

УДК 591.553

## ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА И ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ ПОЛУПУСТЫНЬ КАЛМЫКИИ В УСЛОВИЯХ СНИЖЕНИЯ НАГРУЗКИ НА ПАСТБИЩА И УВЛАЖНЕНИЯ КЛИМАТА

© 2000 г. С. А. Шилова, А. В. Чабовский, С. И. Исаев, В. В. Неронов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, 117071 Москва, Ленинский просп., 33

Поступила в редакцию 18.12.98 г.

Пастбищные экосистемы Калмыкии в настоящее время подвержены быстро протекающим процессам восстановительной динамики в связи с резким сокращением выпаса и началом нового цикла гумидизации Прикаспийской низменности. Характерная для 80-х годов редкая и бедная пустынная растительность с большой долей эфемеров сменилась к середине 90-х годов на высокотравные продуктивные растительные сообщества степного облика. В этих условиях мы ожидали соответствующих изменений в распространении и численности грызунов. Обилие и распространение видов оценивали в различных типах местообитаний в районе Черных земель в 1980–1983 гг. и в 1993–1997 гг. Учеты проводили на стационарных площадках живоловок и линиях давилок. Состояние популяции полуденной песчанки существенно не изменилось за прошедший период, несмотря на значительное сокращение обычно предпочитаемых открытых местообитаний. Численность в области распространения тамарисковой песчанки значительно выросли. Вопреки ожиданиям численность и распространение малого суслика продолжали сокращаться. Статус общественной полевки изменился незначительно. Таким образом, быстрая восстановительная сукцессия растительности не вызвала соответствующих (по темпам и масштабу) изменений в структуре сообщества грызунов. Расхождение результатов с ожидаемыми указывает на некоторую “инертность” популяций в реакции на изменения среды во времени и их относительно независимое от изменения внешних условий развитие, канализированное их состоянием в прошлом, т.е. “историей поселений”.

Важным фактором, вызывающим деградацию пастбищных экосистем, считают изменение естественной нагрузки на пастбища (как в большую, так и в меньшую стороны), а также отказ от традиционных способов землепользования (Tourpet, 1975; Savory, 1988). На фоне многочисленных исследований процессов опустынивания, вызванных перевыпасом (Dregne, 1970; Куракова, Миланова, 1973; Cloudsley-Thompson, 1978; Недялков, 1983; Клаудсли-Томпсон, 1990; Уоррен, 1990; Ауоуб, 1998 и мн. др.), встречается мало работ, посвященных изучению процессов восстановления нарушенных пастбищных экосистем при снижении антропогенных нагрузок. Такие работы в основном представляют собой экспериментальные исследования восстановительной сукцессии или программы по рациональному землепользованию на весьма ограниченных территориях по заранее разработанному плану снижения нагрузок (см., например, Savory, 1988).

Редкий пример естественной восстановительной динамики растительного покрова пастбищ в результате резкого и широкомасштабного сокращения выпаса представляют собой в настоящее время полупустыни на юге России, в Калмыкии (Виноградов, Кулик, 1996; Неронов, 1997а). Структуру растительности и почв считают важным фактором, определяющим состав сообществ

пустынных грызунов, их численность и распределение в пространстве в соответствии с видоспецифическими экологическими потребностями (Saitoh, 1991; Rana *et al.*, 1992; Rozenzweig, 1992; Rogovin, Shenbrot, 1995; Шилова, 1995; Роговин, 1996). Таким образом, в связи с восстановительной динамикой растительных сообществ пастбищных экосистем Калмыкии мы ожидали соответствующих изменений в видовом составе населения грызунов, распространении и численности отдельных видов.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 1980–1983 гг. и в 1993–1997 гг. и охватывали промежуток времени в 17 лет с четырех- и пятилетними периодами регулярных наблюдений. В работе использованы данные, полученные осенью (сентябрь–октябрь), когда период размножения заканчивался.

*Район работ.* Черные земли расположены на юго-востоке Калмыкии и представляют собой суббореальную полупустыню с широким распространением гемипсаммофитной и псаммофитной растительности (Бананова и др., 1988) и, наряду с прилежащими районами Дагестана, являются уникальным аридным комплексом в России.

Таблица 1. Учеты численности грызунов на площадках и линиях (особей на 1 га/особей на 100 ловушко-суток)

Год	Участок																																				
	1					2					3					4					5					6					7						
	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.		
1980	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
1981	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50/	3/	1/	33/	0/
1982	/1.5	/7	/1	/2	/16	/2	/12	/0	/0	/2	/0	/2	/10	/0	/0	/0	/0	/18	/0	/0	/0	/0	/0	/0	/0	/0	/0	/0	/0	/0	/0	69/	0/	0/	6/	0/	
1983	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	53/	1/	1/	59/	3/
1993	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2/	5/	0.2/	0/	/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17/	1/	5/	0/	0/
1994	-	-	-	-	-	-	/4.5	/0.5	/0	/0	/0	/1	/12	/9	/0	/0	/0	30/10	33/30	0/0	2/2	/0	14/	1/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	
1995	-	-	-	-	-	-	/4.5	/0	/0	/0	/0	/12	/9.5	/0	/1	/0	40/	13/	2/	0/	/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1996	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1997	-	-	-	-	-	-	/2	/0	/29	/0	/0	/14	/11	/26	/5	/4	33/	33/	69/	13/	1/	7/	2/	26/	23/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/	0/
	8					9					10					11					12					13											
	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.	M.m.	M.t.	M.s.	Mus	Cr.m.		
1980	69/	0/	0/	0/	0/	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1981	60/	0/	0/	6/	0/	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1982	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1983	43/	2/	0/	9/	0/	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1993	39/	0/	6/	3/	5/	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1994	35/	1/	0/	0/	0/	/4	/10	/0	/7	/21	/0	/0	/0	/6	/0	/10	/30	/0	/2	/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1995	47/	0/	0/	1/	0/	/4	/6	/0	/6	/16	/0	/0	/0	/0	/0	/15	/29	/0	/3	/3	14/6	40/16	0/0	1/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1996	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	/12	/50	/0	/2	/0	29/	40/	2/	0/	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1997	26*/	1*/	94*/	0*/	0*/	/14	/7	/14	/0	/47	/2	/4	/2	/9	/87	/5	/46	/5	/1	/0	14/	72/	31/	3/	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. 1 – полынно-солянковые сообщества на суглинистых почвах; 2 – заброшенная кошара на суглинистой равнине; 3 – полынно-злаковые сообщества с эфемерами на супесчаных почвах; 4 – массив мелкобугристых песков с псаммофитами; 5 – заросли тамариска по грядовым пескам; 6 – заброшенная кошара посреди супесчаной равнины; 7 – заброшенная кошара на суглинистых почвах; 8 – прикошарный участок на границе супесей и суглинок; 9 – посадки каядыма по пескам; 10 – ветниковые сообщества по бугристым пескам; 11 – полынный по краю такыра; 12 – песчанопопынно-разнотравные сообщества в массиве песков; 13 – псаммофитно-злаковые сообщества по бугристым пескам.

M.m. – *M. meridianus*, M.t. – *M. tamariscinus*, M.s. – *Microtus socialis*, Mus – *Mus musculus m.*, Cr.m. – *Cr. migratorius*, M.r. – *Microtus rossiaemeridionalis*

\* – данные за весну.

Обследуемая территория (окрестности пос. Черноземельский, ныне Ачинеры) занимала площадь около 30 км<sup>2</sup> и располагалась вдали от ирригационных систем и пахотных земель, оказывающих дополнительное и специфическое воздействие на население и распространение грызунов в Калмыкии (Попов и др., 1995). Антропогенное влияние в районе работ, таким образом, ограничивалось в основном выпасом. В 80-е годы обследуемые нами участки подвергались интенсивному выпасу, в 90-х годах выпас практически полностью прекратился.

