biodiversității, a abordărilor holiste care modelează ecologia modernă ies în evidență fitopatogenii rari și cei endemici. Aceștia se constituie în factori de control importanți a populațiilor de plante, sunt componente ale nișei fenotipice a plantelor și ale biodiversității globale, sunt furnizori potențiali de servicii (ca surse de medicamente) precum și componente ale unor rețele trofice complexe precum și ale altor tipuri de rețele ecologice.

Concluziile cele mai importante ale acestei sinteze sunt:

i) Fitopatogenii sunt componente importante ale biodiversității și ale microbiomului arborilor.

ii) Sunt factori dependenți de densitate care controlează mărimea populațiilor de arbori și diversitatea acestora, participă la mortalitatea de bază.

iii) Interacțiunile interspecifice pe care le stabilesc sunt complexe, cu diferite grupe funcționale de organisme asociate arborilor.

iv) Declinul arborilor observat în PS în multe locuri de pe glob este legat de schimbările climatice, de fitopatogeni invazivi și determină noi căi succesionale cu o pierdere considerabilă a biodiversității cunoscute la acest moment.

v) Totuși, există specii de fitopatogeni care indică starea de naturalitate a pădurilor sau joa-

că rolul de indicatori de biodiversitate.

vi) Comparațiile dintre PS și pădurile gospodărite la nivelul biodiversității ar trebui focalizate pe echitabilitatea speciilor ca instrument de explicare a bogăției speciilor.

vii) Pentru demonstrarea ipotezelor expuse sunt necesare mai multe date empirice asupra fitopatogenilor din PS.

În timpul perioadei de elaborare a acestei sinteze am fost martorii scăderii drastice a interesului față de dezbaterea științifică axată pe combaterea schimbărilor climatice, pe scăderea biodiversității, pe extinderea fragmentării și distrugerii habitatelor. Aceasta a fost pusă în umbră de noile orientări geopolitice. Ce putem spera este ca rațiunea să învingă și păduri valoroase cu grad mare de naturalitate și biodiversitatea asociată să rămână intacte.

References

- Abrego N., Norberg A., Ovaskainen O., 2017. Measuring and predicting the influence of traits on the assembly processes of woodinhabiting fungi. *Journal of Ecology* 105(4):1070-1081. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12722>
- Alem D., Dejene T., Geml J., Oria-De-Rueda J. A., Martín-Pinto P. 2022. Metabarcoding analysis of the soil fungal community to aid the conservation of underexplored church forests in Ethiopia. *Scientific Reports*, 12, 4817. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08828-3>.
- Alexander H.M., Mihail J. D., 2000. Seedling disease in an annual legume: Consequences for seedling mortality, plant size, and population seed production. *Oecologia* 122: 346-353. <https://doi.org/10.1007/s004420050040>.
- Antonelli A., Fry C., Smith R.J., Simmonds M.S.J., Kersey P.J., Pritchard H.W., Abbo M.S., Acedo C., Adams J., Ainsworth A.M., Allkin B., Annecke W., Bachman S.P., Bacon K., Bárrios S., Barstow C., Battison A., Bell E., Bensusan K., Bidartondo M.I., Blackhall-Miles R.J., Borrell J.S., Brearley F.Q., Breman E., Brewer R.F.A., Brodie J., Cámara-Leret R., Campostrini Forzza R., Cannon P., Carine M., Carretero J., Cavagnaro T.R., Cazar M.-E., Chapman T., Cheek M., Clubbe C., Cockel C., Collemare J., Cooper A., Copeland A.I., Corcoran M., Couch C., Cowell C., Crous P., da Silva M., Dalle G., Das D., David J.C., Davies L., Davies N., De Canha M.N., de Lirio E.J., Demissew S., Diazgranados M., Dickie J., Dines T., Douglas B., Dröge G., Dulloo M.E., Fang R., Farlow A., Farrar K., Fay M.F., Felix J., Forest F., Forrest L.L., Fulcher T., Gafforov Y., Gardiner L.M., Gâteblé G., Gaya E., Geslin B., Gonçalves S.C., Gore C.J.N., Govaerts R., Gowda B., Grace O.M., Grall A., Haelewa-

