

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук

На правах рукописи

Суркова Елена Николаевна

**НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГРЫЗУНОВ НА ФОНЕ
АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛАНДШАФТА ПАСТБИЩНЫХ
ЭКОСИСТЕМ**

03.02.08 – экология

Диссертация
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
Чабовский Андрей Всеволодович

Москва – 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

ТЕРМИНЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ.....	4
ВВЕДЕНИЕ.....	6
ГЛАВА 1. НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ В ИЗМЕНЯЮЩЕМСЯ МИРЕ	11
1.1 Антропогенный фактор как основной драйвер глобальных изменений среды. Трансформация ландшафтов. Сложность социально-экологических систем.....	11
1.2 Концепция экологической упругости. Утрата упругости и возникновение нестационарной динамики. Пороговая динамика, переломные моменты и способы их предсказания.....	12
1.3 Примеры нестационарной динамики	16
ГЛАВА 2. ДИНАМИКА ПАСТБИЩНЫХ ЭКОСИСТЕМ.....	20
2.1 Основные закономерности функционирования пастбищных систем. Модели динамики пастбищных экосистем	20
2.2 Грызуны как средообразующий компонент пастбищных экосистем. Влияние пастбищной нагрузки на численность и разнообразие грызунов.....	22
ГЛАВА 3. МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	26
3.1 Естественный природный эксперимент на юге Калмыкии: общие принципы организации долговременного мониторинга, методические преимущества и ограничения	26
3.2 Район исследования	30
3.3 Объекты исследования и особенности их экологии	31
3.4 Сбор, подготовка и анализ данных.....	32
3.4.1 Сбор данных.....	32
3.4.1.1 Учеты численности и распределения грызунов.....	32
3.4.1.2 Процедура вскрытия.....	32
3.4.1.3 Учет нор грызунов и описание местообитаний.....	33
3.4.2 Обработка и анализ данных.....	33
3.4.2.1 Анализ временных рядов популяционных показателей.....	33
3.4.2.2 Анализ демографических показателей.....	35

3.4.2.3 Сравнительный анализ распределения нор и основных типов местообитаний в пустынный (1980) и степной (2017) периоды динамики ландшафта.....	36
3.4.2.4 Динамика независимых переменных (факторов).....	36
ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ПАСТБИЩНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЮГА КАЛМЫКИИ.....	37
ГЛАВА 5. ОЦЕНКА РЕАКЦИИ ГРЫЗУНОВ НА ОСТЕПНЕНИЕ НА УРОВНЕ СООБЩЕСТВА.....	41
5.1 Сравнительный анализ распределения нор грызунов в период опустынивания (1980) и «степной» период (2017)	41
5.2 Динамика численности и разнообразия сообщества грызунов	50
ГЛАВА 6. НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ФОНОВЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ В ОТВЕТ НА ИЗМЕНЕНИЕ ПАСТБИЩНОЙ НАГРУЗКИ: ВИДОВАЯ СПЕЦИФИКА.....	55
ГЛАВА 7. ПРОКСИМАЛЬНЫЕ (НЕПОСРЕДСТВЕННЫЕ) МЕХАНИЗМЫ НЕСТАЦИОНАРНОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ ПАСТБИЩ ЮГА КАЛМЫКИИ.....	62
7.1 Плотностно-зависимые эффекты в поддержании устойчивых режимов. Повышение изменчивости популяционных показателей как предвестник смены режимов	62
7.2 Непосредственные причины спада численности	67
ГЛАВА 8. НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГРЫЗУНОВ ПАСТБИЩ ЮГА КАЛМЫКИИ: ПРИЧИНЫ И МЕХАНИЗМЫ (ЗАКЛЮЧЕНИЕ).....	72
8.1 Динамика сообщества грызунов на фоне изменения ландшафта пастбищных экосистем.....	72
8.2 Пороговая динамика популяций грызунов: видовая специфика и разнообразие ответов на изменение ландшафта	74
8.3 Причины и механизмы нестационарной динамики и краха популяций грызунов	75
ВЫВОДЫ.....	79
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	80

ТЕРМИНЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Стационарный процесс – случайный процесс, не зависящий от времени, т.е. статистические характеристики и параметры которого не меняются с течением времени.

Нестационарный процесс – случайный процесс, не удовлетворяющий условиям стационарного процесса. Для нестационарных процессов характерны тренды (линейные и нелинейные), смены режимов функционирования (см. ниже), часто со скачкообразными пороговыми переходами.

Тренд – долговременная тенденция изменения временного ряда.

Фазовое пространство – пространство возможных состояний системы.

Фазовая траектория – траектория перемещения точки, отражающей состояние системы, в фазовом пространстве (траектория движения системы).

Аттрактор – (от англ. attract «притягивать») относительно устойчивое состояние системы, точка (или их множество), которая «притягивает» фазовые траектории системы.

Переломный момент – точка в динамике системы близкая к критическому порогу воздействия внешних факторов, в которой даже малейшее изменение параметров среды приводит к смене режимов.

Флуктуация – любое случайное отклонение какой-либо величины (параметра) от средних значений.

Гистерезис (эффект запаздывания) – (от греч. hysteresis — отставание, запаздывание) эффект, при котором траектории смены состояний системы различаются в зависимости от направления действия внешнего фактора (его ослабления или усиления). Таким образом, траектория движения системы зависит от ее предыдущего состояния, т.е. возврат системы к предыдущему состоянию происходит при большем значении фактора по сравнению с тем, который требовался для ее перехода в текущее состояние.

Упругость – многозначный термин: 1) величина нарушений, которое может поглотить система без смены режима функционирования путем изменения внутренних процессов, определяющих ее поведение (=устойчивость, экологическая упругость), 2) скорость, с которой система восстанавливается в исходное состояние после нарушения (=восстанавливаемость, инженерная упругость).

Обратная связь – процесс, при котором результат функционирования системы влияет на параметры, от которых зависит функционирование системы. Отрицательная обратная связь компенсирует отклонения системы от состояния равновесия (вызванные внешними воздействиями), обеспечивая устойчивость системы. И наоборот, положительная обратная связь

«накапливает» отклонения, что приводит к снижению устойчивости и может вызвать переход в иное устойчивое состояние и смену режима.

Смена режима (фазовый переход) – резкий переход из одного относительно устойчивого состояния в другое при достижении критического порога действия внешних факторов (переломного момента), когда функционирование системы коренным образом меняется. Причина смены устойчивого режима – нарушения действия системы отрицательных обратных связей

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Каждая экосистема характеризуется упругостью (resilience) – способностью противостоять внешним воздействиям без смены режима функционирования за счет стабилизирующего действия внутренних обратных связей. Это фундаментальное свойство биологических надорганизменных систем, которое определяет их нестационарную пороговую динамику в изменяющемся мире: система переходит в новый режим или состояние не плавно, а резко, когда постепенно меняющееся внешнее воздействие достигает порога ее упругости, нарушая действие внутренних обратных связей. Исследование нестационарной пороговой динамики – одно из наиболее востребованных направлений современной экологии, поскольку важно не только для решения фундаментальных вопросов о природе и механизмах экологической упругости, но и для успешного управления экосистемами, сообществами и популяциями в изменяющемся мире.

На сегодняшний день антропогенная нагрузка – один из ведущих факторов глобальных изменений среды. Рост интенсивности человеческого влияния и его глобальная распространенность – наиболее очевидная причина снижения упругости природных систем и как следствие – их скачкообразных неожиданных изменений.

Концепция нестационарной динамики (nonstationary dynamics, transient dynamics, non-equilibrium dynamics) надорганизменных систем пришла на смену представлениям о линейном характере их реакций на действие внешних факторов (равновесная динамика - equilibrium dynamics) на рубеже XX и XXI веков. Господствующая до того в экологии экосистем и экосистемном менеджменте парадигма равновесной динамики подразумевала, что существует одно устойчивое состояние, вокруг которого колеблется и к которому стремится система, а постепенное изменение условий приводит к постепенному отклонению системы от устойчивого состояния. В противоположность этим взглядам теория нестационарной динамики предполагает наличие нескольких возможных относительно устойчивых состояний с нелинейными переходами между ними при постепенном изменении условий. Несмотря на относительную молодость концепции, ее теория разработана достаточно хорошо, тогда как эмпирических данных - несмотря на то, что их накапливается все больше и больше, - пока недостаточно для понимания природы, непосредственных причин и механизмов резких смен состояний экосистем, сообществ и популяций. Причина тому – дефицит долговременных экологических мониторинговых исследований в динамичной среде, число которых непропорционально мало. Это затрудняет как развитие теории экологической упругости, так и совершенствование

практики управления экосистемами, поскольку не позволяет прогнозировать их скачкообразные изменения.

Пастбищные экосистемы – удачная модель для изучения нестационарной динамики, так как они наиболее чувствительны к изменению антропогенных нагрузок, им свойственна динамика неустойчивого равновесия, и они легко переходят из одного состояния в другое. Уже на протяжении 25 лет сотрудниками лаборатории популяционной экологии ИПЭЭ РАН ведется непрерывный мониторинг пастбищных экосистем юга Калмыкии. В начале 90-х годов прошлого века на фоне значительного снижения пастбищной нагрузки начались процессы восстановления деградированных пастбищ, зарастания песков и распространения дерновинных злаков. На месте антропогенной пустыни к середине-концу 1990-х годов сформировалась вторичная высокотравная степь. Особый интерес представляла реакция грызунов – ключевого элемента пастбищ – в ответ на трансформацию ландшафта. Было изучено влияние снижения пастбищной нагрузки на растительность и сообщество мелких млекопитающих в краткосрочной перспективе, тогда как исследование долгосрочных, отложенных эффектов оставалось невозможным из-за отсутствия необходимых рядов многолетних наблюдений. Только к настоящему времени был накоплен необходимый по длительности ряд данных и такой анализ стал возможен. Между тем, долговременные эффекты изменения средовых условий на динамику надорганизменных систем – это наиболее интересные и важные паттерны динамики, как с точки зрения фундаментальной науки об экологической упругости, так и для практических целей управления экосистемами в изменяющемся мире. Рост пастбищной нагрузки в Калмыкии в последнее десятилетие также открыл возможность для изучения влияния обратных процессов – начавшегося опустынивания и сокращения степных местообитаний – на динамику грызунов.

Цель работы: на основании многолетних исследований выявить закономерности нестационарной динамики сообщества и популяций грызунов в условиях антропогенной трансформации ландшафта пастбищных экосистем юга Калмыкии.

Задачи:

1. Описать динамику ландшафта и местообитаний грызунов на фоне изменения пастбищной нагрузки и климата на юге Калмыкии в период с конца XX века до настоящего времени.

2. Описать многолетнюю динамику сообщества грызунов в целом и популяций отдельных фоновых видов (полуденной и тамарисковой песчанок, общественной полевки), выявить тренды, устойчивые состояния (режимы) и переходы между ними, а также пороговые эффекты в реакции грызунов на изменение ландшафта.

3. На основе сравнительного анализа многолетней динамики популяций грызунов разных видов оценить видовую специфику их реакции на изменения среды и устойчивость к внешним воздействиям в связи с видовыми экологическими особенностями.

4. Установить непосредственные причины и механизмы нестационарной динамики популяций грызунов, ее последствия для экосистемы.

Научная новизна. Впервые для млекопитающих описана многолетняя нестационарная пороговая динамика сообщества и популяций отдельных видов при антропогенном изменении ландшафта, выявлены долгосрочные и отложенные эффекты изменения ландшафта на динамику сообщества и популяций грызунов, установлены её отдаленные и непосредственные причины, а также описаны возможные последствия для функционирования пастбищных экосистем.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты расширяют доказательную базу концепции нестационарной пороговой динамики биологических надорганизменных систем и демонстрируют непосредственные механизмы экологической упругости, обуславливающие поддержание и смену устойчивых режимов динамики. Результаты работы могут быть использованы для разработки программ управления пастбищными экосистемами с позиций устойчивого развития и экосистемных услуг, включая прогнозирование эпизоотической обстановки.

Положения, выносимые на защиту:

1. Остепнение полупустынных пастбищных экосистем при недостатке пастбищной нагрузки приводит сначала к быстрому обогащению сообщества грызунов, а затем к резкому снижению их разнообразия и обилия.

2. В ответ на антропогенное изменение ландшафта популяции грызунов демонстрируют нестационарную динамику со скачкообразными переходами между устойчивыми режимами.

3. Разные виды демонстрируют синхронность переломных моментов (смены режимов) в динамике популяций, однако скорость и сила их реакции различается и зависит от экологических черт и специализации.

4. Скорость реакции сообщества грызунов в ответ на прямое и обратное воздействие внешнего фактора (остепнение-опустынивание ландшафта) различается: появление подходящих местообитаний в результате нового опустынивания не приводит к возвращению сообщества и популяций отдельных видов в прежнее состояние, что указывает на гистерезис локальной экосистемы.

Апробация работы. Результаты работы были представлены на межлабораторных коллоквиумах, международных и всероссийских конференциях: 14th International Conference on Rodent Biology «Rodens et Spatium» (Lisbon, Portugal, 28 July-02 August 2014), Международный симпозиум «Степи Северной Евразии» (Оренбург, май 2015), X Съезд Териологического

общества при РАН «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 1-5 февраля 2016), 15th International Conference on Rodent Biology “Rodens et Spatium” (Olomouc, Czech Republic, 25-29 July 2016), II Международная научная конференция «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика И.А. Шилова (Томск, 10–14 октября 2016), Конференция «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных» (Пенза, 15-18 ноября 2016), II Международная конференция, посвященной памяти выдающегося натуралиста и путешественника Н.А. Зарудного «Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна» (Оренбург, 09-13 октября 2017), 6th International Conference of Rodent Biology and Management and 16th “Rodens et Spatium” (Potsdam, Germany, 3-7 September 2018), Международная школа-семинар молодых ученых памяти Н. Ф. Реймерса и Ф. Р. Штильмарка «Антропогенная трансформация природной среды» (Пермь, 14–16 ноября 2018), Международный симпозиум «Экология и эволюция: новые горизонты», посвященный 100-летию академика С.С. Шварца (Екатеринбург, 1-5 апреля 2019).

Публикации. По результатам работы опубликовано 3 статьи в журналах, индексируемых в WoS, и 2 статьи в сборниках:

1. Чабовский А. В., Савинецкая Л. Е., Овчинникова Н. Л., Суркова Е. Н. Многолетняя динамика сообщества грызунов при изменении пастбищных нагрузок в Калмыкии // Степи Северной Евразии. Материалы Международного симпозиума. Оренбург, май 2015 г. – 2015. – С. 903-906.

2. Tchabovsky A. V., Savinetskaya L. E., Surkova E. N., Ovchinnikova N. L., Kshnyasev I. A. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // Oecologia. – 2016. – V. 182. – №. 4. – P. 1075-1082.

3. Суркова Е. Н., Савинецкая Л. Е., Овчинникова Н. Л., Чабовский А. В. Сравнительный анализ многолетней динамики популяций песчанок при изменении пастбищной нагрузки в Калмыкии // Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна. Материалы II Международной конференции, посвященной памяти выдающегося натуралиста и путешественника Н.А. Зарудного. Оренбург, 09-13 октября 2017 г. – 2017. – С. 343-347.

4. Tchabovsky A., Savinetskaya L., Surkova E. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) // Integrative Zoology. – 2019. – №14. – P. 366-375.

5. Surkova E., Popov S., Tchabovsky A. Rodent burrow network dynamics under human-induced landscape transformation from desert to steppe in Kalmykian rangelands // Integrative Zoology. – 2019. – №14. – P. 410-420.

Благодарности

Выражаю благодарность и признательность своему научному руководителю А.В. Чабовскому за помощь, ценные советы и продуктивные споры; Л.Е. Савинецкой за поддержку и помощь в работе и сборе материала; всем, кто принимал участие в экспедиции за огромный вклад в работу и отличную компанию – Н. Овчинниковой, Д. Пожарискому, Я. Чабовской, Д.Б. Васильеву, В. Швед, Я. Васильевой, В. Брюхно, А. Мокроусову, Т. Макулову, С. Попову, Т. Кузнецовой, Е. Кузнецовой, В. Кузнецову, Е. Базыкину, Н. Глаголевой, С. Базыкиной, А. Базыкиной, А. Бабицкому, А. Бабицкой, Б.И. Шефтелю, А. Александровой, У. Румянцевой, Е. Румянцевой, Л. Трухачевой; коллегам и друзьям: К.А. Роговину, И. Кшнясеву, В. Алексееву, А.А. Котову, П. Гарибяну и всем сотрудникам лаборатории популяционной экологии ИПЭЭ РАН – за ценные идеи в процессе обсуждения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (16-04-00739, 18-34-00155) и Программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России».

ГЛАВА 1. НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ В ИЗМЕНЯЮЩЕМСЯ МИРЕ

1.1 Антропогенный фактор как основной драйвер глобальных изменений среды. Трансформация ландшафтов. Сложность социально-экологических систем

Все организмы модифицируют среду обитания, и люди не исключение. С ростом человеческой популяции и бурного развития технологического прогресса объем этого влияния вырос настолько, что стал одним из ведущих факторов глобальных изменений Земли (Vitousek et al., 1997; Foley et al., 2005). К концу XX века на Земле не осталось ни одной экосистемы, так или иначе не затронутой влиянием человека (Vitousek et al., 1997).

Землепользование (land-use) и сопутствующая этому трансформация ландшафтов, считается наиболее существенным и масштабным видом человеческой деятельности, преобразующим природу (Vitousek et al., 1997; Hooke, Martin-Duque, 2012). Глобальность воздействия землепользования на окружающую среду заключается во влиянии на цикл углерода, климат, круговорот воды, биоразнообразие и другие процессы планетарного масштаба (Foley et al., 2005).

Человек и природные экосистемы настолько тесно связаны между собой, что их стали рассматривать как сложные социально-экологические системы, для которых характерна нелинейная и часто непредсказуемая динамика, самоорганизация и межуровневые (cross-scale) взаимодействия (Folke et al., 2002; Folke, 2006; Liu et al., 2007; Schluter et al., 2012). Исследования динамики социально-экологических систем должны включать в себя междисциплинарные подходы и учитывать как экологические, так и социально-экономические переменные. При этом их длительность должна быть достаточна для понимания долговременных изменений с учетом возможных отложенных во времени эффектов (Liu et al., 2007).

Накапливается все больше примеров нестационарной динамики популяций, сообществ и экосистем, поэтому концепция переходной динамики (regime shifts, transient dynamics) набирает все большую силу и приходит на смену представлениям о линейном и предсказуемом характере динамики биологических систем надорганизменного уровня (Briske et al., 2017). При этом нестационарная динамика редко имеет чисто экологические причины (Lade et al., 2013). Переход между альтернативными состояниями может быть не только следствием влияния антропогенного фактора - часто реакция и поведение действующих лиц и институтов в ответ на изменение экологической динамики могут быть критичны для возникновения нестационарности (Walker et al., 2004; Berkes et al., 2006; Liu et al., 2007; Folke et al., 2010; Schluter et al., 2012; Lade et al., 2013).

С помощью моделирования поведения социально-экологических систем ученые показали, что даже если экологические и социальные подсистемы по отдельности полностью линейны и не демонстрируют нестационарности, то нелинейная связь между ними может вызвать резкие переходы между состояниями в связанной, социально-экологической системе (Lade et al., 2013).

Классическая равновесная концепция в экологии подразумевала равновесность природных надорганизменных систем (equilibrium paradigm), что редко находит подтверждение в естественных условиях (Wu, Louks, 1995). Переход к неравновесной концепции (non-equilibrium paradigm), в основе которой лежит представление о постоянной изменчивости и лишь относительной стабильности природных систем, нелинейности их динамики и возможности существования не одного, а нескольких устойчивых состояний, повлиял не только на фундаментальные представления о динамике экосистем, но и изменил взгляды на экологический менеджмент, обусловив переход от традиционного «сохранения» [в неизменном виде] к концепции «устойчивого развития» (Westoby et al., 1989; Rohde, 2006; Briske et al., 2017). “The essential constant [in ecosystem dynamics] is change”, - писал С. Левин в 1999 (Levin, 1999).

Существование нестационарной динамики социально-экологических систем требует понимания фундаментальных аспектов их возникновения и функционирования, вскрытия механизмов, лежащих в ее основе, и разработки объяснительных и предсказательных моделей для успешного управления экосистемами в изменяющемся мире.

1.2 Концепция экологической упругости. Утрата упругости и возникновение нестационарной динамики. Пороговая динамика, переломные моменты и способы их предсказания

Каждая биологическая система характеризуется упругостью (resilience) – величиной нарушений, которое может поглотить система без смены режима путем изменения внутренних процессов, определяющих ее поведение, или, в терминах теории систем, это размер бассейна аттрактора (Holling, 1973). С развитием теории в научной среде сложилось два подхода к определению упругости: 1) как скорости, с которой система возвращается к состоянию равновесия после каких-либо нарушений, т.е. скорости восстановления (recovery), - этот подход рассматривается в рамках концепции *инженерной упругости* (Pimm, 1984; Holling, 1996; Gunderson et al., 2009; Oliver et al., 2015); 2) концепция *экологической упругости* предполагает существование нескольких альтернативных состояний и способности систем противостоять смене режимов за счет внутренней реорганизации в пределах возможного (т.е. до определенного порога) (Holling, 1996; Gunderson et al., 2009; Oliver et al., 2015). Недавние теоретические работы объединяют в себе оба этих аспекта упругости: сопротивляемость (resistance) – способность

противостоять внешним факторам, и восстанавливаемость (recovery) – работа внутренних процессов системы, направленных в сторону состояния равновесия, причем эти процессы могут определяться разными механизмами (MacGillivray et al., 1995; Oliver et al., 2015; Hodgson et al., 2015).

Наглядно и схематично концепцию упругости изображают в виде ландшафта стабильности, по которому в соответствии с силой тяжести передвигаются шарики, символизирующие состояние экосистемы (рисунок 1). Вершины ландшафта соответствуют нестабильным состояниям, тогда как нижние точки отражают устойчивые состояния. Размер «долины» (бассейна аттрактора) соответствует упругости системы: чем он шире и глубже, тем больше упругость, тем сложнее вызвать переход в альтернативное состояние. Шарик не находится в состоянии покоя, он постоянно колеблется из-за стохастических изменений параметров системы или действия отрицательных обратных связей при отклонении от равновесия. Шарик может покинуть свою «долину», если колебания стали слишком сильны и механизмы обратных связей уже неспособны их компенсировать и вернуть шарик в состояние равновесия. Также может меняться ландшафт стабильности при действии внешних факторов, при этом устойчивый бассейн «выгибается», тем самым вынуждая шарик перекатиться в другой бассейн, т.е. происходит переход из одного состояния в другое (смена режима). Переходы между состояниями могут вызываться как действием постепенных, кумулятивных факторов, так и резким и острым воздействием на систему (Collie et al., 2004).

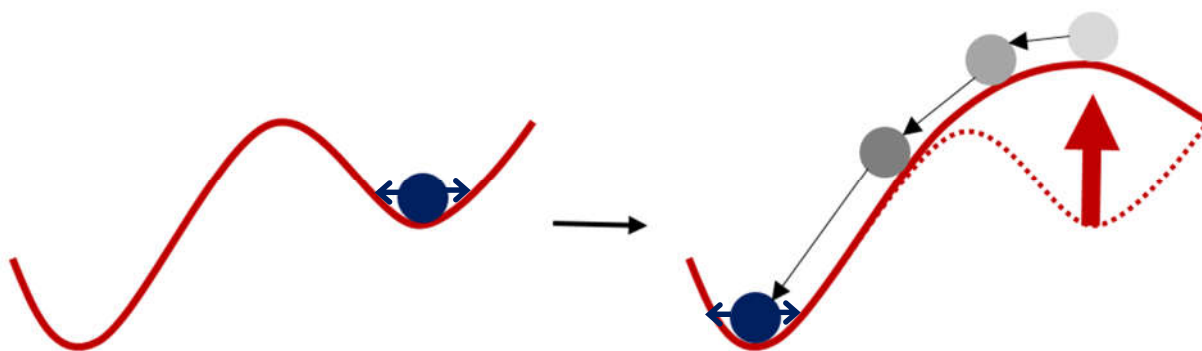


Рисунок 1 – Схематичное изображение перехода системы из состояния А в состояние Б под действием внешних факторов. Синими шариками обозначены текущие устойчивые состояния системы, серыми – неустойчивые, переходные. Красная линия – ландшафт состояний. Красная стрелка – воздействие внешнего фактора, изменяющее ландшафт стабильности.

Так, потеря упругости при нарушении функционирования системы приводит к возникновению нестационарной динамики со сменой режимов – резкому, низкочастотному и

высокоамплитудному скачку в динамике системы, при котором происходит переход в другое состояние функционирования. Такой переход часто называют пороговым, т.к. система, относительно равновесие которое поддерживается системой внутренних отрицательных обратных связей, не демонстрирует внешних изменений вплоть до переломного момента (*tipping point*), после которого любое малейшее воздействие приведет к резкому переходу в новое состояние (May, 1977; Suding, Hobbs, 2009; van Nes et al., 2016). Смена режима определяется нарушением отрицательных обратных связей при достижении пороговой нагрузки на систему, когда внутренние механизмы уже не могут удержать ее в прежнем состоянии. Термин «переломный момент» получил широкое распространение в научной среде после публикации одноименной книги Малкольма Гладуэлла (2000), которая сама стала переломным моментом в исследованиях упругости систем и их нестационарной динамики, в том числе в экологических исследованиях (van Nes et al., 2016). Концепция нестационарной динамики в экологии концептуально близка теории катастроф в математике, откуда заимствует многие термины.

Рассмотрим гипотетическую экосистему, для которой характерны два альтернативных состояния, а переход из одного состояния в другое модулируется только одним внешним фактором. Тогда при изменении фактора возможны три сценария (рисунок 2). При его постепенном изменении возможен такой же плавный и постепенный переход экосистемы в другое состояние (рисунок 2, а). Так же возможен резкий переход между состояниями (пороговый эффект) при достижении фактором определенного критического уровня, при этом возврат системы в прежнее состояние будет проходить при том же значении фактора (скорость перехода, смены состояний в прямом и обратном направлении будет одинаковой) (рисунок 2, б). Третий случай аналогичен второму, но возврат экосистемы в прежнее состояние будет происходить при меньшем значении фактора, т.е. с запаздыванием (рисунок 2, в). Иначе говоря, траектория и скорость изменения системы будет разной при усилении и ослаблении значения фактора на одинаковую величину. Такая пороговая реакция характеризуется *гистерезисом*. Именно гистерезис может определять неудачи экосистемных менеджеров в попытках восстановить нарушенные экосистемы, сняв воздействие повреждающего фактора, поскольку реакция на ослабление пресса может быть иной, чем на его усиление, т.е. непредсказуемой (Beisner et al., 2003; Mayer, Rietkerk, 2004; Suding, Hobbs 2009).

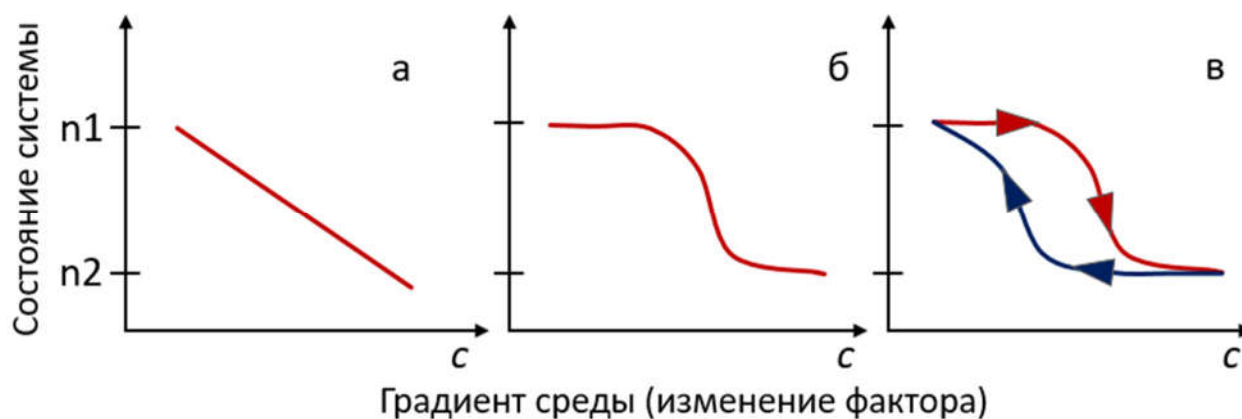


Рисунок 2 – Возможные сценарии перехода системы из состояния n_1 в состояние n_2 :

(а) – линейный переход, (б) – пороговый переход, (в) – пороговый переход с гистерезисом.

Переходы между режимами трудно предсказать из-за отсутствия видимых [внешних] изменений в системе, а упругость системы сложно измерить, поэтому поиск индикаторов, «ранних предупредительных сигналов» смены режимов – одна из первостепенных задач исследований нестационарной динамики. Если система приближается к переломному моменту, ее восстановление даже после небольших изменений может существенно замедляться – феномен, известный из теории катастроф как «критическое замедление» (Wissel, 1984; van Nes, Scheffer, 2007; Scheffer et al., 2009; Dai et al., 2012; Scheffer et al., 2012; Dai et al., 2013; Dakos, Bascompte, 2014). Мониторинг видов-специалистов, наиболее чувствительных к изменению внешнего воздействия, как инструмент обнаружения «критического замедления» – лучший способ распознать близость приближающегося коллапса экосистемы (Dakos, Bascompte, 2014).

Диагностировать приближающийся пороговый переход можно по изменению параметров системы. Один из наиболее распространенных индикаторов – возрастание дисперсии параметров системы на временном интервале, поскольку увеличение ее колебаний повышает вероятность перехода в другое состояние, в том числе за счет стохастических процессов (Carpenter, Brock, 2006). Универсальность этого индикатора была показана не только для биологических систем, но и для многих социальных явлений, например, смены научных парадигм, выборов и денежно-кредитной политики (Brock, 2006). Однако увеличение изменчивости параметров перед пороговым переходом трудно отличить от прямого эффекта внешних факторов, действующих на систему, и шум от флуктуаций среды может маскировать предвестники перехода (Carpenter, Brock, 2006; Peretti, Munch, 2012). Другой индикатор, который может говорить о близости переломного момента – изменение скошенности распределения параметров системы (Guttal, Jayaprakash, 2008; 2009).

Предсказательная ценность индикаторов и предвестников пороговых переходов может различаться в разных экосистемах (Chen et al., 2018), и, как оказалось, не всегда переход из одного состояния в другое может сопровождаться «ранними предупредительными сигналами» (Hasting, Wysham, 2010; Peretti, Munch, 2012; Boerlijst et al., 2013). Поэтому изучение специфики динамики различных экосистем и дальнейшая разработка приемов выявления и предсказания нестационарной динамики остается одним из актуальнейших направлений современной экологии и экологического менеджмента.

1.3 Примеры нестационарной динамики

Нестационарную динамику трудно изучать, поскольку она имеет низкую временную частоту, характерна для крупных, пространственно гетерогенных систем, а ее причины могут носить многофакторный характер (Scheffer, Carpenter, 2003). Таким образом, для ее обнаружения необходимы комплексные многолетние экологические работы, доля которых среди всех экологических исследований мала (Scheffer et al., 2001; Carpenter, Brock, 2006; Gosz et al., 2010; Ratajczak et al., 2018, рисунок 3). Однако, в последнее время документируется все больше и больше примеров нестационарной динамики - как полученных в экспериментальных, так и полевых работах (Scheffer, Carpenter, 2003; Ratajczak et al., 2018).

