

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР БИОРАЗНООБРАЗИЯ
НАЗЕМНОЙ БИОТЫ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ»
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ШЕРЕМЕТЬЕВ Илья Сергеевич

**ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ КРУПНЫХ ТРАВЯДНЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРНОЙ АЗИИ**

03.02.08 - экология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Владивосток

2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

	стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	12
ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ КРУПНЫХ ТРАВояДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СЕВЕРНОЙ АЗИИ И ИХ ИЗМЕНЕНИЕ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ...	30
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА КОРМОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ.....	42
ГЛАВА 4. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СООБЩЕСТВ ТРАВояДНЫХ.....	73
4.1. Крупные травоядные млекопитающие.....	73
4.2. Морфофизиологические особенности травоядных, связанные с использованием трофических ресурсов.....	107
ГЛАВА 5. ЛАНДШАФТНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ТИПЫ СООБЩЕСТВ...	117
5.1. Динамика ареалов крупных травоядных млекопитающих.....	117
5.2. Распределение крупных травоядных млекопитающих по типам сообществ.....	129
ГЛАВА 6. ПЕРЕКРЫВАНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ.....	135
6.1. Трофические ресурсы и классификация крупных травоядных млекопитающих по трофическому спектру.....	136
6.2. Степень перекрывания ниш и конкурентные ранги крупных травоядных млекопитающих.....	143
6.3. Взаимодействия с гусеобразными и леммингами.....	148
ГЛАВА 7. ДИНАМИКА МЕТАСООБЩЕСТВА КРУПНЫХ ТРАВояДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРНОЙ АЗИИ.....	155
7.1. Трофическая конкуренция в организации сообществ крупных травоядных млекопитающих	156
7.2. Метасообщество крупных травоядных млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене	160

7.3. Гусеобразные и лемминги в арктических экосистемах с крупными травоядными млекопитающими и без них	167
ГЛАВА 8. РОЛЬ ПЕРЕКРЫВАНИЯ НИШ В ПОДДЕРЖАНИИ РАЗНООБРАЗИЯ.....	173
ВЫВОДЫ.....	191
ЛИТЕРАТУРА.....	194

ВВЕДЕНИЕ

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 выяснить 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 доказательств 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 филогенеза, 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; Полищук, 2016). 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, 2014a,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 сохранились 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; Hoppercraft 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» (Борок, 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: ботаникам С.В. Прокопенко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), Е.А. Пименова и В.П. Верхолат (БСИ ДВО РАН), Л.А. Федина (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), С.С. Холод (БИН РАН), В.Д. Казьмин (заповедник «Ростовский») и С.В. Осипов (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. Заумыслова (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. Тиунову, 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.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

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

Абсолютное большинство районов происхождения изученного материала по трофическим спектрам (Рисунок 1) географически относится к азиатской части Российской Федерации, ограниченной с запада Уральскими горами, рекой Урал, с

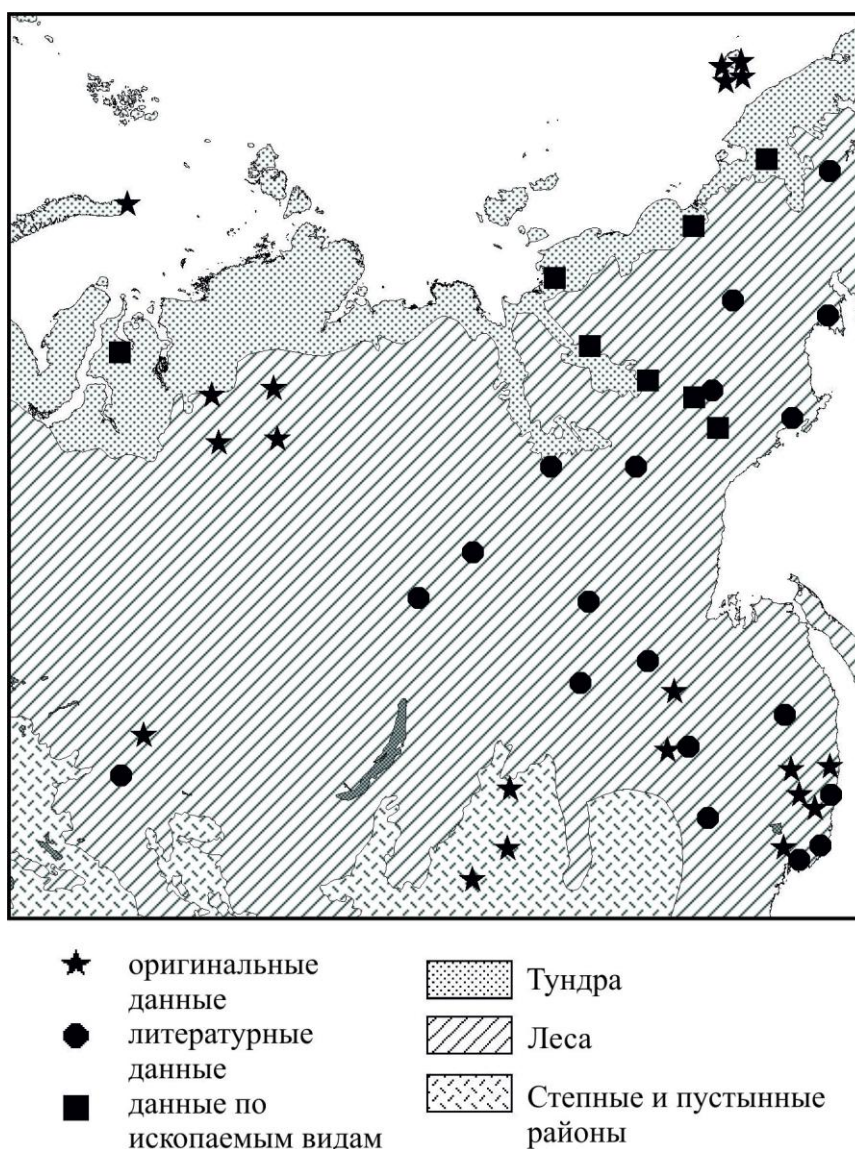


Рисунок 1 – Карта основных источников материала по трофическим спектрам травоядных и основных типов современных ландшафтов Северной Азии

юга государственной границей РФ, а с севера и востока арктическим и тихоокеанским побережьем. Кроме того, использован материал из восточных

районов Европы (Калмыкия, Ростовская и Астраханская область на юге; архипелаг Новая Земля и о-в Колгуев на севере), Казахстана и Восточной Монголии, существенно дополняющий сеть данных по трофическим спектрам. Многие изученные травоядные распространены в настоящее время и/или были распространены в позднем плейстоцене и голоцене далеко за пределами этих территорий. Поэтому представленные результаты исследований относятся не только к Северной Азии, но к арктической и умеренной зонам Голарктики в целом.

В центре внимания процесс трансформации сообществ крупных травоядных млекопитающих, основные моменты которого хронологически связаны с завершающим периодом формирования их современных условий обитания в позднем плейстоцене и голоцене (Маркова, Пузаченко, 2008). Начало этого периода соответствует окончанию последнего ледникового максимума плейстоцена (LGM), датируемому 17000 лет назад (Мол, 2008), конец – настоящему времени. Голоцен в соответствии с Международной хроностратиграфической шкалой включает современность, но не включен в плейстоцен (Cohen et al., 2013).

Характеристика изменений условий обитания крупных травоядных млекопитающих, связанных с динамикой климата, растительности и активности человека в Северной Азии, и их хронологическая привязка выполнены на основе данных работ К.А. Соболевской (1946), Ф.Н. Милькова и Н.А. Гвоздецкого (1975), Н.А. Хотинского (1977), А.Л. Тахтаджяна (1978), А.С. Мони́на и Ю.А. Шишкова (1979), Л.В. Голубевой и Л.П. Карауловой (1983), 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. Cavalli-Sforza и M.W. Feldman (2003), В.Л. Кошкарновой 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

Основными объектами исследования являются 20 видов крупных травоядных млекопитающих, обитающих в Северной Азии и/или обитавших здесь

в последние 17000 лет, относящихся к 17 родам, 7 семействам и 3 отрядам (Гептнер и др., 1961; Барышников и др., 1981; Wilson, Reeder, 1993; Павлинов и др., 2002; Данилкин, 2005):

1. Отряд Парнокопытные – Artiodactyla Owen, 1848
 1. Семейство Свиные – Suidae Gray, 1821
 1. Род Свиньи – *Sus* Linnaeus, 1758
 1. Кабан - *Sus scrofa* Linnaeus, 1758
 2. Семейство Верблюдовые - Camelidae Linnaeus, 1758
 1. Род Верблюды – *Camelus* Linnaeus, 1758
 1. Бактриан – *Camelus bactrianus* Linnaeus, 1758
 3. Семейство Кабарговые - Moschidae Gray, 1821
 1. Род Кабарги – *Moschus* Linnaeus, 1758
 1. Кабарга - *Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758
 4. Семейство Оленьи – Cervidae Goldfuss, 1820
 1. Род Косули – *Capreolus* Gray, 1821
 1. Сибирская косуля – *Capreolus pygargus* (Pallas, 1771)
 2. Род Лоси – *Alces* Gray, 1821
 1. Лось – *Alces alces* (Linnaeus, 1758)
 3. Род Северные олени – *Rangifer* Smith, 1827
 1. Северный олень – *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758)
 4. Род Настоящие олени – *Cervus* Linnaeus, 1758
 1. Пятнистый олень – *Cervus nippon* Temminck, 1838
 2. Благородный олень – *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758
 5. Семейство Полорогие – Bovidae Gray, 1921
 1. Род Овцебыки – *Ovibos* Blainville, 1816
 1. Овцебык – *Ovibos moschatus* (Zimmermann, 1780)
 2. Род Горалы – *Nemorhaedus* Smith, 1827
 1. Амурский горал – *Nemorhaedus caudatus* (Milne-Edwards, 1867)
 3. Род Бараны – *Ovis* Linnaeus, 1758
 1. Снежный баран – *Ovis nivicola* Eschscholtz, 1829
 2. Домашняя овца – *Ovis aries* Linnaeus, 1758

4. Род Козлы – *Capra* Linnaeus, 1758
 1. Домашняя коза – *Capra hircus* Linnaeus, 1758
5. Род Дзерены – *Procapra* Hodgson, 1846
 1. Монгольский дзерен – *Procapra gutturosa* (Pallas, 1777)
6. Род Сайги – *Saiga* Gray, 1843
 1. Сайга – *Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766)
7. Род Быки – *Bos* Linnaeus, 1758
 1. Домашняя корова, тур – *Bos taurus* Linnaeus, 1758
8. Род Бизоны – *Bison* Smith, 1827
 1. Первобытный бизон – *Bison priscus* Vojanus, 1827
2. Отряд Непарнокопытные – *Perissodactyla* Owen, 1848
 1. Семейство Лошадиные – *Equidae* Gray, 1821
 1. Род Лошади – *Equus* Linnaeus, 1758
 1. Домашняя лошадь, тарпан – *Equus caballus* Linnaeus, 1758
 2. Ленская лошадь – *Equus lenensis* Russanov, 1968
3. Отряд Хоботные – *Proboscidea* Illiger, 1811
 1. Семейство Слоновые – *Elephantidae* Gray, 1821
 1. Род Мамонты – *Mammuthus* Burnell, 1830
 1. Мамонт – *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799)

Помимо этих видов на исследованной территории обитали шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) и яки *Bos grunniens* Linnaeus, 1766 и *B. baikalensis* N. Verestchagin, 1954 (Барышников и др., 1981; Wilson, Reeder, 1993; Тихонов, 2005), малочисленность находок и отсутствие данных по использованию трофических ресурсов которыми не позволяют включить их в анализ в качестве полноценных объектов сравнения.

Современные систематические рамки нескольких объектов исследования отвечают цели работы на уровне не видов, а родов, объединяющих виды без существенных с точки зрения экологии морфофизиологических различий в использовании трофических ресурсов. Эти обобщенные на родовом уровне категории сравниваемых объектов соответствуют и классическим жизненным формам или экологическим группам, объединяющим виды по нескольким

характеристикам (Бигон и др., 1989; Рассашко и др., 2010) и внутривидовым экотипам, имеющим множество слабых различий, как у косуль (Sheremetyeva, Sheremetyev, 2008; Шереметьева, Шереметьев, 2007, 2009; Шереметьева и др., 2010; Matosiuk et al., 2014). Это объединение в большинстве случаев опирается на доминирующую в экологии сообществ и палеоэкологии политипическую концепцию вида (Майр, 1974; Воронцов, 1999). В представленной работе не рассматриваются различия между признаваемыми многими специалистами современными видами кабарги, косули и лося. Аналогичным образом объединены в анализе закономерностей организации сообществ крупных травоядных млекопитающих ископаемые и современные овцебыки, лошади, бизоны, а так же одомашненная и дикая форма у коровы, лошади, бактриана, овцы и козы. Позднейший мамонт о-ва Врангеля объединен с *M. primigenius*. В нескольких случаях оценки таксономического веса различий между ними остаются до настоящего времени спорными, несмотря на большой объем данных (Данилкин, 1999; Боескоров, 2001а,б; Приходько, 2003; Тихонов, 2005; Шереметьева и др., 2010). В других, в особенности в оценке различий между современной и вымершей формами, существенно мешает недостаток ископаемого материала и, что не менее важно, недееспособность абсолютного большинства современных критериев вида в палеонтологии (Воронцов, 1999), а иногда – и запутанная методология выделения видов. Характерным примером последнего является первобытный бизон, доживший до раннего голоцена в Евразии и считающийся предковой формой свободно скрещивающихся современных зубра *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758) Европы и бизона *B. bison* (Linnaeus, 1758) Америки, появление которых считается более поздним (Барышников и др., 1981; Данилкин, 2005). Уже одно это объединяет все три упомянутые формы в одну, а кроме того J. Soubrier с соавторами (2016) на генетических данных обосновывают версию о гибридном происхождении зубра от первобытного бизона и тура. Сходным образом все современные разновидности лошадей и доживший до 19 в. тарпан таксономически соответствуют *E. caballus* (Wilson, Reeder, 1993), а признание ленской лошади предковой формой якутских лошадей (Тихонов, 2005) вместе с ее совсем недавним вымиранием (Барышников и др., 1981) – весомый аргумент в пользу объединения *E. lenensis* со всеми известными в Северной Азии формами *E. caballus* в изучении

организации сообществ крупных травоядных млекопитающих. Однако изначально искусственным является объединение данных по питанию домашней овцы и козы в анализе трофических спектров в виде категории *коза/овца*. Таксономические различия между ними, достигающие уровня рода, несомненны (Павлинов и др., 2002), но в промышленных масштабах этих травоядных человек содержит в крупных смешанных стадах, где проявление различий между ними в использовании трофических ресурсов становится невозможным (Yoshihara et al., 2008; Шереметьев и др., 2014 а, 2017 а). Список крупных травоядных млекопитающих, являющихся основными объектами исследования представлен в таблице 1.

Дополнительными объектами исследования являются арктические лемминги и гусеобразные, взаимодействия которых с крупными травоядными млекопитающими в использовании трофических ресурсов изучены на обширном материале реконструированного в 20 в. и почти экспериментального сообщества травоядных о-ва Врангеля. Здесь гусеобразные представлены малым белым гусем *Anser caerulescens caerulescens* (Linnaeus, 1758) и тихоокеанской черной казаркой *Branta bernicla nigricans* (Lawrence, 1846), на конкретизации подвидовой принадлежности которых настаивает С.Б. Розенфельд, предполагая их возможный видовой уровень (Розенфельд, Шереметьев, 2016). Лемминги – гренландский *Dicrostonyx groenlandicus* (Traill, 1823) (Северная Америка, Гренландия) и сибирский *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) (Евразия) (Wilson, Reeder, 1993; Стишов, 2004).

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 происхождения материала, лежащего в основе аналитической части работы: опубликованные данные, материал, предоставленный в ходе совместных исследований, и оригинальный материал.

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) в ходе совместных исследований

Оригинальная часть первичного 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 совместно с ботаниками С.В. Прокопенко, Е.А. Пименовой, В.П. Верхолат и Л.А. Фединой. В ходе совместных исследований предоставлены: первичные материалы 57 ботанических описаний степной растительности (Туменцогт, Восточная Монголия), выполненных сотрудниками Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции (ИПЭЭ РАН) и проанализированные совместно с Е.А. Петруненко и Д.В. Кисловым (БСИ ДВО РАН) (Шереметьев и др., 2017а); первичные материалы 67 ботанических описаний арктической растительности на о-ве 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 крупных травоядных млекопитающих основная часть первичного материала предоставлена в ходе совместных исследований сотрудниками Института Северцова (ИПЭЭ РАН). Этот материал включает 454 индивидуальных кормовых проб (Таблица 1). Аналогичный материал по питанию малого белого гуся, тихоокеанской черной казарки и леммингов о-ва Врангеля включает 103, 13 и 4 индивидуальных кормовых пробы соответственно. Этот материал получен в ходе экспедиционных исследований С.Б. Розенфельд (ИПЭЭ РАН) В.В. Баранюка (ВНИИ Экология) и В.Д. Казьмина (Ростовский заповедник). Обширный 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 индивидуальным кормовым пробам соответственно. Изучены опубликованные данные по питанию якутской лошади

(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. Рященко (1948), К.Г. Абрамова (1963), Н.П. и В.Е. Присяжнюк (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 (Шереметьев, Прокопенко, 2004, 2006; Sheremetyeva Sheremetyev, 2008; Sheremetyev, 2008; Шереметьева, Шереметьев, 2009; Шереметьев, 2009а,б,в; Sheremetyev, Sheremetyeva, 2010; Шереметьев и др., 2011, 2012, 2014 а,б,в, 2016, 2017 а,б; Розенфельд, Шереметьев, 2016; Розенфельд и др., 2017 а,б). В конечном счете 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 ландшафтным типам сообществ и динамики ареалов

В комплексном анализе морфофизиологических, поведенческих и экологических характеристик крупных травоядных млекопитающих, определяющих выбор типов местообитаний, 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, 1971), В.Г. Гептнера с соавт. (1961), Г.Ф. Бромлея и С.П. Кучеренко (Бромлей, 1963, 1964; Бромлей, Кучеренко, 1983), 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), S. Sisson с соавт. (1975), Т. Haltenorth и Н. 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), 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.Е. Aubin 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; Abaturgov, Subbotin, 2011), Г.Д. Якушкина (1998), А.А. Данилкина (1999, 2002, 2005), А.Л. Антонова с соавт. (Антонов и др., 1998; Антонов, 1999), Л.И. Маковкина (1999), S.K. Eltringham (1999), L.A. Shipley (1999), И.В. Волошиной и А.И. Мысленкова (2000), Г.Г. Боескорова с соавт. (Боескоров, Пузаченко, 2001; Боескоров, 2012; Боескоров и др., 2016), 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), G.D. Inglis с соавт. (2005), И.А. Вислобоковой (2006), Ю.М. Дунишенко и А.А. Даренского (2006), Z. Mengli с соавт. (2006), В.Е. Кирилюка (2007), Н.О. Sanon с соавт. (2007), J.W. Duckworth с соавт. (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), J.T. du Toit и H. Olf (du Toit, 2011; du Toit, Olf, 2014), G.A. Feldhamer с соавт. (2015), А.М. Olsen (2015), сайта «The Form Gestures of Animals» (2014), сайта «Следы животных» (2016) и ГОСТ 5408-77 (1980).

