

# ПЕРФУГИУМЫ КАК МЕХАНИЗМ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОЧВЕННОЙ ФАУНЫ ПОСЛЕ НАРУШЕНИЙ ЭКОСИСТЕМ<sup>1</sup>

**К. Б. Гонгальский**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, 33  
E-mail: gongalsky@gmail.com*

## PERFUGIA AS A MECHANISM FOR THE RECOVERY OF SOIL FAUNA AFTER ECOSYSTEM DISTURBANCES

**K. B. Gongalsky**

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
33 Leninsky prospekt, Moscow, 119071, Russia  
E-mail: gongalsky@gmail.com*

**Аннотация.** Такие нарушения экосистем, как лесные пожары, промышленное загрязнение и др. практически всегда носят гетерогенный характер, оставляя менее нарушенные участки в пределах нарушения. В дополнение к традиционно рассматривавшемуся источнику восстановления сообществ почвенных беспозвоночных за счет иммиграции из окружающих ненарушенных биотопов показана роль локально ненарушенных участков в пределах импактных зон. Также показано присутствие перфугиумов в пределах импактных зон разного происхождения. Перфугиумы – локально ненарушенные или слабо нарушенные участки в пределах нарушения биоценоза, в которых переживают нарушение отдельные особи или фрагменты сообществ организмов, обитавших в данном биоценозе; они характеризуются более высоким разнообразием и численностью почвенной фауны по сравнению с основной нарушенной территорией. Гетерогенность почвенной среды, неоднородность ее нарушения и наличие перфугиумов служит одним из факторов восстановления сообществ почвенных животных после нарушений.

**Ключевые слова:** структура экосистем, пространственное распределение, перфугиум, станция переживания.

**Abstract.** Disturbances such as forest fires, industrial pollution, etc. are almost always heterogeneous, leaving less disturbed patches within the boundaries of disturbances. In addition to the traditionally considered source of soil invertebrates' restoration by immigration from the surrounding unchanged biotopes, the role of locally undisturbed areas within the impact zones is shown. The presence of perfugia within the impact areas of various origin is revealed. Perfugia are locally less disturbed or undisturbed areas within a disturbed ecosystem where specimens or remnants of soil biota communities survive a disturbance. They are characterized by higher diversity and abundance of soil fauna in comparison to the main disturbed area. The heterogeneity of soil environment, the heterogeneity of its disturbance and the presence of perfugia serve as one of the factors in the recovery of soil fauna after the disturbances.

**Key words:** ecosystem structure, spatial distribution, perfugium, survival station.

### Введение

Восстановление сообществ почвенных животных после нарушений экосистем (промышленное загрязнение, воздействие автодорог, ветровалы, пожары) в последние десятилетия изучалось довольно подробно благодаря актуальности этой темы. Многими исследователями было показано, что почвенные животные являются довольно устойчивым компонентом экосистем: например, восстановление численности панцирных клещей после такого экстремально-го нарушения, как радиоактивное загрязнение

от Чернобыльской АЭС, произошло за 6–8 лет, а разнообразия – за 18–20 лет [1]. В ряде случаев делается вывод о высокой устойчивости почвенных животных к разным типам воздействий, что подтверждается лабораторными экспериментами [2, 3], а также о высокой «буферной» роли почвы при нарушениях среды [4]. При таком подходе почвенная фауна трактуется как один из наиболее устойчивых компонентов экосистем, наряду с лишайниками и некоторыми микроорганизмами.

Однако механизмы восстановления сообществ после нарушений не всегда ясны.

<sup>1</sup> Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (грант № 14-14-00894).

При анализе нарушений традиционно рассматривают либо различные стадии восстановления (разные годы или различные этапы сукцессии после воздействия), либо градиент воздействия нарушающего фактора (расстояние от источника воздействия в км). При этом каждая из учетных площадок принимается за однородную. В то же время одним из важных параметров восстановления структуры и численности сообществ в пределах нарушенных местообитаний является пространственная неоднородность, анализ которой проводился ранее фрагментарно. Во многих работах, рассматривающих восстановление почвенной фауны, основным считается привнос и активная миграция беспозвоночных на нарушенную территорию из ненарушенных окружающих биотопов. Такие исследования были в деталях выполнены для агроценозов (если рассматривать агроценозы как нарушения естественных экосистем). Многими авторами была показана роль обочин как источника разнообразия беспозвоночных на полях, и в первую очередь хищных артропод как агентов биологической защиты урожая от вредителей [5–8]. Работ, исследовавших краевой эффект в нарушениях экосистем, значительно меньше, но роль привноса и активной миграции беспозвоночных в восстановлении сообществ почвенных беспозвоночных на гарях также была показана [9].

При этом неоднородность нарушения и/или неоднородность распределения самих почвенных беспозвоночных в пределах нарушенной территории оставалась в большинстве случаев за кадром. В последние десятилетия показано, что пространственная структура распределения сообществ в почве чрезвычайно неоднородна [10, 11]. Наложение естественной неоднородности на возникающую при нарушениях фрагментацию биогеоценозов приводит к высоко мозаичной структуре пространственного распределения сообществ [12, 13]. По-видимому, большой вклад в восстановление вносят локально ненарушенные участки в пределах крупных нарушений. Можно предположить, что они дают возможность начинать восстановление по всему нарушенному участку, а не только с его краев. Следовательно, в качестве источника восстановления после нарушений могут выступать локально ненарушенные участки, называемые разными авторами рефугиумами, микрорефугиумами и т.д., в связи с чем представляется необходимым разобраться в накопившейся терминологии.

*Цель работы* – проанализировать роль неоднородности распределения почвенных беспозвоночных в восстановлении их сообществ на примере гарей и участков промышленного загрязнения.

## Неоднородность пространственного распределения почвенных животных

Роль неоднородности ненарушенных почв на уровне биогеоценоза в формировании сообществ почвенных беспозвоночных показана довольно хорошо [11, 14, 15], однако насколько велик вклад неоднородности экосистем в формирование сообществ почвенных животных при нарушениях, изучено менее подробно.

Пространственное распределение почвенной мезофауны на гарях оказывается неоднородным. Например, в заповеднике «Утриш» на гарях 2- и 7-летнего возраста в шибляке выявлены участки высокой численности почвенной мезофауны по сравнению с фоновой, или агрегации. Агрегации содержали до 720–800 экз./м<sup>2</sup> крупных почвенных беспозвоночных при средних значениях около 200 [16]. С помощью пространственного анализа по индексам расстояний (SADIE) удалось сравнить расположение в пространстве пятен подстилки и пятен распределения общей численности животных. В шибляке на обоих участках корреляция, судя по показателю  $X$ , оказалась недостоверной как для численности, так и для количества групп мезофауны. Достоверная корреляция была обнаружена только между численностью мезофауны и массой подстилки на двухлетней гари ( $X = 0,795$ ). Таким образом, максимальная численность животных выявлена на локально несоревнившихся участках, где сохранилась подстилка. Сходные результаты показаны для микрораспределения почвенных животных на гарях других природных зон: в елово-сосновых лесах Кандалакшского и Полистовского заповедников на Северо-Западе России.