- ters D., Halley J.M., Hamilton M.A., Hazra A., Heller T., Hollingsworth P.M., Holstein N., Howes M.-J.R., Hughes M., Hunter D., Hutchinson N., Hyde K., Iganci J., Jones M., Kelly L.J., Kirk P., Koch H., Krisai-Greilhuber I., Lall N., Langat M.K., Leaman, D.J., Leão T.C., Lee M.A., Leitch I.J., Leon C., Lettice E., Lewis G.P., Li, L., Lindon H., Liu J.S., Liu U., Llewellyn T., Looney B., Lovett J.C., Łuczaj Ł., Lulekal E., Maggassouba S., Malécot V., Martin C., Masera O.R., Mattana E., Maxted N., Mba C., McGinn K.J., Metheringham C., Miles S., Miller J., Milliken W., Moat J., Moore P.G.P., Morim M.P., Mueller G.M., Muminjanov H., Negrão R., Nic Lughadha E., Nicolson N., Niskanen T., Nono Wondim R., Noorani A., Obreza M., O'Donnell K., O'Hanlon R., Onana J.-M., Ondo I., Padulosi S., Paton A., Pearce T., Pérez Escobar O.A., Pieroni A., Pironon S., Prescott T.A.K., Qi Y.D., Qin H., Quave C.L., Rajaovelona L., Razanajatovo H., Reich P.B., Rianawati E., Rich T.C.G., Richards S.L., Rivers M.C., Ross A., Rumsey F., Ryan M., Ryan P., Sagala S., Sanchez M.D., Sharrock S., Shrestha K.K., Sim J., Sirakaya A., Sjöman H., Smidt E.C., Smith D., Smith P., Smith S.R., Sofo A., Spence N., Stanworth A., Stara K., Stevenson P.C., Stroh P., Suz L.M., Tambam B.B., Tatsis E.C., Taylor I., Thiers B., Thormann I., Trivedi C., Twilley D., Twyford A.D., Ulian T., Utteridge T., Vaglica V., Vásquez-Londoño C., Victor J., Viruel J., Walker B.E., Walker K., Walsh A., Way M., Wilbraham J., Wilkin P., Wilkinson T., Williams C., Winterton D., Wong K.M., Woodfield-Pascoe N., Woodman J., Wyatt L., Wynberg R., Zhang B.G. 2020. State of the World's Plants and Fungi 2020. Royal Botanic Gardens, Kew. <https://doi.org/10.34885/172>.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00132-5>.
- Ascensão F., Capinha C., 2017. Aliens on the move: Transportation networks and non-native species. In *Railway Ecology*; Borda-de Águia, L., Barrientos, R., Beja, P., Pereira, H.M., Eds.; Springer: Cham, Switzerland, pp. 293–297, ISBN 978-3-319-57496-7.
- Atrena A., Benelyte G.G., Læssøe T., Riis-Hansen R., Bruun H.H., Rahbek C., Hielmann-Clausen J., 2020. Quality of the substrate and forests structure determine macrofungal richness along a gradient of management intensity in beech forests. *Forest Ecology and management* 478(15): 11.8512 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118512>.
- Bacígalová K., 1997. Species of Taphrina on Betula in Slovakia. - *Czech Mycol.* 50: 107-118. <https://doi.org/10.33585/cmy.50204>.
- Barabási A.-L., 2016. *Network Science*. Cambridge University Press. pg. 456.
- Barredo C., Cano, J.L., Brailescu, C., Teller, A., Sabatini, F.M., Mauri, A., Janouskova, K., 2021. Mapping and assessment of primary and old-growth forests in Europe, Amt für Veröffentlichungen der EU, Luxemburg.
- Bascompte J., 2019. Mutualism and biodiversity. *Curr. Biol.* 29, R467–R470. doi: 10.1016/j.cub.2019.03.062.
- Batagelj V. Mrvar A., 2010-2021. Pajek: program for analysis and visualization of large networks. Department of Mathematics, University of Ljubljana.
