

**ТАКСОНОМІЧНА СТРУКТУРА НАСЕЛЕННЯ ОРІБАТИД (ACARI: ORIBATIDA)
ДЕРЕВНИХ МІКРООСЕЛИЩ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ**

С. Сідак^{1*}, Г. Гуштан²

*¹Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: st.sidak@gmail.com*

*²Державний природознавчий музей НАН України
вул. Театральна, 18, Львів 79008, Україна
e-mail: habrielhushtan@gmail.com*

Фундаментальні види, або т. зв. інженери екосистем, – це організми, які мають здатність суттєво змінювати середовище існування інших видів через фізичну модифікацію абіотичних (неживих) або біотичних (живих) факторів. Такі зміни можуть включати створення нових екологічних ніш або трансформацію вже існуючих. Завдяки цьому відбувається зростання різноманітності середовищ існування, що, як правило, сприяє підвищенню рівня локального біорізноманіття [20]. Одним із найяскравіших прикладів таких видів є дерева, особливо в умовах пралісових, майже незайманих екосистем. Їхня наявність сприяє формуванню унікальних деревних мікрооселищ – особливих субстратів і структур, які є осередками життя для широкого спектра рослин, грибів і тварин, зокрема, безхребетних [13].

Серед цих мешканців домінують членистоногі, які становлять найрізноманітніший компонент наземних екосистем. Значна частина таксонів членистоногих безпосередньо пов'язана з деревними мікрооселищами, що зумовлює високу спеціалізацію й адаптацію їх до конкретних екологічних умов [15].

У цій статті вперше в Україні представлено таксономічний огляд орібатидних кліщів у межах різних типів деревних мікрооселищ. Дослідження базується на матеріалах, зібраних у 2024 р. в кількох типах таких оселищ: порожнинах кореневих лап, тріщинах і отворах стовбурів, дендротельмах (водоймах у дуплах), мікрогрунті на стовбурах, а також у зламах стовбурів. Результати вказують на значну біотопічну специфічність панцирних кліщів. Загалом виявлено представників 21 родини, що становить близько третини всіх родин орібатид, відомих для Українських Карпат. Найчисленнішою виявилася родина Oribiidae, яка охоплює понад чверть загальної кількості особин, зафіксованих у досліджуваних біотопах. Водночас різні типи мікрооселищ демонструють суттєві відмінності у структурі населення: найбільшу видову різноманітність зафіксували у мікрогрунті на стовбурі дерева, тоді як найвищу щільність кліщів спостерігали у тріщинах стовбура.

Ключові слова: кліщі-орібатиди, Українські Карпати, деревні мікрооселища, біорізноманіття, старовікові ліси

Структура населення орібатидних кліщів залежить від типу лісу, а також від абіотичних факторів середовища, таких як температура, рН і вологість ґрунту [9, 12]. Крім того, орібатиди населяють не лише лісову підстилку, а й різноманітні типи мікрооселищ на поверхні, такі як мохи, лишайники та мертва деревина [13, 14, 24]. Такі мікрооселища характеризують різними екологічними умовами, зокрема, особливостями мікроклімату і наявністю кормових ресурсів [16, 22]. За результатами дослідження, викладеного у статті про мікроартроподів у заповнених детритом порожнинах дерев, представники Oribati-

да виявилися другими за чисельністю після колембол [23]. У дослідженні різних типів деревних мікрооселищ у лісах західного Ньюфаундленду (Канада) було виявлено 39 родин панцирних кліщів [9]. Польські дослідники, що вивчали преференції орібатидних і мезостегматичних кліщів серед деревних мікрооселищ та їхні трофічні зв'язки, визначили 17 родин орібатидних кліщів і встановили, що більшість родин міститься в моху букових пнів [20]. Серед праць, присвячених вивченню орібатид Карпатського регіону, є монографія В. В. Меламуда, що стосується української частини Карпат, де встановлено майже 400 видів панцирних кліщів у ґрунті й підстилці різних типів лісів [6]. Водночас дослідження таксономічної структури населення орібатид саме деревних мікрооселищ Карпат досі не проводили. Слід зазначити, що решта робіт, присвячених вивченню панцирних кліщів модельного регіону, спрямовані на іншу тематику [1, 2, 6, 15]. Це підкреслює актуальність даного дослідження.