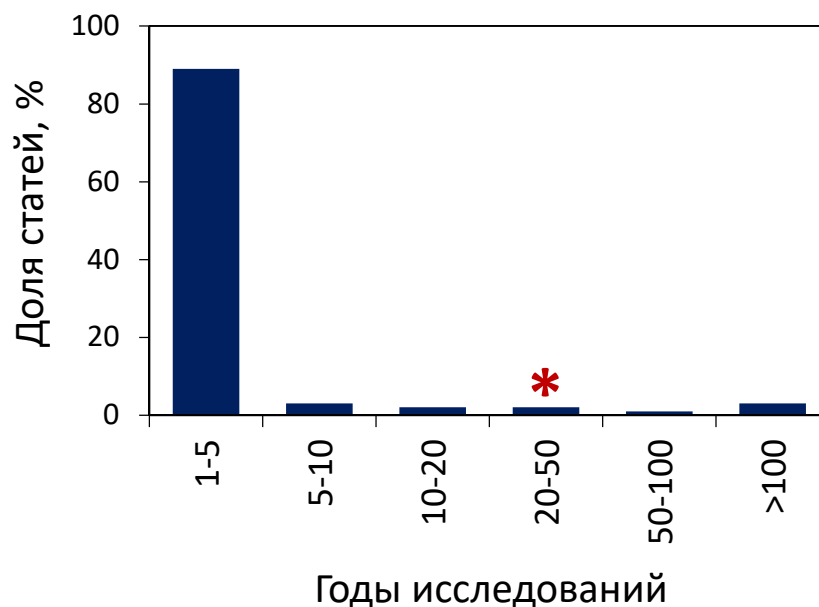


Рисунок 3 – Продолжительность экологических исследований, опубликованных в журнале Ecology (по: Gosz et al., 2010). Звездочкой обозначен класс исследований, соответствующий по продолжительности нашему ряду наблюдений в Калмыкии.

Большая часть примеров нестационарной динамики описана для водных экосистем (Steele, 1998; Scheffer, Jeppesen, 2007, deYoung et al., 2008). В северном Тихом океане известен неоднократный переход от доминирования рыбных сообществ к доминированию фито- и зоопланктона, вызванный климатическими изменениями. Для мелководных озер характерна циклическая смена режимов между мутным и чистым состоянием (Scheffer, Jeppesen, 2007). Для прибрежных экосистем умеренных широт многократно отмечена резкая смена режимов, механизмы которой довольно подробно описаны и изучены (Steneck et al., 2002; Ling et al., 2009; Filbee-Dexter, Scheibling, 2014; Ling et al., 2015). Например, перепромысел и истребление человеком хищников, регулирующих популяции растительноядных, в том числе морских ежей, вызывает их бурный рост, что в свою очередь приводит к активному выеданию водорослей, и высокопродуктивные водорослевые леса сменяются обедненным сообществом с доминированием морских ежей. Для экосистем карибских коралловых рифов характерен переход в состояние доминирования водорослей, который происходит при сочетании природных и антропогенных факторов (McCook, 1999; Nystrom et al., 2000).

Реконструкция экологических событий на основе палеонтологических данных может выявить пороговую динамику экосистем в исторических масштабах. Резкие изменения климата, связанные, предположительно, с изменением наклона земной оси около 5.5 тыс. лет назад, вызвали смену режимов функционирования в Сахаре: из богатой растительностью экосистемы она превратилась в пустыню (Foley et al., 2003; Scheffer, Carpenter, 2003).

Нестационарная динамика характерна для инвазивных видов (Mack et al., 2000). Переход от статуса «вида-иммигранта» к статусу инвазивного вида часто сопровождается фазой запаздывания (лаг-эффектом), после которой происходит резкий экспоненциальный рост численности до тех пор, пока не начнет действовать лимитирующий фактор. Например, бразильский перец (*Schinus terebinthifolius*) завезенный во Флориду в 19 веке, не был распространен и находился в фазе запаздывания до начала 1960-х годов. В настоящее время он широко распространен и часто встречается в виде густых насаждений, в которых отсутствует другая растительность (Schmitz et al., 1997).

Многие популяции грызунов имеют циклическую динамику. Популяционные циклы характеризуются регулярностью, хотя и могут иметь разную амплитуду. Прекращение циклической динамики или нарушение ее регулярности можно рассматривать как пример нестационарной динамики. Длительный ряд наблюдений за популяциями грызунов Фенноскандии и Японии позволил обнаружить массовый слом популяционных циклов грызунов во второй половине прошлого века (Hörnfeldt, 2004; Saitoh et al., 2006; Cornulier et al., 2013). Одна из предполагаемых причин слома циклов – более мягкие зимы из-за глобального потепления (Bierman et al., 2006; Ims et al., 2008; Kausrud et al., 2008). Однако неожиданное возвращение

циклов, несмотря на сохранение мягких зим, говорит не в пользу этого объяснения (Brommer et al., 2010; Korpela et al., 2013). Временные ряды обилия сданных охотниками шкур лис отражают динамику их основного кормового ресурса – грызунов. Анализ данных охотхозяйств Норвегии, полученных с конца 19 века, говорит о том, что слом циклов и переход в другие режимы циклирования уже неоднократно происходил ранее (Henden et al., 2009). Таким образом, причины нестационарной динамики популяций грызунов с переходами от циклирующего режима в нециклирующий и обратно до сих пор остаются неясными.

Наиболее радикальный пример нестационарной динамики популяции – резкий ее коллапс или вымирание. Одним из механизмов, определяющих такую динамику, может быть эффект Олли – нелинейная связь между приспособленностью (fitness) особей и плотностью популяции (Allee, 1949). Популяционный эффект Олли предполагает, что отрицательная обратная связь между численностью популяции и ее ростом действует только в определенном диапазоне численности, до некоторого ее предела. В случае, если популяция достигает критической низкой численности, отрицательные обратные связи плотностно-зависимой регуляции перестают действовать и не способны удержать популяцию в состоянии равновесия. Наоборот, скорость ее падения еще больше усиливается (начинает действовать положительная обратная связь) за счет целого ряда факторов (компонентов эффекта Олли), среди которых трудность найти партнера для размножения при малой численности, скошенность половозрастной структуры, большой пресс хищников (в пересчете на голову) и плохая от них защита, усиление роли стохастических процессов и др. (Stephens et al., 1999). Широко известен пример коллапса популяции сайгака (*S. tatarica tatarica*) в Калмыкии в начале 2000-х годов, когда численность популяции резко упала из-за сильной скошенности соотношения полов в сторону самок (Milner-Gulland et al., 2003). Для сайгаков обнаружена критическая пороговая величина соотношения самцов к самкам, ниже которой воспроизводство популяции становится невозможным.

Нестационарную динамику надорганизменных систем изучают не только в естественных условиях, но и экспериментально (Dai et al., 2012; Dai et al., 2013). На модельных лабораторных популяциях дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*) доказана потеря упругости популяции при достижении критического порогового значения воздействия внешнего неблагоприятного фактора и продемонстрирован феномен критического замедления перед фазовым переходом (Dai et al., 2012). Было показано, что повышение чувствительности системы к внешнему воздействию перед переломным моментом существенно повышает шансы коллапса популяции из-за стохастических процессов. Известно, что дрожжи расщепляют глюкозу вне клетки, а продукты гидролиза создают благоприятные условия при совместном существовании клеток, т.е. повышенная плотность клеток дрожжей повышает темпы роста их численности через обратную положительную связь (Gore et al., 2009). Этот факт позволяет рассматривать эффект Олли в

качестве механизма, определяющего коллапс популяции дрожжей при достижении критически низкой плотности (Dai et al., 2012). Кроме того, экспериментальные работы с дрожжами показали, что «ранние предупредительные сигналы» пороговых переходов выражаются в усилении колебаний популяционных параметров и слабее для связанных между собой популяций по сравнению с изолированными, а восстановление популяций зависит от дистанции между ними (Dai et al., 2013).

ГЛАВА 2. ДИНАМИКА ПАСТБИЩНЫХ ЭКОСИСТЕМ

2.1 Основные закономерности функционирования пастбищных систем. Модели динамики пастбищных экосистем

Пастбищные экосистемы – это высоко динамичные наземные экосистемы, в которых доминирует травянистая и кустарниковая растительность, а их функционирование определяется пастбищной нагрузкой, пожарами, засухами и другими экстремальными погодными явлениями (White et al., 2000). Пастбищные экосистемы занимают 40% земной поверхности (исключая Гренландию и Антарктиду), причем 47% из них составляют пастбища засушливых (аридных и семиаридных) зон (White et al., 2000). Пастбищные экосистемы чрезвычайно уязвимы и чувствительны к действию внешних факторов, в особенности антропогенной нагрузки (Frank et al., 1998; Asner et al., 2004).

Пастбищные экосистемы формировались в результате длительной коэволюции травянистой растительности и крупных травоядных млекопитающих. Это определило ряд свойств, которые обеспечивают их стабильность: высокое разнообразие питательных кормов в пространстве и во времени, миграционное поведение копытных животных и интеркалярная меристема трав, которая позволяет съеденным растениям снова расти (Frank et al., 1998). Действие диких крупных травоядных млекопитающих оказывает положительный и адаптивный эффект на состояние экосистемы. Кроме прямого потребления первичной продукции, травоядные оказывают косвенное влияние на потоки веществ и энергии в пастбищных экосистемах (Frank et al., 1998). Пастьба приводит к уменьшению обилия фенологически старых, менее продуктивных растений, за счет чего увеличивается поглощение света молодыми растениями (Caldwell et al., 1981; Wallace, 1990). Копытные увеличивают эффективность использования воды растениями, повышают биодоступность микроэлементов, препятствуют накоплению растительных остатков и ускоряют процессы разложения (McNaughton et al., 1988; Абатуров, Кулакова, 2010). Крупные травоядные млекопитающие играют важную роль в расселении и распространении растений и животных (Malo, Suarez, 1995; Fischer et al., 1996). На примере пастбищ Южной Африки и Северной Америки было показано, что отсутствие крупных травоядных приводит к уменьшению видового богатства и разнообразия растительного покрова, а также меняет его структурные характеристики (Burns et al., 2009). Домашний скот вытеснил диких копытных во многих пастбищных экосистемах мира. Относительно короткое в эволюционном смысле взаимодействие скота и нативной растительности может быть более обостренным за счет отсутствия адаптаций (Mack, Thompson, 1982). Поэтому широко изучается

и обсуждается вопрос об уровне оптимальной пастбищной нагрузки (Опарин и др., 2004; Абатуров, 2006; Loeser et al., 2007).

Пастбищные экосистемы обеспечивают ресурсами жизнедеятельность человека, от их состояния зависит благополучие людей. Неудивительно, что механизмы устойчивого и продуктивного функционирования пастбищных систем уже долгое время привлекают интерес ученых, особенно экосистемных менеджеров. В науке о пастбищных экосистемах (*rangeland ecology*) сложилось несколько объяснительных моделей, описывающих взаимодействие травоядных млекопитающих, растительности и абиотических факторов, на которых основываются программы управления пастбищами.

Существуют две основные модели, созданные для целей экосистемного менеджмента и описывающие динамику растительности пастбищных экосистем: 1) традиционная модель линейной и обратимой динамики растительности с существованием единственного устойчивого состояния (*range successional model*) и более современная модель, которая включает пороговый и часто необратимый сценарий развития растительного покрова с существованием нескольких альтернативных состояний и переходов между ними (*state-and-transition model*) – модель, которая основана на нестационарной парадигме динамики экосистем (Westoby et al., 1989; Briske et al., 2003).

«Сукцессионная модель пастбищных экосистем» (*Range successional model*) предполагает, что при отсутствии пастбищного пресса существует единственное устойчивое состояние экосистемы (климакс), в сторону которого направлено развитие сукцессии. Напротив, пастбищная нагрузка удаляет систему от состояния климакса. Предполагается, что два этих разнонаправленных процесса можно уравновесить, достигнув нужной продуктивности пастбищ при некотором уровне выпаса, и усилия экосистемных менеджеров должны быть направлены на установление и поддержание оптимальной пастбищной нагрузки (Westoby et al., 1989; Gilson, Hoffman, 2007). Модель не отрицает влияние экстремальных негативных климатических событий (например, засух) на растительный покров пастбищ, хотя последствия этих явлений предполагается решать через ослабление пастбищной нагрузки. «Сукцессионная модель» подверглась существенной критике за излишнее упрощение представлений о динамике растительности пастбищ, ее неэффективность в аридных зонах, а нарастающее количество примеров резкой и часто необратимой смены растительного сообщества потребовало разработки новой модели динамики пастбищ (West et al., 1984; Westoby et al., 1989; Friedel, 1991; van de Koppel et al., 1997; Briske et al., 2003).

«Модель смены устойчивых состояний» (*State-and-transition model*) лишена многих ограничений своей предшественницы (Westoby et al., 1989). Она предполагает, что пастбищные экосистемы можно описать набором дискретных состояний и набором дискретных переходов

между ними (Westoby et al., 1989). Переходы между состояниями могут вызываться как природными факторами среды, так и деятельностью человека, а чаще всего их взаимодействием. В этом случае перед экосистемными менеджерами стоит задача изучения и создания каталога возможных устойчивых состояний и переходов между ними. Хотя модель смены устойчивых состояний разрабатывалась для объяснения динамики растительности пастбищ и их устойчивого управления, она получила широкое развитие и применяется для объяснения динамики других экосистем (например, Grant, 2006; Zweig, Kitchens, 2009).

Сукцессионная модель и модель смены состояний опираются, соответственно, на равновесную и неравновесную парадигмы динамики экосистем (Wu, Louks, 1995; Briske et al., 2003; Briske et al., 2017). Равновесная модель динамики пастбищных экосистем подчеркивает важность обратной связи между травоядными млекопитающими и их кормовыми ресурсами, тогда как неравновесная модель рассматривает стохастические абиотические факторы в качестве основного драйвера динамики и растительности, и поголовья скота (Vetter, 2005). В пастбищных системах с относительно стабильным режимом осадков численность травоядных регулируется через конкуренцию за ресурсы, т.е. обратной от плотности зависимостью, согласно равновесной концепции. И напротив, зависимость от плотности не проявляется, когда продуктивность пастбищ в большей степени определяется нестабильными, высоко флуктуирующими осадками, что более характерно для аридных зон (Vetter, 2005; Zemmrich et al., 2010). Эмпирические данные подтверждают, что пастбищные экосистемы могут включать в себя элементы как равновесных, так и неравновесных моделей на разных уровнях, и дальнейшее развитие теории динамики пастбищных систем предлагают направить на интеграцию этих моделей и разработку ее математического аппарата (Lockwood, Lockwood, 1993; Briske et al., 2003; Vetter, 2005).

2.2 Грызуны как средообразующий компонент пастбищных экосистем. Влияние пастбищной нагрузки на численность и разнообразие грызунов

Несмотря на свой относительно малый размер, грызуны оказывают большое влияние на структуру и функционирование экосистем, в том числе пастбищных (Шилова, Абатуров, 2005). Роющая деятельность грызунов – пример аллогенной инженерии, т.е. процесса изменения окружающей среды организмами путем трансформации ее компонентов из одного физического состояния в другое, механически или другим способом (Jones et al., 1994; Lawton, Jones, 1995; Dickman, 1999). Роющая деятельность меняет состав и структурные характеристики почв, способствует перемешиванию её слоёв, создает микрорельеф и условия для формирования локальных растительных сообществ, повышая гетерогенность ландшафта (Guo, 1996; Dickman, 1999; Davidson, Lightfoot, 2008; Haussmann, 2017). Многие виды позвоночных и беспозвоночных

могут использовать норы грызунов как убежища, а также как постоянное местообитание (Окулова, 2003; Davidson, Lightfoot, 2007; Davidson et al., 2008). Отсутствие естественных укрытий и открытость ландшафта пастбищных экосистем делает норы грызунов основным средством защиты для других мелких животных, особенно при их расселении.

Грызуны – важное звено в трофической сети пастбищ, они, как и крупные копытные, – основные потребители растительности, в том числе их подземной биомассы (Andersen, 1987). Семеноядные грызуны уменьшают банк семян и конкурируют за ресурсы с птицами и муравьями, непосредственно влияя на продукцию надземной фитомассы – основного ресурса травоядных копытных (Brown et al., 1979; Kerley, 1991). С другой стороны, грызуны – основная жертва хищников, их обилие и распространение определяют численность и репродуктивный успех хищников, особенно пищевых специалистов (Савинецкий, Шилова, 1986; Дементьев, 2012).

Некоторые виды грызунов рассматривают в рамках концепции ключевых, системообразующих видов (Paine, 1969; Mills et al., 1993; Lawton, 1994). Такие виды оказывают важное, непропорционально большое их численности влияние на экосистемы и могут выполнять экосистемные функции, не присущие другим видам. Например, южноафриканская бабочка *Meneris tulbaghia* опыляет около 40 видов растений, 16 из которых не опыляются другими видами насекомых и птиц (Johnson, 1992). Утрата ключевых видов может значительно изменить облик экосистемы и привести к исчезновению других видов (Brown, Heske, 1990; Bond, 1994; Davidson et al., 2010). Среди примеров ключевых видов грызунов в пастбищных экосистемах широко известны гоферы, луговых собачки, суслики, кенгуровые прыгунчики и др. (Huntly, Inouye, 1988; Miller et al., 1994; Krogh et al., 2002; Wheeler, Hik, 2012).

Несмотря на важную функциональную роль в экосистеме, последствия взаимодействий грызунов с человеком как правило носят негативный характер. Грызуны наносят существенный экономический ущерб сельскому хозяйству, а также являются природным резервуаром инфекций, поэтому многие виды находятся под контролем как вредители (Stenseth et al., 2003). Высокие колебания численности, свойственные грызунам, могут вызывать пороговые, отложенные во времени эпизоотии и эпидемии (Davis et al., 2004; Davis et al., 2005; Reijnders et al., 2012). Соответственно, мониторинг и прогнозирование динамики популяций грызунов, прежде всего всплеск численности – важная прикладная социально-экономическая задача, для решения которой нужны фундаментальные знания об экологической упругости.

Значимость грызунов для функционирования пастбищ позволяет использовать их как индикатор реакции экосистемы на действие внешних факторов (Leis et al., 2007). Так, изучению механизмов динамики популяций и сообществ грызунов при изменении пастбищной нагрузки посвящено немало экологических работ. Оценка влияния пастбищной нагрузки на сообщество

грызунов часто проводится с помощью полевого эксперимента, когда исследователи используют выгородки, исключаящие выпас, и сравнивают население грызунов таких выгородок с участками, которые характеризуются выпасом различной степени интенсивности (т.е. в пространственном градиенте пастбищных нагрузок). Однако размер выгородки может быть слишком маленьким, а временной интервал исследования слишком коротким, чтобы корректно сопоставить выводы, полученные в эксперименте, с естественной динамикой пастбищ при снятии пастбищного пресса (Bock et al., 1984). Кроме того, пространственный градиент условий, в отличие от временного, не позволяет обнаружить свойственную пастбищным экосистемам сложную и нестационарную динамику, пороговые реакции и гистерезис.

Сравнения сообществ мелких млекопитающих на участках с выпасом и без часто показывают, что выпас отрицательно влияет на численность и видовое разнообразие сообщества грызунов (Bock et al., 1984; Rosenstock, 1996; Hayward et al., 1997; Keesing, 1998; Heske, Campbell, 1999; Eccard et al., 2000; Valone, Sauter, 2005; Torre et al., 2007; Pedo et al., 2010). В том случае, если фактор пастбищной нагрузки имеет больше градаций, чем просто «да»/«нет», результаты выглядят не столь однозначными, поскольку виды с различными требованиями к местообитаниям по-разному реагируют на разную степень скотосбоя. Так, виды, предпочитающие открытые местообитания и разреженную растительность, более многочисленны на участках с сильным выпасом, тогда как виды, тяготеющие к более закрытым местообитаниям, предпочитают участки со слабым выпасом или вообще без него (Jones, Longland, 1999; Jones et al., 2003; Hoffman, Zeller, 2005; Tabeny, Ojeda 2005; Wu, Fu, 2008; Омаров, 2017). Легкий или умеренный выпас может увеличивать гетерогенность растительного покрова, когда участки высокотравной растительности чередуются с участками с отрастающей после выпаса травой, что также может благоприятствовать некоторым видам грызунов, обогащая сообщество (Adler et al., 2001, Shmidt et al., 2005).

Максимальному разнообразию мелких млекопитающих в различных пастбищных экосистемах соответствует разная величина проективного покрытия растительности. Так, для региона Карру (Африка), оптимальный показатель проективного покрытия, которому соответствует наибольшее разнообразие мелких млекопитающих, составил 30% (Kerley, 1992), для пустыни Мохаве (Северная Америка) – 10-15% (Hafner, 1977), а для дюнных песков Израиля – менее 10% (Abramsky, 1988). Различия этого показателя в разных географических районах могут определяться экологическими характеристиками видов, входящих в сообщество, например, степенью их кормовой специализации (Kerley, 1992).

Таким образом, результаты исследований влияния пастбищной нагрузки на сообщество грызунов часто носят противоречивый характер, что связано, во-первых, со сложностью

неравновесной динамики пастбищных систем, и во-вторых, с видовой спецификой реакции видов, обусловленной их экологическими чертами, на изменение пастбищной нагрузки.

ГЛАВА 3. МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Естественный природный эксперимент на юге Калмыкии: общие принципы организации долговременного мониторинга, методические преимущества и ограничения

Для того, чтобы успешно решать задачи изучения нестационарной динамики необходимо сочетание нескольких условий и подходов. Нестационарную динамику можно выявить только во время продолжительных экологических исследований. Сравнение продолжительности публикуемых экологических исследований показывает, что доля исследований свыше 20 лет составляет лишь 6% (Gosz et al., 2010). Для полноценного анализа динамики популяций грызунов, жизненный цикл которых относительно невелик, рекомендуемый временной ряд должен составлять не менее 15 лет (Turchin, 2003). При этом, смена режимов динамики, если она происходит в период наблюдений, разрезает временной ряд на более короткие отрезки, что затрудняет анализ или делает его невозможным. Поэтому изучение нестационарных временных рядов требует особо продолжительных наблюдений. Наше исследование ведется непрерывно с 1994 года, т.е. в течение уже 25 лет, с соблюдением преемственности коллектива и стандартизованных методов работы, что позволяет проводить полноценный анализ временных рядов для выявления нестационарности, пороговых эффектов и отложенных во времени реакций грызунов на изменение условий среды.

Пастбищные экосистемы аридных зон чрезвычайно неустойчивы и испытывают широкий диапазон пастбищной нагрузки и погодных флуктуаций, определяющий их поведение. Пастбища юга Калмыкии находятся на границе зоны сухих степей и полупустынь, что обеспечивает пространственную гетерогенность условий, и испытывают широкий спектр антропогенных нагрузок (выпас, пожары, покосы), изменяющихся как в пространстве, так и во времени. Важно, – и это главное преимущество Калмыкии как полигона для исследования неравновесной динамики пастбищных экосистем, – что интенсивность и характер антропогенных нагрузок здесь в последние десятилетия существенно менялись в результате социально-экономических преобразований, запущенных Перестройкой. Изменения практики землепользования, прежде всего величины пастбищной нагрузки, задают временной градиент ландшафтных изменений как фон для исследования динамики сообщества грызунов. Таким образом, пастбища Калмыкии отвечают всем параметрам удачного модельного полигона для изучения экологической упругости биологических систем надорганизменного уровня и их нестационарной динамики в изменяющихся под влиянием человека условиях. По существу, пастбища Калмыкии представляют собой пример естественного природного эксперимента (Diamond, 1986), когда

сама природа предоставляет возможность исследователю изучать поведение системы в зависимости от направленных, документированных наблюдениями изменений предполагаемых факторов.

Методология исследования включает мониторинг сообщества и популяций экологически контрастных видов грызунов, отличающихся диетой, предпочтениями местообитаний, различной суточной активностью и ролью в экосистеме. Это позволяет нам использовать сравнительный анализ для оценки характера, скорости и силы реакций разных видов на действие внешних факторов, соотнести их с экологическими особенностями видов, определять наличие компенсаторных реакций при изменении сообщества, а также предполагать возможные последствия изменения сообщества и динамики популяций отдельных видов для функционирования экосистемы.

Преимущество нашего исследования обусловлено наличием не только временного, но и пространственного градиента условий. Наша сеть стационарных ключевых точек наблюдений охватывает обширный спектр местообитаний на разном пространственном масштабе – от локального до регионального, что позволяет определять синхронность и чувствительность реакций грызунов на действие пастбищной нагрузки в гетерогенной среде, оценивать пространственный масштаб изменений, а также проверять существование пороговых реакций в пространственном градиенте условий.

Сеть из 6 стационарных ключевых трансектов – *основная зона ежегодного многолетнего мониторинга*, на которых проводился учет грызунов с помощью отлова ловушками Геро, – была сформирована в 1994 году и максимально охватывала спектр возможных местообитаний грызунов пастбищ юга Калмыкии (рисунок 4); в 1997 г. к ним добавили еще два участка.

Краткая характеристика местообитаний на ключевых стационарных учетных трансектах (в скобках после порядкового номера указано название трансекта, рисунок 4).

1. (1) Посадки кандыма по бугристым закрепленным пескам (1994-2019);
2. (2) Вейниковые сообщества по бугристым пескам (1994-2019);
3. (3) Злаково-полынная полупустыня на супесчаных почвах (1994-2019);
4. (4) Полынный по краю такыра (1994-2019);
5. (6) Песчаннополынно-разнотравные сообщества в массиве закрепленных песков (1994-2019);
6. (7,9) Заросли тамариска по грядовым пескам (1994-2019);
7. (12) Ковыльная степь (1997-2019);
8. (18) Злаково-разнотравные сообщества на песчаном склоне у такыра (1997-2019).

В результате повсеместного распространения дерновинных злаков из-за снижения пастбищной нагрузки в начале 1990-х гг. исходные различия между учетными точками к

середине 2000-х сгладились, произошла гомогенизация растительного покрова (Неронов, 2006; Шилова и др., 2007). Обратные процессы опустынивания, вызванные ростом пастбищной нагрузки в конце 2000-х гг., начались лишь несколько лет назад и носят пока локальный характер.

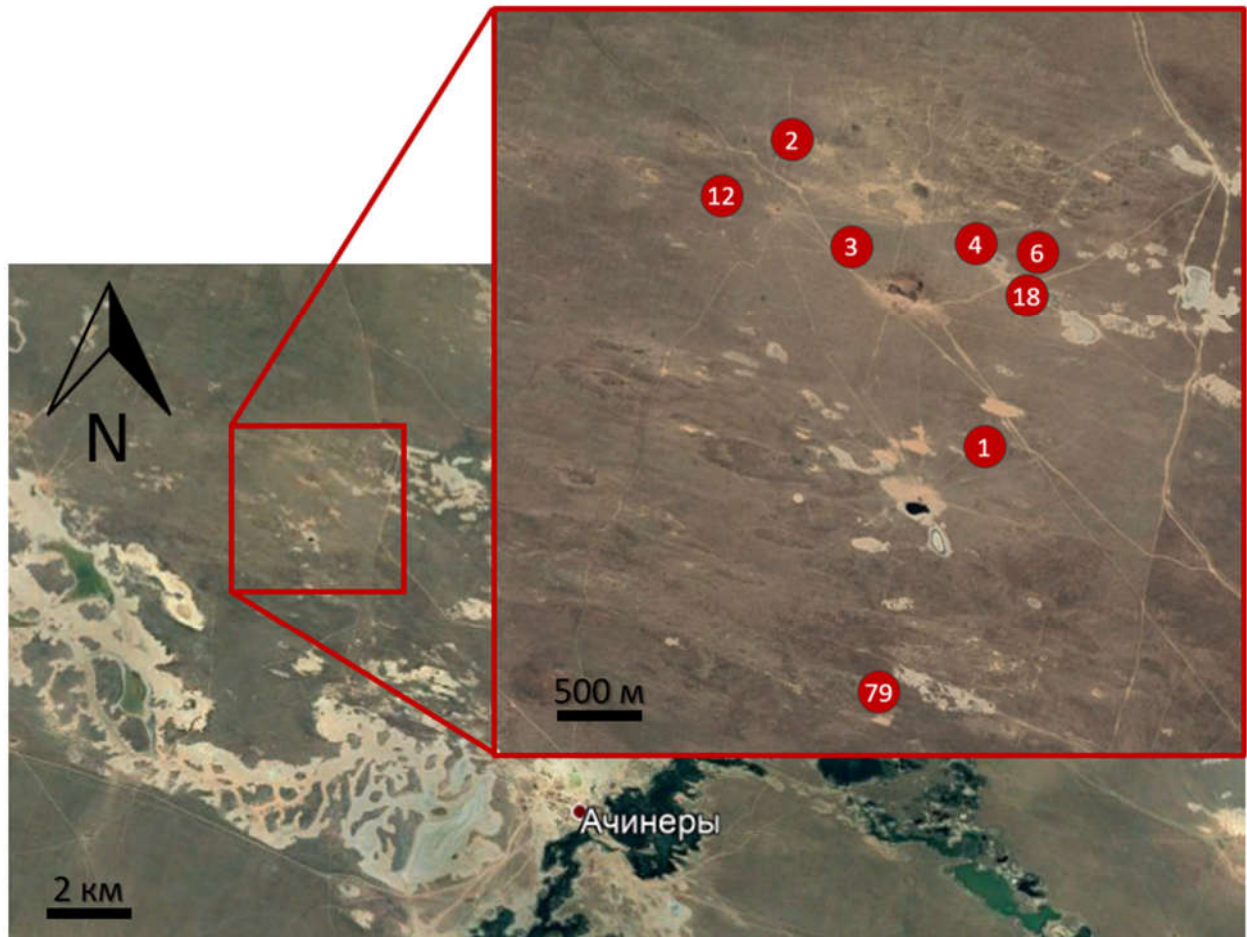


Рисунок 4 – Расположение учетных точек (трансектов с ловушками Геро) основной зоны многолетнего мониторинга сообщества грызунов на юге Калмыкии. Цифрами обозначены названия трансектов (см. выше).

Учеты численности проводили с использованием ловушек Геро. Учеты с изъятием особей до сих пор используются в зоологических исследованиях (Sikes et al., 2011), они позволяют получать максимальный объем данных демографических параметров популяции и не влияют на ее динамику (Christensen, Hörnfeldt, 2003; Hörnfeldt, 2004). Необходимость использования учетов ловушками Геро в нашем исследовании продиктована также получением сопоставимых данных и соблюдением стандартной процедуры, начатой в 1994 году.

Учеты обилия и распределения нор на сети стационарных маршрутов проводился на обширной территории (3000 га, рисунок 5) и в региональном масштабе (до 150 км от основной зоны ежегодных многолетних учетов), что позволяет нам оценивать локальность процессов

трансформации ландшафта и их воздействия на сообщество грызунов, а также определять их границы.

