

Суркова Елена Николаевна

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

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии Наук

Научный руководитель: **Чабовский Андрей Всеволодович**

доктор биологических наук, заведующий лабораторией популяционной экологии, ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН)

Официальные оппоненты: **Захаров Владимир Михайлович**

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий лабораторией постнатального онтогенеза ФГБУН Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (ИБР РАН)

Новиков Евгений Анатольевич

доктор биологических наук, доцент, заведующий лабораторией структуры и динамики популяций животных ФГБУН Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ СО РАН)

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский педагогический государственный университет» (МПГУ), г. Москва

Защита диссертации состоится «__» _____ 2020 года в ___ час. ___ мин. на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел./факс: +7(495)952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sevin.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу vak.minobrnauki.gov.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2020 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета, к.б.н.

Елена Александровна Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности. 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 (state-and-transition) динамику в изменяющемся мире: при постепенном изменении условий система переходит в новый режим или состояние не плавно, а скачкообразно, когда внешнее воздействие достигает порога ее упругости, нарушая действие внутренних обратных связей. Исследование 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 и наиболее очевидная причина снижения упругости природных систем и как следствие – их скачкообразных неожиданных изменений.

Концепция нестационарной пороговой динамики надорганизменных систем пришла на смену представлениям о линейном характере их реакций на действие внешних факторов (концепция равновесной динамики) на рубеже XX и XXI веков. Господствующая до того парадигма равновесной динамики подразумевала, что существует лишь одно устойчивое состояние, вокруг которого колеблется и к которому стремится система, а постепенное изменение условий приводит к постепенному отклонению системы от точки равновесия. В противоположность этим взглядам теория нестационарной пороговой динамики предполагает наличие нескольких возможных 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 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. 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 очень 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 здесь 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, исследование долговременных эффектов изменения среды на динамику надорганизменных систем – это наиболее интересная и важная тема, как с точки зрения фундаментальной науки об экологической упругости, так и для практических целей управления экосистемами в изменяющемся мире.

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 нестационарная пороговая динамика сообщества 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 работы. 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.

Методология и методы исследования. Методология исследования основана на многолетнем непрерывном мониторинге сообщества и популяций грызунов пастбищных экосистем юга Калмыкии на сети стационарных трансектов, охватывающих широкий спектр местообитаний с использованием стандартизированных процедур учетов численности, распределения и демографических показателей. В работе использовался *анализ временных рядов* параметров популяций и сообществ и *сравнительный анализ* динамики разных видов на фоне изменения растительности и пастбищных нагрузок.

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.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является результатом многолетнего исследования, к которому автор присоединился в 2014 году и принимал активное участие во всех этапах работы, от сбора данных до публикации статей. Подготовка данных, анализ распределения нор грызунов и основных типов местообитаний, сравнительный анализ динамики популяций грызунов, интерпретация результатов и их обсуждение проведены диссертантом лично. Опубликованные по теме диссертации работы написаны при непосредственном участии автора, доля участия в подготовке которых составила около 70%.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов обеспечивается использованием стандартизированных процедур получения первичного материала и статистическим анализом большого массива данных с использованием общепризнанных методов анализа временных рядов. 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.

Структура и объем диссертации. Содержание диссертации изложено на 96 страницах машинописного текста. Диссертация состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов, списка литературы. Библиографический список содержит 230 источников, в том числе 190 – на иностранных языках. Текст проиллюстрирован 22 рисунками и 5 таблицами.

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, Г. 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».

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы, сформулированы цель и задачи, описаны научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

ГЛАВА 1. НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ В ИЗМЕНЯЮЩЕМСЯ МИРЕ

Нестационарная пороговая динамика надорганизменных систем характеризуется нелинейностью, наличием множества устойчивых состояний, с резкими переходами между ними при изменении внешних условий. Возникновение нестационарной динамики определяется упругостью – свойством системы сохранять режим функционирования в меняющихся условиях за счет действия внутренних обратных связей (Holling, 1973; Holling, 1996; Gunderson et al., 2009; Oliver et al., 2015). В главе рассматриваются возможные механизмы возникновения нестационарной динамики и индикаторы, позволяющие диагностировать приближающиеся переходы между устойчивыми состояниями. Приведены примеры нестационарной динамики, полученные как экспериментально, так и в природных условиях.

ГЛАВА 2. ДИНАМИКА ПАСТБИЩНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В главе представлен подробный обзор литературы по динамике пастбищных экосистем Земли. Описаны две модели функционирования пастбищных систем – традиционная сукцессионная модель и модель смены устойчивых состояний, разработанная в рамках неравновесной парадигмы в экологии. Сукцессионная модель подразумевает существование единственного состояния равновесия пастбищных экосистем, к которому они стремятся, а отклонения от него (в том числе при изменении пастбищной нагрузки) происходят постепенно. Модель смены устойчивых состояний предполагает несколько точек равновесия, между которыми возможны резкие переходы при изменении условий. В главе также рассмотрена ключевая роль грызунов в пастбищных экосистемах, приведен обзор работ по влиянию пастбищной нагрузки на динамику сообществ и популяций грызунов.

ГЛАВА 3. МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

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

В разделе рассматривается методология исследования пастбищных экосистем юга Калмыкии. Среди методических преимуществ отмечены долговременность, преемственность коллектива и стандартизированные методы работы, наличие временного и пространственного градиента условий, изучение экологически контрастных видов.

3.2 Район исследования

Исследования проводили на пастбищах юга Республики Калмыкии, в Черноземельском районе (45°28'40.3"N 45°16'22.0"E) в зоне полупустынь. Климат района резко-континентальный. В среднем выпадает 200-300 мм осадков в год. Территория района работ используется исключительно как пастбища и в последние годы как сенокосы. Основную часть поголовья скота составляют овцы.