Матеріали та методи

Вивчення таксономічної структури панцирних кліщів проводили на матеріалі, зібраному у весняно-літній період 2024 р. на ділянках, де збереглися старовікові ліси. Першою ділянкою є пралісові пам'ятки природи місцевого значення «Праліси і квазіпраліси Ганьковицького лісництва» ДП «Свалявський лісгосп», розташовані в Мукачівському районі Закарпатської області на захід від с. Ганьковиця та на схід до Полонини Боржава. Територія площею 281,0 га вкрита цінними буковими квазіпралісами та пралісами, які є осередками збереження природного біорізноманіття Закарпаття. Дана ділянка має охоронне зобов'язання відповідно до статті 53 Закону України «Про природно-заповідний фонд України», рішенням Закарпатської обласної ради від 25.02.2021 № 154 [3].

Друга ділянка розташована у Національному природному парку «Бойківщина», де збереглися старовікові ліси, представлені буковими (клас *Quercus-Fagetea Br.-Bl. et Vlieg.*, 1937) та мішаними ялицево-смереково-буковими деревостанами (порядок *Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl.*, 1939). Чисті букові ліси I–II класів бонітету (угруповання з порядку *Fagetalia sylvaticae Pawl. in Pawl., Sokol. et Wall.*, 1928) поширені на схилах хребта Бучок у Львівській області [5]. Для вивчення населення орібатид у деревних мікрооселищах смерекового старовікового лісу було обрано третю ділянку на території Карпатського національного природного парку, а саме територію Говерляньського ПОНДВ неподалік метеостанції «Пожижевська» [4]. Деревні мікрооселища відбирали за принципом наявності в них субстрату або в місці контакту з ґрунтом. Відбирали пробу субстрату об'ємом 1 дм³. За допомогою каталогу мікрооселищ [16] та за вищезгаданим принципом було підібрано 6 типів деревних мікрооселищ.

1. Порожнини в кореневих лапах (К.Л.) – природні заглибини біля основи стовбура, сформовані внаслідок росту коренів. Вони можуть бути густо вкриті мохами, не маючи при цьому ні пошкоджень, ні слідів гниття. Порожнина виникає як природний процес розвитку дерева, без ран або відкритих тріщин, і розташована в нижній частині стовбура. Було зібрано по одній пробі субстрату на кожній дослідній ділянці, крім «Карпатського» НПП. Усі проби зібрано в буковому лісі.
2. Тріщина стовбура (Т.Д.) – витягнута лінійна тріщина на стовбурі з відкритим камбієм і заболонню, яка не покрита корою (не враховували, якщо вже відбулося загоєння). Було зібрано по одній пробі субстрату з кожної дослідної ділянки, а в НПП «Бойківщина» – дві проби. Три проби з букового лісу та одна зі смерекового.

3. Отвір у стовбурі (О.С.) – частково відкрита порожнина, яка може містити трухляву деревину (не фіксували, якщо без); її мікроклімат наближений до зовнішнього середовища, а всередину можуть потрапляти опади, отвір не має контакту з ґрунтом. Було зібрано одну пробу субстрату в буковому лісі в НПП «Бойківщина».
4. Дендротельми (Д.) – вхідний і внутрішній діаметри отворів у стовбурі не відрізняються. Під час дощів вони наповнюються водою, яка згодом поступово висихає. Було зібрано одну пробу субстрату в буковому лісі з «Ганьковицького лісництва».
5. Мікроґрунт на стовбурі дерева (М.С.) – формування субстрату в кроні або на стовбурі дерев відбувається завдяки накопиченню відмерлих епіфітних мохів, лишайників, водоростей і залишків кори. Було зібрано дві проби субстрату в НПП «Бойківщина». Всі проби в буковому лісі.
6. Злам стовбура (З.С.) – оголена серцевина дерева, що виникла через злам крони або відламування однієї частини дерева, у якій починається процес розкладу деревини, поки дерево ще залишається живим. Було зібрано одну пробу субстрату в буковому лісі з «Ганьковицького лісництва».