Пространственное распределение почвенной мезофауны на участках промышленного загрязнения было изучено в нескольких работах. В частности, загрязнение почвы тяжелыми металлами в окрестностях Косогорского комбината в Тульской области было неоднородно: варьировалось содержание подвижных форм железа на участках в импактной зоне комбината [13]. Почвенная мезофауна была распределена пятнисто в пределах участков. Численность почвенных животных в агрегациях составляет около 600 экз./м<sup>2</sup> при средней численности вне их около 150–200. Сравнение расположения пятен пяти основных тяжелых металлов и пятен распределения общей численности животных на двух участках методом SADIE показало, что ни для одной группы показатель  $X$  не был достоверен [13]. Пространственной ассоциации с пятнами тяжелых металлов не было выявлено и для пауков,

выбранных в качестве модельной группы герпетобионтов (поверхностно обитающих беспозвоночных). Между геобионтами (внутрипочвенными беспозвоночными) участка 1 не было найдено достоверных корреляций ни с одним из пяти рассматриваемых металлов, однако на участке 2 такая корреляция обнаружена для железа: пятна их распределения были достоверно разнесены в пространстве ( $X = -0,624$ ;  $p = 0,998$ ). Отрицательная корреляция была обнаружена и при сравнении распределения дождей червей как модельной группы геобионтов, и железа ( $X = -0,671$ ;  $p = 0,999$ ). Общая численность геобионтов также была близка к достоверной диссоциации с содержанием водной вытяжки цинка в почве ( $X = -0,387$ ;  $p = 0,974$ ).

Практически любое неблагоприятное воздействие на почвенную систему носит гетерогенный характер, оставляя локально незатронутыми небольшие участки, которые могут служить очагами расселения (в нашем случае – для почвенной) фауны. Наличие пятен высокой численности почвенной мезофауны на фоне общей невысокой численности в нарушенных экосистемах определяется факторами, влиявшими как во время действия нарушающего фактора, так и после. В частности, локальное слабое выгорание почвы приводит к появлению участков, благоприятных для обитания мезофауны за счет более мощного органического горизонта. Это позволяет сосуществовать большому количеству видов животных одновременно. Аналогично неоднородность загрязнения приводит к перераспределению животных в пространстве, заставляя их выбирать более благоприятные участки и/или приводит их к гибели на неблагоприятных. Особенно хорошо это явление прослеживается на эндогенных животных, большая часть которых находится в постоянном тесном контакте с почвой [13, 17]. Такие локально менее нарушенные участки в литературе иногда называют рефугиумами, иногда – микрорефугиумами, что терминологически и концептуально неверно.

### Концепция перфугиумов

В географической литературе рефугиумы – широко используемый термин для обозначения участков, в которых происходит переживание неблагоприятных условий видами или сообществами [18]. Фактически речь идет о существовании крупномасштабной неоднородности, способствующей такому переживанию. Ботанические данные показывают, что изменения ареалов видов после оледенения происходили со значительно большей скоростью и успехом,

чем если бы это случилось только за счет расселения популяций из крупных рефугиумов. В частности, расселение бука *Fagus grandiflora* происходило за счет не крупных центров расселения, а отдельных редко стоящих деревьев [19]. В связи с этим послеледниковая колонизация этим видом шла не сплошным фронтом, а «одновременно повсюду», начиная со столь малых размеров популяции, что они не могли быть зафиксированы по данным споропыльцевого анализа. Для объяснения такого явления В. Руль с соавторами [20] предложили термин «микрорефугиум». Авторы наблюдали необычайно разнообразные и сложные ассоциации пыльцы в погребенных горизонтах болот в Венесуэле. Вероятно, в течение плейстоцена сохранялись чрезвычайно мелкие участки болот, которые не обнаруживаются другими методами, но которые позволяли влаголюбивым растениям переживать сухой период. Как только климат изменялся на более влажный, моментально и повсюду начинался процесс восстановления [20]. Сходным образом, вероятно, переживали периоды потепления во время плейстоцена холодолюбивые виды, которые во время между оледенениями сохранялись только благодаря смещению выше в горы [21]. В. Руль [22] дает такое определение микрорефугиума: небольшой участок с локально благоприятными условиями среды, в которых небольшие популяции могут переживать неблагоприятные условия вне основного рефугиума. Расположение микрорефугиумов по отношению к основному рефугиуму может быть различным (рис. 1).

Концепция микрорефугиумов в последние годы получила широкое развитие в эволюционной биологии [23–26]: с их помощью объясняется быстрое восстановление отдельных видов растений [27, 28]. Есть все основания полагать, что такой подход применим и в экологических исследованиях. В частности, эта концепция уже начала адаптироваться к исследованиям воздействия пожаров на экосистемы. Группа австралийских ученых [29] рассматривала экосистемы с доминированием легко воспламеняющегося растения рода ксанторрея (*Xanthorrhoeaceae*: *Xanthorrhoea*), имеющего широкие основания листьев влагалищного типа. Авторами показано, что после пожара, уничтожающего большинство почвенной фауны, в этих пазухах сохраняются многочисленные беспозвоночные – в основном мокрицы, щетинохвостки, клопы, пауки. Авторы называют эту стацию рефугиумом, хотя точнее было бы его называть «стацией переживания», по аналогии с концепцией Н. П. Наумова [30] об укрытиях, где млекопитающие переживают нарушения среды. К тому же применение термина «рефугиум»

в экологических исследованиях вводит в заблуждение своим географическим происхождением, поэтому для сходного явления в микромасштабе предлагается применять термин «перфугиум» (от лат. *perfugio* – «убежище»). Под перфугиумом понимается локально ненарушенный или слабо нарушенный участок в пределах нарушения биоценоза, в котором переживают нарушение отдельные особи или фрагменты сообществ организмов, обитавших в данном биоценозе. Между понятиями «перфугиум» и «станция переживания» существует не-

сколько принципиальных отличий (табл. 1). Станция переживания – это микробиотоп, который в силу своих особенностей может служить укрытием для животных (например, более влажные западины в почве, расщелины в камнях или коре деревьев). В отличие от станций переживания, перфугиумы формируются в случайных местах зачастую в силу стохастических факторов: это может быть участок подстилки, который не загорелся из-за того, что сменилось направление ветра, или пятно, на которое не попали выбросы загрязнителя.