В анализе динамики ареалов крупных травоядных млекопитающих Северной Азии в позднем плейстоцене и голоцене использованы данные работ В.Г. Гептнера с соавт. (1961), Н.М. Ермоловой (1963, 1978), Е.Н. Матюшкина (1972), Н.Д. Оводова (1977), Н.К. Верещагина и Г.Ф. Барышникова с соавт. (Верещагин, 1977, 2002; Верещагин, Барышников, 1980; Барышников и др., 1981; Vereshchagin,

Baryshnikov, 1992), Э.В. Алексеевой (1980, 1991, 1995), Г.Ф. Бромлея и С.П. Кучеренко (1983), S.J. Park (1988), S.L. Vartanyan с соавт. (1993), V.E. Sokolov и А.А. Lushchekina (1997), S.S. Hiendleder с соавт. (1998), А.А. Данилкина (1999, 2002, 2005, 2016), С.J. Norton (2000), Y.-S. Quo и H.-Z. Zhenq (2000), Г.Г. Боескорова (2001а,б, 2002, 2005) В.И. Жегалло с соавт. (2001), В.И. Приходько (2003), В.А. Ракова и Д.Л. Бродянского (2004), А.Н. Тихонова (2005), Ю.М. Дунищенко и А.А. Даренского (2006), В.А. Зайцева (2006), С.Г. Бадмаева (2007), J.W. Duckworth с соавт. (2008), R.B. Harris и D. Leslie (2008), С. Gates и К. Aune (2008), D.R. McCullough с соавт. (2009), J. Nagata (2009), E.D. Lorenzen с соавт. (2011), I. Kirillova с соавт (2015), J. Soubrier с соавт. (2016).

Личный вклад автора в работу над этими данными в полностью оригинальном статистическом анализе и интерпретации полученных результатов, вошедших в публикации по представленной теме (Шереметьев, 2001, 2004, 2009; Шереметьев и др., 2004, 2011, 2016; Шереметьев, Шереметьева, 2004; Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006; Sheremetyeva, Sheremetyev, 2008; Шереметьева и др., 2010; Sheremetev, Sheremeteva, 2010; Шереметьев, Панасенко, 2013; Matosiuk et al., 2014).

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 каждый и занятых исключительно рассматриваемым типом растительности. Количественная характеристика растительности каждого участка выполнена в зависимости от ее мозаичности посредством 6-10 укусов травяного яруса на квадратах 1 м² и 2-4 укусов побегов кустарников и деревьев на площади 25 м². Высота срезания побегов деревьев и кустарников – до 2,5 м (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006). Побеги в возрасте старше 3х лет отделялись и не взвешивались. Вес растительности в местообитаниях травядных, ассоциированных с лесными ландшафтами, определен в натуральном состоянии, в местообитаниях открытых ландшафтов – в абсолютно сухом. Коэффициент усушки для сравнения этих данных – 0.37 (Субботин, 2001). Точность использованных весов – 0.1 г. Масса видов растений, зафиксированных на описываемом участке, но не попавших в укусы, приравнена к 0. Масса плодов дуба и корейской сосны

определена как среднегодовой показатель с учетом 2-5 летней урожайности с использованием данных по продуктивности деревьев в зависимости от их диаметра (Добрынин, 2000; Указания по лесному семеноводству..., 2000; Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006). В расчетах использована массовая доля вегетативных частей растений, которая может быть отчуждена без деградации растительности (Сермак, Mrkva, 2003). В соответствии с данными Ю.А. Дармана (1990) и М.Г. Дворникова и Н.П. Дворниковой (1986) она составляет 8.6%, что приблизительно соответствует десятикратной разнице биомассы между трофическими уровнями (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006). В анализе фитоценозов открытых ландшафтов учитывались данные только по вегетативным частям растений. 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 ресурсных наименований (растений) в рационе травоядных с использованием индекса Ивлева (Ивлев, 1955; Шереметьев и др., 2017 а):

$$E = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$$

где r_i – обилие i ресурсного наименования в кормовых пробах, %; p_i – обилие i ресурсного наименования в укосах, %.

Распределение ресурсных наименований по категориям избирательности определено принадлежностью их значения E к одному из трех равных интервалов спектра $[-1; 1]$: ресурсы с $E \in [-1; -0.33]$ – дискриминируемые, $E \in (-0.33; 0.33)$ – нейтральные, $E \in [0.33; 1]$ – элективные. Доминирование в рационе вида травоядного дискриминируемых и/или нейтральных ресурсных наименований обусловлено недостатком запаса кормовых растений, включенных в рацион рассматриваемого вида травоядного в рассматриваемом фитоценозе. Так же использованы данные по избирательности Г.Ф. Бромлея и С.П. Кучеренко (1983), представленные в пятиранговой системе оценок, к которой добавлен нижний

уровень для растений, упоминаемых наблюдателями как поедаемые, но ввиду редкости потребления не отнесеных к какому-либо из пяти рангов избирательности: 5 – часто поедаемые; 4 – обычные; 3 – удовлетворительно поедаемые; 2 – слабо; 1 – плохо; + – установлен только факт поедания (Шереметьев, Прокопенко, 2005; Шереметьев и др., 2013).

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 питания гусей и казарок М. Оуэна (Owen, 1975), который адаптирован ею для изучения питания крупных травоядных млекопитающих (Чернова, Розенфельд, 2010; Розенфельд, 2011). Метод основан на сопоставлении специфических микроструктур фрагментов клеточного эпидермиса растений из проб содержимого пищеварительного тракта с образцами эпидермиса растений в эталонной коллекции. С.Б. Розенфельд составлен атлас фотографий микроструктур эпидермиса растений (Розенфельд, 2011). Пробы в большинстве случаев это экскременты непосредственно от пасущихся в зоне видимости животных, что позволяет не только исключить возможные ошибки в видовой идентификации проб, но и точно датировать их. В некоторых случаях пробы взяты из содержимого прямой кишки или желудка погибших животных. Материал проб после мацерации с добавлением азотной кислоты и промывания изучался под микроскопом. Число просмотренных полей в каждом образце определялось выходом кумулятивной кривой числа обнаруженных видов растений на плато (Рисунок 2). Детально методика приготовления и исследования препаратов описана у С.Б. Розенфельд (2011). 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. Сопутствующие спорово-пыльцевые данные исключены. К данным по трофическим спектрам, полученным посредством наблюдений, относятся материалы по идентификации растений с повреждениями от укусов на участках кормления, получаемые во время троплений (Присяжнюк, Присяжнюк, 1974; Бромлей, Кучеренко, 1983; Дарман, 1990) и материалы по скармливанию уже идентифицированных растений содержащимся в

неволе травоядным (Миролубов, Рященко, 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).

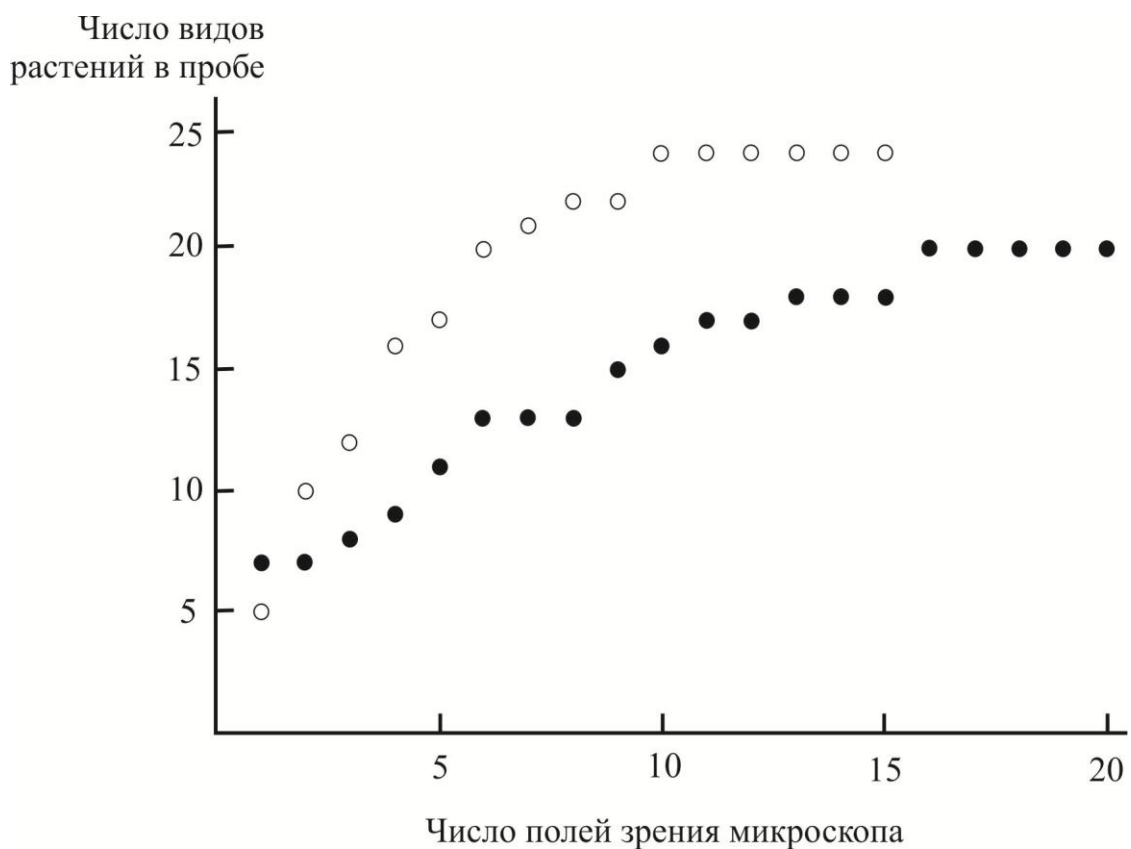


Рисунок 2 – Выход на плато числа видов растений с увеличением числа просмотренных полей зрения микроскопа двух кормовых проб (по С.Б. Розенфельд (2011)).

Методы анализа

Разработка и выполнение аналитической части работы полностью оригинально. Ее центральное место занимает оценка перекрытия трофических ниш с использованием индексов Чекановского (Ch) и Шимкевича-Симпсона (Sh):

$$Ch = 2a/(a+b) + (a+c)$$

$$Sh = a/(a+c), \text{ при } b > c$$

где a – число ресурсов, включенных в трофические спектры обоих сравниваемых потребителей; b – число ресурсов, значащихся только в трофическом спектре одного из сравниваемых видов; c – число ресурсов, значащихся в трофическом спектре только второго вида (Песенко, 1982; Gotelli, Entsminger, 2001).

Преимущества первого состоят в его популярности, обеспечивающей возможность сравнивать данные с данными других авторов, в линейной зависимости от разницы в величине сравниваемых выборок и от величины их абсолютного сходства и, при использовании в UPGMA-классификации – в симметрии; второго, напротив – в асимметрии, позволяющей оценивать не усредненное перекрытие для каждого члена сравниваемой пары, а фактическое включение трофического спектра меньшего размера в больший трофический спектр. Их общим достоинством является интервал принимаемых значений от 0 до 1 и возможность использовать их для оценки перекрытия ниш по данным присутствия/отсутствия ресурсов в трофических спектрах и по данным о соотношении ресурсов по обилию (Песенко, 1982). Помимо количественной оценки перекрытия ниш оба индекса использованы в качестве дистанций в UPGMA-классификации травоядных, характеризующей гильдевую структуру сообществ (Hammer et al., 2001; Шереметьев и др., 2014 а,б, 2017 а,б).

Оценке перекрытия ниш сопутствует анализ конкурентных преимуществ в использовании трофических ресурсов, поставленный на количественную основу. Преимущества ассоциированы с неравенством в распределении ресурсов между сравниваемыми видами. Конечным результатом является ранжирование конкурентов в анализируемых парах или группах, в основе которого представления об экологической пластичности в использовании ресурсов, рассматриваемой как преимущество (Ashton et al., 2010): соперник с более пластичным трофическим спектром при ресурсном дефиците имеет в распоряжении больше ресурсов и большую вероятность выжить, чем с менее пластичным. Основной параметр

пластичности – ширина трофической ниши, измеряемая числом ресурсных наименований; дополнительный (при мало различающихся по ширине нишах) – гибкость ниши, характеризующая способность переключаться с одних ресурсов на другие (Greenberg, 1990). Гибкость измеряется коэффициентом вариации (Воробейчик, 1993) и коэффициентом насыщения проб, показывающим насколько число ресурсных наименований, найденных в индивидуальной кормовой пробе, велико относительно их числа в трофическом спектре всей рассматриваемой совокупности особей (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 оцениваемых видов 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 распределения крупных травоядных млекопитающих по типам сообществ, поставленный на количественную основу в решении двух задач: 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 принят подход, использованный Г.Г. Боескоровым с соавт. (Боескоров, 2012; Боескоров и др., 2016) в анализе ландшафтной приуроченности мамонта и шерстистого носорога, расширенный количеством использованных характеристик и выполненный количественными методами. Для этого на основании ландшафтных характеристик, представленных в Главе 2, суммирован и отобран единый комплекс количественных и категориальных характеристик травоядных, которые могут определять степень их ассоциации с открытыми или лесными ландшафтами вне зависимости от истребления и одомашнивания. Также рассмотрены аналогичные характеристики

леммингов и гусеобразных. Затем выполнена UPGMA-классификация тех видов крупных травоядных млекопитающих, ландшафтное распределение которых можно характеризовать достоверно. В качестве таковых рассмотрены только современные и неодомашенные виды с особым вниманием к тем, которые ассоциированы только с одним типом ландшафта. Затем с использованием дискриминантного анализа на основании характеристик, внесших наибольший вклад в UPGMA-классификацию травоядных, предпринято ландшафтное распределение всех остальных видов, в том числе вымерших и одомашненных. Достоверность различий между категориями оценена по дистанции Махаланобиса между центрами категориальных подвыборок в пространстве дискриминантных функций. Для оценки влияния позднечетвертичных ландшафтных изменений все виды 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 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 рамках выяснения закономерностей организации сообществ крупных травоядных млекопитающих предпринят анализ роли перекрытия ниш в механизме связи видового разнообразия и стабильности сообществ экологически сходных видов. Для этого представлен способ оценки интенсивности перекрытия ниш сообщества в целом с вкладом внутри- и межвидовых взаимодействий,

который делает её зависимой от соотношения сосуществующих видов по обилию, как в индексах разнообразия. 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 ТРАВЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СЕВЕРНОЙ АЗИИ И ИХ ИЗМЕНЕНИЕ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

Климат

Обзор современного влияния основных климатообразующих факторов в Северной Азии и прилегающих районах приводится в основном по Ф.Н. Милькову и Н.А. Гвоздецкому (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Мильков, 1977) с учетом данных Е.Н. Матюшкина (1985), С.М. Успенского (1985), Г.А. Кривоносова и А.Ф. Живогляда (1989). Ведущее место в формировании климата занимает географическое положение. Его наиболее однозначной характеристикой является широта, определяющая максимально возможную интенсивность солнечной радиации. На территории исследования она варьирует от приблизительно 60 ккал/см² на арктических островах до 160 ккал/см² на юге аридных континентальных районов. На этом фоне проявляется влияние центров действия атмосферы и господствующих направлений движения воздушных масс, имеющее сезонную и годовую изменчивость. Зимой из-за сильного охлаждения континентальных районов формируется устойчивый максимум атмосферного давления над Монголией, обуславливающий зимний восточносибирский антициклон. Зимой с этим антициклоном ассоциирована ясная, безветренная и морозная погода внутриконтинентальных районов Северной Азии. Летом, напротив, в прогретых континентальных районах пониженное атмосферное давление. Океаническое влияние проявляется в господствующих зимой холодных и сухих ветрах с континента в прибрежные районы, летом, наоборот – в относительно холодных и влажных ветрах с океана на континент. В умеренной зоне прибрежные районы характеризуются более влажным воздухом, холодным летом и теплой зимой по сравнению с внутриконтинентальными. Арктическая зона характеризуется низкой температурой и влажностью, но высокой прозрачностью воздушных масс. Северный Ледовитый океан не способен существенно смягчить суровый континентальный климат севера зимой, но периодически оказывает негативное влияние на погоду даже в самых южных районах умеренной зоны в виде скачкообразных похолоданий осенью или весной. Наиболее сильно

проявляется влияние Тихого океана, а в юго-западной части территории исследования (на восток до Байкала) еще и отдаленное влияние Северо-Атлантического течения. Кроме того, важное в крупно-региональном масштабе значение имеет рельеф: горные хребты сильно ослабляют проникновение тихоокеанских влажных воздушных масс в континентальные районы Дальнего Востока и Восточной Сибири, а проникновению холодных арктических воздушных масс в теплое время на юг не препятствуют. Сами горы характеризуются особым климатом, в котором температура снижается с увеличением высоты над уровнем моря, увеличивается количество осадков и проявляются температурные инверсии. Такой же региональный эффект оказывает растительность, особенно лесная. Она играет роль буфера в колебаниях температуры и влажности, благодаря повышенной транспирации, снего- и водоудержанию, ослаблению силы ветра и т.п. Основные географические различия климата на территории исследования могут быть формально охарактеризованы по средней температуре января следующим образом: Восточная и Северо-Восточная Сибирь – до -50°C (Верхоянск в числе самых холодных пунктов Земли – до -68°C); континентальные районы (200 км от побережья и дальше) Дальнего Востока – до -40°C ; южные аридные континентальные районы (Монголия) – до -35°C ; тихоокеанское побережье Дальнего Востока – до -20°C . Отдельные юго-западные районы территории исследования (Ростовский заповедник, Калмыкия, Астраханская область и Казахстан) характеризуются гораздо более умеренным континентальным климатом – в среднем до -12°C в январе, а условия на западных и восточных арктических островах территории исследования мало различаются (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Мильков, 1977; Матюшкин, 1985; Успенский, 1985; Кривоносов, Живогляд, 1989).

