

УДК 631.467:630\*181.9:[504.5:546.3]

## РОЛЬ КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКОВ В ВЫЖИВАНИИ ПОЧВЕННОЙ МАКРОФАУНЫ НА ЗАГРЯЗНЕННЫХ МЕТАЛЛАМИ ТЕРРИТОРИЯХ СРЕДНЕГО УРАЛА<sup>1</sup>

© 2024 г. Е. Л. Воробейчик<sup>а, \*</sup>, А. И. Ермаков<sup>а</sup>, М. Е. Гребенников<sup>а</sup>, Д. В. Нестеркова<sup>а</sup>, М. П. Золотарев<sup>а</sup>, А. Н. Созонтов<sup>а</sup>

<sup>а</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202, Екатеринбург, 620144, Россия

\*E-mail: ev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 31.01.2024

После доработки 22.05.2024

Принята к публикации 08.07.2024

На фоновой и загрязненной территории сравнивали почвенную макрофауну трех микростаций — внутри валежных стволов лиственных деревьев (липа, осина) последних стадий разложения, под стволами и вне влияния стволов (стандартные почвенные пробы). Анализировали состав макрофауны на двух уровнях — надвидовых таксонов и видов для нескольких таксоценов (дождевые черви, многоножки, паукообразные, жуличицы, шелкуны, моллюски). Работа проведена в елово-пихтовых лесах южной тайги, в районе действия выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. На уровне надвидовых таксонов состав макрофауны мало различается между разлагающимися стволами и стандартными почвенными пробами. На уровне видов разница между микростациями зависит от конкретного таксоценона — видовой состав валежных стволов либо почти совпадает со стандартными пробами (моллюски), либо специфичен (шелкуны), либо более разнообразен (многоножки, паукообразные, жуличицы), либо редуцирован из-за выпадения определенной экологической группы (дождевые черви). Ординация микростаций по обобщенному списку видов для исследованных таксоценов совпадает с ординацией по составу макрофауны на уровне надвидовых таксонов. Общая плотность и обилие большинства групп почвенной макрофауны выше в стволах по сравнению со стандартными пробами. На фоновой территории разница особенно контрастна (в 2–6 раз) для дождевых червей, сенокосцев, литобиид, растительных клопов, жуличиц, личинок хирономид. На загрязненных участках разница выражена значительно сильнее: для дождевых червей составляет 70 раз, моллюсков — 30 раз, клопов — 10 раз, личинок чешуекрылых — 7 раз, пауков — 5 раз, диплопод — 4 раза. Преимущественное обитание почвенной макрофауны в валежных стволах на загрязненной территории может быть связано со значительно меньшим содержанием в разлагающейся древесине потенциально токсичных металлов по сравнению с лесной подстилкой: для Pb разница составляет 85 раз, Fe — 77 раз, Cu — 25 раз, Cd — 2.6 раза, Zn — 1.7 раза. Таким образом, негативное влияние загрязнения на почвенную макрофауну менее выражено в разлагающихся стволах деревьев по сравнению со стандартными почвенными пробами.

*Ключевые слова:* тяжелые металлы, медеплавильный завод, промышленное загрязнение, токсическая нагрузка, разлагающиеся валежные стволы, почвенные беспозвоночные, биоразнообразие, устойчивость

DOI: 10.31857/S0024114824040019, EDN: PDSMVN

С точки зрения почвенных зоологов, лесные экосистемы отличаются от травяных, помимо всего прочего, постоянным поступлением на поверхность почвы значительного количества мертвого органического вещества в виде крупных древесных остатков (КДО). В процессе разложения упавшие стволы деревьев образуют континуум между еще различимыми остатками древесины и бесструктурным веществом органического горизонта почв (Harmon et al., 1986). Поэтому неудивительно, что многие

типично почвенные обитатели могут быть обнаружены внутри разлагающихся валежных стволов. Однако почвенные зоологи часто априори исключают КДО при обследовании почвенной фауны, что может приводить к смещению оценок обилия и разнообразия почвенных беспозвоночных в лесах. Лишь относительно недавно появились предложения включать КДО в процедуры оценки численности и разнообразия почвенных беспозвоночных, по крайней мере,

<sup>1</sup> Материал собран при финансовой поддержке РФФИ (проект 2018-04-00160), анализ данных и подготовка статьи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект 122021000076-9).

в отношении некоторых таксонов (Гераськина, 2016а; Ashwood et al., 2019).

Многочисленные исследования продемонстрировали, что КДО в лесу — это «горячие точки» биоразнообразия, убежища от действия неблагоприятных условий для многих групп организмов: грибов (Parisi et al., 2018; Mikryukov et al., 2021), сосудистых растений (Khanina, Bobrovsky, 2021), насекомых (Parisi et al., 2018), амфибий (Kluber et al., 2009) и др. Высокое видовое разнообразие и обилие в пределах этой микростации продемонстрировано и для почвенных беспозвоночных: микроартропод (Huhta et al., 2012; Raymond-Léonard et al., 2020), моллюсков (Kappes et al., 2009; Kemencei et al., 2014), многоножек (Jabin et al., 2004; Topp et al., 2006; Kappes et al., 2009; Persson et al., 2013; Zuo et al., 2014), мокриц (Jabin et al., 2004; Topp et al., 2006; Kappes et al., 2009; Zuo et al., 2014), дождевых червей (Гераськина, 2016б; Römbke et al., 2017; Гераськина, Шевченко, 2018; Ashwood et al., 2019). Считается, что функции КДО как убежищ, по сравнению с окружающими пространствами, обусловлены: 1) более благоприятным микроклиматом из-за сглаживания колебаний влажности и температуры (Harmon et al., 1986; Kluber et al., 2009), хотя это не всегда подтверждается инструментальными измерениями (Naughian, Frego, 2017); 2) повышенной концентрацией трофических ресурсов за счет доступного органического вещества (Harmon et al., 1986); 3) более благоприятными кислотнo-основными свойствами вследствие высокого содержания обменных оснований (Kappes et al., 2007).

Эти наблюдения дают основания предполагать значительную роль КДО в сохранении почвенной фауны на территориях, которые в течение длительного времени подвергались сильному промышленному загрязнению. Потенциально токсичные металлы в высоких концентрациях губительны для многих групп почвенной макрофауны (Bengtsson, Tranvik, 1989), из-за чего непосредственно вблизи металлургических предприятий почва превращается в почти полностью дефаунированный субстрат (Воробейчик и др., 2012; Воробейчик и др., 2019; Vorobeichik et al., 2022). Однако было бы неправильным считать техногенные пустоши гомогенными по условиям обитания почвенных животных. Ранее мы обнаружили, что роль своеобразных островков безопасности на пустошах могут играть разлагающиеся валежные стволы деревьев (Воробейчик и др., 2020). В частности, было установлено обитание внутри КДО дождевых червей и моллюсков, хотя в стандартных почвенных пробах на этих участках они отсутствовали. Настоящее исследование продолжает анализ этого феномена.

Цитированная работа носила предварительный характер, поскольку: 1) мы не сравнивали обитающую в КДО почвенную макрофауну загрязненных участков с фоновыми; 2) анализ населения беспозвоночных был выполнен только на уровне крупных надвидовых таксонов; 3) не было проанализировано

содержание металлов в КДО. Из-за этих обстоятельств остались открытыми несколько вопросов: 1) как меняется состав макрофауны КДО при переходе от фоновых участков к загрязненным? 2) насколько своеобразен видовой состав макрофауны в КДО по сравнению с почвой и лесной подстилкой? 3) отличаются ли КДО от лесной подстилки и почвы по величине токсической нагрузки? Цель данной работы — найти ответы на данные вопросы. Мы тестировали гипотезу о существенно меньшей токсичности субстрата внутри разлагающихся валежных стволов по сравнению с лесной подстилкой, что делает возможным обитание в них относительно чувствительных к загрязнению групп (видов) макрофауны, исчезнувших в других микростациях техногенной пустоши.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

*Район исследований* расположен в южной тайге, на границе западного и восточного макросклонов Урала. Климат соответствует категории Dfb по классификации Кёппена—Гейгера (Peel et al., 2007) — континентальный, гумидный, с теплым летом; среднегодовая температура воздуха составляет +2.0 °С, сумма осадков — 550 мм. Работы проведены на западном макросклоне, где до начала промышленного освоения территории около 300 лет назад преобладали елово-пихтовые леса с участием видов неморальной флоры. Сейчас, помимо них, значительные площади также занимают производные березовые и осиновые леса. В напочвенном покрове доминируют кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), щитовник (*Dryopteris* spp.), вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), живучка ползучая (*Ajuga reptans* L.), двулепестник альпийский (*Circaea alpina* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) и ясколка малоцветковая (*Cerastium pauciflorum* Steven ex Ser.) (Воробейчик и др., 2014). Почвенный покров сложен дерново-подзолистыми почвами, буроземами и серыми лесными почвами (Albic Retisols, Stagnic Retisols, Leptic Retisols, Naplic Cambisols, Retic Phaeozems по World Reference Base) (Korkina, Vorobeichik, 2021).

Представлены три формы гумуса системы Мюллер (Mesomull, Oligomull, Dysmull) и две формы гумуса системы Модер (Hemimoder и Eumoder) с доминированием Dysmull (Korkina, Vorobeichik, 2021). Такой спектр свидетельствует о высокой активности крупных почвенных детритофагов, активно перерабатывающих растительный опад. Эта группа (в том числе фитосапрофаги) в районе исследований включает дождевых червей, энхитрид, личинок длинноусых двукрылых, элатерид и моллюсков с численными преобладанием первых двух таксонов. Особенностями почвенной макрофауны района, по сравнению с расположенными западнее и южнее регионами, можно считать очень низкое обилие мокриц, диплопод

и лесных тараканов, а также отсутствие среди дождевых червей типичных норников (Vorobeichik et al., 2021; Vorobeichik et al., 2022).

Наша работа посвящена анализу последствий загрязнения среды атмосферными выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного на окраине г. Ревды Свердловской обл. (в 50 км к западу от Екатеринбурга, N56°50'37", E59°52'44"). Завод функционирует с 1940 г. и до недавнего времени был одним из крупнейших точечных источников промышленного загрязнения в России. Специфика негативного действия его выбросов, как и других металлургических заводов с первичной плавкой цветных металлов, заключается в усилении токсического действия потенциально токсичных металлов (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg и др.) и металлоидов (As) из-за подкисления почв, вызванного эмиссией газообразных соединений серы, азота и фтора.

Валовой выброс СУМЗ был максимальным в середине 1970-х гг., достигая 350 000 т год<sup>-1</sup>, а затем постепенно снижался: в 1980 г. он составлял 225 000 т, в 1990 г. — 148 000 т, в 2000 г. — 63 000 т, в 2004 г. — 28 000 т, а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. и до настоящего времени — всего около 3 000—5 000 т год<sup>-1</sup> (Vorobeichik, Кайгородова, 2017). Несмотря на снижение выбросов, на близко расположенных к заводу участках сохраняется высокий уровень загрязнения почв (Vorobeichik, Кайгородова, 2017; Korkina, Vorobeichik, 2018). Содержание металлов в лесной подстилке в 0.5—3 км к западу от СУМЗ, по данным 2016 г., составляло (мг кг<sup>-1</sup>): Cu — 3484, Pb — 2462, Cd — 17, Zn — 650, что превышало фоновые значения в 93, 37, 7 и 3 раза соответственно; pH подстилки был снижен по сравнению с фоновым уровнем (5.9) на единицу (Korkina, Vorobeichik, 2018).

Многолетнее воздействие выбросов СУМЗ кардинально изменило структуру и функционирование лесных экосистем. Среди основных изменений почв и почвенной биоты следует обратить внимание на разрушение почвенных агрегатов (Korkina, Vorobeichik, 2016), увеличение кислотности и снижение насыщенности обменного комплекса кальцием и магнием (Vorobeichik, Кайгородова, 2017), увеличение мощности лесной подстилки (Vorobeichik, 1995), смещение спектра форм гумуса от зоогенных к неззоогенным формам вплоть до перехода к крайней в ряду биологической активности формы Eumor (Korkina, Vorobeichik, 2018; Korkina, Vorobeichik, 2021), снижение общей трофической активности почвенных детритофагов (Vorobeichik, Бергман, 2020; Vorobeichik, Bergman, 2021), торможение микробальной деструкции органического вещества (Vorobeichik, 2007; Vorobeichik, Пищулин, 2011), исчезновение нескольких таксонов макрофауны, прежде всего, дождевых червей (Vorobeichik и др., 2012; Vorobeichik и др., 2019), а также тесно связанного с ними крота (Нестеркова, 2014; Vorobeichik,

Нестеркова, 2015), уменьшение обилия и разнообразия почвенной микрофлоры (Mikryukov, Dulya, 2017; Mikryukov et al., 2020). Эти изменения обусловлены как прямым токсическим действием металлов, так и трансформацией среды обитания, в первую очередь из-за угнетения древесного и травяно-кустарничкового ярусов (Vorobeichik и др., 2014). Непосредственно вблизи завода в напочвенном покрове сохраняются лишь 5—7 устойчивых видов (полевика тонкая (*Agrostis capillaris* L.), щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa* P. Beauv.), коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv.), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), чина весенняя (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусника обыкновенная (*V. vitis-idaea* L.)) из 85, произрастающих на фоновой территории (Vorobeichik и др., 2014). Еще одно последствие загрязнения среды — снижение скорости разложения древесины (Бергман, Vorobeichik, 2017; Dulya et al., 2019).

Восстановление экосистем после снижения выбросов СУМЗ в последнее десятилетие затронуло далеко не все компоненты биоты. В первую очередь оно выражено для групп, напрямую не связанных с почвой, в частности эпифитных лишайников (Михайлова, 2020; Михайлова, 2022), эпиксильных мхов (Трубина и др., 2022), насекомых-филлофагов (Бельская, 2018), моллюсков травостоя (Нестерков, Гребенников, 2020; Нестерков, 2022), птиц (Бельский, Ляхов, 2021; Belskii, Lyakhov, 2022), мелких млекопитающих (Мухачева, 2021). Начальные этапы восстановления отмечены и для почвенной фауны: ближе к заводу сдвинулась область распространения дождевых червей и моллюсков (Vorobeichik и др., 2019), а также крота (Vorobeichik, Нестеркова, 2015). Кроме того, на загрязненной территории появились формы гумуса, свидетельствующие о реколонизации ранее дефаунированных почв макрофауной (Korkina, Vorobeichik, 2021; Vorobeichik, Korkina, 2023). Эти изменения совпадают с восстановлением исходного уровня кислотности почв, что ведет к снижению подвижности и, соответственно, токсичности металлов (Vorobeichik, Кайгородова, 2017).