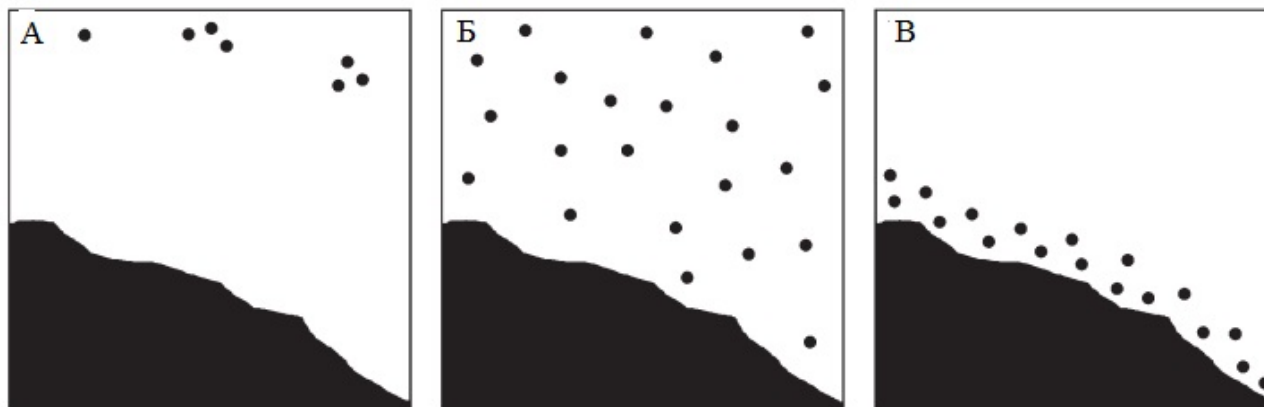


Рис. 1. Три типа микроперфугиумов с различным расположением по отношению к основному рефугиуму: а – дистально, или удаленно; б – диффузно, или широко распространены; в – проксимально, или экотонально [22]

Fig. 1. Three types of micro-refugia with different locations in relation to the main refugium: a - distally, or remotely; б - diffusely, or widely distributed; в - proximally, or ecotonally [22]

Таблица 1

Различия понятий «перфугиум» и «станция переживания»

Table 1

Differences between the concepts “perflugium” and “surviving station”

Сравниваемый параметр	Перфугиум	Станция переживания [30–33]
Характер нарушения	Катастрофический	Умеренный
Продолжительность нарушения	Непредсказуемая	Предсказуемая
Срок восстановления экосистемы	Многokrратно длиннее жизненного цикла животного (может занимать десятилетия)	Сопоставим с длиной жизненного цикла животного (обычно недели или месяцы)
Выживающая часть популяции	Находится в любых условиях	Находится в выбранных условиях
Структура популяции на момент нарушения	Срез того, что наблюдается в ненарушенной экосистеме	Перестройка населения и численности животных при ожидании нарушения
Наличие у животных преадаптаций к нарушению	Нет	Есть
Примеры нарушений	Пожары, пеплопады, потоки лавы, проливы химикатов	Зима, весеннее половодье, периодические палы

Важной особенностью необходимости поиска станции переживания животными является временный характер нарушения, продолжительность которого, как правило, предсказуема и сопоставима с продолжительностью жизненного цикла животного. К такому нару-

шению животные обычно преадаптированы. В зоологии позвоночных, откуда пришел этот термин, речь идет о станциях переживания, например, зимы – насекомоядными, или весенних паводков – разными группами млекопитающих.

Позднее этот термин применялся и для насекомых [34, 35], и для почвенных животных [36]. Напротив, перфугиумы формируются при нарушениях, которые зачастую носят катастрофический характер и восстановление после которых может занимать десятилетия; например, после пеплопадов, потоков лавы, а среди антропогенных нарушений – проливов химикатов или выпадения радионуклидов. Население перфугиумов показывает фактически срез того, что наблюдается в ненарушенной экосистеме – это как слепок быта древних римлян в Помпеях. Напротив, в станциях переживания происходит перестройка структуры населения и численности животных при ожидании наступления нарушения (зимы, половодья, сезонного пожара): животные стремятся сконцентрироваться в условиях, где они будут наиболее защищены во время ожидаемого нарушения. Здесь более уместно сравнение с Ноевым ковчегом.

Следует отметить, что перфугиумы и станции переживания при нарушениях могут существовать одновременно. Например, при пожарах, как было показано выше, некоторые особи прячутся в убежища, закапываются в более глубокие горизонты почвы, переживая нарушение в станциях переживания, в то время как есть

особи, выжившие на случайно слабо сгоревших участках, т.е. в перфугиумах. Разграничение этих двух типов выживания – не столько усложнение терминологии, сколько дополнительный ключ к пониманию процессов, происходящих при выживании во время нарушения особей, которые впоследствии дают материал для восстановления сообществ после нарушений.

Важной особенностью перфугиума, в отличие от станции переживания, является возможность применения этого понятия к отдельным особям, а не к популяции в целом. Сравнивая географический охват этих явлений с рефугиумами, можно отметить, что на каждом из уровней выявляются свои структуры, объясняющие переживание нарушений животными (рис. 2). Выживание особей можно объяснить стохастической локальной неоднородностью (перфугиумами) на уровне микроценоза или микроместообитания; выживание популяции обеспечивается за счет выживания части особей в станциях переживания; а выживание вида в рефугиумах возможно на следующем уровне географического охвата – региональном биоме.

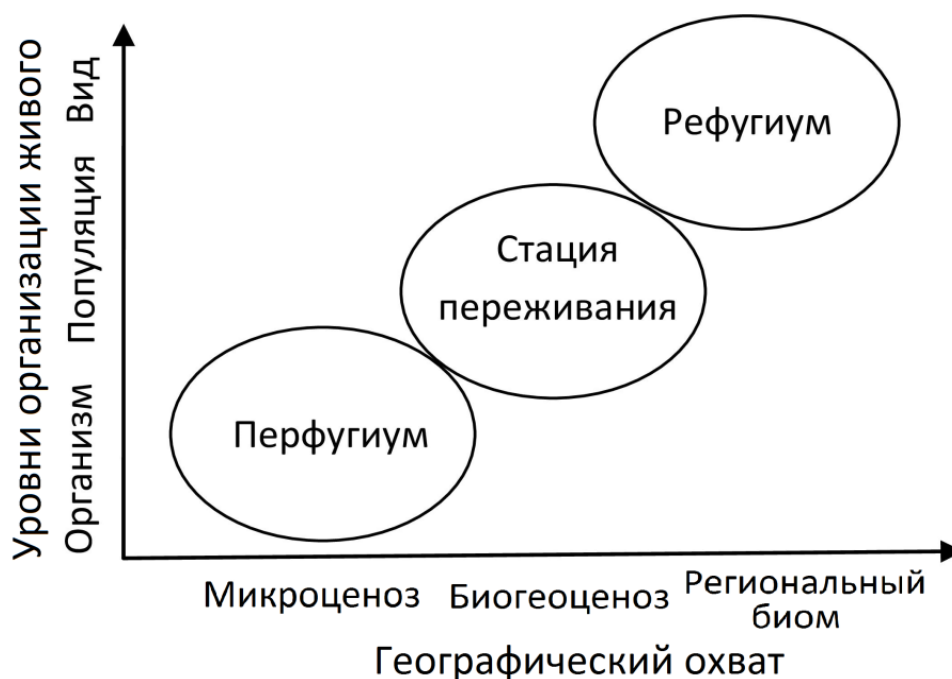


Рис. 2. Соотношение понятий «перфугиум», «станция переживания» и «рефугиум»

Fig. 2. Correlation of the concepts “perforium”, “surviving station” and “refugium”

Перфугиумы могут различаться по характеристикам. В табл. 2 предложены характеристики, в том числе количественные, для дальнейшего анализа перфугиумов в природе: происхождение (были ли какие-то определен-

ные причины, по которым перфугиум образовался именно в этом месте); сохранность после нарушения (выжившие беспозвоночные в виде доли численности от исходной); репрезентативность (выжившие беспозвоночные в виде

доли разнообразия от исходного). Выбор гра-  
даций характеристик (50 и 90 %) должен быть

обоснован в дальнейшем на фактическом мате-  
риале.