Значение вклада центров действия атмосферы и господствующих направлений движения воздушных масс в образовании климата дает понятие не только о механизме, но и о масштабе происходивших в плейстоцене и голоцене и возможных будущих климатических изменениях. Окончание последнего ледникового максимума (LGM), являющегося начальным моментом рассматриваемого периода истории сообществ крупных травоядных млекопитающих, датируется уровнем около 17000 лет назад (Голубева, Караулова, 1983; Маркова, Пузаченко, 2008; Мол, 2008), а начало периода температурного

максимума голоцена (Атлантический этап), когда климат был теплее современного – около 7000 лет назад (Хотинский, 1977; Мони́н, Шишков, 1979). Амплитуда изменения температуры за этот период 10-15°C, затем существенно меньше (Мони́н, Шишков, 1979; Короткий и др., 1996; Кузьмин, 2005). Эта амплитуда соответствует сдвигу климатических районов и соответствующих им типов растительности на территории исследования на тысячи километров. С ростом температуры увеличивается влажность океанических воздушных масс и, вероятно, степень их влияния на континентальные районы, хотя это увеличение сложно так же однозначно представить в цифрах (Короткий и др., 1996; Кузьмин, 2005). Анализ расположения изотерм в Северной Евразии, приведенных Ф.Н. Мильковым и Н.А. Гвоздецким (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Мильков, 1977), позволяет определить направления их смещения в период между LGM и оптимумом голоцена. Главное направление – с юго-востока на северо-запад на основной юго-восточной части исследованной территории. Таким же образом можно определить и основное направление сокращения континентальных аридных районов. Меньшая степень влияния Северного Ледовитого океана и Северо-Атлантического течения обуславливает и меньшие сдвиги изолиний температуры и увлажнения к югу и к северо-востоку соответственно, в противоположность Европе (Стоммел, 1963; Мильков, Гвоздецкий, 1975; Мол, 2008). Изменения температуры и влажности в целом являются вероятной причиной сокращения холодных аридных ландшафтов Северной Азии после LGM. Пространственный масштаб этих изменений мог составлять тысячи километров, а в векторной сумме мог быть причиной исчезновения обширной внутриконтинентальной тундростепи уже в оптимуме голоцена, после которого изменения климатических условий обитания крупных травоядных млекопитающих были гораздо менее значительны.

Растительность

Растительность это главная ландшафтная характеристика типов местообитаний крупных травоядных млекопитающих в аспекте поставленных задач работы. Тип растительности определяется в первую очередь современным климатом и, учитывая длительность природных смен растительности, прошедшими климатическими событиями, во вторую - рельефом. Растительность территории исследования относится к элементам бореального и древнесредиземноморского

голарктическим подцарств (Тахтаджян, 1978). Тундра и лес формально относятся к первому, пустыни и степи – ко второму, хотя и в его флоре есть древесные растения (Воронов и др., 2002). Отсутствие материала по питанию травоядных в пустынях и недостаток опубликованных данных о нем исключают рассмотрение в этой работе растительности пустынь, которые не являются основными ландшафтами Северной Азии. Участки, занимаемые тундрами, степями и лесами, значительны по размеру, а, кроме того, имеются обширные зоны переходных ландшафтов (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Мильков, 1977).

Краткая характеристика условий обитания крупных травоядных млекопитающих, определяемых тундровой растительностью, приводится с использованием данных Ф.Н. Милькова и Н.А. Гвоздецкого (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Мильков, 1977), Л.В. Голубевой и Л.П. Карауловой (1983), А.Г. Воронова с соавторами (2002). Это самый северный из рассматриваемых типов, распространенный как во внутриконтинентальных районах, так и на побережье (Рисунок 1). На севере тундры в некоторых районах граничат с арктическими пустынями, на юге - с лесами, которые обычно считаются южным пределом Арктики на суше. Растительность тундр в связи с нехваткой тепла и избытком света формируется низкорослыми жизненными формами (мхи, лишайники, травы, кустарники и кустарнички), многие из которых многолетние и многолетнезеленые. Еще один ресурсный недостаток, испытываемый тундровыми растениями, обусловлен многолетнемерзлыми грунтами: вода и биологически значимые элементы доступны растениям только на глубине оттаивания почвы. Поэтому корни растений тоже проникают неглубоко. Существуют три основных широтных подзоны тундр: арктическая – растительный покров несомкнутый и состоит в основном из осок, пушиц, полукустарничков и мхов, а на оголенных участках - из микроводорослей; средняя (типичная) тундра – в основном мхи, лишайники, осоки, пушицы, злаки, разнотравье, стелющиеся ивы и берёзы; южная тундра – географически разнообразная преимущественно кустарниковая растительность с включениями сфагновых болот.

Во внутриконтинентальных районах умеренной зоны территории исследования широко распространены степи (Рисунок 1), характеризующиеся господством травянистых растений в условиях круглогодичного недостатка влаги,

высокой температурой летом и низкой зимой, сопоставимой с температурой значительно более северных районов на побережье (Чибилев, 1990). Степи ограничены зоной внутриконтинентальных пустынь и по периферии – зоной лесов, доходят до северо-востока Китая на востоке и до южной Сибири на севере (Мильков, 1977). Степные растения характеризуются следующими приспособлениями к недостатку влаги: луковицами, развитой корневой системой, недоразвитыми, мелкими и/или расчлененными листьями, толстым эпидермисом и др. (Черных, 2009). На территории исследования 2 основных типа степей: сухие (типичные, ксерофильные) и луговые, из которых первые характеризуются преобладанием многолетних дерновинных злаков (главный образ – ковыли), вторые – большой долей сравнительно мезофильного разнотравья (Юнатов, 1950; Лавренко и др., 1991; Шереметьев и др., 2017 а).

Леса – самый разнообразный тип растительности, который к тому же имеет самое широкое распространение на территории исследования в настоящее время (Рисунок 1), в особенности, если к ним относить переходные зоны лесотундры и лесостепи, а так же территории, где леса сведены человеком (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Мильков, 1977). Хорошо известная и важная для крупных травоядных млекопитающих отличительная особенность лесной растительности – многоярусность, обуславливающая интенсивное соперничество растений не только за биологически значимые элементы почвы, но и за свет. Фундаментальная проблема невероятного видового разнообразия лесных фитоценозов при относительно небольшом числе нишевых измерений сосуществующих растений – частный случай проблемы «парадокса планктона» в экологии сообществ (Hubbell, 2005; Гиляров, 2002, 2007). Климатические условия занимаемых лесами территорий таковы, что лесные растения гораздо лучше обеспечены влагой, чем степные и даже тундровые, произрастают в более мягком температурном режиме и основной лимитирующий их продуктивность фактор это свет. В соперничестве за свет в этих климатических условиях преимущество у деревьев, поэтому значительная доля первичной продукции лесных экосистем представлена в виде малодоступной для переваривания у крупных травоядных млекопитающих древесины. Например, только на Дальнем Востоке на 1 га леса приходится в среднем 131 м³ древесины хвойных и 89 м³ лиственных древесных пород

(Кречетов, Шейнгауз, 1969). Распространенные на территории исследования крупные травоядные млекопитающие ведут исключительно наземный образ жизни и имеют доступ в основном к побегам на высоте до 2-2.5 м от земли, масса которых ввиду недостатка света существенно меньше массы побегов верхних ярусов. Типология лесной растительности – динамично развивающаяся сфера ботанических исследований. Поэтому выделяется не только большое количество типов леса, переходов между ними и сукцессионных стадий, но и большое количество классификаций лесов (Ковязин и др., 2008). Большинство из них сходятся на выделении двух основных зон лесной растительности: бореальная и неморальная (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Мильков, 1977; Krestov, 2004). Бореальные леса характеризуются преобладанием хвойных, образующих на территории исследования 3 основных формации: лиственничные (большинство), елово-пихтовые и сосновые леса (Мильков, Гвоздецкий, 1975). Более южные неморальные леса характеризуются значительно бóльшим разнообразием, как видов, так и фитоценозов, а, кроме того, более сложной ценоценотической структурой, например, многоярусностью (Кречетов, 1969). В них имеется много растений южного происхождения (дуб, липа, клен, ясень, ильм и др.), но образуемые немногими из них формации занимают на территории исследования участки, по площади сопоставимые с таковыми у формаций бореальных лесов (Воронов и др., 2002; Колесников, 1956). Растительность лесных экосистем благодаря меньшему числу лимитирующих факторов отличается не только разнообразием, но и значительно большей продуктивностью по сравнению с растительностью степей и тундр. К лесной растительности относится и множество ее производных, включая обширные по площади луга (Мильков, Гвоздецкий, 1975).

Флористический состав всех трех основных типов растительности (лес, тундра и степь) на территории исследования в основном сложился до окончания LGM, а характерные особенности этих типов, судя по глобальному флористическому районированию, гораздо раньше (Тахтаджян, 1978). Единственным новым типом растительности, появившимся после окончания LGM можно признать культурную растительность, распространение которой на территории исследования тоже отчасти зонально: умеренная зона. Для полного описания типов растительности Северной Азии в рассматриваемый период среди

них не хватает перигляциальных степей, занимавших в плейстоцене территорию, сопоставимую по размеру с современными лесами (Тихонов, 2005; Zimov, 2005). Перигляциальные степи (варианты термина: тундра-степь, тундростепь, мамонтовая степь) характеризуются обычно как аналог некоторых типов современных алтайских и хакасских степей (Соболевская, 1946; Черепнин, 1963; Красноборов, 1986), но, судя по тому, что для решения этого вопроса используется содержимое желудков мамонтов, ленской лошади и первобытного бизона (Украинцева, 2002), до полноценного представления об этом типе растительности еще далеко. Доминирование злаков сближает тундростепи с мезоксерофильными луговыми степями (Юнатов, 1950; Лавренко и др., 1991). По обстоятельному мнению С.А. Зимова тундростепи – результат плейстоценового овергрэйзинга и исчезли после истребления человеком фоновых крупных травоядных млекопитающих, сменившись в Арктике тундрами, а в умеренной зоне лесами (Zimov, 2005; Zimov et al., 2012). Однако в этом случае тундростепь, как и луга, следует относить не к луговым степям, а к лесной растительности.

Приведенный выше анализ условий на занятых основными типами растительности территориях указывает на ведущую роль климатических изменений в динамике границ растительных группировок: потепление и увлажнение климата способствует расширению лесов, равно как и к сдвигу границ типов лесов (Короткий и др., 1996; Кузьмин, 2005). Направления и пространственный масштаб этого процесса можно ассоциировать с таковыми в описанном выше смещении изотерм в Северной Азии. Таким образом, можно признать, что обширные (тысячи километров в поперечнике) открытые ландшафты арктической и умеренной зоны Северной Азии могли быть заняты лесной растительностью в период с окончания LGM до оптимума голоцена. Всё сказанное о широтной зональности в значительной мере относится и к высотной поясности растительности, поскольку вертикальное распределение растений в той же мере обусловлено климатическими различиями (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Мильков, 1977).

Активность человека

Влияние активности человека на крупных травоядных млекопитающих заключается в основном в истреблении, данных по которому очень много и

которое уже не требует специального изучения (Данилкин, 2016). Специфике влияния антропогенной трансформации на кормовую растительность ниже посвящен отдельный раздел. Здесь требуется охарактеризовать пространственно-временную изменчивость активности человека в Северной Азии в позднем плейстоцене и голоцене, понимание которой важно в реконструкции истории формирования сообществ крупных травоядных млекопитающих в этот период. Наибольшее количество источников данных по этому вопросу относятся к историческому времени (Гептнер и др., 1961; Иорданский, 1981; Данилкин, 2016), но и доисторическая динамика активности человека включает важные для сообществ крупных травоядных млекопитающих события.

Человек современного типа *Homo sapiens* Linnaeus, 1758 отделился от своих африканских предков из рода *Homo* по генетическим данным около 74000 лет назад (Cavalli-Sforza, Feldman, 2003). Удивительно, что уже к 40000 лет назад он был широко распространен в Евразии, включая Заполярье (Pitulko et al., 2004, 2016) и даже жил в Австралии (Hiscock, 2008). Последнее должно бы свидетельствовать о наличии средств преодоления водных преград, являющемся показателем развития материальной культуры. Однако на много позже в Америку человек смог проникнуть только с помощью последнего берингийского перешейка, т.е. еще в качестве пешего первобытного охотника (культура Кловис, Северная и Центральная Америка, 14000 лет назад) (Surovell, 2003; Rasmussen et al., 2014), каким был около 40000 лет назад (Pitulko et al., 2004, 2016). Археологические и исторические свидетельства его варварской охоты многочисленны (Назаретян, 2010; Данилкин, 2016). Главные в аспекте поставленных задач выводы из этих данных: к окончанию LGM человек современного типа был широко распространен в Северной Азии, но оставался первобытным охотником; человек характеризовался значительным социальным развитием, которое уже сделало его сильнейшим конкурентом других суперхищников, основу существования которых составляют крупные травоядные млекопитающие.

Широко известный тезис об успешном хищничестве человека в позднечетвертичной палеоэкологии создал твердую почву для антропогенной гипотезы позднечетвертичных вымираний, авторитет которой в настоящее время сопоставим с авторитетом климатической гипотезы (Назаретян, 2010; Шереметьев

и др., 2014 б). Сторонники антропогенной гипотезы считают варварскую деятельность древнего человека ключевым фактором этих вымираний, зная, как это происходило в исторический период, и, видя, как это бывает в наши дни (Prideaux et al., 2007; Данилкин, 2016). Вот некоторые серьезные доводы в пользу антропогенной и против климатической гипотез:

1. Растущее число находок и возможности датировки все чаще дают возможность связать вымирания млекопитающих в определенном регионе с появлением человека (Grayson, Meltzer, 2003; Rule et al., 2012).

2. Сравнительно крупноразмерные виды вымирали быстрее мелкоразмерных (Пучков, 1991; Polishchuk, 2010; Полищук, 2016), что позволяет стратегии современной охоты человека перенести на первобытную охоту (Дунишенко, 2000; Surovell et al., 2005; Данилкин, 2016).

3. Величина костных отложений (так называемые «кухонные» отбросы), добытых древним человеком животных демонстрирует внушительность его потребностей (Динесман, 1976; Нефедов, 1996; Динесман, Савинецкий, 2003; Тихонов, 2005; Данилкин, 2016).

4. В увязке климатических и геологических, в целом, событий с изменениями биоты есть слабое место: климатологи восстанавливают цепь климатических событий с оглядкой на изменения биоты, а часто просто основываются на биологическом материале, а палеонтологи и биогеографы, не задумываясь, используют эти климатические данные в своих построениях (Еськов, 2000).

5. Климатические события далеко не всегда могут совпадать с вымиранием определенного вида млекопитающего в определенном регионе (Назаретян, 2010).

6. Предшествующие межлехниковья плейстоцена не сопровождались массовыми вымираниями (Маслов, 1997).

7. Принято считать, что влияние климата на травоядных млекопитающих, в особенности крупных, осуществляется через влияние на растительность, тогда как появились данные, показывающие, что смены растительности могут не предшествовать, а сопровождать вымирания млекопитающих (Абатуров, 1984; Пучков, 1992; Vartanyan et al., 1993; Zimov, 2005; Gill et al., 2009).

Тем не менее, антропогенно-климатический спор остается неразрешенным и каждый из этих доводов может быть оспорен без привлечения новых данных. С.

Сандом с соавторами (Sandom et al., 2014), собрав большое количество данных о позднечетвертичных вымираниях по всем континентам, подходит к решению вопроса о них шире, выделив регионы, где вклад человека был значительным, и – где не был. В рамках этой работы следует обратить серьезное внимание на слабое место антропогенной гипотезы, которое ни как не прикрывают все семь вышеизложенных доводов в ее пользу, а именно: вероятное положение о конкурентном преимуществе человека среди других суперхищников не обосновывает ключевое положение этой гипотезы об истреблении первобытными охотниками своих жертв. Хорошо и многопланово исследованная в экологии сообществ взаимосвязь «хищник-жертва» утверждает обратное: размер популяции хищника зависит от размера популяции жертвы (Бигон и др., 1989). Следовательно, вымирание жертв должно обуславливать и вымирание специализированного на их добыче хищника. Таким образом, следующий главный вопрос этого раздела – когда уже распространенный на территории исследования человек перестал быть специализированным суперхищником, т.е. его численность перестала зависеть от численности крупных травоядных млекопитающих?