**Ключевые участки.** Данные о населении грызунов собирали на площадках и линиях, расположенных в разнообразных биотопах. Высокая ге-

терогенность растительности не позволяла ежегодно охватывать весь спектр местообитаний, поэтому регулярные обследования проводили на ограниченном числе участков. Для анализа выбрано соответственно 8 и 10 участков (табл. 1) из числа обследованных в 80-е и 90-е годы, охватывающих сходный спектр местообитаний на песчаных, супесчаных и суглинистых почвах. Пять из них (далее “постоянные участки”) были обследованы в оба периода.

**Методы учетов.** Для учетов грызунов использовали отловы в давилки Геро, а также в универсальные живоловки (Щипанов, 1987). Давилки с приманкой из хлеба с растительным маслом выставляли на два-три дня в линии по 50

Таблица 2. Объем использованного материала

Метод учета	<i>M.m.</i>	<i>M.t.</i>	<i>Mus</i>	<i>M.s.</i>	<i>M.r.</i>	<i>Cr.m.</i>	Всего
	80-е годы						
Давилки	48	6	3	0	0	0	57
Живоловки	265	6	113	2	0	3	389
Всего	313	12	116	2	0	3	446
1993–1996 гг.							
Давилки	82	102	5	3	0	1	193
Живоловки	279	134	10	16	0	5	444
Всего	361	236	15	19	0	6	637
1997 г.							
Давилки	46	111	10	192	6	0	365
Живоловки	80	107	39	220	0	1	447
Всего	126	218	49	412	6	1	812
Итого	800	466	180	433	6	10	1895

штук. Живоловки с приманкой из семян подсолнечника расставляли в узлах квадратов 10 × 10 м на гектарных площадках и открывали на 2–2.5 ч на протяжении двух недель в периоды вечерней активности грызунов. Пойманных зверьков метили ампутацией первой фаланги пальцев, определяли вид, пол и возраст. Кроме того, мы использовали в работе результаты учетов нор суслика на маршрутах (учетная полоса 5 м), а также некоторые литературные, в том числе и собственные, ранее опубликованные данные.

**Модельные виды.** Население грызунов Черных земель составляют виды степного и пустынного фаунистических комплексов (Тупикова, 1995). Методы учетов, используемые нами, ограничивали список семью видами грызунов: полуденной (*Meriones meridianus*) и тамарисковой (*M. tamariscinus*) песчанками, общественной (*Microtus socialis*) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis*, определен Ю.В. Ковальской) полевками, домовой мышью (*Mus musculus m.*<sup>1</sup>), серым хомячком (*Cricetulus migratorius*) и малым сусликом (*Spermophilus pygmaeus*).

**Исследуемые показатели.** Для характеристики видового состава населения грызунов использовали показатель относительной численности видов – долю (в процентах) особей каждого вида в уловах на линиях давилок или на площадках мечения. Численность популяций оценивали через попадаемость в давилки на линиях (ос./100 ловушко-суток), а также как показатель локальной абсолютной плотности по данным учетов живоловками на площадках (ос./га). В последнем случае учитывали всех зверьков, пойманных на площад-

ке за две недели. О степени распространения видов судили по доле заселенных каждым видом ключевых участков в основных местообитаниях.

**Обработка данных.** Методы учетов на постоянных участках менялись в разные годы. Иногда (участок 6 в 1994 г. и участок 13 в 1995 г., табл. 1) одновременно использовали оба метода в одном местообитании. Сопоставление данных не выявило различий в относительной численности видов в зависимости от используемого метода учета ( $\chi^2 = 4.48$   $df = 2$   $p = 0.1013$  и  $\chi^2 = 0.42$   $df = 2$   $p = 0.8106$  для двух участков, соответственно). Поэтому для анализа многолетней динамики видового состава на постоянных участках использовали данные, полученные обоими методами, которые для каждого участка отдельно объединяли по периодам наблюдений. Для анализа видового состава и численности грызунов в целом на всей территории использовали только данные учетов в давилки, поскольку они охватывали более широкий спектр местообитаний по сравнению с площадками живоловок (табл. 1, 2). Данные объединяли по всем линиям за каждый год или за несколько лет наблюдений (за период). Данные регулярных учетов в давилки на участках 4, 5, 9, 10, 11 и 12 легли в основу анализа современной динамики населения.

Для статистической обработки использовали непараметрические методы анализа изменчивости, поскольку характер данных не отвечал требованию о нормальном распределении. Для оценки влияния фактора времени на численность видов использовали непараметрический ранговый анализ изменчивости Краскал-Уоллиса (Kruskal-Wallis ANOVA) и тест Мэнн-Уитни, в которых группирующими переменными служили годы или периоды исследований.

**Объем данных.** Общий объем выборок зверьков по учетам на линиях давилок и на площадках живоловок приводится в табл. 2, а результаты всех использованных учетов в табл. 1. Данные о выборках для конкретных вариантов анализа приводятся в соответствующих таблицах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Динамика экосистем Калмыкии за исследуемый период

К середине 80-х годов процесс деградации экосистем Калмыкии достиг апогея (Виноградов, 1993; Зонн, 1995; Трофимов, 1995; Виноградов, Кулик, 1996 и т.д.). Пастбищные нагрузки превысили допустимые нормы в 3 раза, а процессы опустынивания охватили 83% площади республики. Калмыкия вследствие антропогенного опустынивания и нарушения других норм ведения хозяйства признается “зоной экологического бедствия”,

<sup>1</sup> По данным генетического анализа Черные земли населяет номинальный вид домовой мыши *Mus musculus* L. (Фришман, Краснов, 1986)

а также первой и единственной антропогенной пустыней в Европе (Зонн, 1995).

С конца 80-х годов началось значительное повсеместное сокращение численности мелкого рогатого скота. По данным опросов местного населения в районе наших работ численность овец за последние годы сократилась более чем в 30 раз. Если в 1980 г. поголовье овец (без учета частного скота) в двух соседних с районом работ совхозах составляло около 120 тыс. голов, то к 1995 г. оно сократилось до 20 тыс., а к 1997 г. – до 2–4 тыс. голов. Процесс опустынивания прекратился, и начался быстрый процесс восстановления растительности. С 1987 по 1993 г. площади развееваемых песков на Черных землях сократились с 60 до 20% (Попов и др., 1995; Виноградов, Кулик, 1996). Одновременно началось постепенное увеличение суммы осадков, связанное с началом нового цикла гумидизации Прикаспийской низменности (Виноградов, 1993).

В 80-е годы собственно район наших работ представлял собой сильноосбитые пастбища, представленные угнетенными белопопынными, эфемерово-белопопынными и сорно-однолетниковыми ассоциациями (Бананова и др., 1988), а также массивами незакрепленных песков, занимавшими 15% площади (Попов и др., 1989). В 90-е годы общий облик растительности коренным образом изменился (Неронов, 1997а,б). В результате резкого сокращения выпаса доминировавшие ранее на супесчаных почвах сообщества эфемеров практически повсеместно сменились на дерновинно-злаковые. Первоначальное постепенное внедрение ковылей в восстанавливающиеся сообщества приняло массовый характер буквально в последние один–два года (Мяло, Левит, 1996; Неронов, 1997б). Особенно ярко процесс восстановления растительности проявился на массивах песков, которые к настоящему времени полностью закрепились. В меньшей степени изменения коснулись сообществ на суглинистых почвах, где состав доминантов остался прежним, но сорные однолетники утратили свои позиции. В целом же пастбища на территории исследований перешли из категории сильноосбитых в средне- и слабоосбитые. Обычным явлением стали пожары, столь характерные для степных биоценозов, а также сенокосение. Таким образом, к настоящему времени здесь сложилась мозаика растительных сообществ, подверженных быстро протекающим демулационным процессам, включающим “остепнение” значительных территорий (Неронов и др., 1997; Неронов, 1997б).