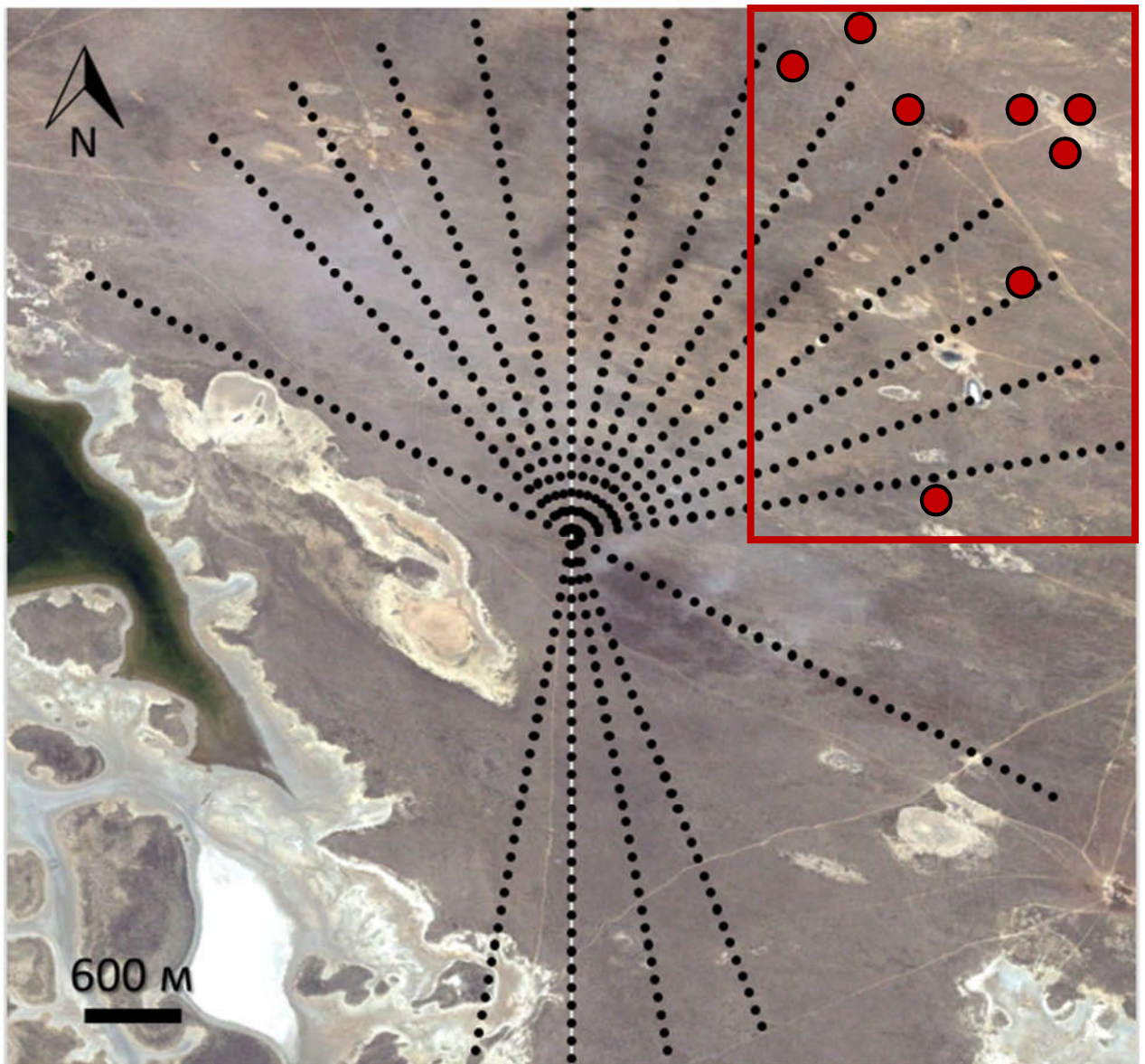


Рисунок 5 – Схема расположения сети стационарных радиальных маршрутов учета нор. Каждый трансект длиной 3 км. Красная рамка ограничивает основную зону мониторинга с трансектами ловушек Геро (красные кружки).

Анализ временных рядов параметров популяций и сообществ и *сравнительный анализ* – основные инструменты, которые мы используем для описания динамики популяций и сообщества грызунов. В нашем распоряжении есть временные ряды изменений численности, демографических показателей и распределения популяций отдельных видов грызунов в пространстве, а также изменения обилия и структуры сообщества.

Анализ временных рядов позволяет:

1. Выявить тренды динамики популяций и сообщества, установить ее характер, выделить устойчивые периоды (режимы), переходы между ними и пороговые эффекты, определить скорость и силу реакции видов на изменение среды.
2. Выявить изменения в состоянии популяций и сообщества грызунов на разных этапах динамики экосистемы и преобразования ландшафта.
3. Определить видовую специфичность паттернов динамики
4. Выявить проксимальные механизмы динамики грызунов в ответ на трансформацию ландшафта, оценить вклад репродукции, смертности и демографической структуры популяции в долговременную динамику и смену режимов.

В нашем исследовании в качестве *факторов* внешней среды мы используем поголовье скота, месячную сумму осадков и тип местообитаний. В качестве *зависимых переменных* мы используем данные о составе сообщества, численности, демографической структуре и пространственном распределении грызунов, распределении и встречаемости их нор.

Таким образом, комплексный анализ этих показателей позволяет установить как дистальные (отдаленные, факторы внешней среды) причины изменений в сообществе грызунов и динамике отдельных видов, так и непосредственные, проксимальные механизмы, лежащие в их основе.

3.2 Район исследования

Исследования проводили на пастбищах юга Республики Калмыкии, в Черноземельском районе (45°28'40.3"N 45°16'22.0"E), который относится к аридной природной зоне (Аюшев и др., 2013). Климат района резко-континентальный, характерно жаркое и сухое лето и холодная, малоснежная зима. В году 180-190 солнечных дней. В среднем выпадает 200-300 мм осадков в год. Гидрологическая сеть практически отсутствует. В зимнее время бывают оттепели, за которыми следуют заморозки с образованием гололеда, вызывая обледенение травостоя пастбищ. Название Черные Земли район получил за практически отсутствующий зимой снежный покров, поэтому исторически эти пастбища использовали для отгона скота зимой. С 1960-х годов их используют круглогодично (Аюшев и др., 2013). Непосредственная территория района работ используется исключительно как пастбища и в последние годы как сенокосы. Полевой стационар окружают отдельные, расположенные на расстоянии от нескольких до десятков километров частные фермы. Основную часть поголовья скота составляют овцы, хотя существует тенденция к увеличению доли крупного рогатого скота, которая, тем не менее, не превышает 20% в общем стаде.

3.3 Объекты исследования и особенности их экологии

Видовое богатство грызунов исследуемой территории составляет 13 видов: *Spermophilus pygmaeus* (малый суслик), *Meriones meridianus* (полуденная песчанка), *M. tamariscinus* (тамарисковая песчанка), *Microtus socialis* (общественная полевка), *Microtus rossiaemeridionalis* (восточноевропейская полевка), *Mus musculus* (домовая мышь), *Cricetulus migratorius* (серый хомячок), *Sicista subtilis* (степная мышовка), *Ellobius talpinus* (обыкновенная слепушонка), *Allactaga major* (большой тушканчик), *Allactaga elater* (малый тушканчик), *Stylodipus telum* (обыкновенный емуранчик), *Pygeretmus pumilio* (тарбаганчик).

Подробный анализ популяционной динамики и сравнительный анализ распределения нормы проводили на четырех фоновых видах грызунов – малом суслике, полуденной и тамарисковой песчанках и общественной полевке. Каждый перечисленный вид характеризуется специфическим набором биологических и экологических особенностей и отличается степенью экологической специализации. Полуденная песчанка – экологический генералист в ряду исследуемых видов, предпочитает пески различной степени закреплённости, избегая более твердых почв. Основу ее диеты составляют семена, в основном злаков и эфемеров. Весной употребляет зеленые части растений. Включает в рацион насекомых и корневища злаков. В Калмыкии полуденная песчанка встречается в различных песчаных местообитаниях, но тяготеет к участкам с сильным или умеренным скотосбоем, избегая участков с высокотравной растительностью (Неронов и др., 1997). Опустынивание 60-70- гг. прошлого века способствовало росту численности полуденных песчанок и ее распространению в Северо-Западном Прикаспии. Как результат противочумной службой суслиный очаг чумы Северо-Западного Прикаспия был переквалифицирован в песчаночий (Илюхин, 1983; Варшавский и др., 1991).

Тамарисковая песчанка – специалист, она очень требовательна как к кормам, среди которых высока доля сочной растительности, так и к местообитаниям, и предпочитает селиться рядом с водоемами и ирригационными системами, т.е. в мезофильных интразональных местообитаниях. Развитие сети ирригационных каналов в Калмыкии способствовало ее распространению (Варшавский и др., 1991).

И малый суслик, и общественная полевка – зеленоядные виды с широким спектром потребляемых кормов. Они оба встречаются на равнинных участках, предпочитая суглинистые, а не песчаные почвы, но суслик, для которого важную роль играет зрение, определенно избегает участков с плотной высокой растительностью (Бируля, 1941), тогда как для полевки этот фактор не критичен. Ареал суслика исторически связан с низкотравными сообществами, он расширился на север вслед за распространением скотоводства (Формозов, 1959). Дальнейший перевыпас и

опустынивание 1960-70-х гг. негативно сказались на распространении суслика и его численности: она падала, но оставалась достаточно высокой вплоть до начала 1990-х гг. (Варшавский и др., 1986; Шилова и др., 2011). Сокращение пастбищной нагрузки и зарастание песков в начале 1990-х не изменило негативного тренда динамики популяции малого суслика: фактором, сдерживающим рост его популяции, стало распространение высокотравья (Шилова и др., 2000). В результате его численность продолжила снижаться вплоть до почти полного исчезновения с пастбищ Черных Земель к 1993 году (Шилова и др., 2011).

3.4 Сбор, подготовка и анализ данных

3.4.1 Сбор данных

3.4.1.1 Учеты численности и распределения грызунов

Отлов животных проводили ежегодно осенью в конце репродуктивного сезона по стандартной процедуре с помощью учетов на 6 стационарных трансектах (два длиной 250 м и четыре – 500 м), расположенных в разных местообитаниях в 1982 году и непрерывно с 1994 года (рисунок 4). В 1997 году к учетным точкам добавили еще 2 трансекта (250 и 500 м). Ловушки Геро с трапиком (Карасева и др., 2008) выставляли равномерно, каждые 5 м трансекта, открывали вечером и проверяли утром в течение 1 или 2 дней для 500- и 250-метровых трансектов, соответственно. В качестве приманки использовали хлебные корки, смоченные в нерафинированном подсолнечном масле и обжаренные для предотвращения размокания. Полученные первичные данные пересчитывали на 100 ловушко-суток как относительный показатель численности.

3.4.1.2 Процедура вскрытия

Для каждого отловленного в ходе учетов численности животного определяли вид, массу тела, длину тела (от кончика носа до анального отверстия), пол и готовность к размножению (половозрелость), для самцов измеряли размер семенников и семенных пузырьков, у самок подсчитывали количество эмбрионов и темных пятен. Самок классифицировали как размножающихся, если они имели открытое влагалище или были беременны и/или имели темные пятна в матке. Самцов считали размножающимися, если семенники были опущены в мошонку. Для полуденных песчанок определяли возраст - по массе и длине тела. Взрослыми считали самок с массой 30 г и длиной тела 95 мм и больше, самцов – с массой 35 г и 105 см и больше – это

минимальные показатели для размножающихся особей. Эти оценки хорошо согласовывались с выборочным определением возраста по стертости зубов.

3.4.1.3 Учет нор грызунов и описание местообитаний

Учет нор проводили в период опустынивания (1980) и повторили его в период развития степи (2017) на 19 радиальных трансектах 3 км длиной и шириной 5 м, всего 57 км учета в каждый год (рисунок 5). Площадь охваченной учетом территории – около 3000 га. Мы определяли норы 4 видов грызунов: малого суслика, полуденной и тамарисковой песчанок и общественной полевки. Для каждого стометрового отрезка учетного маршрута мы отмечали наличие нор каждого вида.

Мы отнесли каждый стометровый отрезок учета к одному из 5 выделенных на основе геоботанических описаний типов местообитаний: 1) незакрепленные или полужакрепленные пески с отсутствием растительности или с разреженным растительным покровом, представленным в основном волоснецом кистистым (*Leymus racemosus*), эфемерами и рудеральными видами (*Atriplex sp.*, *Eremopyrum sp.*), 2) закрепленные пески с однолетними и многолетними травами (*Poa bulbosa*, *Anisantha tectorum*, *Alyssum desertorum*, *Bromus japonicus*, *Ceratocarpus arenarius*, *Agropyron fragile*), 3) полынно-злаковые сообщества (*Artemisia lerchiana*, *Kochia prostrata*, *Lepidium perfoliatum*, *Poa bulbosa*, *Agropyron fragile*), 4) высокотравные густые сообщества с доминированием ковылей (*Stipa sp.*), 5) пересохшие озера с отсутствием растительности, либо с разреженным растительным покровом солянок и др. представителей семейства маревые (*Chenopodiaceae*).

Для оценки локальности изменений в сообществе грызунов, мы провели серию аналогичных учетов в 2018 году вглубь ареалов изучаемых видов (до 150 км на восток от основного полигона). Трансекты длиной 500 м и шириной 5 м закладывали в потенциально пригодных для грызунов местообитаниях.

3.4.2 Обработка и анализ данных

3.4.2.1 Анализ временных рядов популяционных показателей

Для анализа временных рядов динамики популяционных показателей мы использовали данные по 6 стационарным учетным трансектам, заложенным в 1994 году (рисунок 4) – это давало нам наиболее длинный ряд данных из 25 лет (1994-2018). При анализе временных рядов динамики численности первичные данные логарифмируют, поскольку их распределение, как

правило, не соответствует нормальному. Кроме того, при анализе динамики численности в большей степени важен порядок колебаний, а не абсолютные значения, и логарифмирование позволяет сгладить выбросы (Turchin, 2003). При логарифмировании данных возникает «проблема нулей», поскольку логарифм нуля не определён. Мы заменяли нули минимальным значением численности, полученным для каждого вида за весь период учетов – общепринятый и наиболее «щадящий» метод корректировки исходных данных (Turchin, 2003). Затем рассчитывали численность популяции каждого вида за каждый год t (N_t) как среднее количество пойманных на учетных трансектах особей. Для анализа данные логарифмировали ($\ln N_t$). Для единого масштаба на рисунках вместо замены нулей минимальными значениями, мы прибавляли единицу к каждому значению временного ряда для каждого вида ($\ln (N_t+1)$).

Рост численности (r_t) рассчитывали как логарифм отношения численности в конкретный год к численности в предшествующий ему год ($\ln (N_t/N_{t-1})$).

Область распространения видов рассчитывали как долю трансектов (проб, служивших единицами учета численности), на которых был зарегистрирован вид в общем наборе трансектов.

Разнообразие сообщества принято характеризовать тремя показателями (Whittaker, 1960). Альфа-разнообразие характеризует разнообразие сообщества внутри местообитания, бета-разнообразие – между местообитаниями, а гамма – разнообразие в пределах ландшафта, которое складывается из альфа и бета-разнообразия.

Гамма-разнообразие сообщества для каждого года наблюдений оценивали при помощи индекса разнообразия Шеннона, который рассчитывали по формуле (1):

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i , \quad (1)$$

где $p_i = \frac{x_i}{\sum_{i=1}^n x_i}$ - доля каждого вида в сообществе (суммарно для всех местообитаний),

x_i – численность.

Альфа-разнообразие рассчитывали аналогично, для каждого местообитания отдельно.

Бета-разнообразие (аддитивное) рассчитывали как разницу между гамма-разнообразием и усреднённым по разным местообитаниям за год альфа-разнообразием.

Анализ популяционной динамики численности проводили как для всего временного ряда, так и для отдельных устойчивых периодов, если их длительность была достаточной для адекватного анализа (Turchin, 2003). Данные соответствовали нормальному распределению (Shapiro-Wilk's test, $P > 0.2$). Для сравнения популяционных показателей по годам и между устойчивыми периодами мы использовали t -критерий Стьюдента и ковариационный анализ (ANCOVA), в котором в качестве фактора выступал период, а в качестве ковариаты – год

наблюдений. Для того, чтобы выявить плотностно-зависимые эффекты популяционной динамики, мы сняли эффект влияния внешних факторов путем удаления линейного тренда из временного ряда (для логарифмированных данных). Мы рассчитывали коэффициент частной корреляции (partial correlation) между ростом численности r_t и численностью $\ln N_{t-d}$ (Gompertz model), где d – порядок (временной лаг), и авторегрессионную модель второго порядка для данных с удаленным линейным трендом для оценки непосредственных и отложенных во времени плотностно-зависимых эффектов (Forchhammer et al., 1998; Turchin, 2003; Ims et al., 2008). Кроме того, для оценки устойчивости обратных связей в пределах выделенных режимов (периодов) динамики популяции мы проводили регрессионный анализ изменений роста популяции (r_t) в зависимости от ее численности в предыдущий год ($\ln N_{t-1}$). Наличие значимой отрицательной регрессии указывало на устойчивость режима и его поддержку плотностно-зависимой регуляцией в пределах выделенного периода.

3.4.2.2 Анализ демографических показателей

Мы рассчитывали долю размножающихся самок (от общего количества взрослых самок) по результатам осенних учетов как показатель *репродуктивной активности* популяции за год. *Годовую плодовитость* определяли как сумму эмбрионов и темных пятен у размножающихся самок, за *количество выводков* принимали общее количество генераций потомства за сезон размножения. В качестве показателя *обновления популяции* мы использовали соотношение молодых особей и размножающихся самок. *Соотношение полов* рассчитывали как отношение количества взрослых самцов к количеству взрослых самок. Для каждого года рассчитывали средние показатели и включали в анализ, если количество наблюдений (отловленных животных соответствующей половозрастной категории) было больше или равно 5.

Для полуденной песчанки (вида с наиболее продолжительными периодами устойчивых режимов и большим объемом данных) мы разделили временной ряд демографических показателей на два периода – высокой численности (1994-2002) и низкой численности (2003-2017). Для анализа различий зависимых переменных между периодами использовали ANOVA и ANCOVA с периодом в качестве фактора (1994-2002 и 2003-2017) и годом как ковариатой. Все данные соответствовали критериям нормального распределения (тест Шапиро-Уилксона, $P > 0.1$).

3.4.2.3 Сравнительный анализ распределения нор и основных типов местообитаний в пустынный (1980) и степной (2017) периоды динамики ландшафта

Мы оценивали *площадь*, занятую каждым видом грызунов и каждым типом местообитаний, как долю стометровых отрезков учета с норами каждого вида и определённым типом местообитания от общего количества учтенных стометровок ($N = 551$) на радиальных 3-км трансектах (рисунок 5). Для каждого трансекта мы рассчитывали количество соседних стометровок с норами, разделенные стометровками без нор, как грубый показатель *размера заселенных каждым видом участков (размера поселений)*. Мы использовали минимальную и максимальную дистанцию между поселениями как *показатель фрагментации и связанности популяций*. Все показатели рассчитывались как для каждого вида отдельно, так и для нор всех грызунов в целом, независимо от их видовой принадлежности.

Эти данные не соответствовали критериям нормального распределения (Shapiro-Wilk's test, $P < 0.05$). Для того, чтобы выровнять скошенное вправо распределение, мы трансформировали данные с помощью извлечения квадратного корня. Когда размер выборки был слишком мал для параметрических тестов, мы использовали их непараметрические аналоги. Для оценки изменений в составе местообитаний, а также в обилии и соотношении нор грызунов разных видов между пустынным и степным периодами динамики ландшафта, мы сравнивали частотное распределение стометровок с различными типами местообитаний и занятые разными видами грызунов с помощью критерия согласия Пирсона. Для оценки различий в размерах поселений и дистанциях между ними мы использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA).

3.4.2.4 Динамика независимых переменных (факторов)

Для оценки изменений климата в качестве первичных данных мы использовали количество месячных осадков с 1980 года по данным ближайшей к району исследования метеостанции Комсомольский (55 км). Осадки – наиболее важный климатический фактор для аридных зон. Для построения временного ряда рассчитывали *годовое количество осадков*.

Изменения *пастбищной нагрузки* оценивали по динамике поголовья скота как суммарного количества крупного рогатого скота, овец и коз в республике Калмыкия по данным Федеральной службы государственной статистики (www.gks.ru). Ежегодные опросы в хозяйствах и местной администрации в районе работ хорошо соответствовали общим для региона трендам изменения поголовья скота.

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ПАСТБИЩНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЮГА КАЛМЫКИИ¹

В связи с экстремальной эксплуатационной пастбищной нагрузкой к концу 1980-х годов на юге Калмыкии образовалась единственная в Европе антропогенная пустыня (Saiko, Zonn, 1997). По прогнозам экологов, уже к 2000 году на пастбищах Калмыкии ожидалось преобладание разбитых, незакрепленных песков (Виноградов и др., 1995). Однако резкое снижение поголовья скота (рисунок 6), вызванное социально-экономическими реформами при переходе к рыночной экономике в начале 1990-х годов, совпавшее по времени с климатическим циклом увлажнения, запустило процесс восстановления растительного покрова и зарастание песков, прежде всего за счет распространения дерновинных злаков, не характерных для первичных полупустынных сообществ. В итоге на опустыненных участках восстановилась не первоначальная растительность полупустыни, а возникла вторичная антропогенная степь (Неронов, 1998).

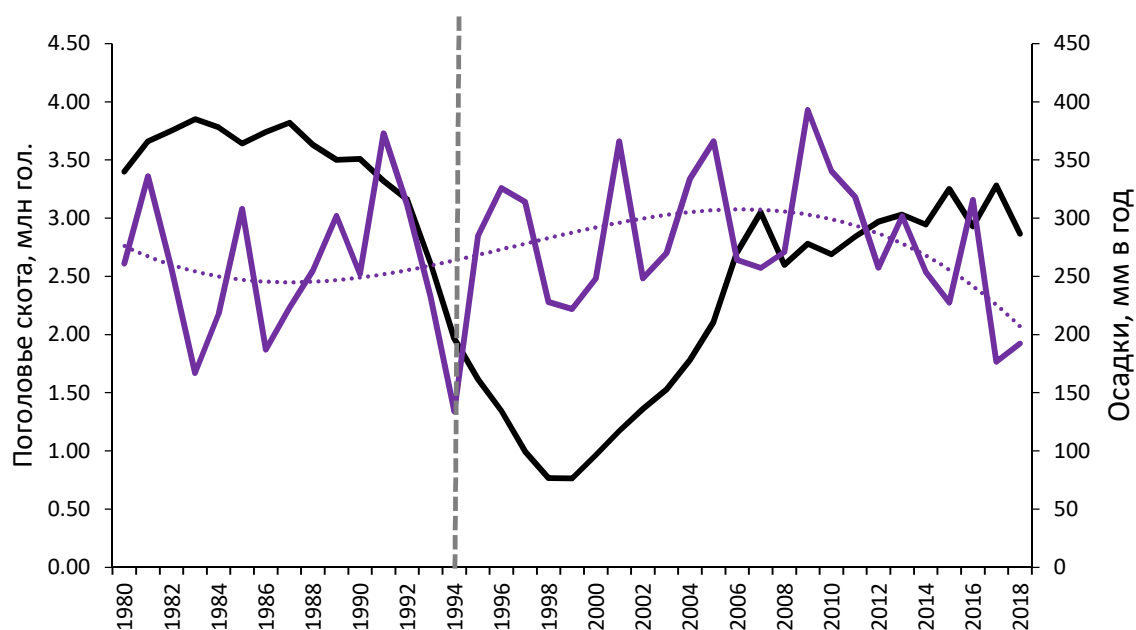


Рисунок 6 – Динамика поголовья скота (крупного рогатого скота, овец и коз в Республике Калмыкия, черным цветом) и годовых осадков (метеостанция Комсомольский, 55 км от стационара, фиолетовым цветом). Вертикальная пунктирная линия показывает начало наших непрерывных наблюдений.

¹Tchabovsky A., Savinetskaya L., Surkova E. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) // *Integrative Zoology*. – 2019. – № 14. – P. 366-375.

Подобные изменения характерны не только для локальных пастбищ Калмыкии: снижение интенсивности пастбищной нагрузки и земледелия в постсоветское время отмечено во многих южных регионах России и республиках бывшего СССР (Holzel et al., 2002). Например, в Казахстане после распада СССР большинство полей были заброшены, а пастбищная нагрузка, в том числе и диких копытных, упала до минимума (Robinson, Milner-Gulland, 2003). В тех местах, где пастбищная нагрузка отсутствовала, нарушенные участки до сих пор не восстановили свое первоначальное состояние, и растительный покров характеризуется меньшим видовым разнообразием с доминированием ковыля (*Stipa lessingiana*) и колосняка (*Leymus ramosus*) по сравнению с участками, на которых сохранялся умеренный выпас (Brinkert et al., 2016). Заращение заброшенных пастбищ и распространение дерновинных злаков в Казахстане спровоцировало возникновение регулярных и обширных пожаров, экологические последствия которых могут распространяться на огромные территории земного шара, вплоть до Арктики (Dara et al., 2019).

В развитии демутационных процессов на юге Калмыкии ключевую роль сыграла инвазия такого вида, как ковыль-волосатик (*Stipa capillata*). Его быстро разрастающаяся дернина способствует скреплению субстрата, вегетативные побеги и ветошь снижают интенсивность переноса песка, вследствие чего формируются сомкнутые травостои с высоким проективным покрытием (Мяло, Левит, 1996; Неронов, 1998). Увлажнение климата в начальный период восстановления растительности могло оказать дополнительное влияние на распространение высокотравья (Виноградов, 1993; Неронов, 1998; рисунок 6). Дигрессионно-демутационные процессы обуславливали высокую гетерогенность местообитаний пастбищ юга Калмыкии на ранних этапах восстановления растительности, они протекали с разной скоростью в неоднородном пространстве условий (Неронов, 2006). Благодаря этому в 1990-е годы разнообразие биотопических условий среды обитания грызунов здесь увеличилось (Неронов и др., 1997).

Однако постепенно гетерогенность растительного покрова снижалась за счет повсеместного распространения однородных массивов дерновинных злаков (Неронов, 2006; Кузнецов и др., 2011). Трансформация ландшафта на территории Черных земель вызвала проявление новых, нехарактерных для данной местности антропогенных факторов – пожаров и косьбы (Dubinin et al., 2011; Касаткин, Неронов, 2005; Кузнецов и др., 2011). Хотя пожары были более распространены в злаковых сообществах, чем в полынных (Шилова и др., 2007), процесс восстановления полынных сообществ происходил намного медленнее, что связано с поверхностным расположением их почек возобновления, тогда как дерновинные злаки могут легко и быстро отрастать после пожаров. Таким образом, пожары могли сыграть дополнительную роль в распространении дерновинного высокотравья и гомогенизации

растительного покрова на пастбищах юга Калмыкии (Кузнецов и др., 2011). Пожары, ставшие регулярными на юге Калмыкии в конце 1990-х, - начале 2000-х годов, не оказывали значимого воздействия на популяции грызунов, хотя было показано, что интенсивность размножения общественной полевки и плодовитость песчанок может кратковременно снижаться на пожарищах (Шилова и др., 2007). Распространение практики сенокошения в 2000-е гг. привело к снижению частоты пожаров и практически вытеснило этот фактор (Кузнецов и др., 2011). Значительный рост пастбищной нагрузки в последнее 15 лет и засушливость последних лет (рисунок 6) вызвали локальные процессы деградации пастбищ, последствия которых в виде появления и распространения опустыненных участков, увеличения гетерогенности растительного покрова становятся все более заметны в последние годы, однако в целом облик ландшафта до сих пор остается степным (рисунок 7).

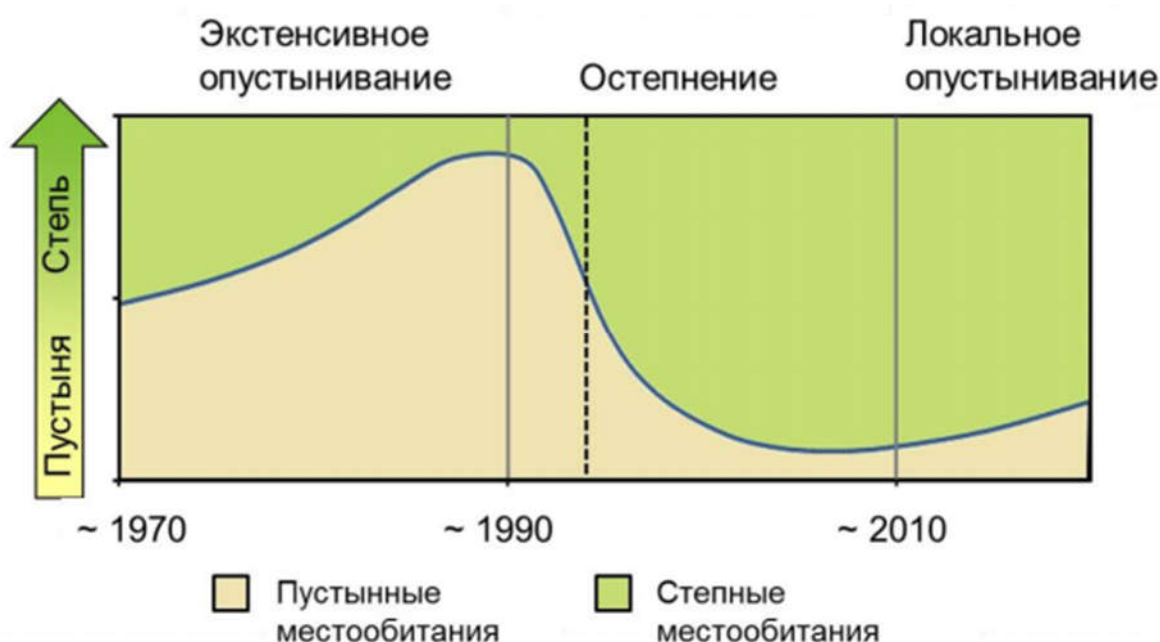


Рисунок 7 – Схема трансформации ландшафта на юге Калмыкии в результате изменений пастбищной нагрузки. Пунктирная линия обозначает начало ежегодных учетов численности грызунов. Составлена по литературным данным (Виноградов, 1995; Неронов и др., 1997; Сайко, Зонн, 1997; Шилова и др., 2000; Hölzel et al., 2002; Dubinin et al., 2011; Smelansky, Tishkov, 2012; Tchabovsky et al., 2016).

Изменение видового состава и структуры растительного покрова Черных земель на начальных этапах оспепнения повлекло за собой рост обилия и видового разнообразия грызунов открытых пастбищ (Шилова и др., 2000). В результате распространения степной растительности сформировалась мозаика пустынных и степных местообитаний, и ландшафт стал более

разнообразным (Неронов и др., 1997), что способствовало проникновению степных и мезофильных видов грызунов в до того более однородный полупустынный ландшафт (Шилова, др., 2000; Rogovin, 2007). Краткосрочные реакции грызунов на этом, начальном периоде восстановления растительности изучены достаточно подробно. Фоновые виды пастбищ юга Калмыкии – малый суслик, полуденная и тамарисковая песчанка, общественная полевка – по-разному отреагировали на развитие демулационных процессов. Становление высокотравной степи предсказуемо вызвало резкое сокращение численности малого суслика – ключевого вида пастбищ юга Калмыкии (Шилова и др., 2000; 2009). Вместе с тем подобные ожидания относительно псаммофильной полуденной песчанки – вида, не характерного для степных экосистем, не оправдались (Шилова и др., 2000; Кузнецов и др., 2011,) и ее численность еще более 10 лет оставалась на высоком уровне, несмотря на зарастание песков и распространение мало пригодных для нее высокотравных растительных сообществ

Распространение сочного разнотравья на начальных этапах степной сукцессии способствовало распространению и росту численности зеленоядной тамарисковой песчанки. Тамарисковая песчанка вышла за пределы своих обычных интразональных местообитаний, связанных с ирригационными системами, на пастбища, где стала даже преобладать над полуденной песчанкой. Экспансия степной растительности вызвала распространение и рост численности при ее значительных колебаниях зеленоядный общественной полевки – мезофильного вида, который был здесь редок в период опустынивания.

Таким образом, краткосрочное влияние на грызунов остепнения ландшафта в результате снижения пастбищной нагрузки в сочетании с увлажнением климата юга Калмыкии описано достаточно подробно. Однако, до сих пор открытым остается вопрос о характере долговременной реакции сообщества грызунов на трансформацию ландшафта – наиболее интересную и важную тему для понимания природы экологической упругости и устойчивости биологических систем в изменяющемся мире. В частности, возникают вопросы о скорости, силе, характере ответа и его видовой специфике, о наличии пороговых и отложенных по времени реакций грызунов на постепенное изменение ландшафта и их выраженности, о механизмах поддержания и смены устойчивых состояний, изменчивости популяционных параметров, непосредственных причинах динамики и ее последствиях для экосистемы в целом. Начавшийся в последние годы новый процесс опустынивания открывает возможность исследовать и сопоставить скорость и силу реакции грызунов на прямое и обратное действие фактора (ослабление – усиление пастбищной нагрузки) – фундаментальную задачу науки об экологической упругости и неравновесной динамике биологических систем надорганизменного уровня. Накопленный ряд данных позволяет провести полноценный анализ и максимально полно ответить на поставленные вопросы.