Ни человек, ни родственные или предковые ему формы в строгом смысле не были облигатными хищниками. Представление о предках человека как о хищниках и даже каннибалах не имеет таких доказательств как хищничество и каннибализм людей в исторический период. Напротив многие морфофизиологические особенности человека (строение зубов, кишечника, конечностей и др.) относят его к всеядным животным (Бобринский и др., 1944). Вопрос о трофической классификации млекопитающих совсем не прост. Например, среди типичных растительноядных есть виды, регулярно потребляющие животную пищу (северный олень, малый канчиль), а среди типичных хищников – регулярно питающиеся растениями, как например, медведи (Саблина, 1970; Кречмар, 1995; Данилкин, 1999). Исходная всеядность человека современного типа определяет легкость, с какой пусть даже и специализированные на добывании крупных животных первобытные охотники могли перейти к питанию растительной пищей. Ясно, что человек всегда использовал в пищу растения, но в аспекте поставленных задач важно понять, когда и в каких районах на территории исследования размер

популяций человека перестал зависеть от размера популяций крупных травоядных млекопитающих.

В этой связи интересны данные Е.Н. Черных (2009), который различает две основные модели жизнеобеспечения человека, имеющие в Северной Азии зональное распространение: тундра и бореальные леса – добывающая модель, степь и лесостепь – производящая. Хронологически исходная добывающая модель жизнеобеспечения сохраняет зависимость человека от запаса ресурсов, в том числе, зависимость первобытных охотников от крупных травоядных млекопитающих. На этой зависимости основываются концепции «устойчивого ресурсопользования» (Люри, 2006), предполагающие, например, возможность интеграции живущих охотой коренных народов в экосистемы ООПТ. Надо отдать должное добывающей модели жизнеобеспечения многих коренных народов Северной Азии: на их счету гораздо меньший урон популяциям крупных травоядных млекопитающих, в особенности до появления у них механических транспортных средств, огнестрельного оружия и т.п., чем на счету более поздних европейцев (Данилкин, 2016). Хронологически более поздняя производящая модель жизнеобеспечения делает истребление человеком крупных травоядных млекопитающих независимым от плотности их популяций. Её ключевая особенность – промышленный масштаб производства продуктов питания, обеспечивший не только проникновение человека во все регионы территории исследования, которое произошло на много раньше, но и рост популяций людей, несовместимый с добывающей моделью жизнеобеспечения. Настоящим промышленным производством продуктов питания является только пашенное (пахотное, плужное) земледелие, ставшее синтезом возникших ранее и значительно менее продуктивных мотыжного земледелия и скотоводства (Андрианов, 1988). Я.В. Кузьмин (2005) датирует распространение культуры пашенного земледелия в Восточной Азии приблизительно 6500 лет назад и показывает, что переход к нему близко соответствует по времени появлению других источников питания у человека в этом регионе, например культуры «раковинных куч». По времени это совпадает с появлением пашенного земледелия на Древнем Востоке. Там, как известно, оно сыграло важную роль в становлении древних государств, связанном с экспоненциальным ростом популяций человека вне зависимости от продуктивности добывающей модели жизнеобеспечения. По

хроностратиграфической шкале распространение пашенного земледелия соответствует оптимуму голоцена, т.е., периоду окончания потепления и смягчения климата после окончания LGM. Последовавшее развитие производящей модели жизнеобеспечения подвергло популяции крупных травоядных млекопитающих независимому от плотности их популяций хищническому прессу со стороны человека. Таким образом, в аспекте поставленных задач важно акцентировать, что хронологически влияние активности человека современного типа на сообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Евразии делится на два этапа: этап относительно слабого воздействия добывающей модели жизнеобеспечения – с окончания LGM до оптимума голоцена; этап значительного воздействия – начиная с оптимума голоцена до настоящего времени. Так же важно, что этот аспект изменения условий обитания крупных травоядных на территории исследования имеет зональное проявление, как описано у Е.Н. Черных (2009). Однако, несмотря на то, что в арктической зоне и в зоне бореальных лесов продолжает господствовать добывающая модель жизнеобеспечения, нет необходимости разьяснять, что хищничество человека уже много лет, а после европейской колонизации в особенности, тоже не зависит от плотности популяций крупных травоядных млекопитающих (Данилкин, 2016). Наиболее выраженным влияние производящей модели жизнеобеспечения следует считать в зоне степи, а густонаселенной (Мильков, Гвоздецкий, 1975). Хронологическая привязка усиления активности человека к оптимуму голоцена позволяет, так же как и изменения растительности, связать ее климатическими изменениями. Только изменения растительности к оптимуму голоцена были в основном завершены, тогда как усиление активности в это время началось.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА КОРМОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Количественные характеристики растительности в аспекте питания крупных травоядных млекопитающих

Количественный анализ кормовой растительности местообитаний основан на систематизированных данных по видовому составу трофических спектров крупных травоядных млекопитающих. Суммарно трофические спектры всех изученных видов в Северной Азии насчитывают 467 ресурсных наименований, обобщающих кормовые растения на уровне родов и в нескольких случаях более крупных таксонов (Таблица 2). Это обобщение позволяет в изучении трофических спектров на больших территориях избежать множественного эффекта малых различий в региональной представленности видов растений, аналогичного эффекта в видовой идентификации этих растений и в регистрации их поедания травоядными. Видовая детализация кормовых растений представлена в отдельных работах по питанию арктических, степных и лесных крупных травоядных млекопитающих (Шереметьев, Прокопенко, 2005; Розенфельд и др, 2012; Шереметьев и др., 2013, 2014 а,б). Поскольку в анализе перекрывания ниш и конкурентных преимуществ используется сеть данных по ресурсным наименованиям, характеристики этого раздела основываются на списке ресурсных наименований.

Тундровые и субальпийские растительные формации характеризуются сравнительно большой общей массой и малым видовым разнообразием кормовых растений (Рисунок 3). Формально это общее количество может быть оценено как вполне достаточное для обеспечения трофических потребностей всех крупных травоядных млекопитающих при средней современной плотности популяций использующих эти типы растительности травоядных. Однако существенная часть этой фитомассы (более 27% у северного оленя и 25% у снежного барана) представлена растениями низших категорий избирательности (Шереметьев, Прокопенко, 2005). При максимальной известной плотности популяций крупных травоядных млекопитающих Арктики этого количества кормовой растительности для поддержания их популяций достаточно быть не может. Различия в потреблении кормовой растительности при средней и при максимально известной плотности популяций могут быть проиллюстрированы соотношением следующих

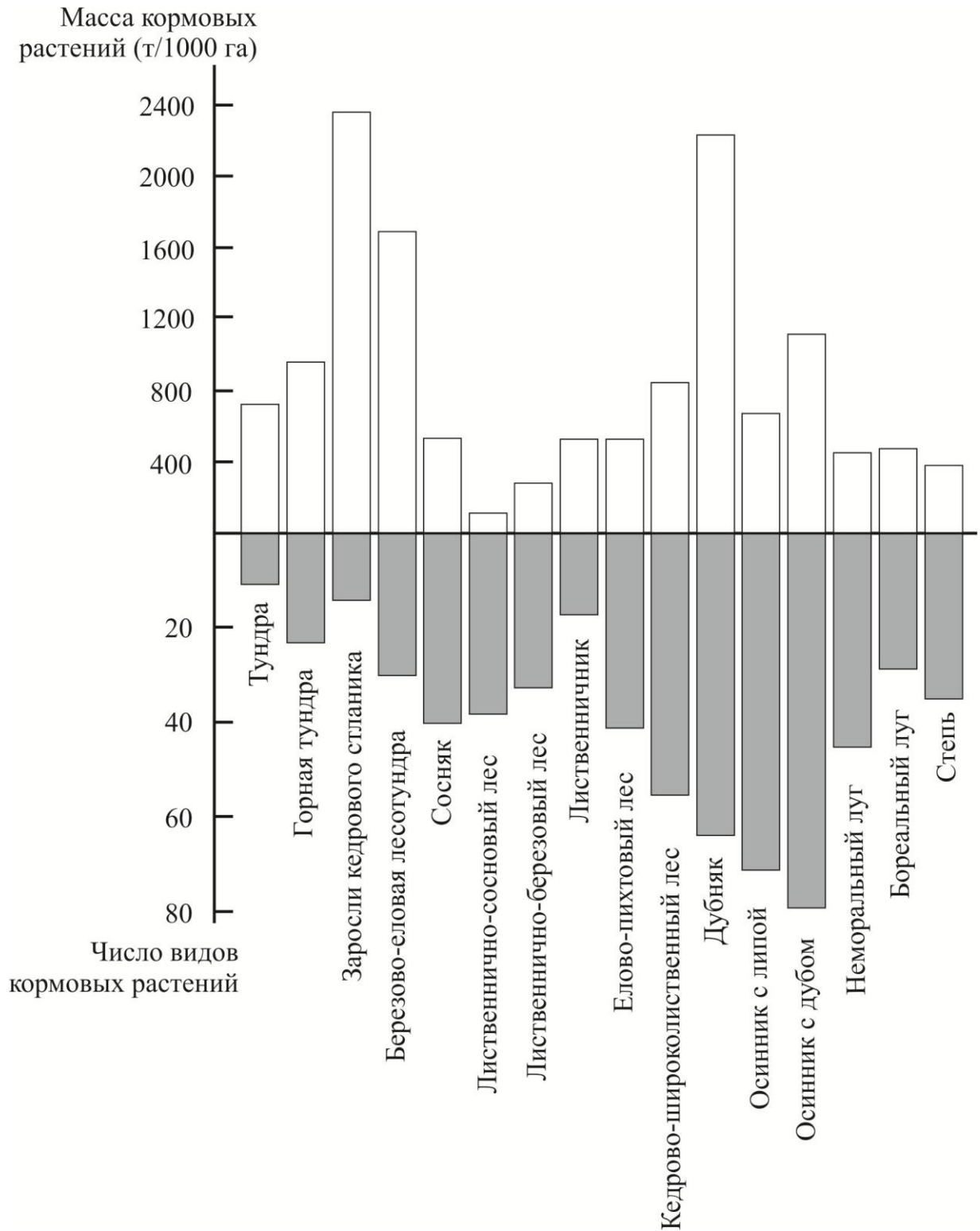


Рисунок 3 – Общая масса и видовое разнообразие кормовых растений крупных травоядных млекопитающих в местообитаниях, ассоциированных с основными типами растительных ассоциаций Северной Азии.

Таблица 2. Трофические спектры крупных травоядных млекопитающих

Растения	Травоядные																		
	Бактриан	Благородный олень	Горал	Первобытный бизон	Кабан	Кабарга	Коза/овца	Корова	Косуля	Ленская лошадь	Лось	Лошадь	Мамонт	Монгольский дзюрен	Овцебык	Пятнистый олень	Сайга	Северный олень	Снежный баран
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Abelia		+	+						+										
Abies		+				+			+		+					+			
Acer		+	+		+	+			+		+					+			
Acetosa		+	+						+		+					+			
Acetosella																+			
Achillea		+	+						+				+			+			
Achnatarum	+		+									+				+			
Aclium						+													
Aconitum		+	+			+			+							+			
Aconogonon																+		+	+
Acorus		+							+		+							+	
Actinidia		+	+		+	+			+							+			
Adenocaulon		+	+		+											+			
Adenophora			+				+							+		+			
Adonis		+							+										
Adoxa																		+	

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Aegopodium		+							+										
Agastache			+																
Agrimonia			+													+			
Agropiron	+					+	+	+				+	+	+			+		
Agropyrum								+											
Agrostis											+		+	+		+	+	+	
Allium		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+		+	+
Alnus		+	+	+	+	+			+	+	+		+			+		+	+
Alopecurus		+							+		+		+		+			+	
Alyssum							+					+						+	
Amblynotus														+					
Amphicarpaea																+			
Andromeda									+									+	+
Androsace		+																	+
Anemonastrum			+																
Anemone						+													
Anemonoides		+	+		+				+										
Angelica		+	+		+				+							+			
Anizontia																	+		
Antennaria															+			+	
Anthriscus		+							+							+		+	
Apera																			
Aquilegia			+						+							+			
Arabidopsis				+															

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Arabis			+																
Aralia		+	+						+							+			
Arctagrostis				+							+				+			+	+
Arctostaphylos									+		+								
Arctous						+			+									+	+
Arenaria																			
Arisaema			+		+														
Armeniaca									+										
Armria															+				
Arnica																		+	
Artemisia	+	+	+			+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
Arthraxon																+			
Aruncus		+	+		+				+							+			
Arundinella			+													+			
Asparagus			+				+							+		+			
Asplenium																+			
Aster			+													+			+
Astilbe			+													+			
Athyrium			+													+			
Atractylodes																+			
Atriplex			+													+			
Avena		+			+				+							+			
Barbarea									+										
Batrachium		+									+							+	

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Beckmannia													+			+			
Bellevalia																			
Berberis		+	+			+			+							+			
Berchemia						+													
Bergenia						+										+			
Betula		+	+	+		+			+	+	+		+		+	+		+	+
Bidens																+			
Bistorta		+	+		+	+			+		+					+		+	+
Bolboschoenus																+			
Boltonia																+			
Bromopsis			+															+	
Bromus								+		+		+	+		+				
Broussonetia						+													
Bryophyta				+		+			+	+			+		+			+	+
Buglossoides																			
Bupleurum			+				+							+		+			
Cacalia		+	+		+				+		+					+		+	+
Cachrys																	+		
Calamagrostis		+	+	+	+	+			+		+				+	+		+	+
Caltha		+			+				+		+		+			+		+	
Calystegia			+													+			
Capsella		+							+										
Cardamine			+	+												+			+
Cardaria																			

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Carduus																+			
Carex	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Carpesium		+							+							+			
Carpinus		+	+		+				+							+			
Carum																+			
Cassiope																		+	+
Castanea						+													
Castanopsis						+													
Caulophyllum																+			
Centaurea																			
Centrella						+													
Cerastium			+			+			+				+		+	+		+	+
Cerasus/Padus		+	+		+	+			+		+					+		+	
Ceratocarpus								+					+					+	
Chamaedaphne																			+
Chamaepericlymenum						+													+
Chamerion		+	+		+	+			+		+					+		+	+
Chelidonium			+																
Chenopodium	+		+				+	+					+	+	+				
Chloranthus																+			
Chosenia		+			+	+			+		+					+		+	+
Chrysosplenium		+	+						+									+	
Cicuta											+								
Cimicifuga		+	+													+			

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Cinna		+							+										
Circaea		+	+						+							+			
Cirsium		+	+			+			+							+			
Clematis			+			+										+			
Cleystogenes	+						+	+				+		+					
Clinopodium			+																
Codonopsis			+													+			
Comarum				+							+		+					+	
Commelina																+			
Consolida																			
Convallaria		+	+		+				+							+			
Convolvulus																+			
Cornopteris																+			
Corydalis		+	+		+				+							+			
Corylus		+	+		+				+		+					+			
Cotomeaster						+													
Crataegus		+	+			+			+		+					+			
Crepis	+			+		+		+						+					
Crinitaria																			
Cruciata																			
Cuscuta																			
Cymbaria							+	+						+					
Cyperaceae-Juncaceae	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cypripedium																+			

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Cystopteris																+			
Dasiphora																			
Delphinium						+										+			
Dendranthema																		+	
Deschampsia										+					+			+	
Descurainia																	+		
Desmodium																+			
Deutzia																+			
Dianthus			+													+		+	
Dictamnus			+																
Dioscorea			+													+			
Disporum																+			
Doellingeria			+													+			
Dontostemon			+											+					
Draba			+										+		+	+		+	+
Dracocephalum			+																
Dryas													+		+			+	+
Dryopteris		+	+						+										
Dupontia-Arctophila											+				+			+	
Duschekia											+								
Duchesnea						+													
Echinochloa																+			
Eleosticta																			
Eleutherococcus		+	+		+	+			+							+			

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Elsholtzia			+																
Elymus	+	+	+				+	+	+			+	+	+		+			+
Elytrigia																			
Empetrum		+							+									+	
Endocellion																		+	
Epilobium			+			+												+	
Epimedium						+													
Epipactis																+			
Equisetum		+		+	+	+			+		+				+	+		+	
Eragrostis																	+		
Eremopirum								+				+							
Erigeron															+				
Eriochloa																+			
Eriophorum		+		+	+	+			+		+		+		+			+	+
Eritrichium																			+
Erodium								+											
Euonymus		+	+						+		+					+			
Euphorbia	+		+			+	+					+		+		+			
Fabaceae	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+
Falcaria																			
Fallopia			+																
Ferarium																			
Ferula																			
Festuca	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Ficus						+													
Filago																	+		
Filipendula		+	+		+	+			+							+			
Filipholium												+		+					
Fragaria																+			
Fragopogon																			
Fraxinus		+	+						+		+					+			
Fritillaria			+																
Galeopsis			+																
Galium			+			+	+							+	+	+		+	
Gastrodia																+			
Gastrolychnis													+						
Gelyotrop																		+	
Gentiana												+							+
Gentianella																			+
Geranium			+			+	+		+							+			
Geum																+		+	
Glyceria		+							+	+			+						+
Glycine		+	+		+				+		+					+			
Grossularia			+																
Gypsophylla			+				+					+		+					
Hackelia			+																
Halenia																+			
Hanrileone																			

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Naplophillum							+							+					
Helictotrichon										+			+					+	
Hemerocallis			+													+			
Heracleum		+	+		+	+			+		+					+			
Herminium																+			
Heteropappus			+				+							+					
Hieracium		+	+													+			
Hierochloe			+															+	+
Hippuris																		+	
Hololeion																+			
Holosteum																			
Honckenya			+																
Hordeum													+						
Humulopsis																+			
Hylomecon		+			+				+										
Hypericum			+													+			
Hystrix			+																
Impatiens		+	+		+				+							+			
Inula								+											
Ipomea						+													
Iris		+	+						+		+			+		+		+	
Ixeris						+													
Jasminum						+													
Juglans			+		+											+			