Сбор почвенной макрофауны проведен в июне—августе 2020 г. в двух зонах загрязнения — фоновой (два участка — в 30 км и 11 км к западу от СУМЗ) и импактной (1—2 км), в елово-пихтовых лесах. В ходе маршрутного обследования участка размером около 2×2 км произвольно выбирали разлагающиеся валежные стволы деревьев, удовлетворяющие следующим критериям: 1) вид дерева — осина (*Populus tremula* L.) или липа (*Tilia cordata* Mill.); 2) диаметр фрагмента в комлевой части — не менее 10 см, длина — не менее 3 м; 3) ствол частично погружен в подстилку и минеральные горизонты почвы, но не более чем на половину диаметра; 4) четвертая стадия разложения по 5-балльной шкале (Бергман, Vorobeichik, 2017), т. е. кора сохранилась частично, древесина

расслаивающаяся, с измененным цветом, легко поддается проникновению ножа, но сердцевина ствола относительно крепкая; 5) отсутствуют видимые следы пожара; 6) отсутствуют колонии муравьев в месте отбора пробы; 7) отсутствуют другие крупные древесные остатки хотя бы с одной стороны на расстоянии не менее 10 м.

Сбор проб проводили следующим образом. При помощи ручной пилы аккуратно выпиливали фрагмент валежа длиной около 0.4 м, рулеткой измеряли его длину (точность 1 см), а также длину окружности большего и меньшего торцов (точность 1 см). Объем фрагмента вычисляли по формуле для усеченного конуса. Пробу переключали в пластиковый контейнер, что обеспечило минимальные механические нарушения при транспортировке. Разбор проб проводили в лаборатории послойно: вначале с помощью ножа и пинцета снимали отстающую кору, затем вручную разбирали древесные волокна. Если сердцевина оставалась очень прочной и, соответственно, не заселенной почвенными беспозвоночными, ее не разбирали. В этом случае учитывали объем только разобранный части (как разницу исходного объема фрагмента и объема неразобранной части, который также вычисляли по формуле для усеченного конуса).

Одновременно отбирали два стандартных почвенных монолита размером 20×20 см и глубиной около 25–30 см: один — непосредственно под стволом, другой — на удалении 5–8 м от ствола. В последнем случае место выбирали так, чтобы монолит не соприкасался с другими видимыми или захороненными в почве КДО. Почвенные монолиты отбирали в пластиковые пакеты, отдельно лесную подстилку и органоминеральный горизонт, затем вручную разбирали в лаборатории. До разбора все пробы хранили в кондиционируемой комнате при температуре 12 °C не более 5 дней.

К макрофауне (мезофауна по М. С. Гилярову) относили беспозвоночных, различимых невооруженным глазом, которых можно было отобрать вручную с помощью пинцета, за исключением микроартропод. В данном случае мы не использовали «стандартные» размерные пороги в 10 мм по длине тела или 2 мм по его ширине, поэтому учитывали энхитреид, которые занимают промежуточное положение между макро- и мезофауной. Всех найденных беспозвоночных фиксировали в 70%-ном спирте. Не учитывали экзувии беспозвоночных и явно случайные находки, например имаго чешуекрылых.

Плотность беспозвоночных рассчитывали с учетом объема разобранный фрагмента ствола и пересчитывали в экз./дм<sup>3</sup>. В этой же размерности выражена плотность макрофауны в стандартных почвенных монолитах (их глубина принята равной 25 см, т. е. объем монолита равен 10 дм<sup>3</sup>). Средний объем разобранных фрагментов стволов в фоновой зоне составил (среднее ± ошибка) 8.86±1.67 дм<sup>3</sup>, в импактной — 8.76±0.76 дм<sup>3</sup> (различия статистически

незначимы, *t*-критерий равен 0.06, *p* = 0.951). Обилие беспозвоночных в разных слоях (кора и древесина, подстилка и органоминеральный горизонт) суммировали в пределах каждой пробы. В общую плотность педобионтов не включили пустые коконы дождевых червей (чтобы избежать двойного учета этой группы), а также муравьев и имаго двукрылых (поскольку ручная выборка не позволяет корректно оценить численность этих групп).

Всего было проанализировано 25 фрагментов валежных стволов: 8 — в фоновой зоне, 17 — в импактной; с учетом стандартных почвенных монолитов — 75 проб.

*Камеральная обработка* включала разделение беспозвоночных (всего около 6.4 тыс. экз.) на крупные надвидовые таксоны, а также видовую диагностику нескольких групп: дождевых червей, многоножек, пауков, сенокосцев, моллюсков, шелконов, имаго жулиц.

Видовую идентификацию половозрелых дождевых червей проводили по определителю (Всеволодова-Перель, 1997). При известной региональной фауне в большинстве случаев было возможным определение до вида также ювенильных (беспоясковых) особей. Для этого были использованы внешние признаки (окраска, форма простомиума, расположение щетинок) и также признаки внутреннего строения (форма нефридиальных пузырьков, наличие и локализация дивертикулов). Для определения пауков использовали электронный ресурс Spiders of Europe ([www.araneae.nmbe.ch](http://www.araneae.nmbe.ch)), других беспозвоночных — региональные определительные ключи (Farzalieva, Eshunin, 2000; Sysoev, Schileyko, 2009; Фарзалиева, 2009). Видовые названия уточнены по базе GBIF Backbone Taxonomy ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)).

*Химические анализы.* Образцы древесины (без коры) из разобранных фрагментов, лесной подстилки и минерального горизонта почв измельчали на лабораторной мельнице (MF10, IKA, Германия) и просеивали через сито с диаметром отверстий 2 мм. Содержание кислоторастворимых форм макроэлементов (Ca, Mg) и потенциально токсичных металлов (Mn, Fe, Cu, Pb, Zn, Cd) определяли в вытяжке 5%-ной HNO<sub>3</sub>, обменных форм металлов (Cu, Pb, Zn, Cd) — 0.05M раствором CaCl<sub>2</sub> (отношение субстрат: экстрагент равно 1 : 20, время экстракции — сутки после встряхивания на ротаторе в течение часа). Концентрации кислоторастворимых форм измерены на атомно-абсорбционном спектрометре AAS Vario 6 (Analytik Jena, Германия), обменных — contraAA 700 (Analytik Jena, Германия). pH (водный) измерен ионометрически: для древесины и подстилки отношение субстрат : деионизированная вода равно 1 : 25, для органоминеральных горизонтов — 1 : 5.

*Анализ данных.* Содержание элементов и обилие макрофауны сравнивали между микростациями (валежный ствол, под стволом, вне ствола) и зонами загрязнения (фоновая, импактная) с помощью

ANOVA. Переменные предварительно преобразовывали: концентрации элементов — логарифмировали, плотность — извлекали квадратный корень. Для множественных сравнений использовали критерий Тьюки.

Величину эффекта (effect size) рассчитывали с помощью отношения откликов (log Response Ratio) как натуральный логарифм отношения значения в импактной зоне к значению в фоновой либо отношения значения в КДО к значению в стандартной почвенной пробе. Доверительный интервал оценивали в соответствии с работой J. E. Pustejovsky (2018) с помощью функции LRR пакета SingleCaseES v. 0.7.2.

Разнообразие таксоценов характеризовали профилями Хилла (Chao et al., 2014), рассчитанными в пакете vegan v. 2.6. Ординацию микростаций проводили на основе расстояния Брея—Кёртиса по абсолютному обилию методом главных координат (PCoA) в пакете ape v. 5.7 (Paradis, Schliep, 2019). Использовали два варианта ординации — на уровне надвидовых таксонов и по видовому составу тех групп, где он был определен. Из-за наличия большого числа нулевых проб в импактной зоне ординация по видовому составу для отдельных таксоценов, особенно маловидовых, затруднительна. Поэтому во втором варианте использовали обобщенный массив видов по дождевым червям, моллюскам, паукообразным, литобидам и геофилидам, жуэлицам, шелкоунам. В него также включили одновидовые таксоны (диплоподы, ряд семейств жесткокрылых (табл. 1)). Статистическую значимость различий группового и видового состава между зонами загрязнения и микростациями оценивали с помощью PERMANOVA (999 перестановок) в пакете vegan v. 2.6.

Расчеты реализованы в среде R v. 4.3. Для предварительного преобразования данных использовали коллекцию пакетов tidyverse, для визуализации — пакет ggplot2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Структура макрофауны на уровне надвидовых таксонов*

Качественных различий группового состава макрофауны между микростациями очень мало (табл. 1). Явно неслучайное отличие КДО от стандартных почвенных проб касается нескольких семейств жесткокрылых: в стволах отсутствуют долгоносики (Curculionidae), а в стандартных пробах — перокрылки (Ptiliidae), рогахи (Lucanidae), мертвоеды (Silphidae), шароусы (Cerylonidae) и сцидмениды (Scydmaenidae).

Такая специфика КДО, по сравнению со стандартными почвенными пробами, вполне объяснима. Отсутствующие в КДО личинки долгоносиков обычно обитают в минеральных почвенных горизонтах. Хотя среди этой группы есть ксилофильные виды, например род *Magdalis*, но их личинки предпочитают

«свежую» древесину, а не валеж поздних стадий разложения. Для найденных только в стволах семейств жесткокрылых характерно предпочтение скоплений разлагающихся растительных остатков, в том числе гниющей древесины.

Также почти нет различий в групповом составе макрофауны стволов фоновой и загрязненной территории: на загрязненных участках в КДО отсутствуют эктопаразитические нематоды (Mermithidae), энхитреиды (Enchytraeidae), личинки наездников (Hymenoptera, Parasitica) и ряд семейств двукрылых. Однако в последнем случае они отсутствуют в импактной зоне и вне стволов. Отсутствие в стволах на фоновой территории диплопод, скорее всего, случайно.

### *Обилие макрофауны*

Абсолютные значения обилия большинства групп почвенной макрофауны в обеих зонах были выше в стволах по сравнению со стандартными почвенными пробами (табл. 1). На фоновой территории особенно контрастны различия (в 2—6 раз) для дождевых червей (Lumbricidae), сенокосцев (Opilliones), краснотелковых клещей (Acariformes, Trombididae), косянок (Lithobiomorpha), растительноядных клопов (Heteroptera: Lygaeidae, Miridae, Tingidae), жуэлиц (Carabidae), личинок комаров-звонцов (Chironomidae). В импактной зоне разница в обилии между КДО и стандартными почвенными пробами для многих групп еще более контрастна по сравнению с фоновой территорией. Так, для дождевых червей она достигает 70 раз, моллюсков — 30 раз, клопов — 10 раз, личинок чешуекрылых — 7 раз, пауков — 5 раз, диплопод — 4 раз. Только в стволах в импактной зоне встречены червецы (Coccoidea), личинки жуэлиц, комаров-долгоножек (Tipulidae) и болотниц (Limoniidae).

Под стволами общее обилие макрофауны на обеих территориях ниже по сравнению со стволом и сопоставимо со стандартными почвенными пробами. Хотя на фоновой территории обилие большинства групп под стволами практически не отличается от стандартных проб, для импактной зоны можно отметить предпочтение беспозвоночными именно этой микростации. Особенно это заметно для личинок комаров-звонцов (под стволами их плотность в 17 раз выше, чем в стандартных почвенных пробах), моллюсков (8 раз), дождевых червей (7 раз), клопов (3 раза).

По результатам ANOVA, общая плотность макрофауны (табл. 1) статистически значимо различается между зонами загрязнения ( $F(1; 69) = 164$ ,  $p < 0.000001$ ) и микростациями ( $F(2; 69) = 17.3$ ,  $p = 0.000001$ ), но взаимодействие этих факторов статистически незначимо ( $p = 0.480$ ). Другими словами, соотношение разных микростаций по обилию беспозвоночных сходно в обеих зонах.

**Таблица 1.** Групповой состав макрофауны (плотность, экз./дм<sup>3</sup>) в разных микростациях на фоновой и импактной территориях

