

На правах рукописи



Шереметьев Илья Сергеевич

**ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ КРУПНЫХ ТРАВЯДНЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРНОЙ АЗИИ**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Владивосток

2018

Работа выполнена в лаборатории териологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук.

Официальные оппоненты:

Курхин Юрий Павлович,

доктор биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Институт леса КарНЦ РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем

Литвинов Юрий Нарциссович,

доктор биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН, зав. лабораторией экологии сообществ позвоночных животных

Боескорв Геннадий Гаврилович,

доктор биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, главный научный сотрудник лаборатории «Геологический музей»

Ведущая организация:

ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН

Защита состоится «25» сентября 2018 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН по адресу: 690022, Владивосток, проспект 100-летия Владивостока, 159, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

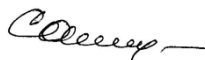
Факс: 8(423) 231-01-93. E-mail: info@biosoil.ru

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022, Владивосток, проспект 100-летия Владивостока, 159, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, ученому секретарю диссертационного совета.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН <http://www.biosoil.ru>

Автореферат разослан « » _____ 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е.М. Саенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Размер, гомойотермия, удельные потребности в пище, разнообразие видов и способность достигать большой численности и биомассы сделали крупных травоядных млекопитающих важнейшими первичными консументами экосистем арктических и умеренных районов (Likens et al., 1970; Zimov, 2005; Cornelissen et al., 2014; du Toit, Olf, 2014). Уникальное для фитофагов разнообразие кормовых растений, с одной стороны, сильно усложняет структуру трофических сетей с участием крупных травоядных млекопитающих, с другой – делает многомерное пространство их ресурсных ниш состоящим преимущественно из трофических ресурсов, что придает громадное значение трофическим взаимодействиям между этими экологически сходными видами. Поэтому крупные травоядные млекопитающие входят в десятку наиболее исследуемых объектов экологии сообществ (Putman, 1996; Baskerville et al., 2011; Kartzinel et al., 2015). Аналогичное место, но уже в связи с выяснением причин и последствий глобальных изменений климата, ландшафтов и активности человека, эта группа занимает и в палеоэкологии (Vereshchagin, Baryshnikov, 1992; Жегалло и др., 2001; Назаретян, 2010; Zimov et al., 2012). Тем не менее, закономерности организации сообществ крупных травоядных млекопитающих, включая и те, которые способна прояснить история их формирования, остаются в основном неизученными.

Общий интерес экологии сообществ и палеоэкологии к крупным травоядным млекопитающим привел к появлению большого количества данных по ним, полученных в рамках этих направлений исследования. Однако их обобщению в изучении организации сообществ крупных травоядных млекопитающих всегда мешали различия в подходах к детализации в экологических и палеонтологических работах (Шереметьев и др., 2014б; Jackson, Blois, 2015). Эту проблему решает развиваемая в последние десятилетия концепция *метасообщества*, буквально понимаемого как сеть локальных сообществ потенциально взаимодействующих видов региона (Gilpin, Hanski, 1991; Wilson, 1992; Примак, 2002; Leibold et al., 2004; Gonzalez, 2009; Leibold, Chase, 2017). В выяснении закономерностей организации многовидовых совокупностей экологически сходных видов на больших территориях она существенно увеличивает потенциал концепции *фауны* (Лопатин, 1989) понятийным аппаратом экологии сообществ (MacArthur, 1957; McGill et al., 2007; Leibold et al., 2004; Székely, Langenheder, 2013). Приложимость концепции метасообщества к группам видов крупных травоядных млекопитающих на больших территориях требует выявления межвидовых взаимосвязей и в их локальных сообществах и между ними с использованием данных по трофическим ресурсам, спектрам типов местообитаний и динамике ареалов. Это позволяет изучить влияние не только внешних, в особенности антропогенных и климатических, но и внутренних, факторов на видовой состав и структуру этих групп.

Огромный интерес в выяснении закономерностей организации сообществ крупных травоядных млекопитающих представляет территория Северной Азии. Во-первых, это один из крупнейших в Палеарктике регионов с высоким уровнем разнообразия видов этой группы, многие из которых распространены или были прежде распространены далеко за его пределами; во-вторых, многие из них характеризуются существенными различиями не только в современной динамике популяций, но и в завершающий период формирования современных условий обитания в позднем плейстоцене и голоцене (Гептнер и др., 1961; Барышников и др., 1981; Wilson, Reeder, 1993; Данилкин, 1999, 2002, 2005; Тихонов,

2005). Чем обусловлены эти различия остается неизвестным, несмотря на пристальный научный и практический интерес к этой группе. Ясно, что при таком разнообразии крупных травоядных млекопитающих эти различия не могут быть объяснены исключительно ни действием ограниченного набора внешних факторов, ни видовыми характеристиками (Guthrie, 2006; Назаретян, 2010; Sandom et al., 2014; Шереметьев и др., 2014б; Stuart, 2015). Самой актуальной задачей на данном этапе исследований крупных травоядных млекопитающих Северной Азии является выход на новый сравнительный и обобщающий уровень анализа множества накопившихся данных по видам этой группы и взаимодействиям между ними в использовании ресурсов, а концепция метасообщества представляет для этого наилучшие возможности.

В изучении взаимодействий крупных травоядных млекопитающих в использовании трофических ресурсов всегда актуален вопрос о других фитофагах. В Северной Азии и в других районах Палеарктики наиболее существенный вклад в утилизацию растительности вносят арктические лемминги и гусеобразные (Кирющенко, Кирющенко, 1979; Oksanen et al., 2008; Розенфельд, 2009; Сыроечковский, 2013; Metcalfe, Olofsson, 2015). Какую роль взаимодействия с ними могут играть в организации сообществ крупных травоядных млекопитающих и какое влияние они сами оказывают на леммингов и гусеобразных, остается совершенно неизученным.

Степень разработанности. Мировое первенство в изучении организации сообществ крупных травоядных млекопитающих прочно удерживают африканские и европейские исследования (Fritz et al., 2002; Cumming, Cumming, 2003; Owen-Smith, 2008; du Toit, Olf, 2014), относительно которых исследования в Северной Азии и на прилегающих территориях можно охарактеризовать еще только начальной стадией (Yoshihara et al., 2008; Sietses et al., 2009; Розенфельд и др., 2012; Шереметьев и др., 2014а,б, 2017а,б). Имеется большое количество данных по видам крупных травоядных млекопитающих территории исследования, представленных, в том числе и в крупных энциклопедических обзорах (Флеров, 1952; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Барышников и др., 1981; Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Данилкин, 1999; 2002; 2005; Павлинов и др., 2002; Приходько, 2003; Тихонов, 2005), но они еще мало использовались в анализе экологических взаимодействий между видами этой группы. Закономерности организации сообществ крупных травоядных млекопитающих Северной Азии в целом остаются неизученными. С другой стороны, при ясной теоретической основе представлений о сообществах экологически сходных видов в фундаментальной экологии (Бигон и др., 1989; Гиляров, 2002, 2007; Hubbell, 2005; McGill et al., 2007) мало изучены непосредственные механизмы влияния межвидовых взаимодействий в использовании ресурсов, в том числе и трофической конкуренции (Пианка, 1981; Ritchie, 2002; Гиляров, 2007). Крупные травоядные млекопитающие Северной Азии являются одним из самых удачных объектов исследования в этих вопросах.

Цель и задачи. Цель работы — выяснить закономерности организации сообществ крупных травоядных млекопитающих Северной Азии. В связи с этим поставлены следующие задачи:

1. Охарактеризовать ландшафтные особенности условий обитания крупных травоядных млекопитающих, определяемые климатом, растительностью и активностью человека, масштабы и хронологию их изменений в позднем плейстоцене и голоцене.

2. Изучить видовой состав и количественные характеристики кормовой растительности в основных типах растительных ассоциаций; охарактеризовать влияние антропогенных факторов на состав и количественное соотношение кормовых растений.

3. Выявить особенности травоядных, связанные с использованием трофических ресурсов и типов местообитаний; выяснить принципы формирования локальных сообществ крупных травоядных млекопитающих и специфику динамики их ареалов в позднем плейстоцене и голоцене, а также распределения по ландшафтно-географическим типам сообществ.

4. Изучить трофические спектры крупных травоядных млекопитающих, выяснить особенности межвидовых взаимодействий в использовании трофических ресурсов и их роль в популяционной динамике; охарактеризовать конкурентные взаимодействия крупных травоядных млекопитающих с гусеобразными и леммингами; проанализировать роль конкуренции в стабилизации сообществ.

5. Реконструировать историю формирования современного метасообщества крупных травоядных млекопитающих и выявить роль ландшафтных изменений, активности человека и трофической конкуренции в его динамике в позднем плейстоцене и голоцене.

Научная новизна. Работа является первым исследованием роли трофических взаимодействий в организации сообществ крупных травоядных млекопитающих Северной Азии, опирающимся на историю их формирования в позднем плейстоцене и голоцене с обобщением и систематизацией большого количества данных по биологии и экологии этой группы, а так же на результаты качественного и количественного анализа кормовой растительности. Впервые представлен анализ распределения крупных травоядных млекопитающих по типам сообществ, основанный на стандартном комплексе морфофизиологических, экологических и поведенческих характеристик, включая особенности функционирования их пищеварительного тракта и трофические стратегии, и независимый от влияния истребления, одомашнивания и других, трансформирующих выбор местообитаний, факторов. Систематизированы данные по динамике ареалов видов этой группы в позднем плейстоцене и голоцене, на основе которых впервые проведен сравнительный анализ долгосрочной динамики их популяций и сообществ. Проведен анализ всех имевшихся и полученных впервые данных по трофическим спектрам крупных травоядных млекопитающих Северной Азии, включая вымерших и/или в различной мере одомашненных видов, на основе которого изучено перекрывание трофических ниш и конкурентные преимущества. Сформулировано представление о зависимости структуры сообществ крупных травоядных млекопитающих от изменчивости условий обитания. Проанализирована хронология трансформации их сообществ в позднем плейстоцене и голоцене с оценкой вклада изменений климата, активности человека и межвидовой конкуренции за трофические ресурсы.

Теоретическая и практическая значимость. Главное теоретическое значение в работе имеет возможность впервые изучить закономерности влияния межвидовых взаимодействий в использовании многомерного ресурсного пространства на организацию сообществ экологически сходных видов в долгосрочной перспективе. Теория ниш, значительное место в которой занимают представления о межвидовой конкуренции, это основа современной экологии сообществ, но доказательство влияния конкуренции почти нет, и механизмы межвидовых эксплуатационных взаимодействий все еще остаются интенсивно исследуемыми (Connell, 1983; Schoener, 1983; Ritchie, 2002; Hubbell, 2005;

Гиляров, 2007; Kraft et al., 2008). Результаты изучения сообществ крупных травоядных млекопитающих важны в обсуждении теории филоценогенеза, разработанной в палеоэкологии на материалах по сообществам очень далекого прошлого (Жерихин, 2003). В более специальном фундаментальном контексте представленная работа непосредственно связана с проблемой позднечетвертичных вымираний: усиление активности человека или климатические изменения были их главной причиной (Назаретян, 2010; Polishchuk, 2010; Lorenzen et al., 2011; Sandom et al., 2014). Последнее характеризует и практическую значимость работы как перспективу изучить соотношение влияния на трансформацию сообществ сочетания природных и антропогенных факторов, обеспечив основу для планирования природоохранных усилий и увеличения экономического эффекта использования крупных травоядных млекопитающих (Шереметьев и др., 2011, 2012, 2014а,б; Rule et al., 2012) и глобальных стратегий природопользования в целом (Milner-Gulland, Bennett, 2003; Chapin et al., 2004). Большое практическое значение имеет разработанный в ходе выполнения работы и представленный в общем доступе интернет-ресурс «Определитель вместимости среды обитания копытных животных Дальнего Востока» (Шереметьев и др., 2013), содержащий базы данных по трофическим сетям парнокопытных и обеспечивающий возможность количественных оценок. В результате работы собран, проанализирован и опубликован большой справочный материал по крупным травоядным арктической и умеренной зон Азии и прилегающих районов, который может быть использован для любых связанных с ними научных, природоохранных и экономических мероприятий (Шереметьев, Прокопенко, 2005; Шереметьев, 2009а,б,в; Шереметьев и др., 2013, 2016; Розенфельд, Шереметьев, 2016 и др.).

Методология и методы исследования. Методология работы опирается на количественный анализ не только в изучении кормовой растительности, трофических спектров и перекрывания ниш, но и в оценке конкурентных рангов крупных травоядных млекопитающих и их распределения по типам сообществ. Изучение истории формирования сообществ сочетает палеонтологические данные и актуалистические реконструкции (Чайковский, 2003; Еськов, 2000), поскольку рассматриваемый период охватывает ближайшие 17000 лет, а абсолютное большинство изученных видов сохранилось в настоящее время. Определение главного фактора популяционной динамики каждого вида в этот период основано не только на хронологическом соответствии его проявления и событий популяционной динамики, но и на характеристике видов и их взаимодействий в использовании трофических ресурсов. В анализе закономерностей трансформации сообществ значительный вклад конкуренции, а именно – вымирание или более интенсивное уменьшение размера популяций у относительно слабых соперников и сохранение или увеличение популяций у сильных, это индикатор преимущественно ресурсной (bottom-up) организации сообществ (Sinclair et al., 2003; Norcraft et al., 2010), возможной при определяющем влиянии изменений климата и климатогенных изменений условий обитания крупных травоядных млекопитающих. Вымирание или сокращение популяций сравнительно сильных трофических конкурентов, напротив, показывает определяющее значение хищнической (top-down) регуляции в организации сообществ, за исключением случаев, когда ресурсная регуляция становится позднейшим артефактом (Gandiwa, 2013).

Положения, выносимые на защиту.

1. В общем пространстве трофических ресурсов все локальные сообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии составляют метасообщество, в организации которого определяющую роль играет трофическая конкуренция.

2. В позднем плейстоцене и голоцене трансформация метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии под влиянием трофической конкуренцией была инициирована ландшафтными изменениями, а в дальнейшем ее основные проявления усилены влиянием человека.

3. Влияние человека на сообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии складывается из хищнической регуляции с утратой его зависимости от плотности популяций этих видов как основных жертв и ресурсной регуляции, в которой человек становится элементом механизма трофической конкуренции, в том числе контролируя количественное соотношение одомашненных видов.

Степень достоверности. Достоверность результатов работы обоснована массивом задействованных для их получения материалов по всем основным направлениям исследования, использованием множества опубликованных материалов и анализом большого количества литературы. Логика и математический аппарат изучения закономерностей организации сообществ опираются на разработки ведущих экологов и имеют мировую практику применения (Песенко, 1982; Бигон и др., 1989; Krebs, 1989; Greenberg, 1990; Gotelli, Entsminger, 2001; Шитиков и др., 2011). По теме диссертации опубликовано 34 работы, большинство которых в международных научных периодических изданиях, осуществляющих рецензирование публикуемых статей. Из них: 22 статьи в списке изданий ВАК, 1 монография и 3 главы в монографиях.

Апробация результатов. Результаты работы представлены на международных конференциях: «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2003; 2007), «Zoocenosis» (Днепропетровск, 2007; 2009), «Fundamental and Applied Issues of Ecology and Evolutionary Biology» (Улан-Батор, Монголия, 2008), «Invasion of alien species in Holarctic» (Борк, 2013) и «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2017).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 230 страницах, включает 23 рисунка, 14 таблиц. Список литературы содержит 408 источников, в том числе 192 на иностранных языках.

Благодарности. Автор глубоко признателен С.В. Прокопенко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), Е.А. Пиленовой и В.П. Верхолат (БСИ ДВО РАН), Л.А. Фединай (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), С.С. Холоду (БИН РАН), В.Д. Казмину (заповедник «Ростовский») и С.В. Осипову (ТИГ ДВО РАН) за деятельное и консультативное участие в сборе и обработке материала по кормовой растительности; моим коллегам за возможность работать с громадным количеством интереснейшего материала по кормовой растительности и питанию травоядных млекопитающих и птиц, конструктивные обсуждения совместных результатов и затронутых проблем, в т.ч. в ходе написания совместных статей. Это С.Б. Розенфельд, Т.П. Сипко, И.А. Дмитриев (ИПЭЭ РАН), Л.В. Полищук (МГУ), А.А. Груздев (Заповедник «Остров Врангеля»), Л. Жаргалсайхан (ИОЭБ АНМ), С. Энх-Амгалан (ИГГ АНМ), Е.А. Петруненко и Д.Е. Кислов (БСИ ДВО РАН), Г.П. Салькина (Лазовский заповедник), О.Г. Заумылова (Сихотэ-Алинский заповедник), Б.З. Борисов (ИБПК СО РАН), И.Н. Шереметьева и В.Е.

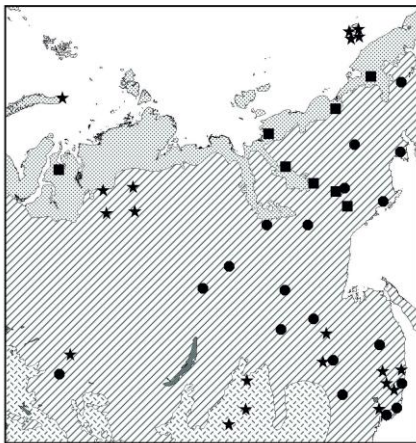
Омелько (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), Ю.М. Дунишенко и А.А. Даренский (ВНИИОЗ РАСХН). Я очень благодарен моему учителю и активному многолетнему участнику неформальных обсуждений связанных с этой работой вопросов, без влияния которого она никогда бы не могла быть написана, В.А. Нестеренко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), а также другим сотрудникам из лаборатории териологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, всегда интересовавшимся моими научными проблемами, М.П. Тиуну, В.А. Костенко и С.К. Холину. Большое спасибо администрации и персоналу ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Лазовского, Сихотэ-Алинского, Норского, Уссурийского заповедников и других организаций за обеспечение возможности и техническую поддержку исследований.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методы

Территориальные и хронологические рамки исследования, источники данных по условиям обитания крупных травоядных млекопитающих

В разделе охарактеризованы география источников материала по трофическим спектрам травоядных (Рисунок 1), территориальные и хронологические границы исследования (нижняя – 17000 лет назад; верхняя – современность). В характеристике



- | | |
|------------------------------|----------------------------|
| ★ оригинальные данные | Тундра |
| ● литературные данные | Леса |
| ■ данные по ископаемым видам | Степные и пустынные районы |

Рисунок 1 – Карта основных источников материала по трофическим спектрам травоядных и основных типов современных ландшафтов Северной Азии.