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Juncus		+								+	+		+		+	+		+	+
Juniperus						+					+					+			+
Kalimeris																+			
Kalopanax		+							+										
Kitagawia			+																
Kobresia				+									+					+	+
Kochia							+	+				+		+					
Koeleria	+		+				+	+				+		+					
Kummerowia																+			
Lactuca						+													
Lagedium																		+	
Lagoseris																			
Lagotis															+			+	
Lamium			+																
Lappula																			
Larix		+				+					+		+		+			+	+
Ledum				+					+		+							+	+
Leibnitzia																+			
Leonthopodium							+					+							
Leonurus																+			
Lepidium																			
Leymus																			
Lichenophyta		+		+	+	+			+		+				+			+	+
Ligularia			+								+					+			

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Ligusticum			+													+		+	
Ligustrina		+							+							+			
Lilium		+	+		+				+		+					+		+	
Limonium																			
Linaria			+					+											
Linnaea																		+	
Linum																			
Lloydia		+													+			+	
Lonicera		+	+		+	+			+		+					+			
Luzula		+											+		+			+	+
Lychnis			+													+			
Lycopus																+			
Lysichiton																		+	
Lysimachia													+			+			
Lythrum																+			
Maianthemum						+			+							+		+	
Malus		+	+		+	+			+							+			
Matteuccia																+			
Medicago							+	+					+		+	+			
Melampyrum			+		+											+			
Melandrium			+																
Melica		+	+						+							+			
Melilotus																+			
Menispermum			+													+			

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Mentha																+			
Menyanthes		+		+	+				+		+							+	
Mertensia			+													+			
Metaplexis																+			
Micromeles																+			
Milium					+											+		+	
Minuartia													+					+	+
Miscanthus																+			
Moehringia			+	+															
Morus						+													
Myosotis						+									+			+	
Nabalus																+			
Nardosmia															+			+	
Naumburgia																+			
Neomolinia		+			+				+							+			
Nepeta																			
Novosieversia															+			+	+
Nuphar		+									+							+	
Nymphaea		+									+							+	
Nymphoides											+								
Oberna																		+	
Onoclea																+			
Onosma								+											
Origanum									+										

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Orobanche																			
Orostachis			+									+		+					
Orthilia																		+	
Osmundastrum					+											+			
Otites																			
Oxalis																		+	
Oxycoccus																		+	
Oxyria																		+	
Pachypleurum															+			+	+
Panax																+			
Papaver													+		+			+	
Paris					+														
Parrya															+			+	
Pastinaca																			
Patrinia		+	+													+			
Pedicularis			+								+				+	+		+	+
Pentaphylloides			+								+								
Persicaria		+									+							+	
Petasites		+			+				+		+		+					+	
Phalaris										+									
Phalaroides		+	+		+				+									+	
Phellodendron		+							+							+			
Philadelphus		+	+						+							+			
Phleum																+			

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Phlomis																			
Phlomooides																+			
Phragmites			+		+				+	+	+			+		+			
Phryma		+							+							+			
Picea						+													
Picris			+													+			
Pilea		+							+							+			
Pinus		+	+	+	+	+			+		+					+			
Plantago			+				+	+		+						+			
Platicladus						+													
Platycodon			+																
Pleuropogon																			+
Pleurospermum			+													+		+	
Poa	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Polemonium			+						+						+	+		+	+
Polycnemum																			
Polygala														+		+			
Polygonatum		+	+													+			
Polygonum	+					+	+	+			+	+	+	+	+		+	+	+
Polypodium			+			+													
Populus		+	+			+			+		+					+		+	+
Potamogeton		+								+	+								
Potentilla	+	+	+		+	+	+	+	+			+	+	+	+	+		+	+
Potestiha						+													

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Prenanthes		+							+										
Primula																+			
Prunella						+													
Prunus						+													
Pseudocystopteris			+																
Ptarmica																+			
Pteridium		+	+		+											+			
Pterocypsela		+	+						+							+			
Ptilotrichum							+	+					+	+					
Puccinellia															+			+	
Pulsatilla						+	+							+		+			
Pyrola		+				+			+		+							+	
Pyrus					+											+			
Quercus		+	+		+	+			+		+					+			
Rabdosia		+	+						+							+			
Ranunculus		+	+	+			+		+				+		+	+		+	
Rhamnus		+	+													+			
Rhaponticum			+																
Rhodiola															+			+	+
Rhododendron		+				+			+		+					+		+	
Ribes		+	+						+		+		+			+		+	+
Robinia						+													
Roegneria						+									+				
Rosa		+	+			+			+		+					+		+	+

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Rubia		+	+													+			
Rubus		+	+	+	+				+				+			+		+	+
Rumex			+										+		+			+	
Sabina						+													
Sagittaria		+			+				+		+							+	
Salix		+	+	+		+		+	+	+	+		+	+	+	+		+	+
Salsola	+						+										+		
Salvia																			
Sambucus		+	+																+
Sanguisorba		+	+		+	+			+		+							+	+
Sanicula		+							+										+
Saposhnikovia								+						+					
Saussurea		+	+			+	+	+	+					+	+	+		+	
Saxifraga						+							+		+	+		+	+
Scabiosa			+				+												+
Schisandra			+		+				+										+
Schizachne		+							+										
Schizonepeta							+							+					
Scirpus					+						+								+
Scorzonera		+	+																+
Scrophularia			+																
Sedum			+		+								+					+	+
Selaginella													+						
Selene			+		+		+							+		+		+	+

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Senecio															+	+		+	
Serratula	+	+	+				+	+				+		+		+			
Seseli			+																
Setaria					+											+			
Sibbaldia																		+	
Sibbaldianthe							+					+		+				+	
Sisymbrium																			
Sium											+							+	
Smilacina																			+
Smilax			+																+
Solanum					+														+
Solidago		+	+						+										+
Sonchus					+														+
Sorbaria		+	+		+				+		+								+
Sorbus		+	+			+			+		+								+
Spiraea		+	+		+	+			+		+								+
Spodiopogon			+																+
Spuriopimpinella																			+
Stellaria			+		+	+								+	+	+		+	+
Stipa	+						+	+				+		+			+		
Swida		+				+			+		+								+
Synurus																			+
Tanacetum																			
Taraxacum			+		+	+			+						+	+		+	+

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Taxus		+			+	+										+			
Tephrosieris			+															+	
Thalictrum			+			+			+					+		+		+	
Thelypteris																+			
Thermopsis			+																
Thlaspi				+															
Thymus							+							+					+
Tilia		+	+		+	+			+		+					+			
Tofieldia																		+	
Torilis			+																
Tragopogon								+											
Trapa					+						+								
Trientalis																		+	
Trifolium			+						+					+		+		+	
Triglochin																			
Trigonella																	+		
Trinia																			
Trisetum		+			+				+						+			+	+
Triticum		+							+										
Trollius			+						+							+			
Truellum		+							+							+			
Tulipa																			
Turritis			+																
Typha		+			+						+								

Продолжение таблицы 2.

Растения	Травоядные																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Ulmus		+	+		+	+			+		+					+			
Urtica			+		+											+			
Vaccinium		+	+	+	+	+			+		+		+					+	+
Valeriana			+			+			+						+	+		+	
Ventenata																			
Veratrum		+	+			+			+							+		+	
Verbascum																			
Veronica			+													+		+	
Viburnum		+	+			+			+		+					+			
Vincetoxicum			+													+			
Viola			+			+										+		+	
Virginia																			
Viscum		+			+				+										
Vitis		+	+		+	+			+		+					+			
Weigela		+									+					+			
Woodsia			+																
Xanthium																+			
Zea		+			+				+										
Zostera		+	+																

цифр. Северный олень на юге Дальнего Востока: средняя плотность популяций – 1-2 особи на 1000 га (Дунишенко, Даренский, 2006), максимальная – 15 (Бромлей, Кучеренко, 1983). При образовании характерных для арктических районов массовых скоплений потребление растительности еще многократно увеличивается. Снежный баран: средняя плотность популяций – 0.19 особей на 1000 га (Дунишенко, Даренский, 2006), максимальная – 18 (Чернявский, 1984). Можно заключить, что в отсутствие истребления со стороны человека арктических крупных травоядных млекопитающих, они будут испытывать и могли испытывать прежде острый недостаток кормовой растительности, как это можно увидеть на примере стравливания тундровой растительности стадами домашних оленей и на примере деградации растительности под влиянием интродуцированных северных оленей на Командорских островах. Считается, что на о-ве Врангеля растительность сильно изменилась в первые годы после выпуска северных оленей в 20 в. (Стишов, 2004). В последние годы на севере Евразии может быть признана успешной интродукция овцебыка, рост популяций которого значителен (Данилкин, 2005; Груздев, Сипко, 2007 б; Шереметьев и др, 2014 б). Добавление еще одного потребителя в перспективе еще более увеличивает потребление растительности арктическими травоядными.

Все формации зоны бореальных лесов тоже характеризуются относительно небольшим количеством видов кормовых растений (Рисунок 3). Даже при относительно большом количестве кормовой фитомассы в некоторых формациях бореальных лесов значительная ее часть представлена хвоесодержащими побегами и/или мхами, которые хотя и относятся к кормовым объектам, но ни у каких видов крупных травоядных млекопитающих не входят в список элективных трофических ресурсов. Существенной отличительной чертой формаций зоны неморальных лесов является видовое разнообразие растений, в том числе присутствие таких южных элементов флоры как монгольский дуб, корейская сосна, лещины и др., средняя масса урожая плодов, которых может в несколько раз превышать общую массу побегов всех поедаемых парнокопытными видов растений (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006). Видовое разнообразие кормовых растений в этих формациях тоже обычно существенно выше (Рисунок 3). Даже если суммарная

масса кормовых растений в некоторых формациях зоны неморальных лесов меньше, чем в формациях других зон, в качественном отношении кормовые условия для крупных травоядных млекопитающих в неморальных лесах на много лучше, поскольку многие растения характеризуются значительно меньшей долей структурных углеводов и кремния. Однако только при средней современной плотности популяций лесных травоядных, которая должна быть оценена как очень низкая по сравнению с известными цифрами, можно предполагать, что запас кормовой растительности достаточен для поддержания их популяций у большинства видов (Шереметьев, Прокопенко, 2006). Из них уже на этом уровне следует исключить пятнистого оленя, плотность популяций которого может превышать 214 особей в пересчете на 1000 га по данным В.Е. Присяжнюка (1981), когда расчетное годовое потребление кормовой растительности только этим видом может более чем в 1,5 раза превышать ее прирост (Шереметьев, Прокопенко, 2005). Основываясь на том, что значительная часть популяции пятнистого оленя долгое время находится в условиях охраны, можно заключить, что в отсутствие истребления других крупных травоядных млекопитающих их популяции способны достигать не меньшего уровня потребления кормовой растительности. Различия между средней и максимально известной по литературным данным у многих из них многократны. Несколько сопоставимых примеров средней и максимально известной плотности популяций парнокопытных в лесных местообитаниях на юге дальнего Востока: кабан – 3.0.7 и 12 особей на 1000 га, кабарга – 0,1 и до 20 особей на 1000 га, косуля – 3 и до 150 особей на 1000 га, благородный олень – 2,4 до 30 особей на 1000 га (Бромлей, Кучеренко, 1983; Дунишенко, Даренский, 2006). Плотность популяций горала по материалам учетов в Лазовском заповеднике находится в пределах 77.3-120 особей в пересчете на 1000 га (Бромлей, 1963). Это дополнительно еще до 93 тон на 1000 га потребления кормовой растительности в год (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006). Суммарное годовое потребление растительности в отсутствие ограничения их роста со стороны человека не может быть меньше ее прироста. Луговые травяные и травяно-кустарниковые формации являются производными бореальных и неморальных лесов и в классификации растительных формаций должны быть отнесены к соответствующим им типам (Куренцова, 1973; Мильков, Гвоздецкий, 1975; Шереметьев и др., 2012). Поэтому

заклучение о количестве кормовой растительности лесных местообитаний можно отнести к соответствующим подразделениям луговой растительности. Более того и число видов и количество фитомассы в местообитаниях с неморальной и болеальной луговой растительностью меньше чем во многих аналогичных типах лесных ассоциаций (Рисунок 3).

Несмотря на то, что значительное влияние перепромысла снижает количество потребляемой кормовой растительности в целом, перепромысел нельзя рассматривать в качестве фактора, уменьшающего или исключющего недостаток трофических ресурсов травоядных. При перепромысле, может быть, недостаток ресурсов становится еще более острым, т.к. доступными остаются только ресурсы на участках *свободного от хищника пространства* (Jeffries, Lawton, 1984), тогда как на остальных просто нет смысла делать их количественные оценки.

Обобщенная по видам крупных травоядных млекопитающих Дальнего Востока детализация видового разнообразия кормовых растений и обеспеченности кормом представлена в таблице 3.

Как и арктическая, растительность степей характеризуется меньшей надземной фитомассой, чем лесная в целом (Мильков, Гвоздецкий, 1975; Шереметьев, Прокопенко, 2005; Шереметьев и др., 2014аб) и растительность неморальных лесов в особенности (Рисунок 3). Детальная количественная характеристика кормовых условий основных типов местообитаний степных крупных травоядных млекопитающих опирается на данные по их трофической избирательности. Дискриминируемые являются 56-79% ресурсных наименований, элективных – до 38%, а нейтральными – 4-11.3%. Из-за малой доли нейтральных ресурсов в трофических спектрах степных травоядных доля элективных ресурсов монотонно уменьшается с увеличением доли дискриминируемых (Рисунок 4).

Известно, что травоядные монгольской степи используют сообща много кормовых ресурсов (Yoshihara et al., 2008; Шереметьев и др., 2014а), но возможна дифференциация ниш по соотношению долей ресурсных наименований в диетах. Эту дифференциацию можно признать неслучайной, если она касается не единичных ресурсов, а проявляется в виде тенденции.

Таблица 3. Средняя масса (т/1000 га над чертой) и число видов (под чертой) кормовых растений парнокопытных Дальнего Востока в местообитаниях, ассоциированных с основными типами растительности

Типы местообитаний	Травоядные								
	Кабан	Кабарга	Косуля	Пятнистый олень	Благородный олень	Лось	Северный олень	Амурский горал	Снежный баран
Тундра	<u>269</u> 8	<u>248</u> 9	<u>818</u> 13	<u>170</u> 10	<u>406</u> 13	<u>402</u> 14	<u>760</u> 15	<u>156</u> 10	<u>812</u> 15
Стланик	<u>2168</u> 4	<u>347</u> 5	<u>347</u> 7	<u>2010</u> 7	<u>2353</u> 9	<u>2353</u> 8	<u>227</u> 4	<u>2292</u> 13	<u>2233</u> 5
Лесотундра	<u>579</u> 8	<u>1258</u> 12	<u>1292</u> 18	<u>130</u> 13	<u>992</u> 18	<u>1007</u> 19	<u>1266</u> 15	<u>641</u> 15	<u>1340</u> 17
Сосняк	<u>16</u> 9	<u>413</u> 10	<u>523</u> 20	<u>10</u> 22	<u>523</u> 22	<u>418</u> 15	<u>19</u> 15	<u>119</u> 27	<u>112</u> 11
Лиственнично-сосновый лес	<u>8</u> 10	<u>47</u> 13	<u>85</u> 24	<u>40</u> 28	<u>86</u> 27	<u>50</u> 18	<u>16</u> 16	<u>78</u> 25	<u>52</u> 17
Лиственнично-березовый лес	<u>153</u> 9	<u>178</u> 15,5	<u>238</u> 21,5	<u>144</u> 16,5	<u>238</u> 20,5	<u>225</u> 17,5	<u>235</u> 22,5	<u>185</u> 14,5	<u>162</u> 14
Лиственничник	<u>148</u> 5,5	<u>273</u> 11,5	<u>295</u> 11,5	<u>104</u> 8	<u>205</u> 11	<u>245</u> 12,5	<u>475</u> 14,5	<u>116</u> 7	<u>342</u> 11,5
Елово-пихтовый лес	<u>60</u> 14	<u>427</u> 13,3	<u>478</u> 26,8	<u>97</u> 23,8	<u>96</u> 26,8	<u>98</u> 19	<u>449</u> 16,5	<u>56</u> 20,3	<u>420</u> 11,8
Кедрово-широколиственный лес	<u>547</u> 20,5	<u>483</u> 11,7	<u>547</u> 35,7	<u>652</u> 40,5	<u>612</u> 35	<u>516</u> 20,7	<u>429</u> 12,7	<u>594</u> 36,5	<u>404</u> 8,2
Дубняк	<u>2081</u> 17,6	<u>1961</u> 9	<u>2142</u> 31	<u>2194</u> 52,6	<u>2132</u> 28,4	<u>2003</u> 13,9	<u>1959</u> 11,7	<u>2181</u> 49,4	<u>1961</u> 9,9
Осинник с липой	<u>554</u> 28	<u>188</u> 13	<u>352</u> 38	<u>659</u> 58	<u>603</u> 38	<u>565</u> 19	<u>185</u> 14	<u>375</u> 51	<u>190</u> 14
Осинник с дубом	<u>931</u> 20	<u>892</u> 18	<u>989</u> 42	<u>1067</u> 65	<u>980</u> 37	<u>911</u> 22	<u>888</u> 16	<u>1026</u> 55	<u>897</u> 16
Неморальный луг	<u>191</u> 7,8	<u>122</u> 6,2	<u>279</u> 17,6	<u>365</u> 39	<u>223</u> 17	<u>186</u> 8,1	<u>142</u> 9,1	<u>330</u> 32,9	<u>99</u> 8,9
Бореальный луг	<u>365</u> 6,5	<u>249</u> 7,5	<u>428</u> 16,5	<u>449</u> 20,5	<u>420</u> 15,5	<u>378</u> 9,5	<u>393</u> 13,5	<u>364</u> 14	<u>337</u> 7