- Bauhus, J. Puettmann, K. Messier C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management* 258: 525-537. - doi: 10.101 6/j.foreco.2009.01.053.
- Bermúdez-Cova M.A., Cruz-Laufer A.J., Piepenbring M., 2022. Hyperparasitic Fungi on Black Mildews (Meliolales, Ascomycota): Hidden Fungal Diversity in the Tropics. *Front. Fungal Biol.* 3:885279. doi: 10.3389/ffunb.2022.885279.
- Biriş I.A., 2017. Status of Romania's Primary Forests. URL: <https://wilderness-society.org/wpcontent/uploads/2017/11/The-Status-of-Romanias-Primary-Forests>.
- Biriş I.A., Veen, P. (Eds.), 2005. *Virgin forests in Romania – Inventory and strategy for sustainable management and protection of virgin forests in Romania (PIN-MATRA / 2001 / 018)*. Blackwell M., Vega F.E., 2018. Lives within lives: Hidden fungal biodiversity and the importance of conservation. *Fungal Ecology* 35:127-134. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.05.011>.
- Blada I., 1990. Blister rust in Romania. *European Journal of Forest Pathology*, 20(1): 55-58. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1990.tb01273.x>.
- Bontea V., 1985. Ciuperci parazite și saprofite din România. Editura Academiei Române. București, vol. I.
- Borgatti S.P., Mehra A., Brass D.J., Labianca G., 2009. Network science in the social sciences. *Science* 323: 892-895. <https://doi.org/10.1126/science.1165821>.
- Bottero A., Garbarino M., Dukic' V., Govedar Z., Lingua E., Nagel T.A., Motta R., 2011. Gap phase dynamics in the old-growth forest of Lom, Bosnia and Herzegovina. *Silva Fennica* 45(5): 875–887. <https://doi.org/10.14214/sf.76>.
- Burdon J.J., Thrall P.H., Ericson L., 2006. The current and future dynamics of disease in plant communities. *Annu. Rev. Phytopathol.* 44:19-39. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.140238>.
- Burrascano S., Lombardi P., Marchetti M., 2008. Old-growth forests structure and dead-wood: Are they indicators of plant species composition? A case study from central Italy. *Plant Bioscience* 143(2): 313-323. <https://doi.org/10.1080/11263500802150613>.
- Bussotti F., Feducci M., Jacopetti G., Maggino F., Pollastrini M., 2018. Linking forest diversity and tree-health: preliminary insights from a large-scale survey in Italy. *Forest Ecosystems* 5:12 DOI 10.1186/s40663-018-0130-6
- Callicott J.B., Crowder L.B., Mumford K., 1999. Current normative concepts in conservation. *Conservation Biology* 13: 22–35. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97333.x>.
- Cherubini P., Battipaglia G., Innes J.L., 2021. Tree vitality and forest health: can tree-ring stable isotopes be used as indicators? *Current Forestry Reports* 7:69–80. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00137-8>.
- Costanza R., Norton B., Haskell. B., 1992. *Ecosystem Health: New Goals for Environmental Management*. Washington, DC: Island Press. 292 pg.
- Dahlberg A., 2019. *Hapalopilus croceus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T58521209A58521216. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T58521209A58521216.en>.
- Dean C., Kirkpatrick J. B., Doyle R. B., Osborn J., Fitzgerald N. B., Roxburgh S. H. 2020. The overlooked soil car-