ГЛАВА 5. ОЦЕНКА РЕАКЦИИ ГРЫЗУНОВ НА ОСТЕПНЕНИЕ НА УРОВНЕ СООБЩЕСТВА

5.1 Сравнительный анализ распределения нор грызунов в период опустынивания (1980) и «степной» период (2017)²

Норы – типичный элемент ландшафта пастбищ. Грызуны, выполняя роль экосистемных инженеров, трансформируют среду за счет роющей деятельности, обеспечивая дополнительные возможности для жизни других животных и оказывая влияние на почвы, биохимические циклы, микрорельеф, структуру и состав растительных сообществ (Абатуров, 1984; Brown, Heske, 1990; Kerley, 1991; 1992; Weltzin et al., 1997; Curtin et al., 1999; Dickman, 1999; Davidson et al., 2010). Сеть нор играет не только важную роль в функционировании экосистемы, но и является важным компонентом биологического сигнального поля, необходимого для жизнедеятельности и коммуникации сообщества животных (Наумов, 1977). Обилие и распределение нор может использоваться как индикатор численности и пространственной структуры популяций грызунов (Addink et al., 2010). Для того, чтобы понять, как изменилось сообщество грызунов в ответ на трансформацию ландшафта и оценить последствия этих изменений для функционирования экосистемы, мы сравнили обилие и распределение их нор и основных типов местообитаний в «пустынный» (1980) и «степной» (2017) периоды динамики ландшафта. Мы предполагали, что появление высокотравья негативно скажется на обилии и распространении малого суслика, уязвимого для хищников в условиях ограниченной видимости и, поэтому, избегающего высокой растительности (Бируля, 1941). Также мы ожидали снижение обилия полуденной песчанки из-за сокращения пригодных пустынных местообитаний, поскольку она предпочитает открытые участки на песках различной степени закрепленности. В то же время распространение степных местообитаний должно было способствовать распространению зеленой общественной полевки.

Сравнительный анализ основных типов местообитаний показал, что их распределение существенно различается между периодами ($\chi^2 = 252.1$, $df = 4$, $P < 0.00001$, рисунок 8). В период опустынивания преобладали полынно-злаковые местообитания. В «степной» период этот тип местообитаний сократился практически вдвое за счет распространения закрепленных песков, появления и экспансии высокотравных сообществ с доминированием ковылей. Незакрепленные пески встречались только в период опустынивания.

²Surkova E., Popov S., Tchabovsky A. Rodent burrow network dynamics under human-induced landscape transformation from desert to steppe in Kalmykian rangelands //Integrative Zoology. – 2019 – №14. – P. 410-420.

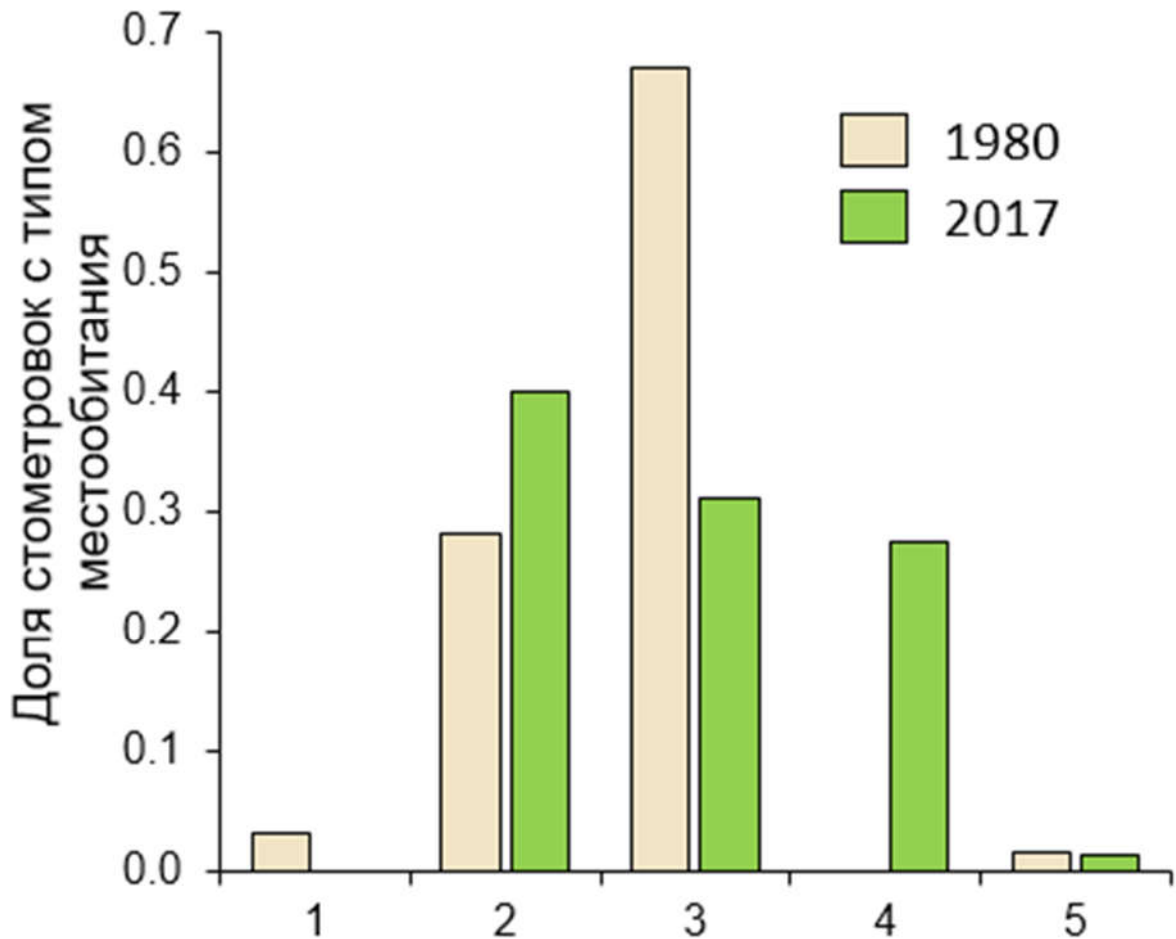


Рисунок 8 – Распределение типов местообитаний в 1980 (пустынный период) и 2017 (степной период) году на юге Калмыкии по результатам учетов на радиальных трансектах:

1 – незакрепленные пески с эфемерами и рудеральной растительностью, 2 – злаковые сообщества, 3 – полынно-злаковые сообщества, 4 – ковыльная степь, 5 – такыры. $N = 551$.

Различия между периодами по каждому типу местообитания высоко значимы ($\chi^2 = 17.08 - 174.98$, $df = 1$, $P < 0.00001$), кроме такыров ($\chi^2 = 0.06$, $df = 1$, $P = 0.8$).

Структура и состав сообщества грызунов принципиально изменились между периодами ($\chi^2 = 678.8$, $df = 3$, $P < 0.0001$, рисунок 9). Наиболее распространенными видами в период опустынивания были *M. meridianus* и *S. pygmaeus*, чьи норы регистрировались в половине учтенных стометровок. В 2017 году доля стометровок, на которых встречались норы полуденной песчанки, сократилась вдвое (27% в 2017 году по сравнению с 54% в 1980 году), тогда как норы малого суслика практически исчезли (доля занятых стометровок снизилась на 90%). Норы общественной полевки не встречались в учетах 1980 года, тогда как в 2017 году этот вид стал наиболее многочисленным и доминирующим в сообществе. Норы тамарисковой песчанки встречались редко в оба периода, хотя и были значимо обильнее в период опустынивания. В целом, норы грызунов были отмечены на подавляющем большинстве учтенных стометровок и в

1980, и в 2017 году; обилие нор в степной период немного (хоть и значимо – рисунок 9) увеличилось (примерно на 10%), очевидно за счет массового распространения общественной полевки.

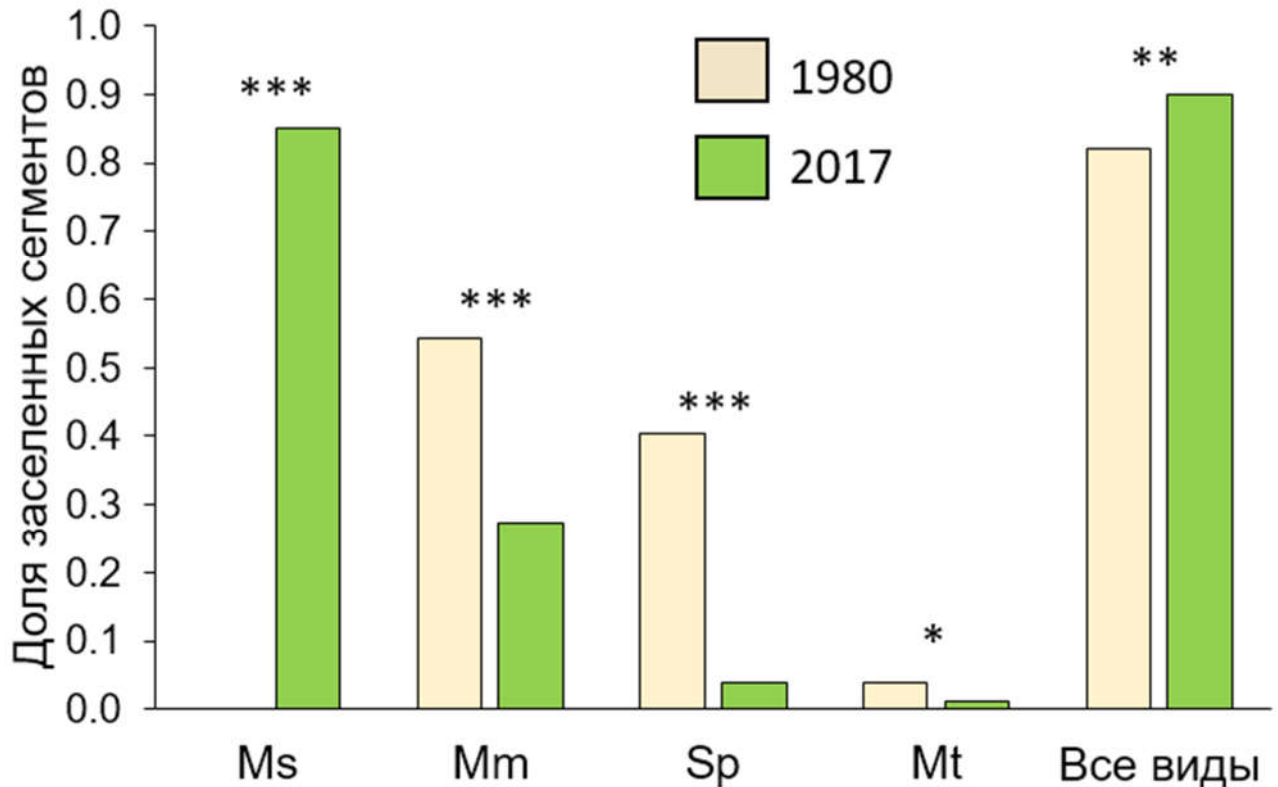


Рисунок 9 – Доля 100 м отрезков учетного маршрута с норами грызунов от общего количества учтенных стометровок в пустынный (1980) и степной (2017) периоды динамики ландшафта пастбищ юга Калмыкии по результатам учетов на радиальных трансектах. Ms – общественная полевка, Mm – полуденная песчанка, Sp – малый суслик, Mt – тамарисковая песчанка. Значимые различия отмечены для всех видов ($\chi^2 = 8.5 - 816.5$, $df = 1$, $P < 0.01$). Уровень значимости отмечен на рисунке *** $P < 0.0001$, ** $P < 0.001$ и * $P < 0.01$.

Размер поселений малого суслика и полуденной песчанки, был значительно меньше в 2017 году по сравнению с 1980 годом, а дистанция между ними увеличилась, причем у суслика более, чем в 2 раза (рисунок 10, таблица 1). Размеры и степень изолированности поселений тамарисковой песчанки остались прежними. Участки с норами всех грызунов (без учета их видовой принадлежности), почти вдвое увеличились в размере в «степной» период, тогда как дистанции между ними не изменились, что, очевидно, связано с распространением общественной полевки – в 2017 г. размер ее поселений был наибольшим, а степень их изолированности наименьшей среди всех грызунов.

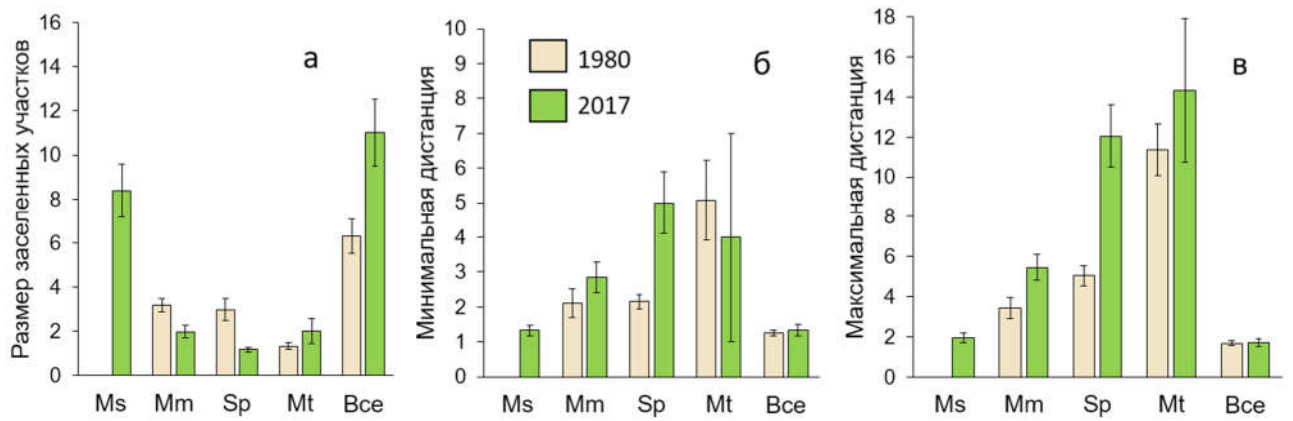


Рисунок 10 – Размер поселений грызунов(а), минимальная (б) и максимальная (в) дистанция между ними $\pm SE$ в период опустынивания (1980) и в степной период (2017) по результатам учетов на радиальных трансектах. Единицы измерения – количество стометровых отрезков учетного маршрута. Ms – общественная полевка, Mm – полуденная песчанка, Sp – малый суслик, Mt – тамарисковая песчанка, Все – все виды.

Таблица 1 – Характеристики размеров поселений и дистанций между ними (количество стометровых отрезков маршрута) для разных видов грызунов в период опустынивания (1980) и остепнения (2017) по результатам учетов на радиальных трансектах

Параметр	Год	Среднее (n)	CI 95%	ANOVA		Размер эффекта, partial η^2
<i>Spermophilus pygmaeus</i>						
Размер поселения	1980	3.0 (75)	3.79-5.24	$F_{1,92}=5.5$	$P=0.02$	0.06
	2017	1.2 (19)	0.37-0.74			
Минимальная дистанция между поселениями	1980	2.2 (75)	1.55-2.14	$F_{1,92}=19.02$	$P=0.00003$	0.17
	2017	5.0 (19)	2.98-5.83			
Максимальная дистанция между поселениями	1980	5.0 (75)	3.63-5.02	$F_{1,92}=29.52$	$P<0.00001$	0.24
	2017	12.1 (19)	5.07-9.91			
<i>Meriones meridianus</i>						
Размер поселения	1980	3.2 (94)	2.57-3.44	$F_{1,168}=10.99$	$P=0.001$	0.06
	2017	2.0 (76)	2.20-3.04			
Минимальная дистанция между поселениями	1980	2.1 (94)	3.52-4.70	$F_{1,168}=4.86$	$P=0.029$	0.03
	2017	2.8 (76)	3.35-4.62			
Максимальная дистанция между поселениям	1980	3.4 (94)	4.42-5.91	$F_{1,168}=9.97$	$P=0.002$	0.06
	2017	5.5 (76)	4.85-6.70			

Параметр	Год	Среднее (<i>n</i>)	<i>CI</i> 95%	ANOVA		Размер эффекта, partial η^2
<i>M. tamariscinus</i> [†]						
Размер поселения	1980	1.3 (16)	0.44-0.93	<i>U</i> = 13	<i>P</i> = 0.22	
	2017	2.0 (3)	0.52-6.28			
Минимальная дистанция между поселениями	1980	5.06 (16)	3.38-7.09	<i>U</i> = 16.5	<i>P</i> = 0.4	
	2017	4.0 (3)	2.71-32.66			
Максимальная дистанция между поселениями	1980	11.38 (16)	3.83-8.03	<i>U</i> = 14.5	<i>P</i> = 0.29	
	2017	14.3 (3)	3.31-39.91			
Все грызуны						
Размер поселения	1980	6.3 (72)	5.68-7.90	<i>F</i> _{1,115} = 8.17	<i>P</i> = 0.005	0.07
	2017	11.0 (45)	8.28-12.63			
Минимальная дистанция между поселениями	1980	1.3 (72)	0.61-0.85	<i>F</i> _{1,115} =0.28	<i>P</i> =0.6	0.002
	2017	1.3 (45)	0.88-1.35			
Максимальная дистанция между поселениями	1980	1.7 (72)	0.80-1.11	<i>F</i> _{1,115} =0.73	<i>P</i> =0.4	0.006
	2017	1.7 (45)	1.14-1.74			

Примечание – Размер поселений и дистанции между ними измерены в количестве стометровок с норами и без нор, соответственно.

Таким образом, мы обнаружили изменения в структуре растительности, а именно сокращение пустынных местообитаний за счет распространения дерновинных злаков, и сопутствующие им перестройки в сообществе грызунов, соответствующие нашим предположениям. В «пустынный» период сообщество было более разнообразным, с доминированием малого суслика и полуденной песчанки. В «степной» период сообщество грызунов обеднело и было представлено в основном общественной полевкой.

Малый суслик и полуденная песчанка, чье обилие и распространение существенно сократилось на исследуемой территории, занимают обширные ареалы в Средней Азии. Маловероятно, что региональные изменения природопользования могут быть угрозой для существования этих видов в глобальном масштабе. Однако, существенная перестройка сообщества грызунов может иметь серьезные последствия для локальной пастбищной экосистемы.

Реакция видов на остепнение различается и соответствует их экологической специализации. Норы тамарисковой песчанки были редки в учетах и «пустынного», и «степного» периода. Это мезофильная зеленоядная песчанка, экологический специалист, который

предпочитает закрытые местообитания с наличием сочного разнотравья, и избегает как открытых пустынных местообитаний, так и высокотравья (Неронов и др., 1997; Popov, Tchabovsky, 1998; Rogovin, 2007). Заращение песков на начальных стадиях восстановления растительности в начале 1990-х годов способствовало быстрому распространению и росту численности тамарисковой песчанки на пастбищах (Шилова и др., 2000). Наши учеты показали, что, как и в пустынный период, в настоящее время этот вид практически не встречается на пастбищах. Вероятно, поздние стадии восстановительной сукцессии растительности с доминированием высокотравья в конце 1990 – начале 2000-х годов, вызвали сокращение благоприятных для тамарисковой песчанки местообитаний с разнотравьем, что и вызвало возврат популяции в исходное состояние низкой численности, характерное для пустынного периода.

Обилие псаммофильной полуденной песчанки, одного из доминирующих видов в период опустынивания, сократилось с потерей пустынных местообитаний. Как мы и ожидали, ее поселения стали более фрагментированными, и, следовательно, менее связанными, о чем говорит уменьшение размера заселенных участков и рост дистанции между ними. Спад локальной популяции полуденной песчанки мог произойти из-за ее расположения на северо-западной границе ареала, где последствия остепнения проявились наиболее значительно по сравнению с более южными и восточными частями ареала. Полуденная песчанка – зерноядный вид. Как известно, потребление семян грызунами влияет на растительность, семеноядных муравьев и птиц (Abramsky, 1983; Brown, Heske, 1990; Kerley, 1992). Экспериментальное изъятие грызунов в пустынных местообитаниях приводило к росту высоты и проективного покрытия за счет увеличения сохранности семян и их всходов, росту фитомассы и изменению структуры местообитаний (Brown, Heske, 1990; Heske, 1993). Восстановление деградированных пустынных местообитаний Калмыкии было главной причиной популяционного спада полуденной песчанки в 2000-х годах (см. Главу 5). Низкая численность полуденной песчанки, основного потребителя семян среди грызунов юга Калмыкии, могла в свою очередь способствовать накоплению семян в почве и способствовать дальнейшему распространению дерновинных злаков и росту фитомассы. Подобная положительная обратная связь усиливает негативный эффект на популяцию полуденной песчанки, в то же время способствуя распространению степной зеленоядной общественной полевки.

Как мы и предполагали, распространение высокотравья вызвало сокращение обилия малого суслика – ключевого вида пастбищ юга Калмыкии (Шилова и др., 2011). Расширение его ареала на север в XX веке определялось распространением пастбищного животноводства (Формозов, 1959). Малый суслик избегает местообитаний с высокой травой. Это дневной вид, для которого зрение играет важную роль в коммуникации и защите от хищников. Таким образом, существование в высокой траве делает его чрезвычайно уязвимым (Бируля, 1941). Не

удивительно, что малый суслик практически полностью исчез при развитии процессов остепнения, и встречается сейчас только спорадически. Депрессия численности малого суслика отнюдь не локальный процесс – снижение его численности в последние 30 лет отмечено также в западном Казахстане и восточной Украине, что вероятнее всего связано с восстановлением деградированных пастбищ в начале 1990-х годов (Шилова, 2011).

Норы малого суслика – типичный элемент ландшафта в пределах ареала этого вида. Его норы и сусликовины сохраняются несколько сотен лет, и обеспечивают местообитаниями огромное количество видов животных и растений, а также служат убежищем для других грызунов, особенно в период расселения (Окулова, 2003). Как экосистемный инженер (Jones et al., 1994), малый суслик оказывает сильное влияние на процессы почвообразования и формирование растительного сообщества, поэтому его исчезновение может иметь серьезные последствия для функционирования пастбищной экосистемы, включая сокращение распространения семян, изменения круговорота веществ и сообщества организмов (Brown, Heske, 1990; Heske et al., 1993; Dickman, 1999; Ernest, Brown, 2001; Yoshihara et al., 2009).

Кроме функции экосистемного инженера малый суслик играет важную роль в пищевой сети пастбищ. В 1980-х годах большую часть диеты (97.4%) степного орла (*Aquila nipalensis*) в Калмыкии составлял именно малый суслик (Савинецкий, Шилова, 1986). После падения численности этого грызуна численность хищника также резко сократилась (Шилова, Савинецкий, 1996; Белик 2007). В период опустынивания малый суслик наряду с полуденной песчанкой выступали в роли основного хозяина чумы на пастбищах Калмыкии. С середины 1990-х годов из-за сокращения численности хозяев, эпизоотии чумы стали редкими и спорадическими (Попов и др., 2018). Очевидно, что исчезновение важного ключевого вида и сети его нор может иметь долгосрочные последствия как для связанности популяций грызунов других видов (в частности, затрудняя их расселение), так и для устойчивости и функционирования локальной экосистемы в целом.

Функциональная роль ключевого вида при его исчезновении может компенсироваться распространением и ростом численности других видов (Ernest, Brown, 2001). Частично экосистемную функцию малого суслика могла взять на себя общественная полевка – такой же степной, как и малый суслик, вид, но демонстрирующий противоположный тренд при остепнении калмыцких пастбищ – ее численность, в отличие от суслика, была очень низкой в период опустынивания, тогда как становление степной растительности способствовало ее распространению и росту численности (Шилова и др., 2000). Мы получили сходные результаты: норы полевки не встречались в наших учетах 1980 года, а в 2017 году они были распространены повсеместно, хотя сама численность популяции была невысока. Такая противоположная реакция двух степных зеленоядных видов на остепнение пустынных местообитаний понятна: малый

суслик чувствителен к высоте растительности, тогда как общественная полевка нет. В результате, ее колонии в «степной» период имели большой размер и высокую связанность между собой, обеспечивая связанность норовой сети грызунов в целом. В этом смысле полевка взяла на себя ключевую роль малого суслика, но лишь частично, поскольку ее норы более эфемерны и недолговечны. Также полевка не может занять место малого суслика в пищевой цепи. В отличие от суслика она не является основной добычей степного орла. Наконец, общественная полевка не может заменить малого суслика и полуденную песчанку в качестве основного хозяина чумы, поскольку играет лишь второстепенную роль в циркуляции чумного микроба (Матросов и др., 2003). В этом отношении произошедшие изменения в составе сообщества грызунов в результате остепнения полупустынных пастбищ Черных земель позитивны для человека, поскольку снижают эпизоотическую напряженность природных очагов чумы.

Для того, чтобы оценить состояние сообщества грызунов на более обширной территории, в 2018 г мы провели учеты их нор на сети трансектов, расположенных на расстоянии от 10 до 150 км вглубь ареала видов от основной зоны ежегодных многолетних учетов. Оказалось, что сокращение обилия и видового богатства грызунов не ограничено локальными масштабами. Ближайшая точка, в которой были найдены норы полуденной песчанки, находится в 50 км от места наших ежегодных учетов, несмотря на наличие на этом пространстве подходящих, но вакантных местообитаний (рисунок 11). На расстоянии более 50 км по направлению от западной границы ареала обилие полуденной песчанки резко, скачкообразно возрастает, как и обилие суслика и общественной полевки.

В целом, различия в реакции видов на распространение степной растительности имеют важное значение для поддержания функционирования локальной экосистемы. Как показали наши результаты, общее обилие нор грызунов осталось высоким и изменилось лишь незначительно, несмотря на радикальную трансформацию ландшафта. Очевидно, главной причиной обнаруженной устойчивости норовой сети грызунов является разнообразие реакций видов, когда потеря одного вида может компенсироваться ростом численности и распространения другого вида в ответ на одни и те же изменения среды. Это согласуется с представлениями о том, что не столько разнообразие видов, само по себе, сколько разнообразие их реакций на изменения среды (*response diversity*) обеспечивает упругость экосистемы в изменчивой среде (Emqvist et al., 2003; Mori et al., 2013).

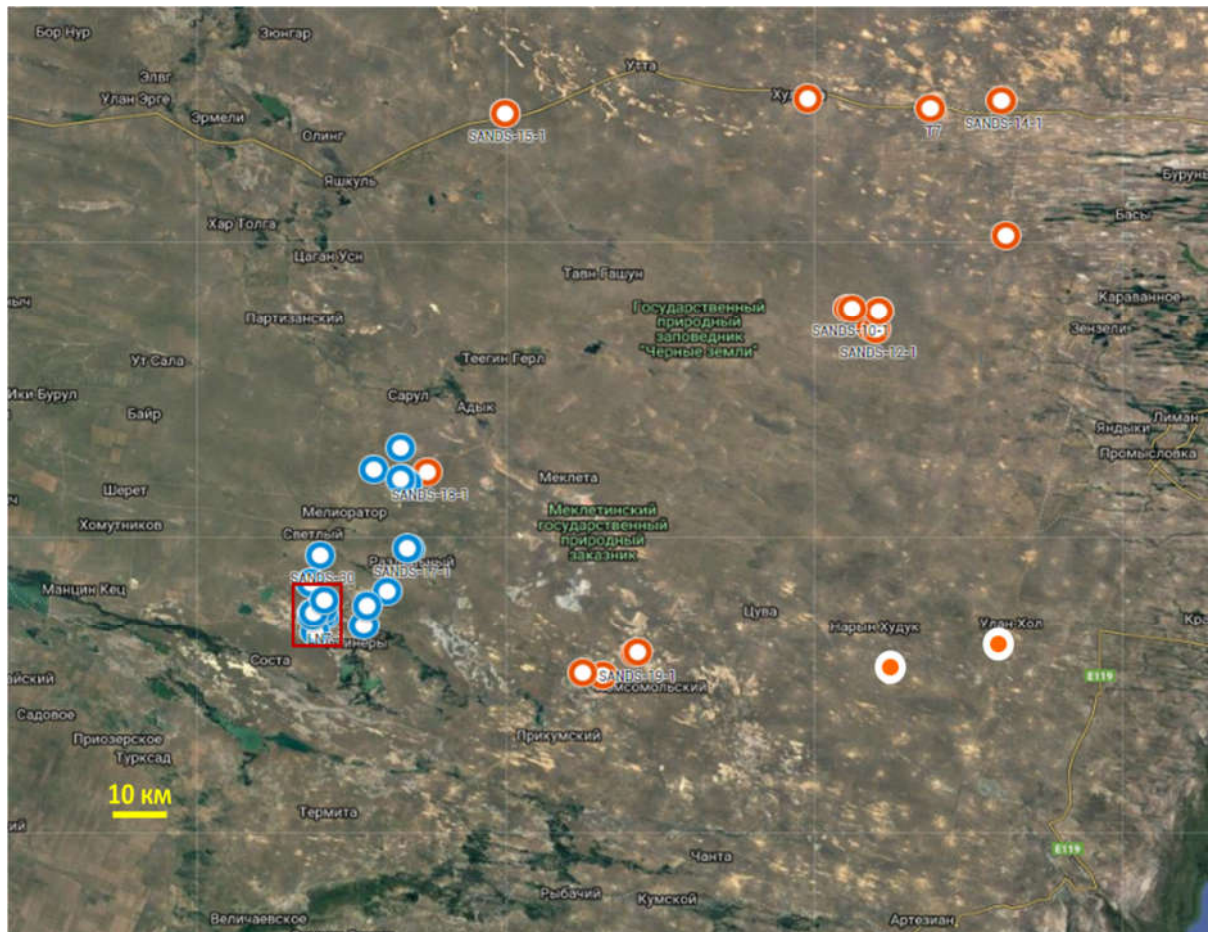


Рисунок 11 – Распределение заселенных и не заселенных местообитаний полуденной песчанки по результатам учетов нор в региональном масштабе. Голубые кружки – подходящие, но вакантные местообитания, оранжевые кружки – заселенные местообитания. Красным прямоугольником выделена основная зона ежегодного многолетнего мониторинга.

Заключение

Сравнение распределения типов местообитаний и нор грызунов в период опустынивания и остепнения показало существенное сокращение, фрагментацию и потерю связанности пустынных местообитаний в результате экспансии высокотравных растительных сообществ. Изменения состава и структуры местообитаний вызвали, в свою очередь, изменения в численности и распространении фоновых видов грызунов, обеднение их сообщества и потерю ключевых видов и, соответственно, их средообразующих функций, а также нарушение трофических связей и перестройку структуры природного очага чумы. Однако, разнообразие реакций видов на изменение ландшафта позволило частично компенсировать потерю ключевых видов и обеспечить в целом высокую численность и связанность сообщества грызунов – важного компонента устойчивости пастбищных экосистем.

5.2 Динамика численности и разнообразия сообщества грызунов³

Сравнение двух временных срезов норовой сети грызунов, показывающее значительное обеднение сообщества в степной период, согласуется с оценками присутствия видов в составе сообщества по результатам учетов численности грызунов и их нор на временной шкале (таблица 2).

Таблица 2 – Присутствие видов грызунов в сообществе в разные годы по данным учетов численности грызунов и их нор в пределах стационарных трансектов.