условий обитания, определяемых климатом, растительностью и активностью человека в Северной Азии, и их изменений использованы данные работ К.А. Соболевской (1946), Ф.Н. Милькова и Н.А. Гвоздецкого (1975), Н.А. Хотинского (1977), А.Л. Тахтаджяна (1978), А.С. Мониной и Ю.А. Шишкова (1979), Е.Н. Матюшкина (1985), И.М. Красноборова (1986), Б.В. Андрианова (1988), Г.А. Кривоносова и А.Ф. Живогляда (1989), А.М. Короткого с соавт. (1996), А.Г. Воронова с соавт. (2002), L.L. Cavall-Sforza и M.W. Feldman (2003), В.Л. Кошкарковой и А.Д. Кошкарлова (2004), М.С. Стишова (2004), Я.В. Кузьмина (2005), P.V. Krestov (2004), А. Верпоорте (2008), А.К. Марковой и А.Ю. Пузаченко (2008), И. Мол (2008), P. Hiscock (2008), А.Т. Surovell (2003), D. Nogués-Bravo с соавт. (2008), Е.Н. Черных (2009), М. Rasmussen с соавт. (2014) и А.А. Данилкина (2016).

Объекты

Основные объекты исследования на уровне видов – 20 обитающих в Северной Азии крупных травоядных млекопитающих и/или вымершие здесь за 17000 лет: кабан *Sus scrofa* Linnaeus, 1758, бактриан *Camelus bactrianus* Linnaeus, 1758, кабарга *Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758, сибирская косуля *Capreolus pygargus* (Pallas, 1771), лось *Alces alces* (Linnaeus, 1758), северный олень *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758), пятнистый олень *Cervus nippon* Temminck, 1838, благородный олень *C. elaphus* Linnaeus, 1758, овцебык *Ovibos moschatus* (Zimmermann, 1780), амурский горал *Nemorhaedus caudatus* (Milne-Edwards, 1867), снежный баран *Ovis nivicola* Eschscholtz, 1829, домашняя овца *Ovis aries* Linnaeus, 1758, домашняя коза *Capra hircus* Linnaeus, 1758, монгольский дзерен *Procapra gutturosa* (Pallas, 1777), сайга *Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766), домашняя корова/тур *Bos taurus* Linnaeus, 1758, первобытный бизон *Bison priscus* Vojanus, 1827, домашняя лошадь/тарпан *Equus caballus* Linnaeus, 1758, ленская лошадь *E. lenensis* Russanov, 1968, мамонт *Mammuthus primigenius* (Гептнер и др., 1961; Барышников и др., 1981; Wilson, Reeder, 1993; Павлинов и др., 2002; Данилкин, 2005). Дополнительные объекты – арктические лемминги и гусеобразные реконструированного в 20 в. и почти экспериментального сообщества травоядных о-ва Врангеля: малый белый гусь *Anser caerulescens caerulescens* (Linnaeus, 1758), тихоокеанская черная казарка *Branta bernicla nigricans* (Lawrence, 1846), гренландский *Dicrostonyx groenlandicus* (Traill, 1823) и сибирский *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) лемминги (Wilson, Reeder, 1993; Стишов, 2004; Розенфельд, Шереметьев, 2016; Шереметьев и др., 2017б).

На уровне сообществ основными объектами исследования являются ландшафтно-географические типы сообществ, видовой состав которых определяет в пределах конкретных регионов возможные ландшафтные типы сообществ, а те в свою очередь варианты локальных сообществ. Метасообщество рассматривается как высший уровень градации изученных сообществ.

Источники первичного материала в анализе кормовой растительности и трофических спектров

Имеются три источника материала, лежащего в основе аналитической части работы: опубликованные данные, материал, предоставленный в ходе совместных исследований, и оригинальный материал. Оригинальная часть материала по кормовой растительности является основной и представлена 135 ботаническими описаниями, охватывающими все основные типы местообитаний крупных травоядных млекопитающих рассматриваемого региона. Эти исследования были организованы в 2002 г. и выполнялись в ходе экспедиционных работ с участием ботаников С.В. Прокопенко, Е.А. Пименовой, В.П. Верхолат и Л.А. Феединой. В ходе совместных исследований предоставлены материалы: степная растительность – 57 описаний (Туменцогт, Восточная Монголия), выполненных сотрудниками Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции (ИПЭЭ РАН) и проанализированных с участием Е.А. Петруненко и Д.В. Кислова (БСИ ДВО РАН) (Шереметьев и др., 2017а); арктическая растительность – 67 описаний (о-в Врангеля), выполненных в ходе экспедиционных работ С.С. Холода, В.Д. Казьмина, В.В. Баранюка и С.Б. Розенфельд и проанализированных автором с участием С.Б. Розенфельд (ИПЭЭ РАН) (Розенфельд и др., 2017 а,б). Опубликованные данные в анализе кормовой растительности не использованы.

В изучении трофических спектров травоядных основная часть материала предоставлена в ходе совместных исследований сотрудниками Института Северцова (ИПЭЭ РАН) и представлена 454 кормовыми пробами (Таблица 1). Аналогичный материал по питанию малого белого гуся, тихоокеанской черной казарки и леммингов о-ва Врангеля представлен 103, 13 и 4 пробами соответственно, полученными С.Б. Розенфельд (ИПЭЭ РАН) В.В. Баранюка (ВНИИ Экология) и В.Д. Казьмина (Ростовский заповедник). Большой и прошедший первичную статистическую обработку, но не опубликованный материал по питанию крупных травоядных млекопитающих плато Путорана предоставлен Т.П. Сипко (ИПЭЭ РАН) в ходе совместных исследований. В лабораторных условиях весь этот материал обработан С.Б. Розенфельд. Использован опубликованный материал по питанию сибирского и гренландского леммингов на о-ве Врангеля из работы С.П. и Т.В. Кирющенко (1979), включающий данные по 168 и 384 пробам соответственно. Изучены опубликованные данные по питанию якутской лошади

Таблица 1. Материалы по питанию крупных травоядных млекопитающих

| Объекты | Регионы и источники данных |
|--------------------|--|
| Кабан | Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013*) |
| Кабарга | Якутия, Алтай, Китай, Индия (Приходько, 2003), Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013) |
| Косуля | Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013) |
| Северный олень | Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013), Кузнецкий Алатау (n=26**), Новая Земля (n=13), о-в Врангеля (n=56), плато Путорана (данные Т.П. Сипко) |
| Лось | Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013), плато Путорана (данные Т.П. Сипко) |
| Пятнистый олень | Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013) |
| Благородный олень | Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013) |
| Амурский горал | Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013) |
| Снежный баран | Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013), плато Путорана (данные Т.П. Сипко) |
| Овцебык | о-в Врангеля (n=66), плато Путорана (данные Т.П. Сипко) |
| Сайга | Калмыкия (n=146), Астраханская обл. (n=6), Казахстан (n=15) |
| Монгольский дзерен | Монголия (n=42) |
| Коза/овца | Монголия (n=27) |
| Корова | Монголия (n=9) |
| Бактриан | Монголия (n=4) |
| Лошадь | Монголия (n=17) |
| Лошадь | Ростовская обл. (n=27), Якутия (Андреев и др., 1974) |
| Ленская лошадь | средняя Индигирка 38600 лет назад (Украинцева, 2002) |
| Первобытный бизон | нижняя Индигирка 29000 лет назад (Украинцева, 2002) |
| Первобытный бизон | Чукотский п-ов 9500 лет назад (Kirillova et al., 2015) |
| Мамонт | нижняя Колыма 44000 лет назад (Украинцева, 2002) |
| Мамонт | Якутия 18500 лет назад (van Geel et al., 2008) |
| Мамонт | верхняя Индигирка 40400 лет назад (Украинцева, 2002) |
| Мамонт | река Киргилях 41900 лет назад (Украинцева, 2002) |
| Мамонт | Гыданский п-ов 10000 лет назад (Украинцева, 2002) |

*Ресурс основан на опубликованных данных и содержит все необходимые ссылки.

**Количество кормовых проб указано для лично статистически анализировавшихся выборок, весь первичный материал которых обработан и предоставлен С.Б. Розенфельд (ИПЭЭ РАН).

(Андреев и др., 1974), кабарги (Приходько, 2003), пяти мамонтов (Герца, Юкагирский, Русанова, Дима, Юрибейский), двух первобытных бизонов (Мылахчинский и Раучинский) и одной ленской лошади (Украинцева, 2002; van Geel et al., 2008; Kirillova et al., 2015). Кроме этого использованы опубликованные данные по питанию крупных травоядных млекопитающих, суммированные в «Определителе вместимости среды обитания копытных животных Дальнего Востока» (Шереметьев и др., 2013), источниками которых стали работы Т.И. Рябовой и А.П. Саверкина (1937), О.В. Вендланда (1938), З.И. Лучника (1938), Л.Г. Капланова (1948), И.И. Миролюбова и Л.П. Ряшенко (1948), К.Г. Абрамова (1963), Н.П. и В.Е. Присяжнок (1974), З.Г. Валовой (1978), Г.Ф. Бромлея и С.П. Кучеренко (1983), Н.К. Железнова (1990), В.А. Зайцева (1991). Личный вклад автора в работу над этим материалом в полностью оригинальном статистическом анализе и интерпретации полученных результатов, ставших основой для публикаций по представленной теме. Сеть данных в анализе трофических спектров крупных травоядных млекопитающих включила 39 их ландшафтно-географических категорий и 467 ресурсных наименований.

Источники данных в анализе распределения по ландшафтными типам сообществ и динамики ареалов

В комплексном анализе морфофизиологических, поведенческих и экологических характеристик крупных травоядных млекопитающих (Глава 4), определяющих выбор типов местообитаний, и динамики их ареалов в позднем плейстоцене и голоцене (Глава 5) использованы данные работ А.Н. Формозова (1946; 1989), Л.Г. Капланова (1948), К.К. Флерова (1952; 1979), К.Г. Абрамова (1954; 1963), А.А. Насимовича (1955), И.И. Соколова (1959), В.Г. Гептнера с соавт. (1961), Г.Ф. Бромлея и С.П. Кучеренко (Бромлей, 1963, 1964; Бромлей, Кучеренко, 1983), Н.М. Ермоловой (1963, 1978), О.В. Егорова (1965), J.S. Tener (1965), Е.Н. Матюшкина (1967; 1992), Т.Б. Саблиной (1970), Ф.Б. Чернявского с соавт. (Чернявский, 1970, 1984; Чернявский и др., 1981), В.А. Тавровского с соавт. (1971), П.П. Гамбаряна (1972), Е.Н. Матюшкина (1972), S. Sisson с соавт. (1975), Н.К. Верещагина и Г.Ф. Барышникова с соавт. (Верещагин, 1977, 2002; Верещагин, Барышников, 1980; Барышников и др., 1981; Vereshchagin, Baryshnikov, 1992), Н.Д. Оводова (1977), Э.В. Алексеевой (1980, 1991, 1995), T. Haltenorth и H. Diller (1980), В.Е. Присяжнюка (1981, 2001), J. D. McKendrick (1981), R. G. White с соавт. (1984), M.M.S. Smuts и A.J. Benzuidenhout (1987), S.J. Park (1988), J.S. Sedinger с соавт. (Sedinger et al., 1989; Sedinger, 1992), Ю.А. Дармана (1990), Н.К. Железнова (1990), В.А. Зайцева (1991, 2006), С.Р. Olesen (1991), J.L. Tisserand с соавт. (1991), A.W. Illius и I.J. Gordon с соавт. (Illius, Gordon, 1992; Gordon, Prins, 2008 а,б), А.Е. Aubin с соавт. (1993), S.L. Vartanyan с соавт. (1993), D.E. Wilson и D.M. Reeder (1993), J. Shoshani (1994), Ch.T. Robbins с соавт. (1995), V.E. Sokolov и А.А. Lushchekina (1997), Б.Д. Абатурова с соавт. (Абатуров и др., 1998; Абатуров, 1999, 2000; Abaturov, Subbotin, 2011), Г.Д. Якушкина (1998), S.S. Hiendleder с соавт. (1998), А.А. Данилкина (1999, 2002, 2005, 2016), А.Л. Антонова (1999), Л.И. Маковкина (1999), S.K. Eltringham (1999), L.A. Shipley (1999), И.В. Волошиной и А.И. Мысленкова (2000), C.J. Norton (2000), Y.-S. Quo и H.-Z. Zhenq (2000), Г.Г. Боескорова с соавт. (Боескоров, 2001, 2002, 2005; Боескоров, Пузаченко, 2001; Боескоров и др., 2012, 2016), В.И. Жегалло с соавт. (2001), А.Е. Субботина (2001), О.М. Букреевой (2002), А.В. Кондратьева (2002), И.Я. Павлинова с соавт. (2002), Z. Jiang с соавт. (2002), В.И.

Приходько (2003), M. Clauss с соавт. (2003, 2008), В.А. Ракова и Д.Л. Бродянского (2004), А.Н. Тихонова (2005), G.D. Inglis с соавт. (2005), И.А. Вислобоковой (2006), Ю.М. Дунишенко и А.А. Даренского (2006), Z. Mengli с соавт. (2006), С.Г. Бадмаева (2007), В.Е. Кириллюка (2007), Н.О. Sanon с соавт. (2007), J.W. Duckworth с соавт. (2008), R.C. Gates и K. Aune (2008), V. Geist с соавт. (2008), T. Gonzalez и K. Tsytsulina (2008), A. Gunn и M. Forchhammer (2008), R.B. Harris с соавт. (Harris, 2008; Harris, Tsytsulina, 2008; Harris, Leslie, 2008), H. Henttonen с соавт. (Henttonen, Tikhonov, 2008; Henttonen et al., 2008), S. Lovari с соавт. (2008), D.P. Mallon (2008 а,б), N. Owen-Smith (2008), Y. Yoshihara с соавт. (2008), С.Б. Розенфельд с соавт. (Розенфельд, 2009; Розенфельд, Шереметьев, 2016), В.В. Степановой и И.М. Охлопкова (2009), В.И. Филя и В.Н. Гордиенко (2009), V.V. Aramilev (2009), E. Azizollah с соавт. (2009), D.R. McCullough с соавт. (2009), J. Nagata (2009), E.D. Lorenzen с соавт. (2011), J.T. du Toit и H. Olf (du Toit, 2011; du Toit, Olf, 2014), G.A. Feldhamer с соавт. (2015), I. Kirillova с соавт (2015), А.М. Olsen (2015), J. Soubrier с соавт. (2016), сайта «The Form Gestures of Animals» (2014), сайта «Следы животных» (2016) и ГОСТ 5408-77 (1980). Личный вклад автора в работу над этими данными в полностью оригинальном статистическом анализе и интерпретации полученных результатов, вошедших в публикации по представленной теме.

Методы получения и обработки материала

Характеристика кормовой растительности основывается материале ботанических описаний, выполненных по рекомендации геоботаника С.В. Осипова (ТИГ ДВО РАН) на участках близких к прямоугольной форме, площадью не менее 2500 м² с 6-10 укосами травяного яруса на квадратах 1 м² 2-4 укосами побегов кустарников и деревьев на площади 25 м² на высоте до 2,5 м (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006). Данные укосов в изучении степной и арктической растительности, предоставленные в ходе совместных исследований, получены аналогичным методом.

Обеспеченность травоядных кормом оценивалась по соответствию запаса фитомассы и потребностей травоядных (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006) и по трофической избирательности растений с использованием индекса Ивлева (Ивлев, 1955; Шереметьев и др., 2017 а). Доминирование в кормовых пробах дискриминируемых и/или нейтральных ресурсных наименований интерпретировано как недостаток запаса кормовых растений. Так же использованы данные по пятиранговой шкале избирательности в работе Г.Ф. Бромлея и С.П. Кучеренко (1983).

Характеристика трофических спектров основывается на материалах анализа проб содержимого пищеварительного тракта травоядных и на опубликованных данных по наблюдениям за их питанием в природе. Идентификация растений всех проб выполнена С.Б. Розенфельд с использованием метода копрологического анализа М. Оуна (Owen, 1975), заключающегося в сопоставлении специфических микроструктур фрагментов клеточного эпидермиса растений из проб содержимого пищеварительного тракта с образцами эпидермиса растений в эталонной коллекции (Чернова, Розенфельд, 2010; Розенфельд, 2011). Пробы в большинстве случаев это экскременты непосредственно от пасущихся в зоне видимости животных, реже – содержимое прямой кишки или желудка, что позволяет исключить возможные ошибки в видовой идентификации и датировке проб. Число просмотренных полей в каждом образце определялось выходом кумулятивной кривой числа обнаруженных видов растений на плато. Данные по питанию ископаемых крупных травоядных (Украинцева, 2002; van Geel et al., 2008; Kirillova et al., 2015) и

леммингов о-ва Врангеля (Кирющенко, Кирющенко, 1979) получены аналогичными методами. К данным, полученным посредством наблюдений, относятся материалы по идентификации растений с повреждениями от скусов (Присяжнюк, Присяжнюк, 1974; Бромлей, Кучеренко, 1983; Дарман, 1990) и материалы по скармливанию растений в неволе (Миролюбов, Ряченко, 1948; Соломкина, 1983, 1984). Репрезентативность характеристики трофических спектров определена, как и в анализе проб, выходом кумулятивной кривой подсчитываемых растений на плато. Количественное соотношение съеденных растений в копрологическом анализе определяется по числу фрагментов эпидермиса, в наблюдениях – посредством взвешивания уцелевших побегов такого же диаметра, как у съеденных, и оценка частоты повреждений (Бромлей, Кучеренко, 1983; Дарман, 1990; Шереметьев, Прокопенко, 2005; Шереметьев и др., 2013).