Таблица 2

Классификация перфугиумов по происхождению,  
сохранности и репрезентативности исходной мезофауны

Table 2

Classification of perfungia by origin,  
preservation and representativeness of the original mesofauna

По происхождению	Предопределенные (микротопографические)
	Стохастические
По сохранности после нарушения (численность мезофауны)	Не пострадавшие (> 90 %)
	Слабо пострадавшие (51–90 %)
	Сильно пострадавшие (< 51 %)
По репрезентативности выжившей фауны (разнообразии мезофауны)	Репрезентативные (> 90 %)
	Слабо репрезентативные (51–90 %)
	Нерепрезентативные (< 51 %)

Наблюдаемое выживание почвенной фауны при нарушениях может быть охарактеризовано как перфугиумы при более мелкомасштабных, по сравнению с географическими, воздействиях – таких, как, например, пожары или нарушения лесов ветровалами. Концепция перфугиумов позволяет объяснять высокую скорость восстановления сообществ почвенной фауны при нарушениях среды, вызванных разнообразными причинами – антропогенными и естественными – и имеет связь с проблемой высокого биоразнообразия почв [15]. Эта концепция также непосредственно связана с теорией метапопуляций, в виде которых фактически и существует большинство видов наземных беспозвоночных [37, 38]: отдельные очаги высокой численности популяции, находящиеся в пределах досягаемости для других таких же очагов, образуют сеть, устойчивую во времени. Сочетание структуры популяций в виде такой сети и гетерогенный характер самой среды обеспечивают успешное существование беспозвоночных в меняющихся условиях.

Размер перфугиума для представителей почвенной фауны может быть чрезвычайно мал. Мелкие беспозвоночные (клещи, коллемболы) обладают небольшой скоростью передвижения, до нескольких сантиметров в день [39, 40]. Вероятно, в избирательности почвенных сапрофагов к микроместообитаниям состоит причина их небольших индивидуальных участков. Например, в лабораторном эксперименте показано, что фрагментация биоценоза на участки диаметром 7 см не снизила разнообразие экспериментальных сообществ ногохвосток [41]. Таким образом, участки ненарушенной почвы

диаметром 10 см вполне могут содержать на порядок большую численность и разнообразие почвенной микрофауны, чем окружающий нарушенный биоценоз. Крупные беспозвоночные (жужелицы, дождевые черви, многоножки) могут проходить в день метры [42, 43], но некоторые сапрофаги предпочитают обитать в имеющихся условиях благоприятного микроместообитания [44]. Тем не менее для переживания неблагоприятного периода не требуется большого пространства, и представители мезофауны также могут выживать в перфугиумах небольшого размера.

Рассматривавшиеся во многих работах схемы колонизации нарушенных территорий [4, 45, 46] в качестве нулевой гипотезы использовали заселение их с краев за счет животных, обитающих в ненарушенных условиях (рис. 3,а). Однако практически при всех типах нарушений существуют внутренние ресурсы восстановления почвенной фауны. За исключением тех редких случаев, когда нарушение приводит к полному уничтожению почвенного населения территории, например, за счет выпадения мощных слоев пепла при извержениях вулканов [47], или тотального выгорания [48], всегда остаются менее нарушенные участки – перфугиумы, которые и служат источниками восстановления почвенной фауны (рис. 3,б). Перфугиумы, диффузно расположенные в пределах нарушения, как показано для микрорефугиумов (см. рис. 1,б), могут являться также своеобразными «прерывистыми коридорами», по которым постепенно заселяют нарушенную территорию из окружающих ненарушенных биотопов группы со слабой расселительной способностью (рис. 3,в).