- bon under large old trees. *Geoderma*. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114541>.
- Desprez-Lousteau M.L., Robin C., Reynaud G., Déqué M., Badeau V., Piou D., Husson C., Marçais B., 2007. Simulating the effects of a climate-change scenario on the geographical range and activity of forest pathogenic fungi. *Can. J. Plant pathol.* 29:101-120. <https://doi.org/10.1080/07060660709507447>.
- Diaci J., Rozenberger D., Boncina A., 2010. Stand dynamics of Dinaric old-growth forest in Slovenia: Are indirect human influences relevant? *Plant Biosystems*: 144:1, 194-201. <https://doi.org/10.1080/11263500903560785>.
- Dvorak D., Vasutova M., Hofmeister J., Beran M., Hosek J., Betak J., Burel J., Deckerova H., 2017. Macrofungal diversity patterns in central European forests affirm the key importance of old-growth forests. *Fungal Ecology*, 27: 145-154. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.12.003>
- EPPO, 2021. EPPO Global database. In: EPPO Global database, Paris, France: EPPO. <https://gd.eppo.int/>
- Fantini S., Fois M., Casula P., Fenu G., Calvia G., Bacchetta, G., 2020. Structural heterogeneity and old-growthness: A first regional-scale assessment of Sardinian forests. *Ann. For. Res.* 63(2): 103-120. <https://doi.org/10.15287/afr.2020.1968>.
- Fitter A.H., Garbaye J., 1994. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil* 159: 123-132. <https://doi.org/10.1007/BF00000101>.
- Floudas D., Binder M., Riley R., Barry K., Blanchette R. A., Henrissat B., Martínez A. T., Otillar R., Spatafora J. W., Yadav J. S., Aerts A., Benoit I., Boyd A., Carlson A., Copeland A., Coutinho P. M., De Vries R. P., Ferreira P., Findley K., Foster B., Gaskell J., Glotzer D., Görecki P., Heitman J., Hesse C., Hori C., Igarashi K., Jurgens J. A., Kallen N., Kersten P., Kohler A., Ktjes U., Kumar T. K. A., Kuo A., Labutti K., Larrondo L. F., Lindquist L., Ling A., Lombard V., Lucas S., Lundell T., Martin R., McLaughlin D. J., Morgenstern I., Morin E., Murat C., Nagy L. G., Nolan M., Ohm R. A., Patyshakuliyeva A., Rokas A., Ruiz-Dueñas F. J., Sabat G., Salamov A., Samejima M., Schmutz J., Slot J. C., St. John F., Stenlid J., Sun H., Sun S., Syed K., Tsang A., Wieben-ga A., Young D., Pisabarro A., Eastwood D. C., Martin F., Cullen D., Grigoriev I. V., Hibbett D. S. 2012. The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes. *Science* 336:1715–1719. <https://doi.org/10.1126/science.1221748>.
- Freeman L.C., 1979. Centrality in Social Networks Conceptual Clarification. *Soc. Networks* 1, 215–239. [https://doi.org/10.1016/0378-8733\(78\)90021-7](https://doi.org/10.1016/0378-8733(78)90021-7).
- Freilich M.A., Wieters, E., Broitman, B.R., Marquet, P.A., Navarrete, S.A., 2018. Species co-occurrence networks: can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities? *Ecology* 99, 690–699. <https://doi.org/10.1002/ecy.2142>
- Frey S.J.K., Hadley A.S., Johnson S.L., Schulze M., Jones J. A., Betts M. G. 2016. Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Sci Adv.* <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501392>.
- Gilbert G.S., Hubbell S.P. 1996. Plant diseases and the conservation of tropical forests. 46(2): 98-106. <https://doi.org/10.2307/1312812>.