Методы анализа

Аналитическая часть работы полностью оригинальна. Ее центральное место занимает оценка перекрывания трофических ниш с использованием индексов Чекановского и Шимкевича-Симпсона (Песенко, 1982; Gotelli, Entsminger, 2001), использованных также в качестве дистанций в UPGMA-классификации травоядных по трофическим спектрам (Hammer et al., 2001; Шереметьев и др., 2014 а,б, 2017 а,б). Анализ конкурентных преимуществ в использовании трофических ресурсов поставлен на количественную основу. Его конечным результатом является ранжирование конкурентов в анализируемых парах или группах, в основе которого представления об экологической пластичности, рассматриваемой как преимущество (Ashton et al., 2010). Основной параметр пластичности – ширина трофической ниши, измеряемая числом ресурсных наименований; дополнительный – гибкость ниши, характеризующая способность переключаться с одних ресурсов на другие (Greenberg, 1990) и измеряемая коэффициентами вариации (Воробейчик, 1993) и насыщения проб (Шереметьев и др., 2014а,б). Ранжирование интерпретировано как вероятная (ожидаемая) последовательность выживания/вымирания трофических конкурентов в оцениваемых парах или группах травоядных, которая может быть сопоставлена с фактическим (наблюдаемым) соотношением этих конкурентов по размеру или плотности популяций, по направлениям или интенсивности их популяционной динамики, в том числе по срокам вымирания. Еще одно важнейшее место в работе занимает анализ количественными методами распределения крупных травоядных млекопитающих по типам сообществ, решающий две задачи: 1 – охарактеризовать состав основных ландшафтных типов сообществ для оценки влияния на крупных травоядных млекопитающих позднечетвертичных изменений климата и ландшафтов; 2 – оценить вклад ландшафтного распределения крупных травоядных млекопитающих в их классификацию по трофическим спектрам и вероятность взаимодействий между ними в использовании трофических ресурсов не только в локальных сообществах, но и на уровне метасообщества. В качестве методической основы ландшафтной классификации видов принят подход, использованный Г.Г. Боесковым с соавт. (2012, 2016), расширенный количеством использованных характеристик, которые могут определять степень их ассоциации с открытыми или лесными ландшафтами вне зависимости от истребления и одомашнивания. На их основании выполнена UPGMA-классификация современных и неодомашненных видов с особым вниманием к тем, которые ассоциированы только с одним типом ландшафта. Затем с использованием дискриминантного анализа

предпринято ландшафтное распределение всех остальных видов, в том числе вымерших и одомашненных. Достоверность различий между категориями оценена по дистанции Махаланобиса между центроидами категориальных подвыборок в пространстве дискриминантных функций. Для оценки влияния позднечетвертичных ландшафтных изменений все виды на основании рассмотренных характеристик и вне зависимости от результатов дискриминантного анализа распределены по группам ассоциированных с лесными и открытыми ландшафтами травоядных.

Существенное место в работе занимает анализ динамики ареалов крупных травоядных млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене нацеленный на решение двух задач: 1 – отсортировать географически и/или хронологически невозможные сочетания видов в локальных сообществах в рамках коррекции результатов анализа распределения по ландшафтным типам сообществ; 2 – систематизировать различия крупных травоядных млекопитающих по направлениям, интенсивности и хронологии событий популяционной динамики. Последнее и важнейшее в изучении закономерностей организации сообществ крупных травоядных млекопитающих позволяет различить: 1 – процессы, происходившие до или после усиления активности человека в оптимуме голоцена, в т.ч. в исторический период; 2 – процессы, происходившие до или после окончания наиболее интенсивной фазы ландшафтных изменений; 3 – популяционные тренды, которые соответствуют конкурентным рангам травоядных при существенном перекрытии ниш и которые не соответствуют.

В выяснении роли перекрытия ниш в механизме связи видового разнообразия и стабильности сообществ экологически сходных видов использован оригинальный способ оценки интенсивности перекрытия ниш сообщества в целом с вкладом внутри- и межвидовых взаимодействий, который делает её зависимой от соотношения сосуществующих видов по обилию. Этот способ протестирован с использованием данных Р. Мак-Артура по американским горихвосткам *Setophaga* (MacArthur, 1958) и данных по сообществам парнокопытных Сихотэ-Алинского заповедника (Sheremet'ev et al., 2009; Шереметьев и др., 2012, 2014в).

Статистика

Все расчеты базовой и аналитической части работы выполнены с использованием программ Statistica 10 для Windows (Statsoft, Inc., 2011), Ecosim 7 (Gotelli, Entsminger, 2001) и Past 1.57 (Hammer et al., 2001). Кроме того в анализе трофической избирательности степных травоядных использованы расчеты с участием Д.В. Кислова в вычислительной среде на базе языка Python с использованием библиотек SciPy (Jones, 2001) и NumPy (van der Walt et al., 2011).

Глава 2. Условия обитания крупных травоядных млекопитающих в Северной Азии и их изменение в позднем плейстоцене и голоцене

Климат

Суммирование данных по климату и его динамике в позднем плейстоцене и голоцене характеризует масштаб и основные хронологические рубежи ландшафтных изменений на территории Северной Азии. В изменении условий обитания крупных травоядных млекопитающих этими рубежами являются: окончание последнего ледникового максимума плейстоцена (LGM) около 17000 лет назад, начало периода

температурного максимума голоцена (Атлантический этап), который можно датировать приблизительно 7000 лет назад (Короткий и др., 1996; Маркова, Пузаченко, 2008; Мол, 2008). Подъем температуры между ними составил 10-15°C и обусловил сдвиг климатических районов на тысячи километров в основном в северо-западном направлении (Стоммел, 1963; Мильков, Гвоздецкий, 1975; Хотинский, 1977; Монин, Шишков, 1979; Короткий и др., 1996; Кузьмин, 2005). Последующие изменения условий обитания крупных травоядных млекопитающих, определяемые климатом, были существенно меньше.

Растительность

Растительность является одной из важнейших характеристик условий обитания крупных травоядных млекопитающих. Она определяется в первую очередь климатом, а, учитывая длительность природных смен растительности, еще и предшествовавшими климатическими событиями (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Короткий и др., 1996). В Северной Азии имеются элементы бореального (тундра и лес) и древнесредиземноморского (пустыни и степи) гюларктическим подцарств (Тахтаджян, 1978; Воронов и др., 2002). Основная часть территории исследования занята тундрами, степями, лесами и зонами перехода между ними, тогда как пустынь, характерных больше для центральноазиатских районов, мало (Мильков, Гвоздецкий, 1975). Наиболее распространенной является лесная растительность, отличающаяся в условиях относительно теплого и влажного климата большей продуктивностью, относительно высокими кормовыми качествами растений и разнообразием, одно из важнейших для крупных травоядных млекопитающих проявлений которого – многоярусность (Куренцова, 1973; Мильков, Гвоздецкий, 1975). Значительная доля первичной продукции лесных экосистем представлена в виде древесины, побегов верхних ярусов и только очень немного – травянистой растительностью и побегами в доступной крупным травоядным млекопитающим зоне (Кречетов, Шейнгауз, 1969; Шереметьев, Прокопенко, 2005). Жизненные формы тундровых и степных кормовых растений формируют побеги в доступной травоядным зоне, но относительно большинства лесных их можно в целом характеризовать низким качеством (Юнатов, 1950; Мильков, Гвоздецкий, 1975; Чибилев, 1990; Лавренко и др., 1991; Абатуров и др., 2005; Черных, 2009). Тундростепь (тундра-степь, перигляциальная степь, мамонтовая степь), которая занимала в Северной Азии в плейстоцене территорию, сопоставимую по размеру с современными лесами (Тихонов, 2005; Zimov, 2005; Alvarez-Lao et al., 2009), считается аналогом алтайских и хакасских степей (Соболевская, 1946; Черепнин, 1963; Красноборов, 1986).

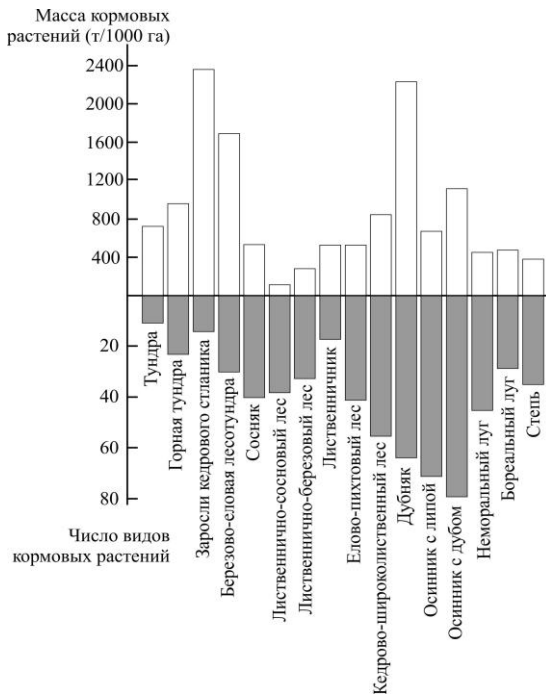
Масштаб, направление и сроки сдвига границ растительных группировок в Северной Азии в позднем плейстоцене и голоцене ассоциируются с таковыми при смещении изотерм, в результате которого уже в оптимуме голоцена значительная часть открытых ландшафтов заменилась лесными (Хотинский, 1977; Монин, Шишков, 1979; Короткий и др., 1996; Кузьмин, 2005).

Активность человека

Анализ палеонтологических и археологических данных (Surovell, 2003; Pitulko et al., 2004, 2016; Назаретян, 2010; Rasmussen et al., 2014; Данилкин, 2016) приводит к заключению, что к окончанию LGM человек современного типа был широко распространен в Северной Азии, но оставался первобытным охотником и, вероятно, сильнейшим конкурентом других суперхищников, основу существования которых

составляют крупные травоядные млекопитающие. Однако хорошо исследованная в экологии сообществ взаимосвязь между ними и человеком по принципу «хищник-жертва» указывает, что истребление еще не могло быть причиной вымираний или катастрофических сокращений популяций крупных травоядных млекопитающих. Нарушение этой взаимосвязи следует ассоциировать с распространением производящей модели жизнеобеспечения человека, основу которой составляет пашенное земледелие (около 6500 лет назад) и вероятным следствием которой стал рост населения в исследуемом регионе (Кузьмин, 2005; Черных, 2009). С этого времени крупные травоядные млекопитающие начинают испытывать независимый от плотности их популяций хищнический пресс со стороны человека. Важно акцентировать, что начало этого этапа значительного воздействия человека на популяции крупных травоядных млекопитающих по времени приурочено к окончанию наиболее интенсивной фазы климатических и ландшафтных изменений в Северной Азии.

Глава 3. Характеристика кормовой растительности



Количественные характеристики растительности в аспекте питания крупных травоядных млекопитающих

В разделе представлен анализ кормовой растительности всех основных типов местообитаний крупных травоядных млекопитающих территории исследования, основными характеристиками в котором являются суммарная масса и видовое разнообразие кормовых растений (Рисунок 2).

Проанализировано соотношение расчетного количества потребляемой травоядными и имеющейся в запасе кормовой растительности с учетом данных по трофической избирательности (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006; Шереметьев и др., 2014а, 2017а). Показано, что

Рисунок 2 – Общая масса и видовое разнообразие кормовых растений крупных травоядных млекопитающих в местообитаниях, ассоциированных с основными типами растительности.

местообитания травоядных, ассоциированные не только со степной и тундровой, но и с лесной растительностью, характеризуются дефицитом трофических ресурсов, который способен ограничивать рост популяций даже в условиях перепромысла. Непосредственным проявлением ресурсного дефицита становятся примеры пастбищной депрессии, относящиеся ко всем типам растительности (Абатуров и др., 2005; Шереметьев, Прокопенко, 2005; Груздев, Сипко, 2007а,б; Шереметьев и др., 2011, 2014а,б, 2017а).

Антропогенные изменения количественных характеристик кормовой растительности и их влияние на сообщества крупных травоядных млекопитающих

Изучение влияния антропогенной трансформации на кормовую растительность представляет возможность охарактеризовать механизм связи между соотношением травоядных по запасам кормовой растительности и их соотношением по размеру популяций, а так же как изменение первого под влиянием внешних факторов способно изменить второе (Шереметьев, 2009в). В разделе представлены данные по влиянию различной интенсивности вырубki и пожаров на видовой состав и количественное соотношение растений, поедаемых сосуществующими видами крупных травоядных млекопитающих. Показано, что трансформация растительности сопровождается увеличением видового разнообразия, биомассы и продуктивности кормовых растений крупных травоядных млекопитающих, при котором изменяется их соотношение по количеству имеющихся ресурсов и плотности популяций в пользу сильнейших трофических конкурентов (Шереметьев, 2009а,б; Sheremet'ev et al., 2009; Шереметьев и др., 2011, 2012).

Глава 4. Характеристика основных элементов сообществ травоядных

4.1. Крупные травоядные млекопитающие

В разделе суммированы характеристики крупных травоядных млекопитающих, которые имеют непосредственную связь с условиями обитания и распределением видов по типам сообществ открытых и лесных ландшафтов, за исключением морфофизиологических особенностей, связанных с использованием трофических ресурсов, и данных по динамике ареалов в позднем плейстоцене и голоцене. Представлено 12 повидовых очерков по современным крупным травоядным млекопитающим Северной Азии по следующей схеме: размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств; современный ареал; местообитания; плотность популяций; общая характеристика образа жизни и питания. По одомашненным и вымершим видам представлены данные по первому и основному пункту этой схемы, данные по ареалам приведены в разделе, посвященном динамике ареалов, характеристики по остальным пунктам отсутствуют или нуждаются в дополнительном анализе влияния человека. Подробная характеристика использования местообитаний современными неодомашненными видами – основа первого этапа дальнейшего анализа распределения крупных травоядных млекопитающих по типам сообществ. Приведенные данные по плотности популяций использованы в оценке потребляемой доли кормовой фитомассы.

4.2. Морфофизиологические особенности травоядных, связанные с использованием трофических ресурсов

Раздел суммирует данные по морфофизиологическим приспособлениям в питании растительностью, определяющим трофические стратегии крупных травоядных млекопитающих. Эти стратегии определяют состав и соотношение ресурсных наименований в трофическом спектре каждого вида и, следовательно - соотношение видовых ниш в ресурсном пространстве используемых сообществ типов местообитаний. Трофические стратегии имеют тесную связь с выбором местообитаний, плотностью популяций, и в конечном счете определяют численность, ареал каждого вида и структуру метасообщества рассматриваемой территории в целом. Характеристика морфофизиологических характеристик, связанных с использованием трофических ресурсов, обобщена по группам видов крупных травоядных млекопитающих и отдельно для гусеобразных и леммингов.

Конечный результат анализа трофических стратегий это всегда ранжирование видов по шкале *грэйзинг-браузинг* (Clauss et al., 2008; Gordon, Prins, 2008). Стратегии нельзя считать универсальными, их преимущества в одних условиях оказываются недостатками в других (Шереметьев и др., 2014 а,б). Относительность в оценке стратегий предполагает промежуточные варианты в многовидовых группах. В этой работе использовано исходное ботаническое понятие грэйзинга и браузинга, включающее следующие положения:

1. Грэйзеры поедают много травянистых растений, в основном однодольных, содержащих много трудно усваиваемых веществ и мало воды; браузеры - преимущественно двудольные растения, в основном это молодые побеги деревьев и кустарников, в любом случае на тех стадиях вегетации, когда в них много питательных веществ и воды (Chapman, Reiss, 1999; Gordon, Prins, 2008). Различия диет грэйзеров и браузеров по составу таких ресурсных наименований могут быть несущественны, а по количественному соотношению всегда существенны.

2. Грэйзеры малоизбирательны, браузеры по определению избирательны, обычно в соответствии с долей усваиваемых веществ, воды, солей, фитотоксинов, растительных волокон, вкусом и другими характеристиками растений (Holechek, 1984; Bergman et al., 2001; Медведев, 2004; Gordon, Prins, 2008; Olson et al., 2010; Розенфельд, Шереметьев, 2016; Шереметьев и др., 2017 а).

3. У грэйзеров относительно высокая степень усвоения пищи и адсорбции воды за счет переднекишечной ферментации (дифференцированный желудок) и большего времени удержания пищи в пищеварительном тракте. Эта задержка в итоге снижает потребляемое количество пищи, компенсация которого требует увеличения массы пищи, объема кишечника и размеров тела, что в свою очередь увеличивает потери из-за деятельности метаногенных бактерий. Браузеры преимущественно с заднекишечной ферментацией (развитый аппендикс) и, напротив, меньше ограничены в увеличении количества пищи и размеров тела в целом, благодаря относительно быстрому прохождению пищи (Clauss et al., 2003; Gordon, Prins, 2008).

Эти особенности делают грэйзеров типичными потребителями растительности открытых пространств, браузеров – древесной и кустарниковой растительности. Наиболее эффективное использование трофических ресурсов у крупных травоядных

млекопитающих среди грэйзеров у сравнительно мелких видов (сайга, монгольский дзерен, овца), среди браузеров – у крупных (мамонт, слоны).

Гусеобразные. Относительно низкая перевариваемость корма у гусей и казарок обуславливает необходимость в его большом количестве (Кондратьев, 2002; Розенфельд, Шереметьев, 2016), а связана с отсутствием целлюлозорасщепляющих симбионтов и малой дифференциацией кишечника по сравнению с другими травоядными среди позвоночных (Sedinger et al., 1989; Sedinger, 1992). Многие виды арктических гусей и казарок Евразии различаются в трофических стратегиях (Robbins et al., 1995; Shipley, 1999; Розенфельд, 2009; Розенфельд, Шереметьев, 2016), но по сравнению с крупными травоядными млекопитающими все они являются браузерами.