#### *Распространение, численность и положение в сообществе отдельных видов*

**Малый суслик.** До 60-х годов малый суслик занимал доминирующее положение в биоценозах Черных земель. Поселения носили сплошной ха-

рактер, фоновая численность достигала 20–30 ос./га (Попов и др., 1995). К началу 80-х годов численность суслика на Черных землях сильно сократилась и составляла в среднем лишь 5 зверьков на 1 га. В этот период в районе наших работ суслик образовал очаговые поселения лишь на сохранившихся участках попынно-злаковой полупустыни с умеренным выпасом, где численность после выхода молодых колебалась в пределах 10–40 ос./га (Шилов, 1983; Шилова, 1995). При обследовании площадок в тех же поселениях в 1993–1997 гг. нам не удалось обнаружить ни одной особи и ни одной жилой сусликовины. На 9 км маршрутных учетов (три учета по 3 км) в 1980 г. была обнаружена 71 жилая сусликовина, тогда как в 1995 г. на тех же маршрутах – лишь три.

**Полуденная песчанка.** В 80-е годы полуденные песчанки населяли все 8 участков и занимали доминирующее по численности положение практически повсеместно (на 7 из них, табл. 1, см. также рис. 1), составляя в населении всей территории долю в 84% (табл. 2, учеты давилками). Приуроченные в основном к пескам различной степени закрепленности, их поселения носили очаговый характер (Попов и др., 1989) с высокой и стабильной по годам локальной плотностью на отдельных участках.

В 1993–1996 гг. полуденная песчанка по-прежнему была распространена повсеместно (во всех 10 обследованных местообитаниях), но доминировала уже далеко не везде (в 5 из 10), ее доля в улове по всей территории сократилась до 42% (табл. 2). Тем не менее, на постоянных участках ее статус доминирующего вида и численность практически не изменились (рис. 1, табл. 1). Также не изменилась и общая численность по всей территории (рис. 2, различия по периодам недостоверны: Kruskal-Wallis ANOVA  $H(df = 1, N = 18) = 0.4975$   $p = 0.4806$ ).

В 1997 г. состояние ее популяции осталось прежним. Анализ динамики численности на протяжении всего периода 90-х годов не выявил достоверной изменчивости по годам (Kruskal-Wallis ANOVA  $H(df = 2, N = 18) = 0.0618$   $p = 0.9696$ ). Однако по относительной численности полуденная песчанка теперь занимала лишь третье место, и ее доля в населении грызунов по всей территории сократилась до 13% (табл. 2).

**Тамарисковая песчанка.** На протяжении всех четырех лет работы в 80-е годы мы пытались обнаружить стабильные поселения тамарисковых песчанок, однако лишь на одном участке (№ 5) ее численность была достаточно высокой (рис. 1, табл. 1). Еще на двух постоянных площадках были отмечены единичные особи. В целом численность тамарисковой песчанки на всей территории была чрезвычайно низкой (рис. 2), и ее доля в населении составляла лишь 11% (табл. 2).

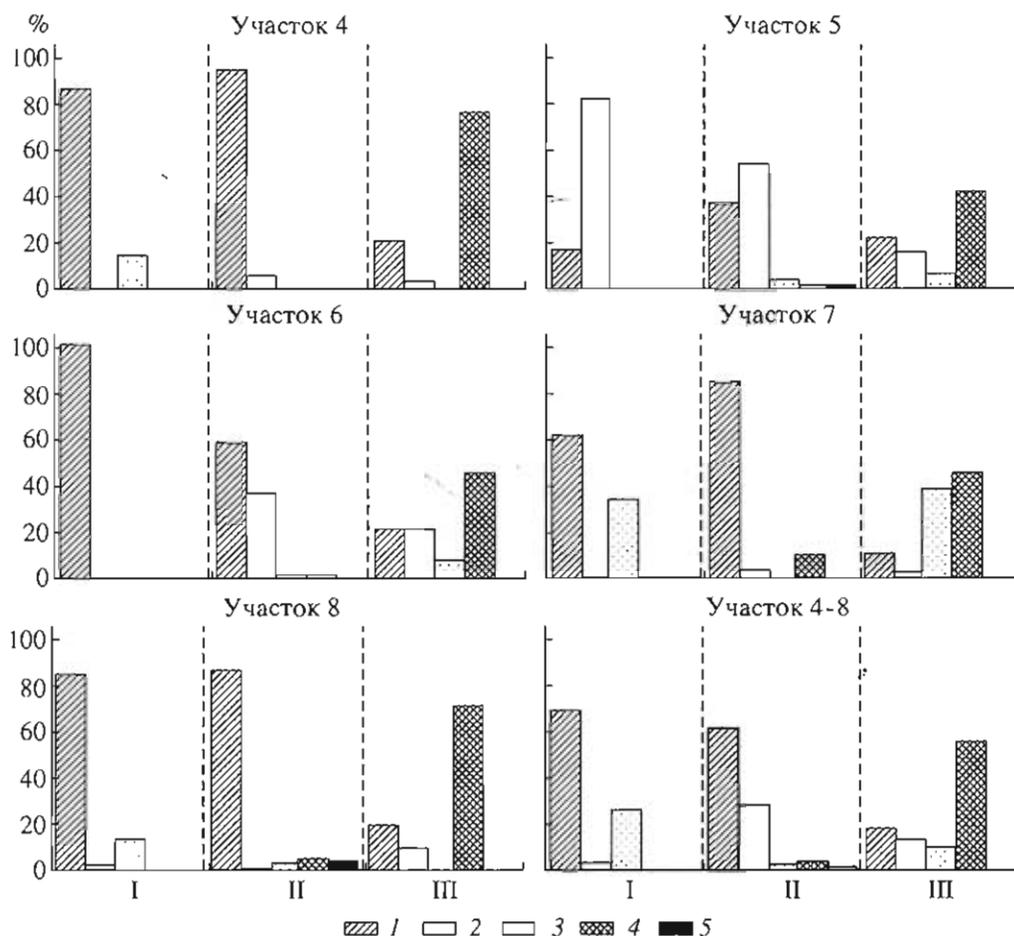


Рис. 1. Соотношение видов в населении грызунов в разные периоды на постоянных участках. I – 80-е годы; II – 1993–96 гг.; III – 1997 г.; 1 – *M. meridianus*; 2 – *M. tamariscinus*; 3 – *Mus musculus*; 4 – *Microtus socialis*; 5 – *Cricetulus migratorius*.

В 1993–1996 гг. тamarисковая песчанка заселяла 9 из 10 участков, причем в 5 из них она доминировала. Ее доля в улове увеличилась до 53% (табл. 2), а численность на всей территории значительно возросла (рис. 2, отличия от 80-х гг. почти достоверны: Kruskal-Wallis ANOVA  $H(df = 1, N = 18) = 3.1898$   $p = 0.0741$ ). В некоторых местообитаниях ее численность стала высокой и стабильной. Она появилась на постоянных участках наблюдений, где ранее не отмечалась (рис. 1), и ее доля в составе населения здесь также выросла, хотя и не столь значительно, как по всей территории.

В 1997 г. численность популяции тamarисковых песчанок еще больше увеличилась, однако достоверной изменчивости по годам в 90-е годы не обнаружено (Kruskal-Wallis ANOVA  $H(df = 2, N = 18) = 0.3343$   $p = 0.8460$ ).

**Общественная полевка.** В 80-е годы общественная полевка практически не была представлена в населении грызунов (рис. 1, табл. 1–2) – единичные особи были отмечены всего лишь на двух участках из восьми.

В 1993–1996 гг. полевки отмечены в небольших количествах на 5 из 10 ключевых участках, в том числе и там, где они ранее не встречались (табл. 1). Кроме того, были обнаружены стабильные очаговые поселения вне пределов наших ключевых участков, где плотность не превышала 8 ос./га (Касаткин и др., 1999). В целом на всей территории численность общественной полевки и ее доля в сообществе оставались низкими (табл. 2, рис. 2).