Группа	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
Nematoda (Mermithidae)	0.10 ± 0.03	0.02 ± 0.01	0.13 ± 0.06	0.01 ± 0.01	–	–
Lumbricidae, черви	1.78 ± 0.17	3.25 ± 0.84	1.16 ± 0.19	0.01 ± 0.01	0.43 ± 0.17	0.04 ± 0.03
Lumbricidae, p (полные)	0.81 ± 0.25	1.79 ± 0.41	1.10 ± 0.24	0.01 ± 0.01	0.36 ± 0.16	0.08 ± 0.04
Lumbricidae, p (пустые)*	4.53 ± 0.33	4.88 ± 1.62	6.25 ± 1.34	–	0.62 ± 0.26	0.24 ± 0.17
Enchytraeidae	0.66 ± 0.22	0.50 ± 0.12	1.05 ± 0.32	0.01 ± 0.01	–	0.02 ± 0.01
Arachnida						
Aranei	0.71 ± 0.21	0.89 ± 0.09	0.21 ± 0.08	0.22 ± 0.07	1.07 ± 0.18	0.17 ± 0.04
Opilliones	0.05 ± 0.03	0.14 ± 0.03	0.05 ± 0.03	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
Acariformes	0.46 ± 0.07	1.16 ± 0.28	0.29 ± 0.09	0.11 ± 0.04	0.26 ± 0.04	0.05 ± 0.02
Myriapoda						
Lithobiomorpha	0.76 ± 0.09	1.93 ± 0.31	0.51 ± 0.10	0.28 ± 0.05	0.45 ± 0.10	0.35 ± 0.08
Geophilomorpha	0.79 ± 0.12	0.30 ± 0.11	0.40 ± 0.07	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.07 ± 0.02
Diplopoda**	0.01 ± 0.01	–	0.05 ± 0.03	0.03 ± 0.02	0.11 ± 0.06	0.12 ± 0.04
Hemiptera						
Aphidoidea, i + l	0.04 ± 0.04	0.04 ± 0.03	–	–	–	0.01 ± 0.01
Auchenorrhyncha, i + l	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.01	–
Coccoidea, i + l	0.08 ± 0.06	0.02 ± 0.02	0.05 ± 0.04	–	0.04 ± 0.03	0.01 ± 0.01
Heteroptera, i + l***	0.08 ± 0.02	0.34 ± 0.10	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.13 ± 0.06	0.04 ± 0.01
Coleoptera						
Carabidae, i	0.09 ± 0.03	0.27 ± 0.08	0.05 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.04 ± 0.02	0.01 ± 0.01
Carabidae, l	0.01 ± 0.01	0.04 ± 0.03	0.04 ± 0.02	–	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.01
Staphylinidae, i	0.76 ± 0.30	1.13 ± 0.31	0.60 ± 0.18	0.29 ± 0.04	0.66 ± 0.10	0.36 ± 0.06
Staphylinidae, l + p	0.06 ± 0.02	0.14 ± 0.06	0.11 ± 0.05	0.02 ± 0.01	0.09 ± 0.04	0.02 ± 0.01
Elateridae, i	–	–	–	–	0.09 ± 0.03	–
Elateridae, l + p	0.36 ± 0.10	0.24 ± 0.05	0.14 ± 0.03	0.21 ± 0.04	0.88 ± 0.23	0.48 ± 0.08
Curculionidae, i	0.03 ± 0.02	–	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.01	–	–
Curculionidae, l + p	0.11 ± 0.05	–	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.02	–	0.02 ± 0.01
Cantharidae, i + l	0.19 ± 0.05	0.07 ± 0.06	0.10 ± 0.04	0.05 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.06 ± 0.02
Ptiliidae, imago	–	0.62 ± 0.20	–	–	0.45 ± 0.22	–
Chrysomelidae, l	0.03 ± 0.02	–	0.01 ± 0.01	–	–	–
Cryptophagidae, i	–	–	–	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.02	–
Scydmaenidae, i	–	–	–	–	0.02 ± 0.01	–
Leiodidae, i****	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	–	–	0.03 ± 0.01	–
Lycidae, i + l ( <i>Dictyoptera aurora</i> )	–	–	–	–	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
Silphidae, i ( <i>Phosphuga atrata</i> )	–	0.02 ± 0.02	–	–	–	–
Melandryidae, i ( <i>Orchesia duplicata</i> )	–	–	–	0.01 ± 0.01	–	–
Cerylonidae, i ( <i>Cerylon histerooides</i> )	–	0.01 ± 0.01	–	–	0.01 ± 0.01	–
Lucanidae, l ( <i>Ceruchus chrysomelinus</i> )	–	–	–	–	0.01 ± 0.01	–
прочие Coleoptera, i + l	0.10 ± 0.04	0.13 ± 0.06	0.13 ± 0.03	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.05 ± 0.02
Lepidoptera, l + p	0.06 ± 0.04	0.07 ± 0.03	0.04 ± 0.04	0.02 ± 0.02	0.13 ± 0.06	0.01 ± 0.01
Hymenoptera						

Таблица 1. Окончание

Группа	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
Parasitica, i	0.35 ± 0.12	0.39 ± 0.11	0.25 ± 0.04	0.07 ± 0.02	0.13 ± 0.04	0.05 ± 0.03
Parasitica, l + p	0.10 ± 0.04	0.07 ± 0.05	0.05 ± 0.03	0.08 ± 0.04	—	0.01 ± 0.01
Formicidae, i + p*	0.13 ± 0.08	0.10 ± 0.06	0.06 ± 0.03	0.05 ± 0.02	0.25 ± 0.11	0.17 ± 0.07
Diptera, Nematocera						
Tipulidae, l	0.05 ± 0.03	0.12 ± 0.11	0.01 ± 0.01	—	0.02 ± 0.01	—
Limoniidae, l	0.08 ± 0.05	0.01 ± 0.01	0.14 ± 0.06	—	0.06 ± 0.03	—
Chironomidae, l	0.01 ± 0.01	0.07 ± 0.05	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.20 ± 0.07
Ceratopogonidae, l	0.06 ± 0.06	—	—	—	—	—
Scatopsidae, l	—	—	—	—	—	0.09 ± 0.09
Bibionidae, l	0.50 ± 0.30	1.61 ± 1.41	1.89 ± 1.26	—	—	—
Sciaridae, l	0.08 ± 0.05	0.21 ± 0.13	0.06 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.07 ± 0.04	0.04 ± 0.02
прочие Nematocera, l	0.10 ± 0.04	0.06 ± 0.02	0.08 ± 0.03	0.13 ± 0.09	0.10 ± 0.04	0.21 ± 0.06
Diptera, Brachycera — Orthorrhapha						
Rhagionidae, l	0.08 ± 0.04	0.07 ± 0.03	0.09 ± 0.04	—	—	—
Asilidae, l	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—	—
прочие Orthorrhapha, l	0.05 ± 0.04	—	—	—	—	—
Diptera, Brachycera — Cyclorrhapha						
Syrphidae, l	—	0.03 ± 0.02	0.01 ± 0.01	—	—	0.01 ± 0.01
Muscidae, l	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	—
прочие Cyclorrhapha, l	0.11 ± 0.04	0.36 ± 0.18	0.13 ± 0.05	0.02 ± 0.01	0.05 ± 0.02	0.11 ± 0.07
Diptera, i*	0.05 ± 0.03	0.29 ± 0.15	0.06 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.06 ± 0.03	0.04 ± 0.01
прочие Insecta, i + l + p	—	0.01 ± 0.01	0.06 ± 0.02	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.01
Mollusca	2.65 ± 0.52	3.57 ± 0.77	3.75 ± 1.21	0.02 ± 0.01	0.55 ± 0.17	0.15 ± 0.06
Всего...	12.38 ± 1.01 a	19.76 ± 3.27 a	12.83 ± 2.3 a	1.82 ± 0.24 b	6.44 ± 0.59 c	2.87 ± 0.36 b

Примечания. Здесь и в табл. 2 и 3 приведено среднее ± стандартная ошибка, учетная единица — проба (фрагмент ствола, почвенный монолит), для фоновой зоны  $n = 8$ , для импактной зоны  $n = 17$ . Для общего обилия одинаковые буквы означают отсутствие статистически значимых различий в пределах строки по критерию Тьюки ( $p < 0.05$ ).

Стадия развития: i — imago, l — larvae, p — pupa, или кокон.

\* — не включены в оценку общей плотности;

\*\* — представлены единственным видом *Polyzoniium germanicum*, за исключением одной особи *Altajosoma golovatchi*;

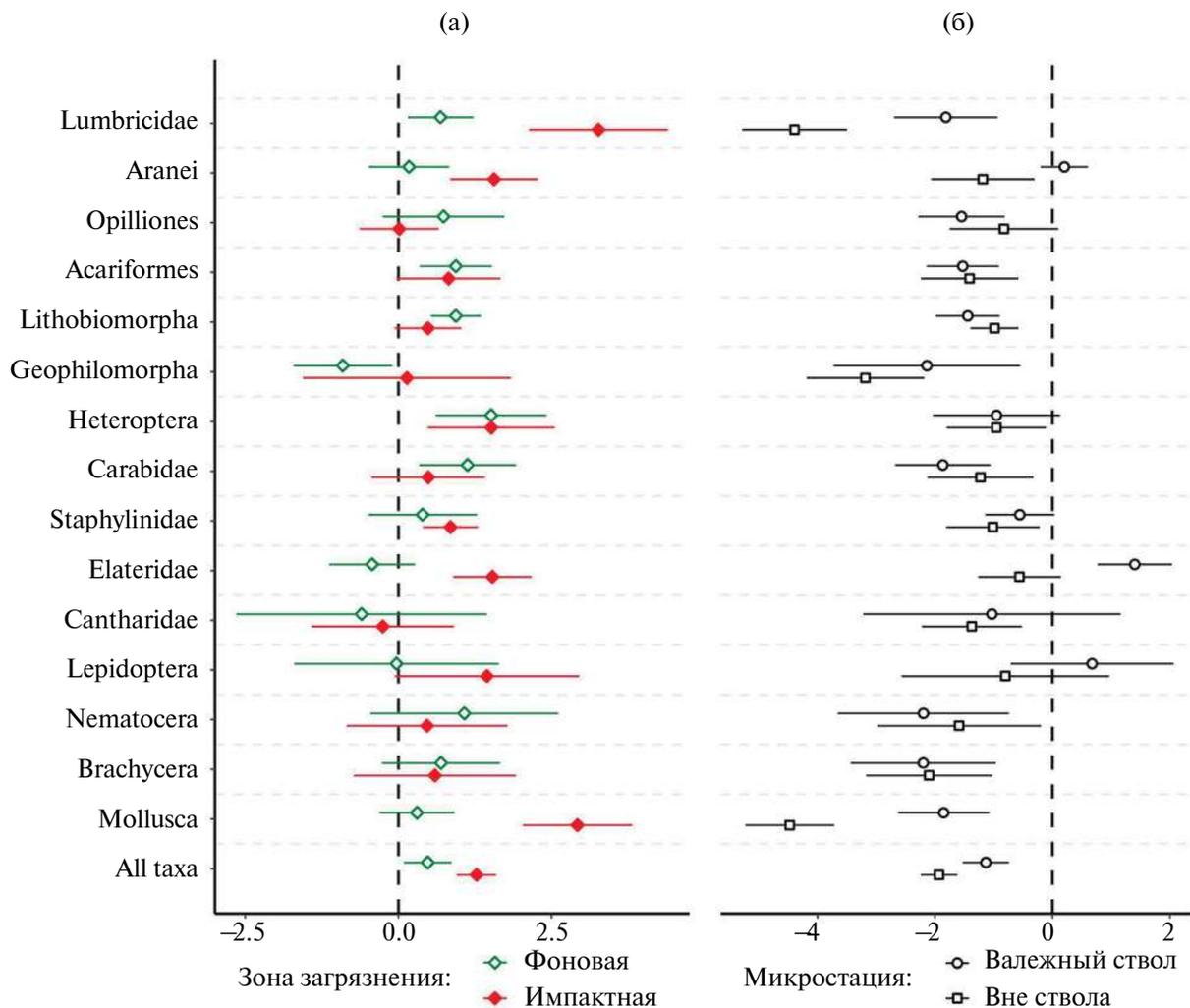
\*\*\* — преимущественно представлены сем. Lygaeidae, Miridae, Tingidae;

\*\*\*\* — представлены *Liodopria serricornis*, *Agathidium* sp., *Choleva* sp.

На загрязненной территории общая плотность макрофауны в КДО в 3.1 раза ниже по сравнению с КДО в фоновой зоне, тогда как различия между зонами по стандартным почвенным пробам более контрастны — 6.8 раза. Для отдельных групп различия еще более внушительные: загрязнение снижает плотность дождевых червей в КДО в 7.5 раза, их коконов — в 5 раз, тогда как в стандартных почвенных пробах — в 300 и 70 раз соответственно. Для моллюсков снижение плотности в КДО составляет 6 раз, а в стандартных пробах — 150 раз, геофилид — 12 и 27 раз, клопов — 3 и 6 раз. Для некоторых групп (шелкуны, пауки, личинки чешуекрылых) влияние

загрязнения разнонаправлено: уменьшение обилия в стандартных пробах сопровождается увеличением обилия в КДО.

Величины эффекта хорошо визуализируют нивелирование негативного действия загрязнения. Более выраженное концентрирование беспозвоночных в стволах на импактной территории (рис. 1а) ведет к их менее значительному подавлению в этой микростации по сравнению со стандартными почвенными пробами (рис. 1б). Для дождевых червей, моллюсков и геофилид негативный эффект загрязнения статистически значим (т. е. доверительный интервал величины эффекта не включает ноль) в обеих



**Рис. 1.** Величина эффекта (effect size) и 95 %-ные доверительные интервалы для ряда таксонов: (а) — отношение обилия в валежном стволе к обилию вне ствола в фоновой и импактной зонах загрязнения, (б) — отношение обилия в импактной зоне к обилию в фоновой зоне в валежном стволе и вне ствола.

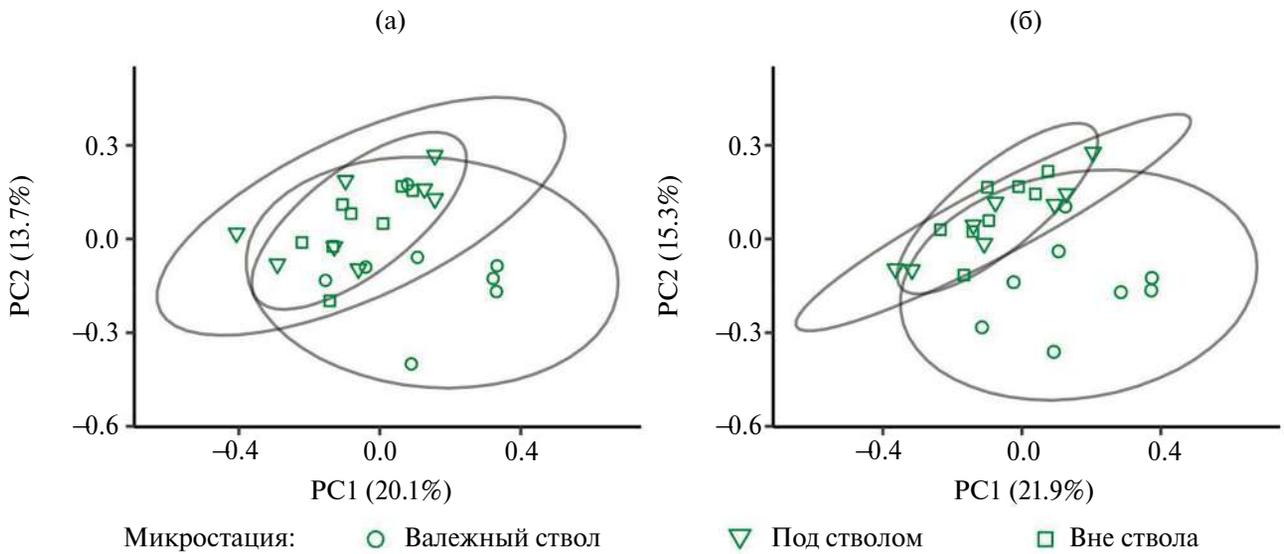
микростациях, но менее выражен в стволах по сравнению со стандартными пробами. Для ряда групп (пауки, клопы, стафилиниды, мягкотелки, шелкуны) негативный эффект загрязнения статистически значим в стандартных пробах, а в стволах — отсутствует или даже положителен.