Вид	Годы, периоды						
	1982	1994- 1997	1998- 2002	2003- 2007	2008- 2012	2013- 2017	2018- 2019
<i>Meriones meridianus</i>	+	+	+	+	+	+	
<i>Microtus socialis</i>	+	+	+	+	+	+	
<i>Meriones tamariscinus</i>	+	+	+	+			
<i>Cricetulus migratorius</i>		+	+	+			
<i>Mus musculus</i>	+	+	+		+		
<i>Crocidura suaveolens</i>	+	+	+	+		+	
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i>		+					
<i>Spermophilus pygmaeus</i>	+	+	+				+
<i>Ellobius talpinus</i>	+	+	+	+	+	+	+
Всего зарегистрированных в учетах видов	7	9	8	6	4	4	2

Примечание – *Crocidura suaveolens* не относится к грызунам, но включена в список как характерный представитель мелких млекопитающих Калмыкии.

Наибольшее видовое богатство и обилие грызунов (рисунок 12) приходилось на начальные этапы восстановления растительности за счет распространения зеленоядных и степных видов, таких как общественная полевка и тамарисковая песчанка, появления редкой здесь восточноевропейской полевки. В дальнейшем, выпадение из состава сообщества редких видов (серый хомячок, домовая мышь, восточноевропейская полевка) и сокращение численности тамарисковой песчанки, малого суслика, а затем и полуденной песчанки привело к резкому обеднению состава сообщества грызунов и их обилия начиная с середины 2000-х, а в последние

³ 1. Чабовский, А.В., Савинецкая, Л.Е., Овчинникова, Н.Л., Суркова, Е.Н. Многолетняя динамика сообщества грызунов при изменении пастбищных нагрузок в Калмыкии // Степи Северной Евразии. Материалы Международного симпозиума. Оренбург, май 2015 г. – 2015. – С. 903-906.

годы – практически к полному коллапсу. Вместе с тем, вновь начавшиеся процессы локальной деградации пастбищ за счет роста поголовья скота, достигшего в последние годы докризисного уровня возобновило распространение малого суслика (таблица 2).

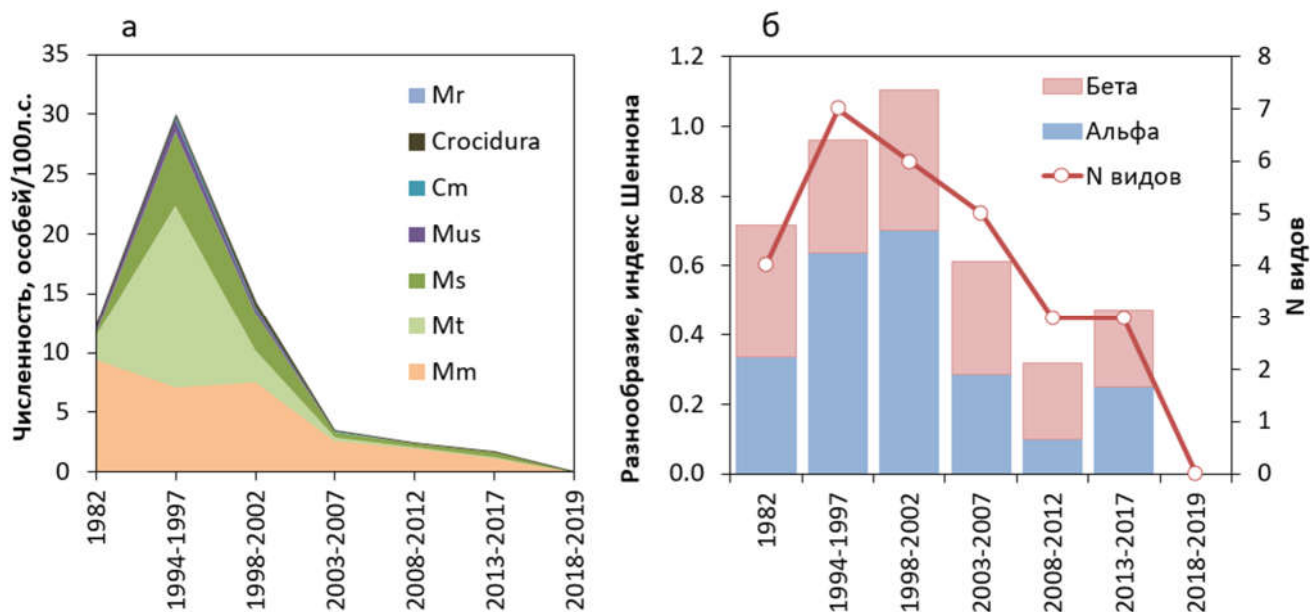


Рисунок 12 – Динамика численности (а) и разнообразия (б) сообщества грызунов по данным отловов ловушками Геро на сети из 8 стационарных учетных трансектов.

Обеднение сообщества, по-видимому, связано с распространением степных высокотравных местообитаний, наиболее бедных и в отношении разнообразия, и обилия грызунов (рисунок 13). Три из 8 ключевых трансектов (рисунок 13, а-в) представляют «степные» местообитания – именно в них отмечено наименьшее видовое богатство, наименьшая численность грызунов и наиболее быстрое и резкое сокращение и того, и другого с течением времени, вплоть до полного «вымирания». На остальных 5 участках (рисунок 13, г-з), представляющих более «пустынные» местообитания, сообщества грызунов были более разнообразны, многочисленны и стабильны во времени, хотя также демонстрировали негативные тренды.

Фазовый график численности и разнообразия сообщества (рисунок 14) отражает скачкообразную смену состояний сообщества в ответ на трансформацию ландшафта: из разнообразного с высокой численностью (1994-2003 гг.) в состояние низкой численности с низким разнообразием (2004-2016 гг.), а затем к коллапсу (после 2016 г.). Оба показателя (гамма-разнообразие и численность) значимо и очень существенно различаются между двумя периодам: численность снизилась более чем в 4 раза, разнообразие – более чем в два (1994-2003 и 2004-2016, 2.71 ± 0.72 и 0.57 ± 1.02 , $F_{1,23} = 28.73$, $P = 0.000019$ и 1.04 ± 0.21 и 0.41 ± 0.34 , $F_{1,23} = 34.69$, $P =$

0.000005, соответственно; полная модель: $Wilk's\ lambda = 0.29$, $F_{2,22} = 26.87$, $P = 0.000001$, η^2 (размер эффекта) = 0.71)). Режим низкой численности и разнообразия, предвещающий коллапс сообщества, отличался значительно большими колебаниями системы вокруг центра аттрактора, по сравнению с режимом высокой численности и разнообразия (коэффициент вариации численности сообщества 26.6 в первый период против 180.9 во второй).

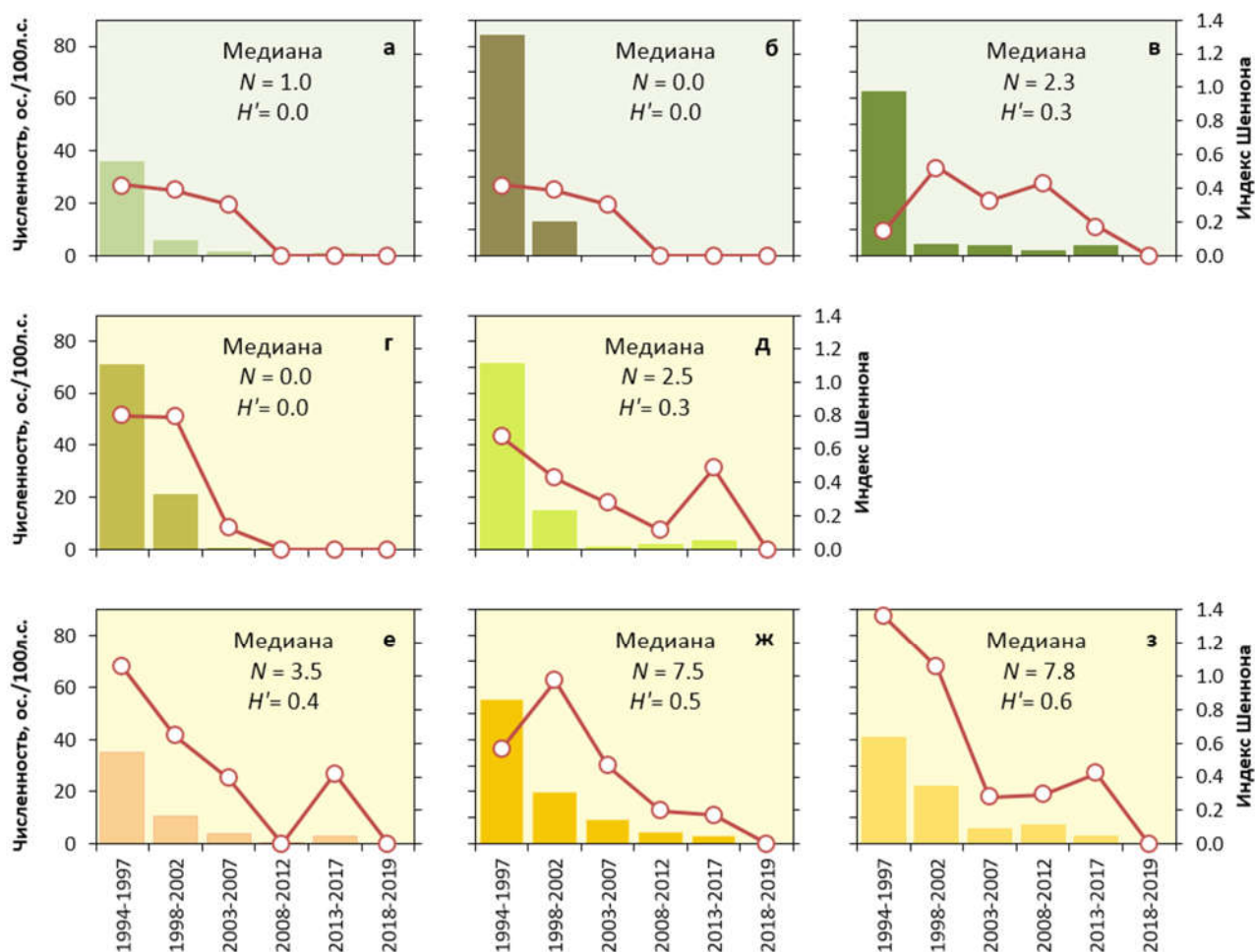


Рисунок 13 – Динамика численности и разнообразия грызунов по результатам отловов ловушками Геро на 8 стационарных учетных трансектах. а-в – «степные», г-з – «пустынные» местообитания. Красная линия показывает изменение альфа-разнообразия, оцененного по индексу Шеннона. Цифрами на графиках показаны средние многолетние (по выделенным периодам) медианные значения численности грызунов (N) и их альфа-разнообразия (H' – индекс Шеннона).

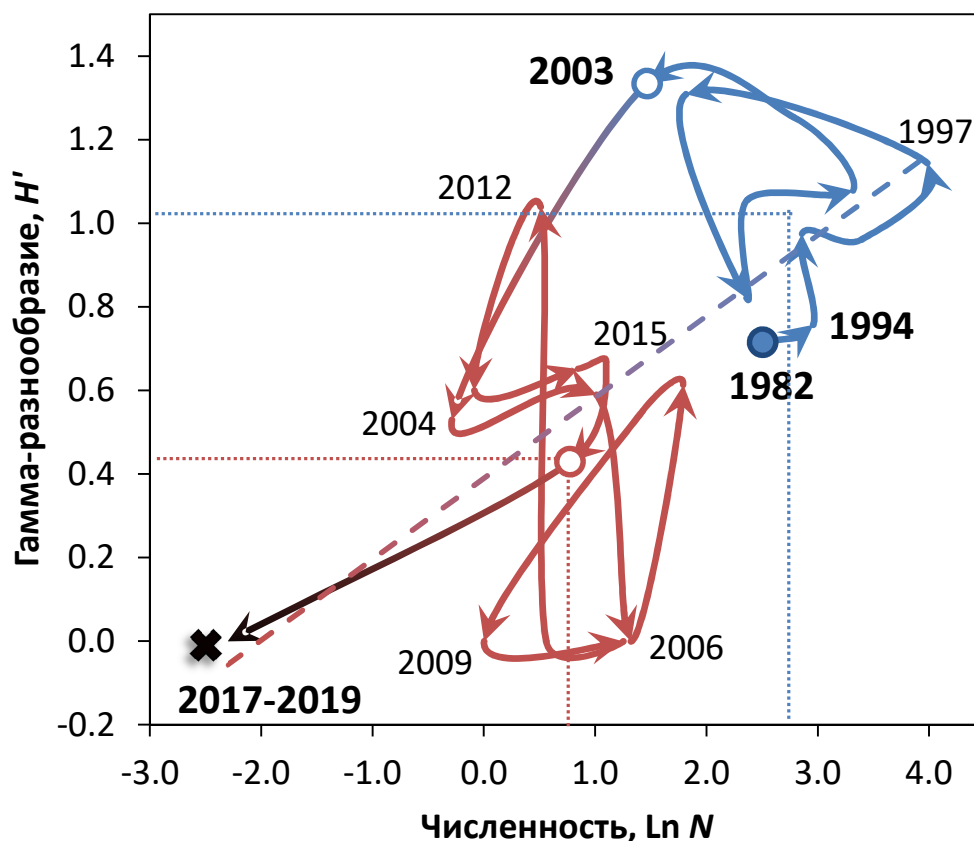


Рисунок 14 – Фазовый график численности сообщества и гамма-разнообразия грызунов по результатам отловов ловушками Геро на сети из 6 стационарных учетных трансектов. Пунктирными линиями отмечены средние многолетние значения обоих показателей для двух периодов (режимов) (их пересечение – центры аттракторов), пустыми кружками – переломные моменты (tipping points) перехода из одного режима в другой в 2003 (синий) и в 2016 (красный).

Заключение

Сообщество грызунов демонстрировало нелинейную пороговую динамику в ответ на остепнение ландшафта. Сначала восстановление растительности на деградированных пастбищах способствовало значительному обогащению сообщества и росту обилия грызунов за счет высокой мозаичности ландшафта и распространения реактивных зеленоядных видов – тамарисковой песчанки и общественной полевки. По мере дальнейшей гомогенизации растительного покрова и распространения степной растительности, в том числе ковыля, падало как видовое разнообразие (особенно за счет исчезновения редких малочисленных видов), так и численность грызунов, при этом спад происходил быстрее в менее благоприятных, «степных», местообитаниях. Переход от состояния разнообразного сообщества с высоким обилием грызунов к обедненному с низкой численностью на фоне постепенного остепнения ландшафта произошел скачкообразно, а последовавшему затем коллапсу сообщества предшествовали высокие

колебания системы. поголовье скота, достигшее около 10 лет назад уровня советских времен, снова запустило процесс опустынивания и деградации пастбищ, однако локальные изменения в ландшафте – появление опустыненных участков – стали заметны лишь в последние 2-3 года. Возможно, снижение плотности и высоты растительного покрова способствовало расселению суслика – он появился в наших учетах после длительного отсутствия, хотя пока и в очень малых количествах. Однако на остальных видах вновь начавшаяся трансформация ландшафта пока никак не отразилась.

ГЛАВА 6. НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ФОНОВЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ В ОТВЕТ НА ИЗМЕНЕНИЕ ПАСТБИЩНОЙ НАГРУЗКИ: ВИДОВАЯ СПЕЦИФИКА⁴

Упругость – фундаментальное свойство экологических систем, определяющее их поведение в изменяющемся мире. Она характеризуется величиной нарушений, которые может поглотить система путем перестройки внутренних процессов без смены режима функционирования (Holling, 1973). Потеря упругости приводит к неустойчивости, возникновению нестационарной динамики, пороговым отложенным эффектам и переходу в другой режим функционирования (Folke et al., 2004; Suding, Hobbs, 2009). Смена режима связана с нарушением действия внутренних отрицательных обратных связей, поддерживающих систему в устойчивом состоянии до определенного порога внешнего воздействия.

Упругость экосистем зависит от функциональной избыточности (числа видов, выполняющих схожие функции) и разнообразия реакций (response diversity - насколько по-разному виды со сходными ролями в экосистеме реагируют на внешние факторы) (Emqvist et al., 2003; Folke et al., 2004; Carpenter, Folke, 2006; Mori et al., 2013; Oliver et al., 2015). Исчезновение видов может не отразиться на устойчивости экосистемы, если их функциональная роль может компенсироваться другими видами, и наоборот (Walker, 1992; Walker, 1995; Fonseca, Ganade, 2001). Ширина экологической ниши определяет силу реакции на трансформацию ландшафта. Так, виды-генералисты более устойчивы к фрагментации и изоляции местообитаний, чем виды-специалисты (Ewers, Didham, 2006; Clavel et al., 2011).

Мы сравнили динамику популяций фоновых видов грызунов юга Калмыкии в ответ на трансформацию ландшафта в результате изменения пастбищной нагрузки для того, чтобы выявить видовую специфику паттернов динамики, а именно различий в скорости и силе реакции, ее характере, устойчивости режимов функционирования и пороговых эффектах. В 1982 году, в период опустынивания, на локальных пастбищах юга Калмыкии доминирующее положение занимала полуденная песчанка, тогда как тамарисковая песчанка и общественная полевка были редки и малочисленны (Шилова и др., 2000; рисунок 15).

⁴¹) Tchabovsky, A.V., Savinetskaya, L.E., Surkova, E.N., Ovchinnikova, N.L., Kshnyasev, I.A. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // *Oecologia*. – 2016. – V. 182. – №. 4. – P. 1075-1082;

2) Суркова, Е.Н., Савинецкая, Л.Е., Овчинникова, Н.Л., Чабовский, А.В. Сравнительный анализ многолетней динамики популяций песчанок при изменении пастбищной нагрузки в Калмыкии // Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна. Материалы II Международной конференции, посвященной памяти выдающегося натуралиста и путешественника Н.А. Зарудного. Оренбург, 09-13 октября 2017 г. – 2017 – С. 343-347.

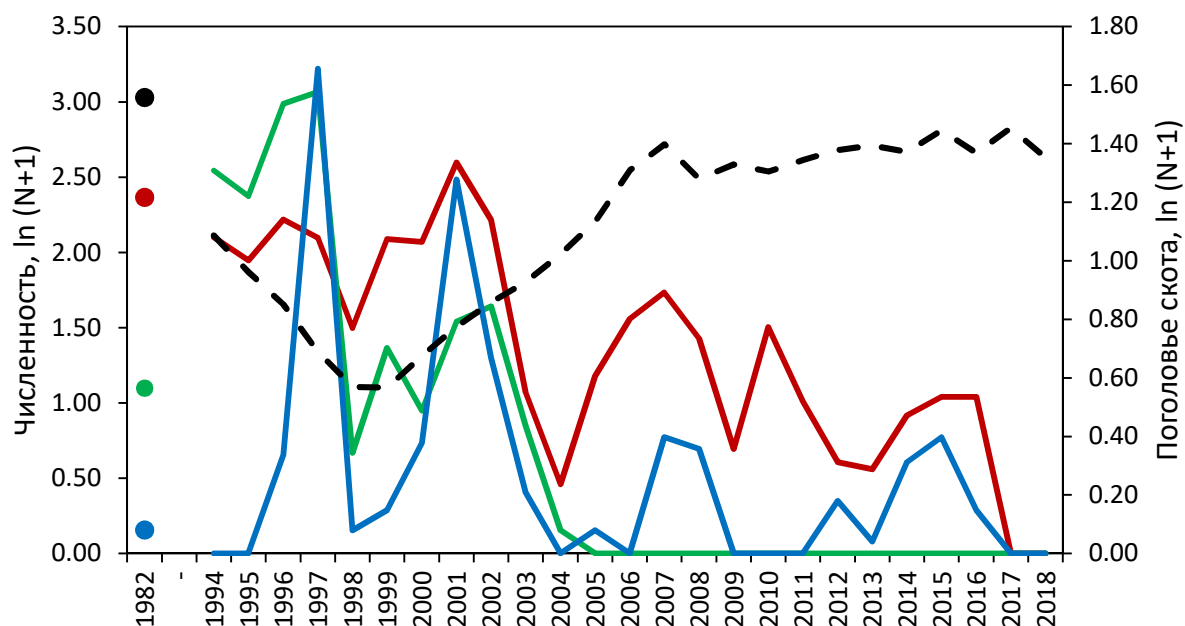


Рисунок 15 – Многолетняя динамика численности грызунов по результатам отловов ловушками Геро на сети из 6 стационарных учетных трансектов (красный цвет – полуденная песчанка, зеленый – тамарисковая песчанка, синий – общественная полевка) по результатам учетов на стационарных трансектах и поголовья скота (черная пунктирная линия). Точками отмечены результаты аналогичных учетов в 1982 году.

Восстановление растительности в начале 1990-х годов, сокращение и фрагментация пустынных местообитаний не вызвали существенных изменений в динамике численности полуденной песчанки, и она еще более 10 лет (до 2003 года) сохраняла высокую численность (рисунок 15). Численность тамарисковой песчанки после начала остепнения более чем в 5 раз возросла на пастбищах по сравнению с пустынным периодом (учет 1982 года), и она стала даже обильнее полуденной песчанки (рисунок 15). Общественная полевка, которая была очень редкой в период опустынивания, также широко распространилась на пастбищах, но в отличие от тамарисковой песчанки, ее динамика была цикличной с высокими амплитудами колебаний (рисунок 15).

Для всех изученных видов характерна нестационарная динамика с переломными моментами и пороговыми переходами между устойчивыми режимами. В динамике численности обоих видов песчанок мы выделили три устойчивых режима с четкими границами: высокой численности, низкой численности и депрессии (рисунок 16, а, б). Устойчивые режимы в динамике полуденной песчанки отличаются длительностью (более 10 лет) и низкой амплитудой – изменения численности между первым и вторым режимом не превышают 3.5 раз (нетрансформированные данные). В период высокой численности полуденная песчанка встречалась на всех учетных линиях, а после перехода в режим низкой численности – только на

четырёх из шести (рисунок 17, а). У тамарисковой песчанки периоды не превышали 5 лет (за исключением продолжающейся до сих пор «депрессии»), а численность во второй период упала более, чем в 7 раз по сравнению с первым (нетрансформированные данные). Тамарисковая песчанка никогда не встречалась на всех учетных точках, и в целом ее область распространения практически не отличается между режимами высокой и низкой численности (рисунок 17, б).

У общественной полевки мы выделили два режима динамики популяции на основании различий в амплитуде циклов – режим высокоамплитудных и низкоамплитудных циклов, на каждый из которых приходится два полных цикла (рисунок 16, в). В первом периоде пики численности были настолько высоки, что численность общественной полевки была сравнима или даже превосходила другие виды. После перехода в другой режим численность общественной полевки оставалась низкой и не превышала 1.2 особей на 100 ловушко-суток. Общественная полевка во время пиков численности встречалась повсеместно в первый период, а во второй – на 5 из 6 учетных transectов, несмотря на низкую численность (рисунок 17, в).

Интересно, что неблагоприятная зима 1998 года, когда земля долгое время была покрыта коркой льда (джут), вызвала популяционный крах у всех изученных видов, однако лишь у тамарисковой песчанки это вызвало смену режима динамики, тогда как полуденная песчанка и общественная полевка вернулись в прежний режим. Популяционный крах 2003 года (вероятнее всего также из-за неблагоприятных погодных условий) вызвал пороговый переход в новое состояние у всех трех видов грызунов. Полуденная песчанка перешла в состояние низкой численности, общественная полевка – в режим низкоамплитудных циклов. Численность тамарисковой песчанки резко сократилась, и уже со следующего года она перестала встречаться в учетах совсем, т.е. перешла в состояние глубокой депрессии.

При сходстве общих паттернов пороговой динамики виды различаются в динамических характеристиках такой переходной динамики, а именно: в длительности режимов, амплитуде переходов между ними и в целом - в устойчивости популяций к изменению среды (упругости). Эти различия согласуются с биологическими и экологическими характеристиками видов. Полуденная песчанка – экологический генералист. Ее диету составляют семена и вегетирующие части многих видов растений (Омаров и др., 2015). Она предпочитает открытые местообитания на песках различной степени закрепленности, а ее экологическая ниша достаточно широка (Shenbrot et al., 1999; Fu et al., 2004; Rogovin, 2007). Во время режима высокой численности полуденная песчанка встречалась в большинстве местообитаний исследуемой территории, хотя наиболее многочисленна она была на участках с растительностью средних сукцессионных стадий (Неронов и др., 1997). Таким образом, инертность и устойчивость полуденной песчанки в ответ на трансформацию ландшафта хорошо коррелирует с ее оппортунизмом в выборе диеты и местообитаний.

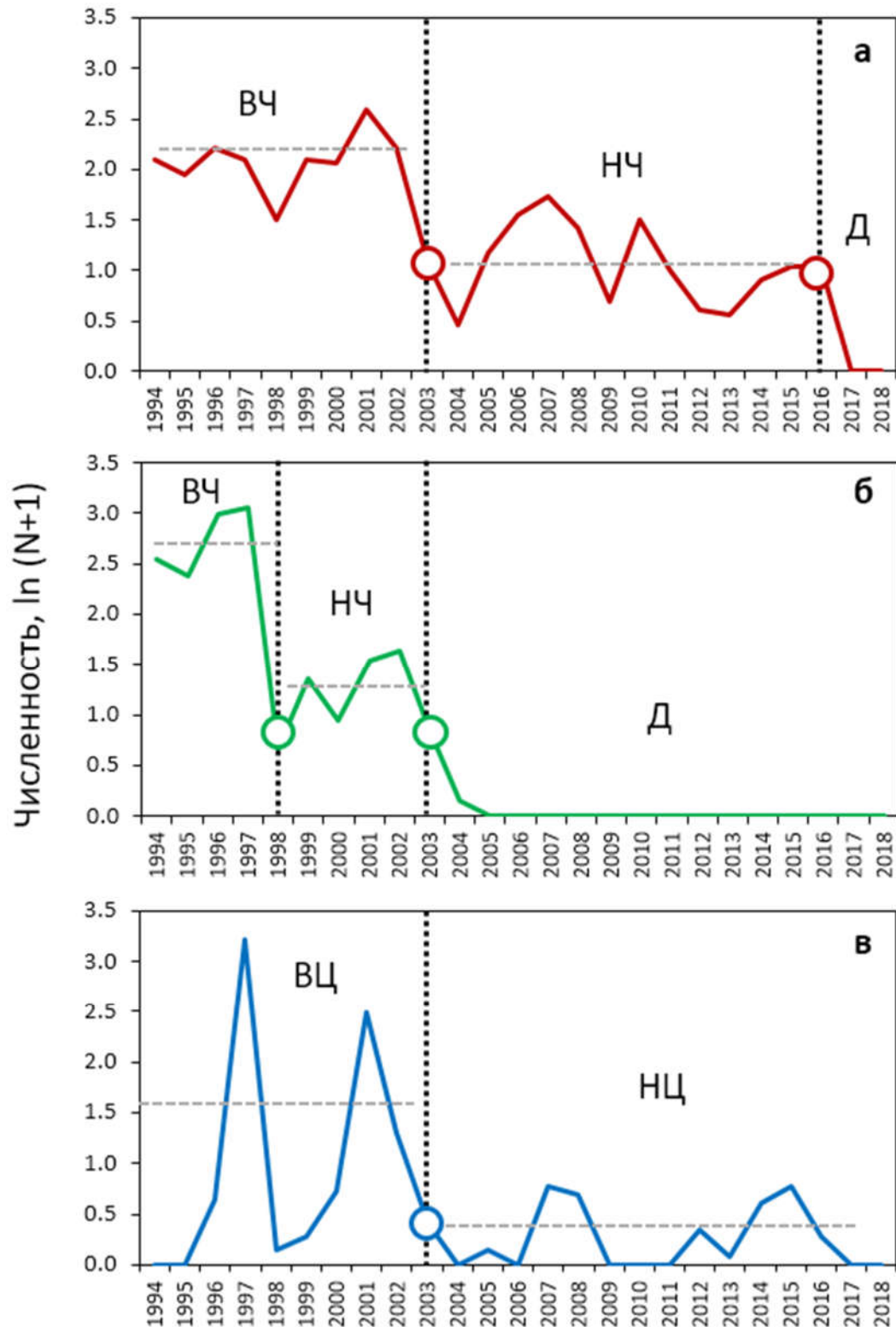


Рисунок 16 – Устойчивые периоды (режимы) популяционной динамики грызунов и переходы между ними по результатам отловов ловушками Геро на сети из 6 стационарных учетных трансектов: а – полуденной песчанки, б – тамарисковой песчанки, в – общественной полевки.

ВЧ – режим высокой численности, НЧ – низкой численности, Д – депрессии, ВЦ – высокоамплитудных циклов, НЦ – низкоамплитудных циклов. Пустые кружки показывают переломные моменты (tipping points) – смену режимов динамики популяций.

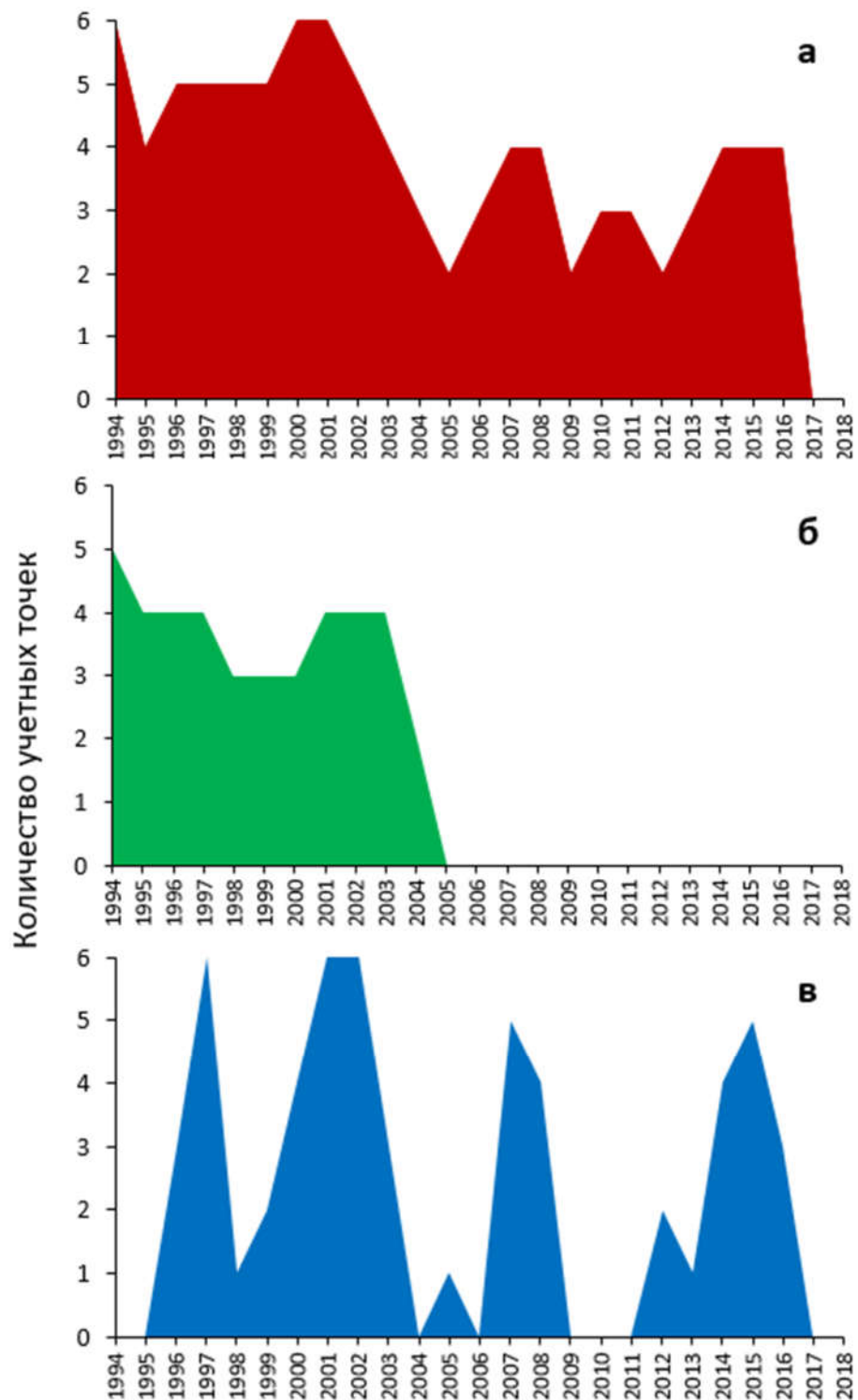


Рисунок 17 – Область распространения грызунов по результатам отловов ловушками Геро на сети из 6 стационарных учетных трансектов (количество трансектов, где был зарегистрирован вид): а – полуденной песчанки, б – тамарисковой песчанки, в – общественной полевки.

