

УДК 599.32; 574.42; 574.34

ЧЕРЕЗ КРАХ К ВОЗРОЖДЕНИЮ: НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГРЫЗУНОВ В НОВЫЙ ЦИКЛ ОПУСТЫНИВАНИЯ В КАЛМЫКИИ

© 2024 г. Е. Н. Суркова^а, Л. Е. Савинецкая^а, А. В. Чабовский^{а,*}

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: tiusha2@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2024 г.

После доработки 16.04.2024 г.

Принята к публикации 23.04.2024 г.

Естественные пастбища полупустынь Калмыкии в течение последних ста лет испытывают антропогенную нагрузку разной интенсивности. Быстрое и значительное сокращение поголовья скота в 90-х гг. 20-го века привело к восстановлению пастбищ и переходу их функционирования из “пустынного” в “степной” режим. С конца первого десятилетия 21-го века здесь развиваются процессы нового опустынивания, вызванные ростом пастбищной нагрузки и засухами. Рост поголовья скота обусловил быстрое снижение проективного покрытия, но только через несколько лет произошла резкая смена видового состава растений со “степного” на “пустынный”. На фоне усиливающегося опустынивания сообщество грызунов сначала потерпело крах, а затем возродилось. По всей видимости, крах — это запоздалая реакция на предшествующее опустыниванию остепнение пастбищ, что привело к сокращению численности пустынных видов и обеднению сообщества, затормозив тем самым его возрождение при новом цикле опустынивания. Таким образом, и растительный покров, и сообщество грызунов демонстрировали нестационарную динамику со сменой режимов и запаздыванием реакции (инертностью) в ответ на опустынивание ландшафта.

Ключевые слова: пастбищные экосистемы, растительный покров, гистерезис, перевыпас, динамика численности

DOI: 10.31857/S0044513424040094, EDN: UXTTIK

Естественные пастбища — широко распространенные высоко динамичные наземные экосистемы, функционирование которых определяется пастбищной нагрузкой, пожарами, засухами и другими экстремальными погодными явлениями (White et al., 2000). Пастбищные экосистемы чрезвычайно уязвимы и чувствительны к действию внешних факторов, в том числе антропогенному прессу. Для них характерно неустойчивое равновесие, и они легко переходят из одного относительно устойчивого состояния в другое, часто скачкообразно, демонстрируя нелинейную нестационарную динамику (Westoby et al., 1989; Frank et al., 1998; Briske et al., 2003; Asner et al., 2004).

Пастбища засушливых регионов наиболее подвержены процессам деградации, связанным в первую очередь с сельскохозяйственной деятельностью человека. В частности, перевыпас скота и смена практики природопользования в середине прошлого века привели к тому, что в 1980-х гг. на юге Калмыкии сформировалась единственная в Европе антропогенная пустыня (Saiko, Zonn, 1997).

Однако в 1990-е гг. в результате значительного сокращения поголовья растительность начала быстро восстанавливаться (Неронов и др., 1997; Шилова и др., 2000; Hölzel et al., 2002; Rogovin, 2007). Уже к середине первого десятилетия 21-го века здесь сформировалась вторичная антропогенная высокопродуктивная степь с доминированием дерновинных злаков (Dubinin et al., 2011; Smelansky, Tishkov, 2012). К началу 2010-х гг. поголовье скота выросло практически до уровня советских времен, запустив новый цикл опустынивания (Tchabovsky et al., 2019; Суркова и др., 2022).

Грызуны — ключевой компонент пастбищных экосистем — реагировали на трансформацию ландшафта с пустынного на степной изменениями в распространении и численности в соответствии со своими экологическими предпочтениями (Шилова и др., 2000; Rogovin, 2007; Surkova et al., 2019). При этом отдельные виды и сообщество в целом реагировали на изменение ландшафта с запозданием, демонстрируя инертность и пороговую динамику с отложенными по времени сменами режимов

(Шилова и др., 2000). Например, сокращение численности популяции полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) – пустынного грызуна-псаммофила – произошло скачкообразно и лишь спустя 10 лет после начала остепнения ландшафта (Tchabovsky et al., 2016). В этой статье, анализируя динамику растительности и сообщества грызунов пастбищ Калмыкии, мы отвечаем на вопрос, как реагируют грызуны на развитие нового процесса опустынивания и есть ли запаздывание в их ответе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований

Работа проведена в Республике Калмыкия в окрестностях поселка Ачинеры (Черноземельский р-н). Район исследования расположен в пределах полупустынного геоэктона, на границе зоны сухих степей и полупустынь (Неронов, Александров, 2004). Полупустынные экотоны особенно чувствительны к изменениям внешних условий и демонстрируют флуктуирующий тип динамики (Неронов, 2006, 2008).

Процедура учетов

С начала исследований в 1994 и по 2023 г. учеты грызунов проводили ежегодно осенью на шести стационарных линиях ловушек (250 или 500 м, 50–100 ловушек через 5 м соответственно), расположенных в разных местообитаниях:

- посадки кандыма по бугристым закрепленным пескам;
- вейниковые сообщества по бугристым пескам;
- злаково-полынная полупустыня на супесчаных почвах;
- полынный край такыра;
- песчаннополынно-разнотравные сообщества в массиве закрепленных песков;
- заросли тамариска по грядовым пескам.