### Ординация микростаций

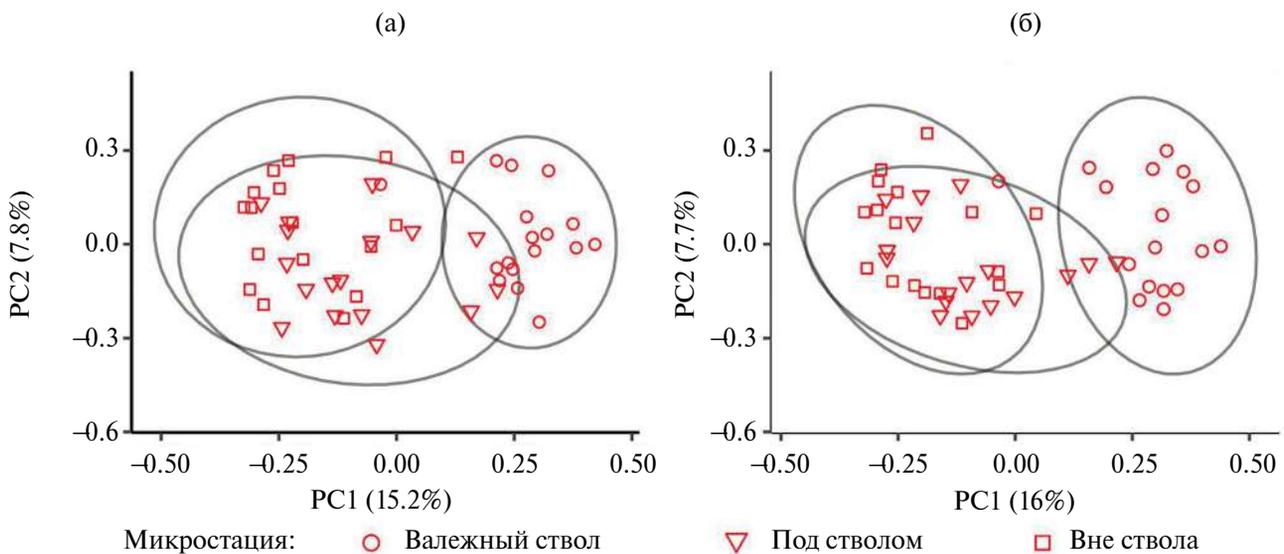
Ординация образцов по групповому составу макрофауны демонстрирует слабую дифференциацию микростаций на фоновой территории (рис. 2а). Стандартные почвенные пробы и пробы под стволом образуют единое облако точек (расстояние между центроидами в пространстве двух первых координат равно 0.03). От этих микростаций дистанционированы пробы в стволах (0.25—0.27). В импактной зоне ситуация аналогична, но дифференциация более выражена (рис. 3а): пробы вне ствола и под стволом образуют единое облако (расстояние между центроидами равно

0.17), от которого удалено скопление проб в стволах (0.37—0.45). Заметим, что, поскольку для ординации была использована метрика, учитывающая численность таксонов, дистанционированность макрофауны стволов отражает различия не только в относительной доле групп, но и в их абсолютной плотности. По результатам PERMANOVA, различия между микростациями по групповому составу статистически значимы: для фоновой зоны  $F(2; 21) = 2.5$  ( $p = 0.004$ ),  $R^2 = 0.19$ , для импактной —  $F(2; 48) = 6.5$  ( $p = 0.004$ ),  $R^2 = 0.22$ .

Ординация микростаций в едином для обеих зон масштабе четко визуализирует большее сходство группового состава макрофауны стволов фоновой и импактной зон по сравнению со стандартными пробами (рис. 4а). Облака точек для стандартных почвенных проб фоновой и импактной зон не пересекаются и удалены друг от друга (расстояние между центроидами равно 0.63). В противоположность этому облаку точек для стволов импактной



**Рис. 2.** Ординация трех микростаций (валежный ствол, под стволом, вне ствола) в фоновой зоне: (а) — по групповому составу макрофауны, (б) — по видовому составу нескольких таксонов (дождевые черви, моллюски, пауки, сенокосцы, многоножки, жулицицы, шелкуны). В скобках — доля объясняемой дисперсии, линия обозначает 95%-ные эллипсы.



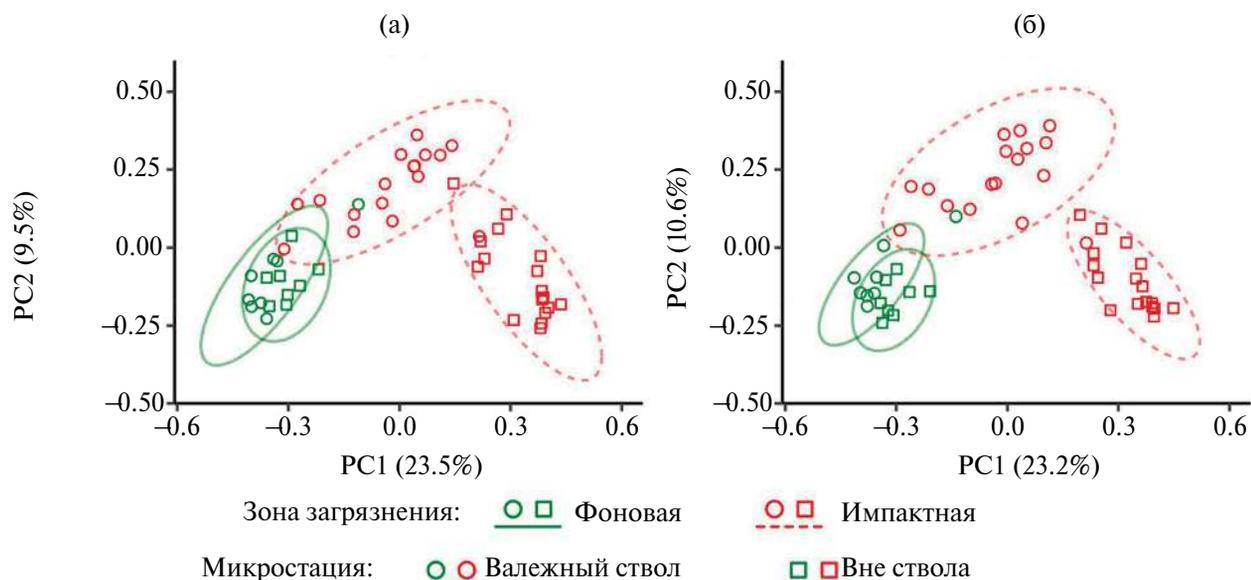
**Рис. 3.** Ординация трех микростаций (валежный ствол, под стволом, вне ствола) в импактной зоне: (а) — по групповому составу макрофауны, (б) — по видовому составу нескольких таксонов (дождевые черви, моллюски, пауки, сенокосцы, многоножки, жулицицы, шелкуны). В скобках — доля объясняемой дисперсии, линия обозначает 95%-ные эллипсы.

зоны и обеих микростаций фоновой зоны частично пересекаются, а расстояние между центроидами меньше (0.41—0.43). По результатам PERMANOVA, различия между зонами менее выражены для макрофауны стволов ( $R^2 = 0.23$ ,  $F(1; 23) = 6.9$ ,  $p = 0.001$ ) по сравнению со стандартными пробами ( $R^2 = 0.39$ ,  $F(1; 23) = 14.6$ ,  $p = 0.001$ ) и пробами под стволом ( $R^2 = 0.31$ ,  $F(1; 23) = 10.3$ ,  $p = 0.001$ ).

Конфигурация точек по видовому составу (рис. 2—4б) очень близка к конфигурации по групповому составу

(рис. 2—4а). Расстояния между центроидами стволов и других микростаций на уровне видов несколько больше по сравнению с соответствующими расстояниями на уровне надвидовых таксонов. Так, в фоновой зоне расстояние между центроидами стволов и двух других микростаций равно 0.31—0.33, в импактной — 0.40—0.48 (расстояния между микростациями под стволом и вне ствола почти такие же, как и для группового состава).

Учитывая известный эффект таксономического разрешения на результаты анализа реакции



**Рис. 4.** Ординация двух микростаций (валежный ствол, вне ствола) в фоновой и импактной зонах: (а) — по групповому составу макрофауны, (б) — по видовому составу нескольких таксонов (дождевые черви, моллюски, пауки, сенокосцы, многоножки, жуличицы, шелкоуны). В скобках — доля объясняемой дисперсии, линия обозначает 95%-ные эллипсы.

сообществ на какой-либо фактор (Berg, Bengtsson, 2007), мы ожидали выявить разный характер различий между сравниваемыми микростациями для уровня надвидовых таксонов и для уровня видов. Отсутствие различий, вероятно, связано с тем, что мы анализировали обобщенный список видов по нескольким таксоценом, а не списки по отдельным таксоценом. Заметим, что суммарно таксоны, для которых выполнены видовые определения, составляют примерно половину почвенной макрофауны (46—65 % от общей численности). Обнаруженное слабое влияние таксономического разрешения на выводы о сходстве разных микростаций важно с методической точки зрения, поскольку позволяет в первом приближении обходиться без видовых определений, оперируя крупными надвидовыми таксонами.

#### Структура таксоценов

Видовой состав рассмотренных таксоценов представлен в табл. 2.

**Дождевые черви.** На фоновой территории в валежных стволах присутствуют только две экологические группы — эпигейная (*Dendrobaena octaedra*) и эпи-эндогейная (*Rhiphaeodrilus diplotetratheca*, *Dendrodrilus rubidus*, *Eisenia atlavinyteae*, *Lumbricus rubellus*). В пределах этих экологических групп видовой состав не различается между стволами и стандартными почвенными пробами. Эндогейные виды (*Aporrectodea rosea*, *Perelia tuberosa*, *Octolasion lacteum*) в стволах отсутствуют.

Более высокое обилие червей в стволах обусловлено единственным видом, который доминирует в этой микростации, — *D. rubidus*, причем его численность

в 15 раз выше в стволах по сравнению со стандартными пробами. В импактной зоне в стволах встречаются только два вида: доминирует тот же *D. rubidus*, единично встречен также *D. octaedra*.

На загрязненной территории таксоценов дождевых червей стволов — это редуцированный вариант таксоценона фоновых КДО, в котором отсутствуют несколько обычных видов. Логично предположить более выраженную устойчивость к загрязнению двух оставшихся видов (*D. rubidus* и *D. octaedra*) по сравнению с исчезнувшими. Ранее в КДО на загрязненных участках нами был отмечен только первый из них (Воробейчик и др., 2020). Устойчивость к загрязнению этих видов согласуется с многочисленными свидетельствами других авторов, касающихся их относительно высокой толерантности к токсической нагрузке (Terhivuo et al., 1994; Langdon et al., 2001; Langdon et al., 2003; Arnold et al., 2008; Płutytcz et al., 2010).

**Губоногие многоножки.** Среди литобиид как в КДО, так и в стандартных почвенных пробах на обоих участках доминирует *Lithobius curtipes*, среди геофилид — *Arctogeophilus macrocephalus*, остальные виды малочисленны. Хищные многоножки более разнообразны в КДО по сравнению со стандартными пробами за счет присутствия малообильных видов.

**Пауки.** Основу комплекса пауков составляют представители семейства Linyphiidae, среди которых относительно обильны *Maro pansibiricus*, *Porrhomma pallidum* и *Tapinocyba insecta*. К сожалению, неполовозрелые особи этого семейства не могут быть определены даже до рода, поэтому информация о различиях видового состава пауков неполная. Тем не менее

**Таблица 2.** Видовой состав таксоценов (плотность, экз./дм<sup>3</sup>) в разных микростациях на фоновой и импактной территориях

Вид	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
Lumbricidae						
<i>Dendrobaena octaedra</i>	0.08 ± 0.03	0.10 ± 0.05	0.09 ± 0.04	—	0.02 ± 0.01	—
<i>Rhiphaeodrilus diplotetratheca</i>	1.24 ± 0.14	1.23 ± 0.62	0.79 ± 0.19	—	—	—
<i>Dendrodrilus rubidus*</i>	0.11 ± 0.06	1.64 ± 0.65	0.15 ± 0.04	0.01 ± 0.01	0.41 ± 0.16	0.04 ± 0.03
<i>Eisenia atlavinyteae</i>	—	0.10 ± 0.07	0.03 ± 0.02	—	—	—
<i>Lumbricus rubellus</i>	0.18 ± 0.07	0.15 ± 0.08	0.03 ± 0.02	—	—	—
<i>Aporrectodea rosea</i>	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Octolasion lacteum</i>	0.03 ± 0.02	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Perelia tuberosa</i>	0.13 ± 0.04	—	0.05 ± 0.03	—	—	—
Aranei						
<i>Hypsosinga sp.</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Araneus sp.</i>	—	—	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Clubiona subsultans</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Clubiona sp.</i>	0.03 ± 0.02	—	—	—	—	—
<i>Dictyna sp.</i>	—	—	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Micaria subopaca</i>	—	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Phrurolithus festivus</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Hahnia pusilla</i>	—	—	—	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Hahnia sibirica</i>	—	—	—	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Agyneta subtilis-allosubtilis</i>	—	—	—	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Allomengea scopigera</i>	—	0.04 ± 0.03	—	—	—	—
<i>Asthenargus paganus</i>	0.04 ± 0.02	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Bolyphantes alticeps</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Centromerus sylvaticus</i>	—	0.05 ± 0.03	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Ceratinella brevipes</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Ceratinella scabrosa</i>	—	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Ceratinella sp.</i>	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	—
<i>Decipiphantes decipiens</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Drapetisca socialis</i>	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Erigonella sp.</i>	—	—	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Macrargus rufus</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Maro pansibiricus</i>	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.02	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.03	0.34 ± 0.15	0.04 ± 0.02
<i>Micrargus herbigradus</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Microneta viaria</i>	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Minyriolus pusillus</i>	—	—	—	0.02 ± 0.02	0.04 ± 0.03	—
<i>Porrhomma pallidum</i>	—	—	—	—	0.14 ± 0.04	0.01 ± 0.01
<i>Tapinocyba insecta</i>	0.08 ± 0.03	0.04 ± 0.04	0.03 ± 0.02	0.05 ± 0.03	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.01
<i>Tenuiphantes nigriventris</i>	—	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Thyreosthenius parasiticus</i>	—	0.05 ± 0.05	—	—	0.04 ± 0.01	0.01 ± 0.01
<i>Tibioplus diversus</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	0.07 ± 0.03	0.04 ± 0.01
<i>Linyphiidae spp. (indet.)</i>	0.36 ± 0.10	0.32 ± 0.08	0.10 ± 0.04	0.07 ± 0.03	0.35 ± 0.05	0.03 ± 0.01
<i>Trochosa sp.</i>	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	—
<i>Ero furcata</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—