Тамарисковая песчанка – экологический специалист, что определяет ее высокую реактивность в ответ на изменение ландшафта. Это наиболее мезофильная и зеленоядная песчанка закрытых местообитаний, в ее рационе важна роль сочного разнотравья. Существует положительная корреляция между численностью тамарисковой песчанки и содержанием влаги в растениях и наличием в местообитании крупной травянистой растительности (Неронов и др., 1997). Она требовательна как в отношении корма, так и выбора местообитаний. Распространение разнотравья на начальных стадиях восстановительной сукцессии способствовало значительному росту численности и распространению этого вида на пастбищах. Последовавшее за этим развитие более поздних сукцессионных стадий, не пригодных для тамарисковой песчанки, столь же быстро вызвало обратную реакцию – скачкообразный популяционный спад и переход в необратимое состояние депрессии.

Размножение общественной полевки определяется доступностью зеленых кормов, перевариваемость которых значительно падает по мере роста и созревания растений (Щипанов, Касаткин, 1996; Абатуров, 2005). В благоприятные годы полевка приносит 4-5 выводков, тогда как в засушливые сезоны размножение протекает вяло или даже отсутствует (Ходашова, 1960; Башенина, 1977). Также неблагоприятны для нее слишком влажные годы, когда норы могут быть залиты водой (Ходашова, 1960). Для общественной полевки известно подавление размножения при повышенной плотности (Емельянов, 1979), и отмечены случаи массовой миграции взрослых особей при очень высокой численности (Букреева, Лиджи-Гаряева, 2018). В целом, эти особенности могут определять циклическую динамику и высокую реактивность общественной полевки в ответ на изменение условий в краткосрочной перспективе.

Заключение

Динамика популяций всех изученных фоновых видов грызунов в условиях остепнения ландшафта демонстрировала нестационарность, пороговые скачкообразные переходы между устойчивыми режимами и синхронность переломных моментов. Для всех видов был характерен негативный ступенчатый тренд со сменой режима высокой численности режимом низкой численности и/или депрессии. Синхронность переключения между режимами указывает на то, что триггером переходов были внешние пертурбации, вероятнее всего связанные с неблагоприятными погодными условиями. При сходстве общих паттернов нестационарной динамики у разных видов ее динамические характеристики, а именно: длительность режимов, амплитуда переходов между ними и, в целом, устойчивость популяций к изменению среды (упругость) – различаются и согласуются с их экологической специализацией и предпочтениями: чем выше специализация, тем менее продолжительны устойчивые режимы динамики, тем

больше амплитуда скачкообразных переходов между ними и тем меньше в целом устойчивость популяции к изменению ландшафта.

ГЛАВА 7. ПРОКСИМАЛЬНЫЕ (НЕПОСРЕДСТВЕННЫЕ) МЕХАНИЗМЫ НЕСТАЦИОНАРНОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ ПАСТБИЩ ЮГА КАЛМЫКИИ⁵

В предыдущей главе мы показали, что динамика фоновых видов грызунов была нестационарной и демонстрировала негативный ступенчатый тренд в ответ на снижение пастбищной нагрузки и трансформацию ландшафта с пустынного на степной на юге Калмыкии. Однако вопрос о внутренних механизмах поддержания устойчивых режимов и проксимальных, непосредственных причинах резкого снижения численности остался открытым. Из изученных видов грызунов лишь у полуденной песчанки длительность периодов устойчивой динамики была достаточна для проведения популяционного анализа (Turchin, 2003). Несмотря на значительную трансформацию полупустынного ландшафта, выраженную в зарастании песков, развитии высокотравья и доминировании дерновинных злаков в растительном сообществе, популяция полуденной песчанки еще более 10 лет не реагировала на эти изменения, демонстрируя высокую численность и повсеместное распространение. Лишь в 2003 году она резко, в один шаг перешла в состояние низкой численности, и не смогла восстановиться до сих пор. Таким образом, реакция полуденной песчанки, экологического генералиста, характеризовалась инертностью в ответ на изменение среды - отложенной по времени скачкообразной сменой устойчивых режимов (см. Главу 6).

7.1 Плотностно-зависимые эффекты в поддержании устойчивых режимов. Повышение изменчивости популяционных показателей как предвестник смены режимов

Главный признак устойчивых режимов динамики систем - эффективность внутренних отрицательных обратных связей, поддерживающих устойчивость системы в определенном состоянии и возвращающих ее в исходное состояние в случае отклонения, вызванного внешней пертурбацией или внутренними причинами. Основным внутренним механизмом устойчивости - это плотностно-зависимая регуляция численности популяции, основанная на обратной связи между ростом популяции и ее численностью в предыдущий момент времени. Слом этого механизма должен приводить либо к резкому неограниченному росту, либо к резкому спаду.

⁵1) Tchabovsky, A.V., Savinetskaya, L.E., Surkova, E.N., Ovchinnikova, N.L., Kshnyasev, I.A. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // *Oecologia*. – 2016. – V. 182. – №. 4. – P. 1075-1082.

2) Tchabovsky A., Savinetskaya L., Surkova E. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) // *Integrative Zoology*. – 2019. – № 14. – P. 366-375.

Действительно, при анализе траектории популяции полуденной песчинки в фазовом пространстве двух переменных - численности и ее роста, два таких устойчивых состояния (режима) легко визуализируются (рисунок 18). В пределах каждого из них действует обратная связь между ростом популяции и ее численностью в предыдущий момент: чем выше была численность в предыдущий год, тем меньше был ее рост в следующей году ($r^2 = 0.48$, $F_{1,6} = 5.6$, $P = 0.056$ для периода низкой численности и $r^2 = 0.50$, $F_{1,10} = 10.1$, $P < 0.01$ для периода высокой численности). Очевидно эта обратная связь была нарушена в 2003 г, когда за падением численности последовало ее дальнейшее сокращение (рисунок 16, а), что и привело к переходу популяции в новое состояние - режим низкой численности с восстановлением обратной связи плотностно-зависимой регуляции, но уже на новом уровне численности.

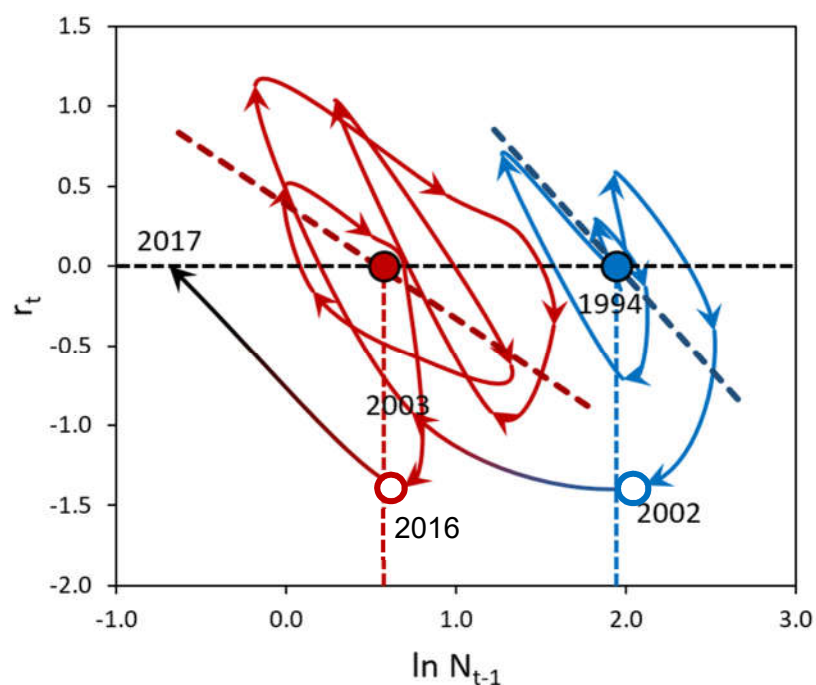


Рисунок 18 – Траектория динамики популяции полуденной песчанки в фазовом пространстве двух переменных: численности в предыдущий год ($\ln N_{t-1}$) и ее роста на следующий год (r_t).

Синим цветом обозначен период высокой численности (1994-2002), красным – низкой численности (2003-2016). С 2017 года – депрессия численности. Вертикальные пунктирные линии соответствующих цветов обозначают средние за период показатели численности. Черным пунктиром обозначен рост численности, равный нулю. Таким образом, пересечения пунктирных линий показывают две «точки равновесия» или «центры аттракторов» (синий и красный кружки для двух режимов, соответственно); переломные моменты в динамике (смены режимов в 2003 г и переход к коллапсу в 2016 г.) показаны пустыми кружками. Линии регрессии (пунктир) показывают отрицательную связь между численностью и ее ростом на следующий год для каждого из устойчивых режимов.

Обратная плотностно-зависимая регуляция была подтверждена анализом частичной корреляции и авторегрессионной моделью динамики численности на детрендрованных (очищенных от влияния внешних факторов) данных. Авторегрессионная модель показала значимые эффекты текущей численности на численность в следующем году (прямой положительный эффект) и через два года (отложенный отрицательный эффект). Анализ частных корреляций роста популяции от ее численности дал схожие результаты и показал отрицательный эффект текущей численности на ее рост с шагом в один и два года (таблица 3) для всего ряда данных, объединяющего режимы высокой и низкой численности (см. также рисунок 16, а).

Таблица 3 – Результаты анализа плотностно-зависимых эффектов в динамике численности полуденной песчанки

Проверка обратной плотностно-зависимой регуляции численности ^a							
Эффект порядка, <i>d</i> ^c	Частная корреляция r_t от $\ln N_{t-d}$			AR(2) ^b , $n=16$			
	Коэффициент	$t(n)$	p	Параметр	Коэффициент $\pm SE$	t	p
1	-0.61	-3.28 (18)	0.004	β_1	0.45 $\pm$ 0.19	2.33	0.030
2	-0.53	-2.56 (17)	0.020	β_2	-0.70 $\pm$ 0.19	-3.63	0.002

Примечание – ^aлогарифмированные данные после удаления тренда ^b AR - Авторегрессионная модель второго порядка: $X_t = \beta_0 + \beta_1 X_{t-1} + \beta_2 X_{t-2} + \varepsilon$, где X_t – логарифм численности популяции в год t , β_1 и β_2 – параметры непосредственной и отложенной зависимости от плотности, β_0 – константа, и ε – шум (Ims et al. 2008). ^cВременной лаг (годы)

Результатом действия обратных связей при обоих режимах стало то, что собственно рост численности не демонстрировал никакого тренда на протяжении всего периода наблюдений, колеблясь вокруг нуля, несмотря на смену режимов (рисунок 19) – признак устойчивости динамики. Этот показатель не различался между периодами, однако его межгодовые колебания, если судить по дисперсии (таблица 4) были значительно выше во второй период, период низкой численности, предшествовавший коллапсу.

В режиме низкой численности межгодовая изменчивость самой численности была также значительно выше (дисперсия более чем в два раза выше – таблица 4), а пространственное распределение песчанок по местообитаниям стало значительно менее равномерным, если судить по скачкообразному росту коэффициента вариации и скошенности распределения (рисунок 20, а, б, таблица 4) и более изменчивым по годам (дисперсия коэффициента вариации увеличилась более чем в два раза.). Резкое повышение пространственно-временной изменчивости

популяционных показателей могло быть предвестником приближающегося коллапса, который, действительно наступил спустя два года, в 2016 г. (рисунок 16, а).

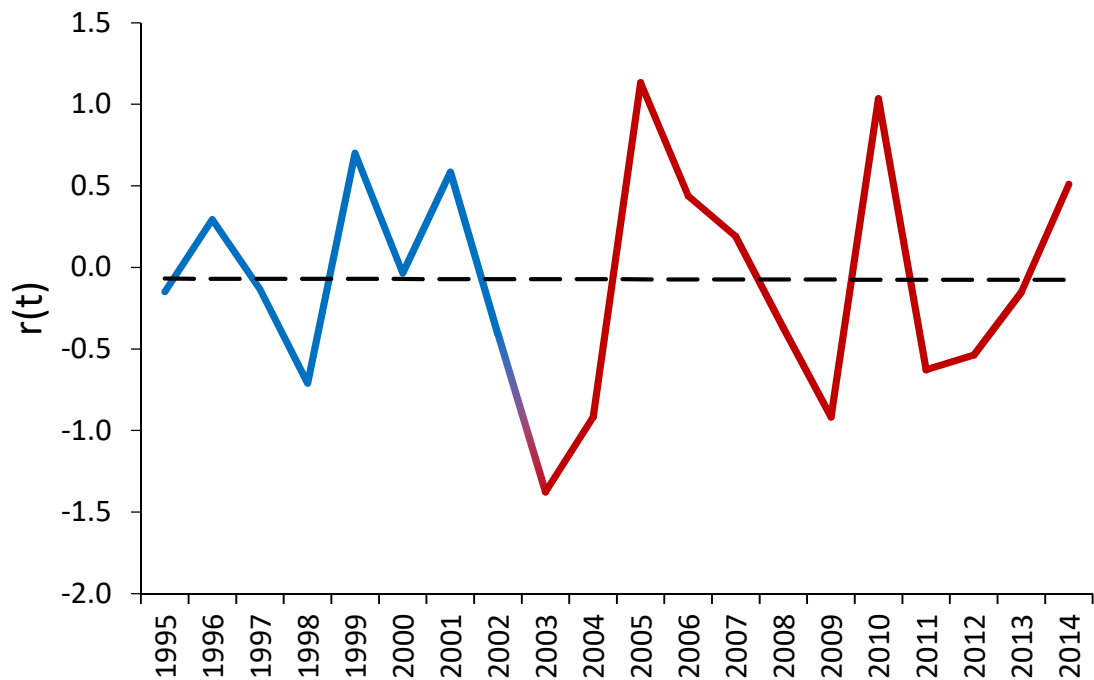


Рисунок 19 – Рост численности популяции полуденной песчанки $r_t = \ln(N_t/N_{t-1})$. Синим и красным цветом обозначены периоды высокой численности и низкой численности, соответственно. Черной пунктирной линией обозначен многолетний тренд. Период депрессии после 2015 года не включен.

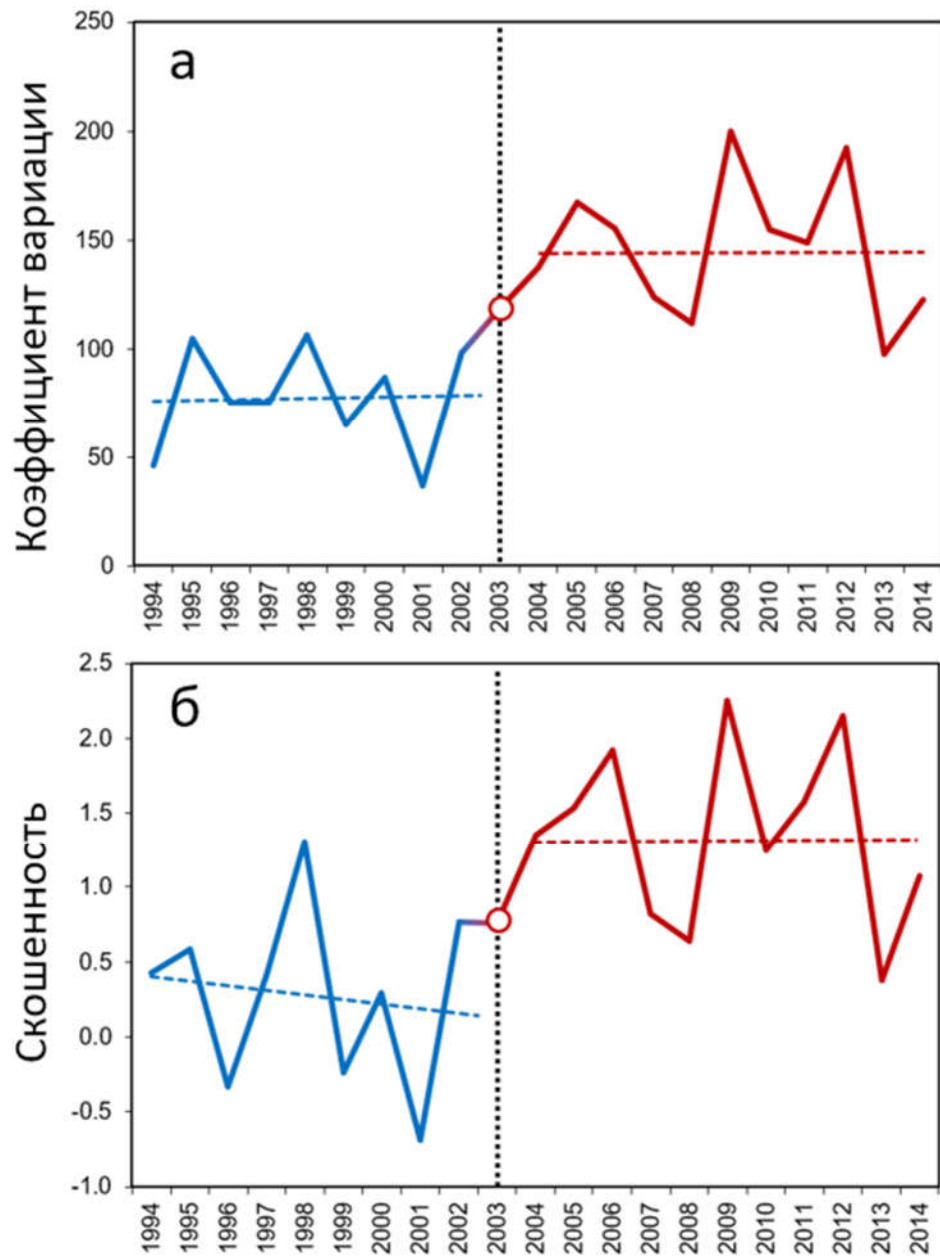


Рисунок 20 – Динамика коэффициента вариации и скошенности распределения полуденной песчанки по 6 местообитаниям в период высокой (красный цвет) и низкой (синий цвет) численности (период депрессии после 2015 года не включен).

Таблица 4 – Сравнение популяционных параметров полуденной песчанки и их изменчивости в период высокой (1994-2002) и низкой (2003-2014) численности

Переменная	Период	Среднее (n)	SD	CI 95%	t-value, p	ANCOVA $F_{1,18}, p$	
						Эффект периода (фактор)	Эффект года (ковариата)
Ln <i>N</i>	1994-2002	1.97 (9)	0.33	1.70–2.21	5.62, 0.00002	5.89, 0.03	0.22, 0.65
	2003-2014	0.57 (12)	0.68	0.13–1.00			
<i>r</i>	1994-2002	0.02 (8)	0.50	-0.40-0.43	0.43, 0.7	0.72 ^b , 0.4	0.54 ^b , 0.47
	2003-2014	-0.14 (12)	0.95	-0.44-0.46			
<i>CV</i> _{sites} ^a	1994-2002	77.4 (9)	24.7	58.4-96.3	-5.25, 0.00005	6.63, 0.02	0.004, 0.95
	2003-2014	144.3 (12)	31.6	124.2-164.3			
Skewness _{sites} ^a	1994-2002	0.28 (9)	0.61	-0.19-0.75	-3.84, 0.001	4.38, 0.05	0.04, 0.84
	2003-2014	1.31 (12)	0.60	0.93-1.69			

Примечание – ^aнетрансформированные данные распределения песчанок по 6 учетным трансектам. Коэффициент вариации (*CV*_{sites}) и скошенность распределения (Skewness_{sites}) показывают изменчивость распределения песчанок в пространстве.

^b*df* = 1,17

Жирным шрифтом выделены значимые различия и эффекты

7.2 Непосредственные причины спада численности

Динамика численности популяции определяется соотношением двух процессов – рождаемости и смертности. То есть популяционный крах может быть обусловлен либо снижением рождаемости, либо повышением смертности, либо сочетанием этих механизмов. Сравнение демографических и репродуктивных показателей позволяет вскрыть действие первого механизма, но получение абсолютных данных об уровне смертности в природных популяциях млекопитающих затруднено из-за методологических ограничений (Byrom, Krebs, 1999; Devillard, Bray, 2009). Однако, об уровне смертности можно судить по косвенным показателям, в частности по изменению демографической структуры популяции.

Повышенная смертность – обычная плата за расселение (Ims, Andreassen, 2000; Clobert et al., 2004; Bonte et al., 2012). При этом уровень смертности при расселении выше в фрагментированном ландшафте (Fahrig, 2003; Clobert et al., 2004; Fischer, Lindenmayer, 2007; Bowler, Benton, 2009), особенно среди самцов как наиболее подвижного и расселяющегося пола среди млекопитающих. Таким образом, мы можем оценить смертность через косвенный показатель – соотношение полов: его смещение в сторону самок среди взрослого населения будет свидетельствовать о повышенной смертности в фрагментированном ландшафте.

Смещение соотношения полов в сторону самок в сочетании с низкой плотностью популяции также может снизить шансы найти полового партнера – один из компонентов эффекта Олли (Collins, Barret, 1997; Hanski, 1999; Banks et al., 2007; Courchamp et al., 2008; Gascoigne et al., 2009). На этот эффект укажет снижение доли размножающихся самок в период низкой численности.

Ранее мы показали, что остепнение деградированных пастбищ привело к фрагментации и потере связанности пустынных местообитаний, предпочитаемых полуденной песчанкой. Мы предположили, что к началу 2000-х гг фрагментация и изоляция пустынных местообитаний достигли критического уровня, в результате чего повышенная смертность при перемещениях в фрагментированном ландшафте, особенно при расселении, в сочетании с эффектом Олли не позволила популяции полуденной песчанки восстановиться после краха в 2003 году и вернуться в прежний режим функционирования (гипотеза фрагментации местообитаний). Смещение соотношения полов в сторону самок и снижение доли размножающихся самок подтвердило бы эту гипотезу.

Другой причиной спада численности могло стать снижение качества местообитаний, что должно отрицательно сказываться на успехе размножения (Sherman, Runge, 2002; Fischer, Lindenmayer, 2007). В этом случае (гипотеза деградации местообитаний) можно было ожидать снижения репродуктивных показателей полуденной песчанки при распространении степной растительности.

Для того, чтобы проверить наши предположения и выяснить непосредственные причины и механизмы скачкообразного краха популяции, мы изучили динамику демографических показателей полуденной песчанки и сравнили их значения в период высокой и низкой численности.

Ни параметры размножения, ни возобновляемость популяции (количество молодых особей на размножающуюся самку в конце репродуктивного сезона) не демонстрировали тренда на протяжении всего времени исследования и не различались в периоды высокой и низкой численности (таблица 5, рисунок 21, а-г). Напротив, соотношение полов сдвинулось в сторону преобладания самок ($R^2 = 0.24$, $F_{1,21} = 6.70$, $P = 0.017$): если в период высокой численности оно

было практически равным, то в период низкой численности самок было в 2 раза больше (таблица 5, рисунок 22).

Таблица 5 – Показатели репродукции и соотношения полов в популяции полуденной песчанки в период высокой (1994-2002) и низкой (2003-2017) численности

Переменная	Период	Среднее $\pm$ SD (n)	CI 95%	Результаты ANOVA/ANCOVA	
				Эффект периода (фактор) $F_{1,20}^{\dagger}, P$	Эффект года (ковариата) $F_{1,20}^{\dagger}, P$
Доля (%) размножающихся самок	1994-2002	72 $\pm$ 17 (9)	59-86	1.10, 0.3	0.58, 0.5
	2003-2017	81 $\pm$ 19 (13)	69-92		
Число выводков за сезон	1994-2002	1.6 $\pm$ 0.3 (9)	1.4-1.8	0.19, 0.7	0.05, 0.8
	2003-2017	1.6 $\pm$ 0.3 (13)	1.5-1.8		
Годовая плодовитость	1994-2002	7.6 $\pm$ 0.9 (9)	6.9-8.3	1.20, 0.3	0.22, 0.6
	2003-2017	8.4 $\pm$ 2.0 (13)	7.2-9.5		
N молодых особей на самку	1994-2002	1.5 $\pm$ 0.5 (9)	1.1-1.9	0.40, 0.5	0.14, 0.7
	2003-2017	1.7 $\pm$ 0.4 (13)	1.4-1.9		
Соотношение полов среди взрослых особей (Самцы/Самки)	1994-2002	0.83 $\pm$ 0.32 (9)	0.59-1.08	10.23[§], 0.004	6.70[§], 0.017
	2003-2017	0.45 $\pm$ 0.26 (14)	0.30-0.60		

Примечание – [†]1994-2015; 2016-2017 не включены в анализ, т.к. нет данных [‡] $df = 1,22$; 1994-2017 [§] $df = 1,21$; 1994-2016; 2017 не включен в анализ, т.к. нет данных. Значимые различия выделены жирным шрифтом.

Таким образом, показатели репродуктивной активности полуденной песчанки сохраняли стабильность на протяжении всего временного ряда и не различались между периодами высокой и низкой численности, что противоречит предположениям об ухудшении качества местообитаний, т.е. качество сохранившихся в процессе остепнения пустынных местообитаний обеспечивало нормальное размножение. Вопреки нашим предположениям, сочетание сдвинутого в сторону самок соотношения полов и низкой численности популяции не оказало отрицательного влияния на долю размножающихся самок: она была одинаково высока и в период высокой, и низкой численности. Это говорит об отсутствии проблемы поиска партнера для размножения. Следовательно, предполагаемое влияние этого компонента «эффекта Олли» также не нашло подтверждения в нашем исследовании. Наиболее вероятной причиной скачкообразного перехода в состояние низкой численности популяции была повышенная смертность, особенно самцов при перемещениях между фрагментированными и изолированными пустынными

местообитаниями. Сдвиг соотношения полов в сторону преобладания самок в период низкой численности, косвенно подтверждает эту гипотезу и согласуется с нашими предположениями о фрагментации и потери связанности пустынных местообитаний в результате остепнения как основной причины краха численности полуденной песчанки.

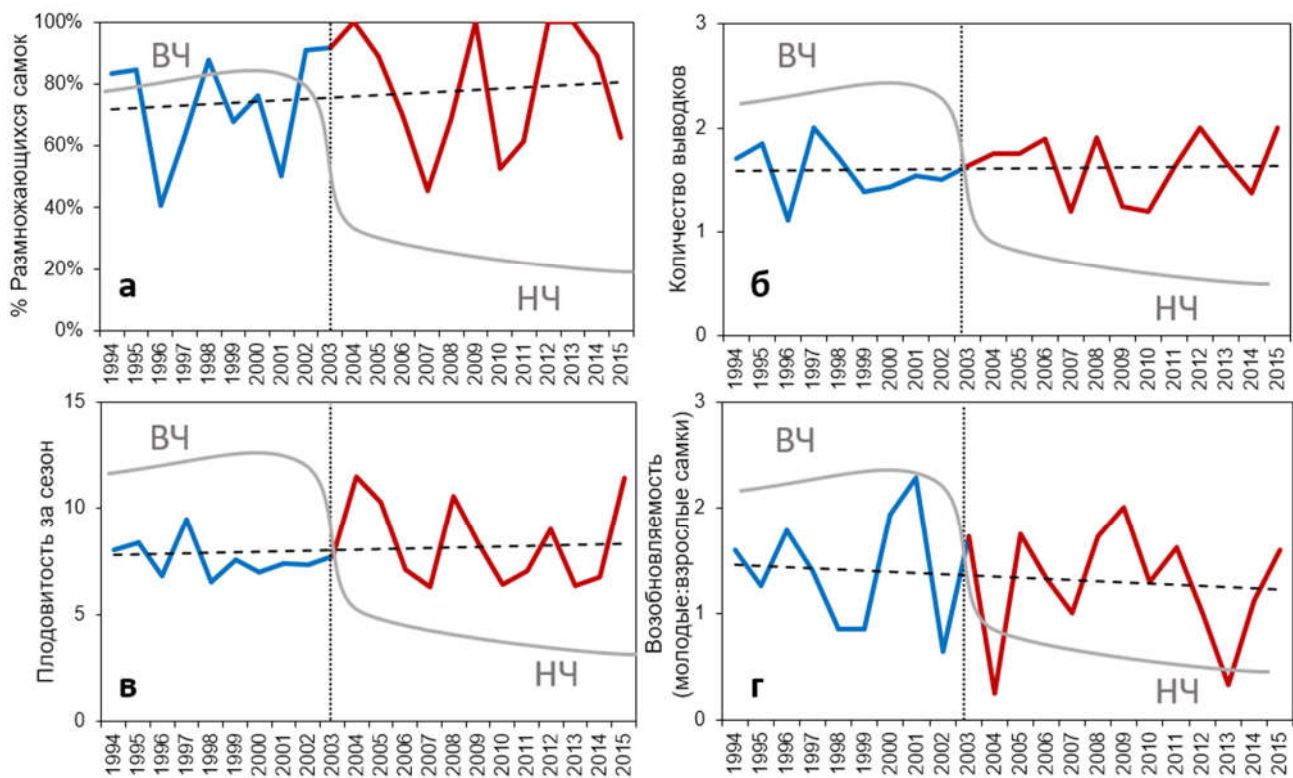


Рисунок 21 – Параметры размножения полуденной песчанки. Вертикальная пунктирная линия разделяет устойчивые режимы динамики (ВЧ – режим высокой численности, НЧ – режим низкой численности). Серая линия показывает скачкообразный тренд численности В 2016 году выборка недостаточна, с 2017 года полуденные песчанки в отловах отсутствуют.

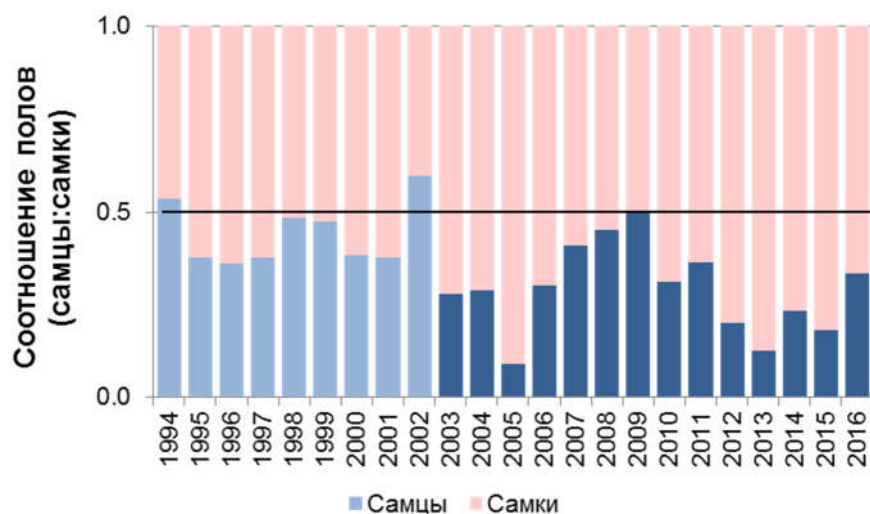


Рисунок 22 – Соотношение полов в популяции полуденной песчанки. 1994-2002 – период высокой численности, 2003 – 2016 – период низкой численности. Голубым цветом отмечена доля самцов в период высокой численности, синим – в период низкой численности, розовым – доля самок. С 2017 года полуденные песчанки в отловах отсутствуют.