Сеть ключевых участков формировали таким образом, чтобы максимально охватить спектр возможных местообитаний грызунов. В результате развития процессов остепнения и повсеместного распространения дерновинных злаков, а также связанным с этим повышением частоты возникновения пожаров исходные различия между местообитаниями сгладились к середине первого десятилетия 21-го века, произошла гомогенизация растительного покрова (Неронов, 2006; Шилова и др., 2007).

С 1994 г. по 2017 г. грызунов отлавливали с помощью давилок Геро (приманка – смоченный в нерафинированном подсолнечном масле хлеб), а с 2018 г. – в сетчатые живоловки конструкции

Щипанова (1987) (приманка – семена подсолнечника). Учеты проводили в течение двух ночей с одной проверкой утром при использовании давилок и двумя проверками в первой половине ночи при использовании живоловок. При повторном отлове зверька в живоловку его не включали в учет. Анализ показал высокую сопоставимость результатов учетов давилками и живоловками (Tchabovsky et al., 2023). Для сравнения сообщества с прошлым периодом опустынивания в 1980-х гг. мы использовали данные учетов 1982 г., которые проводили в тех же местообитаниях (Шилова и др., 2000). Наши методы учета грызунов охватывают широкий спектр видов, обитающих на пастбищах, однако эти методы не пригодны для отлова обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*), которая ведет преимущественно подземный образ жизни, мало го суслика (*Spermophilus pygmaeus*) и тушканчиков. Подробности методики стационарных учетов грызунов описаны в других работах (Tchabovsky et al., 2016, 2019).

Растительность описывали начиная с 2003 г. (за исключением 2005, 2006 и 2008 гг.) на площадках (рамках) 1 м², закладываемых в начале, середине и конце каждой линии ловушек. Для каждой площадки определяли видовой состав растений и структурные характеристики растительности: проективное покрытие, среднюю и максимальную высоту. В случае если определение растения до вида было невозможно, определяли род.

Исследуемые показатели и анализ

Для оценки относительного обилия растений разных видов подсчитывали относительную встречаемость каждого вида как долю его встреч от общего количества встреч всех видов на всех учетных площадках на всех линиях. Для анализа динамики сообщества виды, характеризующие разные стадии пастбищной дигрессии, объединяли в экологические группы на основе уже разработанной классификации для пастбищных экосистем Калмыкии (Неронов и др., 1997). Использовали следующие наиболее характерные группы растений: сорно-пасквальные однолетники и эфемеры (*Heliotropium ellipticum* и *Tribulus terrestris*) – индикаторы перевыпаса и опустынивания, псаммофильное разнотравье (*Achillea micrantha*, *Artemisia scoparia*, *Centaurea* sp., *Euphorbia seguieriana*), характерное для средних стадий остепнения ранее опустыненных участков, и многолетние дерновинные злаки (*Agropyron fragile*, *Stipa* sp.), характерные для продвинутых стадий восстановительной сукцессии остепненных пастбищ. В качестве показателя относительного обилия выделенных экологических групп растений мы использовали суммарное обилие характерных видов каждой группы относительно суммарного обилия всех трех групп. Видовое богатство растений

оценивали по количеству всех видов растений, зарегистрированных на всех площадках. Перед анализом показатели относительного обилия подвергали логит-трансформации: $\log(x/(1-x))$. Показатели проективного покрытия, высоты растительного покрова и количества видов растений, рассчитанные как средние с 95% доверительными интервалами для всех учетных площадок, не трансформировали.

В качестве показателя численности грызунов на каждой линии использовали количество пойманных зверьков в пересчете на 100 ловушек за одни сутки. Для каждого года рассчитывали среднюю численность всех грызунов по всем шести линиям (N), которую перед анализом логарифмировали ($\ln N$) (если среднее было равно нулю, заменяли его на 0.1 – Turchin, 2003). Для анализа гамма-разнообразия сообщества использовали индекс Шеннона (Whittaker, 1972).

Сообщество грызунов и растительность демонстрировали нестационарную динамику со сменой трендов и режимов, что не позволяет анализировать временные ряды целиком. Поэтому, в соответствии с рекомендациями Turchin (2003), а также Bergman и Lima (2006), мы разделили ряды наблюдений на отдельные периоды, сравнивая исследуемые показатели, полученные для разных периодов, при помощи дисперсионного анализа (АНОВА) и оценивая тренды в пределах периодов с помощью регрессионного анализа. Статистический анализ выполнен в R 4.2.3 (R Development Core Team, 2023).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика растительности

Структурные характеристики растительности демонстрировали существенные межгодовые колебания (рис. 1). При этом высота растительного