Розбір проб проведено за допомогою стереомікроскопа Olympus SZX10 з освітлювачем Schott на фільтрувальному папері. Ідентифікацію орібатид проводили з використанням сучасних світлових мікроскопів Olympus BX51 та Leica DM6 B. Наведене мікроскопічне обладнання входить до складу Центру колективного користування науковими приладами «Педобіологія» ДПМ НАНУ. Ідентифікацію панцирних кліщів здійснювали з використанням актуальних ключів [7, 8, 25]. Загалом опрацьовано 11 проб субстрату (від 1 до 4 проб для кожного мікрооселища) й ідентифіковано до рівня родин майже 360 особин кліщів. Розрахунки та візуалізація даних відбувалися з використанням комп'ютерної програми Microsoft Excel згідно з загальноприйнятими методиками [19].

Результати і їхнє обговорення

Таксономічна репрезентативність орібатидних кліщів деревних мікрооселищ старовікових лісів Українських Карпат залежить від специфічності умов досліджуваного регіону і типів деревних мікрооселищ. Визначальною особливістю тут виступає спектр едафічних і флористичних характеристик екосистем, сформованих старовіковими лісами, які характеризуються деревами похилого віку, складними структурами та багатим біорізноманіттям [21]. У результаті проведених досліджень у деревних мікрооселищах старовікових лісів ми відмітили представників 21 родин панцирних кліщів (див. таблицю). Це становить майже 30 % усіх родин орібатид, відмічених для території Українських Карпат [6]. Із них найчисленнішою виявилася родина Orpidae.

Частка Orpidae серед виявлених орібатид у деревних мікрооселищах старовікових лісів Українських Карпат становить 21 % від загальної чисельності. Показники загальної чисельності (щільності) орібатид у різних типах мікрооселищ варіюють у межах від 13 до 122 екз. на dm^3 (див. рисунок). Якісні та кількісні показники репрезентативності родин панцирних кліщів демонструють їхню біотопічну специфічність, яка свідчить про гетерогенність умов деревних мікрооселищ. Це означає, що різні типи досліджуваних мікрооселищ мають специфічну структуру населення орібатид на рівні родин.

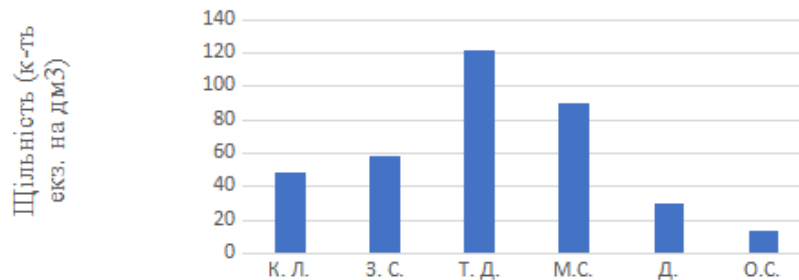
Порожнини в корневих лапах населяє 7 родин орібатид. Найчисленнішими є представники родини Orpidae, частка яких становить 50 % від загальної чисельності. Значно меншою є частка родини Nothridae – майже 21 %. Менш репрезентована родина

Cepheidae з показником приблизно 10,50 %. Родина Euphthiracaridae становить 8,33 % від загальної чисельності. Нечисленними в цьому мікрооселищі є родини Oribatellidae (6,25 %), Ceratozetidae і Brachychthoniidae (по 2 % кожна). У даному типі мікрооселищ встановлено щільність населення орібатид на рівні 48 особин на дм³.

Репрезентативність родин орібатид (% від загальної чисельності в біотопі)
у деревних мікрооселищах старовікових лісів Українських Карпат

№ п/п	Родини	Типи мікрооселищ					
		К.Л.	З.С.	О.С.	М.С.	Т.Д.	Д.
1	Brachychthoniidae	2,08	–	–	–	–	–
2	Nothridae	20,83	–	–	4,82	–	–
3	Carabodidae	–	20,69	7,69	1,20	9,83	3,33
4	Damaeidae	–	–	7,69	4,82	7,38	–
5	Euphthiracaridae	8,33	3,45	–	–	0,82	3,33
6	Phthiracaridae	–	1,72	–	–	18,03	6,67
7	Galumnidae	–	13,80	–	–	0,82	–
8	Cepheidae	10,43	–	–	–	22,13	–
9	Ceratozetidae	2,08	–	–	–	–	6,67
10	Chamobatidae	–	3,45	7,69	8,44	9,84	13,33
11	Oribatellidae	6,25	–	–	24,10	–	–
12	Schelorbitidae	–	1,72	–	–	–	–
13	Tectocepheidae	–	–	7,69	1,20	–	–
14	Oppiidae	50,00	1,72	15,38	37,35	0,82	50,00
15	Quadropiidae	–	–	–	1,20	–	–
16	Achipteriidae	–	53,45	–	2,41	–	6,67
17	Liacaridae	–	–	–	2,41	10,66	–
18	Caleremaeidae	–	–	–	–	19,67	–
19	Steganacaridae	–	–	30,78	7,23	–	–
20	Mycobatidae	–	–	–	1,20	–	3,33
21	Suctobelbidae	–	–	23,08	3,62	–	6,67