Таблица 2. Продолжение

Вид	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
<i>Metellina sp.</i>	—	—	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Pachignatha sp.</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Robertus lividus</i>	0.11 ± 0.05	0.27 ± 0.07	—	—	0.03 ± 0.01	—
Opilliones						
<i>Nemastoma lugubre</i>	0.03 ± 0.02	0.1 ± 0.04	0.01 ± 0.01	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Lacinius ephippiatus</i>	0.03 ± 0.02	—	—	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Lophopilus palpinalis</i>	—	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.02	—	—	—
<i>Oligolophus tridens</i>	—	0.02 ± 0.02	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
<i>Rilaena triangularis</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
Lithobiomorpha и Geophilomorpha						
<i>Lithobius curtipes</i>	0.75 ± 0.09	1.84 ± 0.28	0.51 ± 0.10	0.27 ± 0.04	0.41 ± 0.10	0.34 ± 0.08
<i>Lithobius proximus</i>	—	0.07 ± 0.05	—	—	—	—
<i>Lithobius sp.</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Chinobius uralensis</i>	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.01 ± 0.01
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i>	0.64 ± 0.11	0.28 ± 0.11	0.28 ± 0.06	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
<i>Escaryus japonicus</i>	0.15 ± 0.03	—	0.13 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.06 ± 0.02
<i>Strigamia pusilla</i>	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	—
Carabidae**						
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	—	0.18 ± 0.09	0.03 ± 0.02	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Pterostichus aethiops</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Pterostichus melanarius</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Trechus secalis</i>	0.06 ± 0.02	0.03 ± 0.03	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Calathus micropterus</i>	—	—	—	—	0.02 ± 0.01	—
<i>Calathus melanocephalus</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.03	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Loricera pilicornis</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Carabus granulatus</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Agonum gracile</i>	—	—	—	—	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01
Elateridae***						
<i>Athous subfuscus</i>	0.30 ± 0.11	—	0.11 ± 0.03	0.11 ± 0.03	0.01 ± 0.01	0.25 ± 0.07
<i>Dalopius marginatus</i>	0.06 ± 0.03	—	0.03 ± 0.02	0.06 ± 0.03	—	0.08 ± 0.03
<i>Ampedus sp.</i>	—	0.10 ± 0.05	—	—	0.82 ± 0.22	—
<i>Ampedus balteatus</i>	—	—	—	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01
<i>Ampedus nigerrimus</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Ampedus nigrinus</i>	—	—	—	—	0.04 ± 0.02	0.02 ± 0.02
<i>Ampedus pomonae</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Ampedus pomorum</i>	—	—	—	—	0.04 ± 0.02	—
<i>Melanotus villosus</i>	—	0.08 ± 0.03	—	—	0.03 ± 0.01	0.01 ± 0.01
<i>Denticollis linearis</i>	—	0.04 ± 0.03	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Mosotalesus impressus</i>	—	—	—	0.04 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.11 ± 0.04
Mollusca						
<i>Perpolita hammonis</i>	1.34 ± 0.32	0.51 ± 0.13	0.85 ± 0.18	—	0.004 ± 0.004	—
<i>Cochlicopa sp.</i>	0.44 ± 0.10	0.15 ± 0.08	0.31 ± 0.09	—	—	—
<i>Discus ruderratus</i>	0.24 ± 0.12	2.04 ± 0.57	1.86 ± 0.72	0.01 ± 0.01	0.34 ± 0.10	0.11 ± 0.05

Таблица 2. Окончание

Вид	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
<i>Euconulus fulva</i>	0.06 ± 0.02	0.36 ± 0.13	0.31 ± 0.07	0.01 ± 0.01	0.19 ± 0.12	0.04 ± 0.02
<i>Carychium sp.</i>	0.04 ± 0.04	—	0.03 ± 0.02	—	—	—
<i>Fruticicola fruticum</i>	0.06 ± 0.03	0.02 ± 0.01	0.05 ± 0.04	—	—	—
<i>Punctum pygmaeum</i>	0.04 ± 0.02	0.15 ± 0.05	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Columella sp.</i>	0.11 ± 0.04	—	—	—	—	—
<i>Vallonia costata</i>	0.25 ± 0.17	0.20 ± 0.16	0.29 ± 0.18	—	—	—
<i>Acanthinula aculeata</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Arion subfuscus</i>	0.01 ± 0.01	0.04 ± 0.03	—	—	0.02 ± 0.02	—
<i>Vitrina pellucida</i>	0.05 ± 0.04	0.04 ± 0.04	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Vertigo sp.</i>	—	0.07 ± 0.06	0.03 ± 0.02	—	—	—

Примечания. Прочерк означает отсутствие вида.

\* — Приведена суммарная численность для двух подвидов *D. rubidus subrubicundus* и *D. rubidus tenuis*, поскольку по неполовозрелым особям диагностика подвидов невозможна.

\*\* — Только имаго.

\*\*\* — Приведено суммарное обилие для всех стадий развития (личинки составляют около 90 %).

можно отметить приуроченность к КДО в импактной зоне указанных и еще нескольких видов (*Tibioplus diversus*, *Thyreosthenius parasiticus*, *Robertus lividus*).

Более высокое обилие и разнообразие пауков в валежных стволах импактной зоны обусловлено как тенетными формами, так и не плетущими сети, что может быть связано с наличием широкого спектра убежищ и с многочисленностью потенциальных жертв. В импактной зоне, скорее всего, также немаловажна роль микроклимата: именно за счет чувствительных к иссушению неполовозрелых линифидов достигается высокая плотность пауков в стволах и под ними.

*Сенокосцы* в КДО фоновой зоны более разнообразны и обильны по сравнению со стандартными пробами за счет присутствия относительно многочисленного *Nemastoma lugubre* и нескольких малочисленных видов. На загрязненном участке сенокосцы единичны во всех микростациях. Интересна находка в импактной зоне гигрофильного *N. lugubre*, который ранее здесь не был зарегистрирован ни стандартными почвенными пробами, ни почвенными ловушками, ни при учетах беспозвоночных травостоя (Золотарев, 2009; Воробейчик и др., 2012; Золотарев, Нестерков, 2015; Vorobeichik et al., 2022). Хотя мы обнаружили лишь одну особь этого вида, важен сам факт его обитания на загрязненной территории, причем в микростанции с повышенной влажностью — под стволом дерева.

*Жужелицы* на фоновой территории более разнообразны в КДО по сравнению со стандартными почвенными пробами, причем как за счет относительно обильного *Pterostichus oblongopunctatus*, так и малочисленных видов. На загрязненном участке имаго жужелиц единичны во всех микростациях.

*Жуки-щелкуны*. Таксоцен щелкунов более разнообразен в КДО по сравнению со стандартными почвенными пробами, что обусловлено присутствием нескольких специфичных для разлагающейся древесины видов (*Ampedus* spp., *Melanotus villosus*, *Denticollis linearis*, *Mosotalesus impressus*). Кроме того, таксоцен щелкунов в КДО и более своеобразен: в нем отсутствуют доминирующие в подстилке и почве виды (*Aithous subfuscus*, *Dalopius marginatus*). Отмеченная специфика КДО выражена и для фоновой, и для импактной территории, причем в последнем случае даже в большей степени, поскольку здесь выявлено наибольшее число «древесных» видов.

Большее видовое богатство и обилие щелкунов в импактной зоне, по сравнению с фоновой территорией, могут быть связаны с выраженным микробиотопическим разнообразием этой территории из-за меньшей сомкнутости древесного полога в сочетании с хорошо известной устойчивостью этой группы к загрязнению металлами (Воробейчик и др., 2012; Воробейчик и др., 2019). Другими словами, в случае щелкунов валежные стволы следует рассматривать не как микростанции выживания, а как микростанции преимущественного обитания специфического набора видов.

*Моллюски*. На фоновой территории видовой состав гастропод в КДО мало отличается от стандартных почвенных проб, за исключением отсутствия нескольких малообильных видов. Более высокая плотность в КДО, по сравнению со стандартными пробами, обусловлена преимущественно единственным видом — *Discus ruderatus*; кроме него в КДО обильны еще два — *Perpolita hammonis* и *Euconulus fulva*. Все эти три вида — типичные обитатели подстилки в районе исследований. Именно они, а также *Arion subfuscus*

Таблица 3. Разнообразие таксоценов в разных микростациях на фоновой и импактной территориях

Вид	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
<b>Lumbricidae</b>						
Видовая насыщенность, видов на образец*	$3.38 \pm 0.35$	$2.75 \pm 0.34$	$3.25 \pm 0.39$	$0.06 \pm 0.06$	$0.71 \pm 0.16$	$0.12 \pm 0.08$
Общее число видов для микростанции	7	5	8	1	2	1
Общее число видов на участке	8			2		
<b>Lithobiomorpha и Geophilomorpha</b>						
Видовая насыщенность, видов на образец	$3.00 \pm 0.18$	$2.38 \pm 0.17$	$2.88 \pm 0.12$	$1.24 \pm 0.13$	$1.35 \pm 0.18$	$1.47 \pm 0.19$
Общее число видов для микростанции	4	6	3	4	5	4
Общее число видов на участке	7			5		
<b>Aranei</b>						
Видовая насыщенность, видов на образец	$2.25 \pm 0.82$	$2.13 \pm 0.41$	$1.00 \pm 0.35$	$0.76 \pm 0.23$	$2.59 \pm 0.36$	$1.18 \pm 0.28$
Общее число видов для микростанции	12	10	7	8	12	10
Общее число видов на участке	23			22		
<b>Opilliones</b>						
Видовая насыщенность, видов на образец	$0.50 \pm 0.25$	$0.88 \pm 0.21$	$0.50 \pm 0.31$	$0.06 \pm 0.06$	$0.06 \pm 0.06$	$0.12 \pm 0.08$
Общее число видов для микростанции	2	4	3	1	1	2
Общее число видов на участке	5			3		
<b>Carabidae</b>						
Видовая насыщенность, видов на образец	$0.75 \pm 0.23$	$1.38 \pm 0.3$	$0.50 \pm 0.18$	$0.18 \pm 0.09$	$0.29 \pm 0.11$	$0.12 \pm 0.08$
Общее число видов для микростанции	3	7	3	2	2	2
Общее число видов на участке	8			5		
<b>Elateridae</b>						
Видовая насыщенность, видов на образец	$1.38 \pm 0.17$	$1.5 \pm 0.35$	$1.00 \pm 0.25$	$1.12 \pm 0.18$	$2.00 \pm 0.36$	$1.82 \pm 0.19$
Общее число видов для микростанции	2	4	2	4	9	6
Общее число видов на участке	6			10		
<b>Mollusca</b>						
Видовая насыщенность, видов на образец	$5.13 \pm 0.84$	$4.5 \pm 0.68$	$4.88 \pm 0.69$	$0.18 \pm 0.09$	$1.24 \pm 0.24$	$0.65 \pm 0.17$
Общее число видов для микростанции	12	10	10	2	4	2
Общее число видов на участке	13			4		

Примечание. \* — С учетом нулевых значений, если вид отсутствует в образце.

сохраняются в стволах на загрязненной территории. Вне стволов в импактной зоне единично встречены только два вида (*D. ruderatus* и *E. fulva*).

Таким образом, можно отметить определенную специфику рассмотренных таксоценов в отношении различий между валежными стволами и стандартными почвенными пробами. Возможны разные варианты: видовой состав валежных стволов фоновой территории либо почти полностью совпадает со стандартными почвенными пробами (моллюски), либо более разнообразен (многоножки, пауки, сенокосцы, жужелицы), либо специфичен (шелкуны), либо редуцирован из-за выпадения определенной экологической группы (дождевые черви).

В импактной зоне все таксоцены, за исключением шелкунов, можно рассматривать как редуцированный вариант таксоценов фоновых стволов. В этих случаях можно предположить «скрытое» обитание в подстилке тех видов, которые в ней не обнаружены, но обитают в стволах. Вероятно, их обитание в подстилке может быть выявлено только при очень больших выборочных усилиях, существенно превосходящих обычный уровень. Обследование разлагающихся КДО фактически имитирует такое увеличение выборочных усилий, поскольку приложено к местам концентрации макрофауны.

### Видовое разнообразие макрофауны

На фоновой территории нет общей для разных таксоценов закономерности различий разных микростаций по видовому богатству и видовой насыщенности (табл. 3). В одних случаях видовое богатство

больше в стандартных почвенных пробах (дождевые черви, пауки, моллюски), в других — в стволах (многоножки, сенокосцы, жужелицы, шелкуны). В импактной зоне видовое богатство в большинстве случаев выше в стволах по сравнению со стандартными пробами.

Для всех групп, за исключением шелкунов, общее для всех микростаций видовое богатство уменьшается при переходе от фоновой зоны к импактной. Профили Хилла для обобщенного по всем таксоценом списка видов резко различаются между фоновой и импактной зонами в области  $q < 1$  и сближены в области  $q > 2$  (рис. 5). Это означает, что различия между зонами касаются относительно малообильных видов, вносящих основной вклад в видовое богатство, тогда как различия по доминирующим видам почти не выражены.

Важно отметить, что наибольшие различия профилей Хилла между зонами наблюдаются в стандартных почвенных пробах, а наименьшие — в валежных стволах. Другими словами, различия между зонами по структуре разнообразия почвенной макрофауны в стволах сильно сглажены по сравнению со стандартными почвенными пробами.