Парнокопытные. Среди парнокопытных сравнительно короткий (до 30 м) и мало приспособленный к питанию растительностью пищеварительный тракт только у свиней, пища которых отличается малой долей структурных углеводов (Feldhamer et al., 2015).

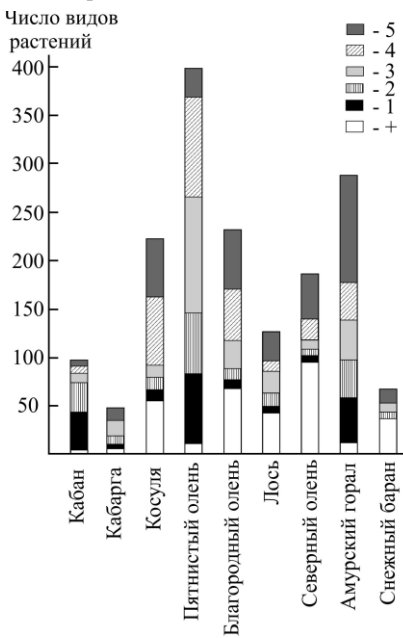


Рисунок 3 – Соотношение трофических спектров парнокопытных Дальнего Востока России по числу видов растений различных категорий избирательности: 5 – часто поедаемые; 4 – обычные; 3 – удовлетворительно поедаемые; 2 – слабо; 1 – плохо; + – установлен только факт поедания (по И.С. Шереметьеву и С.В. Прокопенко (2005)).

Жвачные характеризуются развитием четырехкамерного желудка, симбиотической микрофлорой и намного большей относительной длиной кишечника (овцебык до 52 м) (Саблина, 1970; Якушкин, 1998; Hibbett et al., 2007; Feldhamer et al., 2015). Жвачные Северной Азии по браунинг-грэйзинг шкале, отражающей адаптированность к усвоению растительности с относительно большей долей структурных углеводов, располагаются следующим образом: кабарга, пятнистый и благородный олени – собственно браузеры; лось, косуля, горал, снежный баран – преимущественно браузеры; северный олень и овцебык – преимущественно грэйзеры. Приспособленность лесных видов к браунингу продемонстрирована только их привязанностью к лесным местообитаниям, но и соотношением растений с различной избирательностью в трофических спектрах (Рисунок 3). Пологории Северной Азии в выборе местообитаний ассоциированы в большей мере с открытыми пространствами, где много растительности с большим содержанием структурных углеводов и кремния (Абатуров и др., 2005; Шереметьев и др., 2014а, 2017а).

Мозологногие. Пищей верблюдов является относительно небольшое количество видов пустынной и степной

растительности (Шереметьев и др., 2014а; Feldhamer et al., 2015). Их пищеварительная система имеет много общего с системой жвачных: нет желчного пузыря, пережевывание жвачки, небольшая слепая кишка, но дифференциация желудка и соответствующая специализация зубов выражены слабо (Гептнер и др., 1961), а кишечная микрофлора больше сходна с флорой не жвачных, а свиней (Azizollah et al., 2009). Увеличенная длина кишечника, около 40 м (Smuts, Benzuidenhout, 1987), отчасти компенсирует и то и другое. Выражена потребность в большом количестве соли, которая, возможно, и обеспечивает привязанность верблюдов к пустынным и степным районам (Гептнер и др., 1961). По этим характеристикам и по насыщению кормовых проб видами растений верблюдов следует классифицировать как грэйзеров (Шереметьев и др., 2014а).

Непарнокопытные и хоботные. Обязательные фитофаги с большим морфофизиологическим сходством пищеварительного тракта, но с кардинальными отличиями от жвачных, сохранившие только крупноразмерных современных представителей (Clauss et al., 2003, 2008). Пищеварительный тракт может, вероятно, быть оценен как менее адаптированный к фитофагии, чем у жвачных: простой желудок; развитый аппендикс, вес содержимого которого у лошадей и слонов до 90 кг и 800 кг соответственно; в развитой ободочной кишке живут участвующие в пищеварении анаэробные бактерии и простейшие, аналогичные тем, которые у жвачных живут в рубце (The Form Gestures of Animals, 2014; Feldhamer et al., 2015). Кишечник относительно короткий: у лошадей до 26 м (Sisson et al., 1975), у индийского слона около 37 м (Shoshani, 1994). Лошади относительно жвачных обычно классифицируются как грэйзеры, а африканские носороги делятся на грэйзеров и браузеров (Gordon, Prins, 2008; Owen-Smith, 2008). Слабое морфофизиологическое соответствие типу питания – вероятная причина отсутствия мелких форм у современных непарнокопытных и слонов (Clauss et al., 2003). Их менее специализированные к фитофагии предки были гораздо меньшего размера, как и у парнокопытных (Гептнер и др., 1961; Вислобокова, 2006; Gordon, Prins, 2008).

Грызуны. В норме гораздо менее подвижны, чем охарактеризованные выше группы, и, вероятно, поэтому могут быть крайне специализированы в питании растительностью, например, лесной лемминг (Кривошеев, 1971). Хотя ширина трофического спектра может зависеть от разнообразия растений участка (Soininen et al., 2017). На флористически богатом о-ве Врангеля у гренландского лемминга можно насчитать до 68 видов растений в трофическом спектре, у сибирского – до 53, тогда как в индивидуальных пробах всего несколько видов (Кирющенко, Кирющенко, 1979; Шереметьев и др., 2017б). Как у непарнокопытных и хоботных, развит толстый отдел кишечника, но интенсивность питания существенно выше из-за мелкого размера (Gordon, Prins, 2008; The Form Gestures of Animals, 2014; Feldhamer et al., 2015). По сравнению с представителями всех других групп лемминги – браузеры.

Глава 5. Ландшафтно-географические типы сообществ

5.1. Динамика ареалов крупных травоядных млекопитающих

Определение видового состава локальных сообществ крупных травоядных млекопитающих, которые могут или могли быть ассоциированы с открытыми или лесными ландшафтами, не должно противоречить данным по ареалам этих видов в

Северной Азии в рассматриваемый период. Кроме того, динамика ареалов в палеоэкологии является единственным источником данных для характеристики популяционных изменений на мировом и крупнорегиональном уровне (Нестеренко и др., 2002; Шереметьев, Панасенко, 2013; Данилкин, 1999, 2002, 2005, 2016). Поэтому представленные в этом разделе данные необходимы не только для отсеивания невозможных сочетаний видов в локальных сообществах, но и для выявления различий в их популяционной динамике, обусловленных влиянием трофической конкуренции, ландшафтными изменениями или активностью человека. В анализе роли трофической конкуренции важно, что популяционные тренды, реконструированные по динамике ареалов (наблюдаемые тренды), могут быть сопоставлены с трендами, определенными в соответствии с ранжированием взаимодействующих, а в рамках метасообщества и *потенциально взаимодействующих* (Gonzalez, 2009), трофических конкурентов (ожидаемые тренды) (Шереметьев и др., 2014 а,б). В анализе влияния внешних факторов важно иметь возможность различить изменения размера популяции в фазе интенсивных климатических изменений и в фазе усиления активности человека. История трансформации метасообщества крупных травоядных млекопитающих это, прежде всего, сумма изменений размеров популяций включенных в него видов.

Размер популяций большинства видов крупных травоядных к окончанию LGM был гораздо больше, чем в настоящее время. Однако в список категорий популяционных трендов входит не только сокращение и вымирание популяций, но и рост. Вне зависимости от масштаба изменений, все виды распределены по трем категориям популяционных трендов следующим образом:

1. Вымирание. Первым, вероятно, вымер не рассматриваемый в этой работе шерстистый носорог, затем на материке около 10000 (а на о-ве Врангеля, возможно, около 3500) лет назад вымер мамонт. Овцебык в Северной Азии вымер около 3000 лет назад, но сохранился в Северной Америке. Первобытный бизон и ленская лошадь могут быть отнесены как к вымершим, так и к предковым формам и, вероятно, к конспецификам, современных видов. Вымирание дикого предка домашней коровы (тур) – 17 в., лошади – 19 в. (лесной тарпан) или 20 в. (лошадь Пржевальского) (Барышников и др., 1981).

2. Сокращение. Современные дикие популяции безоарового козла, муфлона (основные предковые формы домашней козы и овцы соответственно) и бактриана крайне малочисленны. Популяции снежного барана, монгольского дзерена и сайги характеризуются сильным сокращением, а лося, благородного и северного оленей – относительно поздним и небольшим.

3. Рост. Популяции пятнистого оленя, косули и кабана, судя по существенному расширению ареалов в северном направлении, в конце плейстоцена и в начале голоцена характеризовались выраженной тенденцией к росту. Аналогичным образом можно характеризовать кабаргу и амурского горала, но пока нет данных, чтобы установить до или после окончания LGM началось расширение их ареалов. В исторический период тенденцией к росту характеризовались только популяции одомашненных видов, а численность домашних овец и коз под контролем человека (Монголия) растет и теперь.

Недостаток палеонтологических данных позволяет аналогичным образом проанализировать динамику популяций гусеобразных и леммингов только в исторический период (Никифоров, 2008; Розенфельд, Шереметьев, 2016). Лемминги и теперь и в прошлом были широко распространены в арктической и субарктической зонах

(Барышников и др., 1981), но динамику их популяций проанализировать нельзя. Анализу динамики ареалов гусеобразных по палеонтологическим данным мешает еще и их мобильность. Можно только уверенно утверждать, что исторический период роль гусеобразных и леммингов в арктических экосистемах были и остаются внушительными (Кирущенко, Кирущенко, 1979; Oksanen et al., 2008; Розенфельд, 2009; Metcalfe, Olofsson, 2015).

Абсолютное большинство крупных травоядных млекопитающих включается в комплекс мамонтовой фауны, существовавшей в период 70000–10000 лет назад от перигляциальной зоны на севере до Кавказа и Тибета на юге, который насчитывает всего около 80 видов (Верещагин, 1977; Верещагин, Барышников, 1980; Иорданский, 1981; Vereshchagin, Baryshnikov, 1992; Жегалло и др., 2001; Тихонов, 2005). Кабан, амурский горал, кабарга и пятнистый олень обычно не упоминаются в его составе. Их относительно южные ареалы в этот период не перекрывались или перекрывались в малой степени с ареалами типичных представителей мамонтовой фауны, а распространение этих видов на север произошло в конце плейстоцена или, вероятнее, на переходе плейстоцен-голоцен (Шереметьев, Панасенко, 2013). Типы современных местообитаний и морфофизиологические характеристики этих четырех видов не позволяют относить их настоящим обитателями перигляциальной степи. Значительная часть ареалов всех одомашненных полорогих в плейстоцене тоже была расположена южнее ареалов многих других типичных представителей мамонтовой фауны.

В подробном анализе динамики популяций крупных травоядных млекопитающих легко заметить, что охарактеризованные направления популяционных изменений уже сформировались в фазе интенсивных ландшафтных изменений, а в фазе усиления активности человека эти изменения были только ускорены или, у одомашненных видов, изменили направление под влиянием человека. Вымирание мамонта и первобытного бизона, а также шерстистого носорога приходится на время, соответствующее первой фазе, тогда как единственным видом диких крупных травоядных млекопитающих, вымершим во второй фазе изменений условий обитания, остается овцебык.

5.2. Распределение крупных травоядных млекопитающих по типам сообществ

В этом разделе представлены результаты независимого анализа распределения крупных травоядных млекопитающих по ландшафтным типам сообществ на основании суммированных в разделах 4.1. и 4.2. метрических и категориальных характеристик: рост, абсолютная и относительная длина следа и уха, максимальная величина групп, ранжирование по развитию зрения, слуха и обоняния, по опорной нагрузке конечностей на субстрат, мобильности, трофической стратегии, типу механики бега и привязанности к типу рельефа.

На первом этапе классифицированы те виды крупных травоядных млекопитающих, список типов местообитаний которых не изменен истреблением и/или одомашниванием. Особенный интерес представляет группирование видов, охарактеризованных как типичные представители сообществ только одного из типов ландшафта. В UPGMA-классификации современных диких крупных травоядных млекопитающих с использованием перечисленных характеристик сайга, монгольский дзерен, овцебык и снежный баран формируют отдельный подкластер уже на первом уровне ветвления

(Рисунок 4а). Первых трех можно рассматривать в качестве видов-индикаторов открытых ландшафтов; снежного барана, известного спусками к верхней границе леса – нельзя. Остальные восемь видов очень разнообразны по перечисленным характеристикам. Среди них кабарга, использующая местообитания, ассоциированные только с лесными ландшафтами, степень связи остальных видов с которыми можно в этой работе выразить дистанцией их объединения с кабаргой (Рисунок 4а).

Оценка вклада рассмотренных характеристик в различия между типичными представителями лесных и открытых ландшафтов показывает, что наибольшую связь с выбором местообитаний имеют, прежде всего, метрические характеристики. Классификация остальных видов на основании этих характеристик с использованием дискриминантного анализа показывает, что 16 из рассмотренных 20 видов крупных травоядных млекопитающих, включая мамонта, а так же шерстистый носорог, не могут быть ассоциированы только с открытыми или только с лесными ландшафтами (Рисунок 4б). Их можно классифицировать только как виды с неопределенной ландшафтной приуроченностью. Это позволяет заключить, что большинство видов крупных травоядных млекопитающих могут или могли включаться в любые типы локальных сообществ, образуя 187 из 190 возможных попарных сочетаний трофических конкурентов. Это, при использовании ресурсов сообщества и значительном перекрытии ареалов у многих видов в настоящем и/или в прошлом, является вторым основанием рассматривать совокупность изученных видов крупных травоядных млекопитающих как метасообщество. Единственным критерием вероятности этих сочетаний остается перекрытие ареалов в изучаемый период.

Еще одно важное заключение по результатам этого анализа состоит в том, что ландшафтные изменения в позднем плейстоцене и голоцене, последовавшие за климатическими, не могли непосредственно обусловить описанные выше изменения ареалов и, вероятно, численности большинства видов крупных травоядных млекопитающих в Северной Азии. В анализе закономерностей этих изменений требуется оценка влияния активности человека и межвидовых взаимодействий. Для оценки влияния ландшафтных изменений в реконструкции истории трансформации метасообщества придется применить

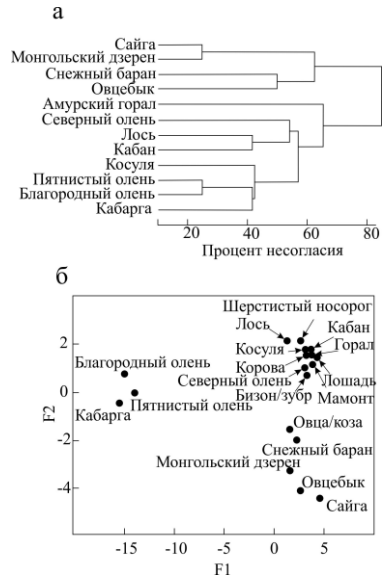


Рисунок 4 – UPGMA-классификация (а) современных крупных травоядных млекопитающих Северной Азии, сохранившихся в диком состоянии, на основании морфофизиологических, поведенческих и экологических данных и их распределение вместе с остальными видами в пространстве первых двух канонических переменных (F1 и F2), основанных на тех же данных (б).

традиционное разделение крупных травоядных млекопитающих, но с учетом проанализированных характеристик, на группы преимущественно ассоциированных с открытыми ландшафтами видов и – преимущественно с лесными. В первую вместе с типичными для тундр и степей видами можно включить снежного барана, всех лошадей, корову, овцу, козу, бактриана, первобытного бизона, мамонта, а также не рассматриваемого в этой работе из-за отсутствия данных по питанию шерстистого носорога; во вторую вместе с кабаргой - кабана, амурского горала, всех телеметакарпальных и настоящих оленей.

Глава 6. Перекрытие трофических ниш

По сравнению с фитофагами других таксонов трофические спектры крупных травоядных млекопитающих характеризуются огромным разнообразием (Саблина, 1970; Абатуров, 1984; Novotny et al., 2002, 2006; Clauss et al., 2003, 2008; Розенфельд, 2009), оборотной стороной которого всегда является существенное перекрытие трофических ниш в едином ресурсном пространстве. Несмотря на различную степень и направления специализации в использовании трофических ресурсов, все крупные травоядные млекопитающие Северной Азии являются экологически сходными видами (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Шереметьев и др., 2016). Однако вопрос о роли трофической конкуренции в организации их сообществ оставался открытым и его решение составляет основу аналитической части представленной работы. В этой главе проанализированы результаты классификации крупных травоядных млекопитающих по трофическим спектрам, оценена степень перекрытия их трофических ниш и конкурентные ранги, а также аналогичным образом охарактеризованы взаимодействия в использовании трофических ресурсов с леммингами и гусеобразными.

6.1. Трофические ресурсы и классификация крупных травоядных млекопитающих по трофическому спектру

В разделе представлен обзор основных групп трофических ресурсов с оценкой их значения в питании крупных травоядных млекопитающих и их классификация по трофическому спектру. Основные задачи этого раздела: классифицировать крупных травоядных по трофическому спектру независимо от их ландшафтно-географической принадлежности, времени обитания в рассматриваемом регионе (для вымерших) и систематического положения; оценить вклад этих атрибутивных характеристик в классификацию по трофическому спектру; уточнить состав основных конкурентных групп для дальнейшего анализа роли перекрытия ниш и конкурентных рангов в организации сообществ; изучить связь дифференциации ниш с формированием локальных сообществ. Независимая классификация по трофическому спектру характеризует гильдевую структуру метасообщества в крупном пространственно-временном масштабе. Сравнимыми объектами в ней являются 39 географических категорий 20 видов крупных травоядных млекопитающих.