В 1997 г. численность общественной полевки резко возросла (рис. 2, изменения по годам в 90-е годы достоверны: Kruskal-Wallis ANOVA  $H(df = 2, N = 18) = 16.1288$   $p = 0.0003$ ); она распространилась повсеместно (по всем 10 участкам), заняла доминирующее положение в большинстве местообитаний (в 6 из 10), а ее доля в составе населения на всей территории составила 53% (больше всех, табл. 2). На одной из площадок плотность населения общественной полевки достигала 300 ос./га (Касаткин, Роговин, личное сообщение).

**Домовая мышь.** Домовая мышь в районе Черных земель круглогодично живет в тростниковых зарослях по берегам озер, в домах и в скирдах (Хохлова, 1986; Щипанов, 1985). В открытых станциях численность мышей в 80-е годы была повсеместно низкой (Хохлова, 1986; Шилова, 1995). По нашим данным в 80-е годы она периодически наблюдалась на 4 из 8 участков, в 90-е годы – на 7 из 10 (табл. 1), а ее доля в населении по всей территории в разные периоды колебалась незначительно и составляла 3–5% (табл. 2). Однако при этом, численность мышей существенно различалась в разных местообитаниях и изменялась на порядок в пределах одного участка в разные годы (рис. 1) так, что иногда они занимали место среди доминирующих видов. Характер этих данных не позволяет достоверно сопоставить состояние популяции этого вида в разные периоды. Определенно можно сказать лишь то, что принципиальных изменений в статусе этого вида за прошедший период времени не произошло и состояние популяции в открытых станциях по-прежнему устойчиво.

**Прочие виды.** Степная мышовка до 1960 г. встречалась на Черных землях крайне редко, а к 1980 г. исчезла совсем (Попов и др., 1995). В этот период мы также ни разу не встречали ее непосредственно в районе наших работ. В 1995–1997 гг. мышовки стали ловиться в живоловки на участках ковылей и в полынно-злаковой степи, хотя были редки: всего за этот период поймано пять особей на двух участках. В 1997 г. впервые на двух участках (участки 5 и 10) появилась восточноевропейская полевка, ранее здесь нами не отмеченная (табл. 1, 2). Численность и распространение серого хомячка за прошедшие годы существенно не изменились – он то появлялся в небольших количествах в разные годы на разных участках, то полностью исчезал (табл. 1, 2).

*Динамика сообществ*

В 1993–1996 гг. состав сообщества на всей территории изменился незначительно и включал те же виды, что и в 80-е годы. Однако разнообразие видов на локальных участках увеличилось: среди них стали преобладать участки, заселенные 3–4 видами, тогда как в 80-е годы на большинстве участков совместно обитали два вида (рис. 3, различия в доле участков с числом видов более двух за период – 3 из 8 и 7 из 10 соответственно – близки к достоверным:  $\chi^2$  – тест:  $p = 0.0904$ ). Очевидно, что увеличение разнообразия видов определяется распространением тамарисковой песчанки и общественной полевки. Общая численность грызунов (без учета суслика) осталась примерно на том же уровне (различия по периодам недостоверны: Kruskal-Wallis ANOVA  $H(df = 1, N = 18) = 0.5631$   $p = 0.4530$ ).

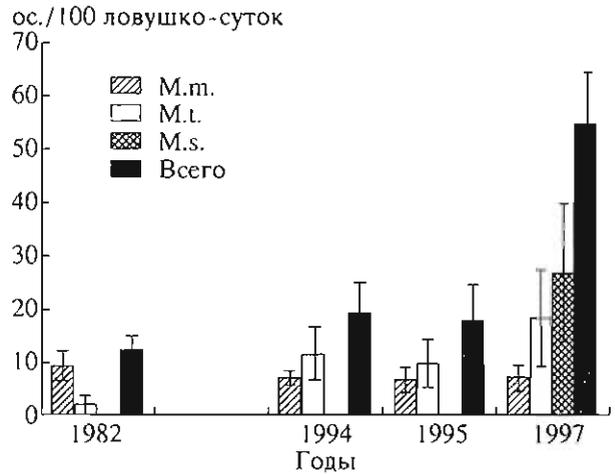


Рис. 2. Изменение численности грызунов по годам (данные учетов на линиях давилок, среднее по линиям ± ошибка, ос./100ловушко-суток).

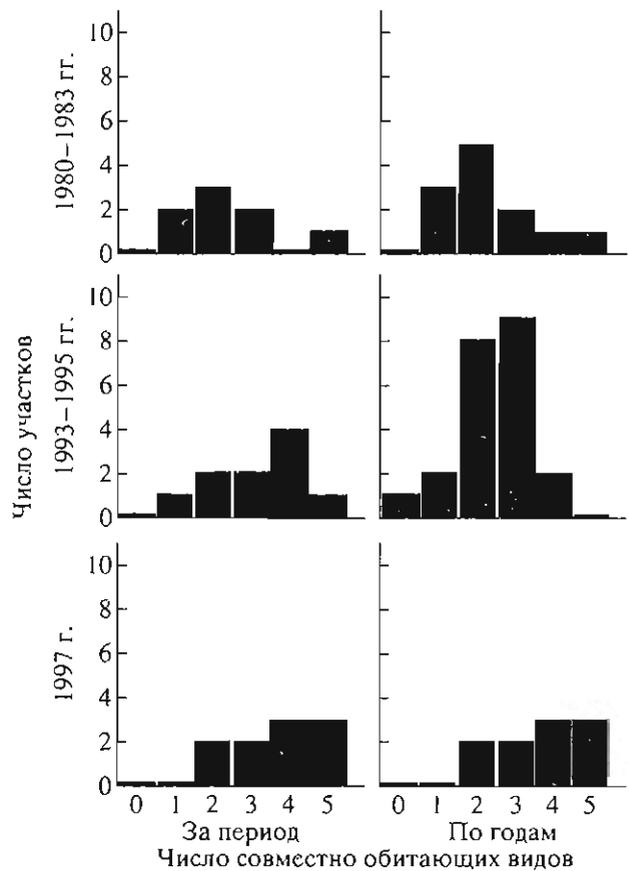


Рис. 3. Распределение ключевых участков в зависимости от числа совместно обитающих видов.

Сопоставление соотношения видов на постоянных участках показывает, что состав изменился лишь на трех из них, прилежащих к заброшенным кошарам, тогда как на остальных двух, в ес-

**Таблица 3.** Различия в соотношении видов (*M.m.*, *M.t.*, *Mus*, *M.s.*, *Cr.m.*) в населении на постоянных площадках в разные периоды

Участок	Сравниваемые периоды			
	80-е годы/1993–1996 гг. ( <i>df</i> = 4)		80-е годы/1993–1996 гг./1997 г. ( <i>df</i> = 8)	
	$\chi^2$	<i>p</i>	$\chi^2$	<i>p</i>
4	3.31	0.5070	61.15	* <0.0001
5	2.03	0.7305	86.96	* <0.0001
6	11.18	* 0.0247	105.56	* <0.0001
7	40.74	* <0.0001	155.05	* <0.0001
8	17.78	* 0.0014	255.11	* <0.0001

Примечание. Звездочками отмечены достоверные различия по периодам.

тественных биотопах, достоверных изменений не произошло (рис. 1, табл. 3).