Примітка: Зібраний матеріал кліщів узагальнено по типах мікрооселищ: Т.Д. – тріщина дерева, К.Л. – порожнини в кореневих лапах, О.С. – отвір у стовбурі, М.С. – мікрогрунт на стовбурі дерева, Д. – дендротельма, З.С. – злам стовбура (див. підрозділ «Матеріали та методи»)



Щільність орібатид у деревних мікрооселищах старовікових лісів Українських Карпат

У зламі стовбура виявлено 8 родин панцирних кліщів. Домінують представники родини Achipteriidae з часткою майже 54 %. Менше представлена родина Carabodidae – приблизно 21 %. Родина Galumnidae становить майже 14 % від загальної чисельності. Нечисленними є родини Euphthiracaridae, Chamobatidae (по 3,5 %) та Phthiracaridae, Schelorbitidae і Oppiidae (під 2 % кожна). У даному типі мікрооселищ щільність населення орібатид дорівнює 58 особин на дм³.

В отворі стовбура виявлено 7 родин орібатид. Найчисленнішою є родина Steganacaridae з часткою майже 31 %. Родина Suctobelbidae на другому місці за чисельністю – 23 %, а на третьому Oppiidae – 15,4 %. Менше, але рівномірно представлені Chamobatidae, Тес-

tocerphidae, Carabodidae і Damaeidae – по 7,7 %. У даному типі мікрооселищ встановлено найменшу щільність населення орібатидних кліщів – 13 особин на дм^3 .

У мікрогрунті на стовбурі дерева виявлено найбільшу кількість родин – 13. Домінує родина Орпіїдає з часткою 37,4 %. На другому місці родина Орібателлідає – 24 %. Менш репрезентовані родини Chamobatidae з показником майже 8,5 % і Steganacaridae – 7,2 %. Родини Nothridae і Damaeidae становлять приблизно по 5 % від загальної чисельності кожна. Нечисленими в цьому мікрооселищі є родини: Suctobelbidae (3,6 %), Achipteridae і Liacaridae (по 2,4 % кожна), Quadropriidae, Tectocerphidae, Carabodidae і Mucobatidae (по 1,2 % кожна). При цьому щільність населення не є найбільшою, вона становить 83 особини на дм^3 .

Тріщини стовбура – це друге за кількістю представлених родин мікрооселище, де виявлено представників із 10 родин. Найвищу чисельність мають родини Cerphidae (22 %) і Caleremaeidae (майже 20 %). Значну частку становлять Phthiracaridae (18 %) і Liacaridae (10,6 %). Менше представлені родини Carabodidae і Chamobatidae – приблизно по 10 %. Родина Damaeidae становить 7,4 %. Нечисленими (<1 %) є родини Euphthiracaridae, Galumnidae і Орпіїдає. Також цей тип мікрооселищ займає перше місце за щільністю населення – 122 особини на дм^3 .

Дендротельми представлені 9 родинами орібатид. Найчисленнішою є родина Орпіїдає з часткою 50 %. Родина Chamobatidae становить 13 %, а Ceratozetidae, Achipteridae, Suctobelbidae і Phthiracaridae – по 6,7 %. Нечисленими (3,3 %) є родини Carabodidae, Euphthiracaridae, Mucobatidae. У даному типі деревних мікрооселищ відзначено щільність орібатидних кліщів на рівні 30 особин на дм^3 .