Наибольший вклад в классификацию вносит ландшафтно-географическая принадлежность, позволяющая следующим образом определить три основные группы крупных травоядных млекопитающих Северной Азии, сформированные по сходству

трофических спектров: 1) степная – современные травоядные внутриконтинентальных степей; 2) лесотундровая континентальная – современные лесные и тундровые травоядные, живущие, в основном, в континентальной части Дальнего Востока России; 3) аazonальная – все ископаемые и некоторые современные травоядные арктических островов и континентальных горных районов (Рисунок 5). Якутская лошадь не входит ни в одну из них, в том числе в географически близкую ей лесотундровую группу и в ландшафтно близкую степную группу, включающую монгольскую и ростовскую лошадь. Второе исключение составляет кабарга Китая и, особенно, Индии, классификация которой,

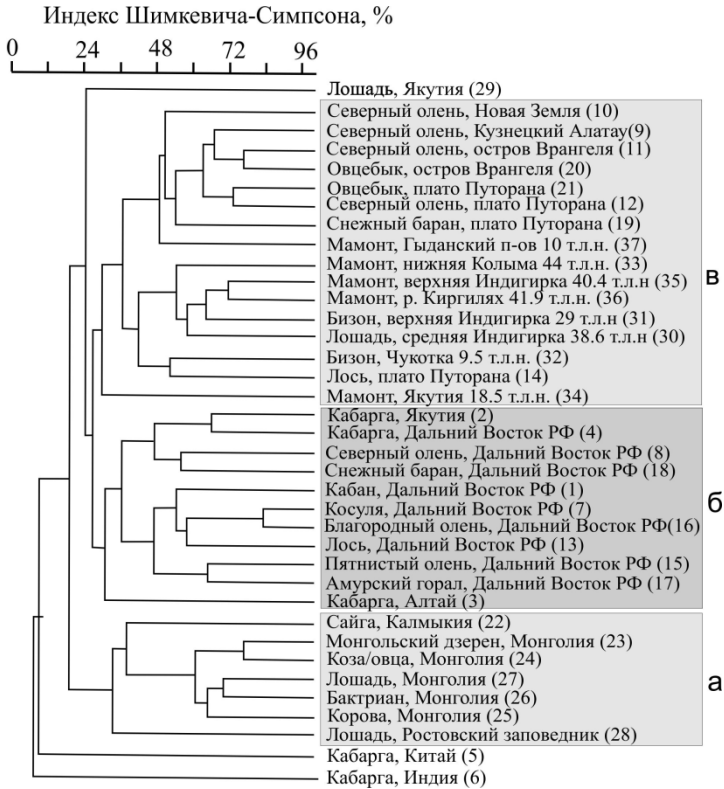


Рисунок 5 – UPGMA-классификация крупных травоядных млекопитающих Северной Азии по трофическому спектру: степная (а), лесотундровая (б) и аazonальная (в) группы (1-39 – порядковые номера выборок).

вероятно, иллюстрирует значительные географические особенности растительности местообитаний этих категорий кабарги в Китае и Индии. В дальнейшем анализе эти категории кабарги не рассматриваются. Ростовская лошадь и сайга из Калмыкии,

Астраханской области и Казахстана, напротив, несмотря на их географическое удаление, по трофическому спектру близки к другим категориям степной группы. Это определяет возможность включения этих категорий в дальнейший анализ перекрывания ниш и конкурентных рангов степных крупных травоядных млекопитающих. В степной группе вклад географической принадлежности в UPGMA-классификацию проявляется в объединении монгольских травоядных. В составе лесотундровой континентальной группы можно выделить ландшафтные подгруппы тундрово-гольцовых и лесных видов (Рисунок 5).

Вклад хронологической принадлежности в классификацию проявляется, во-первых, в отличии современных видов лесотундровой континентальной и, особенно, степной групп от азональной группы, включающей ископаемых травоядных. Во-вторых, в азональной группе голоценовые первобытный бизон (8000-9500 лет назад) и юрибейский мамонт (10000 лет назад) сгруппированы вместе с современными категориями плато Путорана, Кузнецкого Алатау и о-вов Врангеля и Новая Земля, а не с плейстоценовыми крупными травоядными млекопитающими (датировки 18200 – 44000 лет назад).

Ничтожный вклад систематической принадлежности крупных травоядных млекопитающих очевиден по составу как крупных, так и мелких UPGMA-групп. Например, снежный баран и северный олень континентальной части Дальнего Востока России по составу трофических ресурсов ближе к своим географическим соседям, лесным травоядным, чем к своим конспецификам из других регионов или к другим полорогим и телемтакарпальным оленям соответственно (Рисунок 5).

Классификация трофических спектров показывает, что основной принцип формирования локальных сообществ крупных травоядных млекопитающих заключается не в дифференциации, а сходстве использования ими трофических ресурсов. Оно, вероятно, обуславливает связь типов локальных сообществ с типами растительных ассоциаций и на уровне метасообщества проявляется в позитивной корреляции перекрывания трофических ниш с перекрыванием видовых ареалов и спектров типов местообитаний в Северной Азии (Шереметьев и др., 2016).

6.2. Степень перекрывания ниш и конкурентные ранги крупных травоядных млекопитающих

В подгруппе монгольских крупных травоядных млекопитающих перекрывание ниш не менее 64%. Монгольский дзерен использует более 70% ресурсов других видов. Бактриан представляет другую крайность: более 84% его ресурсов используется другими видами. Конкурентные ранги в этой подгруппе в порядке уменьшения вероятности вымирания определены следующим образом: бактриан, лошадь, корова, коза/овца, дзерен (Рисунок 6а). Ростовская лошадь и сайга Калмыкии показывают меньше трофического сходства друг с другом и с травоядными монгольской подгруппы. Тем не менее, вероятно, из-за малого разнообразия трофических ресурсов монгольской лошади и коровы их спектры более чем на 50% перекрываются со спектром ростовской лошади, а у бактриана – почти на 80%. Выборки сайги Астраханской области и Казахстана в этом отношении не отличаются от выборки из Калмыкии. Наибольшее перекрывание кормовых спектров – у монгольского дзерена с козой/овцой и бактрианом, 83% и 89% соответственно. Сайга

может быть классифицирована как слабейший трофический конкурент вместе с бактрианом (Рисунок 6а).

В лесотундровой континентальной группе наименьшие конкурентные ранги – у снежного барана и, особенно, кабарги (Рисунок 6б). Потенциальные соперники якутской кабарги используют более 50% ее ресурсов, а некоторые олени – более 70%. Алтайская кабарга и снежный баран Дальнего Востока России имеют наименьшие конкурентные ранги в группе.

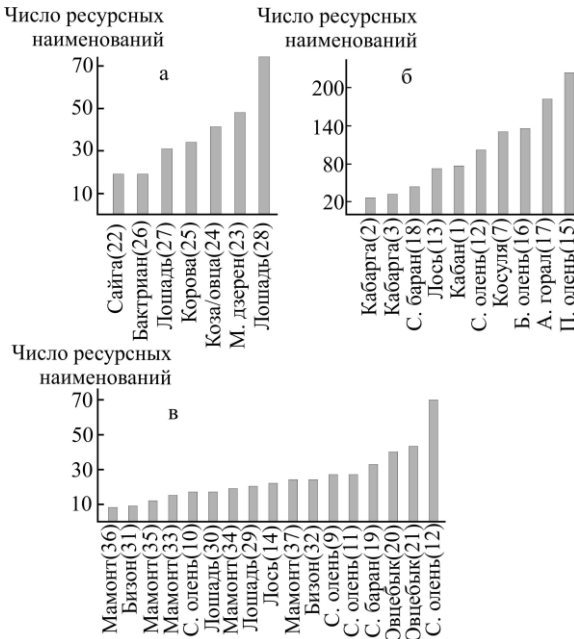


Рисунок 6 – Ранжирование крупных травоядных млекопитающих Северной Азии по ширине (число ресурсных наименований) трофического спектра: а - степная, б – лесотундровая, в - азональная группы (нумерация категорий по рисунку 5).

оленем, имеют самые большие конкурентные ранги в лесотундровой континентальной группе (Sheremetyev, 2013) и среди всех категорий. Ожидаемая последовательность вымирания крупных травоядных млекопитающих в этой группе может быть ассоциирована с их ранжированием по увеличению ширины трофических ниш (Рисунок 6б).

В азональной группе (Рисунок 6в) почти все плейстоценовые крупные травоядные млекопитающие образуют отдельную подгруппу с перекрытием ниш 50% и более. Наибольший конкурентный ранг в этой подгруппе у ленской лошади, потреблявшей

Объединяющийся с якутской кабаргой и снежным бараном северный олень использует значительное число ресурсов обоих этих видов.

Ожидаемая последовательность вымирания в связи с трофической конкуренцией в подгруппе кабарги, снежного барана и северного оленя Дальнего Востока такова: кабарга, снежный баран, северный олень. Во второй подгруппе в большей степени ассоциированных с лесными местообитаниями крупных травоядных млекопитающих перекрытие ниш больше, в особенности – в паре косули и благородного оленя (85%), имеющих сходные конкурентные ранги (Рисунок 6б),), и у снежного барана с северным оленем (86%).

Пятнистый олень и горал в этой подгруппе образуют вторую пару с наибольшим перекрытием ниш и, вместе с косулей и благородным

большинство кормовых растений каждого из мамонтов и мылахчинского бизона. Наиболее поздний в этой подгруппе юагирский мамонт дистанцирован от остальных и, несмотря на самый широкий трофический спектр, использует меньше ресурсов других ископаемых травоядных, чем ленская лошадь. Слабейшие соперники в этой подгруппе - первобытный бизон и мамонт. Голоценовый юрибейский мамонт объединен почти со всеми современными травоядными этой группы, а голоценовый раучинский бизон – с современным путоранским лосем, а не со своим плейстоценовым конспецификом (Рисунок 5). Дистанция присоединения обоих голоценовых категорий травоядных к современным – более 50%. Голоценовый бизон использует больше ресурсных наименований, чем современный лось, но асимметрия перекрывания их ниш мало выражена (Рисунок 6в). Голоценовые бизон и мамонт – существенно более слабые соперники путоранского северного оленя, использующего более 70% и 87% их трофических ресурсов соответственно. Овцебыка плато Путорана и о-ва Врангеля можно считать сильнейшим соперником юрибейского мамонта и северного оленя о-ва Врангеля в подтверждение ранее полученных данных (Шереметьев и др., 2014б). Северный олень Новой Земли и Кузнецкого Алатау - более слабый соперник обеих категорий овцебыка, а конкурентный ранг северного оленя плато Путорана, напротив, выше, чем другие у других путоранских травоядных, включая овцебыка (Рисунок 6в). Ожидаемая последовательность вымирания современных и голоценовых категорий крупных травоядных млекопитающих в этой группе: лось, мамонт, бизон, снежный баран, северный олень, овцебык.

Конкурентный ранг якутской лошади не намного выше, чем у ленской (Рисунок 6в). Однако по трофическому спектру якутская лошадь дистанцирована от других, в том числе географически близких ей, крупных травоядных млекопитающих и других категорий лошадей (Рисунок 5).

В оцениваемой совокупности видов даже с разобщенными современными ареалами нет ни одной пары с перекрыванием трофических ниш менее 25%, а обычно этот показатель на много больше (Шереметьев и др., 2016). Это, даже при разобщении современных ареалов у некоторых видов, является третьим и главным основанием рассматривать крупных травоядных млекопитающих Северной Азии как метасообщество.

6.3. Взаимодействия с гусеобразными и леммингами

В приспособлениях к питанию растительностью лемминги и гусеобразные отличаются от крупных травоядных млекопитающих и размерами и важными морфофизиологическими особенностями, суммированными в Главе 4, которые позволяют рассматривать их качестве самостоятельных жизненных форм фитофагов. Большой интерес в изучении их взаимодействий в использовании трофических ресурсов предоставляет почти экспериментальное сообщество на о-ве Врангеля, являющееся типичным сообществом травоядных Арктики. Оно претерпело несколько стадий изменения видового состава травоядных на наших глазах, в обратной последовательности повторяющих его трансформацию в позднем плейстоцене и голоцене.

На о-ве Врангеля, по крайней мере, с момента появления европейцев, когда начались наблюдения, и до середины 20 в. травоядные были представлены только малым белым гусем, тихоокеанской черной казаркой, гренландским и сибирским леммингами

(Успенский, 1985; Wilson, Reeder, 2005 Сыроечковский, 2013). Гнездовая колония белого гуся насчитывает до 240 000 особей и является единственной в Евразии (Сыроечковский, 2013; Baranuk, 2016). В Северной Америке, где его численность составляет более 15 000 000 (USFWS, 2015), этот вид имеет огромный ареал. Мировая популяция казарки существенно меньше, около 150 000 (Розенфельд, Шереметьев, 2016). Оба вида леммингов тоже широко распространены в Арктике: сибирский в Евразии, гренландский в Северной Америке и Гренландии (Wilson, Reeder, 2005). Их численность представить в цифрах так же однозначно, как гусей и казарок, невозможно, но на о-ве Врангеля и в арктических районах в целом она достигает огромных величин (Кирющенко, Кирющенко, 1979; Чернявский, Ткачев, 1982; Стишов, 2004). В 1948 г. на остров был вселен северный олень, а в 1975 г. – овцебык (Успенский, 1985; Шереметьев и др., 2014б). Популяция овцебыка в Северной Америке и Гренландии насчитывает около 125000 (Gunn, Forchhammer, 2008), а мировая популяция северного оленя оценивается миллионами, конечно, без какой бы то ни было точности (Henttonen, Tikhonov, 2008). С 1976 г. на о-ве Врангеля установлен заповедный режим, давший возможность изучения роли трофической конкуренции в организации сообщества травоядных без поправок на возможное влияние истребления. В выяснении роли трофической конкуренции в динамике этого сообщества важны следующие моменты:

1. До 12000 казарок ежегодно прилетают на остров в августе на линьку. Еще до 1930х в годы лемминговых пиков здесь гнезилось около 1000 пар казарок, тогда как в настоящее время - единично (Стишов, 2004, Сыроечковский, 2013).

2. На острове все гнездовые колонии гусей, за исключением современной, исчезли уже в 1950х. В середине 1970х их популяция находилась в глубокой депрессии, насчитывая около 60000. Несмотря на экспоненциальный рост мировой популяции, только к 2015 г. численность на о-ве Врангеля достигла 240000, но и до настоящего времени не восстановилась ни одна из исчезнувших ранее колоний (Baranuk, 2016; Розенфельд и др., 2017 а).

3. Регулярные пятилетние лемминговые циклы с 250-350-кратной амплитудой в конце 1980х удлинились до восьми лет, а теперь лемминговые пики не наблюдаются (Чернявский, Ткачев, 1982; Травина, 1999; Menyushina et al., 2012). В сущности это 250-350-кратное уменьшение размера популяций леммингов (длительная депрессия).

4. Популяция северного оленя сразу после вселения начала увеличиваться, достигая периодически размера около 6000 особей, в 1980х была искусственно сокращена до 1500-2000, к 2003 г. достигла 8000, а с 2004 г. начала катастрофически сокращаться и теперь состоит из около 340 особей (Груздев, Сипко, 2007а,б; Казьмин, Абатуров, 2009; Шереметьев и др., 2014б).

5. Популяция овцебыка почти сразу после вселения начала увеличиваться, в 1980х заселила весь остров (Успенский, 1985), а к 2010 г. насчитывала около 960 особей и замедлила рост (Розенфельд и др., 2012; Шереметьев и др., 2014б).

Точно так же позднечетвертичная история этого сообщества и составляющих его видов включает события, важные в выяснении роли трофической конкуренции. В Евразии овцебык вымер, а северный олень после окончания LGM претерпел сравнительно небольшое сокращение ареала (Данилкин, 1999, 2005; Тихонов, 2005). На о-ве Врангеля вселение жвачных реконструировало это в обратной последовательности: овцебык был везен на 27 лет позже северного оленя и почти одновременно с введением заповедного

режима, исключившего избирательное истребление всех видов травоядных (Стишов, 2004).

Критическим в годовом цикле сообщества травоядных о-ва Врангеля является летний период, в котором они должны не только восполнить предшествовавшие потери организма, но и произвести и вырастить потомство (Данилкин, 1999, 2005; Drent, 2006, Сыроечковский, 2013; Розенфельд, Шереметьев, 2016). Успех в этом и определяет соотношение рассматриваемых видов по численности и/или по направлениям и интенсивности ее долгосрочных изменений, в сумме складывающихся в динамику сообщества. Данные по питанию относятся к двум периодам, соответствующим основным фазам жизни травоядных на острове в летний период: I (май-июль) – прилет, насживание, оставление выводками колонии и начало линьки у гусей; II (август-сентябрь) – прилет казарок; линька, интенсивные перемещения и отлет гусей и казарок. Интервал критических значений индекса перекрытия трофических ниш – 100-75%.

Индекс Шимкевича-Симпсона, %
60 80 100



Рисунок 7 – UPGMA-классификация травоядных о-ва Врангеля по составу трофического спектра (I - май-июль; II – август-сентябрь).

гренландский лемминг не имеет конкурентных пар с индексом перекрытия ниш в интервале 100-75%. Такие пары у сибирского лемминга образованы со всеми остальными

Таблица 2. Перекрытие трофических ниш (%*) травоядных о-ва Врангеля в мае-июле и августе-сентябре

| Травоядные | Гренландский лемминг | Сибирский лемминг | Овцебык | Северный олень | Белый гусь |
|----------------------|----------------------|-------------------|---------|----------------|------------|
| Гренландский лемминг | - | 70** | 73.3 | 73.3 | 46.2 |
| Сибирский лемминг | 84.6 | - | 90 | 90 | 80 |
| Овцебык | 68.4 | 84.6 | - | 73.7 | 92.3 |
| Северный олень | 69.2 | 53.9 | 100 | - | 69.2 |
| Белый гусь | 60 | 70 | 100 | 73.3 | - |
| Черная казарка | 66.7 | 88.3 | 100 | 66.7 | 100 |

* Индекс Шимкевича-Симпсона; ** вверху справа – май-июль (период I); внизу слева – август-сентябрь (период II).