В 1997 г. произошли более существенные изменения, связанные, прежде всего, с изменением статуса общественной полевки, доминирующей практически повсеместно, и появлением в составе сообщества восточноевропейской полевки. Изменения коснулись всех местообитаний, а общая численность резко возросла (Kruskal-Wallis ANOVA  $H(df=2, N=18) = 9.0292$   $p = 0.0110$ ). Доля участков, заселенных более чем двумя видами (8 из 10), достоверно увеличилась по сравнению с 80-ми годами ( $\chi^2$  – тест:  $p = 0.0409$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Динамика популяций

Распространение и численность малого суслика на юге ареала исторически связаны с сельскохозяйственной деятельностью (Мионов и др., 1952). Как указывает А.Н. Формозов (1981), развитие овцеводства прямо способствовало продвижению его ареала с севера на юг в Предкавказье и Ставропольском крае, часть которого в нынешнее время занимает территория Калмыкии. Интенсивный выпас и даже перевыпас способствовали росту численности сусликов, предпочитающих разреженный травяной покров с хорошими условиями видимости на сбитых пастбищах. Наоборот, развитие густой и высокой растительности (в частности “сомкнутого типчаково-ковыльного покрова”) в результате прекращения выпаса или снижения нагрузки приводили к выселению сусликов из большинства ранее занятых им мест или снижению численности.

Однако катастрофические нагрузки на пастбища в сочетании с распашкой земель в 70–80-е годы в Калмыкии оказались в еще большей степени губительны для популяции сусликов, чис-

ленность которых резко сократилась (Варшавский и др., 1986; Попов и др., 1995). На этом фоне можно было ожидать, что сокращение пастбищной нагрузки и зарастание песков приведет к росту численности. Тем не менее, наши данные показывают, что после практически полного прекращения выпаса численность суслика не стала восстанавливаться, а продолжала сокращаться. Иначе говоря, ход динамики численности суслика не изменился при смене направления в процессе дигрессии-демутации пастбищ. Очевидно, что быстрое развитие густой и высокой растительности, в частности обширных массивов дерновинных злаков и, прежде всего, ковылей, заменивших в результате “антропогенного остепнения” исходные злаково-белопопынных сообщества (Неронов, 1997б), при сохранении нынешней ситуации будет в значительной мере сдерживать подъем численности и распространение суслика.

Распространение и неуклонное нарастание численности популяции полуденных песчанок, начавшееся в 60-х годах в Калмыкии и, в частности в районе Черных земель, неразрывно связывают с процессами опустынивания (Варшавский и др., 1986; Попов и др., 1995). Деграция местных пастбищ сопровождалась значительным увеличением доли эфемерных злаков в сообществах (Трофимов, 1995). Для полуденной песчанки, типичного семенояда и псаммофила, отдающего явное предпочтение полузакрепленным пескам (Ралль, 1940; Павлинов и др., 1990; Матросов, 1992), пастбищная дигрессия создавала благоприятные условия для роста численности и расселения.

В условиях быстро протекающей демутиционной сукцессии значительно снижается семенная продуктивность эфемероидов (Ракова, 1985). Наряду с этим, развитие густого и высокого травостоя, сокращение площади полузакрепленных участков с псаммофитами должны были бы привести к сокращению числа занятых местообитаний и общей численности популяции. По крайней мере, анализ распределения полуденных песчанок в пространственном градиенте условий показывает, что эти факторы существенно ограничивают распространение и численность вида (Матросов, 1992). Наши данные говорят о том, что аналогичные изменения условий во времени не оказали столь сильного эффекта и привели лишь к незначительному перераспределению и сокращению численности полуденных песчанок (в основном в прикошарных биотопах, см. также Исеев, Шилова, 2000). Более того, в пределах отдельных поселений (за единственным исключением) численность осталась на прежнем уровне, так что ее изменчивость в пространстве на временных срезах оказалась выражена в большей степени, чем изменчивость во времени в пределах одного местообитания. Все это указывает на относи-

тельно независимую и стабильную многолетнюю динамику локальной популяции полуденных песчанок при направленно меняющихся условиях в ходе демутиационной сукцессии. В этой связи прогноз состояния локальной популяции в определенной степени сделать трудно. Тем не менее, по мере развития сукцессии можно ожидать сокращения численности (возможно, с задержкой по времени) и формирования очаговых поселений.

Тамарисковая песчанка относится к числу наиболее зеленоядных мезофильных представителей семейства (Ралль, 1941; Мокроусов, 1978; Павлинов и др., 1990). Достаточно строгие требования к качеству корма и специфика физиологии потребления (Хашева, 1993; Абатуров, Хашева, 1995) определяют высокую избирательность в отношении кормовых объектов (Магомедов, Ахтаев, 1993; Попов, Чабовский, 1998). Она определенно предпочитает участки закрепленных песков с густой сочной высокотравной, а также кустарниковой растительностью (Ралль, 1941; Матросов, 1992; Неронов и др., 1997). В районе наших работ тамарисковая песчанка в настоящее время в основном тяготеет к участкам, находящимся на наиболее продвинутых (по состоянию на 1995 г.) стадиях псаммофитной сукцессии (Неронов и др., 1997). В свете этих данных распространение и значительный рост ее численности в районе работ в 90-е годы и переход в разряд фоновых и доминирующих видов, как и практически полное отсутствие в 80-е годы, не вызывают удивления и вполне соответствуют происходящим здесь изменениям в структуре растительности.

Практически повсеместное совместное обитание с полуденной песчанкой, стабильность численности последней и отсутствие корреляции в реакции этих двух видов на изменения среды говорят об их независимом сосуществовании в пределах приемлемых для обоих видов условий, по крайней мере, на данном этапе. Сходные выводы сделаны нами и при анализе пространственной структуры совместных поселений (Чабовский, Александров, 1996), и при анализе биотопического распределения (Исаев, Шилова, 2000). В дальнейшем, по мере выравнивания условий можно ожидать более равномерного распределения в пространстве тамарисковой песчанки. С другой стороны, развитие более продвинутых стадий сукцессии и расселение ковылей может существенно ограничить область ее распространения.

Общественная полевка является типичным зеленоядом и в значительно большей степени, нежели тамарисковая песчанка, приспособлена к перевариванию сочных зеленых кормов, богатых клетчаткой (Хашева, 1993; Абатуров, Хашева, 1995). Это особенность ставит ее в зависимость от наличия зеленой растительности, как и всех зеле-

ноядных грызунов аридных экосистем, состояние численности которых прямо зависит от обилия зеленой массы и скорости демутиации (Кучерук, 1985). Принимая во внимание высокую скорость демутиации после сокращения выпаса, можно было ожидать адекватного быстрого роста численности полевки, тем более что массовые размножения этого вида были характерны для Черных земель, а также соседних кизлярских пастбищ при умеренном выпасе в 20-е и 30-е годы (Орлов, 1928; Формозов, Кирилс, 1937), а в 60-е она относилась к числу обычных здесь видов (Попов и др., 1995). Однако вплоть до 1997 г. численность общественной полевки оставалась стабильно низкой, хотя она и освоила новые местообитания.

Едва ли можно связать пик численности и массовое расселение полевки в 1997 г. с активным распространением ковыльно-злаковых сообществ, поскольку в этот год она широко заселила и типично "песчаночьи" местообитания, где достигла очень высокой плотности. Причиной вспышки численности, очевидно, явилась многоснежная зима 1997 г., создавшая условия для зимнего размножения. В этом случае повсеместное распространение и резкое увеличение численности (в 20–50 раз) в нетипичных местообитаниях связаны с выселением из стадий переживания, где численность выросла значительно меньше (в 2–5 раз, Касаткин, Савинецкая, личное сообщение). Таким образом, на резкое изменение состояния популяции полевки, по-видимому, оказали влияние факторы, не связанные собственно с процессами сукцессии. Тем не менее, они могут послужить отправной точкой для значительных изменений статуса вида в сообществе. Так что ожидаемое восстановление численности общественной полевки в Калмыкии (Попов и др., 1995) можно считать вполне реальным.

Неустойчивое состояние популяции домовых мышей может определяться двумя факторами: разной скоростью протекания сукцессии на разных участках и периодическим выселением в открытые стадии с территории покидаемых в настоящее время ферм и кошар. Мы установили (Неронов и др., 1997), что домовые мыши предпочитают участки, находящиеся на ранних стадиях демутиации, с большой долей участия в растительных сообществах сорно-пасквальных видов. Быстрые темпы преобразования таких участков, могут вызывать перераспределение мышей в локальной популяции.