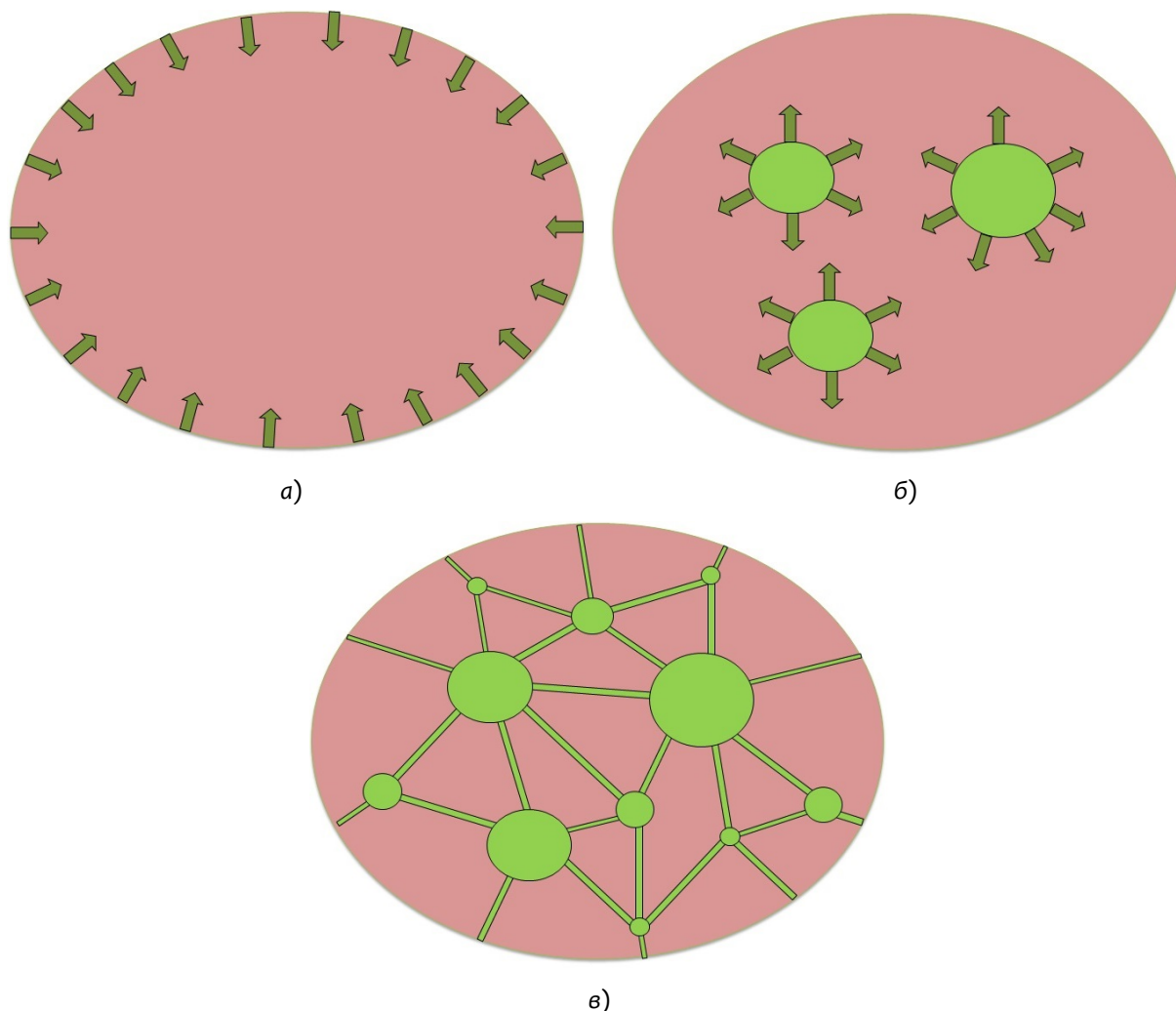


Рис. 3. Источники заселения нарушенных территорий: а – с краев; б – за счет перфугиумов в пределах нарушенной территории; в – сеть перфугиумов, связанная менее нарушенными коридорами

Fig. 3. Sources of settling the disturbed territories: а - from the edges; б - due to perugia within the disturbed territory; в - network of perugia connected by less disturbed corridors

### **Роль перфугиумов в восстановлении почвенной фауны после пожаров**

Роль перфугиумов при реконструкции экосистемы после нарушения может быть продемонстрирована на примере изучавшихся нами наиболее детально лесных пожаров. Восстановление почвенной фауны после лесных пожаров, которые являются катастрофическим событием для обитателей лесной подстилки и почвы, происходит довольно быстро [49, 50]. Из-за неоднородности почвенного покрова и самого процесса горения на выжженных площадях образуются участки, слабо пострадавшие от огня или вообще не затронутые им. В этих микроместообитаниях сохраняются осколки допожарной фауны. Почвенные беспозвоночные, пережившие пожар в перфугиумах, а также обитатели глубоких слоев почвы становятся первы-

ми группами, формирующими сообщества новообразовавшейся гари (рис. 4,а). На следующем этапе основная роль в заселении гарей захватывается пиротфильными группами (рис. 4,б), которые начинают заселять гари в первые часы после пожара (см. подробнее [51, 52]).

В. Г. Мордкович и соавторы [53] подчеркивают, что пионерными видами являются в основном г-стратеги (двукрылые, жесткокрылые с хорошей расселительной способностью). Эти группы благодаря большому количеству легкодоступных пищевых ресурсов и практически полному отсутствию конкуренции в течение первого года-двух после пожара дают вспышку численности. Постепенно они начинают замещаться более конкурентоспособными, легко проникающими на гари группами, которые используют уже несколько другие ресурсы (восстанавливающую растительность и грибы).

Именно фитофаги среди факультативных пи-рофилов дают следующий пик численности [52] до тех пор, пока структура растительных

сообществ не возвращается к таковой до пожа-ра и когда в таких условиях начинают чувство-вать себя комфортно хищники.

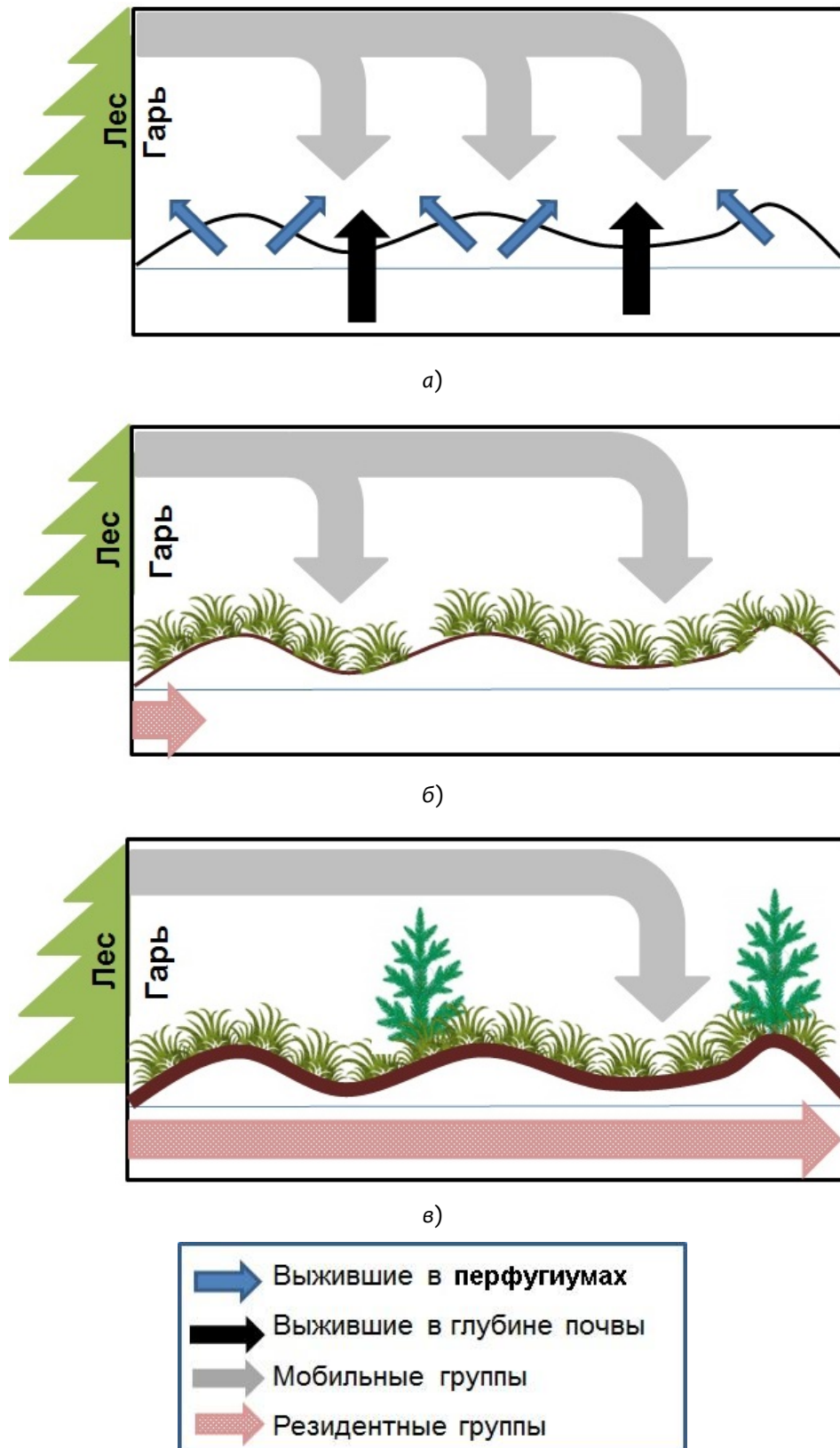


Рис. 4. Этапы и механизмы восстановления сообществ мезопедобионтов после нарушения на примере гаря: а – моментальные; б – краткосрочные; в – долгосрочные

Fig. 4. Stages and mechanisms for restoring mesopedobiont communities after the disturbance by the example of fire-site: a - instantaneous; б - short-term; в - long-term



С точки зрения практики для восстановления сообществ почвенных животных после пожаров необходимо в первую очередь восстановление экосистем. Благодаря неоднородности нарушения в формирующихся многочисленных перфугиумах выживает довольно большая доля почвенной фауны, что служит одним из механизмов достаточно быстрого ее восстановления после нарушений.