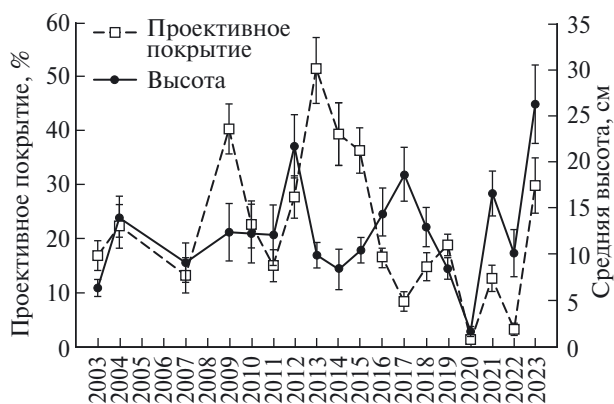


Рис. 1. Динамика структурных характеристик растительного покрова пастбищ Калмыкии (средние значения $\pm 95\%$ ДИ).

покрова колебалась вокруг среднего многолетнего (среднее \pm стандартная ошибка 12.6 ± 1.3 см) на протяжении всего периода (за исключением очень засушливого 2020 г. и очень влажного 2023 г.) не различалась в разные периоды и не демонстрировала трендов (табл. 1).

Проективное покрытие, однако, показывало нестационарную динамику с переломом в 2013 г., когда положительный тренд сменился отрицательным, что можно считать точкой перехода от остепнения пастбищ к опустыниванию. Тренды внутри периодов демонстрировали высокие коэффициенты регрессии, которые, однако, не были значимы (отрицательный тренд в 2014–2023 гг. был значим на уровне тенденции: $p = 0.1$, табл. 1), как не были значимы и различия в средних значениях, полученных для разных периодов (табл. 1), из-за очень сильных межгодовых колебаний структурных характеристик.

Резкие изменения в составе растительного сообщества начались позже – после засухи в 2017 г. До того, в 2003–2016 гг., доля сорно-пасквальных видов демонстрировала значимый отрицательный тренд (табл. 1), но затем стала быстро возрастать. В итоге эти растения стали преобладать над представителями псаммофильного разнотравья и многолетних дерновинных злаков, доли которых заметно сократились (рис. 2). Увеличение доли сорно-пасквальных видов в 2017–2023 гг. по сравнению с 2003–2016 гг. высоко значимо, а снижение обилия дерновинных злаков и псаммофитов близко к значимому. При этом обилие дерновинных злаков в 2017–2023 гг. устойчиво снижалось (табл. 1). Видовое богатство сохранялось на высоком уровне до 2013 г., но затем стало снижаться, и в результате в 2017–2023 гг. его значение снизилось близко к до-стоверному по сравнению с 2003–2016 гг.



Рис. 2. Динамика видового богатства растений, а также относительного обилия экологических групп растений, характерных для пастбищ Калмыкии.

Таблица 1. Сравнение показателей растительного покрова, полученных в разные периоды, по результатам дисперсионного и регрессионного анализов

Период	Среднее	95% ДИ	Ст. откл.	$B \pm$ ошибка ^а	t	p	R^2
Высота растительного покрова							
2003–2013	12.2	8.5–16.0	4.5	0.54±0.45	1.21	0.3	0.20
2014–2023	12.8	8.0–17.6	6.7	0.68±0.75	0.91	0.4	0.09
$F_{1,16}$	0.04						
p	0.8						
Проективное покрытие							
2003–2013	26.3	15.2–37.3	13.3	1.91±1.26	1.52	0.2	0.28
2014–2023	18.2	8.9–27.6	13.1	–2.13±1.33	–1.61	0.1	0.24
$F_{1,16}$	1.6						
p	0.2						
Обилие дерновинных злаков^б							
2003–2016	–0.72	–0.77– –0.66	0.09	0.004±0.01	0.56	0.6	0.03
2017–2023	–0.94	–1.28– –0.60	0.37	–0.14±0.05	–3.09	0.03	0.66
$F_{1,16}$	<u>3.8</u>						
p	<u>0.07</u>						
Обилие псаммофильного разнотравья^б							
2003–2016	–0.85	–0.94– –0.76	0.13	0.01±0.01	0.93	0.4	0.09
2017–2023	–1.12	–1.52– –0.73	0.43	–0.06±0.08	–0.75	0.49	0.10
$F_{1,16}$	<u>4.1</u>						
p	<u>0.059</u>						
Обилие сорно-пасквальных однолетников и эфемеров^б							
2003–2016	–1.68	–1.90– –1.47	0.32	–0.05±0.02	–3.10	0.01	0.52
2017–2023	–0.77	–0.88– –0.67	0.11	0.03±0.02	1.29	0.3	0.25
$F_{1,16}$	52.4						
p	< 0.0001						
Количество видов растений							
2003–2016	28.8	26.2–31.4	3.9	0.16±0.30	0.52	0.6	0.03
2017–2023	23.7	17.7–29.7	6.5	–0.54±1.32	–0.40	0.7	0.03
$F_{1,16}$	<u>4.4</u>						
p	<u>0.052</u>						

Примечания.

^а коэффициент регрессии, отражающий временной тренд на протяжении периода.

^б логит-трансформированные данные.