- Gilhen-Baker M., Roviello G., Beresford-Kroeger D., Roviello V., 2022. Old growth forests and large old trees as critical organisms connecting ecosystems and human health. A review. *Environmental Chemistry Letters*. 20. <https://doi.org/10.1007/s10311-021-01372-y>.
- Giraud T., Refregier G., Le Gac M., de Vienne M., Hood M.E., 2008. Speciation in fungi. *Fungal Genetics and Biology* 45: 791–802. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2008.02.001>
- Gleason F.H., Lilje O., Marano A.V., Sime-Ngando T., Sullivan B.K., Kirchmair M., Neuhauser S., 2014. Ecological functions of zoospore hyperparasites. *Front. Microbiol.* 5: 244. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00244>
- Goberna M., Verdú M. 2022. Cautionary notes on the use of co-occurrence networks in soil ecology. *Soil Biology and Biochemistry* 166:108534. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108534>
- Gonthier P., Gennaro M., Nicolotti G., 2006. Effects of water stress on the endophytic mycota of *Quercus robur*. *Fungal Divers.* 21: 69-80.
- Gross A., Holdenrieder O., Pautasso M., Queloz V., Sieber T.N., 2014. *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the causal agent of European ash dieback. *Mol. Plant Pathol.*, 15: 5-21. <https://doi.org/10.1111/mpp.12073>
- Gross J., 2016. Chemical Communication between Phytopathogens, Their Host Plants and Vector Insects and Eavesdropping by Natural Enemies. *Front. Ecol. Evol.* 4: 104. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00104>
- Grudnicki M., Tănase C., 2003. Aspecte fitopatologice privind ciupercile de pe rășinoase din unele arborete ale județului Suceava, *Analele Universității „Ștefan Cel Mare” Suceava Secțiunea Silvicultură Serie nouă - nr. 2/2003: 95-102.*
- Hagen M., Kissling W.D., Rasmussen C., De Aguiar M.A.M., Brown L.E., Carstensen D.W., Alves-Dos-Santos I., Dupont Y.L., Edwards F.K., Genini J., Guimarães P.R., Jenkins G.B., Jordano P., Kaiser-Bunbury C.N., Ledger M.E., Maia K.P., Darcie Marquitti F.M., McLaughlin Ó., Morellato L.P.C., O’Gorman E.J., Trøjelsgaard K., Tylánakis J.M., Morais Vidal M., Woodward G., Olesen J.M., 2012. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Adv. Ecol. Res.* 46, 89-210. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396992-7.00002-2>
- Hansen E., 1997. Needle and broom rusts. In: *Compendium of conifer diseases* [ed. by Hansen EM, Lewis KJ] Minnesota, USA: American Phytopathological Society Press, 51-53.
- Hanski I., 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford, University Press, Oxford.
- Hanski I., 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici*, 37: 271-280.
- Harper J.L., 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35, 244-253. <https://doi.org/10.2307/3544432>
- Haskell B., Norton B.G., Constanza R., 1992. What is ecosystem health and why should we worry about it? In *Ecosystem health*, R. Constanza, B.G. Norton, and B.D. Haskell, eds. p. 3-20. Island Press, Washington, DC.
- Helfer S., 1993. Rust fungi - a conservationist's dilemma. In: Pegler DN, Boddy L, Ing B, Kirk PM, eds. *Fungi of Euro-*