3.3 Объекты исследования и особенности их экологии

В работе в основном используются данные о четырех фоновых видах грызунов – малом суслике (*Spermophilus pygmaeus*), полуденной (*Meriones meridianus*) и тамарисковой песчанках (*M. tamariscinus*) и общественной полевке (*Microtus socialis*), которые различаются степенью экологической специализации. Полуденная песчанка – экологический генералист в ряду исследуемых видов, основу её диеты составляют семена. 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 (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-хх гг. негативно сказались на распространении суслика и его

численности (Варшавский и др., 1986). Сокращение пастбищной нагрузки и зарастание песков в начале 1990-х не изменило негативного тренда динамики популяции малого суслика и лишь усугубило его: фактором, сдерживающим рост его популяции, стало распространение высокотравья (Шилова и др., 2000).

3.4 Сбор, подготовка и анализ данных

3.4.1 Сбор данных

3.4.1.1 Учеты численности и распределения грызунов

Учет грызунов проводили ежегодно по стандартной процедуре на 6 стационарных трансектах (два длиной 250 м и четыре – 500 м) в 1982 году и непрерывно с 1994 года. В 1997 году к учетным точкам добавили еще 2 трансекта (250 и 500 м). Ловушки Геро с трапиком (Карасева и др., 2008) выставляли каждые 5 м трансекта, открывали вечером и проверяли утром в течение 1 или 2 дней для 500- и 250-метровых трансектов, соответственно. Полученные первичные данные пересчитывали на 100 ловушко-суток как относительный показатель численности.

3.4.1.2 Процедура вскрытия

Для каждого отловленного 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.

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. 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 и определяли один из пяти, выделенных на основе геоботанических описаний, типов местообитаний.

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 – это давало нам наиболее длинный ряд данных из 25 лет (1994-2018). Мы заменяли нули во временных рядах минимальным значением численности, полученным для каждого вида за весь период учетов – 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 в пересчете на 100 ловушко-суток. Для анализа данные логарифмировали ($\ln N_t$).

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, на которых был зарегистрирован вид в общем наборе трансектов.

Для каждого года наблюдений рассчитывали альфа-, бета- и гамма-разнообразие (Whittaker, 1960) при помощи индекса разнообразия Шеннона.

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. 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 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. 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, $P < 0.05$). 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 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).

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ПАСТБИЩНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЮГА КАЛМЫКИИ

В связи с экстремальной пастбищной нагрузкой к концу 1980-х годов на юге Калмыкии образовалась антропогенная пустыня (Saiko, Zonn, 1997). Резкое снижение поголовья скота, вызванное социально-экономическими реформами в начале 1990-х годов, совпавшее по времени с климатическим циклом увлажнения (рис. 1), запустило процесс восстановления растительного покрова и зарастание песков, прежде всего за счет распространения дерновинных злаков. В итоге на опустыненных участках восстановилась не первоначальная растительность полупустыни, а возникла вторичная антропогенная степь (Неронов, 1998).

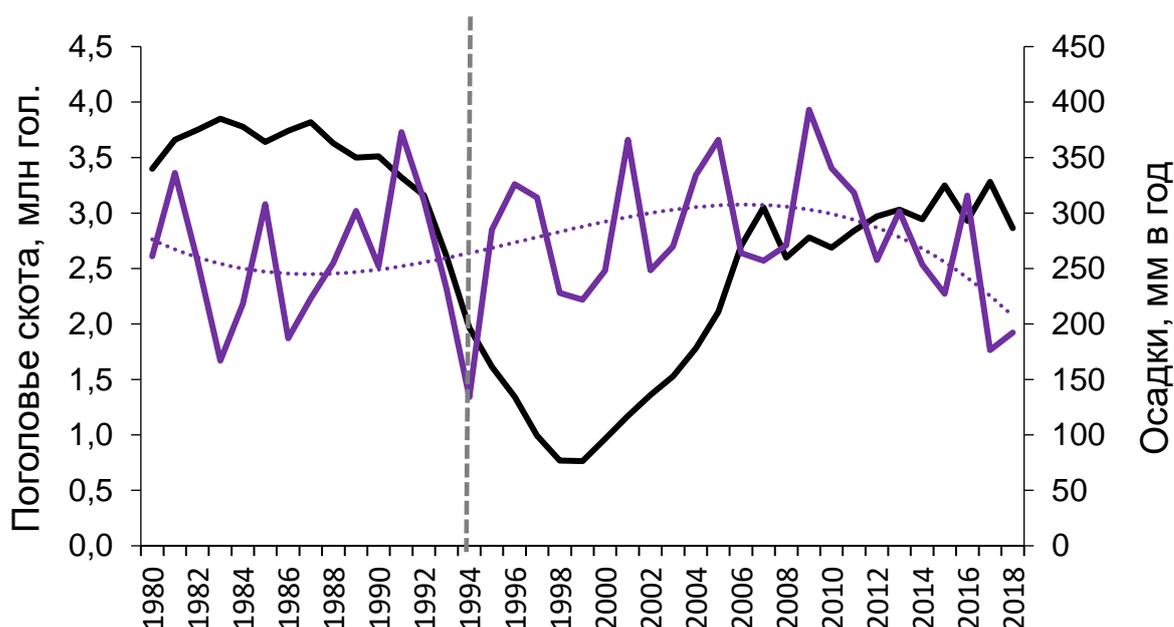


Рисунок 1 – Динамика поголовья скота (крупного рогатого скота, овец и коз в Республике Калмыкия, черным цветом) и годовых осадков (метеостанция Комсомольский, 55 км от стационара, фиолетовым цветом). Вертикальная пунктирная линия показывает начало наших непрерывных наблюдений.