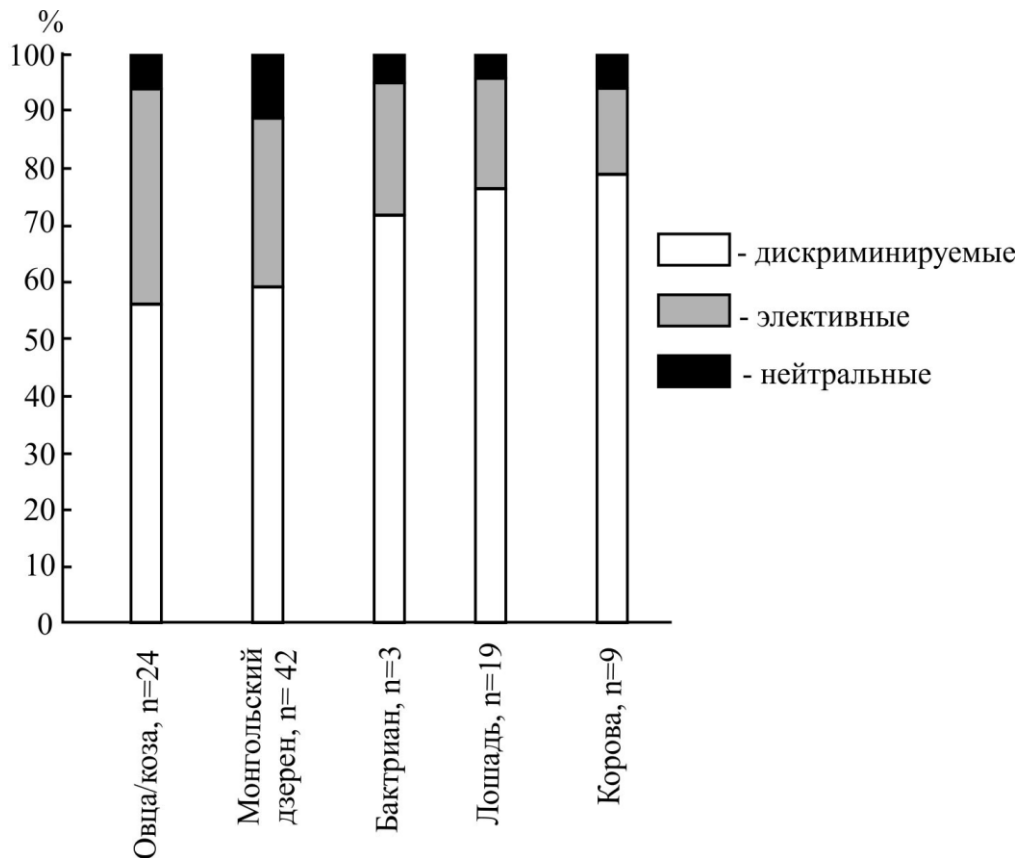


Рисунок 4 – Доля ресурсных наименований, распределенных по категориям избирательности, в трофических спектрах степных крупных травоядных млекопитающих (n – число кормовых проб) (по И.С. Шереметьеву с соавт. (2017а).

Тогда значительное число элективных ресурсов у одних травоядных должны быть дискриминируемыми у других. Однако корреляционная матрица, напротив, имеет шахматное распределение положительных и отрицательных коэффициентов Пирсона (Таблица 4), показывая, что травоядные очень сходны в элективности и дискриминации ресурсов.

Несмотря на то, что только два степных вида (монгольский дзерен и сайга) полностью свободны в выборе типов местообитаний, а возможность выбора у остальных (коза, овца, корова, лошадь, бактриан) в различной мере определяется человеком и варьирует от полувольного содержания (лошади) до выпаса под контролем (овца и коза) и на привязи (бактриан), можно однозначно заключить, что пространственное распределение степных крупных травоядных

млекопитающих зависит от распределения растительности в условиях выраженного недостатка количества кормовой фитомассы (Шереметьев и др., 2014а, 2017а). Этот недостаток усугубляется ее низким качеством в течение большей части года (Абатуров и др., 2005; Абатуров и др., 2015).

Таблица 4. Корреляция ресурсных наименований травоядных по индексу избирательности (*E*)

		Дискриминируемые ресурсы					Элективные ресурсы				
		1. Монгольский дзерен	2. Овца/коза	3. Лошадь	4. Корова	5. Бактриан	1. Монгольский дзерен	2. Овца/коза	3. Лошадь	4. Корова	5. Бактриан
Дискриминируемые ресурсы	1	1,00	0,45	0,56	0,45	0,17	-0,57	-0,37	-0,29	-0,32	-0,21
	2	0,45	1,00	0,54	0,33	0,63	-0,40	-0,58	-0,29	-0,25	-0,24
	3	0,56	0,54	1,00	0,50	0,36	-0,56	-0,41	-0,62	-0,39	-0,25
	4	0,45	0,33	0,50	1,00	0,36	-0,48	-0,35	-0,30	-0,43	-0,17
	5	0,17	0,63	0,36	0,36	1,00	-0,28	-0,42	-0,21	-0,27	-0,25
Элективные ресурсы	1	-0,57	-0,40	-0,56	-0,48	-0,28	1,00	0,41	0,47	0,46	0,19
	2	-0,37	-0,58	-0,41	-0,35	-0,42	0,41	1,00	0,40	0,31	0,30
	3	-0,29	-0,29	-0,62	-0,30	-0,21	0,47	0,40	1,00	0,67	0,27
	4	-0,32	-0,25	-0,39	-0,43	-0,27	0,46	0,31	0,67	1,00	0,43
	5	-0,21	-0,24	-0,25	-0,17	-0,25	0,19	0,30	0,27	0,43	1,00

* выделенные значения – при $p < 0.05$

Многочисленные и разнообразные примеры пастбищной дигрессии растительности в местообитаниях арктических, степных и лесных крупных травоядных млекопитающих подтверждают заключение о том, что недостаток кормовой фитомассы на всей территории исследования является одним из

факторов ограничения роста их популяций и, таким образом, одной из необходимых предпосылок значительной роли трофической конкуренции в организации их сообществ (Шереметьев и др., 2011). Это ограничение может происходить задолго до достижения популяциями предела трофической емкости среды обитания из-за различий по избирательности кормовых растений (Шереметьев, Прокопенко, 2006, 2006; Шереметьев и др., 2017а; Розенфельд и др., 2017а).

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

Влияние антропогенной трансформации, с одной стороны, представляет самостоятельную проблему в изучении изменчивости количественных характеристик кормовой растительности, с другой – иллюстрацию механизма связи между соотношением травоядных по запасам кормовой растительности и их соотношением по размеру популяций в местах обитания, а так же как изменение первого под влиянием внешних факторов способно изменить второе. Это является ключевым моментом в анализе влияния внешних факторов на структуру сообществ травоядных в реконструкции истории их формирования. Технический прогресс всегда сопровождается антропогенными нарушениями среды обитания животных и, в конечном итоге, самого человека. С одной стороны, это вызывает тревожную необходимость исследования механизмов воздействия трансформирующих факторов (Bailey et al., 1996; Focardi et al., 1996; Fortin et al., 2003), а с другой – обеспечивает почти экспериментальными данными в виде хронологической последовательности стадий нарушений растительности местообитаний и соответствующей последовательности изменений структуры сообществ травоядных.

Антропогенное влияние на растительность проявляется в основном в виде рубок и пожаров. В этом разделе резюмированы результаты исследования изменений видового разнообразия и биомассы растений, включенных в трофические спектры жвачных юга Дальнего Востока России (Sheremet'ev et al., 2009). В качестве объекта исследования выбраны дубовые леса, широко распространенные не только на российской части дальнего Востока, но и в Корее и

Северо-Восточном Китае (Куренцова, 1973; Добрынин, 2000). С этими лесами в наибольшей степени ассоциированы косуля, пятнистый и благородный олень.

Выделено три стадии нарушений: 1 – с частичным сохранением основных элементов древостоя; 2 – без сохранения основных элементов древостоя; 3 – без сохранения древесного яруса.

Анализ динамики числа видов растений в процессе увеличения антропогенной нагрузки показал ее нелинейность и существенные различия у изученных видов травоядных (Sheremet'ev et al., 2009; Шереметьев и др., 2012). При умеренном уровне нарушений, не приводящих к деградации древесной растительности можно отметить даже рост числа кормовых растений в некоторых типах местообитаний, в особенности включенных в диету пятнистого оленя, а в дубовых лесах этот рост характерен для всех видов жвачных и для всех категорий избирательности (Шереметьев, 2009а,б). Очевидно, что это усиливает различия сосуществующих травоядных по числу кормовых растений, что выражается в усилении конкурентного неравенства: пятнистый олень получает еще больше преимуществ, чем там, где растительность не была подвержена рубкам и выжиганиям (Рисунок 5).

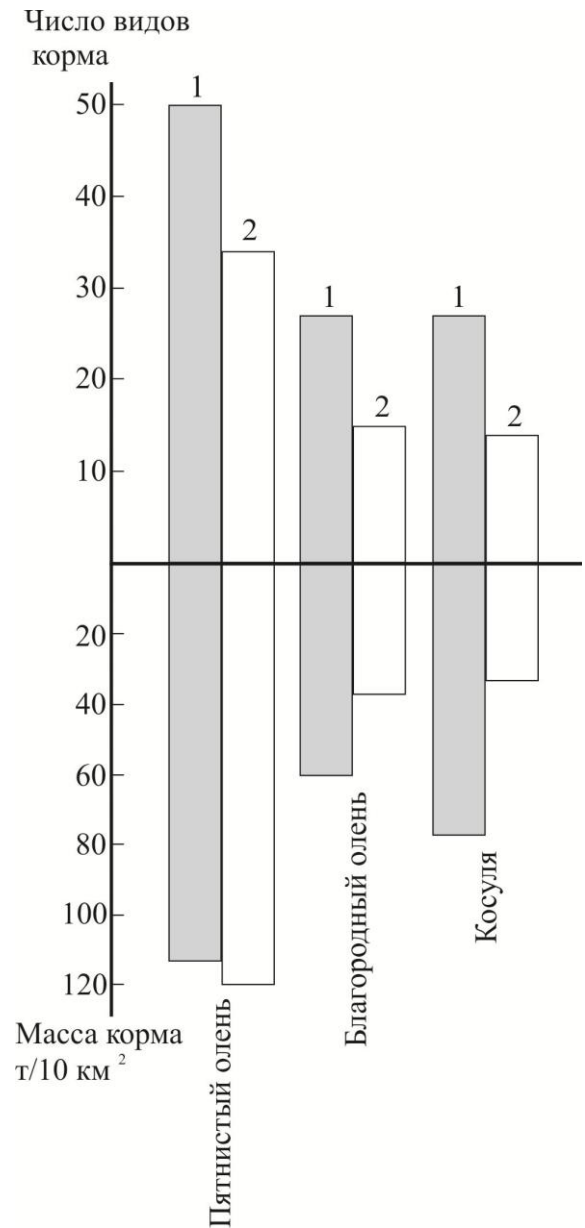


Рисунок 5 – Число видов и масса (т/10 км²) кормовых растений косули, пятнистого и благородного оленей в местообитаниях с естественной (1) и нарушенной растительностью (по I. Sheremet'ev et al. (2009) и И.С. Шереметьеву с соавт. (2012).

Становится понятной вероятная причина сравнительно небольшой плотности популяций пятнистого оленя в ненарушенных кедровых лесах и, одновременно, большей выравненности сообществ этих жвачных.

В целом, в ходе антропогенных нарушений, вне зависимости от того, инициированы они вырубками или огнем, разнообразие растительности сильно возрастает за счет инвазии новых видов, с избытком перекрывающей потери исходного разнообразия. Вероятно, многие из новых видов по мере поступления данных могут быть включены в диеты травоядных, особенно имеющих, как пятнистый олень, широкие кормовые спектры и характеризующихся экологической пластичностью. Поскольку аналогичные результаты получены по антропогенной изменчивости биомассы и продуктивности растений, включенных в диеты этих травоядных, то можно заключить, что не особенно интенсивные рубки и пожары улучшают в качественном и количественном отношении кормовую растительность. Поскольку это происходит по-разному в отношении трофических спектров сосуществующих травоядных, то увеличивается и их конкурентное неравенство в использовании растительности, приводящее к ускорению роста популяций сильнейших трофических конкурентов (Шереметьев, 2009а,б; Sheremet'ev et al., 2009; Sheremetyev, 2010; Шереметьев и др., 2011, 2012).

ГЛАВА 4. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СООБЩЕСТВ ТРАВояДНЫХ

4.1. Крупные травоядные млекопитающие

Разнообразие характеристик крупных травоядных млекопитающих очень велико. В этом разделе суммированы только те, что имеют непосредственную связь с условиями обитания и распределением видов по ландшафтным типам сообществ. Отдельно обобщены для основных систематических групп травоядных морфофизиологические особенности, лежащие в основе использования трофических ресурсов. Данные по истории изменения ареалов в позднем плейстоцене и голоцене также приведены отдельно. Это единственная характеристика ареалов вымерших и одомашненных видов. Для остальных в этом разделе на основе литературных данных охарактеризованы современные ареалы и плотность популяций, величины которой, вероятно, следует понимать как порядковые, и, с использованием собственных наблюдений, данные по образу жизни и краткие сведения по питанию. Подробная характеристика трофических спектров крупных травоядных млекопитающих приведена в таблице 2.

В анализе ландшафтного распределения, прежде всего, требуется определить специфику условий обитания, существующих в основных типах ландшафтов. В аспекте выяснения закономерностей организации сообществ крупных травоядных млекопитающих Северной Азии важно представлять различия условий между двумя основными типами – в лесных и открытых ландшафтах.

Ошибочно полагать, что даже при хорошо изученном выборе местообитаний у многих видов можно легко определить все варианты локальных сообществ в пределах этих ландшафтных типов. Немногие крупные травоядные млекопитающие связаны только с одним ландшафтным типом и их можно признать индикаторами его условий или типичными для этого типа ландшафта сообществ. В действительности единственным типичным представителем тундровых сообществ является реинтродуцированный в Евразии овцебык, тогда как северный олень и снежный баран используют не только тундровые, но и

лесные местообитания (Данилкин, 1999, 2005). Монгольский дзерен и сайга завершают список типичных представителей открытых ландшафтов среди современных крупных травоядных млекопитающих Северной Азии (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2005; Шереметьев и др., 2014 а). Одомашненные коза, овца, корова, лошадь и бактриан доминируют по численности в степных сообществах. Однако практика скотоводства показывает, что, по крайней мере, первые четыре способны обитать и в лесу и в лесостепи, и в действительности неизвестно, с какими ландшафтами они могли быть связаны в отсутствие человека, в т.ч. до одомашнивания. Кабан, кабарга, сибирская косуля, пятнистый и благородный олени, лось и амурский горал известны в настоящее время в основном как связанные с лесными ландшафтами виды, но из них нелесные типы местообитаний отсутствуют только у кабарги (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999, 2005). Чем это обусловлено и какие типы местообитаний эти виды использовали до усиления активности человека – тоже неизвестно. Типы местообитаний вымерших крупных травоядных млекопитающих Северной Азии (мамонт, ленская лошадь и первобытный бизон) до настоящего времени остаются предметом интенсивных исследований палеоэкологов (Украинцева, 2002; Тихонов, 2005; Боескоров, 2012; Боескоров и др., 2016). Таким образом, характеристика связи большинства крупных травоядных млекопитающих с типами ландшафтов, так же как и основанная на ней оценка влияния климатогенных ландшафтных изменений на их сообщества, нуждается в стандартизованном комплексном анализе морфофизиологических, поведенческих и экологических характеристик всех включенных в него видов.

Специфика суммированных в Главе 2 условий обитания в открытых ландшафтах характеризует типичный для степи вид крупных травоядных млекопитающих минимальной потребностью в воде, малой опорной площадью конечностей, способностью к продолжительному скоростному бегу, хорошим зрением, стадным образом жизни и номадизмом. Еще одна характерная черта степного травоядного это малоизбирательное питание (грэйзинг), которое в сравнительном аспекте проанализировано в следующем разделе и которое определяет еще одну оптимальную для степных травоядных черту – относительно небольшой размер тела (Clauss et al., 2003, 2008). Типичный тундровый вид должен

характеризоваться сходным образом за исключением адаптации не к недостатку воды, а к холоду, например, при крупном размере тела. Типичный лесной вид характеризуется приспособлениями к непродолжительному прыжково-скоростному бегу, относительно большой опорной площадью конечностей, избирательным питанием (браузинг) и другими, в основном, противоположными степным видам характеристиками. Компенсация одних характеристик другими предполагает множество вариантов степени ассоциации крупных травоядных млекопитающих с основными типами ландшафтов в Северной Азии, при котором распределение видов по типам сообществ требует независимого комплексного анализа на основе количественных методов. Помимо характеристик, имеющих отношение к перечисленным выше пунктам, здесь приводятся данные по ареалу, типам местообитаний, плотности популяций современных неодомашенных видов.

Кабан

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. На территории исследования у самцов кабанов длина тела в среднем 171 см, у самок 149 см, высота в холке – 93 и 86 см соответственно; длина уха – 12 см, длина стопы – до 48 см, а длина следа – до 15 см (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 2002; Следы животных, 2016). Высота в холке больше, чем в крестце. Профиль тела взрослых клиновидный и более массивный спереди с головой, составляющей около трети. Строение тела соответствует скоростному бегу (Гамбарян, 1972). Слух и обоняние у кабанов обычно характеризуются как хорошо развитые, зрение – как слабое (Гептнер и др., 1961; Бромлей, 1964; Бромлей Кучеренко, 1983; Данилкин, 2002).