#### *Динамика сообщества*

Особенности субстрата, обилие многолетней и однолетней растительности, проективное покрытие и высота травостоя вполне описывают основной набор биотопов аридной зоны Северо-западного Прикаспия (Роговин, 1997). Интенсивность

выпаса прямо влияет на эти показатели (Ходашева и др., 1979; Кучерук, 1985; Абатуров, Лопатин, 1985; Ракова, 1985; Savory, 1988; Kerley, 1992; Трофимов, 1995; Klapp *et al.*, 1998): при сокращении выпаса обилие и продуктивность эфемеров и эфемероидов сокращается, а многолетних злаков возрастает; увеличивается проективное покрытие, высота и густота травостоя. Увеличение количества осадков также должно способствовать повышению продуктивности надземной фитомассы, которую в Северном Прикаспии ограничивает запас воды в почве (Абатуров, Лопатин, 1985).

Влияние особенностей растительности и почв на структуру сообществ и распределение грызунов в пространстве показано для разнообразных пустынных и степных экосистем, как на уровне локальных сообществ, так и в масштабе регионов (Rosenzweig, Winakur, 1969; Bower *et al.*, 1987; Rosenzweig, 1992; Rogovin, Shenbrot, 1995; Kotler *et al.*, 1991; Роговин, 1996; Gonnet, Ojeda, 1998; и мн. др.). Исследования, касающиеся многолетней динамики пустынных сообществ при изменении условий во времени, не столь многочисленны (Brown, Kurzius, 1989; Brown, Heske, 1990; Brown, 1995; Shenbrot, Rogovin, 1995; Kaufman *et al.*, 1998). При этом они не затрагивают влияния направленных долговременных изменений среды, а рассматривают устойчивые или колеблющиеся экосистемы.

При изучении влияния направленных изменений среды на структуру сообществ грызунов в ходе естественных или пирогенных сукцессий в лесных экосистемах (Фох, 1982, 1990; Фох, Фох, 1984; Попов, 1998) показана закономерная смена доминирующих видов грызунов в соответствии с их экологическими потребностями. При этом закономерности распределения грызунов, обнаруженные на пространственной шкале сукцессионных стадий, проявлялись сходным образом также во временной динамике населения в ходе сукцессии (Фох, 1990). Вместе с тем, при изучении залежных сукцессий (Foster, Gains, 1991) выяснилось, что разные виды грызунов подвержены влиянию изменений в структуре растительности в разной степени. При этом на некоторые виды ход сукцессии не оказывал никакого влияния.

Как показывают наши результаты, изменения в составе и структуре локального сообщества грызунов в ходе восстановительной сукцессии пастбищ оказались не такими существенными, как можно было ожидать. Хотя разнообразие видов в локальных поселениях увеличилось за счет распространения тамарисковой песчанки и общественной полевки, к видам, обитавшим здесь в 80-е годы, добавилась лишь восточноевропейская полевка. Статус полуденной песчанки в сообществе

практически не изменился, а статус общественной полевки изменился незначительно (без учета вспышки численности 1997 г.). В некоторых местообитаниях изменений в соотношении видов вообще не произошло вплоть до пика численности общественной полевки, который, скорее всего, не связан с собственно сукцессионными процессами. Оставаясь стабильным во времени, состав населения в различных местообитаниях при этом существенно отличался на всех временных срезах ( $\chi^2$  – тест,  $p < 0.0001$  для всех периодов), что указывает на высокую степень пространственной изменчивости в соотношении видов.

Внедрение новых видов в сообщества на фоне стабильной численности “аборигенов” (полуденных песчанок) и рост общей численности населения грызунов говорят о достаточно независимом их распределении относительно друг друга. Причина может заключаться в расширении диапазона условий, отвечающих специфическим требованиям большего числа видов, как это показано при анализе пространственной изменчивости состава сообществ в географическом масштабе (Brown, Kurzius, 1987; Роговин, 1997). В нашем случае сообщества, формирующиеся в результате независимой динамики видов, по крайней мере на данном этапе, соответствуют сообществам в понимании Г. Глиссона (Gleason, 1926, цит. по Brown, Kurzius, 1987; Brown, Kurzius, 1987, 1989; Роговин, 1997) как совокупности (скоплению) независимых видов с их специфическими потребностями.

В целом характер изменений в составе сообщества грызунов на Черных землях не соответствует масштабу и глубине изменений в растительном покрове. Долговременные исследования влияния пастбищных нагрузок на состояние популяций птиц и мелких млекопитающих в Северной Америке (Milchunas *et al.*, 1998) также указывают на то, что популяционный ответ не всегда соответствует масштабу изменений в растительном покрове. Это говорит об определенной инертности в реакции сообщества на направленные изменения условий во времени и подвергает сомнению представления о характере растительности и почвы как факторах, жестко детерминирующих распределение видов. Возможно, что исторический фактор (“история поселений”) при изменении условий не в пространстве, а во времени имеет большее значение, определяя отстающие динамики сообществ от динамики среды.

Инерция в реакции видов на изменения условий обнаружена также при долговременных исследованиях растительных сообществ (Milchunas, Lauenroth, 1995). При этом, по мнению авторов, причиной “запоздалой реакции” может служить тенденция продолжать использовать те же место-

обитания вопреки изменившимся и уже неблагоприятным условиям. Грызуны, несомненно, обладают большей свободой перемещений по сравнению с растениями, но и им (в частности полуденным песчанкам – Чабовский, 1986; Попов и др., 1989) в значительной степени свойственен территориальный консерватизм. В сочетании с ярко выраженной натальной филопатрией (Waser, Jones, 1983; Wolf, 1994) и широкими возможностями осваивать за счет обучения новую среду, включая пищевые ресурсы (Galef, 1996; Terkel, 1996) это может существенно замедлять и ослаблять реакцию населения грызунов на изменение внешних условий.

Помимо популяционной инерции, специфика реакции грызунов на изменение условий во времени проявляется в “несимметричности” ответов на соответственно нарушение и восстановление растительности: спад (нарастание) численности при дигрессии необязательно однозначно предопределяет нарастание (спад) численности при демуляции. Такая неоднозначная реакция, очевидно, связана с парадоксом “антропогенного оспепнения” (Неронов, 19976), который заключается в несовпадении последовательности стадий дигрессии, с одной стороны, и демуляции, с другой. На первых этапах восстановления опустыненных участков растительный покров не возвращается в исходное состояние злаково-белополюнных и белополюнных группировок, а переходит в стадию ковыльника. В этих условиях трудно ожидать и “обратного хода” в динамике населения грызунов, о чем, в частности, свидетельствует продолжающееся сокращение численности суслика на фоне восстановления растительности.

Пространственные закономерности распределения видов часто переносят на временную шкалу и используют для прогнозов динамики состояния и распространения видов, указывая на эргодичность этих процессов (Brown, 1995). Наши данные не согласуются целиком с этими представлениями, а скорее подтверждают мнение о том, что эргодичность едва ли является свойством открытых биологических систем (Kauffman, 1993), и что им присущ “вектор времени”, не позволяющий вернуться в предыдущее состояние наподобие маятника (Пригожин, Стенгерс, 1986). Динамика сообществ и популяций во многом определяется их предшествующим состоянием и историей, поэтому она может развиваться в достаточной степени независимо от направленных изменений среды во времени.