Жирным шрифтом выделены значимые эффекты; подчеркнуты значения эффектов, близкие к статистически значимым. ДИ – доверительный интервал.

Динамика сообщества грызунов

В динамике сообщества грызунов можно выделить четыре периода устойчивых режимов с быстрыми переходами между ними (рис. 3): 1994–2003 гг. – высокие показатели численности и разно-

образия (в этой же области фазового пространства находится и 1982 г.), 2004–2016 гг. – низкие показатели численности и разнообразия, 2017–2020 гг. – крах сообщества, с 2021 г. по настоящее время – восстановление сообщества. Первая смена режима (резкое обеднение и снижение численности

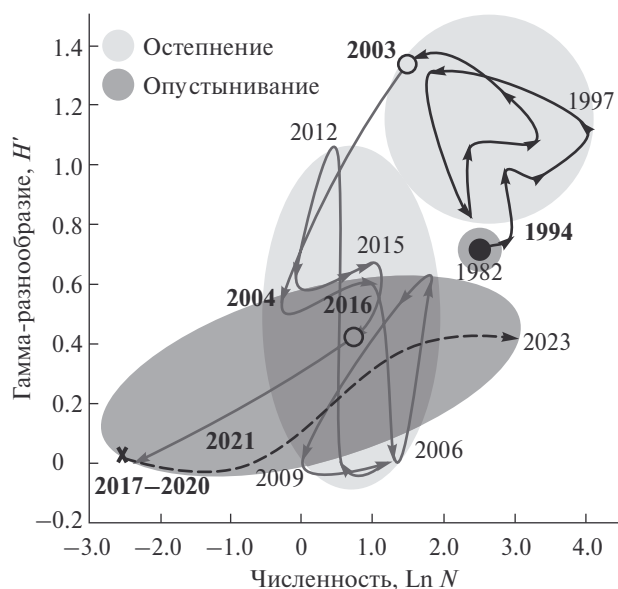


Рис. 3. Траектория динамики сообщества грызунов в фазовом пространстве численности ($\ln N$) и разнообразия (гамма-разнообразие, индекс Шеннона, H'). Жирным шрифтом выделены годы начала и окончания периодов: 1994–2003 гг. – высокой численности и разнообразия, 2004–2016 гг. – низкой численности и разнообразия, 2017–2020 гг. – краха сообщества, с 2021 г. по настоящее время – восстановления сообщества. Белыми кружками показаны переходы между периодами. Черным кружком обозначен 1982 г. (период опустынивания), когда в тех же местообитаниях проводились аналогичные учеты численности.

Таблица 2. Сравнение показателей численности ($\ln N$) и разнообразия (индекс Шеннона, H') сообщества грызунов, полученных в разные периоды, по результатам дисперсионного анализа

Период	n	Среднее	95% ДИ	Среднее	95% ДИ
		$\ln N$		H'	
1994–2003	10	2.8	2.2–3.3	1.1	0.9–1.2
2004–2016	13	0.8	0.4–1.2	0.4	0.2–0.6
2021–2023	3	1.2	–3.4–5.8	0.3	–0.3–0.8
$F_{2,23}$		15.3		18.0	
p		0.0001		< 0.0001	

Примечание.

^aПериод коллапса популяции (2017–2020 гг.) исключен из анализа. Жирным шрифтом выделены значимые эффекты.

сообщества в 2004 г.) произошла в период остепнения пастбищ, через 10 лет после его начала, вторая (крах сообщества в 2017 г.) – уже после начала опустынивания. Третья смена режима – начало восстановления сообщества и смена траектории

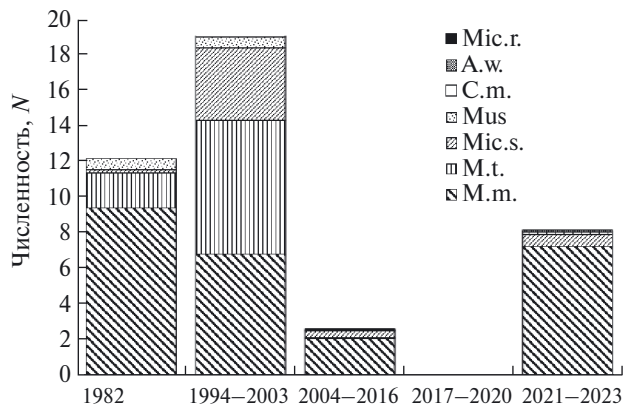


Рис. 4. Видовой состав и численность сообщества грызунов пастбищ Калмыкии по периодам: 1982 г. – период высокой численности и разнообразия при опустынивании 80-х гг. XX века, 1994–2003 гг. – период высокой численности и высокого разнообразия после начала остепнения; 2004–2016 гг. – период низкой численности и низкого разнообразия при максимальном развитии высокотравной степи; 2017–2020 гг. – крах сообщества после начала нового цикла опустынивания; 2021–2023 гг. – период восстановления сообщества на фоне дальнейшего развития опустынивания. Mic.r. – *Microtus rossiaemeridionalis*, A.w. – *Apodemus witherbyi*, C.m. – *Cricetulus migratorius*, Mus – *Mus musculus*, Mic.s. – *Microtus socialis*, M.t. – *Meriones tamariscinus*, M.m. – *Meriones meridianus*.