### Токсическая нагрузка

Во всех субстратах кислотность выше в импактной зоне (более чем на единицу pH) по сравнению с фоновой, но в пределах зоны она не различается между КДО и подстилкой (табл. 4). В обеих зонах содержание Са выше в КДО по сравнению с подстилкой

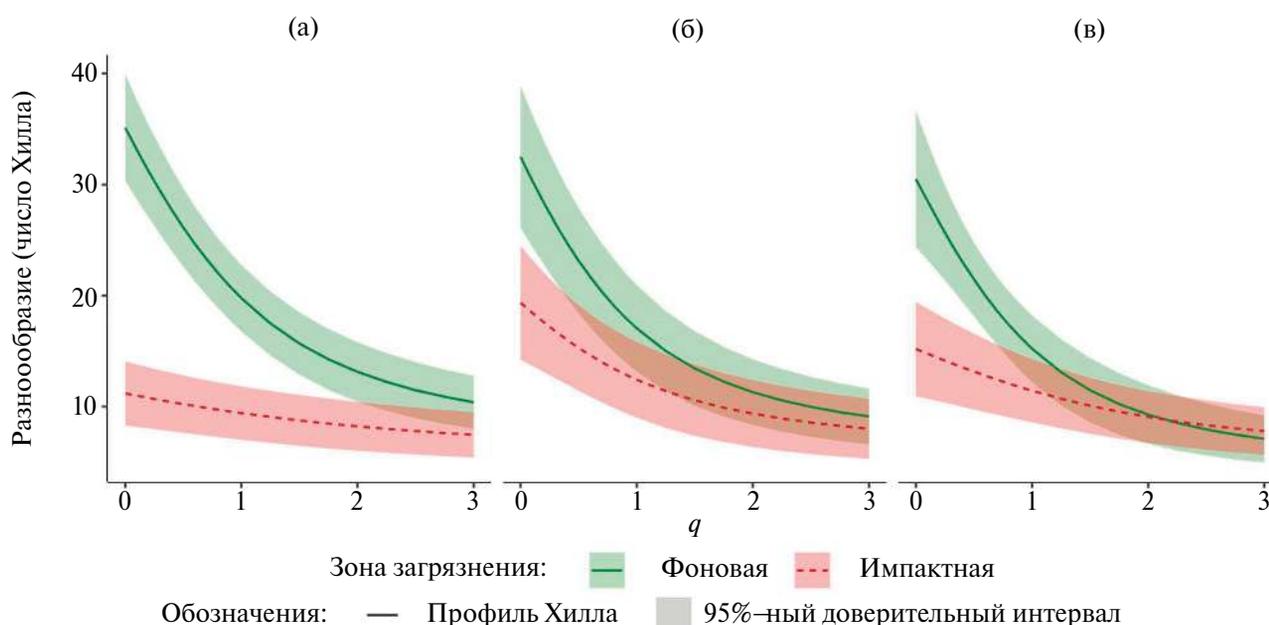


Рис. 5. Профили Хилла для обобщенного списка видов: (а) — стандартные почвенные пробы, (б) — ствол, (в) — под стволом.

**Таблица 4.** Содержание элементов в разных микростациях и почвенных горизонтах на фоновой и импактной территориях

Элемент	Вне ствола		КДО	Под стволом	
	Подстилка	Почва		Подстилка	Почва
<b>Фоновая зона</b>					
pH	5.4 (0.2) a	4.6 (0.1) b	5.0 (0.9) ab	5.3 (0.3) a	4.7 (0.2) b
Кислоторастворимые формы, мкг/г:					
Ca	12920 (4450) a	2080 (460) b	15110 (8440) a	12550 (3170) a	2660 (690) b
Mg	1340 (110) a	550 (140) b	1330 (870) a	1130 (180) a	640 (200) b
Mn	1690 (590) a	1090 (300) a	250 (120) b	1700 (520) a	1180 (190) a
Fe	1670 (450) a	3190 (1040) b	40 (20) c	1790 (810) a	3080 (1570) b
Cu	80.4 (44.2) a	46.6 (18.7) a	17.7 (18.8) b	91.8 (49.5) a	50.3 (19.6) a
Pb	54.6 (25) a	18.3 (4.7) b	1.7 (0.7) c	75 (44.8) a	19.3 (5.4) b
Zn	383.8 (74.6) a	157.7 (9.1) b	190.1 (56.3) b	352.7 (56.5) a	162.2 (6.1) b
Cd	2.38 (0.78) a	0.46 (0.24) b	0.88 (0.72) b	2.69 (1.09) a	0.52 (0.26) b
Обменные формы, мкг/г:					
Cu	0.92 (0.58) ab	0.27 (0.15) a	1.24 (1.22) b	0.84 (0.45) ab	0.77 (1.26) ab
Pb	0.54 (0.27) a	0.43 (0.21) a	0.39 (0.20) a	0.29 (0.10) a	0.34 (0.15) a
Zn	26.1 (13.5) a	8.8 (4.3) ab	4.2 (2.9) b	19.6 (11.7) a	8.3 (4.2) ab
Cd	0.61 (0.44) a	0.31 (0.13) ab	0.16 (0.09) b	0.61 (0.36) a	0.35 (0.21) ab
<b>Импактная зона</b>					
pH	4.3 (0.2) a	4.2 (0.7) a	4.3 (0.5) a	4.3 (0.2) a	4.3 (0.1) a
Кислоторастворимые формы, мкг/г:					
Ca	7890 (2240) a	2660 (600) b	10940 (4960) a	8770 (1920) a	2980 (680) b
Mg	860 (150) a	780 (70) ab	720 (250) b	840 (160) a	810 (90) ab
Mn	600 (360) a	590 (180) a	170 (90) b	760 (530) a	630 (300) a
Fe	5400 (2740) a	5880 (1320) a	70 (90) b	6080 (3120) a	5350 (1220) a
Cu	1710 (502) a	285 (101) b	68.6 (61.9) c	2070 (578) a	443 (155) b
Pb	773 (301) a	47.5 (32.4) b	9.1 (10.5) c	972 (317) a	55.3 (24.6) b
Zn	527 (170) a	224.2 (26.0) b	316 (139) c	511 (127) a	237 (31.6) bc
Cd	7.35 (3.55) a	1.95 (0.46) b	2.81 (2.45) b	7.20 (3.05) a	2.25 (0.7) b
Обменные формы, мкг/г:					
Cu	42.2 (14.3) a	9.76 (5.16) b	2.78 (5.68) c	49.9 (19.1) a	19.9 (12.3) b
Pb	4.35 (2.84) a	0.94 (1.98) bc	0.26 (0.21) c	4.67 (2.44) a	0.58 (0.35) b
Zn	122 (41) a	34.9 (10.3) b	38.0 (34.0) b	120.5 (28.2) a	42.7 (13.1) b
Cd	4.65 (1.30) a	1.63 (0.35) b	1.16 (1.00) c	4.22 (1.16) a	1.98 (0.62) b

Примечание. Приведено среднее арифметическое, в скобках — среднеквадратическое отклонение, для фоновой зоны  $n = 8$ , для импактной зоны  $n = 17$ . Одинаковые буквы означают отсутствие статистически значимых различий в пределах строки по критерию Тьюки ( $p < 0.05$ ).

(в 1.2—1.4 раза) и тем более минеральным горизонтом (в 4.1—7.3 раза).

На фоновой территории концентрации кислоторастворимых форм потенциально токсичных металлов ниже в КДО по сравнению с подстилкой: по Fe — в 45 раз, Pb — в 32 раза, остальным — в 2—7 раз.

В импактной зоне различия между КДО и подстилкой еще контрастнее: по Pb — в 85 раз, Fe — в 77 раз, Cu — в 25 раз, остальным металлам — в 1.7—3.6 раза. По обменным формам металлов различия менее выражены по сравнению с кислоторастворимыми, но также достигают 6 раз в фоновой зоне (по Zn)

и 17 раз — в импактной (по Pb). Концентрации в КДО сопоставимы (Zn и Cd) или даже ниже (остальные металлы) по сравнению с минеральным горизонтом почвы. По результатам ANOVA, все указанные различия между содержанием элементов в разных субстратах статистически значимы в импактной зоне ( $p < 0.00001$ ), в фоновой — для всех элементов (как минимум,  $p < 0.015$ ), за исключением обменных форм Pb и Cd.

Таким образом, подтверждено наше предположение о значительно меньшем содержании потенциально токсичных металлов в разлагающейся древесине по сравнению с лесной подстилкой и минеральным горизонтом почвы. Это сочетается с более высоким содержанием в стволах кальция, снижающего подвижность металлов. Низкая токсичность либо сама по себе, либо в сочетании с благоприятным микроклиматом может объяснять выживание почвенных беспозвоночных в КДО при их элиминации в других микростациях импактной зоны.

Меньшее содержание металлов в разлагающейся древесине, по сравнению с лесной подстилкой, было показано ранее для КДО хвойных деревьев (Mikguikov et al., 2021). Насколько нам известно, цитируемая работа и наше исследование — это первые прямые сравнения содержания металлов в разлагающейся древесине (хвойные и лиственные деревья) и лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения. Еще одна известная нам работа по содержанию металлов в мертвой древесине (Esenin, Ma, 2000) касалась регионального загрязнения и не включала сравнения с другими субстратами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ состава и обилия почвенной макрофауны подтвердил наше предположение, что валежные стволы — это не только «концентраторы» педобионтов в фоновых лесах, но и микростации их выживания на сильно загрязненных территориях. Мы оставляем в стороне вопрос о возможных путях попадания почвенных беспозвоночных в валежные стволы на загрязненных участках, поскольку он требует специального изучения.

В настоящей работе не выявлено принципиальных различий макрофауны между стволами и стандартными почвенными пробами на уровне надвидовых таксонов. За небольшими исключениями, касающимися нескольких семейств жесткокрылых, в обеих микростациях могут быть встречены одни и те же группы беспозвоночных. На уровне видов разница между микростациями зависит от конкретного таксона — видовой состав валежных стволов либо почти совпадает со стандартными пробами (моллюски), либо специфичен (шелкуны), либо более разнообразен (многоножки, паукообразные, жужелицы), либо редуцирован из-за выпадения определенной экологической группы (дождевые черви).

Важным представляется результат по ординации микростаций: конфигурация на уровне видов почти полностью совпадает с конфигурацией на уровне надвидовых таксонов. Это означает, что в данном случае таксономическое разрешение мало повлияло на вывод о сходстве макрофауны разных микростаций.

Также важен результат, касающийся возможных причин преимущественного обитания почвенной макрофауны на загрязненных участках в валежных стволах. Учитывая огромную — достигающую почти двух порядков — разницу в содержании металлов в разлагающейся древесине по сравнению с лесной подстилкой, логично предположить, что обсуждаемый феномен может быть связан с меньшей токсичностью субстрата стволов. Это означает, что «стандартная» функция валежа как благоприятной станции для почвенных беспозвоночных за счет микроклимата и обеспеченности трофическими ресурсами для условий загрязнения дополнена специфической функцией — «островков безопасности» среди окружающих пространств высокотоксичной подстилки. В контексте прогнозируемого увеличения частоты засух из-за климатических изменений сочетание этих функций становится особенно важным для сохранения почвенной фауны. Можно также предположить, что после прекращения выбросов промышленных предприятий валежные стволы могут быть источниками расселения беспозвоночных на прилегающие территории, что следует учитывать при анализе посттехногенных восстановительных сукцессий.

\*\*\*

Авторы признательны Э. Х. Ахуновой, Т. Н. Орехову, А. Д. Логиновой, К. Г. Хорошу и О. А. Межевикиной за пробоподготовку и проведение химических анализов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельская Е. А.* Динамика трофической активности филофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2018. № 1. С. 74—80.  
<https://doi.org/10.7868/S0367059718010092>
- Бельский Е. А., Ляхов А. Г.* Динамика населения птиц-дуплогнездников в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере Среднеуральского медеплавильного завода) // *Экология*. 2021. № 4. Р. 278—288.  
<https://doi.org/10.31857/S0367059721040041>
- Бергман И. Е., Воробейчик Е. Л.* Влияние выбросов медеплавильного завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах // *Лесоведение*. 2017. № 1. С. 24—38.

- Воробейчик Е. Л.* Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С. 278—284.
- Воробейчик Е. Л.* Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 2007. № 6. С. 427—437.
- Воробейчик Е. Л., Бергман И. Е.* Bait-lamina test в оценке загрязненных почв: выбор длительности экспонирования // Экология. 2020. № 5. С. 354—364. <https://doi.org/10.31857/S0367059720050133>
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Гребенников М. Е.* Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2019. № 2. С. 133—148. <https://doi.org/10.1134/S0367059719020112>
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Золотарев М. П., Тунева Т. К.* Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // Russian Entomological Journal. 2012. Т. 21. № 2. С. 203—218.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Нестеркова Д. В., Гребенников М. Е.* Крупные древесные остатки как микростации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 1. С. 85—95. <https://doi.org/10.1134/S0002332920010178>
- Воробейчик Е. Л., Кайгородова С. Ю.* Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009—1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
- Воробейчик Е. Л., Нестеркова Д. В.* Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода: смещение в период сокращения выбросов // Экология. 2015. № 4. С. 308—312. <https://doi.org/10.7868/S0367059715040162>
- Воробейчик Е. Л., Пищулин П. Г.* Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2011. № 5. С. 597—610.
- Воробейчик Е. Л., Трубина М. Р., Хантемирова Е. В., Бергман И. Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448—458. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
- Всеволодова-Перель Т. С.* Дождевые черви фауны России. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Гераськина А. П.* Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016a. Т. 1. № 2. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-4>
- Гераськина А. П.* Население дождевых червей (Lumbricidae) в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника // Зоологический журнал. 2016b. Т. 95. № 4. С. 394—405. <https://doi.org/10.7868/S0044513416020094>
- Гераськина А. П., Шевченко Н. Е.* Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника // Лесоведение. 2018. № 6. С. 464—478. <https://doi.org/10.1134/S0024114818060037>
- Золотарев М. П.* Изменение таксономической структуры населения паукообразных-герпетобиионтов в градиенте загрязнения от выбросов медеплавильного комбината // Экология. 2009. № 5. С. 378—382.
- Золотарев М. П., Нестерков А. В.* Паукообразные (Aranei, Opiliones) лугов: реакция на загрязнение выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 2015. № 1. С. 48—56.
- Коркина И. Н., Воробейчик Е. Л.* Индекс форм гумуса — перспективный инструмент для экологического мониторинга // Экология. 2016. № 6. С. 434—440. <https://doi.org/10.7868/S0367059716060081>
- Михайлова И. Н.* Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2020. № 1. С. 43—50. <https://doi.org/10.31857/S0367059720010072>
- Михайлова И. Н.* Динамика границ распространения эпифитных макролишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 5. С. 321—333. <https://doi.org/10.31857/S0367059722050080>
- Мухачева С. В.* Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. I. Состав, обилие и разнообразие // Экология. 2021. № 1. С. 66—76. <https://doi.org/10.31857/S0367059721010108>
- Нестерков А. В.* Признаки восстановления сообществ беспозвоночных травостоя после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 6. С. 468—478. <https://doi.org/10.31857/S0367059722060130>
- Нестерков А. В., Гребенников М. Е.* Сообщества моллюсков лугового травостоя в условиях снижения выбросов медеплавильного производства // Экология. 2020. № 6. С. 471—480. <https://doi.org/10.31857/S0367059720060062>
- Нестеркова Д. В.* Распространение и численность европейского крота (*Talpa europaea* L.) в районах воздействия двух медеплавильных заводов на Урале // Экология. 2014. № 5. С. 385—392.
- Трубина М. Р., Михайлова И. Н., Дьяченко А. П.* Динамика сообществ криптогамных организмов на мертвой древесине после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 6. С. 468—478. <https://doi.org/10.31857/S0367059722060166>
- Фарзалиева Г. Ш.* Определитель многоножек (Mugilopoda) Урала и Приуралья // Вестник Пермского университета. 2009. Т. 10. № 36. С. 66—72.