Авторы признательны Д.Ю. Александрову, Л.Е. Савинецкой, М.В. Касаткину, С.В. Попову и другим участникам экспедиции за помощь в сборе материала, а также Б.И. Шефтелю, К.А. Роговину и Н.А. Щипанову за ценные замечания к рукописи.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты №№ 96-04-48482 и 98-04-48258), Федеральной целевой программы “Интеграция” (К-0189), а также спонсора экспедиции Владимира Баякина (США).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н. Влияние пастбищного удаления фитомассы на продуктивность растительности // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 27–37.
- Абатуров Б.Д., Хашеева М.Г. Усвоение зеленых растительных кормов грызунами разной пищевой специализации в зависимости от фазы вегетации кормовых растений // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 4. С. 132–141.
- Бананова В.А., Ташинова Л.Н., Бананова В.Г., Сангаджиева Л.Г. Современные процессы опустынивания Черных земель Калмыцкой АССР // Пробл. освоения пустынь. 1988. № 4. С. 8–13.
- Варшавский С.Н., Попов Н.В., Лавровский А.А. и др. Современное состояние ареала и численности малого суслика на Юго-востоке европейской части СССР в связи с антропогенным преобразованием ландшафтов // Бюл. МОИП, отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 4. С. 10–20.
- Виноградов Б.В. Современная динамика и экологическое прогнозирование природных условий Калмыкии // Пробл. освоения пустынь. 1993. № 1. С. 29–37.
- Виноградов Б.В., Кулик К.Н. Картографирование динамики опустынивания земель по повторным аэро- и космическим снимкам // Изв. РАН. Сер. географич. 1996. № 2. С. 140–149.
- Зонн И.С. Республика Калмыкия-Хальмг-Тангч – Европейский регион экологической напряженности // Биота и природная среда Калмыкии. М.-Элиста: “ТОО Коркис”. 1995. С. 3–18.
- Исаев С.И., Шилова С.А. Биотопическое распределение и численность полуденных (*Meriones meridianus*) и тамарисковых (*M. tamariscinus*) песчанок (*Rodentia: Gerbillinae*) на юге Калмыкии // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. №1. С. 1–6.
- Касаткин М.В., Исаев С.И., Савинецкая Л.Е. Некоторые особенности экологии общественной полевки (*Microtus socialis*) в районе Черных земель Калмыкии в период нарастания численности // Зоол. журн. 1999. Т. 77. Вып. 4. С. 582–592.
- Клаудсли-Томпсон Дж.Л. Введение // Сахара. М.: Прогресс, 1990. С. 8–26.
- Куракова Л.И., Милонова Е.В. Антропогенные ландшафты тропических пустынь // Пробл. освоения пустынь. 1973. № 5. С. 3–9.
- Кучерук В.В. Травоядные млекопитающие в аридных экосистемах внетропической Евразии // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 166–223.

- Магомедов М.Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р. Зависимость питания и состояния популяции гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) от динамики кормовых ресурсов // Зоол.журн. 1993. Т. 72. Вып. 2. С. 101–111.
- Матросов А.Н. Пространственная структура Западной части Волго-Уральского песчаного очага чумы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов: Российский н.-и. противочумный ин-т "Микроб", 1992. 23 с.
- Миронов Н.П., Павлов А.Н., Пушница Ф.А., Ширанович П.И. Изменения границы ареала малого суслика в донских и ставропольских степях // Зоол.журн. 1952. Т. 31. Вып. 5. С. 752–760.
- Мокроусов Н.Я. Подсемейство песчанки – Gerbillinae // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1978. Т. 1. Ч.1. С. 7–115.
- Мяло Е.Г., Левит О.В. Современное состояние и тенденции развития растительного покрова Черных земель // Аридные экосистемы. 1996. Т. 2. № 2–3. С. 145–152.
- Недялков С.Т. Экологическая классификация растительного покрова Афганистана // Экология и биогеография в Афганистане. М.: Российский Комитет по программе ЮНЕСКО "Человек и биосфера", 1983. С. 30–48.
- Неронов В.В. Вековая динамика полупустынь Прикаспия // Евразия. 1997а. № 4. С. 49–51.
- Неронов В.В. К истории массового расселения и фитоценологии тырсы (*Stipa capillata* L.) в Калмыкии // Аридные экосистемы. 1997б. Т. 3. № 5. С. 82–92.
- Неронов В.В., Чабовский А.В., Александров Д.Ю., Касаткин М.В. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология. 1997. № 5. С. 369–376.
- Орлов Е.И. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных Калмыцкой области // Матер. к познанию фауны Нижнего Поволжья. 1928. Вып. 2. 47 с.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г. Песчанки мировой фауны. М.: Наука, 1990. 368 с.
- Попов И.Ю. Структура и динамика населения мелких млекопитающих в связи с сукцессией растительности в европейской южной тайге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, 1998. 17 с.
- Попов Н.В., Сурвилло А.В., Князева Т.В. и др. Биоценологические последствия антропогенной трансформации ландшафтов Черных земель // Биота и природная среда Калмыкии. М.-Элиста: "ТОО Коркис", 1995. С. 211–221.
- Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Шипанов Н.А. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном снижении численности // Фауна и экология грызунов. 1989. Т. 17. С. 5–58.
- Попов С.В., Чабовский А.В. Поведение *Meriones tamariscinus* в природе (по данным визуальных наблюдений) // Зоол.журн. 1998. Т. 77. Вып. 3. С. 1–9.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. М.: Мир, 1986. 386 с.
- Ракова М.В. Состояние и семенная продуктивность люцерны степной и мятлика луковичного при зоогенном воздействии // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 250–258.
- Ралль Ю.М. Введение в экологию полуденных песчанок *Pallasiomys meridianus* Pall. III. Питание. Возрастные закономерности. Продолжительность жизни и смертность // Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1940. Т. 18. Вып. 3/4. С. 331–363.
- Ралль Ю.М. Очерк экологии гребенщиковой песчанки *Meriones tamariscinus* Pall. // Грызуны и борьба с ними. Алма-Ата. 1941. Вып. 1. С. 179–207.
- Роговин К.А. Растительность как фактор разнообразия видов в сообществах пустынных грызунов // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 6. С. 743–748.
- Роговин К.А. Эколого-географические аспекты организации сообществ мелких млекопитающих пустынь: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции, 1997. 45 с.
- Трофимов И.А. Природные кормовые угодья Черных земель // Биота и природная среда Калмыкии. М.-Элиста: ТОО "Коркис", 1995. С. 53–83.
- Тупикова Н.В. Карта населения грызунов Калмыкии // Биота и природная среда Калмыкии. М.-Элиста: ТОО "Коркис", 1995. С. 196–210.
- Уоррен А. Проблемы опустынивания // Сахара. М.: Прогресс, 1990. С. 393–402.
- Формозов А.Н. Изменение природных условий степного Юга европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Проблемы экологии и географии животных. М.: Наука, 1981. С. 114–161.
- Формозов А.Н., Кирис И.Б. (Просвирнина) Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосах. III. Влияние общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) и некоторых других грызунов на растительность Кизлярского района Дагестанской АССР // Уч. записки МГУ. 1937. Вып.13. С. 59–70.
- Фрисман Л.В., Краснов Б.Р. Генетическая дифференциация трех форм домового мыши с территории РСФСР // Четвертый съезд ВТО. М.: АН СССР, 1986. Т. 1. С. 107–108.
- Хашева М.Г. Сравнительный анализ потребления и переработки корма грызунами (на примере гребенщиковой песчанки, хомяка Радде, общественной полевки): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т эвол. морф. и экол. животн. им. А.Н. Северцова, 1993. 23 с.
- Ходяшева К.С., Злотин Р.И., Снегирева Е.В. Влияние животных-фитофагов на продуктивность растительности луговой степи // Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М.: Ин-т географии АН СССР, 1979. С. 10–62.