Перекрытие ниш. Парные значения индекса Шимкевича-Симпсона в 24 случаях из 25 возможных превышают уровень 50% (Таблица 2), указывая на значительное сходство трофических спектров в целом. У леммингов и овцебыка различия в трофических спектрах в периоды I и II меньше, чем межвидовые различия, и во всех случаях внутривидовые значения перекрытия ниш находятся в интервале 100-75%. Вклад систематического

положения рассмотренных травоядных видов в общей схеме UPGMA-классификации и в структуре подкластеров гусеобразных и леммингов (Рисунок 7). В период I

видами, а наибольшего значения перекрытие ниш достигает у овцебыка и белого гуся (Таблица 2). В период II гильдевая структура сообщества приобретает несколько важных особенностей. На острове появляется черная казарка, образующая конкурентные пары с перекрытием ниш в интервале 100-75% сразу с тремя видами: сибирский лемминг, овцебык и белый гусь. Перекрытие трофических спектров у леммингов увеличивается и существенно превышает критический уровень. Однако наибольшее число конкурентных пар с перекрытием ниш в интервале 100-75% образуется с участием овцебыка, трофический спектр которого полностью включает спектры северного оленя, белого гуся и черной казарки (Таблица 2).

Конкурентные ранги. Овцебык использует 63.6 и 69.7% от имеющихся ресурсных наименований в периоды I и II соответственно. Это намного больше, чем у других видов (Рисунок 8). В период I на втором месте по ширине ресурсного спектра северный олень, затем гренландский лемминг, белый гусь и сибирский лемминг (45.5, 57.6, 39.4 и 30.3% имеющихся ресурсов соответственно). В период II число ресурсов у северного оленя и белого гуся уменьшается, а у леммингов увеличивается настолько, что гренландский лемминг получает заметное преимущество над всеми видами, кроме овцебыка. Равенство по ширине кормовых спектров северного оленя и сибирского лемминга не позволяет охарактеризовать ресурсные преимущества в этой паре. Гуси и, особенно, казарки используют наименьшее число ресурсов, что характеризует их как слабейших трофических конкурентов (Рисунок 8).

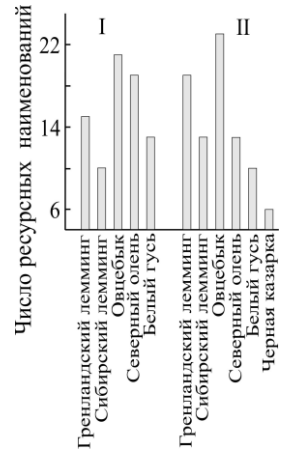


Рисунок 8 – Ширина (число ресурсных наименований) трофического спектра травоядных о-ва Врангеля (I – май-июль; II – август-сентябрь).

Глава 7. Динамика метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии

В этой главе представлена реконструкция истории формирования современного метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии с окончания LGM на основе всех проанализированных данных. Основная задача этой главы – определить доминирующие факторы популяционной динамики крупных травоядных млекопитающих в рассматриваемый период. Проблема хронологической, а часто и пространственной, неразделимости влияния трофической конкуренции, ландшафтных изменений и активности человека решена с помощью ключевых сочетаний специфических характеристик, конкурентного ранга и популяционного тренда каждого включенного в метасообщество вида и их соответствия или несоответствия направлению ландшафтных изменений. Три ключевые категории видов крупных травоядных млекопитающих могут быть выделены:

1. Влияние ландшафтных изменений доминирует, когда рассматриваемый вид

является типичным представителем локальных сообществ территориально сокращающегося или расширяющегося типа ландшафта; направление его популяционного тренда соответствует ландшафтным изменениям; популяции его более сильных трофических конкурентов вымирают или сокращаются в большей степени, а у более слабых – в меньшей.

2. Влияние активности человека доминирует, когда вид не является типичным представителем сообществ территориально сокращающегося или расширяющегося типа ландшафта или не имеет различий по ландшафтной приуроченности со сравнимыми видами; популяции его более сильных конкурентов вымирают или сокращаются в большей степени, а у более слабых – в меньшей.

3. Влияние трофической конкуренции доминирует, когда вид не является типичным представителем сообществ территориально сокращающегося или расширяющегося типа ландшафта или не имеет различий по ландшафтной приуроченности со сравнимыми видами; популяции его более сильных конкурентов растут или сокращаются в меньшей степени, а у более слабых – в большей.

Дополнительно в этой главе обсуждаются результаты анализа взаимодействий крупных травоядных млекопитающих в использовании трофических ресурсов с гусеобразными и леммингами.

7.1. Трофическая конкуренция в организации сообществ крупных травоядных млекопитающих

Конкуренция за важнейшие ресурсы, а у крупных травоядных млекопитающих это обычно трофические ресурсы, неотъемлемая часть механизма организации сообществ (Реймерс, 1994; Gandiwa, 2013; Шереметьев и др., 2014 а,б,в). Анализ представленных данных показывает, что организация метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии, как во время его формирования, так и теперь, необъяснима влиянием исключительно внешних факторов. Игнорирование конкуренции в сообществах, даже сохранивших только один вид, никогда не позволит узнать, где другие потребители тех же ресурсов, приспособленные к тем же условиям (Шереметьев и др., 2011).

Простая статистика ключевых сочетаний конкурентных рангов, ландшафтной приуроченности и популяционных трендов крупных травоядных млекопитающих показывает, что только у трех из 20 видов популяционная динамика могла не быть обусловлена конкуренцией. Сокращение популяции сильнейшего трофического конкурента среди степных крупных травоядных млекопитающих (монгольский дзерен) обусловлено в основном ландшафтными изменениями, а одного из слабейших (сайга) – ландшафтными изменениями и/или конкуренцией. Эти два вида плохо переносят снег глубиной уже 0.1 м (Данилкин, 2005) и, таким образом, не могут обитать на большей части прежнего ареала вне зависимости от конкурентного ранга и интенсивности истребления. Овцебык – сильнейший трофический конкурент и наиболее приспособленный к ландшафтным условиям среди арктических крупных травоядных млекопитающих. Это указывает на связь его вымирания в Евразии не с изменением климата и/или конкуренцией, а с истреблением (Шереметьев и др., 2014 б). Кроме того, это единственный в материковой Евразии, за исключением диких предков коровы и

лошади, вид, вымерший в период наибольшей активности человека в голоцене, тогда как вымирание слабейших трофических конкурентов (мамонт, первобытный бизон) произошло гораздо раньше. Это позволяет предполагать, что и другие и более ранние случаи вымираний (например, шерстистый носорог) тоже мало связаны с активностью человека. Ленская лошадь, бывшая сильнейшим конкурентом мамонта, прожила на много дольше него (Барышников и др., 1981), а, если рассматривать ее как предка якутской (Тихонов, 2005), и теперь не может считаться вымершей. Все пережившие мамонта и первобытного бизона современные арктические и субарктические травоядные – их сильнейшие трофические конкуренты.

Во всех типах современных сообществ крупных травоядных млекопитающих Северной Азии соотношение видов по плотности популяций и/или по интенсивности ее изменения определены в основном конкурентными рангами (Шереметьев и др., 2011,



Рисунок 9 – Число особей и аппроксимационные популяционные тренды овцебыка и северного оленя на трех арктических островах в 20 в. (по И.С. Шереметьеву и др. (2014б)).

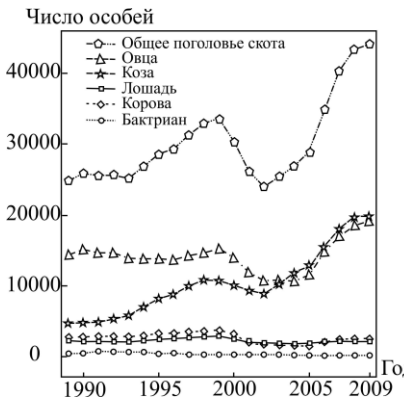


Рисунок 10 – Изменение численности скота в Монголии в конце 20 в. (по И.С. Шереметьеву и др. (2014а)).

2014 а,б,в; Sheremetyev, 2013). Их соотношение по размеру или по плотности популяций определяется соотношением по количеству корма, и с увеличением суммарного потребления растительности эта зависимость увеличивается (Шереметьев, Прокопенко, 2005).

В качестве наиболее ярких современных иллюстраций связи популяционных трендов сосуществующих в едином ресурсном пространстве видов с их конкурентными рангами можно рассматривать арктических (Рисунок 9) и степных (Рисунок 10) крупных травоядных млекопитающих. У остальных это можно достоверно подтвердить в описании тенденций изменения ареалов (Шереметьев, Панасенко, 2013; Шереметьев и др., 2016).

7.2. Метасообщество крупных травоядных млекопитающих и его изменения в позднем плейстоцене и голоцене

Исходный тип организации метасообщества

Исходный вариант метасообщества крупных травоядных млекопитающих к окончанию LGM отличался от современного бóльшим разнообразием видов и надвидовых систематических групп (Vereshchagin, Baryshnikov, 1992; Жегалло и др., 2001; Тихонов, 2005). Продолжительность периода, прошедшего после вымираний даже при благоприятных условиях не достаточна для их компенсации эволюционными процессами (Косинцев, 2008 а,б). Потеря последних представителей надвидовых групп, равная потере жизненных форм фитофагов экосистемами, заставляет думать, что это не могло произойти и в течение более длительного времени (Zimov et al., 2012). Первая безоговорочно признаваемая и важная особенность позднеплейстоценовых сообществ крупных травоядных млекопитающих это бóльшее число и бóльшая численность крупноразмерных видов (Жегалло и др., 2001; Тихонов, 2005; Polishchuk 2010). Вторая – бóльшее число и бóльшая численность приуроченных преимущественно к открытым ландшафтам видов, хотя данных для оценки их численности в то время и недостаточно (Vereshchagin, Baryshnikov, 1992; Тихонов, 2005; Zimov et al., 2012; Боескоров, 2012; Боескоров и др., 2016). Представленный анализ гильдовой структуры рассматриваемого метасообщества показывает третью важную особенность его позднеплейстоценового варианта: в наиболее распространенных в то время типах локальных сообществ ширина и перекрывание трофических ниш существенно меньше, чем в настоящее время. По этой характеристике исходный вариант метасообщества крупных травоядных млекопитающих ближе к современному африканскому метасообществу, отличающемуся не только разнообразием видов, но и высоким уровнем дифференциации трофических ниш (Fritz et al., 2002; Cumming, Cumming, 2003; Kartzinel et al., 2015).

В истории формирования метасообщества важна связь этих особенностей не только с внешними факторами, но и друг с другом (Sandom et al., 2014; Stuart, 2015). Преимущественное сокращение популяций у крупноразмерных видов объясняется стратегией первобытной охоты (Назаретян, 2010; Данилкин, 2016), у видов, приуроченных преимущественно к открытым ландшафтам – климатогенным сокращением тундровых и степных ландшафтов (Nogués-Bravo et al., 2008; Sandom et al., 2014). Эта положительная связь между размером тела и ландшафтной приуроченностью скорее мешает, чем помогает, даже в выборе между гипотезами о доминирующем влиянии климата и человека на позднечетвертичную динамику метасообщества крупных травоядных. Связь между ландшафтной приуроченностью и гильдовой структурой метасообщества крупных травоядных млекопитающих значит намного больше: у видов, ассоциированных с открытыми ландшафтами ширина и перекрывание трофических ниш меньше, чем у видов, ассоциированных с лесными. Это доминирование специалистов в первом типе локальных сообществ, а генералистов во втором, характеризует в нишевом аспекте локальные сообщества крупных травоядных млекопитающих открытых ландшафтов по отношению к лесным так же, как любые климатские сообщества по отношению к сукцессионным стадиям (MacArthur, Wilson, 1967; Бигон и др., 1989). Это позволяет заключить, что сообщества открытых ландшафтов, составлявшие основу метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии в позднем

плейстоцене, формировались до начала рассматриваемого периода не только в аридном климате, но и при длительной стабильности условий.

В длительно стабильных условиях конкурентные преимущества у специалистов над генералистами, а основное направление трансформации гильевой структуры – медленная коадаптивная специализация. Ее результат в филогенетических терминах – дифференциация *ценотического ядра*, устойчивой совокупности специалистов, утилизирующих основную часть ресурсного фонда, и *эктональных элементов*, играющих незначительную роль в экосистемах (Раутиан, Жерихин, 1997; Жерихин, 2003). В исходном типе организации метасообщества первое – представители локальных сообществ открытых ландшафтов, вторые – лесных.

Изменения

Основное направление трансформации гильевой структуры метасообщества крупных травоядных млекопитающих в рассмотренный период – существенное общее увеличение перекрытия трофических ниш. Оно происходило посредством перехода основной доли кормовой растительности от представителей ценотического ядра к видам, являвшимся прежде эктональными элементами. В пространственном аспекте это территориальное сокращение сообществ с доминированием специалистов и расширение сообществ с доминированием генералистов. С филогенетической точки зрения неважно, ландшафтные изменения или истребление было причиной дезорганизации исходной высококодифференцированной гильевой структуры метасообщества, а важен сам факт изменения внешних условий (Жерихин, 2003). В дальнейшем изменении метасообщества соотношение влияния внешних факторов было неодинаковым, позволяя выделить две стадии его изменений: более ранняя климатогенная – преимущественное влияние климата и связанных с ним ландшафтных изменений; последовавшая антропогенная – преимущественное влияние человека. Как и в случае с датировкой LGM, датировка границы между этими стадиями может быть точна в той же мере, что и датировка окончания наиболее интенсивного изменения климата и ландшафтов в голоцене – 6000-7000 лет назад (Мол, 2008).

С началом первой стадии трансформации метасообщества, около 17000 лет назад, высокий уровень межвидовой дифференциации трофических ниш перестает быть основой стабильности локальных сообществ крупных травоядных млекопитающих, а специализация – конкурентным преимуществом в использовании ресурсов. Популяции специалистов под влиянием конкуренции сокращаются вплоть до вымирания, популяции генералистов растут. Это могло происходить как на территории открытых и лесных ландшафтов, так в перемещающейся переходной зоне, поскольку строгой ландшафтной приуроченности у большинства изученных видов нет и не было. Даже потенциальные конкуренты, не входившие в непосредственный контакт из-за разобщения ареалов и/или типов местообитаний, не могли не испытывать влияние опосредованных взаимодействий при большом разнообразии видов с широкими ареалами и спектрами типов местообитаний. На этой стадии человек оставался зависим от плотности популяций крупных травоядных млекопитающих, как основных жертв, и, так же как и другие крупные хищники, он не мог начать их истребление с интенсивностью, ведущей к вымиранию одних и фатальному сокращению популяций других крупных травоядных млекопитающих.

Начало антропогенной стадии можно ассоциировать с распространением в умеренной зоне Северной Азии производящей модели жизнеобеспечения человека, датируемого уровнем около 6400 лет назад, которая основана на пашенном земледелии и других источниках питания, несвязанных с первобытной охотой (Кузьмин, 2005; Черных, 2009). Ее влияние на численность человека в Северной Азии сложно охарактеризовать в цифрах. Однако масштаб этого влияния может быть проиллюстрирован аналогичными событиями на Древнем Востоке, где в это же время пашенное земледелие стало основой экспоненциального роста населения, появления первых государств, и огромного антропогенного воздействия на животный и растительный мир (Воронцов, 1999). Контрастный пример отсутствия пашенного земледелия до 19-20 в. представляет длительная относительная сохранность ценогического ядра метасообщества крупных травоядных млекопитающих Центральной Африки (Vereshchagin, Baryshnikov, 1992; Kartzinel et al., 2015). Таким образом, с этого времени в Северной Азии истребление становится независимым от плотности популяций и конкурентных рангов травоядных, а его интенсивность увеличивается вплоть до нашего времени. Все случаи фатального сокращения популяций и вымирания на этой стадии обусловлены истреблением.

Тем не менее, на антропогенной стадии формирования метасообщества крупных травоядных млекопитающих трофическая конкуренция имела и имеет большое значение. Три типа регуляции локальных сообществ с участием человека возможны. Истребление, независимое от плотности популяций и конкурентных рангов, это только самый распространенный из них. Его интенсивность может быть различной, но направление одно – вымирание всех видов крупных травоядных млекопитающих. Второй тип регуляции это истребление одних видов и целенаправленное поддержание популяций других. Истребление, как и в первом случае, мало зависит от плотности популяций и конкурентных рангов, а поддержание зависит. Хорошим примером этого типа является система монгольского скотоводства (Рисунок 10), перешедшая в ходе более чем двукратного роста общего поголовья от традиционной относительной выравненности доли овцы, козы, коровы, лошади и бактриана к преимущественному разведению первых двух видов (Шереметьев и др., 2014б). Конкурентные ранги овцы и козы намного выше, чем у остальных одомашненных видов, и почти сопоставимы с рангом монгольского дзерена (Рисунок 6а). В условиях прогрессирующей деградации степных пастбищ (Carpenter, 2013) и увеличивающегося дефицита кормовой растительности скотоводы не могли сделать выбор в пользу других видов в качестве основного скота. Дикие предки одомашненных видов и другие дикие крупные травоядные млекопитающие при этом истребляются. Третий тип регуляции с участием человека – создание сети убежищ, выполняющих функцию пятен *свободного от хищника пространства* (Jeffries, Lawton, 1984), в которых соотношение видов по плотности популяций и/или по интенсивности ее изменения определено трофической конкуренцией. Это не только сеть ООПТ, но и любые другие участки, недоступность или ландшафт которых обеспечивают укрытия для крупных травоядных млекопитающих. На этих ограниченных участках после вытеснения трофических конкурентов оставшиеся виды могут стать единственными потребителями растительности даже при ее избыточной продуктивности в целом (Шереметьев и др., 2011). При этом общая картина выглядит так, что хищническая регуляция сообществ травоядных человеком полностью исключает роль трофической конкуренции.