- pe: investigation, recording and conservation. Richmond, UK: Royal Botanic Gardens, Kew 287-294.
- Holdenrieder O., Pautasso M., Weisberg P.J., Lonsdale D., 2004 Tree diseases and landscape processes: the challenge of landscape pathology. *Trends Ecol. Evol.* 19: 446-452. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.06.003>
- Hosaka K., Uno K., 2012. A preliminary survey on larval diversity in mushroom fruitbodies. *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. B* 391(3): 77-85.
- Hunter P., 2009. Extended phenotype redux. How far can the reach of genes extend in manipulating 699 the environment of an organism? *EMBO Rep.* 10, 212-215. <https://doi.org/10.1038/embor.2009.18>
- Huth L., Ash G. J., Idnurm A., Kiss L., Vaghefi N., 2021. The "Bipartite" structure of the first genome of *Ampelomyces quisqualis*, a common hyperparasite and biocontrol agent of powdery mildews, may point to its evolutionary origin from plant pathogenic fungi. *Genome Biol. Evol.* 13, 1-7. <https://doi.org/10.1093/gbe/evab182>
- Inkpen A., 2019. Health, ecology and the microbiome. *eLife*: 8:e47626. DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.47626>
- Inoue T., Okane I., Ishiga Y., Degawa Y., Hosoya T., Yamaoka Y., 2019. The life cycle of *Hymenoscyphus fraxineus* on Manchurian ash, *Fraxinus mandshurica*, in Japan. *Mycoscience*, 60, 89-94. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.12.003>
- Jacobsen R.M., Kausserud H., Sverdrup-Thygesen A., Markussen Bjorbækmo M., Birkemoe T., 2017. Wood-inhabiting insects can function as targeted vectors for decomposing fungi. *Fungal Ecology* 29: 76-84. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2017.06.006>
- Jamieson D., 1995. Ecosystem health: Some preventative medicine. *Environmental Values* 4: 333-344. <https://doi.org/10.3197/096327195776679411>
- Janzen D.H., 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34, 611-612. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1980.tb04849.x>
- Jimu L., Kemler M., Mujuru L., Mwenje E., 2018. Illumina DNA metabarcoding of Eucalyptus plantation soil reveals the presence of mycorrhizal and pathogenic fungi. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 91 (2): 238-245. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpx046>
- Jonsson M., Nordlander G., 2006. Insect colonisation of fruiting bodies of the wood-decaying fungus *Fomitopsis pinicola* at different distances from an old-growth forest. *Biodivers. Conserv.* 15:295-309. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-1536-3>
- Kameniar O., Vostarek O., Mikoláš M., Svitok M., Frankovič M., Morrissey R.C., Kozák D., Nagel T.A., Dušátko M., Pavlin J., Ferenčík M., Keeton W.S., Spínu A. P., Petrítan I.C., Majdanová L., Markuljaková K., Roibu C.-C., Gloor R., Bače R., Buechling A., Synek M., Rydval M., Málek J., Begović K., Hofmeister J., Rodrigo R., Pettit J.L., Fodor E., Čada V., Janda P., Svoboda M., 2022. Synchronized Disturbances in Spruce- and Beech-Dominated Forests Across the Largest Primary Mountain Forest Landscape in Temperate Europe. Available at SSRN: <https://ssrn.com/abstract=4139034> or <https://doi.org/10.2139/ssrn.4139034>
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter, D.W., Stalpers, J.A., 2008. *Dictionary of the Fungi*. 10th edition.
- Kiss L., 2001. The role of hyperparasites in host-plant parasitic fungi relationship. Ch. 12. In Jeger, M.J., Spence, N.J. *Biotic interactions in plant-pathogen associations*. CAB International, pp: 227-236. <https://doi.org/10.1079/9780851995120.0227>
- Kolb T.E., Wagner, M.R., Covington, W.W., 1995. Forest health from different perspectives In: L. G. Eskew, comp. *Forest health through silviculture: proceedings of the 1995 National Silviculture Workshop*, Mescalero, New Mexico, May 8-11, 1995. Gen. Tech. Rep. RM-GTR-267. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station: 5-13.
- Komonen A., Puumala I., Várkonyi G., Penttilä R., 2021. Wood-decaying fungi in old-growth boreal forest fragments: extinctions and colonizations over 20 years. *Silva Fennica* vol. 55 no. 1 article id 10491. 10 p. <https://doi.org/10.14214/sf.10491>
- Kuuluvainen T., Aakala T., 2011. Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: A review and classification. *Silva Fenn.* 45: 823-841. ISSN 0037-5330. <https://doi.org/10.14214/sf.73>
- Lábusová J., Morrissey R.C., Trotsiuk V., Janda P., Bače R., Čada V., Mikoláš M., Mrhalová H., Schurman J.S., Svobodová K., Mateju L., Synek M., Svoboda M., 2019. Patterns of forest dynamics in a secondary old-growth beech-dominated forest in the Jizera Mountains Beech Forest Reserve, Czech Republic. *iForest* 12: 17-26. <https://doi.org/10.3832/for2702-011>
- Lackey R.T., 2001. Values, Policy, and Ecosystem Health: Options for resolving the many ecological policy issues we face depend on the concept of ecosystem health, but ecosystem health is based on controversial, value-based assumptions that masquerade as science. *BioScience*, 51(6): 437-443, [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0437:VPAEH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0437:VPAEH]2.0.CO;2)
- Lesica P., McCune B., Cooper S.V., Hong W.S., 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Can. J. Bot.* 69:1745-1755. <https://doi.org/10.1139/b91-222>
- Linsler S., Wolfslehner B., 2022. National Implementation of the Forest Europe Indicators for Sustainable Forest Management. *Forests* 13: 191. <https://doi.org/10.3390/f13020191>
- Lombardi F., Lasserre B., Chirici G., Tognetti R., Marchetti M., 2012. Deadwood occurrence and forest structure as indicators of old-growth forest conditions in Mediterranean mountainous ecosystems, *Écoscience*, 19:4, 344-355, <https://doi.org/10.2980/19-4-3506>
- Luick R., Hennenberg K., Leuschner C., Grossmann M., Jedicke E., Schoof N., Waldenspuhl T., 2021b. Urwälder, Naturwälder und Wirtschaftswälder im Kontext der Biodiversitätsdebatte und des Klimaschutzes. Teil 1: Funktionen für die biologische Vielfalt und als Kohlenstoffspeicher. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 53 (12), 12-25. <https://doi.org/10.1399/NuL.2021.12.01>
- Luick R., Reif A., Schneider E., Grossmann M., Fodor E., 2021a. Virgin forests at the heart of Europe - The importance, situation and future of Romania's virgin forests. *Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz* 24, Freiburg.