его движения на обратную – произошла в 2021 г., спустя 8 лет после начала опустынивания пастбищ в 2013 г., и к 2023 г. сообщество стало возвращаться в то же состояние, в котором находилось в степной период до краха.

Показатели численности и разнообразия значительно варьировали между периодами (табл. 2) и были достоверно выше в 1994–2003 гг., чем в 2004–2016 гг. и 2021–2023 гг. (тест Тьюки, p : 0.0002 и 0.0300 для численности и 0.0002 и 0.0007 для разнообразия соответственно). Различий между периодами 2004–2016 гг. и 2021–2023 гг. ни по одному, ни по другому показателю не обнаружено ($p > 0.6$). При этом численность не демонстрировала значимых трендов ни в период высокого обилия грызунов (1994–2003, коэффициент регрессии, $B \pm$ ошибка = -0.11 ± 0.08 , $t = -1.5$, $p = 0.2$, $R^2 = 0.22$), ни в период низкого обилия (2004–2016, $B = -0.01 \pm 0.05$, $t = -0.2$, $p = 0.8$, $R^2 = 0.004$), что указывает на устойчивость режимов динамики. Наоборот, в последний период (2021–2023 гг.) после коллапса популяции численность демонстрирует значимый быстро восходящий тренд ($B = 1.85 \pm 0.14$, $t = 12.8$, $p = 0.0496$, $R^2 = 0.99$).

В структуре сообщества грызунов также происходили заметные изменения (рис. 4). Обеднение сообщества в период максимального развития

степных дерновинных злаков в 2004–2016 гг. по сравнению с предшествующим периодом начального остепнения (1994–2003 гг.) и периодом опустынивания в 1980-е гг. связано с исчезновением прежде многочисленной тамарисковой песчанки, а также домовой мыши и единично встречавшейся в 1994–2003 г. восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*). При этом, что любопытно, по относительной численности и составу сообщество грызунов этой наиболее степной стадии в развитии экосистемы, предшествовавшей краху, похоже на возродившееся после краха сообщество вновь опустыненных пастбищ. И в том и в другом случае абсолютно доминирует полуденная песчанка с небольшим участием общественной полевки (*Microtus socialis*). Новое сообщество при этом обогатилось новым, ранее не зарегистрированным видом – степной мышью (*Apodemus witherbyi*).

ОБСУЖДЕНИЕ

За последние 30 лет пастбищные экосистемы Калмыкии испытали ряд трансформаций, вызванных изменением пастбищной нагрузки и климата (Геронов и др., 1997; Saiko, Zonn, 1997; Hölzel et al., 2002; Dubinin et al., 2011; Smelansky, Tishkov, 2012; Суркова и др., 2022). Согласно нашим результатам, как растительный покров, так и сообщество грызунов демонстрировали нестационарную динамику в ответ на изменение ландшафта с пустынного на степной и снова на пустынный. Признаком нестационарной динамики служит наличие переломных моментов (tipping points), когда происходит смена направления трендов и (или) устойчивых состояний, часто резко и скачкообразно (May, 1977; Suding, Hobbs, 2008; van Nes et al., 2016). Смены трендов мы обнаружили в динамике растительного покрова (рис. 1), устойчивых режимов – в динамике сообщества грызунов (рис. 3). Сравнение показателей, полученных в разные периоды в пределах всего временного ряда, показало значимые или близкие к значимым различия для состава растительного сообщества и высоко значимые для сообщества грызунов, что указывает на нестационарную динамику (Turchin, 2003; Bergyman, Lima, 2006; Tchabovsky et al., 2016). При этом и растительное сообщество, и особенно сообщество грызунов реагировали на изменения ландшафта с запазданием. Смены режимов в динамике сообщества грызунов происходили не только с большой задержкой, но и скачкообразно, что характерно для пороговой динамики (state-and-transition) биологических систем, обладающих экологической упругостью (resilience) (Holling, 1973; Carpenter, Folke, 2006; Suding, Hobbs, 2008), в том числе для популяций и сообществ пустынных грызунов (Tchabovsky et al., 2016; Christensen et al., 2018).

Осадки (и количество, и продолжительность за-сух), которые определяют продуктивность пастбищ