Ареал. На север в Европе кабан достигает скандинавского полуострова, а в Азии озера Байкал. В Африке ареал включает северо-западное побережье до южной Мавритании и, уже в исторический период, Египет, по некоторым данным Судан и множество островов. В Юго-Восточной Азии обитает в новой Гвинее, на о-ве Шри-Ланка, Андаманских, Зондских, Соломоновых и Никобарских островах, о-вах Бисмарка, Ару, Кай Суматра, Ява, Тайвань, Хайнань, на многих Японских островах (кроме Хоккайдо). В России населяет практически всю Европейскую часть, в Азиатской части ареал тянется полосой вдоль южной границы. На Дальнем Востоке кабан распространен в Приморском крае, ЕАО, на юге Хабаровского края

и Амурской области. Отсутствует в южной части Зейско-Бурейнской равнины, на Суифуно-Ханкайской и на Средне-Амурской низменности к западу от г. Комсомольск-на-Амуре. Акклиматизирован в Австралии, Северной и Южной Америке и, вероятно в древности, на островах Малайского архипелага. В одомашненном состоянии содержится во всем мире (Гептнер и др., 1961; Бромлей, 1964; Бромлей Кучеренко, 1983; Wilson, Reeder, 1993; Данилкин, 2002).

Местообитания. Кабан не специализирован в использовании местообитаний. Если характеристику типов местообитаний кабана ограничить только типом фитоценоза, то и тогда список типов его местообитаний будет по величине равен или почти равен списку типов фитоценозов, которые могут быть описаны в любом районе ареала кабана. Не всегда возможно точно определить какой фактор является решающим в выборе местообитания в определенное время года и суток. На первом по значению месте, очевидно, стоят климатические условия: толщина снежного покрова зимой и увлажнение летом (Данилкин, 2002). Взрослые особи не способны компенсировать с кормом энергетические потери при передвижении по снегу глубиной 60 см и передвижения становятся очень ограниченными, а у сеголеток этот порог равен приблизительно 30 см. Сколько суток кабаны способны выжить в таких условиях и способны ли они пережить в этом типе местообитания этот критический период зависит скорее от имевшихся у них жировых запасов, чем от количества корма (Формозов, 1946; Бромлей, 1964; Бромлей, Кучеренко, 1983). Аналогичное ограничение, в особенности в аридных районах, накладывает недостаток воды, доступной, в том числе, и в виде корма (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2002). Когда этих ограничений нет, распределение особей кабана в пространстве и выбор местообитаний, в том числе, подчиняются общей экологической закономерности: интенсивность использования территорий или типов местообитаний увеличивается с уменьшением материально-энергетических затрат (Бигон и др., 1989). В зависимости от этого соотношения среди предпочитаемых типов местообитаний могут оказаться очень не сходные: леса с любым составом древесных пород, поля с неубранными культурными растениями и сады, тростниковые и кустарниковые заросли, болота, альпийские луга, степи и полупустыни. Часто кабан использует не один, а комплекс типов местообитаний, например, кормясь на полях, а отдыхая в лесу (Данилкин, 2002).

Кроме этого, значительным может быть влияние отдельных, за недостатком данных признаваемых «случайными», факторов. Например, по нашим наблюдениям в Приморье сильно истощенные кабаны вместо того, чтобы, как обычно, питаться лежащими в снегу шишками кедра корейского, совершали ежедневные многокилометровые переходы из считающегося оптимальным кедрово-широколиственного леса (Бромлей, Кучеренко, 1983; Антонов, 1999) в долинный лиственничник с глубоким снегом, где питались замерзшими зелеными стеблями вейника. Такой генерализм делает возможным только стационарную оценку использования местообитаний, данные по которой можно экстраполировать не более, чем на региональном уровне (Шереметьев и др., 2014в). Анализ региональных списков типов местообитаний, включающих «кедрово-лиственничные леса, подножья склонов, увалы» или «лиственничные леса, долины рек, ручьев» (Данилкин, 2002), показывает, что даже на региональном уровне еще требуется много усилий, чтобы для начала упорядочить категориальное распределение типов местообитаний (Шереметьев и др., 2014в, 2016).

Плотность популяций. Пластичность в использовании местообитаний, мобильность и изменчивость социальной структуры популяции у кабана лишают статистику оценок плотности популяции биологического смысла. Эти трудности оценок хорошо известны специалистам по мобильным видам, например, по монгольскому дзерену (Кирилук, 2007). С точки зрения экологии сообществ наибольший интерес в оценке плотности популяций представляет определить число особей на единицу площади местообитаний с определенными характеристиками ресурсного пространства. В этой связи констатация цифр, высчитанных для регионов (от 0,1 до 25 особей на 10 км² на территории СССР в течение второй половины 20 в.), характеризует скорее качество охранных мер, чем запас ресурсов, которые кабан может использовать. Данные по заповедникам, если допустить, что охранный режим соблюдается в них одинаково хорошо, дают более наглядное представление о том, какой уровень плотности популяций может быть обеспечен ресурсами среды (до 150 особей на 10 км²). Однако и эти цифры получены усреднением данных с территорий, где кабанов гораздо больше (400-800 особей на 10 км²) и, где их совсем нет. Такие локальные скопления особей считаются временными. Однако, можно сказать, что популяция кабана в любом

регионе это сеть постоянно появляющихся и исчезающих, сливающихся и разбивающихся локальных субпопуляционных парцелл, которые только на короткое время могут быть присвоены учетчиком определенной им же учетной площадке (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 2002; Дунишенко, Даренский, 2006). Не вполне ясно, в какой степени можно доверять расчетам региональной и общей численности кабана на основании данных локальных учетов, в том числе и тех, что оценивают непосредственно плотность популяций. В аспекте главной цели работы наибольший интерес представляет верхний предел и необыкновенная для крупных травоядных вариабельность плотности популяций кабана.

Образ жизни. Много перемещений. Этому способствует неравномерность распределения особей в пространстве: даже очень не большие группы и одиночные особи используют трофические ресурсы с такой интенсивностью, что ничего другого как покидать кормовые пятна по мере их истощения не остается. Одно исключение составляет период рождения потомства, когда самка, хоть и не долго, привязана к построенному ей гнезду. Второе исключение это период зимнего кризиса, когда толщина снега увеличивается настолько, что стадо не может покинуть территорию, ограниченную его тропами. Интенсивность перемещений, суточный цикл активности и стадность зависят от сезона, состояния кормовой базы, беспокойства и пр. Суточный цикл, видимо, однофазный (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 2002). Обычно, в сильные морозы кабаны после восхода неактивны до потепления в первой половине дня, а затем кормодобывание продолжается до глубокой ночи. Основа стада это самка, отделившаяся от своего стада перед родами, и ее новое потомство. Позже к ним могут присоединиться взрослые из прошлогоднего потомства уже со своими выводками. Вероятно, любое стадо кабанов, может быть за исключением очень крупных, основано на родственных связях, по крайней мере, самок. Это предполагает какую-то процедуру «узнавания» самками друг друга. Взрослые самцы держатся на периферии стада или в одиночестве. В период гона самцы стараются влиться в стадо, конфликтуют и досаждают самкам. Как всегда при групповом образе жизни, существует определенная иерархия не только среди самок, но и среди самцов. У самок главенство определяется, прежде всего, возрастом: самка возглавляет своё потомство текущего года и позже присоединившееся потомство прежних лет. У

самцов – победой в конфликтах. Гон заметен по крикам раздраженных самок и проходит, в основном, с конца ноября до середины декабря. Массовый опрос в апреле. Самка к родам делает небольшое углубление в земле, накрывает его сорванными ветвями и в этом гнезде остаются новорожденные. Новорожденных от 2 до 9, что вместе с вариабельной численностью характеризует кабана как г-стратега в г-К-континууме среди парнокопытных. С августа они питаются самостоятельно. При хорошем питании рожденные весной самки участвуют в гоне текущего года. Это подтверждается наличием эмбрионов весной у самок, родившихся в прошлом году (Данилкин, 2002; Бромлей, 1964; Бромлей Кучеренко, 1983; Шереметьев, Прокопенко, 2005).

Питание. Не смотря на питание преимущественно растительной пищей, кабан всеяден. Корма животного происхождения часто имеют значение для выживания, поедаются охотно и всегда. Это, прежде всего, всевозможная падаль. Весной кабан поедает затаившийся молодняк оленей, летом беспозвоночных, отнерестившуюся рыбу, амфибий, грызунов, яйца и птенцов. При зимнем истощении кабан как хищник может нападать на собственный молодняк, других животных и человека. Растительные корма кабана сравнительно мало разнообразны: на Дальнем Востоке известно 104 вида кормовых растений летом и 40 зимой. Основные потребности обеспечиваются несколькими видами кормов. В вегетационный период большое значение имеют зеленые части растений (до 75%), особенно весной, и подземные. С осени, наоборот, желуди и кедровые орехи, меньше плоды маньчжурского ореха и лещины. Значительные урожаи плодов у этих кормовых растений случаются не ежегодно, так что у них бывают совпадающие неурожайные годы, когда кабан терпит настоящее бедствие зимой. В эти периоды кабан использует заросли хвоща зимующего, которые, напротив, представляют хоть и малоценный по сравнению с желудями и орехами вид корма, но всегда в большом количестве. Заросли хвоща зимующего образуют густой сплошной покров в нижнем ярусе сильно затененных долин и нижних частей склонов. Участки таких зарослей распределены на территории восточной части ареала кабана не равномерно и с тенденцией увеличения их числа и размеров к северу. Интенсивность этих миграций уменьшается с увеличением величины урожая желудей и орехов кедра (Антонов, 1999) и кабаны могут совсем не

покидать район, где они обитали летом, или, напротив, еще до зимы почти полностью покинуть обширные территории и переместиться в зону урожая этих кормов, например с восточного макросклона хребта Сихотэ-Алинь на западный или наоборот. Как при этом кабан определяет, где находятся эти урожайные зоны, в русле общепринятых биологических понятий определить не возможно. Как и многие другие, кабан в питании проявляет тенденцию к синантропизации: посещает поля с соей, овсом, картофелем и др. культурными растениями. Если бы не преследование, то кабаны могли бы стать настоящим бедствием полей. Из всех парнокопытных кабан по трофическому спектру, равно как и по морфофизиологическим особенностям и выбору местообитаний, демонстрирует наименьшую специализацию к питанию зелеными частями растений. Взрослый кабан в сутки потребляет до 12 кг, подсвинок - до 8,57 кг, поросенок - до 3,42 кг (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006).

Кабарга

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. У самцов кабарги длина тела в среднем 83,1 см, у самок 88,8 см, высота в холке – 60,2 и 60,3 см, длина уха – 9,8 и 10,3 см соответственно; длина стопы – до 31,5 см, а длина следа – до 7,3 см (Бромлей, Кучеренко, 1983; Приходько, 2003; Следы животных, 2016). Развитость боковых пальцев с нормальным скелетом фаланг позволяет кабарге успешно лазить по скалам, крутым склонам и даже наклонным деревьям, снижает опорную нагрузку, облегчая передвижение по глубокому снегу. Телосложение легкое. Задние конечности непропорционально длинные, и вся задняя половина тела на много массивнее передней, а спина выглядит сильно изогнутой. Все эти особенности соответствуют прыжково-скоростному типу бега (Гамбарян, 1972). Из органов чувств следует признать наиболее развитым слух (Флеров, 1952; Гептнер и др., 1961; Бромлей Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Зайцев, 1991, 2006; Шереметьев, Прокопенко, 2005).

Ареал. Ареал включает Восточную Сибирь и Дальний Восток (в т.ч. о-в Сахалин), где двумя языками проникает за полярный круг, Казахстан, север Монголии, Северо-восточный Китай и Корею (Павлинов и др., 2002; Приходько, 2003).

Местообитания. Атрибутом местообитаний кабарги в отличие от многих

других парнокопытных считается наличие убежищ не только от хищников, но и от обильного снега (Зайцев, 1991, 2006; Приходько, 2003). В связи с этим наиболее предпочитаемыми являются горные ландшафты, особенно со скальными обнажениями, где много участков с быстро стаивающим или выдуваемым снегом. Этот вид может обитать не только в лиственничных и елово-пихтовых лесах и на гольцах, где много лишайников, но и в кедрово-широколиственных, дубовых и других лесах (Бромлей Кучеренко, 1983).

Плотность популяций. По данным по Хабаровскому краю плотность популяций кабарги в среднем составляет: кедрово-широколиственные леса 2,03 особей/10 кв. км, дубовые леса - 0,1, полидоминантные широколиственные леса - 0,1, кедрово-еловые леса - 3,26, мелколиственные леса - 0,26, елово-пихтовые леса - 3,62, лиственничные леса - 0,32, гольцы и россыпи - 0,61 особей/10 кв. км (Дунишенко, Даренский, 2006). В елово-пихтовых зеленомошных лесах плотность популяций может достигать приблизительно 30-40 особей/10 кв. км, в горных лиственничниках до 8 особей/10 кв. км (Бромлей Кучеренко, 1983).

Образ жизни. Кабарга оседла. Участок имеют как самки, так и самцы. Площадь участка самцов составляет несколько десятков гектар, которые они его метят и защищают от соперников (Зайцев, 1991, 2006). Контакты между самками редки. Группы не образуют. Во время гона самец не более чем на несколько суток образует пары по очереди с теми самками, которые живут в пределах его участка, но можно встретить и группы из 4-5 особей. Самец может образовывать временные пары с самками в течение всего года. Образ жизни в основном ночной и сумеречный с однофазной суточной активностью (Бромлей Кучеренко, 1983; Зайцев, 1991, 2006; Приходько, 2003). Массовый отел у кабарги на юге Дальнего Востока начинается в конце апреля, на севере заканчивается в конце мая, а в районах Охотского побережья в начале июня. Лактация продолжается до конца августа. Самостоятельность молодые начинают приобретать с осени до весны следующего года. Половая зрелость у кабарги наступает в возрасте 16 месяцев, то есть в августе следующего года. Хотя, считается, что половое созревание у самок происходит на первом году жизни в 8-9 месяцев, что вполне вероятно, но, учитывая сроки наступления гона, они все равно должны оставаться непокрыты в течение первого года. На юге Дальнего Востока у 70 % самок рождается 2

кабаржонка, а у 30 % - 1. С сентября молодые переходят к самостоятельному питанию. Гон в ноябре-декабре (Гептнер и др., 1961; Бромлей Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Зайцев, 1991, 2006; Приходько, 2003; 2004; Шереметьев, Прокопенко, 2005).

Питание. Диета летом включает всего 48 видов растений, зимой – 43. Основа питания в зимний период – эпифитные лишайники, которые составляют по одним данным до 70%, по другим – 99,9% корма (Бромлей Кучеренко, 1983; Зайцев, 1991). Лишайники опадают при сильном ветре и снегопадах, а также доступны на наклонных стволах хвойных деревьев. В вегетационный период большое значение в питании приобретают высшие растения. Одна взрослая особь в сутки поедает 0,8 кг корма. Зимой неполовозрелые особи едят приблизительно на 30% меньше взрослых (Гептнер и др., 1961; Бромлей Кучеренко, 1983; Зайцев, 1991, 2006; Приходько, 2003; Шереметьев, Прокопенко, 2005) .

Сибирская косуля

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. У самцов косуль на территории исследования длина тела в среднем 137 см, у самок 134,7 см, высота в холке – 89,9 и 85,8 см соответственно; длина уха – до 14,2 см, длина стопы – до 41,9 см, а длина следа – до 5 см (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Следы животных, 2016). Копыта боковых пальцев маленькие и не служат опорой при ходьбе. Рога у самцов до 0,33 м, не более чем в два раза превышают длину головы и обычно имеют не более чем три отростка. Это телеметакарпальные олени мелкого размера и легкого телосложения с длинной шеей, небольшой головой и высокими ногами. Строение тела соответствует прыжково-скоростному бегу (Гамбарян, 1972). Из органов чувств лучше всего развиты слух и обоняние (Флеров; 1952; Абрамов 1954; 1963; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Sheremetyeva, Sheremetyev, 2008; Шереметьев, 2009; Шереметьева и др., 2010; Matosiuk et al., 2014).

Ареал. Распространена от Волги до тихоокеанского побережья. В Азии на юг доходит тремя языками до южных прикаспийских районов, до верховий рек Амударья и Сырдарья и в Центральном Китае приблизительно до 28 градуса северной широты, на север до Центрально-Якутской низменности. Есть на р. Уда, но отсутствует на Северном Сихоте-Алине и побережье в Хабаровском крае

(Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999; Gonzalez, Tsytsulina, 2008; Sheremetyeva, Sheremetyev, 2008). Есть на о. Русский в заливе Петра Великого (Шереметьев, 2001, 2004; Шереметьев, Шереметьева, 2004).

Местообитания. Разнообразие типов местообитаний характеризует исключительный генерализм косуль. Вряд ли имеется какой-либо фактор, ограничивающий выбор типов местообитаний у косуль в вегетационный период. Считается, что зимнее распространение в общих чертах ограничено изолинией среднегодовой максимальной величины снега 0,5 м (Бромлей, Кучеренко, 1983). В остальном использование местообитаний определено неким минимальным значением их вместимости, зависящей от значения лимитирующего ресурса из списка трофических ресурсов, укрытий и пр. или от количественного соотношения некоторых ресурсов, но выделить атрибуты местообитаний по количественным данным пока вряд ли возможно (Шереметьев, Прокопенко, 2005).

Плотность популяций. По данным по Хабаровскому краю плотность популяций в среднем составляет: кедрово-широколиственные леса 3,02 особей/10 кв. км, дубовые - 4,52, полидоминантные широколиственные - 4,74, кедрово-еловые - 0,9, мелколиственные - 1,7, елово-пихтовые - 0,58, лиственничные леса - 0,62, вырубки - 3,08, посадки сельскохозяйственных культур - 5,64 особей/10 кв. км (Дунишенко, Даренский, 2006). Могут образовываться концентрации до 150 особей/10 кв. км (Бромлей Кучеренко, 1983).