Отже, у деревних мікрооселищах старовікових лісів Українських Карпат виявлено представників 21 родини панцирних кліщів, що становить майже 30 % усіх родин орібатид, відмічених для даної території. Найчисленнішою виявилася родина Орпіїдає, частка якої у досліджуваній фауні становить майже 21 % від загальної чисельності орібатид. Такий важливий показник як щільність населення орібатид у різних типах мікрооселищ варіює в межах від 13 до 122 екз./ дм^3 , що свідчить про значну диференціацію умов існування цих організмів.

Найбільшу кількість родин (13) виявлено в мікрогрунті на стовбурі дерева, що вказує на сприятливі умови для орібатид у цьому типі мікрооселища. Найвищу щільність населення орібатид (122 особин/ дм^3) зафіксовано у тріщинах стовбура, які, вірогідно, мають важливе значення для забезпечення вертикальних міграцій панцирних кліщів.

Отримані якісні та кількісні показники репрезентативності родин орібатид можуть вказувати на їхню біотопічну специфічність і гетерогенність умов деревних мікрооселищ, а також на адаптацію цих організмів до різноманітних екологічних умов. Різні типи досліджуваних мікрооселищ мають специфічну структуру населення орібатид на рівні родин, що спонукає до збереження різноманітності деревних мікрооселищ для підтримання біорізноманіття панцирних кліщів у старовікових лісах Українських Карпат.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гуштан Г. Г., Гуштан К. В. Панцирні кліщі (Acari: Oribatida) ксерофітних та петрофітних лук Карпатського біосферного заповідника (ботанічні заказники «Чорна гора» та «Юлівська гора») // Природа Карпат. 2019. № 1. С. 58–61.
2. Гуштан Г. Г., Гуштан К. В. Панцирні кліщі (Oribatida) заплачних лук Закарпатської низовини // Укр. ентомол. журнал. 2020. № 1–2 (18). С. 41–47. DOI: <https://doi.org/10.15421/282006>

3. Департамент екології та природних ресурсів Закарпатської ОДА. Праліси та квазіпраліси Ганьковицького лісництва. Пралісова пам'ятка природи місцевого значення [online]. 2021. URL: <https://www.ecozakarpat.net.ua/parks/pralisova-pamiatka-prirodi-mistsievogho-znachiennia-pralisi-ta-kvazipralisi-gankovitskogho-lisnitstva> [Дата звернення: 20 березня 2025 р.].
4. Максимюк Г. В., Притула І. М., Сенчина Б. В. Пралісові екосистеми Чорногори (у межах Карпатського НПП): сучасний стан, шляхи використання і збереження // Фіз. географія та геоморфологія. 2017. Вип. 3 (87). С. 87.
5. Марискевич О. Г., Земан В. В. Старовікові ліси на території НПП «Бойківщина» (Українські Карпати) // Старовікові ліси як модель відновлення функціональної суті карпатських лісів: тези доп. міжнар. наук.-практ. конф. (23–24 червня 2021 р.). Львів, 2021. С. 46.
6. Меламуд В. В. Панцирные клещи Украинских Карпат. Львов, 2003. 152 с.
7. Павличенко П. Г. Определитель цератозетоидных клещей (Oribatei, Ceratozetoidea) Украины. К.: Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена, 1994. 143 с.
8. Сергиенко Г. Д. Фауна Украины. Т. 25. Клещи. Вып. 21. Низшие орибатиды. К.: Наук. думка, 1994. 203 с.
9. Bluhm C., Scheu S., Maraun M. Temporal fluctuations in oribatid mites indicate that density-independent factors favour parthenogenetic reproduction // Exp. Appl. Acarol. 2016. Vol. 68. P. 387–407.
10. Dunger W., Fiedler H. J. (Hrsg.). Methoden der Bodenbiologie. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1997. 539 S.
11. Dwyer E., Larson D. J., Thompson I. D. Les oribates (Acari) des forêts de sapins [*Abies balsamea* (L.)] dans l'ouest de l'île de Terre-Neuve // Can. Entomol. 1997. Vol. 129. P. 151–170.
12. Erdmann G., Scheu S., Maraun M. Regional factors rather than forest type drive the community structure of soil living oribatid mites (Acari, Oribatida) // Exp. Appl. Acarol. 2012. Vol. 57. P. 157–169.
13. Frahm J. P. Biologie der Moose. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 2001.
14. Huhta V., Siira-Pietikainen A., Penttinen R. Importance of dead wood for soil mite (Acarina) communities in boreal old-growth forests // Soil Org. 2012. Vol. 84. P. 499–512.
15. Hushtan H. H., Hushtan K. V., Glotov S. V. Checklist of oribatid mites (Acari, Oribatida) of the Transcarpathian lowland, Ukraine // Persian J. Acarol. 2021. Vol. 10 (4). P. 371–402. <https://doi.org/10.22073/pja.v10i4.68186>
16. Kraus D., Bütler R., Krumm F. et al. Catalogue of tree microhabitats – Reference field list // Integrate+ Tech. Pap. 2016. 16 p.
17. Lachat T., Wermelinger B., Gossner M. M. et al. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests // Ecol. Indic. 2012. Vol. 23. P. 323–331.
18. Larrieu L., Pailletc Y., Winterd S. et al. Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization // Ecol. Indicators. 2018. Vol. 84. P. 194–207.
19. Magurran A. E. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing Company, 2004. 256 p.
20. Seniczak S., Graczyk R., Seniczak A. et al. Microhabitat preferences of Oribatida and Mesostigmata (Acari) inhabiting lowland beech forest in Poland and the trophic interactions between these mites // Eur. J. Soil Biol. 2018. Vol. 87. P. 25–32. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2018.04.004.
21. Spracklen B., Spracklen D. V. Determination of Structural Characteristics of Old-Growth Forest in Ukraine Using Spaceborne LiDAR // Remote Sens. 2021. Vol. 13. P. 1233. DOI: 10.3390/rs13071233.