По результатам анализа литературных данных и собственных наблюдений сделана схема трансформации ландшафта пастбищных экосистем юга Калмыкии в результате изменения пастбищных нагрузок и климата (рис. 2).

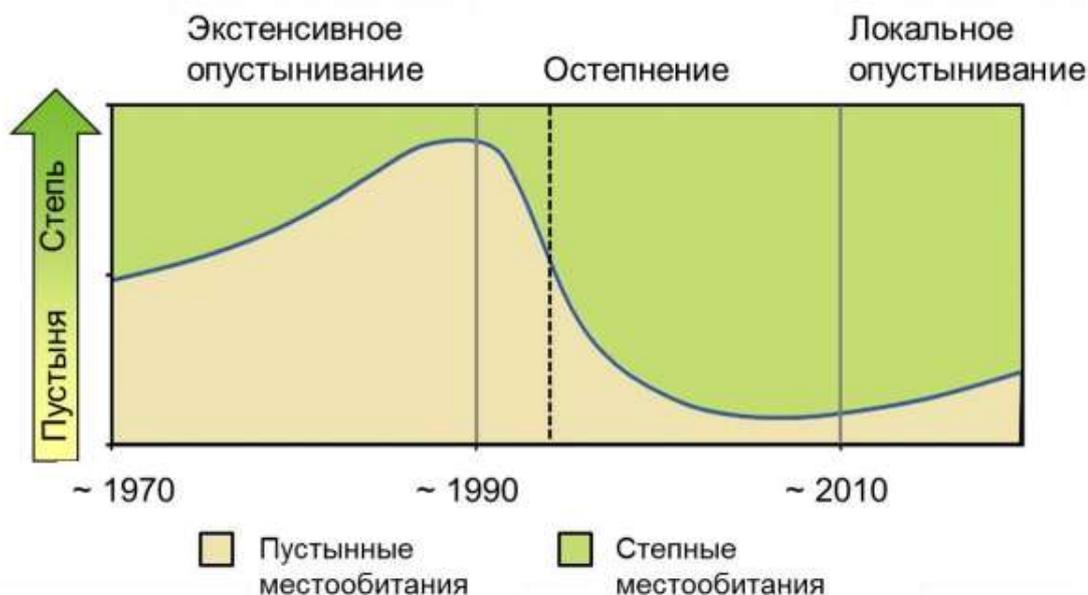


Рисунок 2 – Схема трансформации ландшафта на юге Калмыкии в результате изменений пастбищной нагрузки. Пунктирная линия обозначает начало ежегодных учетов численности грызунов. По: Виноградов, 1995; Неронов и др., 1997; Сайко, Зонн, 1997; Шилова и др., 2000; Hölzel et al., 2002; Dubinin et al., 2011; Smelansky, Tishkov, 2012; Tchabovsky et al., 2016.

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)

Распределение основных типов местообитаний существенно различается между периодами ($\chi^2 = 252.1$, $df = 4$, $P < 0.00001$). В период опустынивания преобладали полынно-злаковые местообитания. В «степной» период этот тип местообитаний вытеснили высокотравные сообщества с доминированием ковылей.

Структура и состав сообщества грызунов также принципиально изменились ($\chi^2 = 678.8$, $df = 3$, $P < 0.0001$, рис. 3). Наиболее распространенными видами в период опустынивания были *M. meridianus* и *S. pugnax*, чьи норы регистрировались в половине учтенных стометровок. В 2017 году доля стометровок, на которых встречались норы полуденной песчанки, сократилась вдвое, а норы малого суслика практически исчезли. 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 (рис. 3) увеличилось, очевидно за счет массового распространения общественной полевки.

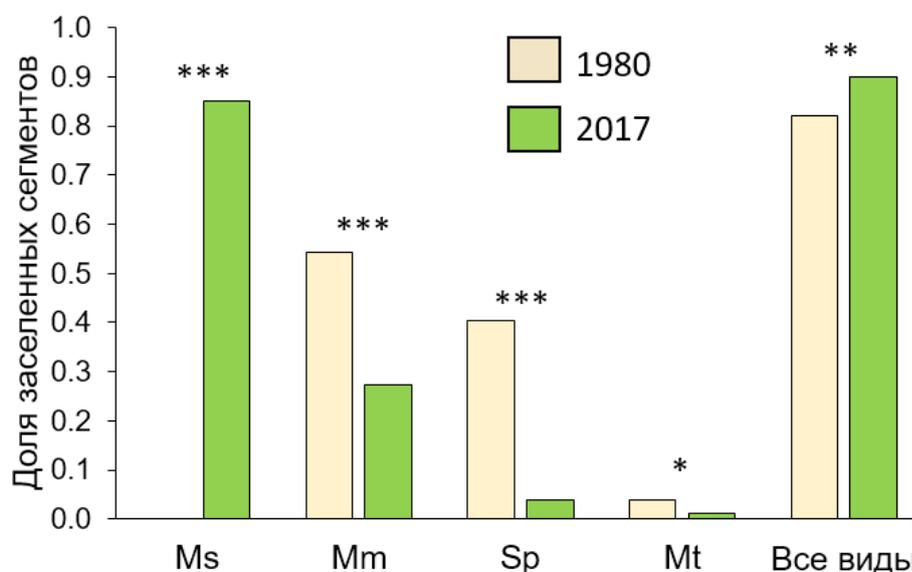


Рисунок 3 – Доля 100 м отрезков учетного маршрута с норами грызунов от общего количества учтенных стометровок в пустынный (1980) и степной (2017) периоды динамики ландшафта пастбищ юга Калмыкии по результатам учетов на радиальных трансектах. Ms – общественная полевка, Mm – полуденная песчанка, Sp – малый 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 (рис. 4). 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.