Еще одной составляющей процесса изменений метасообщества крупных травоядных млекопитающих является адаптация видов к новым условиям. Пластичность генералистов не требует дополнительной аргументации. Примеры адаптации многих крупных травоядных млекопитающих не только к лесным, но и переходным и открытым ландшафтам хорошо известны. У козули и северного оленя выделяется даже отдельная внутривидовая форма открытых ландшафтов (Данилкин, 1999). Противоположный пример - формирование более позднего, преимущественно лесного экотипа у бизонов и лошадей, который просуществовал намного дольше исходного степного (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2005). Кроме того, голоценовые мамонт и первобытный бизон по трофическому спектру ближе к современным крупным травоядным млекопитающим (Рисунок 5), включая лесных, чем к своим плейстоценовым конспецификам. Однако, во-первых, ничтожное по эволюционным масштабам время с окончания ледникового максимума, вряд ли можно считать достаточным для такого перехода. Например, лошади судя по классификации трофического спектра якутской, не смогли по настоящему приспособиться к смене растительности мамонтовой степи на тундровую и/или лесную. Во-вторых, все эти виды в соответствии с анализировавшимися выше характеристиками изначально не имели строгой ландшафтной приуроченности. Это позволяет считать появление лесного экотипа у видов, считающихся обитателями открытых ландшафтов, как и противоположный процесс у считающихся лесными видами, реализацией в конкретных условиях исходно широкой фундаментальной ниши (Глава 5.), а не адаптацией к новым условиям. Близость по трофическому спектру современных пугорных травоядных к голоценовому мамонту и бизону (Рисунок 5) позволяет заключить, что их последние популяции сохранялись в азональных ландшафтах (горные массивы, острова и др.). Это согласуется с находкой позднейшего мамонта на острове Врангеля (Vartanyan et al., 1993), с сохранением снежного барана в горах до настоящего времени и с успешной реинтродукцией овцебыка на о-ве Врангеля и на п-ове Таймыр (Данилкин, 2005; Шереметьев и др., 2014в).

В заключение можно кратко резюмировать, что в организации локальных сообществ крупных травоядных млекопитающих трофическая конкуренция имеет не меньшее значение, чем внешние факторы, связанные с климатом и/или активностью человека. Их взаимосвязь в общепринятых терминах описывается следующим образом: климат определяет максимальную емкость среды обитания и ареал каждого вида; человек в различной мере уменьшает емкость и вместе с ней ареал; в оставшемся ресурсном пространстве соотношение видов крупных травоядных млекопитающих по обилию и/или интенсивности его изменения определено их соотношением по ресурсной доле, которое зависит от перекрытия трофических ниш и конкурентных преимуществ. Последнее справедливо как для сообществ на территориях, относительно свободных от влияния человека, так и для контролируемых человеком резерватов, включая такие, в которых единственными или доминирующими представителями крупных травоядных млекопитающих являются одомашненные виды.

История формирования метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии, за точку отсчета которой в этой работе принято окончание LGM, характеризуется не только сокращением числа, численности и ареала преимущественно крупных видов, связанных в большей степени с открытыми ландшафтами. Она включает коренную перестройку гильевой структуры метасообщества, состоящую в смене

локальных сообществ с доминированием трофических специалистов сообществами с доминированием генералистов. Интенсивность, масштаб и результат этой перестройки позволяет ассоциировать ее с кризисной фазой цикла развития сообществ, описываемой в теории филоценогенеза (Жерихин, 2003). Этот процесс мог быть инициирован любыми изменениями, но его начало по времени совпадает с климатогенными изменениями ландшафтов. Влияние человека является не менее значительным, но во всех случаях, за исключением одного (овцебык), оно в действительности только усиливает уже начавшиеся под влиянием климата и трофической конкуренции процессы. Без трофической конкуренции большинство охарактеризованных изменений метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии не могли произойти.

7.3. Гусеобразные и лемминги в арктических экосистемах с крупными травоядными млекопитающими и без них

В рассмотренном в качестве модельного сообществе крупных травоядных млекопитающих, гусеобразных и леммингов на о-ве Врангеля динамика популяций этих потребителей растительности в значительной мере взаимосвязана.

После появления и расселения овцебыка на острове лемминговые пики начали затухать, популяция северного оленя - сокращаться, а восстановление исчезнувших гнездовых колоний гусей до настоящего времени не произошло, несмотря на полное отсутствие их истребления с середины 1970х и экспоненциальный рост американской части популяции. Еще раньше, появление и расселение северного оленя совпало с катастрофическим снижением численности гусей и вымиранием почти всех гусиных колоний. Численность казарок была ниже, чем у гусей даже в период их популяционной депрессии. Сравнить леммингов, гусеобразных и крупных травоядных млекопитающих по численности нельзя. Однако в оценке роли конкуренции данные по численности позволяют определить популяционные ранги сосуществующих видов в следующем порядке: 1 - овцебык (рост численности); 2 - северный олень (сокращение численности после расселения овцебыка); сибирский и гренландский лемминги (ограничение роста численности в присутствии овцебыка); 4 - белый гусь (сокращение численности в присутствии северного оленя и ограничение ее роста в присутствии овцебыка); 5 - черная казарка (ограничение роста численности в присутствии всех остальных видов).

Гнездование гусей и активизация леммингов ежегодно приурочены в основном к началу снеготаянья (Чернявский, Ткачев, 1982; Чернявский, 2002; Сыроечковский, 2013). У гусей интенсивное питание начинается после оставления выводками гнездовой колонии (Розенфельд и др., 2010). Это делит выделенный в цикле этого островного сообщества начальный период (май-июль) на три конкурентные фазы: 1 – крупные травоядные млекопитающие почти не конкурируют с леммингами и белым гусем; 2 – крупные травоядные млекопитающие интенсивно конкурируют с леммингами; 3 – все виды интенсивно конкурируют. В мае-июле оба вида леммингов являются слабейшими трофическими конкурентами сначала крупных травоядных млекопитающих, затем сибирский лемминг становится еще и слабейшим конкурентом начавших интенсивно питаться гусей. Гуси начинают испытывать негативное воздействие конкуренции с крупными травоядными млекопитающими только в конце начального периода. Это характеризует динамику состава потребителей основного фонда кормовой растительности

в это время как последовательное включение более слабых трофических конкурентов более низкого популяционного ранга. Появление казарки во второй период (август-сентябрь) не только увеличивает число конкурирующих видов, но и продолжает эту тенденцию. В этом процессе соотношение видов по ширине кормовых спектров иллюстрирует закономерность модели разломанного стержня (MacArthur, 1957) и некоторых других аналогичных моделей (Гиляров, 2007), а соотношение по популяционным рангам – закономерность вогнутой кривой (McGill et al., 2007). Поскольку эта последовательность воспроизводится ежегодно и в период наиболее интенсивного использования трофических ресурсов, ее можно рассматривать как часть механизма стабилизации сообщества.

Во второй период у овцебыка и леммингов трофический спектр расширяется, у белого гуся и северного оленя – уменьшается (Рисунок 8). С наступлением этого периода происходит важная перестройка гильевой структуры сообщества, которая заключается в изменении видового состава и увеличении количества конкурентных пар с перекрытием ниш выше уровня 75% (Таблица 2). Вероятной причиной этих изменений является общее увеличение интенсивности использования трофических ресурсов, после которого гуси и казарки покидают остров, а для леммингов и крупных травоядных млекопитающих начинается снежный период (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Розенфельд и др., 2017 а). Второй период можно считать самым напряженным в течение летнего сезона и в годовом цикле сообщества травоядных.

В итоге очевидно, что популяционные ранги сосуществующих видов и динамика их сообщества в основном определены конкурентными рангами. Неконкурентное взаимовлияние видов может усиливать описанные процессы. Например, в отсутствие лемминговых пиков не гнездятся хищники-покровители (в основном белая сова *Nyctea scandiaca*), гнезда которых являются центром образования колоний гусей и казарок (Сыроечковский, 2013; Розенфельд, Шереметьев, 2016). Кроме того, разросшиеся популяции крупных травоядных млекопитающих в ограниченном пространстве вытаптывают кормовую растительность и уничтожают яйца (Сыроечковский, 2013). В противоположность этим данным Е.В. Сыроечковский (2013) и В.В. Баранюк (Ваганук, 2016) связывают исчезновение гусиных колоний на острове в 1950х с истреблением людьми, а затяжной характер последовавшей депрессии популяции гусей – с понижением весенне-летних температур в 1970х и высоким прессом охоты на зимовках. Кроме того, сокращение популяции северного оленя и изменения в популяционной динамике леммингов альтернативно объясняются глобальными климатическими изменениями последних лет, характерной чертой которых стали осенние гололеды (Груздев, Сипко, 2007 а,б; Казьмин, Абатуров, 2009; Menyushina et al., 2012).

С представленными данными по трофической конкуренции динамика видового состава сообщества травоядных о-ва Врангеля выглядит следующим образом. Вселение крупных травоядных млекопитающих в 20 в. позволяет в позднейшей динамике сообщества травоядных выделить две основные стадии, а с учетом 27 лет между вселением северного оленя и овцебыка – три. На первой лемминги, гуси и казарки в отсутствие этих жвачных эксклюзивно использовали больше трофических ресурсов, а конкурентные преимущества сильнейших соперников (сибирский лемминг во втором периоде и гренландский лемминг во все периоды) были менее выражены, чем преимущества жвачных (Рисунок 8). Это предполагает меньшее конкурентное

взаимовлияние видов в сообществе, включавшем только гусей, казарок и леммингов. На второй стадии вселившийся северный олень становится сильнейшим трофическим конкурентом гусей и казарок во все периоды и леммингов в начальный период летнего сезона. На третьей стадии овцебык – сильнейший конкурент всех уже имевшихся видов, у которых трофические спектры теперь оказались в значительной степени или полностью лишенными эксклюзивных ресурсов. Такой порядок вселения видов жвачных противоположен описанной выше тенденции последовательного включения более слабых конкурентов в использование трофических ресурсов. Поэтому, в обоих случаях вселение крупных травоядных млекопитающих способствовало дестабилизации сообщества.

Для понимания закономерностей формирования рассматриваемого метасообщества крупных травоядных млекопитающих важно, что все возможные преимущества северного оленя, обеспечившие его выживание в Евразии, где овцебык в голоцене вымер (Верещагин, Барышников, 1985; Тихонов, 2005), оказались неэффективны в рассматриваемой изолированной системе. Поэтому вымирание овцебыка в Евразии относится к последствиям активности человека (Шереметьев и др., 2014 б). Однако на о-ве Врангеля оно произошло задолго до появления европейцев (Стишов, 2004). Также его вряд ли возможно связать с появлением палеоэскимосов, в отложениях стоянки которых (3200-2800 лет назад) не найдены кости крупных травоядных млекопитающих и мамонта, еще 3600-3500 лет назад жившего на острове (Диков, 1989; Vartanyan et al., 1993; Герасимов и др., 2003).

Многочисленность популяций леммингов, гусей и казарок в Арктике и их существенное влияние на растительность (Чернявский, Ткачев, 1982; Cargill, Jefferies, 1984; Розенфельд, Шереметьев, 2016) можно понимать как следствие освобождения ресурсного пространства после истребления крупных травоядных млекопитающих человеком.

В заключение этой части работы можно резюмировать, что у травоядных о-ва Врангеля перекрывание трофических ниш существенно и асимметрично. В замкнутом ресурсном пространстве острова наиболее очевидно, что эти условия становятся ключевыми для динамики сообщества: виды с относительно широкими нишами и, следовательно, с большим количеством эксклюзивно используемых ресурсов это сильнейшие трофические конкуренты. В рассмотренный период (с середины 20 в.) популяции сильнейших конкурентов (овцебык; северный олень в отсутствие овцебыка) увеличивались и оставались многочисленными, тогда как популяции слабейших конкурентов сокращались или оставались в депрессии. Два самых ярких примера, иллюстрирующих в сопоставимых показателях численности связь популяционной динамики относительно слабого и сильного конкурента: северный олень и овцебык; черная казарка и белый гусь соответственно. Фатальное сокращение популяции северного оленя произошло после выхода кривой роста популяции овцебыка на плато, а численность казарок была во много раз ниже численности гусей даже в период их депрессии. В остальных случаях виды по численности нельзя сопоставить, но у относительно слабых конкурентов популяция всегда характеризуется уменьшением при росте популяции его сильнейшего конкурента. Например, во время роста популяции северного оленя численность гусей и казарок сократилась, а во время роста популяции овцебыка произошло затухание лемминговых циклов. Прекращение подъемов численности леммингов можно рассматривать как затянувшуюся популяционную

депрессию из-за конкуренции с овцебыком. Аналогичным образом объясним недостаточно интенсивный рост популяции гусей на острове при экспоненциальном росте их мировой популяции.

Распределение ресурсов между травоядными о-ва Врангеля в этот самый напряженный в годовом цикле сообщества период года определено принципом *слабые конкуренты после сильных*; т.е., виды, использующие меньше трофических ресурсов и имеющие более низкий популяционный ранг, по времени позже подключаются к использованию основной части ресурсного фонда. Ежегодное воспроизведение этой очередности характеризует ее как часть механизма стабилизации сообщества; тогда как вселение жвачных в 20 в. оба раза дестабилизировало сообщество травоядных, нарушая этот принцип.

Истребление в 20 в. и климатические изменения в конце 20 в. и в начале 21 в., как и трофическая конкуренция, неодинаково влияли на травоядных и, поэтому, тоже могли быть причиной описанных различий в динамике их популяций. Однако не у всех видов истребление и климат объясняют популяционную динамику. Главное, что влияние этих факторов не изменяет и не противоречит, а дополняет влияние конкуренции.

Позднечетвертичное вымирание овцебыка и северного оленя на о-ве Врангеля не может быть объяснено конкуренцией с леммингами и гусеобразными, тогда как расселение гусеобразных и леммингов в Арктике и возрастание их роли в функционировании арктических экосистем стало возможным только благодаря истреблению крупных травоядных млекопитающих. Это освободило ресурсное пространство для относительно слабых трофических конкурентов и, таким образом, человек стал первым звеном трофического каскада арктических экосистем глобального значения.

Глава 8. Роль перекрытия ниш в поддержании разнообразия

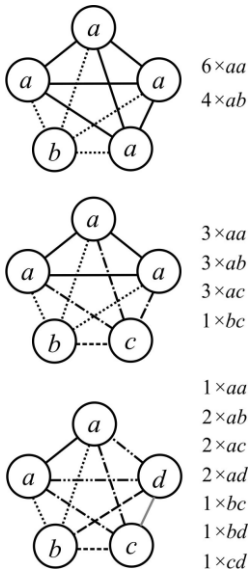
Разнообразие экологически сходных видов

Сообщества по определению включают два и более экологически сходных видов, несмотря на их конкуренцию за сообща используемые ресурсы и даже несмотря на конкурентное неравенство. Это одна из сложнейших загадок в фундаментальной экологии сообществ (Гиляров, 2007), наиболее актуально сформулированная как *парадокс планктона* у Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1961). Экология безоговорочно рассматривает видовое разнообразие как основу долговременной стабильности сообщества, ассоциируемой с жизнеспособностью данного типа сообществ, или, по крайней мере, утверждает, что долговременная стабильность возрастает с увеличением разнообразия (McCann, 2000; Cleland, 2011), но без сопоставимого увеличения емкости ресурсного пространства. Позиция большинства экологов в этом вопросе выглядит скорее как корпоративное молчаливое соглашение (Сулей, 1983; Шитиков и др., 2011). В качестве объяснений предложены эффект усреднения различий множества сосуществующих видов (Doak et al., 1998), сходный эффект их отрицательной ковариации (Tilman et al., 1998), буферный эффект множества видов (Naem, Li, 1997), эффект занятости ресурсного пространства для видов-инвайдеров, переносимых ими инфекций и т.п. (Chapin et al., 1997; Mitchell et al., 2002), но непосредственный механизм связи стабильности с разнообразием несмотря на конкуренцию остается невыясненным. Чтобы стабильность

сообщества увеличивалась с увеличением разнообразия, негативный эффект конкуренции, или, по крайней мере, перекрытие ниш, должен уменьшаться. Однако для того, чтобы это зафиксировать, потребуется такой же однозначный индекс перекрытия ниш сообщества в целом, как индексы разнообразия.

Система конкурентных взаимодействий в многовидовом сообществе

X видов, использующих общие ресурсы образуют $x(x-1)/2$ конкурентных пар (Gotelli, Entsminger, 2001), невероятно затрудняя единую оценку перекрытия ниш сообщества в целом. Однако оценка разнообразия никак не затруднена количеством сосуществующих видов. Статистика единого перекрытия точно может заключаться в аналогичной системе калькуляции вариантов конкурентных пар, как статистика разнообразия – в калькуляции вариантов особей. Это делает единое перекрытие ниш зависимым от видовой выравненности так же, как индексы разнообразия (Бигон и др., 1989; Шитиков и др., 2011).



Включение выравненности предполагает необходимость иметь дело не с видами, а с особями. Если особи как члены *определенного вида* (Mahner, Bunge, 1997) являются обладателями его характеристик, в том числе и в использовании ресурсов, нишевые представления можно приложить, по крайней мере, в рабочем порядке к особям так же, как к видам. Тогда логика системы оценки конкурентных взаимодействий в многовидовом сообществе в зависимости от обилия каждого вида сводится к арифметике (Рисунок 11).

Таким образом, обычная матрица перекрытия ниш с ячейками, содержащими попарные дистанции между видами (Gotelli, Entsminger, 2001), может быть расширена так, что число строк и столбцов в ней будет равным числу сосуществующих особей. Тогда ячейки в матрице *перекрытия ниш между особями* (S_p) будут заполнены не только привычными *межвидовыми значениями перекрытия* (S), но и *внутривидовыми* (S_i), которые могут быть измерены любым индексом сходства, например индексом Чекановского (Песенко, 1982; Chao et al., 2005; Gotelli, Entsminger, 2001). Суммирование всех значений S_p в расширенной матрице перекрытия ниш сообщества из N особей определяет искомое значение, которое можно определить как

интенсивность перекрытия ниш (FS):

$$FS_1 = \sum S_p / 0.5N(N-1) \quad (1)$$

Если внутривидовыми различиями в использовании ресурсов можно, как обычно, пренебречь, числитель в уравнении (1) включает внутри- и межвидовые составляющие:

$$FS_2 = (0.5 \sum n(n-1) + \sum kS) / 0.5N(N-1) \quad (2)$$

где n — число особей в группах с $S_i = 1$ (одновидовые пары; n может варьировать от 0 до N); k — число пар в группах с $S < 1$ (межвидовые пары; k равно произведению числа

особей с одним и числа особей с другим ресурсным спектром; k может варьировать от 0 до $0.5N(N-1)$; S – частное Sp всех k пар в каждой межвидовой группе пар; N число особей в сообществе или выборке.