22. *Thakur M. P., Bakker E. S., Veen C., Harvey J. A.* Climate extremes, rewilding and the role of microhabitats // *One Earth*. 2020. Vol. 2. P. 506–509.
23. *Weber M. L., Zotz G.* Detritus-filled crotches – an overlooked tree-related microhabitat in Central Europe // *Eur. J. Entomol.* 2024. Vol. 121 (5). P. 31–36. DOI: 10.14411/eje.2024.005.
24. *Wehner K., Schuster R., Simons N. K.* et al. How land-use intensity affects sexual and parthenogenetic oribatid mites in temperate forests and grasslands in Germany // *Exp. Appl. Acarol.* 2021. Vol. 83. P. 343–373.
25. *Weigmann G.* Acari, Actinochaetida Hornmilben (Oribatida). Keltern: Goecke & Evers, 2006. 520 p.

Стаття надійшла до редакції 10.04.25

доопрацьована 07.06.25

прийнята до друку 09.06.25

TAXONOMIC STRUCTURE OF ORIBATIDA MITE (ACARI: ORIBATIDA) POPULATIONS IN TREE-RELATED MICROHABITATS OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

S. Sidak¹, H. Hushtan²

¹*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: St.sidak@gmail.com*

²*State Museum of Natural History, NAS of Ukraine
18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine*

Ecosystem engineers, or foundational species, are organisms that significantly alter habitats by physically modifying abiotic or biotic conditions for other species. These modifications often lead to an increase in habitat heterogeneity, which typically results in higher levels of local biodiversity [20]. A prominent example of such species is trees, particularly within primeval forest ecosystems. These environments host a variety of tree-related microhabitats – unique substrates and structures that provide living conditions for numerous species of plants, animals, and fungi [13].

Arthropods represent the most diverse component of terrestrial ecosystems, with many taxa specifically associated with tree microhabitats [15]. Their abundance and specialization contribute significantly to the complexity of forest ecosystems.

This study is the first in Ukraine to describe the taxonomic structure of oribatid mites across various types of tree microhabitats. The research is based on material collected in 2024 from root buttress cavities, bark fissures and trunk holes, dendrotelms (tree water pools), trunk microsoil, and broken tree trunks. The results reveal a high degree of habitat specificity among armored mites. A total of 21 families were identified, representing approximately one-third of all oribatid families known in the Ukrainian Carpathians. The most abundant family was Oppiidae, comprising over one-quarter of all mites recorded in the studied microhabitats.

Moreover, different microhabitats showed marked differences in mite population structure: the highest species diversity was found in trunk microsoil, whereas the highest individual density was observed in bark fissures.

Keywords: oribatida mites, Ukrainian Carpathians, tree-related microhabitats (TreMs), biodiversity, old-growth forests