засушливых регионов, носят непредсказуемый характер (Briske et al., 2003). С этим согласуются выявленные нами межгодовые колебания структурных характеристик растительности пастбищ Калмыкии. Высота растительности значительно колебалась по годам, однако не демонстрировала направленного тренда, несмотря на смену циклов опустынивания и остепнения. В то же время проективное покрытие показывало нестационарную динамику с переломом в 2013 г., когда положительный тренд сменился отрицательным, что можно считать точкой перехода от остепнения пастбищ к их опустыниванию. Полученные результаты согласуются с тем, что в пастбищных экосистемах высота растительности в большей степени зависит от осадков, а проективное покрытие – от интенсивности пастбищной нагрузки (Eccard et al., 2000). Одновременно с сокращением проективного покрытия началось сокращение и видового богатства растений. К 2013 г. поголовье скота выросло и практически достигло значений предыдущего пустынного периода 80-х гг. прошлого века (Суркова и др., 2022). Изменения в составе сообщества растений также произошли резко, но позднее: до 2017 г. структура сообщества оставалась стабильно “степной”, несмотря на значительный рост пастбищной нагрузки, а затем довольно быстро сменилась “пустынной”. Засушливые годы 2017–2021, когда количество осадков было ниже среднегодового уровня, способствовали закреплению “пустынного” облика ландшафта (Суркова и др., 2022). Таким образом, растительное сообщество откликнулось на рост пастбищной нагрузки с задержкой: сначала сократилось проективное покрытие степной растительности и лишь спустя несколько лет сменился состав сообщества на пустынный.

Траектория сообщества грызунов в фазовом пространстве численности и разнообразия отчетливо показала смену четырех устойчивых периодов динамики (режимов) со скачкообразными переходами между ними: высокой численности и разнообразия, низкой численности и разнообразия, коллапса и следующего за ним возрождения сообщества с возвратом в состояние низкой численности и разнообразия. Каждый из этих режимов характеризовался запаздыванием реакции (инертностью) – временной интервал между изменением среды и реакцией сообщества грызунов был достаточно велик.

Интересно, что сообщество грызунов по данным 1982 г. (пустынный период) находится в той же области фазового пространства, что и сообщество начального периода остепнения (1994–2003 гг.) (рис. 3). Начальные фазы остепнения на фоне увлажнения климата характеризовались распространением разнотравья и дерновинных злаков, а также мозаичностью местообитаний. Эти процессы привели к распространению и внедрению в сообщество

“степных” видов, тогда как и “пустынные” продолжали сохранять свои позиции (Шилова и др., 2000), “по инерции” перейдя в “степную” фазу динамики пастбищ. Дальнейшее распространение высокотравных дерновинных злаков (бедные в фаунистическом смысле местообитания) обусловило скачкообразный переход пустынных видов грызунов в режим низкой численности (см. Неронов и др., 1997; Шилова и др., 2007; Tchabovsky et al., 2016, 2019 о возможных непосредственных причинах трансформации растительности и смены режимов в динамике популяций грызунов). Как показывают наши данные, обеднение и угнетение сообщества в целом произошли лишь в 2003 г., спустя 10 лет после начала остепнения. После этого, двигаясь в силу инерции по нисходящей скачкообразной траектории, заданной еще в 2003 г. (в степной период), сообщество перешло в состояние коллапса, несмотря на то, что уже несколько лет шел новый процесс опустынивания, развернувшийся сукцессию пастбищ в обратном, благоприятном для пустынных видов, направлении. На опустынивание пастбищ грызуны также реагировали с задержкой: сообщество стало возрождаться лишь в 2021 г., спустя 8 лет после его начала, и вернулось в то же состояние, в котором было и в степной период до краха. Таким образом, динамика сообщества грызунов сильно отстает от динамики ландшафта, настолько, что иногда траектории движения сообщества и ландшафта могут быть разнонаправленными. В результате разные состояния сообщества и резкие переходы между ними могут приходиться на один и тот же период динамики пастбищ: например, движение к краху и последующее возрождение приходятся на период последнего опустынивания, а скачкообразный переход богатого сообщества в обедненное произошел в степной период (табл. 3).

Таблица 3. Динамика состояния сообщества грызунов на фоне динамики опустынивания—остепнения пастбищ юга Калмыкии

Периоды динамики сообщества грызунов	Состояние сообщества грызунов	Стадия динамики пастбищ
1980-е гг.	Богатое, многочисленное	Опустынивание
1994–2003	Богатое, многочисленное	Остепнение
2004–2016	Обедненное, малочисленное	Остепнение
2017–2020	Коллапс	Опустынивание
С 2021 по настоящее время	Обедненное, рост численности	Опустынивание

Верно и обратное: сходные сообщества могут поддерживаться в разные фазы сукцессии пастбищ в силу своей инерции. Например, богатые и сходные по структуре сообщества пустынного периода 1980-х и степного периода 1990–2000-х гг. или обедненные сообщества степного периода 2003–2016 гг. и возродившееся, но пока столь же бедное сообщество на нынешней стадии опустынивания (рис. 3, 4). Таким образом, в силу инерции сообщество грызунов может сохраняться в неизменном состоянии при смене стадий и траектории динамики пастбищ, в том числе может восстанавливаться после краха в прежнем состоянии, но уже в новой среде.