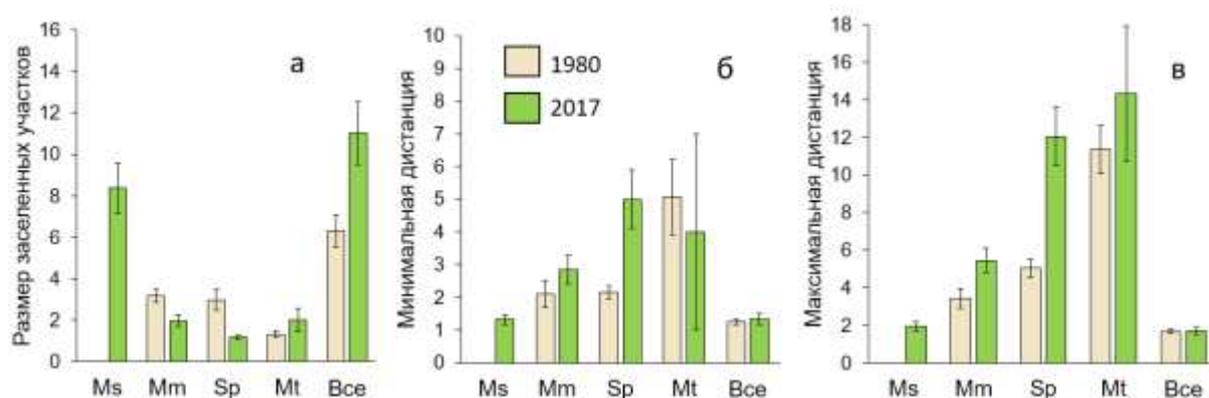


Рисунок 4 – Размер поселений грызунов(а), минимальная (б) и максимальная (в) дистанция между ними $\pm SE$ в период опустынивания (1980) и в степной период (2017) по результатам учетов на радиальных трансектах. Единицы измерения – количество стометровых отрезков учетного маршрута. Ms – общественная полевка, Mm – полуденная песчанка, Sp – малый суслик, Mt – тамарисковая песчанка, Все – все виды.

5.2 Динамика численности и разнообразия сообщества грызунов

Наибольшее видовое богатство и обилие грызунов (рис. 5) 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 годы – практически к полному коллапсу.

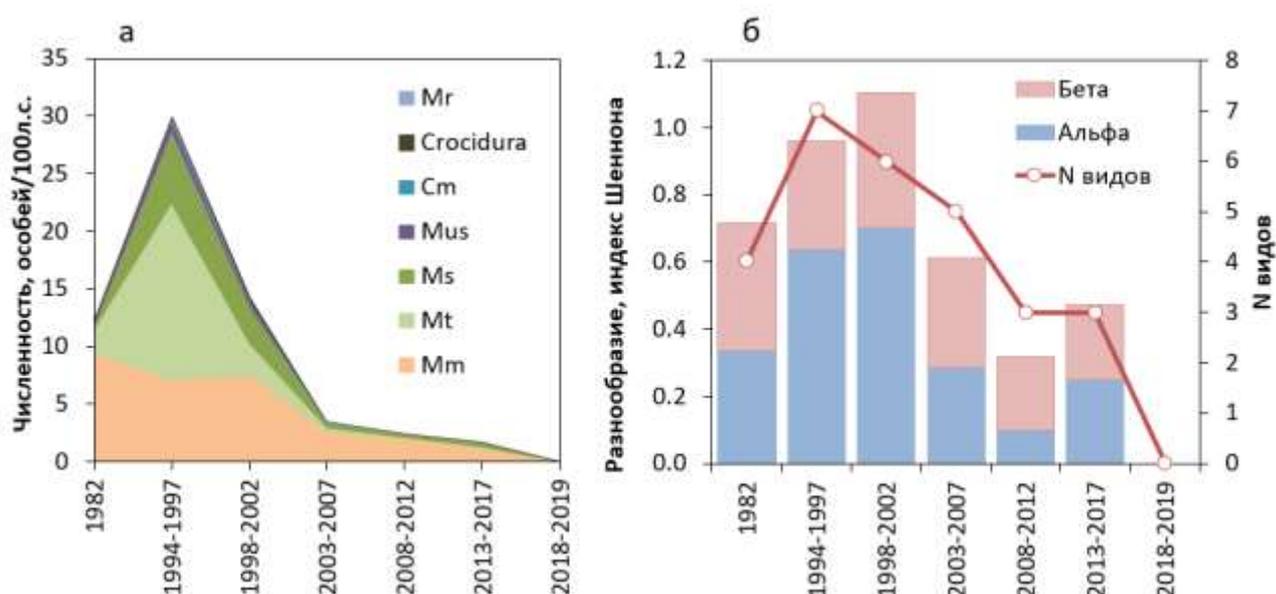


Рисунок 5 – Динамика численности (а) и разнообразия (б) сообщества грызунов по данным отловов ловушками Геро на сети из 8 стационарных учетных трансектов. Mr – восточноевропейская полевка, Crocidura – малая белозубка (не является грызуном, но относится к характерным представителям мелких млекопитающих), Cm – серый хомячок, Mus – домовая мышь, Ms – общественная полевка, Mt – тамарисковая песчанка, Mm – полуденная песчанка.

Фазовый график численности и разнообразия сообщества (рис. 6) отражает скачкообразную смену состояния 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). 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).