Заключение

Наши результаты показали, что непосредственными причинами популяционного краха полуденной песчанки была повышенная смертность при расселении на фоне усилившейся фрагментации и изоляции пустынных местообитаний в результате остепнения, а не снижение активности размножения в результате ухудшения качества местообитаний или эффекта Олли, связанного с трудностью найти партнера в фрагментированной среде.

ГЛАВА 8. НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГРЫЗУНОВ ПАСТБИЩ ЮГА КАЛМЫКИИ: ПРИЧИНЫ И МЕХАНИЗМЫ (ЗАКЛЮЧЕНИЕ)

8.1 Динамика сообщества грызунов на фоне изменения ландшафта пастбищных экосистем

Переход к рыночной экономике в начале 1990-х годов вызвал резкий спад пастбищной нагрузки на юге Калмыкии, что создало условия для восстановления деградированных пастбищ. Такое масштабное социально-экономическое событие, как распад СССР, имело широкий спектр экологических последствий на территории России и бывших советских республик, среди которых изменение ландшафта пастбищ юга Калмыкии с пустынного на степной – лишь один из частных примеров. Аналогичная трансформация ландшафта происходила на протяжении всего севера Прикаспийской низменности и в Казахстане (Holzel et al., 2002; Robinson, Milner-Gulland, 2003; Brinkert et al., 2016; Dubinin et al., 2010; Dubinin et al., 2011; Dara et al., 2019).

Начальный период антропогенного остепнения на юге Калмыкии проанализирован довольно подробно (Неронов и др., 1997; Неронов, 1998; Неронов, 2006), тогда как следующие этапы динамики растительного покрова и его современное состояние до сих пор описаны не были. Наши результаты показывают, что количество исходных полупустынных местообитаний на исследуемой территории сократилось почти вдвое в настоящее время по сравнению с периодом опустынивания, в основном за счет распространения высокотравной ковыльной степи. В результате, мозаика степных и пустынных местообитаний, возникшая здесь на начальных этапах восстановительной сукцессии пастбищ (Неронов и др., 1997), со временем сменилась более однородным ландшафтом с доминированием высокотравных сообществ. При этом сохранившиеся пустынные местообитания, сократились в размерах, стали более фрагментированными, изолированными и потеряли связанность. Лишь в последние годы снова возросшие пастбищные нагрузки стали способствовать опустыниванию локальных участков, тем самым увеличивая разнообразие местообитаний. Таким образом, мы впервые дали современную количественную оценку долгосрочных изменений ландшафта и местообитаний грызунов пастбищ юга Калмыкии.

Фрагментация и потеря природных местообитаний в результате деятельности человека – основная причина глобального снижения биоразнообразия (Pereira et al., 2010; Rands et al., 2010). Краткосрочные эффекты фрагментации ландшафта могут отличаться от долгосрочных, отложенных во времени последствий (Evans et al., 2017). Так, мы показали, подтвердив уже имеющиеся данные (Шилова и др., 2000), что в начале распространения степных местообитаний на месте первоначально пустынных разнообразие и обилие сообщества грызунов выросло,

очевидно, за счет внедрения в сообщество нехарактерных для засушливых пастбищ юга Калмыкии степных видов. Накопленный с тех пор ряд многолетних данных позволил нам проследить долгосрочные последствия остепнения. Период «процветания» сообщества продолжался почти 10 лет, несмотря на дальнейшее распространение степных (наиболее бедных грызунами) и сокращение пустынных (наиболее богатых грызунами) местообитаний и лишь затем как разнообразие, так и обилие грызунов скачкообразно снизились в результате краха популяций пустынных видов (песчанок) и исчезновения редких видов. Спустя более 20 лет после начала остепнения ландшафта сообщество грызунов пришло практически к полному коллапсу, и остается в этом состоянии до сих пор, несмотря на возросшее разнообразие местообитаний. Похожий сценарий, не такой катастрофический, но предполагающий обеднение сообщества при дальнейшем развитии остепнения был предложен еще на начальных этапах восстановления пастбищ юга Калмыкии (Шилова и др., 2000; Rogovin 2007). В частности, ожидалось снижение численности и сокращение области распространения полуденной и тамарисковой песчанок, а также малого суслика и напротив – распространение полевки. Наши результаты позволили подтвердить справедливость этих ожиданий в долгосрочной перспективе, и кроме того показали, что сообщество грызунов реагировало на изменения ландшафта с задержкой, демонстрировало нелинейную динамику с отложенным во времени резким переходом в состояние глубокой депрессии, а масштаб «катастрофы» значительно превосходит исходные ожидания.

Мы считаем, что крах сообщества – отдаленный результат постепенного снижения гетерогенности ландшафта в результате остепнения и указывает на потерю экологической упругости, что обусловило нестационарную динамику с пороговыми, отложенными по времени эффектами, и мешает восстановлению сообщества при ослаблении негативного воздействия остепнения на нынешнем этапе. Наши данные о динамике сообщества грызунов на фоне изменения пастбищных нагрузок согласуются с представлениями о существовании их оптимального для грызунов уровня: умеренный выпас разнообразит состав местообитаний, поддерживая тем самым разнообразие грызунов пастбищных экосистем (Adler et al., 2001; Shmidt et al., 2005). Деграция сообщества при недовыпасе в результате снижения гетерогенности ландшафта может запускать каскадные негативные эффекты на основе положительных обратных связей, еще больше снижая его устойчивость и способность к восстановлению. Например, выпадение из состава сообщества грызунов юга Калмыкии суслика – инженера локальной пастбищной экосистемы может приводить к потере связанности популяций других видов (в частности, песчанок), которые используют его норы как временные убежища, в том числе при расселении. В свою очередь, сокращение численности семеноядов (тех же песчанок), может в еще большей степени стимулировать неблагоприятное для них развитие высокотравной растительности - Известно, что поедание семян грызунами угнетает и разрежает надземный

растительный покров в аридных экосистемах (Brown, Heske 1990; Heske et al., 1993). Отдаленные последствия таких каскадных процессов трудно оценить и предсказать, что несомненно надо учитывать в программах землепользования и управления экосистемами.

8.2 Пороговая динамика популяций грызунов: видовая специфика и разнообразие ответов на изменение ландшафта

Пороговый ответ грызунов на трансформацию ландшафта с пустынного на степной характерен как для сообщества в целом, так и для отдельных фоновых видов: скачкообразные переходы в состояния низкой численности, а затем и глубокой депрессии при развитии остепнения – общая черта динамики их популяций. При этом предвестником переломных моментов как в динамике всего сообщества, так и популяций отдельных видов было усиление колебаний их параметров – явление до того описанное в теоретических моделях и экспериментах (Carpenter, Brock, 2006; Drake, Griffen, 2010; Dai et al., 2012). Мы показали, что этот ранний предупредительный сигнал смены режима действительно работает в природной популяции, что очень важно, как для понимания механизмов пороговой динамики и экологической упругости, так и для прикладных задач управления экосистемами, поскольку пороговые переходы в их состояниях неожиданны и мало предсказуемы в изменяющемся мире (Carpenter, Folke, 2006). Более того, мы фактически предсказали коллапс популяции полуденной песчанки, наступивший в 2017 г.: в работе, опубликованной в 2016 (Tchabovsky et al., 2016), мы писали, что наблюдаемое нами усиление размаха колебаний популяционных параметров, указывает на потерю популяцией упругости и, соответственно, меньшую устойчивость к внешним пертурбациям в будущем.

Синхронность крахов численности разных видов (1998 и 2003 гг.), после которых популяции либо возвращались в исходное состояние равновесия, либо переходили в новый режим функционирования, предполагает, что переломные моменты в динамике связаны с действием внешнего экстремального фактора. Наиболее вероятно, что триггером пороговых переходов были неблагоприятные погодные условия (например, джуг зимой или засухи летом). Известно, что внешние пертурбации, резкие или даже незначительные (в том случае, если запас упругости приближается к критическому уровню), могут вызывать скачкообразный переход системы в иное состояние равновесия (May, 1977; Collie et al., 2004; Suding, Hobbs, 2009; van Nes et al., 2016).

Сила воздействия неблагоприятного фактора в сочетании с различным уровнем упругости может вызывать различные сценарии популяционной динамики, как было показано в экспериментах с дрожжами (Dai et al., 2012). Так, различная интенсивность солевого шока вызывала пропорциональное падение численности, за которым следовали процессы

восстановления. Однако при достижении фактором критического уровня популяция уже не могла восстановиться и переходила в состояние низкой численности и, либо оставалась в этом состоянии, либо вымирала (Dai et al., 2012). Последний сценарий авторы связывали с действием эффекта Олли, когда при падении численности ниже критического порога, популяция в ответ демонстрирует не обратный рост, а дальнейшее снижение и в конце концов вымирает. Динамика тамарисковой и полуденной песчанок аналогична экспериментальной динамике дрожжей, только в нашем случае неблагоприятный фактор был одинаковой интенсивности, в то время как упругость популяций этих двух видов исходно различалась в силу их экологических особенностей.

Действительно, экологическая специализация видов определяет уровень их экологической упругости в ответ на изменения среды, в том числе при фрагментации и изоляции местообитаний (Ewers, Didham, 2006). Наиболее специализированная тамарисковая песчанка быстро и сильно реагировала на остепнение, тогда как наименее специализированная из изученных видов полуденная песчанка проявляла инертность в ответ на изменения ландшафта.

Ареал общественной полевки характеризуется мозаичностью. До начала 1990-х годов она была очень редким видом на юге Калмыкии, и ее численность никогда не достигала высоких значений (Шилова и др., 2000; Матросов и др., 2003). Несмотря на то, что ее массовое расселение и высокоамплитудные циклы совпали с развитием процессов остепнения, непосредственные причины такой ее динамики до сих пор остаются неясными. Например, динамика численности полевки в Заволжской части Прикаспийской низменности, когда они исчезли из учетов с 1970-х годов, и так же неожиданно вернулись после затяжной депрессии в 2009 году, определялась, вероятно, изменениями погодных и климатических условий, поскольку заметных изменений ландшафта (в частности, остепнения) в это время не происходило (Быков и др., 2010). Возможно, и в Калмыкии переход полевки сначала из состояния глубокой депрессии в режим высокоамплитудных, а затем низкоамплитудных циклов на фоне изменения ландшафта также определяется изменением погодных и климатических условий, а не остепнением как таковым. Влияние погодных условий может быть существенным, поскольку ее размножение определяется доступностью влажных зеленых кормов (Абатуров, 2005).

8.3 Причины и механизмы нестационарной динамики и краха популяций грызунов

В настоящее время накапливается все больше данных о нестационарной переходной динамике сообществ и популяций грызунов, причем растет число задокументированных примеров неоднократной пороговой смены устойчивых режимов на протяжении длительного ряда наблюдений (Henden et al., 2009; Christensen et al., 2018). И если дистальные причины таких

«переходов» как правило известны (например, смена климатических режимов), то непосредственные механизмы нестационарной динамики грызунов часто остаются скрытыми от исследователей, а их обсуждение заканчивается лишь возможными предположениями.

Непосредственные причины существования устойчивых состояний популяций понятны из теории и многократно показаны на практике. В частности, это плотностно-зависимые механизмы, в том числе отрицательная обратная связь между численностью и ее ростом, возвращающая популяцию в прежнее состояние после падения (Berryman, Kindlmann, 2008). Именно такой механизм, как мы показали, поддерживает устойчивые режимы у полуденной песчанки. Его эффективность – мера экологической упругости, что, в частности, позволило полуденной песчанке, в отличие от менее упругой тамарисковой, восстановить свою численность после краха 1998 г., который затронул оба вида.

Прекращение действия отрицательных обратных связей плотностно-зависимой регуляции численности – причина смены режима или коллапса популяции, в том числе за счет эффекта Олли: положительной обратной связи между численностью и ее ростом, которая начинает действовать при достижении численностью определенного нижнего порога (Dennis, 1989; Courchamp et al., 1999; Stephens et al., 1999). Мы наблюдали похожий эффект у обоих видов песчанок: за спадом численности 2002 г. последовал не ее рост, как это происходило до того, а все ускоряющееся падение в течение следующих двух лет. В результате популяция полуденной песчанки перешла в новый режим – состояние низкой численности, с возвратом к механизму плотностно-зависимого регулирования, а популяция тамарисковой песчанки – в состояние коллапса.

Непосредственной причиной негативного тренда и в конечном итоге коллапса популяции полуденной песчанки стало увеличение смертности в фрагментированном ландшафте. Перемещения и особенно расселение в фрагментированном ландшафте, и без того затратное, осложняются большой дистанцией до следующего пригодного местообитания – на этом промежутке перемещающиеся и расселяющиеся особи становятся особенно уязвимы (Ims, Andreassen, 2000; Fahrig, 2003; Clobert et al., 2004; Fischer, Lindenmayer, 2007; Bonte et al., 2012). При этом потеря *физической* связанности поселений полуденной песчанки (изоляция местообитаний в результате остепнения) могла способствовать еще большей и нарастающей потере *популяционной* связанности за счет ограничения расселения по принципу положительной обратной связи: уменьшение связанности местообитаний ограничивает расселение, а ограниченное расселение уменьшает связанность поселений. Свой вклад в повышенную смертность в фрагментированном ландшафте могла внести потеря норовой инфраструктуры сообщества грызунов, в которой норы ключевого вида – малого суслика имели наибольшее значение как убежище или временное укрытие для других видов.

Потеря связанности может быть также причиной отсутствия заметной реакции сообщества грызунов на появление новых пригодных, но пока вакантных местообитаний в результате вновь начавшегося опустынивания, пока весьма умеренного. Лишь малый суслик, наиболее реактивный из исследуемых видов, первый исчезнувший из сообщества на ранних этапах остепнения (Шилова и др., 2000, Шилова и др., 2009) начал возвращаться на пастбища в последние годы. Связанность популяций критически важна для их восстановления и реколонизации опустевших местообитаний, а также освоения вновь появляющихся (Kruess, Tscharntke, 1994; Swift, Hannon, 2010; Dai et al., 2013). Согласно гипотезе «порога вымирания» («extinction threshold hypothesis», Fahrig, 2003), когда фрагментация местообитаний оказывается ниже критического уровня, частота их заселения и реколонизации превышает частоту вымираний поселений, мешая восстановлению метапопуляции и увеличивая риск ее коллапса (Ewers, Didham, 2006). В экспериментах с дрожжами показали, что существует пороговый уровень дистанции между популяциями, при пересечении которого восстановление в исходное состояние невозможно (Dai et al., 2013). Мы предполагаем, что фрагментация местообитаний пастбищ юга Калмыкии могла достигнуть такого критического уровня к 2003 году и сохраняется в таком подпороговом состоянии до сих пор, что объясняет длительное устойчивое состояние депрессии. Потеря норовой «инфраструктуры» также может определять задержку в скорости восстановления «разорванных» популяций. Особенно важен этот эффект на краю ареала, поскольку для большинства изученных видов грызунов место нашего исследования находится на западной границе ареала, что ограничивает поток «колонизаторов».

Разная скорость ответа грызунов на процессы остепнения и опустынивания наводит на мысль о существовании гистерезиса в динамике их популяций и экосистемы в целом – запаздывании реакции системы в зависимости от направления изменений внешних условий (Beisner et al., 2003; Suding, Hobbs, 2009). Иначе говоря, скорость реакции на ослабление негативного фактора (в нашем случае – остепнения) может быть меньше, чем на его усиление – это одно из следствий экологической упругости, которое объясняет сильное запаздывание реакции грызунов на усиление пастбищных нагрузок и начавшееся опустынивание в Калмыкии. Сокращение пустынных местообитаний в начале 1990-х годов до определенного порогового значения могло поддерживать устойчивое существование популяций грызунов. Однако на обратном пути из «степи» в «пустыню» этот порог, необходимый для нормального функционирования популяций, может находиться значительно выше, и потребуются значительно больше времени, чтобы распространение пустынных местообитаний в результате перевыпаса достигло предела, когда их заселение станет возможно.

Асимметричность и инертность реакции грызунов в ответ на обратное изменение условий в Калмыкии была показана ранее (Шилова и др., 2000). Интересно, что тогда речь шла о

несимметричности реакции на остепнение по сравнению с опустыниванием. Авторы отмечали, что реакция грызунов на восстановление растительности в результате сокращения поголовья скота задерживалась и не была обратной по сравнению с реакцией на противоположный процесс – деградацию пастбищ. Теперь мы показали, что и при обратном процессе – новом опустынивании возвращения сообщества грызунов в исходное состояние не происходит, по крайней мере ответная реакция сообщества сильно отстает от изменений среды. В совокупности это подтверждает, что траектория движения открытых биологических систем определяется не только внешними факторами, но и их предыдущим состоянием, вызывая задержку в реакции на обратное изменение условий. Это явление гистерезиса – следствие экологической упругости как фундаментального свойства, определяющего нелинейность динамики биологических систем и их пороговые реакции на постепенное изменение условий, что очень важно учитывать при планировании природоохранных мероприятий (Suding, Hobbs 2009).

Таким образом, сокращение пастбищной нагрузки в сочетании с увеличением количества осадков вызвало остепнение полупустынных пастбищ юга Калмыкии в начале 1990-х годов. Распространение высокотравных сообществ привело к росту фрагментации и потере связанности пустынных местообитаний. Изменение ландшафта вызвало нестационарную динамику как сообщества грызунов в целом, так и популяций отдельных видов с негативным трендом и пороговым переходом в состояние депрессии, непосредственной причиной чего стала повышенная смертность в фрагментированном ландшафте. До сих пор сообщество и отдельные виды грызунов находятся в состоянии депрессии, несмотря на ослабление негативного фактора остепнения пастбищ, что предполагает гистерезис локальной экосистемы.

ВЫВОДЫ

1. Сокращение пастбищной нагрузки на юге Калмыкии в начале 90-х гг прошлого века привело к сокращению и фрагментации пустынных местообитаний за счет распространения дерновинных злаков. В последние годы рост поголовья вызвал новые процессы опустынивания, которые пока носят локальный характер.

2. На начальных этапах восстановления пастбищ сообщество грызунов стало более разнообразным, а их общая численность значительно выросла за счет возникновения мозаики пустынных и степных местообитаний и обогащения сообщества степными и мезофильными видами. Дальнейшее распространение дерновинных злаков вызвало сначала деградацию сообщества, а потом его коллапс. Сообщество фоновых видов грызунов значительно обеднело на фоне остепнения, вызванного снижением пастбищной нагрузки.

3. Популяции грызунов демонстрировали негативные тренды и нестационарную динамику с резкими переходами между устойчивыми состояниями (режимами) и пороговыми реакциями на изменения ландшафта с пустынного на степной. Скачкообразные переходы в состояния низкой численности, а затем и депрессии при развитии остепнения – общая черта для всех изученных видов.

4. Устойчивые режимы динамики популяций поддерживаются отрицательными плотностно-зависимыми связями между численностью и ростом популяции; смена режимов сопровождается их нарушением, а предвестником коллапса популяции служит увеличение колебаний популяционных параметров. Непосредственная причина спада численности - увеличение смертности в фрагментированном ландшафте.

5. Скорость и сила реакции грызунов на трансформацию ландшафта зависит от их экологических черт и специализации: виды-генералисты более инертны и менее реактивны, чем виды-специалисты.

6. Локальная экосистема демонстрирует гистерезис – сообщество грызунов до сих пор находится в состоянии депрессии, несмотря на рост пастбищной нагрузки и появление подходящих (но остающихся вакантными) местообитаний. Это одно из редких свидетельств, полученных в природе, разной скорости реакции биологических систем надорганизменного уровня в ответ на прямое и обратное воздействие внешнего фактора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Abramsky Z. Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert // *Oecologia*. – 1983. – V. 57. – № 3. P. – 328-332.
2. Abramsky Z. The role of habitat and productivity in structuring desert rodent communities // *Oikos*. – 1988. – V. 52. – № 1. 107-114.
3. Addink E. A., de Jong S. M., Davis S. A., Dubyanskiy V., Burdelov L. A., Leirs H. The use of high-resolution remote sensing for plague surveillance in Kazakhstan // *Remote Sensing of Environment*. – 2010. – V. 144. – № 3. – P. 674-681.
4. Adler P., Raff, D., Lauenroth, W. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation // *Oecologia*. – 2001. – V. 128. – № 4. – P. 465-479.
5. Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P. Principles of animal ecology. Saunders Company, 1949. – 837 p.
6. Andersen D. C. Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals // *The Quarterly Review of Biology*. – 1987. – V. 62. – № 3. – P. 261-286.
7. Asner G. P., Elmore A. J., Olander L. P., Martin R. E., Harris A. T. Grazing systems, ecosystem responses, and global change // *Annual Review of Environment and Resources*. – 2004. – № 29. – P. 261-299.
8. Banks S. C., Piggott M. P., Stow A. J., Taylor A. C. Sex and sociality in a disconnected world: a review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions // *Canadian Journal of Zoology*. – 2007. – V. 85. – № 10. – P. 1065-1079.
9. Beisner B. E., Haydon D. T., Cuddington, K. Alternative stable states in ecology // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2003. – V. 1. – № 7. – P. 376-382.
10. Berkes F., Hughes T. P., Steneck R. S., Wilson J. A., Bellwood D. R., Crona B., Nyström M. Globalization, roving bandits, and marine resources // *Science*. – 2006. – V. 311. – № 5767. – P. 1557-1558.
11. Berryman A. A., Kindlmann P. Population Systems: A General Introduction. Springer Science and Business Media B.V. – 2008. – 222 p.
12. Bierman S. M., Fairbairn J. P., Petty S. J., Elston D. A., Tidhar D., Lambin X. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.) // *The American Naturalist*. – 2006. – V. 167. – № 4. – P. 583-590.
13. Bock C. E., Bock J. H., Kenney W. R., Hawthorne V. M. Responses of birds, rodents, and vegetation to livestock exclosure in a semidesert grassland site // *Rangeland Ecology & Management*. – 1984. – V. 37. – № 3. – P. 239-242.

14. Boerlijst M. C., Oudman T., de Roos, A. M. Catastrophic collapse can occur without early warning: examples of silent catastrophes in structured ecological models // *PloS One*. – 2013. – V. 8. – № 4. – e62033.
15. Bond W. J. Keystone species. In: *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin. – 1994. – 237-253 pp.
16. Bonte D., van Dyck H., Bullock J. M. et al. Costs of dispersal // *Biological Reviews*. – 2012. – V. 87. – № 2. – P. 290-312.
17. Bowler D. E., Benton T. G. Variation in dispersal mortality and dispersal propensity among individuals: the effects of age, sex and resource availability // *Journal of Animal Ecology*. – 2009. – V. 78. – № 6. – P. 1234-1241.
18. Brinkert A., Hölzel N., Sidorova T. V., Kamp, J. Spontaneous steppe restoration on abandoned cropland in Kazakhstan: grazing affects successional pathways // *Biodiversity and Conservation*. – 2016. – V. 25. – № 12. – P. 2543-2561.
19. Briske D. D., Fuhlendorf S. D., Smeins F. E. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms // *Journal of Applied Ecology*. – 2003. – V. 40. – № 4. – P. 601-614.
20. Briske D. D., Illius A. W., Anderies J. M. Nonequilibrium ecology and resilience theory. In: *Rangeland systems*. Springer, Cham. – 2017. – 197-227 pp.
21. Brock W. A. Tipping points, abrupt opinion changes, and punctuated policy change. In: *Punctuated equilibrium and the dynamics of US environmental policy*. Yale University Press. – 2006. – 47-77 pp.
22. Brommer J. E., Pietianen H., Ahola K., Karell P., Karstinen, T., Kolunen H. The return of the vole cycle in southern Finland refutes the generality of the loss of cycles through ‘climatic forcing’ // *Global Change Biology*. – 2010. – V. 16. – № 2. – P. 577-586.
23. Brown J. H., Heske E. J. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild // *Science*. – 1990. – V. 250. – № 4988. – P. 1705-1707.
24. Brown J. H., Davidson, D. W., Reichman, O. J. An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants // *American Zoologist*. – 1979. – V. 19. – № 4. – P. 1129-1143.
25. Burns C. E., Collins S. L., Smith, M. D. Plant community response to loss of large herbivores: comparing consequences in a South African and a North American grassland // *Biodiversity and Conservation*. – 2009. – V. 18. – № 9. – P. 2327-2342.
26. Byrom A. E., Krebs C. J. Natal dispersal of juvenile arctic ground squirrels in the boreal forest // *Canadian Journal of Zoology*. – 1999. – V. 77. – № 7. – P. 1048-1059.

27. Caldwell M. M, Richards J. H., Johnson D.A., Nowak R.S., Dzuree R.S. Coping with herbivory: Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses // *Oecologia*. – 1981. – V. 50. – № 1. – P. 14-24.
28. Carpenter S. R., Brock, W. A. Rising variance: a leading indicator of ecological transition // *Ecology Letters*. – 2006. – V. 9. – № 3. – P. 311-318.
29. Carpenter S. R., Folke C. Ecology for transformation. *Trends in Ecology & Evolution*. – 2006. – V. 21. – № 6. – P. 309-315.
30. Chen N., Jayaprakash C., Yu K., Guttal V. Rising variability, not slowing down, as a leading indicator of a stochastically driven abrupt transition in a dryland ecosystem // *The American Naturalist*. – 2018. – V. 191. – № 1. – P. E1-E14.
31. Christensen P., Hörnfeldt B. Long-term decline of vole populations in northern Sweden: a test of the destructive sampling hypothesis // *Journal of Mammalogy*. – 2003. – V. 84. – № 4. – P. 1292-1299.
32. Christensen E. M., Harris D. J., Ernest S. M. Long-term community change through multiple rapid transitions in a desert rodent community // *Ecology*. – 2018. – V. 99. – № 7. – P. 1523-1529.
33. Clavel J., Julliard R., Devictor V. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2011. – V. 9. – № 4. – P. 222-228.
34. Clobert J., Ims R. A., Rousset F. Causes, mechanisms and consequences of dispersal. In: *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Academic Press. – 2004. – 307-335 pp.
35. Collie J. S., Richardson K., Steele J. H. Regime shifts: can ecological theory illuminate the mechanisms? // *Progress in Oceanography*. – 2004. – V. 60. – № 2-4. – P. 281-302.
36. Collins R. J., Barrett G.W. Effects of habitat fragmentation on meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) population dynamics in experiment landscape patches // *Landscape Ecology*. – 1997. – V. 12. – № 2. – P. 63-76.
37. Cornulier T., Yoccoz N. G., Bretagnolle V., Brommer J. E., Butet A., Ecke F., Huitu O. Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores // *Science*. – 2013. – V. 340. – № 6128. – P. 63-66.
38. Courchamp F., Berec L., Gascoigne J. *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford University Press. – 2008. – 272 p.
39. Curtin C. G., Kelt D. A., Frey T. C., Brown J. H. On the role of small mammals in mediating climatically driven vegetation change // *Ecology Letters*. – 2000. – V. 3. – № 4. – P. 309-317.
40. Dai L., Korolev K. S., Gore J. Slower recovery in space before collapse of connected populations // *Nature*. – 2013. – V. 496. – № 7445. – P. 355-358.

41. Dai L., Vorselen D., Korolev K. S., Gore J. Generic indicators for loss of resilience before a tipping point leading to population collapse // *Science*. – 2012. – V. 336. – № 6085. – P. 1175-1177.
42. Dakos V., Bascompte J. Critical slowing down as early warning for the onset of collapse in mutualistic communities // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2014. – V. 111. – № 49. – P. 17546-17551.
43. Dara A., Baumann M., Hölzel N., Hostert P., Kamp J., Müller D., Kuemmerle T. Post-Soviet Land-Use Change Affected Fire Regimes on the Eurasian Steppes // *Ecosystems*. – 2019.
44. Davidson A. D., Lightfoot, D. C. Interactive effects of keystone rodents on the structure of desert grassland arthropod communities // *Ecography*. – 2007. – V. 30. – № 4. – P. 515-525.
45. Davidson A. D., Lightfoot, D. C. Burrowing rodents increase landscape heterogeneity in a desert grassland // *Journal of Arid Environments*. – 2008. – V. 72. – № 7. – P. 1133-1145.
46. Davidson A. D., Lightfoot D. C., McIntyre J. L. Engineering rodents create key habitat for lizards // *Journal of Arid Environments*. – 2008. – V. 72. – № 12. – P. 2142-2149.
47. Davidson A. D., Ponce E., Lightfoot D. C., Fredrickson E. L., Brown J. H., Cruzado J., Ceballos G. Rapid response of a grassland ecosystem to an experimental manipulation of a keystone rodent and domestic livestock // *Ecology*. – 2010. – V. 91. – № 11. – P. 3189-3200.
48. Davis S., Calvet E. Fluctuating rodent populations and risk to humans from rodent-borne zoonoses // *Vector-Borne & Zoonotic Diseases*. – 2005. – V. 5. – № 4. – P. 305-314.
49. Davis S., Begon M., de Bruyn L., Ageyev V. S., Klassovskiy N. L., Pole S. B., Leirs H. Predictive thresholds for plague in Kazakhstan // *Science*. – 2004. – V. 304. – № 5671. – P. 736-738.
50. Devillard S., Bray Y. Assessing the effect on survival of natal dispersal using multistate capture–recapture models // *Ecology*. – 2009. – V. 90. – № 10. – P. 2902-2912.
51. deYoung B., Barange M., Beaugrand G., Harris R., Perry R. I., Scheffer M., Werner F. Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2008. – V. 23. – № 7. – P. 402-409.
52. Diamond J. Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. In: *Community Ecology*. New York: Harper & Row – 1986. – P. 3-22.
53. Dickman C. R. Rodent-ecosystem relationships: a review. Ecologically-based management of rodent pests // *ACIAR Monograph*. – 1999. – № 59. – P. 113-133.
54. Dubinin M., Lushechina A., Radeloff V. C. Climate, livestock, and vegetation: what drives fire increase in the arid ecosystems of southern Russia? // *Ecosystems*. – 2011. – V. 14. – № 4. – P. 547-562.
55. Eccard J. A., Walther R. B., Milton S. J. How livestock grazing affects vegetation structures and small mammal distribution in the semi-arid Karoo // *Journal of Arid Environments*. – 2000. – V. 46. – № 2. – P. 103-106.

56. Elmqvist T., Folke C., Nyström M. et al. Response diversity, ecosystem change, and resilience // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2003. – V. 1. – № 9. – P. 488-494.
57. Ernest S. M., Brown J. H. Delayed compensation for missing keystone species by colonization // *Science*. – 2001. – V. 292. – № 5514. – P. 101-104.
58. Evans M. J., Banks S. C., Driscoll D. A., Hicks A. J., Melbourne B. A., Davies K. F. Short- and long-term effects of habitat fragmentation differ but are predicted by response to the matrix // *Ecology*. – 2017. – V. 98. – № 3. – P. 807-819.
59. Ewers R. M., Didham R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation // *Biological Reviews*. – 2006. – V. 81. – № 1. – P. 117-142.
60. Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2003. – V. 34 – № 1. – P. 487–515.
61. Filbee-Dexter K., Scheibling R. E. Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems // *Marine Ecology Progress Series*. – 2014. – №. 495. – P. 1-25.
62. Fischer J., Lindenmayer D. B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis // *Global Ecology and Biogeography*. – 2007. – V. 16. – № 3. – P. 265-280.
63. Fischer S. F., Poschlod P., Beinlich B. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands // *Journal of Applied Ecology*. – 1996. – V. 33. – № 5. – P. 1206-1222.
64. Foley J. A., Coe M. T., Scheffer M., Wang G. Regime shifts in the Sahara and Sahel: interactions between ecological and climatic systems in Northern Africa // *Ecosystems*. – 2003. – V. 6. – № 6. – P. 524-532.
65. Foley J. A., deFries R., Asner G. P., Barford C., Bonan G., Carpenter S. R., Helkowski J. H. Global consequences of land use // *Science*. – 2005. – V. 309. – № 5734. – P. 570-574.
66. Folke C. Resilience: The emergence of a perspective for social–ecological systems analyses // *Global Environmental Change*. – 2006. – V. 16. – № 3. – P. 253-267.
67. Folke C., Carpenter S., Elmqvist T., Gunderson L., Holling C. S., Walker B. Resilience and sustainable development: building adaptive capacity in a world of transformations // *AMBIO: A Journal of the Human Environment*. – 2002. – V. 31. – № 5. – P. 437-441.
68. Folke C., Carpenter S., Walker B., Scheffer M., Chapin T., Rockström J. Resilience thinking: integrating resilience, adaptability and transformability // *Ecology and Society*. – 2010. – V. 15. – № 4. – P. 20.
69. Folke C., Carpenter S., Walker B., Scheffer M., Elmqvist T., Gunderson L., Holling C. S. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2004. – V. 35. – P. 557-581.