- Arnold R. E., Hodson M. E., Langdon C. J. A Cu tolerant population of the earthworm *Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1862) at Coniston Copper Mines, Cumbria, UK // Environmental Pollution. 2008. V. 152. № 3. P. 713—722. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.048>
- Ashwood F., Vanguelova E. I., Benham S., Butt K. R. Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood // Forest Ecosystems. 2019. V. 6: 33. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0193-z>
- Belskii E., Lyakhov A. Improved breeding parameters in the pied flycatcher with reduced pollutant emissions from a copper smelter // Environmental Pollution. 2022. V. 302(1): 119089. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119089>
- Bengtsson G., Tranvik L. Critical metal concentrations for forest soil invertebrates. A review of the limitations // Water, Air, Soil Pollut. 1989. V. 47. № 3-4. P. 381—417.
- Berg M. P., Bengtsson J. Temporal and spatial variability in soil food web structure // Oikos. 2007. V. 116. № 11. P. 1789—1804.
- Chao A., Gotelli N. J., Hsieh T. C., Sander E. L., Ma K. H., Colwell R. K., Ellison A. M. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies // Ecological Monographs. 2014. V. 84. № 1. P. 45—67. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Dulya O. V., Bergman I. E., Kukarskih V. V., Vorobeichik E. L., Smirnov G. Y., Mikryukov V. S. Pollution-induced slowdown of coarse woody debris decomposition differs between two coniferous tree species // Forest Ecology and Management. 2019. V. 448. P. 312—320. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.026>
- Esenin A. V., Ma W. C. Heavy metals (Cd, Cu, Zn) in wood and wood-feeding insects and other invertebrates associated with decaying pine trees // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. 2000. V. 64. № 2. P. 242—249.
- Farzaliyeva G. S., Esyunin S. L. The harvestman fauna of the Urals, Russia, with a key to the Ural species (Arachnida: Opiliones) // Arthropoda Selecta. 2000. V. 8. № 3. P. 183—199.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack Jr K., Cummins K. W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // Advances in Ecological Research. 1986. V. 15. P. 133—302.
- Haughian S. R., Frego K. A. Does CWD mediate microclimate for epixylic vegetation in boreal forest understories? A test of the moisture-capacitor hypothesis // Forest Ecology and Management. 2017. V. 389. P. 341—351. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.011>
- Huhta V., Siira-Pietikäinen A., Penttinen R. Importance of dead wood for soil mite (Acarina) communities in boreal old-growth forests // Soil Organisms. 2012. V. 84. № 3. P. 499—512.
- Jabin M., Mohr D., Kappes H., Topp W. Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak-beech forest // Forest Ecology and Management. 2004. V. 194. № 1-3. P. 61—69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.053>
- Kappes H., Catalano C., Topp W. Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests // Applied Soil Ecology. 2007. V. 36. № 2. P. 190—198. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.02.003>
- Kappes H., Jabin M., Kulfan J., Zach P., Topp W. Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests // Forest Ecology and Management. 2009. V. 257. № 4. P. 1255—1260. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.021>
- Kemencei Z., Farkas R., Pall-Gergely B., Vilisics F., Nagy A., Hornung E., Solymos P. Microhabitat associations of land snails in forested dolinas: implications for coarse filter conservation // Community Ecology. 2014. V. 15. № 2. P. 180—186. <https://doi.org/10.1556/comec.15.2014.2.6>
- Khanina L., Bobrovsky M. Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland // Forest Ecology and Management. 2021. V. 491: 119172. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119172>
- Kluber M. R., Olson D. H., Puettmann K. J. Downed wood microclimates and their potential impact on plethodontid salamander habitat in the Oregon Coast Range // Northwest Science. 2009. V. 83. № 1. P. 25—34.
- Korkina I. N., Vorobeichik E. L. Humus Index as an indicator of the topsoil response to the impacts of industrial pollution // Applied Soil Ecology. 2018. V. 123. P. 455—463. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.025>
- Korkina I. N., Vorobeichik E. L. Non-typical degraded and regraded humus forms in metal-contaminated areas, or there and back again // Geoderma. 2021. V. 404: 115390. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115390>
- Langdon C. J., Pearce T. G., Feldmann J., Semple K. T., Meharg A. A. Arsenic speciation in the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrodrilus rubidus* // Environmental Toxicology and Chemistry. 2003. V. 22. № 6. P. 1302—1308.
- Langdon C. J., Pearce T. G., Meharg A. A., Semple K. T. Resistance to copper toxicity in populations of the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrodrilus rubidus* from contaminated mine wastes // Environmental Toxicology and Chemistry. 2001. V. 20. № 10. P. 2336—2341.
- Mikryukov V. S., Dulya O. V. Contamination-induced transformation of bacterial and fungal communities in spruce-fir and birch forest litter // Applied Soil Ecology. 2017. V. 114. P. 111—122. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.003>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Bergman I. E., Lihodeevskiy G. A., Loginova A. D., Tedersoo L. Sheltering role of

- well-decayed conifer logs for forest floor fungi in long-term polluted boreal forests // *Frontiers in Microbiology*. 2021. V. 12: 729244.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.729244>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Modorov M. V.* Phylogenetic signature of fungal response to long-term chemical pollution // *Soil Biology and Biochemistry*. 2020. V. 140: 107644.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107644>
- Paradis E., Schliep K.* ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R // *Bioinformatics*. 2019. V. 35. P. 526–528.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Parisi F., Pioli S., Lombardi F., Fravolini G., Marchetti M., Tognetti R.* Linking deadwood traits with saproxylic invertebrates and fungi in European forests — A review // *IForest*. 2018. V. 11. № 3. P. 423–436.  
<https://doi.org/10.3832/ifer2670-011>
- Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A.* Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007. V. 11. № 5. P. 1633–1644.  
<https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Persson T., Lenoir L., Vegerfors B.* Which macroarthropods prefer tree stumps over soil and litter substrates? // *Forest Ecology and Management*. 2013. V. 290. P. 30–39.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.009>
- Plytycz B., Kielbasa E., Grebosz A., Duchnowski M., Morgan A. J.* Riboflavin mobilization from eleocyte stores in the earthworm *Dendrodrilus rubidus* inhabiting aerically-contaminated Ni smelter soil // *Chemosphere*. 2010. V. 81. № 2. P. 199–205.  
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2010.06.056>
- Pustejovsky J. E.* Using response ratios for meta-analyzing single-case designs with behavioral outcomes // *Journal of School Psychology*. 2018. V. 68. P. 99–112.  
<https://doi.org/10.1016/j.jsp.2018.02.003>
- Raymond-Léonard L.J., Bouchard M., Handa I. T.* Dead wood provides habitat for springtails across a latitudinal gradient of forests in Quebec, Canada // *Forest Ecology and Management*. 2020. V. 472: 118237.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118237>
- Römbke J., Blick T., Dorow W. H. O.* *Allolobophoridaella eiseni* (Lumbricidae), a truly arboreal earthworm in the temperate region of Central Europe // *Soil Organisms*. 2017. V. 89. № 2. P. 75–84.
- Spiders of Europe [Электронный ресурс].  
<https://www.araneae.nmbe.ch> (дата обращения: 03.10.2023).
- Sysoev A., Schileyko A.* Land snails and slugs of Russia and adjacent countries. Sofia; Moscow: Pensoft, 2009. 179 p.
- Terhivuo J., Pankakoski E., Hyvarinen H., Koivisto I.* Pb uptake by ecologically dissimilar earthworm (Lumbricidae) species near a lead smelter in south Finland // *Environmental Pollution*. 1994. V. 85. № 1. P. 87–96.
- Topp W., Kappes H., Kulfan J., Zach P.* Distribution pattern of woodlice (Isopoda) and millipedes (Diplopoda) in four primeval forests of the western Carpathians (Central Slovakia) // *Soil Biology and Biochemistry*. 2006. V. 38. № 1. P. 43–50.
- Vorobeichik E., Nesterkov A., Ermakov A., Zolotarev M., Grebennikov M.* Diversity and abundance of soil macroinvertebrates along a contamination gradient in the Central Urals, Russia // *Biodiversity Data Journal*. 2022. V. 10: e76968.  
<https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e76968>
- Vorobeichik E., Nesterkov A., Golovanova E., Nesterkova D., Ermakov A., Grebennikov M.* Long-term dynamics of the abundance of earthworms and enchytraeids (Annelida, Clitellata: Lumbricidae, Enchytraeidae) in forests of the Central Urals, Russia // *Biodiversity Data Journal*. 2021. V. 9: e75466.  
<https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e75466>
- Vorobeichik E. L., Bergman I. E.* Bait-lamina test for assessment of polluted soils: Rough vs. Precise scales // *Ecological Indicators*. 2021. V. 122: 107277.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107277>
- Vorobeichik E. L., Korkina I. N.* A bizarre layer cake: Why soil animals recolonizing polluted areas shape atypical humus forms // *Science of the Total Environment*. 2023. V. 904: 166810.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166810>
- Zuo J., Fonck M., van Hal J., Cornelissen J. H. C., Berg M. P.* Diversity of macro-detritivores in dead wood is influenced by tree species, decay stage and environment // *Soil Biology and Biochemistry*. 2014. V. 78. P. 288–297.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.010>

## The Role of Coarse Woody Debris in the Survival of Soil Macrofauna in Metal-Contaminated Areas in the Middle Urals

E. L. Vorobeichik<sup>1, \*</sup>, A. I. Ermakov<sup>1</sup>, M. E. Grebennikov<sup>1</sup>, D. V. Nesterkova<sup>1</sup>,  
M. P. Zolotarev<sup>1</sup>, A. N. Sozontov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,  
8 Marta st., 202, Yekaterinburg, 620144, Russian Federation

\*E-mail: ev@ipae.uran.ru

Soil macrofauna of three microstations was compared between background and contaminated areas: within decaying trunks of deciduous trees (linden, aspen) in the final stages of decomposition, beneath the trunks and outside the influence of the trunks (standard soil samples). The composition of macrofauna was analysed at two levels: (i) supraspecific taxa and (ii) species for several taxocenes (earthworms, centipedes, arachnids, ground beetles, click beetles, and mollusks). The study was conducted in the spruce–fir forests of the southern taiga, in the area affected by emissions from the Middle Ural Copper Smelter. At the level of supraspecific taxa, the composition of macrofauna differs little between decaying trunks and standard soil samples. At the species level, the difference between microsites depends on the specific taxocene: the species composition within decaying trunks either almost coincides with that of standard samples (mollusks), or is more specialized (click beetles), or is more diverse (centipedes, arachnids, ground beetles), or is reduced due to the loss of a specific ecological group (earthworms). The ordination of microsites based on the general list of species for the investigated taxocenes aligns with the ordination based on the composition of macrofauna at the supraspecific level. The total density and abundance of most groups of soil macrofauna are higher in trunks than in standard samples. In the background area, the difference is especially pronounced (2–6 times) for earthworms, harvestmen, lithobiids, herbivorous heteroptera, ground beetles, and chironomid larvae. In contaminated areas, the difference is even more substantial: for earthworms it is 70 times, for mollusks — 30 times, for heteroptera — 10 times, for lepidopteran larvae — 7 times, for spiders — 5 times, for diplopods — 4 times. The predominant habitation of soil macrofauna in decaying trunks within contaminated area may be associated with a significantly lower concentrations of potentially toxic metals in decomposing wood compared to forest litter: for Pb, the difference is 85 times, for Fe — 77 times, for Cu — 25 times, for Cd — 2.6 times, for Zn — 1.7 times. Thus, the negative impacts of pollution on soil macrofauna are less pronounced in decaying tree trunks than in standard soil samples.

*Keywords: heavy metals, copper smelter, industrial pollution, toxic load, decaying tree trunks, soil invertebrates, biodiversity, resistance.*

**Acknowledgement:** The material for the study was collected with financial support from the RFBR (project 2018-04-00160), data analysis and article preparation were conducted within the framework of the State contract with the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural branch of the RAS (project 122021000076-9).