И, наконец, если пары поровну распределены по группам с одинаковым Sp , когда выравненность сообщества максимальна, средний индекс ресурсного сходства (Sm) между видами может быть использован вместо всех значений $S < 1$. Тогда уравнение (2) может иметь следующий вид:

$$FS_3 = (Smn(x-1)+n-1)/nx-1 \quad (3)$$

где n — число особей каждого вида; x — число видов; Sm — среднее перекрытие ниш.

Разность значений, полученных с использованием уравнений (2) и (3) по одним данным, будет отражать вклад выравненности сосуществующих видов по обилию. Для расчетов пригодны любые показатели обилия, адекватно характеризующие количественное соотношение видов.

Представленные уравнения тестированы на материале двух локальных сообществ крупных травоядных млекопитающих Сихотэ-Алинского заповедника (Шереметьев и др., (2014 в) и на модели сообщества американских горихвосток *Setophaga* (MacArthur, 1958), ставшего уже классическим учебным материалом по оценке перекрытия ниш (Gotelli, Entsminger, 2001). Приведено подробное объяснение механизма, который может обеспечивать снижение интенсивности перекрытия ниш вместе с ростом разнообразия видов, использующих ресурсы сообщества и сходным образом, в особенности числа редких видов. Это делает вогнутую кривую оптимальной формой распределения видов по обилию при существенном перекрытии ниш, как у крупных травоядных млекопитающих и, вероятно, во многих других сообществах экологически сходных видов. Показано, что в динамике соотношения видов по обилию существует промежуточный минимум интенсивности перекрытия ниш, который может выполнять уравновешивающую функцию нижней точки траектории маятника в колебаниях числа особей, например, сезонных или многолетних.

ВЫВОДЫ

1. Для всех типов местообитаний крупных травоядных млекопитающих Северной Азии характерен дефицит трофических ресурсов, усиливаемый опережением потребления элективных кормов по сравнению с дискриминируемыми. Чем больше суммарное потребление сосуществующими видами, тем сильнее зависимость их соотношения по плотности популяций от соотношения по количеству имеющегося корма.

2. Комплекс морфофизиологических, поведенческих и экологических характеристик определяет строгую ландшафтную приуроченность только у четырех крупных травоядных млекопитающих: кабарга – лесные ландшафты; сайга, монгольский дзерен и овцебык – открытые. Остальные 16 изученных видов могут входить в состав сообществ обоих типов ландшафтов и смена открытых ландшафтов лесными в ходе глобальных климатических изменений между окончанием последнего ледникового максимума плейстоцена и оптимумом голоцена не могла приводить к существенному изменению их ареалов и размера популяций.

3. По трофическому спектру вымершие ленская лошадь, мамонт и первобытный бизон ближе всего к современным крупным травоядным млекопитающим горных

изолятов и арктических островов, ассоциированным как с тундровыми, так и с лесными ландшафтами, а степные травоядные составляют независимую группу.

4. Локальные сообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии составляют метасообщество, виды которого взаимосвязаны перекрыванием трофических ниш. Перекрывание трофических ниш позитивно коррелирует с перекрыванием ареалов и спектров типов местообитаний, показывая, что основной принцип формирования локальных плотности заключается не в дифференциации, а сходстве использования трофических ресурсов.

5. В организации ассоциированных с лесными ландшафтами сообществ крупных травоядных млекопитающих определяющую роль играет трофическая конкуренция. Конкуренентные преимущества основываются на 1,1–9,2 кратных различиях по числу трофических ресурсов, а перекрывание ниш составляет от 39 до 86%. В число сильнейших конкурентов входят пятнистый олень и горал, которые характеризуются наибольшими величинами плотности популяций, слабейшие – везде относительно малочисленные кабарга и снежный баран.

6. Сокращение лесных ландшафтов под влиянием вырубок и пожаров сопровождается увеличением видового разнообразия, биомассы и продуктивности кормовых растений крупных травоядных млекопитающих, при котором изменяется их соотношение по количеству имеющихся ресурсов и плотности популяций в пользу сильнейших трофических конкурентов.

7. В организации ассоциированных со степными ландшафтами сообществ крупных травоядных млекопитающих определяющую роль играет трофическая конкуренция. Перекрывание трофических ниш составляет от 65 до 89%. Сильнейшим трофическим конкурентом является монгольский дзерен, использующий в 1,2–2,9 раза больше трофических ресурсов, чем остальные виды, включая одомашненных, и единственный среди диких травоядных Монголии сохранивший жизнеспособную популяцию, слабейшим – сайга. В регуляции количественного соотношения одомашненных видов травоядных человек является частью механизма проявления трофической конкуренции.

8. В организации ассоциированных с арктическими ландшафтами сообществ крупных травоядных млекопитающих определяющую роль играет трофическая конкуренция. Рост популяции овцебыка в местах его реинтродукции сопровождается уменьшением популяции северного оленя, использующего в 1,3–2,2 раза меньше кормовых растений, а перекрывание ниш составляет от 74 до 93%.

9. Лемминги и гусеобразные являются слабейшими трофическими конкурентами современных арктических крупных травоядных млекопитающих при существенном перекрывании ниш. В арктических экосистемах рост популяций леммингов и гусеобразных является каскадным эффектом вымирания крупных травоядных млекопитающих, который в обратной последовательности продемонстрирован вселением северного оленя и овцебыка на о-в Врангеля в 20 в. С увеличением конкурентного ранга вселенцев степень реорганизации сообществ арктических травоядных возрастает.

10. В сообществах крупных травоядных млекопитающих с доминированием трофических генералистов крайне невыравненное количественное соотношение видов является частью механизма поддержания видового разнообразия, который в сообществах с доминированием специалистов основан на дифференциации ниш. Количественная

невыравненность обеспечивает снижение суммарного эффекта перекрывания ниш, которое выполняет уравнивающую функцию в колебаниях численности.

11. Преимущественное влияние климатических и ландшафтных изменений в позднем плейстоцене и голоцене на ареалы и размер популяций крупных травоядных млекопитающих в Северной Азии около 7000 лет назад закончилось, а преимущественное влияние активности человека – началось. Существенное влияние человека обусловлено его утратой зависимости от плотности популяций крупных травоядных млекопитающих как основных жертв.

12. Ландшафтные изменения в позднем плейстоцене и голоцене в Северной Азии, последовавшие за климатическими, инициировали трансформацию метасообщества крупных травоядных млекопитающих, динамика популяций которых в процессе этой трансформации была и остается обусловленной трофической конкуренцией, а влияние человека только ускоряет популяционные изменения. Исключениями являются сокращение популяции монгольского дзерена, непосредственно обусловленное ландшафтными изменениями, а затем истреблением, и вымирание овцебыка в Евразии, вызванное истреблением.

13. Реорганизация метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии в позднем плейстоцене и голоцене соответствует короткой кризисной фазе цикла сообществ, которой предшествовала фаза длительной коадаптивной специализации в использовании трофических ресурсов и увеличения дифференциации ниш. Гильдевая структура метасообщества в настоящее время остается кризисной: трофическая конкуренция обострена, генералисты сохраняют в ней преимущества, а их доминирование продолжается или увеличивается. Начало новой фазы специализации требует длительной стабильности внешних условий.

Список публикаций по теме диссертации

Монография и главы в монографиях:

1. Шереметьев, И.С. Териофауна островов залива Петра Великого / **И.С. Шереметьев**, И.Н. Шереметьева // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Исследования. Т. 1. – Владивосток: Дальнаука, 2004. – 610–616.
2. Шереметьев, И.С. Экология питания парнокопытных юга Дальнего Востока / **И.С. Шереметьев**, С.В. Прокопенко. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 167 с.
3. Sheremet'ev, I.S. The significance of anthropogenic impact on forage plant species richness in structure of ruminant guilds: food benefits of pastures with two forest types / **I.S. Sheremet'ev**, E.A. Pimenova, I.N. Sheremet'eva, et al. // *Wildlife: Destruction, Conservation and Biodiversity*. – New York: Nova Science Publishers, Inc., 2009. – P. 333–343.
4. Шереметьев, И.С. Видовое разнообразие растений в диетах копытных: детерминированные стратегии в трофической экологии / **И.С. Шереметьев**, Е.А. Пименова, В.П. Верхолат // Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов: сборник научных трудов / Сихотэ-Алинский гос. природный биосферный заповедник им. К.Г. Абрамова. – Владивосток: Дальнаука, 2012. – С. 247–257.

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах:

1. Шереметьев, И.С. Формирование наземной териофауны островов залива Петра Великого (Японское море) / **И.С. Шереметьев** // Вестник ДВО РАН. – 2001. – №. 4. – С. 8–23.

2. Нестеренко, В.А. Динамика структуры таксоценов землероек на юге Дальнего Востока в позднечетвертичное время / В.А. Нестеренко, **И.С. Шереметьев**, Э.В. Алексеева // Палеонтологический журнал. – 2002. – № 5. – С. 90–96.
3. Шереметьев, И.С. Устойчивость изолированных популяций наземных млекопитающих островов залива Петра Великого (Японское море) / **И.С. Шереметьев** // Экология. – 2004. – № 3. С. 200–204.
4. Шереметьев, И.С. Изменчивость краниометрических параметров уссурийского пятнистого оленя, *Cervus nippon hortolorum* (ARTIODACTYLA, CERVIDAE), Приморья / **И.С. Шереметьев**, Г.П. Салькина, А.С. Богачев // Зоологический журнал. – 2004. – № 12. – С. 1499–1507.
5. Шереметьев, И.С. Общий анализ лесной растительности южной части Дальнего Востока в аспекте питания диких жвачных (Artiodactyla, Ruminantia) / **И.С. Шереметьев**, С.В. Прокопенко // Экология. – 2006. – № 4. – С. 243–251.
6. Sheremetyeva, I.N. Skull variation in the Siberian roe deer *Capreolus pygargus* from the Far East: A revision of the distribution of the subspecies / I.N. Sheremetyeva, **I.S. Sheremetyev** // European Journal of Wildlife Research. – 2008. – Vol. 54. – P. 557–569.
7. Шереметьева, И.Н. Экоотипы, географические выборки и подвиды сибирской косули, *Capreolus pygargus* Pall., 1771 (Artiodactyla, Cervidae), на дальневосточной части ареала / И.Н. Шереметьева, **И.С. Шереметьев** // Зоол. журн. – 2009. – Том 88. № 4. – С. 488–497.
8. Шереметьев, И.С. Влияние количественных параметров кормовой растительности на структуру гильдий жвачных / **И.С. Шереметьев** // Экология. – 2009в. – № 5. – С. 356–362.
9. Шереметьева, И.Н. Полиморфизм короткого фрагмента контрольного региона (D-петли) митохондриального генома сибирской косули *Capreolus pygargus* Pallas, 1771 (Artiodactyla, Cervidae) Дальнего Востока России / И.Н. Шереметьева, **И.С. Шереметьев**, И.В. Картавцева, и др. // Генетика. – 2010. – Том 46. № 5. – С. 595–602.
10. Sheremetev, I.S. Irreversible microevolutionary morphological changes in sika deer *Cervus nippon* populations in response to vegetation degradation and food shortage / **I.S. Sheremetev**, I.N. Sheremetyeva // Acta Theriologica. – 2010. – Vol. 51, no. 1. – P. 9–26.
11. Шереметьев, И.С. Структура сообществ копытных / **И.С. Шереметьев**, Ю.Н. Журавлев, Н.С. Корьтин, В.Н. Большаков // Экология. – 2011. – № 6. – С. 436–440.
12. Розенфельд, С.Б. Питание и трофические связи белошейной казарки (*Branta leucopsis*): характер использования тундровых и приморских местообитаний острова Колгуев / С.Б. Розенфельд, **И.С. Шереметьев** // Зоологический журнал. – 2013. – Том 92, № 12. – С. 1450–1462.
13. Шереметьев, И.С. Тенденции изменения ареалов копытных на юге Дальнего Востока (плейстоцен–современность) / **И.С. Шереметьев**, В.Е. Панасенко // Вестник ДВО РАН. – 2013. – № 2. – С 41–46.
14. Шереметьев, И.С. Распределение трофических ресурсов среди крупных травоядных восточной Монголии в летний период / **И.С. Шереметьев**, С.Б. Розенфельд, И.А. Дмитриев, Л. Жаргалсайхан, С. Энх-Амгалан // Сибирский экологический журнал. – 2014а. – Т. 7, № 5. – С. 579–586.
15. Шереметьев, И.С. Вымирание крупных травоядных млекопитающих: нишевые параметры сосуществования в изоляции овцебыка *Ovibos moschatus* и северного оленя *Rangifer tarandus* / **И.С. Шереметьев**, С.Б. Розенфельд, Т.П. Сипко, А.Р. Груздев // Журнал общей биологии. – 2014б. – Т. 75, № 1. – С. 62–73.
16. Шереметьев, И.С. Роль эксклюзивно используемых ресурсов в поддержании разнообразия сообществ копытных / **И.С. Шереметьев**, Е.А. Пименова, О.Ю. Заумysłова, И.Н. Шереметьева // Экология. – 2014в. – № 2. – С. 157–160.
17. Matosiuk, M. Evolutionary neutrality of mtDNA introgression: evidence from complete mitogenome analysis in roe deer / M. Matosiuk, I.N. Sheremetyeva, **I.S. Sheremetyev**, et al. // Journal of Evolutionary Biology. – 2014. – Vol. 27, no. 11. – P. 2483–2494.
18. Розенфельд С.Б. Арктические гуси (Anser) и казарки (Branta) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов / С.Б. Розенфельд, **И.С. Шереметьев** // Журнал общей биологии. – 2016. – Том 77, № 1. – С. 16–37.

19. Шереметьев, И.С. Сходство кормовых спектров, типов местообитаний и ареалов у парнокопытных Дальнего Востока / **И.С. Шереметьев**, И.Н. Шереметьева, Б.З. Борисов, В.Е. Омелько // Экология. – 2016. – №. 3. – С. 205–212.
20. Розенфельд, С.Б. Малый белый гусь на острове Врангеля: трофические связи со жвачными и выбор репродуктивных местообитаний / С.Б. Розенфельд, **И.С. Шереметьев**, В.В. Баранюк // Зоол. журн. – 2017а. – Том. 96. № 5. – С. 511–521.
21. Шереметьев, И.С. Трофическая избирательность крупных травоядных Восточной Монголии / **И.С. Шереметьев**, Е.А. Петруненко, Д.В. Кислов, С.Б. Розенфельд, И.А. Дмитриев, Жаргалсайхан Л., С. Энх-Амгалан // Сибирский экологический журнал. – 2017а. – №. 1. – С. 21–32.
22. Шереметьев, И.С. Перекрывание трофических спектров жвачных, гусей и леммингов на о-ве Врангеля в летний период / **И.С. Шереметьев**, С.Б. Розенфельд, А.Р. Груздев // Экология. – 2017б. – № 6. – С. 440–446.

Конференции и совещания:

1. Шереметьев, И.С. Предварительный количественный анализ растительности лесов Приморского края в аспекте питания диких жвачных (Artiodactyla, Ruminantia) / И.С. Шереметьев, С.В. Прокопенко // Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН. – Новосибирск: ООО «Талер-Пресс», 2004. – С. 346–347.
2. Шереметьева, И.Н. Морфологическая и молекулярно-генетическая изменчивость сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall., 1771) на дальневосточной части ареала / И.Н. Шереметьева, **И.С. Шереметьев** // Териофауна России и сопредельных территорий (тезисы докладов). – Москва: КМК, 2007. – С. 556.
3. Sheremetyev, I.S. Interspecific competition in plant dependent dynamics of ruminant population density / I.S. Sheremetyev // Fundamental and Applied Issues of Ecology and Evolutionary Biology: proceedings of the International conference. – Ulaanbaatar: Bazartseren Boldgiv, 2010. – P. 135–138.
4. Шереметьев, И.С. Динамика видового разнообразия кормовых растений жвачных животных юга Дальнего Востока в ходе антропогенной трансформации: сравнение местообитаний с двумя типами леса / **И.С. Шереметьев** // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах (Zoocenosis - 2009): V Международная научная конференция. – Днепропетровск: Лира, 2009а. – С. 370–371.
5. Шереметьев, И.С. Кормовой детерминизм изменения структуры сообществ жвачных в процессе антропогенной трансформации лесной растительности / **И.С. Шереметьев** // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах (Zoocenosis - 2009): V Международная научная конференция. – Днепропетровск: Лира, 2009б. – С. 372–374.
6. Sheremetyev, I.S. The palaeo-invasive ungulates in the Russian Far East and their influence on endemic species and communities / **I.S. Sheremetyev** // Invasion of alien species in Holarctic. The IV International Symposium. – Yaroslavl: Fylygran, – 2013. – P. 159.
7. Розенфельд, С.Б. Динамика структуры сообщества арктических травоядных: жвачные, гуси, лемминги / С.Б. Розенфельд, **И.С. Шереметьев**, А.Р. Груздев // Современные проблемы биологической эволюции. – Москва: ГДМ, – 2017б. – P. 431–434.

Электронные ресурсы:

1. Шереметьев, И.С. Определитель вместимости среды обитания копытных животных Дальнего Востока [Электронный ресурс] / **И.С. Шереметьев**, А.А. Воронков, Е.В. Жабько. – 2013. Режим доступа: www.biosoil.ru/therio.

ШЕРЕМЕТЬЕВ Илья Сергеевич

**ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ КРУПНЫХ ТРАВЯДНЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРНОЙ АЗИИ**

Автореферат диссертации

Подписано в печать 02.04.2018 г. Формат 64x84/16. 2 уч.-изд. л.

Тираж 100 экз.

г. Владивосток