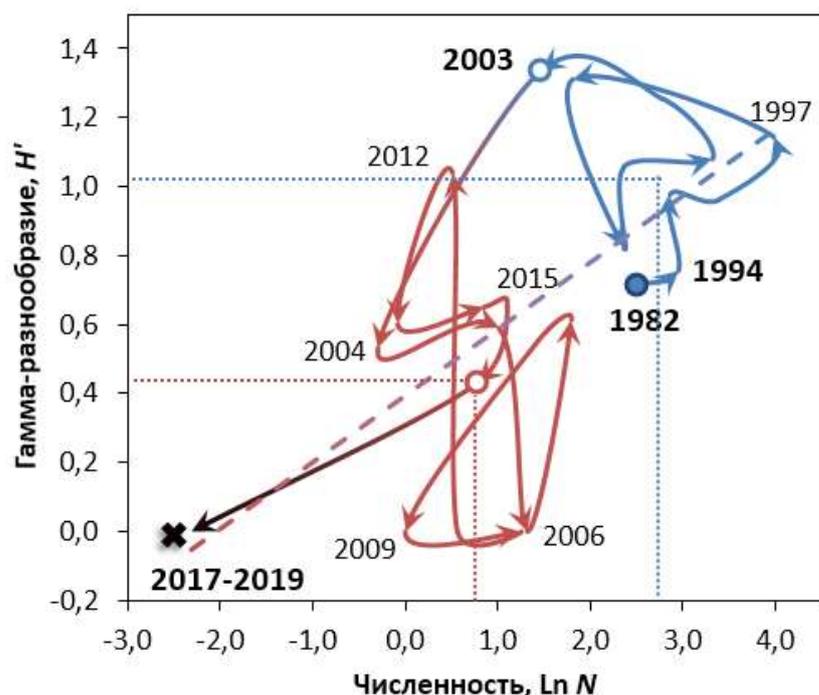


Рисунок 6 – Фазовый график численности сообщества и гамма-разнообразия грызунов по результатам отловов ловушками Геро на сети из 6 стационарных учетных трансектов. Пунктирными линиями отмечены средние многолетние значения обоих показателей для двух периодов (режимов) (их пересечение – центры аттракторов),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

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

Реакция грызунов на трансформацию ландшафта, вызванную снижением пастбищной нагрузки, видоспецифична и отражает экологические и биологические предпочтения видов. Паттерны динамики популяций полуденной и тамарисковой песчанок и общественной полевки (по данным учетов численности) имеет как ряд схожих черт, так и отличий. Для всех изученных видов грызунов была характерна нестационарная динамика с резкими переходами от устойчивого состояния высокой численности в состояние низкой численности и депрессии (рис. 7). Синхронность переходов у разных видов указывает на действие внешнего триггера, наиболее вероятно – экстремальные погодные условия.

Инертность и устойчивость полуденной песчанки в ответ на трансформацию ландшафта, которая выражается в длительных периодах устойчивых режимов динамики (более 10 лет) и низкой амплитуде изменений численности при смене режимов (не более, чем в 3.5 раз), хорошо коррелирует с ее оппортунизмом в выборе диеты и местообитаний. Тамарисковая песчанка – экологический специалист, что определяет ее высокую реактивность в ответ на изменение ландшафта. Устойчивые периоды динамики у нее были короткими (не более 5 лет), а амплитуда

изменений при смене режимов – высокой (падение численности в 7 раз). В динамике общественной полевки можно выделить период высокоамплитудных и низкоамплитудных циклов. В первом периоде колебания были столь высоки, что в годы пиков она становилась доминирующим видом. После перехода в режим низкоамплитудных циклов численность общественной полевки оставалась низкой и даже в годы пиков она не доминировала по численности.