### REFERENCES

- Arnold R. E., Hodson M. E., Langdon C. J., A Cu tolerant population of the earthworm *Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1862) at Coniston Copper Mines, Cumbria, UK, *Environmental Pollution*, 2008, Vol. 152, No. 3, pp. 713–722. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.048>
- Ashwood F., Vanguelova E. I., Benham S., Butt K. R., Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood, *Forest Ecosystems*, 2019, Vol. 6: 33. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0193-z>
- Bel'skii E.A., Lyakhov A. G., Dynamics of the community of hole-nesting birds upon reduction of industrial emissions (the example of the Middle Ural Copper Smelter) *Russian Journal of Ecology*, 2021, Vol. 52, No. 4, pp. 296–306. <https://doi.org/10.1134/S1067413621040044>
- Belskaya E. A., Dynamics of trophic activity of leaf-eating insects on birch during reduction of emissions from the Middle Ural Copper Smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2018, Vol. 49, No. 1, pp. 87–92. <https://doi.org/10.1134/s1067413617060029>

- Belskii E., Lyakhov A., Improved breeding parameters in the pied flycatcher with reduced pollutant emissions from a copper smelter, *Environmental Pollution*, 2022, Vol. 302(1): 119089.  
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119089>
- Bengtsson G., Tranvik L., Critical metal concentrations for forest soil invertebrates. A review of the limitations, *Water, Air, Soil Pollut*, 1989, Vol. 47, No. 3-4, pp. 381—417.
- Berg M. P., Bengtsson J., Temporal and spatial variability in soil food web structure, *Oikos*, 2007, Vol. 116, No. 11, pp. 1789—1804.
- Bergman I. E., Vorobeichik E. L., The effect of a copper smelter emissions on the stock and decomposition of coarse woody debris in spruce and fir woodlands, *Contemporary Problems of Ecology*, 2017, Vol. 10, No. 7, pp. 790—803.  
<https://doi.org/10.1134/S1995425517070022>
- Chao A., Gotelli N. J., Hsieh T. C., Sander E. L., Ma K. H., Colwell R. K., Ellison A. M., Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies, *Ecological Monographs*, 2014, Vol. 84, No. 1, pp. 45—67.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Dulya O. V., Bergman I. E., Kukarskih V. V., Vorobeichik E. L., Smirnov G. Y., Mikryukov V. S., Pollution-induced slowdown of coarse woody debris decomposition differs between two coniferous tree species, *Forest Ecology and Management*, 2019, Vol. 448, pp. 312—320.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.026>
- Esenin A. V., Ma W. C., Heavy metals (Cd, Cu, Zn) in wood and wood-feeding insects and other invertebrates associated with decaying pine trees, *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2000, Vol. 64, No. 2, pp. 242—249.
- Farzalieva G. S., Esyunin S. L., The harvestman fauna of the Urals, Russia, with a key to the Ural species (Arachnida: Opiliones), *Arthropoda Selecta*, 2000, Vol. 8, No. 3, pp. 183—199.
- Farzalieva G. S., Oprelitel' mnogonozhek (Myriapoda) Urala i Priural'ya (The identification keys of Ural Myriapoda), *Vestnik Permskogo universiteta*, 2009, Vol. 10, No. 36, pp. 66—72.
- Geras'kina A. P., Naselenie dozhdevykh chervei (Lumbricidae) v osnovnykh tipakh temnokhvoynykh lesov Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Population of earthworms (Lumbricidae) in the main types of dark coniferous forests at the Pechora-Ilych nature reserve), *Zoologicheskii zhurnal*, 2016, Vol. 95, No. 4, pp. 394—405.  
<https://doi.org/10.7868/S0044513416020094>
- Geras'kina A. P., Problemy kolichestvennoi otsenki i ucheta faunisticheskogo raznoobraziya dozhdevykh chervei v lesnykh soobshchestvakh (Problems of quantification and accounting faunal diversity of earthworms in forest communities), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016a, Vol. 1, No. 2.  
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-4>
- Geras'kina A. P., Shevchenko N. E., Biotopicheskaya priurochennost' dozhdevykh chervei v malonarushennykh lesakh Teberdinskogo biosferного zapovednika (Biotopic association of earthworms in intact forests of Teberda Nature Reserve), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 464—478.  
<https://doi.org/10.1134/S0024114818060037>
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Solins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack Jr K., Cummins K. W., Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems, *Advances in Ecological Research*, 1986, Vol. 15, pp. 133—302.
- Haughian S. R., Frego K. A., Does CWD mediate microclimate for epixylic vegetation in boreal forest understories? A test of the moisture-capacitor hypothesis, *Forest Ecology and Management*, 2017, Vol. 389, pp. 341—351.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.011>
- Huhta V., Siira-Pietikäinen A., Penttinen R., Importance of dead wood for soil mite (Acarina) communities in boreal old-growth forests, *Soil Organisms*, 2012, Vol. 84, No. 3, pp. 499—512.
- Jabin M., Mohr D., Kappes H., Topp W., Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak-beech forest, *Forest Ecology and Management*, 2004, Vol. 194, No. 1-3, pp. 61—69.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.053>
- Kappes H., Catalano C., Topp W., Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests, *Applied Soil Ecology*, 2007, Vol. 36, No. 2, pp. 190—198.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.02.003>
- Kappes H., Jabin M., Kulfan J., Zach P., Topp W., Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests, *Forest Ecology and Management*, 2009, Vol. 257, No. 4, pp. 1255—1260.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.021>
- Kemencei Z., Farkas R., Pall-Gergely B., Vilisics F., Nagy A., Hornung E., Solymos P., Microhabitat associations of land snails in forested dolinas: Implications for coarse filter conservation, *Community Ecology*, 2014, Vol. 15, No. 2, pp. 180—186.  
<https://doi.org/10.1556/comec.15.2014.2.6>
- Khanina L., Bobrovsky M., Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 491: 119172.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119172>
- Kluber M. R., Olson D. H., Puettmann K. J., Downed wood microclimates and their potential impact on plethodontid salamander habitat in the Oregon Coast Range, *Northwest Science*, 2009, Vol. 83, No. 1, pp. 25—34.
- Korkina I. N., Vorobeichik E. L., Humus Index as an indicator of the topsoil response to the impacts of industrial pollution, *Applied Soil Ecology*, 2018, Vol. 123, pp. 455—463.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.025>

- Korkina I. N., Vorobeichik E. L., Non-typical degraded and regraded humus forms in metal-contaminated areas, or there and back again, *Geoderma*, 2021, Vol. 404: 115390. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115390>
- Korkina I. N., Vorobeichik E. L., The Humus index: A promising tool for environmental monitoring, *Russian Journal of Ecology*, 2016, Vol. 47, No. 6, pp. 526—531. <https://doi.org/10.1134/s1067413616060084>
- Langdon C. J., Pearce T. G., Feldmann J., Semple K. T., Meharg A. A., Arsenic speciation in the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrodrilus rubidus*, *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2003, Vol. 22, No. 6, pp. 1302—1308.
- Langdon C. J., Pearce T. G., Meharg A. A., Semple K. T., Resistance to copper toxicity in populations of the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrodrilus rubidus* from contaminated mine wastes, *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2001, Vol. 20, No. 10, pp. 2336—2341.
- Mikhailova I. N., Dynamics of distribution boundaries of epiphytic macrolichens after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2022, Vol. 53, No. 5, pp. 335—346. <https://doi.org/10.1134/S1067413622050083>
- Mikhailova I. N., Dynamics of epiphytic lichen communities in the initial period after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2020, Vol. 51, No. 1, pp. 38—45. <https://doi.org/10.1134/s1067413620010075>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Bergman I. E., Lihodeevskiy G. A., Loginova A. D., Tedersoo L., Sheltering role of well-decayed conifer logs for forest floor fungi in long-term polluted boreal forests, *Frontiers in Microbiology*, 2021, Vol. 12: 729244. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.729244>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Contamination-induced transformation of bacterial and fungal communities in spruce-fir and birch forest litter, *Applied Soil Ecology*, 2017, Vol. 114, pp. 111—122. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.003>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Modorov M. V., Phylogenetic signature of fungal response to long-term chemical pollution, *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, Vol. 140: 107644. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107644>
- Mukhacheva S. V., Long-term dynamics of small mammal communities in the period of reduction of copper smelter emissions: 1. Composition, abundance, and diversity, *Russian Journal of Ecology*, 2021, Vol. 52, No. 1, pp. 84—93. <https://doi.org/10.1134/s1067413621010100>
- Nesterkov A. V., Grebennikov M. E., Grassland land snail communities after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2020, Vol. 51, No. 6, pp. 578—588. <https://doi.org/10.1134/S1067413620060065>
- Nesterkov A. V., Recovery signs in grass-stand invertebrate communities after a decrease in copper-smelting emissions, *Russian Journal of Ecology*, 2022, V. 53, No. 6, pp. 553—564. <https://doi.org/10.1134/S1067413622060133>
- Nesterkova D. V., Distribution and abundance of European mole (*Talpa europaea* L.) in areas affected by two Ural copper smelters, *Russian Journal of Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 5, pp. 429—436.
- Paradis E., Schliep K., ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R, *Bioinformatics*, 2019, Vol. 35, pp. 526—528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Parisi F., Pioli S., Lombardi F., Fravolini G., Marchetti M., Tognetti R., Linking deadwood traits with saproxylic invertebrates and fungi in European forests — A review, *IForest*, 2018, Vol. 11, No. 3, pp. 423—436. <https://doi.org/10.3832/ifor2670-011>
- Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A., Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification, *Hydrology and Earth System Sciences*, 2007, Vol. 11, No. 5, pp. 1633—1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Persson T., Lenoir L., Vegerfors B., Which macroarthropods prefer tree stumps over soil and litter substrates?, *Forest Ecology and Management*, 2013, Vol. 290, pp. 30—39. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.009>
- Płytycz B., Kielbasa E., Grebosz A., Duchnowski M., Morgan A. J., Riboflavin mobilization from eleocyte stores in the earthworm *Dendrodrilus rubidus* inhabiting aerially-contaminated Ni smelter soil, *Chemosphere*, 2010, Vol. 81, No. 2, pp. 199—205. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2010.06.056>
- Pustejovsky J. E., Using response ratios for meta-analyzing single-case designs with behavioral outcomes, *Journal of School Psychology*, 2018, Vol. 68, pp. 99—112. <https://doi.org/10.1016/j.jsp.2018.02.003>
- Raymond-Léonard L. J., Bouchard M., Handa I. T., Dead wood provides habitat for springtails across a latitudinal gradient of forests in Quebec, Canada, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 472: 118237. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118237>
- Römbke J., Blick T., Dorow W. H. O., *Allolobophoridella eiseni* (Lumbricidae), a truly arboreal earthworm in the temperate region of Central Europe, *Soil Organisms*, 2017, Vol. 89, No. 2, pp. 75—84.
- Spiders of Europe, available at: [www.araneae.nmbe.ch](http://www.araneae.nmbe.ch) (October 03, 2023).
- Sysoev A., Schileyko A., *Land snails and slugs of Russia and adjacent countries*, Sofia, Moscow: Pensoft, 2009, 179 p.
- Terhivuo J., Pankakoski E., Hyvarinen H., Koivisto I., Pb uptake by ecologically dissimilar earthworm (Lumbricidae) species near a lead smelter in south Finland, *Environmental Pollution*, 1994, Vol. 85, No. 1, pp. 87—96.
- Topp W., Kappes H., Kulfan J., Zach P., Distribution pattern of woodlice (Isopoda) and millipedes (Diplopoda) in four primeval forests of the western Carpathians (Central Slovakia), *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, Vol. 38, No. 1, pp. 43—50.

- Trubina M. R., Mikhailova I. N., Dyachenko A. P., Dynamics of communities of cryptogamic organisms on dead wood after reduction of the emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2022, Vol. 53, No. 6, pp. 437–447. <https://doi.org/10.1134/S1067413622060169>
- Vorobeichik E., Nesterkov A., Ermakov A., Zolotarev M., Grebennikov M., Diversity and abundance of soil macroinvertebrates along a contamination gradient in the Central Urals, Russia, *Biodiversity Data Journal*, 2022, Vol. 10: e76968. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e76968>
- Vorobeichik E., Nesterkov A., Golovanova E., Nesterkova D., Ermakov A., Grebennikov M., Long-term dynamics of the abundance of earthworms and enchytraeids (Annelida, Clitellata: Lumbricidae, Enchytraeidae) in forests of the Central Urals, Russia, *Biodiversity Data Journal*, 2021, Vol. 9: e75466. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e75466>
- Vorobeichik E. L., Bergman I. E., Bait-lamina test for assessment of polluted soils: Rough vs. Precise scales, *Ecological Indicators*, 2021, Vol. 122: 107277. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107277>
- Vorobeichik E. L., Bergman I. E., Bait-lamina test in the assessment of polluted soils: Choice of exposure duration, *Russian Journal of Ecology*, 2020, Vol. 51, No. 5, pp. 430–439. <https://doi.org/10.1134/S1067413620050136>
- Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Grebennikov M. E., Initial stages of recovery of soil macrofauna communities after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2019, Vol. 50, No. 2, pp. 146–160. <https://doi.org/10.1134/S1067413619020115>
- Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Nesterkova D. V., Grebennikov M. E., Coarse woody debris as microhabitats of soil macrofauna in polluted areas, *Biology Bulletin*, 2020, Vol. 47, No. 1, pp. 87–96. <https://doi.org/10.1134/s1062359020010173>
- Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Zolotarev M. P., Tuneva T. K., Izmenenie raznoobraziya pochvennoi mezofauny v gradiente promyshlennogo zagryazneniya (Changes in diversity of soil macrofauna in industrial pollution gradient), *Russian Entomological Journal*, 2012, Vol. 21, No. 2, pp. 203–218.
- Vorobeichik E. L., Changes in thickness of forest litter under chemical pollution, *Russian Journal of Ecology*, 1995, Vol. 26, No. 4, pp. 252–258.
- Vorobeichik E. L., Kaigorodova S. Yu., Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 8, pp. 977–990. <https://doi.org/10.1134/s1064229317080130>
- Vorobeichik E. L., Korkina I. N., A bizarre layer cake: Why soil animals recolonizing polluted areas shape atypical humus forms, *Science of the Total Environment*, 2023, Vol. 904: 166810. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166810>
- Vorobeichik E. L., Nesterkova D. V., Technogenic boundary of the mole distribution in the region of copper smelter impacts: Shift after reduction of emissions, *Russian Journal of Ecology*, 2015, Vol. 46, No. 4, pp. 377–380.
- Vorobeichik E. L., Pishchulin P. G., Effect of trees on the decomposition rate of cellulose in soils under industrial pollution, *Eurasian Soil Science*, 2011, Vol. 44, No. 5, pp. 547–560. <https://doi.org/10.1134/S1064229311050140>
- Vorobeichik E. L., Seasonal changes in the spatial distribution of cellulolytic activity of soil microflora under conditions of atmospheric pollution, *Russian Journal of Ecology*, 2007, Vol. 38, No. 6, pp. 398–407.
- Vorobeichik E. L., Trubina M. R., Khantemirova E. V., Bergman I. E., Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions, *Russian Journal of Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 6, pp. 498–507. <https://doi.org/10.1134/s1067413614060150>
- Vsevolodova-Perel' T.S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii* (Earthworms of Russian fauna), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
- Zolotarev M. P., Changes in the taxonomic structure of herpetobiont arachnids along the gradient of pollution with emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2009, Vol. 40, No. 5, pp. 378–382.
- Zolotarev M. P., Nesterkov A. V., Arachnids (Aranei, Opiliones) in meadows: Response to pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2015, Vol. 46, No. 1, pp. 81–88. <https://doi.org/10.1134/s1067413614060162>
- Zuo J., Fonck M., van Hal J., Cornelissen J. H. C., Berg M. P., Diversity of macro-detritivores in dead wood is influenced by tree species, decay stage and environment, *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, Vol. 78, pp. 288–297. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.010>