Такую рассинхронизацию изменения ландшафта и динамики сообщества грызунов, а также скачкообразные смены режимов динамики мы объясняем экологической упругостью, которая свойственна всем биологическим системам (Holling, 1973; Carpenter, Folke, 2006; Suding, Hobbs, 2008; Mori et al., 2013). В результате ее действия происходят торможение и задержка ответа сообщества на изменение среды. До определенного критического порогового уровня пресса внешнего фактора (остепнения или опустынивания) популяции и сообщество грызунов способны сохранять устойчивый режим функционирования за счет “внутренних резервов” — перестройки внутренних связей, вызывая торможение ответной реакции системы на изменения внешних условий (гистерезис), как это предполагает теория экологической упругости (Holling, 1973; Tchabovsky et al., 2016, 2019; Захаров, Трофимов, 2019). По достижении порога воздействия, популяции и сообщество в целом резко переходят в другой режим функционирования или в состояние коллапса (Dai et al., 2012). Следствие упругости — инертность в реакции сообщества на изменение среды, в том числе на смену вектора направления изменений. Крах сообщества в 2017 г., когда остепнение прежде деградированных пастбищ уже сменилось новым опустыниванием, — это отложенный результат остепнения в предыдущие годы, негативный эффект которого на состояние популяций пустынных грызунов сказался не сразу, а достиг лишь спустя некоторое время. Тот же отложенный эффект мы наблюдаем и при восстановлении сообщества. Запаздывание в ответ на благоприятные изменения, в нашем случае — запаздывание восстановления пустынного сообщества грызунов после “разворота” пастбищ в сторону опустынивания, можно объяснить демографическими процессами. В частности, при падении численности ниже критического уровня, а фрагментации и связанности ландшафта выше порогового уровня, восстановление популяции может быть невозможно даже при наступлении благоприятных условий и распространении подходящих местообитаний (Swift, Hannon, 2010; Tcha-

bovsky et al., 2019). Именно этим мы объясняем запоздывание в восстановлении сообщества после краха. Когда численность сообщества становится выше минимального критического уровня, а связанность ландшафта в результате распространения подходящих местообитаний увеличивается, можно ожидать быстрого возрождения сообщества, что мы и наблюдаем в последние годы.

Таким образом, наши результаты показывают, что для пастбищных экосистем Калмыкии характерен гистерезис: для возвращения в исходное состояние недостаточно вернуть действие изменяющегося фактора среды (в нашем случае пастбищной нагрузки) к прежним значениям. Этот вывод имеет важное значение для разработки мероприятий по управлению пастбищными экосистемами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим Д.В. Пожариского, Я.А. Чабовскую, Н.Л. Овчинникову, Д.Б. Васильева, В.С. Швед и других коллег за помощь в сборе материалов исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 22-74-00147, <https://rscf.ru/project/22-74-00147/>).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование одобрено Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (протокол № 19а).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Захаров В.М., Трофимов И.Е., 2019. Оценка состояния биоразнообразия: исследование стабильности развития. М.: Товарищество научных изданий КМК. 160 с.

Неронов В.В., Александров Д.Ю., 2004. Особенности использования местообитаний полупустыни полуденной (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) и тамарисковой (*M. tamariscinus* Pallas, 1773) песчанками на юге Калмыкии // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 69–78.

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

Неронов В.В., 2008. Зональные экотоны Северной Евразии: история изучения и структурно-

функциональная организация // Успехи современной биологии. Т. 128. № 1. С. 35–51.

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

Суркова Е.Н., Кулик А.А., Кузнецова Е.В., Базыкина С.Г., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2022. Черные земли Калмыкии: пустыня возвращается? // Природа. № 8. С. 13–20.

Шилова С.А., Неронов В.В., Касаткин М.В., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2007. Пожары на современном этапе развития полупустыни юга России: влияние на растительность и население грызунов // Успехи современной биологии. Т. 127. № 4. С. 372–386.

Шилова С.А., Чабовский А.В., Исаев С.И., Неронов В.В., 2000. Динамика сообщества и популяций грызунов полупустынь Калмыкии в условиях снижения нагрузки на пастбища и увлажнения климата // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 332–344.

Щипанов Н.А., 1987. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 66. № 5. С. 759–761.

Asner G.P., Elmore A.J., Olander L.P., Martin R.E., Harris A.T., 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change // Annual Review of Environment and Resources. V. 29. P. 261–299.

Berryman A., Lima M., 2006. Deciphering the effects of climate on animal populations: diagnostic analysis provides new interpretation of Soay sheep dynamics // The American Naturalist. V. 168. P. 784–795.

Briske D.D., Fuhlendorf S.D., Smeins F.E., 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms // Journal of Applied Ecology. V. 40. № 4. P. 601–614.

Carpenter S.R., Folke C., 2006. Ecology for transformation // Trends in Ecology and Evolution. V. 21. № 6. P. 309–315.

Christensen E.M., Harris D.J., Ernest S.M., 2018. Long-term community change through multiple rapid transitions in a desert rodent community // Ecology. V. 99. № 7. P. 1523–1529.

Dai L., Vorselen D., Korolev K.S., Gore J., 2012. Generic indicators for loss of resilience before a tipping point leading to population collapse // Science. V. 336. P. 1175–1177.

Dubinina M., Lushekina A., Radeloff V., 2011. Climate, livestock, and vegetation: what drives fire increase in the arid ecosystems of Southern Russia? // Ecosystems. V. 14. P. 547–562.