- Хохлова И.С.* Механизмы поддержания популяционного гомеостаза в группировках домовый мыши и меры ограничения ее численности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Моск. гос. ун-т. 1986. 22 с.
- Чабовский А.В.* Роль знакомства с территорией в пространственной организации поселений полуденных песчанок // Четвертый съезд ВТО. М.: АН СССР. 1986. Т. 1. С. 372–373.
- Чабовский А.В., Александров Д.Ю.* Пространственная организация совместного поселения полуденных и тамарисковых песчанок в Калмыкии // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 12. С. 1842–1851.
- Шилов А.И.* Поведение малого суслика при разной плотности поселений // Поведение животных в сообществах. М.: Наука, 1983. Т. 2. С. 75–77.
- Шилова С.А.* Популяционная характеристика массовых видов мелких млекопитающих Черных земель // Биота и природная среда Калмыкии. М.-Элиста: ГОО "Коркис", 1995. С. 158–195.
- Щипанов Н.А.* Комплексы мелких млекопитающих в сельскохозяйственном ландшафте (на примере сенокосов Калмыцкой АССР): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1985. 24 с.
- Щипанов Н.А.* Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1987. Т. 66. Вып. 5. С. 759–761.
- Аюуб А.Т.* Extent, severity and causative factors of land degradation in the Sudan // J. of Arid Environ. 1998. V. 38. № 3. P. 397–409.
- Bowers M.A., Thompson D.B., Brown J.H.* Spatial organisation of a desert rodent community: food addition and species removal // Oecologia. 1987. № 72. P. 77–82.
- Brown J.H.* Macroecology. Chicago, London: The Univ. of Chicago Press, 1995. 269 p.
- Brown J.H., Heske E.J.* Temporal changes in a Chihuahuan desert rodent community // Oikos. 1990. № 59. P. 290–302.
- Brown J.H., Kurzius M.* Composition of desert rodent faunas: combination of coexisting species // Ann. Zool. Fenn. 1987. № 24. P. 227–237.
- Brown J.H., Kurzius M.* Spatial and temporal variation in guilds of North American granivorous desert rodents // The Structure Of Mammalian Communities. Lubbock: Texas Tech Univ, 1989. № 28. P. 71–90.
- Cloudsley-Thompson J.L.* Sahara Desert. Oxford-New York: Pergamon Press, 1978. 425 p.
- Dregne H.* Arid Lands in Transition. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science, 1970. 289 p.
- Foster J., Gains M.S.* The effects of a successional habitat mosaic on a small mammal community // Ecology. 1991. V. 72. № 4. P. 1358–1373.
- Fox B.J.* Fire and mammalian secondary succession in an Australian coastal heath // Ecology. 1982. № 1. P. 201–213.
- Fox B.J.* Changes in the structure of mammal communities over successional time scales // Oikos. 1990. № 59. P. 321–329.
- Fox B.J., Fox M.D.* Small mammal recolonization of opened forest following sand mining // Aust. J. Ecol. 1984. № 9. P. 241–252.
- Galef B.G., Jr.* Introduction // Social Learning in Animals: The Roots of Culture, C.M. Hayes, B.G. Galef, Jr. (eds). 1996. San Diego: Acad. Press. P. 3–16.
- Gleason H.A.* The individualistic concept of plant association // Bull. Torrey Botanical Club. 1926. № 53. P. 7–26.
- Gonnet J.M., Ojeda R.A.* Habitat use by small mammals in the arid Andean foothills of the Monte Desert of Mendoza, Argentina // J. of Arid Environ. 1998. V. 38. № 3. P. 349–357.
- Kauffman S.A.* The Origins of Order. Oxford: Oxford Univ. Press, 1993. 708 p.
- Kaufman D.W., Kaufman G.A., Fay P.A., Zimmerman J.L., Evans E.W.* Animal populations and communities // Grassland Dynamics: Long-Term Ecological Research in Tallgrass Prairie, A.K. Knapp *et al.* (eds). Oxford-New York: Oxford Univ. Press, 1998. P. 113–139.
- Kerley G. I. H.* Ecological correlates of small mammal community structure in the semiarid Karoo, South-Africa // J. of Zool. 1992. V. 227. P. 17–27.
- Knapp A.K., Briggs J.M., Hartnet D.C., Collins S.L.* (eds). Grassland Dynamics: Long-Term Ecological Research in Tallgrass Prairie. Oxford-New York: Oxford Univ. Press, 1998. 364 p.
- Kotler B.P., Brown J.S., Hasson O.* Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation // Ecology. 1991. V. 72. № 6. P. 2249–2260.
- Milchunas D.G., Lauenroth W.K.* Inertia in plant community -- state change after cessation of nutrient-enrichment stress // Ecol. Appl. 1995. V. 5. № 2. 452–458.
- Milchunas D.G., Lauenroth W.K., Burke J.C.* Livestock grazing: animal and plant biodiversity of shortgrass steppe and the relationship to ecosystem function // Oikos. 1998. V. 83. № 1. P. 65–74.
- Rana B. D., Tripathi R. S.; Soni B. K.* Effects of irrigation agriculture to the desert rodents // Mammalia. 1992. V. 56. № 2. P. 231–235.
- Rogovin K.A., Shenbrot G.J.* Geographical variation in structure of rodent communities in desert zone of Mongolia // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56. Вып. 1. С. 33–58.
- Rosenzweig M.L., Winakur J.* Population ecology of desert rodent communities: habitat and environmental complexity // Ecology. 1969. V. 50. № 4. P. 558–572.
- Rosenzweig M. L.* Species-diversity gradients – we know more and less than we thought // J. of Mammal. 1992. V. 73. № 4. P. 715–730.
- Saitoh T.* The effects and limits of territoriality on population regulation in gray red-backed voles, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // Res. on Popul. Ecology. 1991. V. 33. № 2. P. 367–386.
- Savory A.* Holistic Resource Management. Washington, D.C.: Island Press, 1988. 563 p.
- Shenbrot G.J., Rogovin K.A.* Temporal variation in spatial organisation of a rodent community in the Southwestern

- Kyzylkum Desert (Middle Asia) // *Ecography*. 1995. № 18. P. 370–383.
- Toupet C.* Le nomade, conservateur de la nature? L'exemple de la Mauritanie centrale // *Pastoral. in Tropical Africa*. 1975. P. 455–467.
- Terkel J.* Cultural transmission of feeding behavior in the black rat (*Rattus rattus*) // *Social Learning in Animals: The Roots of Culture*, C.M. Hayes, B.G. Galef, Jr. (eds). 1996. San Diego: Acad. Press. P. 17–48.
- Waser P.M., Jones W.T.* Natal philopatry among solitary mammals // *Q. Rev. Biol.* 1985. V.58. P. 355–390.
- Wolf J.O.* More on juvenile dispersal in mammals // *Oikos*. 1994. V. 71. № 2. P.349–352.

## Dynamics of Rodent Community and Populations in Kalmyk Semideserts under Conditions of Decreasing Pastural Load and Increasing Humidity

S. A. Shilova, A. V. Chabovskii, S. I. Isaev, and V. V. Neronov

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
Leninskii pr. 33, Moscow, 117071 Russia*

Today, pastural ecosystems of the Kalmyk Republic demonstrate progressive regrowth dynamics, which is explained by a sharp decrease in grazing load and the onset of a new humidification cycle in the Caspian Lowland. By the mid-1990s, the sparse and poor desert vegetation with a significant proportion of ephemerals, characteristic of these ecosystems in the 1980s, had been substituted by highly productive tall-grass communities typical of steppes. Under such conditions, corresponding changes in the distribution and abundance of rodents could be expected. These parameters were assessed in different types of habitats in Chernye Zemli (the Kalmyk Black Lands) from 1980 to 1983 and from 1993 to 1997. Rodents were captured in live traps distributed over permanent test plots and in crush traps arranged in lines. The results showed that the population of midday gerbils did not change significantly during this period, although their favorite open habitats considerably decreased in area. The abundance and range of tamarisk gerbils noticeably increased, whereas those of little sousliks continued to decrease, contrary to our expectations. Thus, a rapid progressive succession in plant communities did not cause the corresponding change (of similar rate and extent) in the structure of rodent community. The difference between the observed and expected results provides evidence that rodent populations are somewhat "inert" in their response to changes in environmental conditions, and their development is relatively independent of these changes, but is contingent upon the state of populations in the past (i.e., the history of colonies).