- Luyssaert S., Schulze E.D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B.E., Ciais P., Grace J., 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455:213-215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>.
- Manion P.D., 1991. *Tree Disease Concepts*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. 402 pp.
- Manion P.D., 2003. Evolution of concepts in forest pathology. *Phytopathology*, 93: 1052-1055. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2003.93.8.1052>
- Margulis L., Fester R., 1991. *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Medina M., Baker D.M., Baltrus D.A., Bennett G.M., Cardini U., Correa A.M.S., Degnan S.M., Christa G., Kim E., Li J., Nash D.R., Marzinelli E., Nishiguchi M., Prada C., Roth M.S., Saha M., Smith C.I., Theis K.R., Zaneveld J., 2022. Grand Challenges in Coevolution *Front. Ecol. Evol.* 9:618251. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.618251>
- Michel A.K., Winter S., 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA. *For. Ecol. Manage.* 257: 1453-1464 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.027>
- Midtgård F., Rukke F.A., Svendrup-Thygesen A., 1998. Habitat of the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae): effects of basidiocarp size, humidity and competitors. *Eur. J. Entol.* 95:559-570.
- Milgroom M.G., Cortesi P., 2004. Biological control of chestnut blight with hypovirulence: a critical analysis. *Annu. Rev. Phytopathol.* 42: 311-338. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.42.040803.140325>
- Morica S., Ginetti B., Ragazzi A., 2012. Species and organ-specificity in endophytes colonizing healthy and declining Mediterranean oaks. *Phytopathol. Mediterr.* 51: 587-598.
- Morica S., Ragazzi A., 2008. Fungal endophytes of Mediterranean oak forests: a lesson from discoloration. *Phytopathology* 98:380-386. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-4-0380>
- Morin R.S., 2020 (compiler). *Forest ecosystems health indicators*. USDA Forest Service, FS- 1151.
- Nagy T., Pfliegler W.P., Takács A., Tököllyi J., Molnár V.A., 2019: Distribution, infection rates and DNA barcoding of *Uromyces erythronii* (Pucciniaceae), a parasite of *Erythronium* (Liliaceae) in Europe. - *Willdenowia* 49: 13-20. <https://doi.org/10.3372/wi.49.49103>
- Negrean G., Anastasiu P., 2006. Invasive and potentially invasive parasite neomycetes from Romania. In: *Plant, fungal and habitat diversity investigation and conservation*, Bulgaria: Institute of Botany, Bulgarian Academy of Sciences. 514-519.
- Newcombe G., Dugan M., 2010. Fungal pathogens of plants in the Homogocene. In: Gherbavy Y, Voigt K, eds. *Molecular identification of Fungi*. Berlin, Germany: Springer Verlag, 3-34. https://doi.org/10.1007/978-3-642-05042-8_1
- Oliva, J., Boberg, J.B., Hopkins, A.J., Stenlid J., 2013. Concepts of epidemiology of forest diseases. In *Infectious forest diseases* (eds P Gonthier, G Niccolotti), pp. 1-28. Wallingford, UK: CAB International. <https://doi.org/10.1079/9781780640402.0001>
- Oltean M., Negrean G., Popescu A., Roman N., Dihoru G., Sanda V., Mihăilescu S., 1994. Lista roșie a plantelor superioare din România. Academia Română, București: 1-52.
- Panzavolta T., Bracalini M., Benigno A., Moricca S., 2021. Alien Invasive Pathogens and Pests Harming Trees, Forests, and Plantations: Pathways, Global Consequences and Management. *Forests*, 12, 1364. <https://doi.org/10.3390/f12101364>.
- Parker I.M., Gilbert G.S., 2004 The evolutionary ecology of novel plant-pathogen interactions *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 675- 700. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecosys.34.011802.132339>
- Parrett S.R., Laine A.-L., 2016. The role of hyper parasitism in microbial pathogen ecology and evolution. *ISME Journal* 10: 1815-1822. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.247>
- Piovesan G., A. Di Filippo Alessandrini A., Biondi F., Schirone B., 2005. Structure, Dynamics and Dendroecology of an Old-Growth *Fagus* Forest in the Apennines. *Journal of Vegetation Science*, 16(1), 13-28. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02334.x>
- Popa I., Badea O., Silaghi D., 2017. Influence of climate on tree health evaluated by defoliation I the ICP level I network (Romania). *iForest*; 10(3): 554-560 <https://doi.org/10.3832/for2202-009>
- Preston G.M., 2017. Profiling the extended phenotype of plant pathogens. *Molecular Plant Pathology* 18(3): 443-456. <https://doi.org/10.1111/mpp.12530>
- Proctor J.D., 1996. Whose nature? The contested moral terrain of ancient forest. In Cronor, W (ed.) *Uncommon ground: toward reinventing nature*. Norton W.W. New York, pg: 269-297.
- Pysek P., Jarosik V., Pergl J., 2011. Alien plants introduced by different pathways differ in invasion success: unintentional introductions as a threat to natural areas. *PLoS ONE* 6: e24890. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024890>
- Rapport D.J., 1992. What is clinical ecology? In *Ecosystem health*, R. Costanza, B.G. Norton, and B.D. Haskell, eds., pg. 144-156. Island Press, Washington, DC. 269 p.
- Rapport D.J., Costanza R., McMichael A.J., 1998. Assessing ecosystem health. *TREE* 13(10): 397-402. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01449-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01449-9)
- Raši R. (coord.), 2020. State of Europe's forests. Ministers Conference on the Protection of forests in Europe. FO-REST EUROPE, Liaison Unit Bratislava.
- Rassi P. Mannerkoski I., Peltonen S.-L., Alanen A., 2000. 2nd red data book of Finland. - Report, Ministry of Environment Finland.
- Remm J., Lohmus A., 2011. Tree cavities in forests-the broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management* 262: 579-585. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.028>
- Rizman J., 2014. Draft: Carpathian Red List of forest habitats. In Kadlečik (ed.) *Carpathian Red List of forest habitats*. Carpathian list of invasive alien species, draft. The State Nature Conservancy of the Slovak Republic.
- Rozenzweig M.L., 2003. Reconciliation ecology and the future of species diversity. *Oryx* 37(2): 194-205. <https://doi.org/10.1017/S0030605303000371>
- Runnel K., Miettinen O., Lohmus A., 2021. Polypore fungi as a flagship group to indicate changes in biodi-