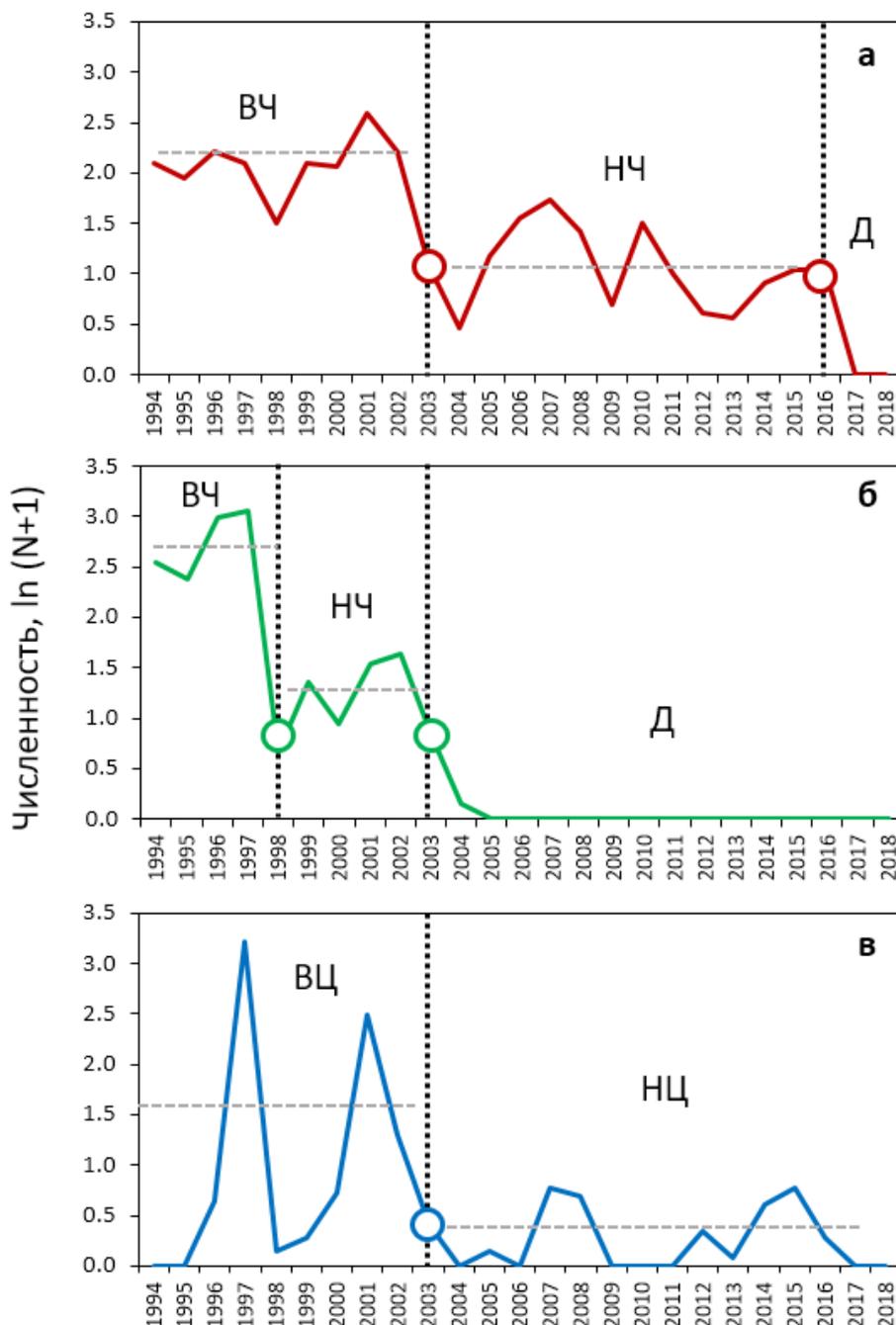


Рисунок 7 – Устойчивые периоды (режимы) популяционной динамики грызунов и переходы между ними по результатам отловов ловушками Геро на сети из 6 стационарных учетных трансектов: а – полуденной песчанки, б – тамарисковой песчанки, в – общественной полевки. ВЧ – режим высокой численности, НЧ – низкой численности, Д – депрессии, ВЦ – высокоамплитудных циклов, НЦ – низкоамплитудных циклов. Пустые кружки показывают переломные моменты – смену режимов динамики популяций.

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

В этой главе мы сосредоточились на популяционной динамике полуденной песчанки, поскольку длина устойчивых периодов динамики была достаточна для проведения анализа (Turchin, 2003).

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

Устойчивые режимы динамики обеспечиваются работой внутренних отрицательных обратных связей. Нарушение работы этого механизма приводит к потере устойчивости и переходу популяции в другое состояние.

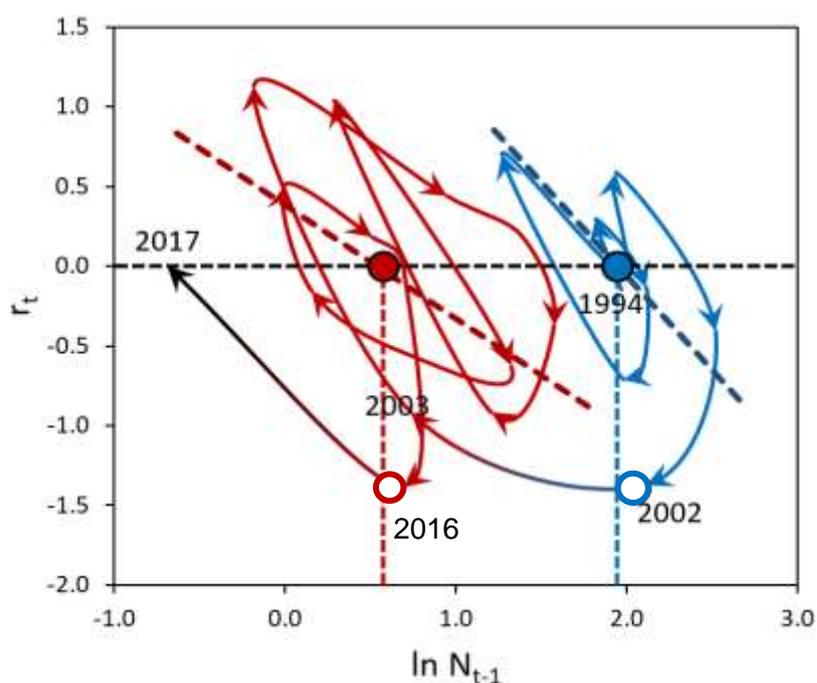


Рисунок 8 – Траектория динамики популяции полуденной песчанки в фазовом пространстве двух переменных: численности в предыдущий год ($\ln N_{t-1}$) и ее роста на следующий год (r_t). Синим цветом обозначен режим высокой численности, красным – низкой. Пересечения пунктирных линий показывают «точки равновесия» или «центры аттракторов»; переломные моменты в динамике показаны пустыми кружками. Линии регрессии (пунктир) показывают отрицательную связь между численностью и ее ростом на следующий год для каждого из устойчивых режимов.

В пределах каждого из устойчивых периодов динамики популяции полуденной песчанки, которые хорошо визуализируются на фазовом графике (рис. 8) действовала обратная связь между ростом популяции и ее численностью в предыдущий год ($r^2 = 0.48$, $F_{1,6} = 5.6$, $P = 0.056$ для периода низкой численности и $r^2 = 0.50$, $F_{1,10} = 10.1$, $P < 0.01$ для периода высокой численности, рис. 8). Очевидно, эта обратная связь была нарушена в 2003 г, когда за падением численности последовало ее дальнейшее сокращение, что и привело к переходу популяции в новое состояние

– режим низкой численности с восстановлением обратной связи плотностно-зависимой регуляции. Обратная плотностно-зависимая регуляция была подтверждена анализом частичной корреляции и авторегрессионной моделью динамики численности на детрендированных (очищенных от влияния внешних факторов) данных.

После перехода популяции в режим низкой численности значительно увеличились межгодовые колебания (оцененные по дисперсии) как самой численности, так и ее роста, а распределение песчанок по местообитаниям стало менее равномерным. Резкое повышение пространственно-временной изменчивости популяционных показателей могло быть предвестником приближающегося коллапса, который действительно наступил в 2017 г.