Автор признателен А. С. Зайцеву (ИПЭЭ РАН, Москва) и проф. Т. Першону (Шведский университет сельскохозяйственных наук, Уппсала) за обсуждение результатов, а также проф. Н. Н. Марфенину (МГУ, Москва) и анонимному рецензенту за ценные замечания по рукописи статьи.

### Библиографический список

1. Кривоуцкий, Д. А. Нормирование радиационного воздействия на наземные экосистемы / Д. А. Кривоуцкий, Е. Ю. Успенская, А. В. Панфилов, К. В. Долотов // Вестник МГУ. Сер. 5, География. – 2002. – Вып. 6. – С. 37–41.
2. Van Straalen, N. M. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities / N. M. van Straalen // Applied Soil Ecology. – 1998. – Vol. 9. – P. 429–437.
3. Бутовский, Р. О. Устойчивость комплексов почвообитающих членистоногих к антропогенным воздействиям / Р. О. Бутовский. – М. : День серебра, 2001. – 322 с.
4. Bengtsson, J. Disturbance and resilience in soil animal communities / J. Bengtsson // European Journal of Soil Biology. – 2002. – Vol. 38. – P. 119–125.
5. Чернышев, В. Б. Экологическая защита растений. Членистоногие в агроэкосистеме / В. Б. Чернышев. – М. : Изд-во МГУ, 2001. – 136 с.
6. Thies, C. Landscape structure and biological control in agroecosystems / C. Thies, T. Tschamtk // Science. – 1999. – Vol. 285. – P. 893–895.
7. Frampton, G. K. The effects on terrestrial invertebrates of reducing pesticide inputs in arable crop edges: a meta-analysis / G. K. Frampton, J. L. C. M. Dorne // Journal of Applied Ecology. – 2007. – Vol. 44. – P. 362–373.
8. Öberg, S. Influence of habitat type and surrounding landscape on spider diversity in Swedish agroecosystems / S. Öberg, B. Ekbom, R. Bommarco // Agriculture, Ecosystems and Environment. – 2007. – Vol. 122. – P. 211–219.
9. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape / К. В. Гонгальский, А. Мalmström, А. S. Zaitsev, S. V. Shakhob, J. Bengtsson, T. Persson // Applied Soil Ecology. – 2012. – Vol. 59. – P. 73–86.
10. Ettema, C. H. Spatial soil ecology / C. H. Ettema, D. A. Wardle // Trends in Ecology and Evolution. – 2002. – Vol. 17. – P. 177–183.
11. Покаржевский, А. Д. Пространственная экология почвенных животных / А. Д. Покаржевский, К. Б. Гонгальский, А. С. Зайцев, Ф. А. Савин. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 174 с.
12. Воробейчик, Е. Л. Микромасштабное пространственное варьирование фитотоксичности лесной подстилки / Е. Л. Воробейчик, В. Н. Позолотина // Экология. – 2003. – № 6. – С. 420–427.
13. Гонгальский, К. Б. Связь пространственного распределения численности почвенных беспозвоночных и содержания тяжелых металлов в почве в окрестностях Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) / К. Б. Гонгальский, Ж. В. Филимонова, А. С. Зайцев // Экология. – 2010. – № 1. – С. 70–73.
14. Гиляров, М. С. Зоологический метод диагностики почв / М. С. Гиляров. – М. : Наука, 1965. – 278 с.
15. Гончаров, А. А. Трофические цепи в почве / А. А. Гончаров, А. В. Тиунов // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74 (6). – С. 450–462.
16. Гонгальский, К. Б. Пространственное распределение крупных почвенных беспозвоночных на пожарищах в ксерофильных экосистемах Черноморского побережья Кавказа / К. Б. Гонгальский // Аридные экосистемы. – 2011. – Т. 17 (4). – С. 95–103.
17. Spatial avoidance of patches of polluted chernozem soils by soil invertebrates / К. В. Gongalsky, S. A. Belorustseva, D. M. Kuznetsova, A. V. Matyukhin, L. A. Pelgunova, F. A. Savin, A. S. Shapovalov // Insect Science. – 2009. – Vol. 16. – P. 99–105.
18. Воронов, А. Г. Биogeография с основами экологии / А. Г. Воронов, Д. А. Кривоуцкий, Е. Г. Мяло, Н. Н. Дроздов. – М. : Изд-во МГУ, 2002. – 400 с.
19. Bennett, K. D. Holocene geographic spread and population expansion of *Fagus grandiflora* in Ontario, Canada / K. D. Bennett // Journal of Ecology. – 1988. – Vol. 76. – P. 547–557.
20. Rull, V. Palynological studies in the Venezuelan Guayana Shield: preliminary results / V. Rull, C. Schubert, R. Aravena // Current Research in the Pleistocene. – 1988. – Vol. 5. – P. 54–56.
21. Bush, M. B. Distributional change and conservation on the Andean flank: a palaeoecological perspective / M. B. Bush // Global Ecology and Biogeography. – 2002. – Vol. 11. – P. 463–473.
22. Rull, V. Microrefugia / V. Rull // Journal of Biogeography. – 2009. – Vol. 36. – P. 481–484.
23. Holderegger, R. A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography / R. Holderegger, C. Thiel-Egenter // Journal of Biogeography. – 2009. – Vol. 36. – P. 476–480.