- versity - a test case from Estonia, IMA Fung, 12, p. 2. <https://doi.org/10.1186/s43008-020-00050-y>
- Runnel K., Sell I., Lõhmus A., 2019b. Recovery of Critically Endangered bracket fungus *Amylocystis lapponica* in the Estonian network of strictly protected areas. *Oryx*, 54(4), 478-482. <https://doi.org/10.1017/S0030605319000334>
- Runnel K., Spirin V., Miettinen O., Vlasák J., Dai Y.C., Ryvarden L., Larsson K.H., 2019a. Morphological plasticity in brown-rot fungi: *Antrodia* is redefined to encompass both poroid and corticioid species. *Mycologia* 111:871-883 <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1640532>
- Sandhu S. K., Morozov A. Y., Holt R. D., Barfield M., 2021. Revisiting the role of hyperparasitism in the evolution of virulence. *Am. Nat.* 197, 216-235. <https://doi.org/10.1086/712351>
- Schickhofer M., Schwarz U., 2019. Inventory of Potential Primary and Old-Growth Forest Areas in Romania (PRIMOFARO). Identifying the largest intact forests in the temperate zone of the European Union.
- Schmid B., 1990. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evol. Trends Plants* 4, 25-34.
- Seidl R., Schelhaas M.J., Rammer W., Verkerk P.J., 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nat. Clim. Chang.* 4, 806-810. <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate2318>.
- Spake R., van der Linde S., Newton A.C., Suz L.M., Bidartondo M.I., Doncaster C.P., 2016. Similar biodiversity of ectomycorrhizal fungi in set-aside plantations and ancient old-growth broadleaved forests. *Biol. Conserv.* 194: 71-79. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.003>
- Spies T., 2004. Ecological concepts and diversity of old-growth forests. *Journal of forestry* 102(3): 13-20.
- Stamets P.E., 2005. Medicinal polypores of the forests of North America: screening for novel antiviral activity. *Int J Med Mushrooms*. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.v7.i3.210>
- Stenlid J., Gustafsson M., 2001. Are rare wood fungi threatened by inability to spread? *Ecological Bulletins* 49: 85-91
- Stenlid J., Oliva J., 2016. Phenotypic interactions between tree hosts and invasive forest pathogens in the light of globalization and climate change. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371: 20150455. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0455>.
- Stenlid J., Oliva J., Boberg J.B., Hopkins A.J.M., 2011. Emerging diseases in European forest ecosystems and responses in society. *Forests* 2: 486-504. <https://doi.org/10.3390/f2020486>
- Strogatz S.H. 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410: 268-267. <https://doi.org/10.1038/35065725>
- Sucharzewska E., Dynowska M., Ejdyś E., Biedunkiewicz A., Kubiak D., 2012. Hyperparasites of Erysiphales fungi in the urban environment. *Pol. J. Natur., Sci.* 27(3): 289-299.
- Sun J.-Z., Liu X.-Z., McKenzie E. H. C., Jeewon R., Liu J. K., Zhang X.-L., et al., 2019. Fungicolous fungi: terminology, diversity, distribution, evolution and species checklist. *Fungal Divers.* 95, 337-430. <https://doi.org/10.1007/s13225-019-00422-9>
- Tack A.J.M., Dicke M., 2013. Plant pathogens structure arthropod communities across multiple spatial and temporal scales. *Funct. Ecol.* 27, 633-645. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12087>
- Tănase C., Pop A., 2005. Red List of Romanian Macrofungi Species, Bioplatform - Romanian National Platform for Biodiversity, Editura Academiei Române, București: 101-107.
- Thompson J.N., Burdon J.J., 1992. Gene-for-gene coevolution between plants and parasites. *Nature* 360: 121-125. <https://doi.org/10.1038/360121a0>
- Tilman D., May R.M., Leman C.L., Nowak M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Toome M., Aime M.C., 2013. Pucciniomycetes. <http://tolweb.org/Pucciniomycetes/51246>.
- Vacuna V., 2022. Update: Verifying wilderness in Ukraine. European Wilderness Society, 16 April, 2022. <https://wilderness-society.org/verifying-wilderness-in-ukraine> (accessed on April 16, 2022)
- Valladares F., Gianoli E., Gómez J.M., 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol.* 176: 749-763. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x>
- Vandekerckhove K., De Keersmaecker L., Walley R., Köhler F., Crevecoeur L., Govaere L., Thomas A. Verheyen K., 2011. Reappearance of old-growth elements in lowland woodlands in northern Belgium: Do the associated species follow? *Silva Fennica* 45(5): 909-935. <https://doi.org/10.14214/sf.78>
- Vora M.N., Hannah L., Lieberman S., Vale M.M., Plowright R.K., Bernstein A.S., 2022. Want to prevent pandemics? Stop spillovers. *Nature* 505: 419-422. <https://doi.org/10.1038/d41586-022-01312-y>
- Vujanovic V., Brisson J., 2002. Microfungal biodiversity on *Fagus grandifolia* in an old-growth forest of Eastern North-America. - *Phyton (Horn, Austria)* 42(2): 315-328.
- Welsh H., 1990. Relictual Amphibians and Old-Growth Forests. *Conservation Biology - Conserv. Biol.* 4. 309-319. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00293.x>
- Westphal C.N., Tremer G., Von Oheimb J., Hansen K., Von Gadow Hardtle W., 2006. Is the reverse J-shaped diameter distribution universally applicable in European virgin beech forests? *Forest Ecology and Management* 223: 75-83. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.057>
- Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A., Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48: 607-615. <https://doi.org/10.2307/1313420>
- Yang Z., Zheng Q., Zhuo M., Zeng H.-D., Hogan J. A., Lin T.-C. 2021. A culture of conservation: how an ancient forest plantation turned into an old-growth forest reserve - The story of the Wamulin forest. *People Nat* 3:1014- 102. <https://doi.org/10.1002/pan3.10248>.