70. Fonseca C. R., Ganade G. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems // *Journal of Ecology*. – 2001. – V. 89. – № 1. – P. 118-125.
71. Forchhammer M. C., Stenseth N. C., Post E., Landvatn R. Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 1998. – V. 265. – № 1393. – P. 341-350.
72. Frank D. A., McNaughton S. J., Tracy B. F. The ecology of the earth's grazing ecosystems // *BioScience*. – 1998. – V. 48. – № 7. – P. 513-521.
73. Fu H., Wu X., Yang Z., Xu Y. Comparing of niche for rodent species in Alashan desert region of Inner Mongolia // *Chinese Journal of Zoology*. – 2004. – V. 39. – № 2. – P. 27-34.
74. Gascoigne J., Berec L., Gregory S., Courchamp F. Dangerously few liaisons: a review of mate-finding Allee effects // *Population Ecology*. – 2009. – V. 51. – № 3. – P. 355-372.
75. Gillson L., Hoffman M. T. Rangeland ecology in a changing world // *Science*. – 2007. – V. 315. – № 5808. – P. 53-54.
76. Gladwell, M. *The tipping point: How little things can make a big difference*. Little, Brown, Boston. – 2000. – 304 p.
77. Gore J., Youk H., van Oudenaarden A. Snowdrift game dynamics and facultative cheating in yeast // *Nature*. – 2009. – V. 459. – № 7244. – P. 253-256.
78. Gosz J. R., Waide R. B., Magnuson, J. J. Twenty-eight years of the US-LTER program: experience, results, and research questions. In: *Long-term ecological research*. Springer, Dordrecht. – 2010. – 59-74 pp.
79. Grant C. D. State-andtransition successional model for bauxite mining rehabilitation in the jarrah forest of Western Australia // *Restoration Ecology*. – 2006. – V. 14. – № 1. P. 28-37.
80. Gunderson L. H., Allen C. R., Holling C. S. *Foundations of ecological resilience*. Island Press. – 2012. – 496 p.
81. Guo Q. Effects of bannertail kangaroo rat mounds on small-scale plant community structure // *Oecologia*. – 1996. – V. 106. – № 2. – P. 247-256.
82. Guttal V., Jayaprakash, C. Changing skewness: an early warning signal of regime shifts in ecosystems // *Ecology Letters*. – 2008. – V. 11. – № 5. – P. 450-460.
83. Guttal V., Jayaprakash C. Spatial variance and spatial skewness: leading indicators of regime shifts in spatial ecological systems // *Theoretical Ecology*. – 2009. – V. 2. – № 1. – P. 3-12.
84. Hafner M. S. Density and diversity in Mojave Desert rodent and shrub communities // *The Journal of Animal Ecology*. – 1977. – V. 46. – № 3. – P. 925-938.
85. Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York. – 1999. – 328 p.
86. Hastings A., Wysham D. B. Regime shifts in ecological systems can occur with no warning // *Ecology Letters*. – 2010. – V. 13. – № 4. – P. 464-472.

87. Haussmann N. S. Soil movement by burrowing mammals: a review comparing excavation size and rate to body mass of excavators // *Progress in Physical Geography*. – 2017. – V. 41. – № 1. – P. 29-45.
88. Hayward B., Heske E. J., Painter C. W. Effects of livestock grazing on small mammals at a desert cienaga // *The Journal of Wildlife Management*. – 1997. – V. 61. – № 1. – P. 123-129.
89. Henden J. A., Ims R. A., Yoccoz N. G. Nonstationary spatio-temporal small rodent dynamics: evidence from long-term Norwegian fox bounty data // *Journal of Animal Ecology*. – 2009. – V. 78. – № 3. – P. 636-645.
90. Heske E. J., Brown J.H., Guo Q. Effects of kangaroo rat exclusion on vegetation structure and plant species diversity in the Chihuahuan Desert // *Oecologia*. – 1993. – V. 95. – № 4. – P. 520-524.
91. Heske E. J., Campbell M. Effects of an 11-year livestock exclosure on rodent and ant numbers in the Chihuahuan Desert, southeastern Arizona // *The Southwestern Naturalist*. – 1991. – V. 36. – № 1. – P. 89-93.
92. Hodgson D., McDonald J. L., Hosken D. J. What do you mean, ‘resilient’? *Trends in Ecology & Evolution*. – 2015. – V. 30. – № 9. – P. 503-506.
93. Hoffmann A., Zeller U. Influence of variations in land use intensity on species diversity and abundance of small mammals in the Nama Karoo, Namibia // *Belgian Journal of Zoology*. – 2005. – V. 135. – № 1. – P. 91-96.
94. Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems. // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1973. – V. 4. – № 1. – P. 1-23.
95. Holling C. S. Engineering resilience versus ecological resilience. In: *Engineering within ecological constraints*. National Academy, Washington, D.C., USA. – 1996. – 31-44 pp.
96. Hölzel N., Haub C., Ingelfinger, M. P., Otte A., Pilipenko V. N. The return of the steppe large-scale restoration of degraded land in southern Russia during the post-Soviet era // *Journal for Nature Conservation*. – 2002. – V. 10. – № 2. – P. 75-85.
97. Hooke R. L., Martín-Duque J. F., Pedraza J. Land transformation by humans: a review // *GSA Today*. – 2012. – V. 22. – № 12. – P. 4-10.
98. Hörnfeldt B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses // *Oikos*. – 2004. – V. 107. – № 2. – P. 376-392.
99. Huntly N., Inouye R. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms // *BioScience*. – 1988. – V. 38. – № 11. – P. 786-793.
100. Ims R. A., Andreassen H. P. Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds // *Nature*. – 2000. – V. 408. – № 6809. – P. 194-196.
101. Ims R. A., Henden J. A., Killengreen S. T. Collapsing population cycles // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2008. – V. 23. – № 2. – P. 79-86.

102. Johnson S. Plant animal relationships. In: The ecology of fynbos: diversity, scarcity and fire. Oxford University Press, Cape Town. – 1992. – 175-205 pp.
103. Jones A. L., Longland W. S. Effects of cattle grazing on salt desert rodent communities // The American Midland Naturalist. – 1999. – V. 141. – № 1. – P. 1-12.
104. Jones C. G., Lawton J. H., Shachak, M. Organisms as ecosystem engineers. In: Ecosystem management. Springer, New York, NY. – 1994. – 130-147 pp.
105. Jones Z. F., Bock C. E., Bock J. H. Rodent communities in a grazed and ungrazed Arizona grassland, and a model of habitat relationships among rodents in southwestern grass/shrublands // The American Midland Naturalist. – 2003. – V. 149. – № 2. – P. 384-395.
106. Kausrud K. L., Myserud A., Steen H., Vik J. O., Østbye E., Cazelles B., Stenseth N. C. Linking climate change to lemming cycles // Nature. – 2008. – V. 456. – № 7218. – P. 93-98.
107. Keesing F. Impacts of ungulates on the demography and diversity of small mammals in central Kenya // Oecologia. – 1998. – V. 116. – № 3. – P. 381-389.
108. Kerley G. I. Small mammal seed consumption in the Karoo, South Africa: further evidence for divergence in desert biotic processes // Oecologia. – 1992. – V. 89. – № 4. – P. 471-475.
109. Kerley G. I. H. Seed removal by rodents, birds and ants in the semi-arid Karoo, South Africa // Journal of Arid Environments. – 1991. – V. 20. – № 1. – P. 63-69.
110. Korpela K., Delgado M., Henttonen H., Korpimäki E., Koskela E., Ovaskainen O., Huitu O. Nonlinear effects of climate on boreal rodent dynamics: mild winters do not negate high-amplitude cycles // Global Change Biology. – 2013. – V. 19. № 3. – P. 697-710.
111. Krogh S. N., Zeisset M. S., Jackson E., Whitford W. G. Presence/absence of a keystone species as an indicator of rangeland health // Journal of Arid Environments. – 2002. – V. 50. – № 3. – P. 513-519.
112. Lade S. J., Tavoni A., Levin S. A., Schlüter M. Regime shifts in a social-ecological system // Theoretical Ecology. – 2013. – V. 6. – № 3. – P. 359-372.
113. Lawton J. H. (1994). What do species do in ecosystems? // Oikos. – 1994. – V. 71. – 367-374.
114. Lawton J. H., Jones C. G. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. In: Linking species & ecosystems. Springer, Boston, MA. – 1995. – 141-150 pp.
115. Leis S. A., Leslie D. M., Engle D. M., Fehmi J. S. Small mammals as indicators of short-term and long-term disturbance in mixed prairie // Environmental Monitoring and Assessment. – 2008. – V. 137. – № 1-3. – P. 75-84.
116. Levin S. A. Towards a science of ecological management // Conservation Ecology. – 1999. – V. 3. – № 2. – P. 6.

117. Ling S. D., Johnson C. R., Frusher S. D., Ridgway, K. R.. Overfishing reduces resilience of kelp beds to climate-driven catastrophic phase shift // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2009. – V. 106. – № 52. – P. 22341-22345.
118. Ling S. D., Scheibling R. E., Rassweiler A., Johnson C. R., Shears N., Connell S. D., Clemente S. Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2015. – V. 370. – № 1659. – P. 20130269.
119. Liu J., Dietz T., Carpenter S. R., Alberti M., Folke C., Moran E., Ostrom E. Complexity of coupled human and natural systems // *Science*. – 2007. – V. 317. – № 5844. – P. 1513-1516.
120. Lockwood J. A., Lockwood D. R. Catastrophe theory: a unified paradigm for rangeland ecosystem dynamics. *Rangeland Ecology & Management* // *Journal of Range Management Archives*. – 1993. – V. 46. – № 4. – P. 282-288.
121. Loeser M. R., Sisk T. D., Crews, T. E. Impact of grazing intensity during drought in an Arizona grassland // *Conservation Biology*. – 2007. – V. 21. – № 1. – P. 87-97.
122. MacGillivray, C. W., Grime, J. P., The Integrated Screening Programme (ISP) Team. Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events // *Functional Ecology*. – 1995. – V. 9. – № 4. – P. 640-649.
123. Mack R. N., Thompson J. N. Evolution in steppe with few large, hooved mammals // *The American Naturalist*. – 1982. – V. 119. – № 6. – P. 757-773.
124. Mack R. N., Simberloff D., Mark Lonsdale W., Evans H., Clout M., Bazzaz F. A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control // *Ecological Applications*. – 2000. – V. 10. – № 3. – P. 689-710.
125. Malo J. E., Suárez, F. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa // *Oecologia*. – 1995. – V. 104. – № 2. – P. 246-255.
126. May R. M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states // *Nature*. – 1977. – V. 269. – № 5628. – P. 471-477.
127. Mayer A. L., Rietkerk, M. The dynamic regime concept for ecosystem management and restoration // *BioScience*. – 2004. – V. 54. – № 11. – P. 1013-1020.
128. McCook L. J. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef // *Coral Reefs*. – 1999. – V. 18. – № 4. – P. 357-367.
129. McNaughton S. J., Ruess R. W., Seagle S. W. Large mammals and process dynamics in African ecosystems // *BioScience*. – 1988. – V. 38. – № 11. – P. 794-800.
130. Miller B., Ceballos G., Reading R. The prairie dog and biotic diversity // *Conservation Biology*. – 1994. – V. 8. – № 3. – P. 677-681.

131. Mills L. S., Soulé M. E., Doak D. F. The keystone-species concept in ecology and conservation // *BioScience*. – 1993. – V. 43. – № 4. – P. 219-224.
132. Milner-Gulland E. J., Bukreeva O. M., Coulson T., Lushchekina A. A., Kholodova M. V., Bekenov A. B., Grachev I. A. Conservation: Reproductive collapse in saiga antelope harems // *Nature*. – 2003. – V. 422. – № 6928. – P. 135.
133. Nyström M., Folke C., Moberg F. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2000. – V. 15. – № 10. – P. 413-417.
134. Oliver T. H., Heard M. S., Isaac N. J., Roy D. B., Procter D., Eigenbrod F., Proença V. Biodiversity and resilience of ecosystem functions // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2015. – V. 30. – № 11. – P. 673-684.
135. Paine R. T. A note on trophic complexity and community stability // *The American Naturalist*. – 1969. – V. 103. – № 929. – P. 91-93.
136. Pedro E., de Freitas T. R. O., Hartz S. M. The influence of fire and livestock grazing on the assemblage of non-flying small mammals in grassland-Araucaria Forest ecotones, southern Brazil // *Zoologia (Curitiba)*. – 2010. – V. 27. – № 4. – P. 533-540.
137. Pereira H. M., Leadley P. W., Proença V., Alkemade R., Scharlemann J. P., Fernandez-Manjarrés J. F., Chini L. Scenarios for global biodiversity in the 21st century // *Science*. – 2010. – V. 330. – № 6010. – P. 1496-1501.
138. Perretti C. T., Munch S. B. Regime shift indicators fail under noise levels commonly observed in ecological systems // *Ecological Applications*. – 2012. – V. 22. – № 6. – P. 1772-1779.
139. Pimm, S. L. The complexity and stability of ecosystems // *Nature*. – 1984. – V. 307. – № 5949. – P. 321-326.
140. Popov S. V., Tchabovsky A. V. Behaviour of *Meriones tamariscinus* in the wild // *Russian Journal of Zoology*. — 1998. — V. 77. — № 3. — P. 346–354.
141. Rands M. R., Adams W. M., Bennun L., Butchart S. H., Clements A., Coomes D., Sutherland W. J. Biodiversity conservation: challenges beyond 2010 // *Science*. – 2010. – V. 329. – № 5997. – P. 1298-1303.
142. Ratajczak Z., Carpenter S. R., Ives A. R., Kucharik C. J., Ramiadantsoa T., Stegner M. A., Turner M. G. Abrupt change in ecological systems: inference and diagnosis // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2018. – V. 33. – № 7. – P. 513-526.
143. Reijnders J., Davis S., Begon M., Heesterbeek J. A., Ageyev V. S., Leirs H. A curve of thresholds governs plague epizootics in Central Asia // *Ecology Letters*. – 2012. – V. 15. – № 6. – P. 554-560.
144. Robinson S., Milner-Gulland E. J. Political change and factors limiting numbers of wild and domestic ungulates in Kazakhstan // *Human Ecology*. – 2003. – V. 31. – № 1. – P. 87-110.

145. Rogovin K. A. Steppe expansion and changes in the structure of the rodent community in north-western Caspian region (Republic of Kalmykia, RF) // *Acta Zoologica Sinica*. – 2007. – V. 53. – № 1. – P. 29-43.
146. Rohde K. Nonequilibrium ecology. Cambridge University Press. – 2006. – 236 p.
147. Rosenstock S. S. Shrub-grassland small mammal and vegetation responses to rest from grazing // *Journal of Range Management*. – 1996. – V. 49. – № 3. – P. 199-203.
148. Saiko T., Zonn I. Europe's First Desert. In: *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World*. Springer. Netherlands. – 1997. – 141-144 pp.
149. Saitoh T., Cazelles B., Vik J. O., Viljugrein H., Stenseth N. C. Effects of regime shifts on the population dynamics of the grey-sided vole in Hokkaido, Japan // *Climate Research*. – 2006. – V. 32. – № 2. – P. 109-118.
150. Scheffer M., Carpenter S. R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2003. – V. 18. – № 12. – P. 648-656.
151. Scheffer M., Jeppesen E. Regime shifts in shallow lakes // *Ecosystems*. – 2007. – V. 10. – № 1. – P. 1-3.
152. Scheffer M., Bascompte J., Brock W. A., Brovkin V., Carpenter S. R., Dakos V., Sugihara G. Early-warning signals for critical transitions // *Nature*. – 2009. – V. 461. – № 7260. – P. 53-59.
153. Scheffer M., Carpenter S. R., Lenton T. M., Bascompte J., Brock W., Dakos V., Pascual, M. Anticipating critical transitions // *Science*. – 2012. – V. 338. – № 6105. – P. 344-348.
154. Scheffer M., Carpenter S., Foley J. A., Folke C., Walker, B. Catastrophic shifts in ecosystems // *Nature*. – 2001. – V. 413. – № 6856. – P. 591-596.
155. Schlueter M., Mcallister R. R., Arlinghaus R., Bunnefeld N., Eisenack K., Hoelker F., Stöven M. New horizons for managing the environment: A review of coupled social-ecological systems modeling // *Natural Resource Modeling*. – 2012. – V. 25. – № 1. – P. 219-272.
156. Schmidt N. M., Olsen H., Bildsøe M., Sluydts V., Leirs H. Effects of grazing intensity on small mammal population ecology in wet meadows // *Basic and Applied Ecology*. – 2005. – V. 6 – № 1. – P. 57-66.
157. Schmitz D. C., Simberloff D., Hofstetter R. H., Haller W., Sutton D. The ecological impact of nonindigenous plants. // *Strangers in paradise: Impact and management of nonindigenous species in Florida*, – 1997. – P. 39-61.
158. Shenbrot G. I., Krasnov B., Rogovin K. A. Spatial ecology of desert rodent communities. Springer, Berlin. – 1999. – 292 p.
159. Sherman P. W., Runge M. C. Demography of a population collapse: the northern Idaho ground squirrel (*Spermophilus brunneus brunneus*) // *Ecology*. – 2002. – V. 83. – № 10. – P. 2816-2831.

160. Sikes R. S., Gannon W. L. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research // *Journal of Mammalogy*. – 2011. – V. 92. – № 1. – P. 235-253.
161. Steele J. H. Regime shifts in marine ecosystems // *Ecological Applications*. – 1998. – № 8. – P. S33-S36.
162. Steneck R. S., Graham M. H., Bourque B. J., Corbett D., Erlandson J. M., Estes J. A., Tegner M. J. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future // *Environmental Conservation*. – 2002. – V. 29. – № 4. – P. 436-459.
163. Stenseth N. C., Leirs H., Skonhøft A., Davis S. A., Pech R. P., Andreassen H. P., Zhang Z. Mice, rats, and people: the bio-economics of agricultural rodent pests // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2003. – V. 1. – № 7. – P. 367-375.
164. Stephens P. A., Sutherland W. J., Freckleton R. P. What is the Allee effect? // *Oikos*. – 1999. – V. 87. – № 1. – P. 185-190.
165. Suding K. N., Hobbs R. J. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2009. – V. 24. – № 5. – P. 271-279.
166. Tabeni S., Ojeda, R. A. Ecology of the Monte Desert small mammals in disturbed and undisturbed habitats // *Journal of Arid Environments*. – 2005. – V. 63. – № 1. – P. 244-255.
167. Torre I. et al. Cattle grazing, raptor abundance and small mammal communities in Mediterranean grasslands // *Basic and Applied Ecology*. – 2007. – V. 8. – № 6. – P. 565-575.
168. Turchin P. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis. Princeton University Press. – 2003. – 456 p.
169. Valone T. J., Sauter P. Effects of long-term cattle enclosure on vegetation and rodents at a desertified arid grassland site // *Journal of Arid Environments*. – 2005. – V. 61. – № 1. – P. 161-170.
170. van de Koppel J., Rietkerk M., Weissing F. J. Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems // *Trends in Ecology & Evolution*. – 1997. – V. 12. – № 9. – P. 352-356.
171. van Nes E. H., Scheffer M. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift // *The American Naturalist*. – 2007. – V. 169. – № 6. – P. 738-747.
172. van Nes E. H., Arani B. M., Staal A., van der Bolt B., Flores B. M., Bathiany S., Scheffer M. What do you mean, 'tipping point'? // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2016. – V. 31. – № 12. – P. 902-904.
173. Vetter S. Rangelands at equilibrium and non-equilibrium: recent developments in the debate // *Journal of Arid Environments*. – 2005. – V. 62. – № 2. – P. 321-341.
174. Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J., Melillo J. M. Human domination of Earth's ecosystems // *Science*. – 1997. – V. 277. – № 5325. P. – 494-499.

175. Walker, B. Conserving biological diversity through ecosystem resilience // *Conservation Biology*. – 1995. – V. 9. – № 4. – P. 747-752.
176. Walker B. H. Biodiversity and ecological redundancy // *Conservation Biology*. – 1992. – V. 6. – № 1. – P. 18-23.
177. Walker B., Holling C. S., Carpenter S., Kinzig A. Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems // *Ecology and Society*. – 2004. – V. 9 – № 2. – P. 5
178. Wallace L. L. Comparative photosynthetic responses of big bluestem to clipping versus grazing // *Journal of Range Management*. – 1990. – № 43. – P. 58-61.
179. Weltzin J. F., Archer S., Heitschmidt R. K. Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna // *Ecology*. – 1997. – V. 78. – № 3. – P. 751-763.
180. West N. E., Provenza F. D., Johnson P. S., Owens M. K. Vegetation change after 13 years of live-stock grazing exclusion on sagebrush semidesert in west central Utah // *Rangeland Ecology & Management*. – 1984. – V. 37. – № 3. – P. 262-264.
181. Westoby M., Walker B., Noy-Meir I. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium // *Journal of Range Management*. – 1989. – V. 42. – № 4. – P. 266-274.
182. Wheeler H. C., Hik D. S. Arctic ground squirrels *Urocitellus parryii* as drivers and indicators of change in northern ecosystems // *Mammal Review*. – 2013. – V. 43. – № 3. – P. 238-255.
183. White R. P., Murray S., Rohweder M., Prince S. D., Thompson K. M. Pilot Analysis of Global Ecosystem: Grassland ecosystems. Washington, DC: World Resources Institute. – 2000. – 81 p.
184. Whittaker R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // *Ecological Monographs*. – 1960. – V. 30. – № 3. – P. 279-338.
185. Wissel C. A universal law of the characteristic return time near thresholds // *Oecologia*. – 1984. – V. 65. – № 1. – P. 101-107.
186. Wu X., Fu H. Fluctuations and patterns of desert rodent communities under human disturbance: fluctuating tendency and sensitive response of their population // *Frontiers of Biology in China*. – 2008. – V. 3. – № 1. – P. 89-100.
187. Wu J., Loucks O. L. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology // *The Quarterly Review of Biology*. – 1995. – V. 70. – № 4. – P. 439-466.
188. Yoshihara Y., Okuro T., Undarmaa J., Sasaki T., Takeuchi K. Are small rodents key promoters of ecosystem restoration in harsh environments? A case study of abandoned croplands on Mongolian grasslands // *Journal of Arid Environments*. – 2009. – V. 73. – № 3. – P. 364-368.
189. Zemmrich A., Manthey M., Zerbe S., Oyunchimeg D. Driving environmental factors and the role of grazing in grassland communities: a comparative study along an altitudinal gradient in Western Mongolia // *Journal of Arid Environments*. – 2010. – V. 74. – № 10. – P. 1271-1280.

190. Zweig C. L., Kitchens W. M. Multi-state succession in wetlands: a novel use of state and transition models // Ecology. – 2009. – V. 90. – № 7. – P. 1900-1909.

191. Абатуров, Б. Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. – № 10. – С. 1251-1271.

192. Абатуров Б. Д. Пастбищный тип функционирования степных и пустынных экосистем // Успехи современной биологии. – 2006. – Т. 126. – № 5. – С. 435-448.

193. Абатуров Б. Д., Кулакова Н. Ю. Роль выпаса животных и степных палов в круговороте азота и зольных элементов в степных пастбищных экосистемах // Аридные экосистемы. – 2010. – Т. 16. – № 42. – С.54-64.

194. Абатуров Б. Д., Соколов В. Е. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука. – 1984. – 286 с.

195. Аюшев В. А., Ванькаева Д. Н., Лазарева В. Г. Современное состояние черноземельских пастбищ Республики Калмыкия // Вестник Калмыцкого университета. – 2013. – Т 1. – № 17. – С. 32-33.

196. Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука. – 1977. – 355 с.

197. Бируля Н. Б. О природе факторов, ограничивающих численность малого суслика в ковыльных степях // Зоологический журнал. – 1941. – Т. 20. – № 1. – С. 135-154.

198. Белик В. П. Гнездовая фауна хищных птиц Калмыкии и ее трансформации в XX веке //Стрепет. – 2007. – Т. 5. – №. 1-2. – С. 30-38.

199. Букреева О. М., Лиджи-Гаряева Г. В. Массовая миграция и гибель общественных полевок (*Microtus socialis* Pallas, 1773) в Северо-Западном Прикаспии // Аридные экосистемы. – 2018. – Т. 24. – № 2 (75). – С. 82-88.

200. Быков А. В., Шабанова Н. П., Бухарева О. А. Особенности распространения и выживания общественных полевок в глинистой полупустыне Заволжья // Поволжский экологический журнал. – 2010. – № 2. – С. 133-141.

201. Варшавский С. Н. и др. Изменение видового состава грызунов в Северо-Западном Прикаспии под влиянием антропогенных факторов //Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70. – № 5. – С. 92-100.

202. Варшавский С. Н., Попов Н. В., Лавровский А. А., Шилов М. Н., Сурвилло А. В., Козакевич В. П., Викулина Е. А. Современное состояние ареала и численности малого суслика на Юго-Востоке европейской части СССР, в связи с антропогенным преобразованием ландшафтов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. – 1986. – Т. 91. – № 4. С. 10-20.

203. Виноградов Б.В. Современная динамика и экологическое прогнозирование природных условий Калмыкии // Проблемы освоения пустынь. – 1993. – № 1. – С. 29-37.

204. Виноградов Б. В., Капцов А. Н., Кулик К. Н. Прогнозирование динамики разбитых песков Черных земель Калмыкии по обучающей последовательности аэрокосмических снимков / Биота и природная среда Калмыкии. М. Элиста: ТОО «Коркис». – 1995. – С. 159-268.

205. Дементьев Г. П. Размножение хищных птиц и численность грызунов в северо-восточной Туркмении // Русский орнитологический журнал. – 2012. – Т. 21. – № 803. – С. 2477-4287.

206. Емельянов И. Г. Эколого-морфологическая характеристика и особенности динамики численности общественной полевки (*Microtus socialis* Pall., Mammalia, Cricetidae) в степной зоне Украины // Вестник зоологии. – 1979. – № 4. – С. 56-61.

207. Илюхин А. А., Варшавский Б. С., Тихомиров Э. Л. Особенности проявления эпизоотий чумы в Юго-Восточной части Прикаспийского Северно-Западного очага // Профилактика природноочаговых инфекций. Ставрополь. – 1983. – С. 75-76.

208. Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях М.: Изд-во ЛКИ. – 2008. – 416 с.

209. Касаткин М. В., Неронов В. В. Пространственная структура поселений и размножение общественной полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1773) при распространении пожаров в полупустыне // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2005. – Т. 110. – № 4. – С. 92-97.

210. Кузнецов В. А., Савинецкая Л. Е., Чабовский А. В. Динамика пастбищных экосистем юга Калмыкии: влияние изменения климата и антропогенной нагрузки // Успехи современной биологии. – 2011. – Т. 131. – № 5. – С. 560-565.

211. Матросов А. Н., Кузнецов А. А., Слудский А. А., Попов Н. В., Козлова Т. А., Голосовский С. М., Ерофеев А. В. Экологические особенности и эпизоотологическое значение общественной полевки в Прикаспийском песчаном очаге чумы // Поволжский экологический журнал. – 2003. – № 2. – С. 147-57.

212. Мяло Е. Г., Левит О. В. Современное состояние и тенденции развития растительного покрова Чёрных земель // Аридные экосистемы. – 1996. – Т. 2. – № 2-3. – С. 145-152.

213. Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М. – 1977. – С. 93–110.

214. Неронов В. В. Антропогенное остепнение пустынных пастбищ северо-западной части Прикаспийской низменности // Успехи современной биологии – 1998. – Т. 118. – № 5. – С. 597-612.

215. Неронов В. В. Динамика биоразнообразия аридных экосистем при естественном восстановлении (на примере Черных земель Калмыкии) // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 2006. – № 2. – С. 111-119.

216. Неронов В. В., Чабовский А. В., Александров Д. Ю., Касаткин М. В. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология. – 1997. – № 5. – С. 369-376.

217. Окулова Н. М. Нора малого суслика как консорция // Паразитология. – 2003. – Т. 37. – № 5. – С. 361-379.

218. Омаров К. З. Структура популяций и сообществ мелких млекопитающих в степных экосистемах Северо-Западного Прикаспия и Восточной Монголии // Аридные экосистемы. – 2017. – Т. 23. – № 2 (71). – С. 36-41.

219. Омаров К. З., Омаров Р. Р., Магомедов М. Ш. Состояние популяции и особенности питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) В Северо-Западном Прикаспии // Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2015. – № 58. – С. 15-18.

220. Опарин М. Л., Опарина О. С., Цветкова, А. А. Выпас как фактор трансформации наземных экосистем семиаридных регионов // Поволжский экологический журнал. – 2004. – Т. 2. – № 183. – С. 183-199.

221. Попов Н. В., Кузнецов А. А., Матросов А. Н., Корзун В. М., Вержуцкий Д. Б., Вершинин С. А., Герасименко Е. В. Эпизоотическая активность природных очагов чумы Российской Федерации в 2008–2017 гг. и прогноз на 2018 г. // Проблемы особо опасных инфекций. – 2018. – № 1. – С. 50-55.

222. Савинецкий А. Б., Шилова С. А. Некоторые стереотипы поведения и гнездования степного орла // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1986. – № 8. – С. 37-42.

223. Савинецкий А. Б., Шилова, С. А. Динамика численности степного орла (*Aquila rapax*) в Калмыкии // Зоологический журнал. – 1996. – Т. 75. – № 5. – С. 796-798.

224. Формозов А. Н. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц. География населения наземных животных и методы его изучения. Москва. Издательство Академии Наук СССР. – 1959. – С. 172–197.

225. Ходашова К. С. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.: Изд-во АН СССР. – 1960. – 130 с.

226. Шилова С. А., Абатуров Б. Д. Млекопитающие как биологический ресурс в природных экосистемах аридных регионов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2005. – Т. 110. – № 4. – С. 4-9.

227. Шилова С. А., Неронов В. В., Касаткин М. В., Савинецкая Л. Е., Чабовский А. В. Пожары на современном этапе развития полупустыни юга России: влияние на растительность и население грызунов // Успехи современной биологии – 2007. – Т. 127– № 4. – С. 372-386.
228. Шилова С. А., Савинецкая Л. Е., Неронов В. В. Динамика численности и биомассы малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pall., 1778) в пастбищных экосистемах Калмыкии за 28-ми летний период // Аридные экосистемы. – 2009. – Т. 15. – № 2. – С. 28-38.
229. Шилова С. А., Чабовский А. В., Исаев С. И., Неронов В. В. Динамика сообщества и популяций грызунов полупустынь Калмыкии в условиях снижения нагрузки на пастбища и увлажнения климата // Известия РАН. Серия биологическая. – 2000. – № 3. – С. 332-344.
230. Щипанов Н. А., Касаткин М. В. Общественная полевка (*Microtus socialis*) в измененном ландшафте Южного Дагестана: популяционный аспект выживания // Зоологический журнал. – 1996. – Т. 75 – № 9. – С. 1412-1426.