7.2 Непосредственные причины спада численности

Мы изучили динамику демографических показателей полуденной песчанки и сравнили их значения в период высокой и низкой численности для того, чтобы выяснить непосредственные причины и механизмы краха популяции. Популяционный коллапс мог быть обусловлен либо снижением рождаемости, либо повышением смертности, либо сочетанием этих механизмов.

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 ($F_{1,20} = 0.19 - 1.20$, $P > 0.3$, рис. 9, а-г). Напротив, соотношение полов сдвинулось в сторону преобладания самок ($F_{1,21} = 10.23$, $P = 0.004$): если в период высокой численности оно было практически равным, то в период низкой численности самок было в 2 раза больше.

Таким образом, показатели репродуктивной активности полуденной песчанки сохраняли стабильность на протяжении всего временного ряда, т.е. качество сохранившихся в процессе остепнения пустынных местообитаний обеспечивало нормальное размножение. Наиболее вероятной причиной скачкообразного перехода в состояние низкой численности популяции была повышенная смертность, особенно самцов как наиболее подвижного пола у млекопитающих при перемещениях между фрагментированными и изолированными пустынными местообитаниями. Сдвиг соотношения полов в сторону преобладания самок косвенно подтверждает предположения о фрагментации и потере связанности пустынных местообитаний в результате остепнения как основной причины краха численности полуденной песчанки.

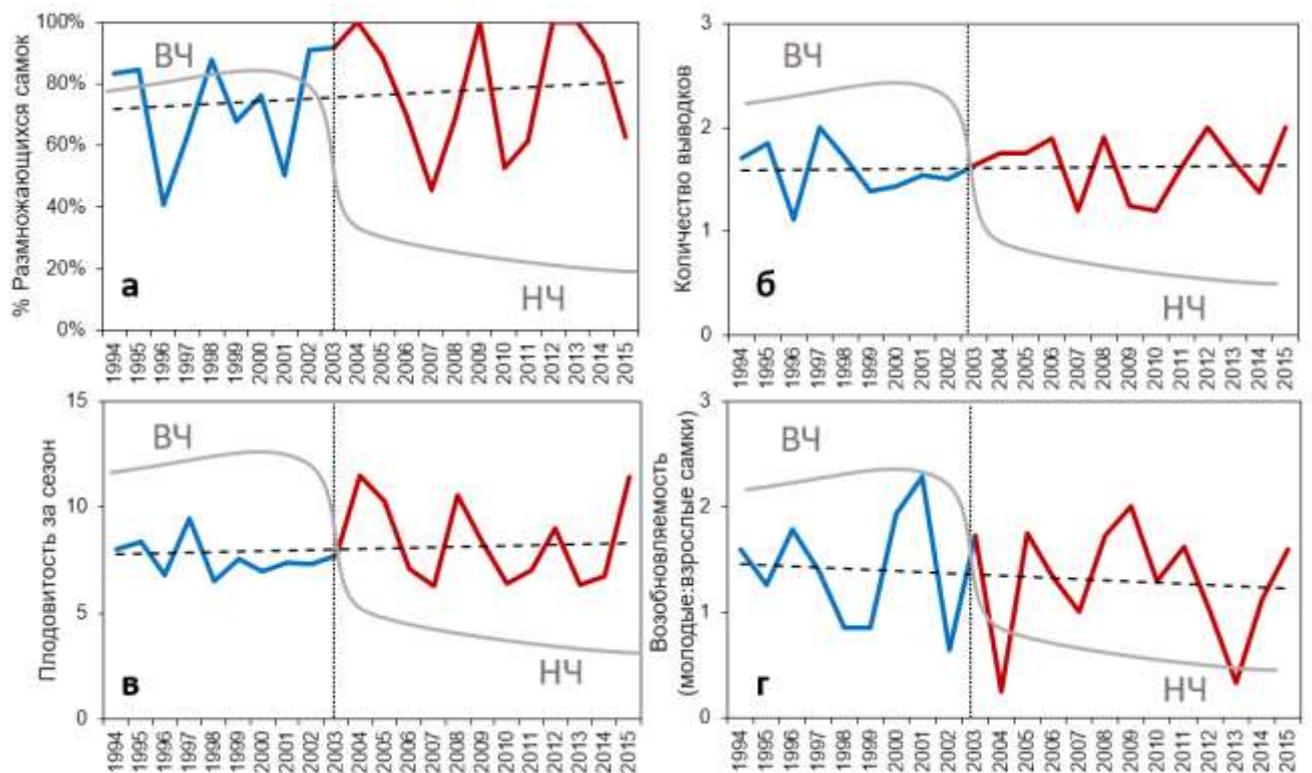


Рисунок 9 – Параметры размножения полуденной песчанки. Вертикальная пунктирная линия разделяет устойчивые режимы динамики (ВЧ – режим высокой численности, НЧ – режим низкой численности). Серая линия показывает скачкообразный тренд численности В 2016 году выборка недостаточна, с 2017 года полуденные песчанки в отловах отсутствуют.

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

8.1 Динамика сообщества грызунов на фоне изменения ландшафта пастбищных экосистем

В результате сокращения пастбищной нагрузки, возможно, в сочетании с увлажнением климата в середине 1990-х годов количество исходных полупустынных местообитаний на юге Калмыкии сократилось к нынешнему времени почти вдвое 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.

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 (Шилова и др. 2000). Анализ многолетних данных показал, что период «процветания» сообщества продолжался почти

10 лет, несмотря на дальнейшее распространение степных (наиболее бедных грызунами) и сокращение пустынных 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.

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).