24. Jones, T. A. When local isn't best / T. A. Jones // *Evolutionary Applications*. – 2013. – Vol. 6. – P. 1109–1118.
25. Tzedakis, P. C. Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe / P. C. Tzedakis, B. C. Emerson, G. M. Hewitt // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2013. – Vol. 28. – P. 696–704.
26. Fine-grain modeling of species' response to climate change: holdouts, stepping-stones, and microrefugia / L. Hannah, L. Flint, A. D. Syphard, M. A. Moritz, L. B. Buckley, I. M. McCullough // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2014. – Vol. 29. – P. 390–397.
27. Owen-Smith, N. The refuge concept extends to plants as well: storage, buffers and regrowth in variable environments / N. Owen-Smith // *Oikos*. – 2008. – Vol. 117. – P. 481–483.
28. Meineri, E. Fine-grain, large-domain climate models based on climate station and comprehensive topographic information improve microrefugia detection / E. Meineri, K. Hylander // *Ecography*. – 2017. – Vol. 40. – P. 1003–1013.
29. Brennan, K. E. C. Fire refugia: The mechanism governing animal survivorship within a highly flammable plant / K. E. C. Brennan, M. L. Moir, R. S. Wittkuhn // *Austral Ecol.* – 2011. – Vol. 36. – P. 131–141.
30. Наумов, Н. П. К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов / Н. П. Наумов // *Ученые записки МГУ*. – 1937. – Вып. 13, Зоология. – С. 3–38.
31. Кривошеев, В. Г. Стации переживания больших песчанок в Северных Кызылкумах / В. Г. Кривошеев // *Вестник МГУ. Сер.: Биология, почвоведение, геология, география*. – 1957. – Вып. 3. – С. 111–116.
32. Дмитриев, П. П. Характеристика стаций переживания полевки Брандта (*Microtus brandtii*) в Восточном Хангае / П. П. Дмитриев, Ж. Тамир, Н. Даваа // *Зоологический журнал*. – 1980. – Т. 59. – С. 274–282.
33. Щипанов, Н. А. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*) / Н. А. Щипанов // *Зоологический журнал*. – 1986. – Т. 65. – С. 1051–1060.
34. Артамонов, С. Д. Особенности использования некоторых экологических терминов в диптерологии (на примере семейств Sarcophagidae и Calliphoridae) / С. Д. Артамонов // *Чтения памяти А. И. Куренцова*. – Вып. XVI. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – С. 81–85.
35. Toivanen, T. Emulating natural disturbances in boreal Norway spruce forests: Effects on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) / T. Toivanen, T. Heikkilä, M. J. Koivula // *For. Ecol. Manag.* – 2014. – Vol. 314. – P. 64–74.
36. Ганин, Г. Н. Возможные факторы возникновения и сосуществования близкородственных видов педобионтов / Г. Н. Ганин // *Чтения памяти А. И. Куренцова*. – Вып. XX. – Владивосток : Дальнаука, 2009. – С. 147–156.
37. Hanski, I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes / I. Hanski // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1994. – Vol. 9. – P. 131–135.
38. Hanski, I. Metapopulation dynamics / I. Hanski // *Nature*. – 1998. – Vol. 396. – P. 41–49.
39. Berthet, P. L. Field study of the mobility of Oribatei (Acari), using radioactive tagging / P. L. Berthet // *Journal of Animal Ecology*. – 1964. – Vol. 33. – P. 443–449.
40. Ojala, R. Dispersal of microarthropods in forest soil / R. Ojala, V. Huhta // *Pedobiologia*. – 2001. – Vol. 45. – P. 443–450.
41. Schneider, K. Microarthropod density and diversity respond little to spatial isolation / K. Schneider, S. Scheu, M. Maraun // *Basic Appl. Ecol.* – 2007. – Vol. 8. – P. 26–35.
42. Charrier, S. Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: A radio-tracing study / S. Charrier, S. Petit, F. Burel // *Agriculture Ecosystems and Environment*. – 1997. – Vol. 61. – P. 133–144.
43. Riecken, U. Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L / U. Riecken, U. Raths // *Annales Zoologici Fennici*. – 1996. – Vol. 33. – P. 109–116.
44. Nuutinen, V. Homing ability widens the sphere of influence of the earthworm *Lumbricus terrestris* L. / V. Nuutinen, K. R. Butt // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2005. – Vol. 37. – P. 805–807.
45. MacArthur, R. H. The theory of island biogeography / R. H. MacArthur, E. O. Wilson – N.Y. : Princeton Univ. Press, 1967.
46. Безкоровайная, И. Н. Трансформация комплексов почвенных беспозвоночных при низовых пожарах разной интенсивности / И. Н. Безкоровайная, Е. Н. Краснощекова, Г. А. Иванова // *Известия РАН. Сер.: Биология*. – 2007. – № 5. – С. 619–625.
47. Рябинин, Н. А. Сукцессии панцирных клещей (Acariformes: Oribatida) на нарушенных территориях / Н. А. Рябинин, А. Н. Паньков // *Известия РАН. Сер.: Биология*. – 2009. – № 5. – С. 604–609.
48. Краснощекова, Е. Н. Воздействие высоких температур на микроартропод почв при пожарах в лиственныхниках Нижнего Приангарья / Е. Н. Краснощекова, И. В. Косов, Г. А. Иванова // *Хвойные бореальной зоны*. – 2008. – Т. 25. – С. 250–256.
49. Gongalsky, K. B. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests / K. B. Gongalsky, T. Persson // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2013. – Vol. 57. – P. 182–191.
50. Why are forest fires generally neglected in soil fauna research? A mini-review / A. S. Zaitsev, K. B. Gongalsky, A. Malmström, T. Persson, J. Bengtsson // *Applied Soil Ecology*. – 2016. – Vol. 98. – P. 261–271.
51. Wikars, L.-O. Effects of forest fire and the ecology of fire adapted insects / L.-O. Wikars // *Ph. D. thesis*. – Uppsala Univ., 1997. – 35 p.
52. Гонгальский, К. Б. Лесные пожары и почвенная фауна / К. Б. Гонгальский. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 169 с.
53. Почвенные членистоногие после пожарных сукцессий северной тайги Западной Сибири / В. Г. Мордкович, О. Г. Березина, И. И. Любечанский, В. С. Андриевский, И. И. Марченко // *Сибирский экологический журнал*. – 2006. – Т. 4. – С. 429–437.