Eccard J.A., Walther R.B., Milton S.J., 2000. How livestock grazing affects vegetation structures and small mammal distribution in the semi-arid Karoo // Journal of Arid Environments. V. 46. № 2. P. 103–106.

- Frank D.A., McNaughton S.J., Tracy B.F., 1998. The ecology of the Earth's grazing ecosystems // *BioScience*. V. 48. № 7. P. 513–521.
- Holling C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems // *Annual review of ecology and systematics*. V. 4. № 1. P. 1–23.
- Hölzel N., Haub C., Ingelfinger M.P., Otte A., Pilipenko V.N., 2002. The return of the steppe large-scale restoration of degraded land in southern Russia during the post-Soviet era // *Journal for Nature conservation*. V. 10. № 2. P. 75–85.
- May R.M., 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states // *Nature*. V. 269. № 5628. P. 471–477.
- Mori A.S., Furukawa T., Sasaki T., 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change // *Biological Reviews*. V. 88. № 2. P. 349–364.
- R Development Core Team, 2023. R: A language and environment for statistical computing. Version 4.2.3. Version 4.2.3. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rogovin K.A., 2007. Steppe expansion and changes in the structure of the rodent community in north-western Caspian region (Republic of Kalmykia, RF) // *Acta Zoologica Sinica*. V. 53. P. 29–43.
- Saiko T., Zonn I., 1997. Europe's first desert. In: Werger M.J.A., van Staalduin M.A. (eds). *Eurasian steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world*. Springer, Netherlands. P. 141–144.
- Smelansky I.E., Tishkov A.A., 2012. The steppe biome in Russia: ecosystem services, conservation status, and actual challenges. In: Werger M.J.A., van Staalduin M.A. (eds). *Eurasian steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world*. Springer, Netherlands. P. 45–101.
- Suding K.N., Hobbs R.J., 2008. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 24. № 5. P. 271–279.
- Surkova E., Popov S., Tchabovsky A., 2019. Rodent burrow network dynamics under human-induced landscape transformation from desert to steppe in Kalmykian rangelands // *Integrative Zoology*. V. 14. № 4. P. 410–420.
- Swift T.L., Hannon S.J., 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications // *Biological reviews*. V. 85. № 1. P. 35–53.
- Tchabovsky A., Savinetskaya L., Surkova E., 2019. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus*) // *Integrative Zoology*. V. 14. № 4. P. 366–375.
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., Ovchinnikova N.L., Kshnyasev I.A., 2016. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // *Oecologia*. V. 182. P. 1075–1082.
- Tchabovsky A.V., Surkova E.N., Savinetskaya L.E., Kulik A.A., 2023. Range expansion and population patterns on the wave of colonization: the midday gerbil (*Meriones meridianus* Pallas 1773, Muridae, Rodentia) in Kalmykia taken as a model // *Biology Bulletin*. V. 50. № 9. P. 2552–2560.
- Turchin P., 2003. *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis (MPB-35)*. Princeton University Press, Princeton.
- van Nes E.H., Arani B.M., Staal A., van der Bolt B., Flores B.M., Bathiany S., Scheffer M., 2016. What do you mean, 'tipping point'? // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 31. № 12. P. 902–904.
- Westoby M., Walker B., Noy-Meir I., 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium // *Journal of range management*. V. 42. № 4. P. 266–274.
- White R.P., Murray S., Rohweder M., Prince S.D., Thompson K.M., 2000. *Pilot analysis of global ecosystem: grassland ecosystems*. Washington, DC: World Resources Institute. 81 p.
- Whittaker R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. V. 21. № 2–3. P. 213–251.

THROUGH A COLLAPSE TO RESTORATION: THE NON-STATIONARY DYNAMICS OF THE RODENT COMMUNITY IN A NEW CYCLE OF DESERTIFICATION IN KALMYKIA

E. N. Surkova¹, L. E. Savinetskaya¹, A. V. Tchabovsky^{1,*}

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

**e-mail: tiusha2@mail.ru*

The grazing ecosystems of Kalmykia are extremely dynamic, this being associated with the high variability of grazing pressure in the region: a drastic reduction in the number of livestock in the 1990's led to the restoration of pastures and the transition of their functioning from the "desert" to the "steppe" regime. Since the late 2000's, new desertification processes have been gaining momentum, these being caused by increased grazing pressure and droughts. The vegetation cover of pastures quite quickly began to respond to the increase in livestock numbers by reducing the projective cover, while the species composition of plants sharply changed to "desert" only a few years later. Against the background of increasing desertification, the rodent community first collapsed and then recovered. Apparently, the collapse is a belated reaction to the steppification of pastures that preceded desertification, this leading to a reduced number of desert species and an impoverished community, thereby slowing down its revival during a new cycle of desertification. Thus, both vegetation cover and rodent community demonstrated non-stationary dynamics with changing the regimes and a delayed response (inertia) in response to landscape desertification.

This research was supported by the Russian Science Foundation (project number 22-74-00147, <https://rscf.ru/project/22-74-00147/>).

Keywords: grazing ecosystems, vegetation cover, hysteresis, overgrazing, population dynamics