Обеднение сообщества могло запустить каскадные эффекты по типу положительных обратных связей, еще больше снижая его устойчивость и способность к восстановлению. Например, исчезновение ключевого вида пастбищ юга Калмыкии – малого суслика, могло снизить связанность других популяций грызунов, которые используют его норы в качестве убежищ. Сокращение численности семеноядов (полуденной песчанки) могло стимулировать неблагоприятное для них развитие высокотравной растительности (Brown, Heske 1990; Heske et al., 1993).

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). 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.

При сходстве общих паттернов нестационарной пороговой динамики у тамарисковой и полуденной песчанок ее характеристики, а именно: длительность режимов, амплитуда переходов между ними и, в целом, устойчивость видов к изменению среды – различаются. Эти различия согласуются с экологической специализацией видов, которая, теоретически, определяет уровень экологической упругости вида в ответ на изменения среды, в том числе при фрагментации и изоляции местообитаний (Ewers, Didham, 2006). Действительно, более специализированная тамарисковая песчанка быстро и сильно реагировала на остепнение, тогда как менее специализированная полуденная песчанка проявляла инертность в ответ на изменения ландшафта. Способность популяции к восстановлению исходного состояния после внешнего неблагоприятного воздействия (устойчивость) определяется сочетанием силы воздействия и внутренней упругостью, как было показано в экспериментах с дрожжами (Dai et al., 2012). Для тамарисковой и полуденной песчанок внешнее воздействие (остепнение ландшафта) было одинаковым по силе, тогда как упругость популяций этих двух видов исходно различалась в силу их экологических особенностей.

До начала 1990-х годов общественная полевка была очень редкой 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. Более существенным может быть влияние погодных условий, поскольку ее размножение определяется доступностью влажных зеленых кормов (Абатуров, 2005).

8.3 Причины и механизмы нестационарной динамики и краха популяций грызунов

Непосредственные причины поддержания 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.

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).

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. 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). Сокращение пустынных местообитаний в начале 1990-х годов до определенного порогового значения могло поддерживать устойчивое существование популяций грызунов, дальнейшее запороговое остепнение привело к их коллапсу. На обратном пути из «степи» в «пустыню» этот порог, необходимый для нормального функционирования популяций, может находиться значительно выше, и потребуется значительно больше времени, чтобы распространение пустынных местообитаний в результате перевыпаса достигло предела, когда их заселение станет возможно. 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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых изданиях из списка ВАК

1. 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.

3. **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.

Публикации в других изданиях и сборниках материалов конференций

1. Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Ovchinnikova N.L., **Surkova E.N.**, Shilova S.A. Long-term rodent population dynamics under varying grazing impact in the rangelands of southern Russia //

14th International Conference on Rodent Biology “Rodens et Spatium” (Lisbon, Portugal, 28 July-02 August). Book of Abstracts. – 2014. – P. 88.

2. 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.

3. **Суркова Е.Н.**, Савинецкая Л.Е., Овчинникова Н.Л., Кшнясев И.А., Чабовский А.В. Пороговая динамика популяции полуденной песчанки на фоне изменения пастбищных нагрузок // X Съезд Териологического общества при РАН «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 1-5 февраля). – 2016. – С. 411.

4. Tchabovsky A., **Surkova E.**, Savinetskaya L., Ovchinnikova N. Species-specific response of desert rodents to human-induced landscape change from desert to steppe // 15th International Conference on Rodent Biology “Rodens et Spatium” (Olomouc, Czech Republic, 25-29 July). Book of Abstracts. – 2016. – P. 101.

5. **Суркова Е.Н.**, Савинецкая Л.Е., Овчинникова Н.Л., Чабовский А.В. Многолетняя динамика численности тамарисковой песчанки в условиях антропогенной трансформации ландшафта / II Международная научная конференция «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика И.А. Шилова (Томск, 10–14 октября 2016 г.) // Принципы экологии. – 2016. – Т. 5. – № 3. – С. 1–168.

6. **Суркова Е.Н.**, Савинецкая Л.Е., Овчинникова Н.Л., Чабовский А.В. Видовая специфика реакции грызунов на антропогенное остепнение пастбищных экосистем Калмыкии // Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных (Пенза, 15-18 ноября 2016 г.). Материалы конференции. – 2016. – С. 96.

7. **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. II Международная конференция, посвященная памяти выдающегося натуралиста и путешественника Н.А. Зарудного (Оренбург, 09-13 октября 2017 г.). Материалы конференции. – 2017. – С. 343-347.

8. **Surkova E. N.**, Savinetskaya L. E., Ovchinnikova N. L., Tchabovsky A. V. Changes in rodent burrow abundance and distribution in grazing ecosystems of southern Russia under human-induced landscape transformation from the desert to steppe // 6th International Conference of Rodent Biology and Management & 16th Rodens et Spatium (Potsdam, Germany, 3-7 September 2018). Book of Abstracts. – 2018. – P. 163.

9. Tchabovsky A., Savinetskaya L., **Surkova E.** Breeding versus survival: proximal causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent // 6th International Conference of Rodent Biology and Management & 16th Rodens et Spatium. (Potsdam, Germany, 3-7 September 2018) – 2018. – P. 113.

10. **Суркова Е.Н.**, Неронов В.В., Чабовский А.В. 2018. Влияние изменений пастбищной нагрузки на многолетнюю динамику растительности пастбищ Калмыкии // Антропогенная трансформация природной среды. Материалы международной школы-семинара молодых ученых памяти Н. Ф. Реймерса и Ф. Р. Штильмарка (14–16 ноября 2018 г.) / под ред. С. А. Бузмакова; Пермский государственный национальный исследовательский университет. – 2018. – С. 223.

11. **Суркова Е. Н.** Сравнительный анализ обилия и распределения нор грызунов в пустынный и степной периоды на юге Калмыкии. Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). – 2019. – С. 621-622.