## References

1. Krivolutskiy D. A., Uspenskaya E. Yu., Panfilov A. V., Dolotov K. V. *Vestnik MGU. Ser. 5, Geografiya* [Bulletin of Moscow State University. Ser. 5, Geography]. 2002, iss. 6, pp. 37–41.
2. Van Straalen N. M. *Applied Soil Ecology*. 1998, vol. 9, pp. 429–437.
3. Butovskiy R. O. *Ustoychivost' kompleksov pochvoobitayushchikh chlenistonogikh k antropogennym vozdeystviyam* [Stability of soil-inhabiting arthropods complexes towards anthropogenic influences]. Moscow: Den' serebra, 2001, 322 p.
4. Bengtsson J. *European Journal of Soil Biology*. 2002, vol. 38, pp. 119–125.
5. Chernyshev V. B. *Ekologicheskaya zashchita rasteniy. Chlenistonogie v agroekosisteme* [Ecological protection of plants. Arthropods in the agroecosystem]. Moscow: Izd-vo MGU, 2001, 136 p.
6. Thies C., Tschardt T. *Science*. 1999, vol. 285, pp. 893–895.
7. Frampton G. K., Dorne J. L. C. M. *Journal of Applied Ecology*. 2007, vol. 44, pp. 362–373.
8. Öberg S., Ekbohm B., Bommarco R. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2007, vol. 122, pp. 211–219.
9. Gongalsky K. B., Malmström A., Zaitsev A. S., Shakhb S. V., Bengtsson J., Persson T. *Applied Soil Ecology*. 2012, vol. 59, pp. 73–86.
10. Ettema C. H., Wardle D. A. *Trends in Ecology and Evolution*. 2002, vol. 17, pp. 177–183.
11. Pokarzhevskiy A. D., Gongal'skiy K. B., Zaytsev A. S., Savin F. A. *Prostranstvennaya ekologiya pochvennykh zhivotnykh* [Spatial ecology of soil animals]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2007, 174 p.
12. Vorobeychik E. L., Pozolotina V. N. *Ekologiya* [Ecology]. 2003, no. 6, pp. 420–427.
13. Gongal'skiy K. B., Filimonova Zh. V., Zaytsev A. S. *Ekologiya* [Ecology]. 2010, no. 1, pp. 70–73.
14. Gilyarov M. S. *Zoologicheskii metod diagnostiki pochv* [Zoological method of soil diagnostics]. Moscow: Nauka, 1965, 278 p.
15. Goncharov A. A., Tiunov A. V. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of general biology]. 2013, vol. 74 (6), pp. 450–462.
16. Gongal'skiy K. B. *Aridnye ekosistemy* [Arid ecosystems]. 2011, vol. 17 (4), pp. 95–103.
17. Gongalsky K. B., Belorustseva S. A., Kuznetsova D. M., Matyukhin A. V., Pelgunova L. A., Savin F. A., Shapovalov A. S. *Insect Science*. 2009, vol. 16, pp. 99–105.
18. Voronov A. G., Krivolutskiy D. A., Myalo E. G., Drozdov N. N. *Biogeografiya s osnovami ekologii* [Biogeography with ecology fundamentals]. Moscow: Izd-vo MGU, 2002, 400 p.
19. Bennett K. D. *Journal of Ecology*. 1988, vol. 76, pp. 547–557.
20. Rull V., Schubert C., Aravena R. *Current Research in the Pleistocene*. 1988, vol. 5, pp. 54–56.
21. Bush M. B. *Global Ecology and Biogeography*. 2002, vol. 11, pp. 463–473.
22. Rull V. *Journal of Biogeography*. 2009, vol. 36, pp. 481–484.
23. Holderegger R., Thiel-Egenter C. *Journal of Biogeography*. 2009, vol. 36, pp. 476–480.
24. Jones T. A. *Evolutionary Applications*. 2013, vol. 6, pp. 1109–1118.
25. Tzedakis P. C., Emerson B. C., Hewitt G. M. *Trends in Ecology and Evolution*. 2013, vol. 28, pp. 696–704.
26. Hannah L., Flint L., Syphard A. D., Moritz M. A., Buckley L. B., McCullough I. M. *Trends in Ecology and Evolution*. 2014, vol. 29, pp. 390–397.
27. Owen-Smith N. *Oikos*. 2008, vol. 117, pp. 481–483.
28. Meineri E., Hylander K. *Ecography*. 2017, vol. 40, pp. 1003–1013.
29. Brennan K. E. C., Moir M. L., Wittkuhn R. S. *Austral Ecol.* 2011, vol. 36, pp. 131–141.
30. Naumov N. P. *Uchenye zapiski MGU* [Scientific notes of Moscow State University]. 1937, iss. 13, Zoology, pp. 3–38.
31. Krivosheev V. G. *Vestnik MGU. Ser.: Biologiya, pochvovedenie, geologiya, geografiya* [Bulletin of Moscow State University. Series: Biology, Soil Science, Geology, Geography]. 1957, iss. 3, pp. 111–116.
32. Dmitriev P. P., Tamir Zh., Davaa N. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1980, vol. 59, pp. 274–282.
33. Shchipanov N. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1986, vol. 65, pp. 1051–1060.
34. Artamonov S. D. *Chteniya pamyati A. I. Kurentsova. Vyp. XVI* [Readings in memory of A. I. Kurentsova. Iss. XVI]. Vladivostok: Dal'nauka, 2005, pp. 81–85.
35. Toivanen T., Heikkilä T., Koivula M. J. *For. Ecol. Manag.* 2014, vol. 314, pp. 64–74.
36. Ganin G. N. *Chteniya pamyati A. I. Kurentsova. Vyp. XX* [Readings in memory of A. I. Kurentsova. Iss. XX]. Vladivostok: Dal'nauka, 2009, pp. 147–156.
37. Hanski I. *Trends in Ecology and Evolution*. 1994, vol. 9, pp. 131–135.
38. Hanski I. *Nature*. 1998, vol. 396, pp. 41–49.
39. Berthet P. L. *Journal of Animal Ecology*. 1964, vol. 33, pp. 443–449.
40. Ojala R., Huhta V. *Pedobiologia*. 2001, vol. 45, pp. 443–450.
41. Schneider K., Scheu S., Maraun M. *Basic Appl. Ecol.* 2007, vol. 8, pp. 26–35.
42. Charrier S., Petit S., Burel F. *Agriculture Ecosystems and Environment*. 1997, vol. 61, pp. 133–144.
43. Riecken U., Raths U. *Annales Zoologici Fennici*. 1996, vol. 33, pp. 109–116.
44. Nuutinen V., Butt K. R. *Soil Biology and Biochemistry*. 2005, vol. 37, pp. 805–807.
45. MacArthur R. H., Wilson E. O. *The theory of island biogeography*. New York: Princeton Univ. Press, 1967.
46. Bezkorovaynaya I. N., Krasnoshchekova E. N., Ivanova G. A. *Izvestiya RAN. Ser.: Biologiya* [RAS proceedings. Series: Biology]. 2007, no. 5, pp. 619–625.

47. Ryabinin N. A., Pan'kov A. N. *Izvestiya RAN. Ser.: Biologiya* [RAS proceedings. Series: Biology]. 2009, no. 5, pp. 604–609.
48. Krasnoshchekova E. N., Kosov I. V., Ivanova G. A. *Khvoynye boreal'noy zony* [Coniferous of the boreal zone]. 2008, vol. 25, pp. 250–256.
49. Gongalsky K. B., Persson T. *Soil Biology and Biochemistry*. 2013, vol. 57, pp. 182–191.
50. Zaitsev A. S., Gongalsky K. B., Malmström A., Persson T., Bengtsson J. *Applied Soil Ecology*. 2016, vol. 98, pp. 261–271.
51. Wikars L.-O. Ph. D. thesis. Uppsala Univ., 1997, 35 p.
52. Gongal'skiy K. B. *Lesnye pozhary i pochvennaya fauna* [Forest fires and soil fauna]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 169 p.
53. Mordkovich V. G., Berezina O. G., Lyubechanskiy I. I., Andrievskiy V. S., Marchenko I. I. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Siberian Ecological Journal]. 2006, vol. 4, pp. 429–437.

**Гонгальский, К. Б.**

Перфугиумы как механизм восстановления почвенной фауны после нарушений экосистем / К. Б. Гонгальский // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. – 2017. – Vol. 2 (4). DOI 10.21685/2500-0578-2017-4-3.