Образ жизни. (Флеров; 1952; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Шереметьев, 2009). Территориальная привязанность выражена летом. Участки самцов больше и они более враждебны друг к другу, чем самки, которых на участке самца может быть до 3-4 (Абрамов 1954; 1963; Sheremetyeva, Sheremetyev, 2008). С наступлением гона территориальная привязанность нарушается. В сентябре и октябре косули покидают участки, ведут кочевой образ жизни и могут объединяться в стада (Бромлей, Кучеренко, 1983). К северу от изолинии среднегодовой максимальной величины снега 0,5 м располагаются местообитания, растительность которых летом значительна по кормовой ценности. Это обеспечивает сезонную изменчивость фактических границ ареала на севере, т.н. мигрирующие популяции, особи которых осенью массово покидают летние местообитания и перемещаются на значительные расстояния к югу. Суточный

ритм активности очень изменчив, но зимой в сильные морозы косули лежат до дневного потепления. Отел с начала апреля до середины июня с наибольшей интенсивностью в мае (Данилкин, 1999). У самки обычно 1 детеныш, реже 2 или, иногда, 3. Вскармливание, по крайней мере, прерывается с наступлением гона, который длится с начала июля по конец сентября. В сентябре молодые мало уступают взрослым в размерах и проявляют половую активность в первый год, хотя самцы физиологически зрелыми становятся только к маю, а самки в первый год могут быть покрыты в исключительных случаях (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Дарман, 1990; Данилкин, 1999).

Питание. Летом поедается 227, зимой 102 вида в основном высших растений. Зимой основа питания — молодые ветки с почками, летом — зеленые части растений. Весной сразу начинает поедать первые проростки трав, в т.ч. и считающихся ядовитыми. Осенью в больших количествах могут поедать желуди и ягоды. Одна взрослая особь в сутки поедает 4,26 кг летом и 2,7 кг зимой (Гептнер и др., 1961; Бромлей Кучеренко, 1983; Дарман, 1990; Данилкин, 1999; Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006).

Лось

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. У самцов лосей на территории исследования длина тела в среднем до 317 см, у самок до 307 см, высота в холке — до 221 и до 218 см соответственно; длина уха — до 28 см, длина стопы — до 88 см, а длина следа — до 25 см (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Следы животных, 2016). Копыта боковых пальцев большие и служат опорой при передвижении по мягкому субстрату. Форма рогов изменчива от уплощенной «лопатообразной» до вильчатой «оленеобразной». Телеметакарпальные олени крупного размера с относительно коротким туловищем и шеей, коротким хвостом, высокими ногами и длинной массивной головой с длинными широкими ушами, большой верхней губой и ростральной частью. Строение тела соответствует прыжково-скоростному бегу (Гамбарян, 1972). Из органов чувств лучше всего развиты слух и обоняние (Абрамов 1954; 1963; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Филь, Гордиенко, 2009).

Ареал. Распространены в северной половине Евразии и Северной Америке. Кроме России обитают в США, Канаде, Польше, Норвегии, Швеции, Финляндии, Латвии, Литве, Эстонии, Дании, Венгрии, Чехии, Словакии, Австрии, Хорватии, Украине, Беларуси, Казахстане, Монголии и Китае. Сокращение ареала в существенных масштабах началось в поздней античности и достигло максимума в середине XIX в. и первой половине XX в., когда лоси исчезли на большей части Европы и юга России, даже появился разрыв ареала в Западной Сибири. Восточнее сокращение ареала не было значительным. К концу XX в. в Евразии и к середине XX в. в Америке многие из этих больших лакун оказались вновь заполнены. На Дальнем Востоке лось обитает везде, исключая арктические и северо-восточные районы побережья и большую часть Камчатского полуострова, где расселение продолжается. На юге нет лося в Южном Приморье, на Становом хребте и на Амуру-Зейской и Амуру-Уссурийской равнинах. В 1988 г. на о. Сахалин было завезено 10 особей, часть которых погибла из-за травм. В 1990 г. там было 7 особей (Абрамов, 1963; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Наземные..., 1984; Железнов, 1990; Wilson, Reeder, 1993; Данилкин, 1999; Павлинов и др., 2002; Geist et al., 2008; Henttonen et al., 2008; Филь, Гордиенко, 2009). В 2008 г. информации о них не было.

Местообитания. Типы местообитаний разнообразны и вряд ли возможно выделить однозначно какой-либо атрибут местообитаний лося. В зимнее время список местообитаний может быть ограничен грубокоснежьем, летнее – жарой (Насимович, 1955; Гептнер и др., 1961). Например, оптимальными для лосей в бассейне р. Камчатки считаются территории со снегом до 1 м глубиной (Филь, Гордиенко, 2009). Выбор местообитаний зимой определен количеством доступного корма, летом близостью источников минерального питания и меньшим количеством гнуса, во все сезоны — возможностью избежать преследования, главным образом, со стороны человека (Железнов, 1990). Перекочевки осенью и в начале зимы в низовьях Амура и в прилегающей зоне побережья Японского и Охотского морей объяснимы большим количеством снега (как и отсутствие лося на Сахалине), в остальной части ареала - началом сезона охоты (Бромлей, Кучеренко, 1983).

Плотность популяций. Средняя плотность популяций по данным по Хабаровскому краю составляет: кедрово-широколиственные леса 0,37 особей/10 кв. км, дубовые - 0,14, полидоминантные широколиственные - 0,2, пойменные - 0,4, кедрово-еловые - 0,33, мелколиственные - 0,75, елово-пихтовые - 0,22, лиственничные леса - 0,49, сукцессии на вырубках и гарях - 0,8 особей/10 кв. км (Дунишенко, Даренский, 2006). Летом в зоне лиственничных лесов в поймах, в окрестностях солонцов и озер с богатой водной растительностью могут образовываться значительные концентрации до 30 особей/10 кв. км, в лиственничниках с ивняками по берегам рек — до 20, а на возобновляющихся вырубках и гарях — до 4 особей/10 кв. км (Бромлей, Кучеренко, 1983; Шереметьев, Прокопенко, 2005). Исследователи часто акцентируют привязанность лося к начальным стадиям лесовосстановительных сукцессий (Дунишенко, Даренский, 2006).

Образ жизни. Пространственные перемещения, исключая сезонные миграции, слабо выражены. Участок обитания (речь может идти, видимо, о «суточных участках», которые в различной степени перекрываются) зимой составляет 0,08-0,12 кв. км, летом - 0,2-0,3. Стада больше 3-4 особей образуются редко (Бромлей, Кучеренко, 1983; Дунишенко, Даренский, 2006), но величина стад, видимо, в некоторой степени зависит от плотности популяций. Группироваться могут как самцы, так и самки. Суточный ритм активности изменчив в зависимости от беспокойства. Кормятся 4-8 раз в сутки (Абрамов, 1963; Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999). Наибольший пик активности зимой после восхода и перед заходом солнца, летом фазы выделить сложно. Гон начинается с конца августа и заканчивается к концу октября. Отел продолжается с мая по июнь с наибольшей интенсивностью на юге в мае. У самки обычно 1 детеныш, реже 2, иногда 3. Лактация в норме длится до наступления гона, хотя уже в мае молодые потребляют значительное количество растительности. В возрасте полугода их масса может достигать 200 кг, в 18 месяцев — 330. Половая зрелость вступает в возрасте 1,5 лет, т.е. к гону следующего года (Гептнер и др., 1961; Абрамов, 1963; Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Данилкин, 1999).

Питание. Летом поедается 131, зимой 76 видов в основном высших растений. Основа питания – молодые побеги зимой с почками, весной и летом с

листьями. В большом количестве поедаются водные и околородные растения. Есть неподтвержденные данные о поедании грызунов. Одна взрослая особь в сутки поедает около 20 кг летом (при питании влагосодержащей наземной и водной растительностью до 40 кг), зимой около 12 кг (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006).

Северный олень

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. У самцов северного оленя на территории исследования длина тела в среднем до 208,2 см, у самок до 199,5 см, высота в холке – до 141 и до 119 см соответственно; длина уха – 17 см, длина следа – до 15 см (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Следы животных, 2016). Копыта боковых пальцев большие, широкие и сильно изогнутые, служат опорой при передвижении. Рога длинные, с гладкой поверхностью, загнуты вперед и имеют надглазничные отростки с лопатообразными расширениями. У самцов рога до 120 см в размахе, у самок меньше и могут отсутствовать. Телеметакarpальные олени среднего размера с относительно длинным туловищем и шейей, короткими ногами и хвостом. Голова с небольшими притупленными на концах ушами и небольшими глазами. Строение тела соответствует скоростному бегу (Гамбарян, 1972). Из органов чувств лучше всего развиты слух и обоняние (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999).

Ареал. Распространен в северной половине Евразии и Северной Америки, в т.ч. на многих северных островах (Wilson, Reeder, 1993; Данилкин, 1999). Кроме России обитают в США, Канаде, Гренландии, Исландии (интродукция), Норвегии (включая Шпицберген), Швеции, Финляндии и Монголии (Henttonen, Tikhonov, 2008). В Европе южная граница тянется от Финляндии до верховий Оби и затем в Азии до Байкала; есть популяция на Алтае, Саянах, видимо, в прилегающих районах Монголии; приграничных южных районах азиатской части России отсутствует (Данилкин, 1999). Экспериментально разводится во Внутренней Монголии (Китай). На Дальнем Востоке южная граница идет вдоль БАМа. По горам Сихотэ-Алиня доходит до Приморского края, а по побережью до 51°СШ (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Павлинов и др., 2002).

Местообитания. Возможность добыть корм в зимнее время и свести к возможному минимуму нападения гнуса в летнее время определяют использование местообитаний (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999). Определенно отрицательный вклад вносит беспокойство, но решающее значение имеют первые два фактора. Сложно назвать типы природных местообитаний, имеющиеся в пределах ареала северного оленя, в которых он не встречается.

Плотность популяций. По данным по Хабаровскому краю плотность популяций в среднем составляет: мари и болота 0,43 особей/10 кв. км, кедровый стланик - 0,25, горные тундры - 0,12, мелколиственные леса - 0,13, елово-пихтовые леса - 0,19, пойменные луга - 0,02, лиственничные леса - 0,47, вырубки - 0,37 особей/10 кв. км (Дунишенко, Даренский, 2006). В сосновых лесах, редкостойных кустарниково-травяных лиственничниках с лишайниками, на горных лугах и тундрах, в долинных лесах на юге Дальнего Востока плотность популяций может достигать 2 особей/10 кв. км (Бромлей, Кучеренко, 1983).

Образ жизни. Территориальная привязанность выражена, вероятно, в наименьшей степени среди оленей. Миграции это ярчайшая сторона жизни этого вида, могут достигать 2000 км по протяженности, дают преимущества в использовании кормов, способствуют ограничению нагрузки на среду обитания и уменьшают урон, наносимый оленям гнусом (Бромлей, Кучеренко, 1983). Осенью мигрирующие северные олени придерживаются, в основном, южных направлений, весной — северных (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999). Способен образовывать большие стада, их размер, видимо, коррелирует с численностью. Во время весенних миграций и отелов стада распадаются на группы. Самка перед родами прогоняет теленка, который потом может к ней присоединиться снова. Концентрации (до десятков тысяч) по времени совпадают с массовым вылетом гнуса. К концу лета стада распадаются и вновь образуются к осени (Железнов, 1990). Суточный ритм активности изменчив. В малоснежье кормятся 2-3 часа и столько же длится отдых. На юге Дальнего Востока активны летом ночью, зимой днем. Активность определяется кормовыми и температурными условиями, летом - наличием гнуса. Характерна высокая подвижность и кормление «на ходу» (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999). Гон в Приамурье и Приохотье с конца сентября по начало ноября. На о-вах Врангеля и Сахалин кончается

немногим позже. Отел с наибольшей интенсивностью происходит в мае, но в разных регионах растянут с апреля по июнь. Обычно 1 детеныш, редко 2. Лактация длится до гона, хотя на втором месяце молодые начинают поедать зеленые части растений. Во вторую осень молодые почти неотличимы от взрослых и самки участвуют в гоне (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Данилкин, 1999).

Питание. Диета летом включает 186, зимой 48 видов растений. В большинстве это высшие сосудистые растения, но, благодаря обилию и доступности, важный зимний корм — наземные кустистые лишайники «ягель». Из-за недостатка белков и минералов, особенно зимой из-за питания лишайниками и использования снега в качестве источника воды, по возможности употребляют животный корм: грызуны, падаль, птенцы и яйца птиц, рыба, рога и кости. На Сахалине оленям скармливают вяленую рыбу. 1 особь в сутки поедает до 22 кг летом и до 14 кг зимой (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006).

Пятнистый олень

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. Длина тела самцов в среднем до 188,7 см, у самок до 171,1 см, высота в холке — до 119,5 и 106,3 см соответственно; длина уха — до 18,6 см, длина стопы — до 51,2 см, а длина следа — до 7 см (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Следы животных, 2016). Копыта боковых пальцев маленькие и не служат опорой при ходьбе. Рога округлого сечения, с 4 отростками, но бывает и до 7. Тогда они более мощные, а дополнительные концы образуются за счет как бы незаконченного ветвления основных концов. Таких экземпляров много в выборках Хоперского и Мордовского заповедников, где длина рогов достигает 98 см. Рога из Приморского края — до 93 см. Плезиометакарпальные олени стройного телосложения с длинной вертикально поставленной шеей и коротким хвостом. Строение тела соответствует прыжково-скоростному бегу (Гамбарян, 1972). Из органов чувств лучше всего развиты слух и обоняние (Абрамов 1954; 1963; Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999; Шереметьев и др., 2004; Sheremetev, Sheremeteva, 2010).

Ареал. Так называемый «восстановленный» ареал охватывает широкую полосу вдоль тихоокеанского побережья Восточной Азии от Приморья до севера

Вьетнама, Японские острова и о. Тайвань (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999). По последним данным на большей части ареала на материке и о. Тайвань дикий пятнистый олень уничтожен (Harris, 2008; McCullough et al., 2009; Nagata, 2009). Самый большой из нескольких сохранившихся фрагментов ареала расположен на стыке Кореи, Китая и Приморья. На Дальнем Востоке есть на большей части Приморского края, проникает на юг Хабаровского края; по восточному Сихотэ-Алиню на север - до р. Серебрянка (Aramilev, 2009). Живет на о-вах Путятин и Аскольд в заливе Петра Великого (Шереметьев, 2001, 2004; Шереметьев, Шереметьева, 2004).

Местообитания. В вегетационный период ограничивающих выбор местообитаний факторов, вероятно, нет. Зимой передвижение пятнистого оленя при высоте снега более 0,5 м очень затруднено (Бромлей, Кучеренко, 1983). Снег вообще тяжело переносится пятнистым оленем из-за невыгодно высокой удельной нагрузки массы тела на опорную площадь конечностей (Насимович, 1955). Вследствие этого любой недостаток корма в зимнее время пятнистый олень переносит очень тяжело, и важное значение для выживания имеют участки, где снег быстро тает или выдувается. В целом, как и у других видов, использование местообитаний определено неким минимальным значением их вместимости, зависящей от значения лимитирующего ресурса из списка трофических ресурсов, укрытий и пр. или от количественного соотношения некоторых ресурсов (Шереметьев, Прокопенко, 2005).

Плотность популяций. В вольерах оленеводческих хозяйств до 1990х в Приморье плотность популяций достигала колоссальных величин, возможных только благодаря искусственной поддержке и приводивших к массовым зимним вымираниям (Sheremetev, Sheremeteva, 2010). Очевидно аналогичного порядка величин достигает плотность популяций в некоторых районах в Японии (Nagata, 2009). В 1980х парковых особей в Приморском крае было около 60000 (Присяжнюк, 1981; Данилкин, 1999; Маковкин, 1999). В заповедниках наибольшей плотности популяций пятнистые олени достигали в дубовых и кедровых лесах (до 146 особей/10 кв. км), а наибольшая из известных цифр была зафиксирована, вероятно, на о. Аскольд (до 214 особей/10 кв. км). Другие типы лесов мало населены или избегаются (Шереметьев, Прокопенко, 2005).

Образ жизни. Образ жизни считается оседлым, хотя группы пятнистых оленей или отдельные особи вряд ли имеют обозначенные и защищаемые участки. Скорее речь идет о сильно перекрывающихся суточных участках. Оседлость затрудняет расселение и является причиной локально высокой плотности популяций (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Маковкин, 1999; Шереметьев, Прокопенко, 2005). Суточный ритм активности очень изменчив. Считается, что в норме летом активны утром и вечером (Бромлей, Кучеренко, 1983; Маковкин, 1999), но проявления активности могут быть заметны и среди дня. У парковых особей сильно нарушена сезонная цикличность (Присяжнюк, 1981; Данилкин, 1999). Поэтому распространять наблюдения за цикличностью парковых особей на пятнистых оленей в природе вряд ли разумно. Гон длится с конца сентября по конец октября. Массовый отел - в середине мая, но продолжается в июне. Яловость близка к нулю. Самка перед родами отделяется. Родится обычно 1 детеныш, который на 8-10 день уже следует за самкой. Лактация в норме продолжается до гона, но на 2-м месяце жизни молодые уже поедают растительность (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Маковкин, 1999). У самок рост в основном заканчивается в 2-2,5 года, у самцов - в 3, хотя увеличение размеров идет, по крайней мере, до 12-13 лет (Шереметьев и др., 2004; Шереметьев, Прокопенко, 2005). В гоне могут принимать участие в 16 месяцев. Бывают стада из десятков особей (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Маковкин, 1999).

Питание. Диета отличается видовым богатством. Летом пятнистый олень поедает 405, зимой – 104 вида в основном высших растений. Зимой основа питания - молодые побеги с почками, летом - зеленые части растений, осенью, при наличии, в больших количествах желуди и ягоды. При современной локально высокой плотности популяций возможен голод, потребление непригодных кормов и деградация растительности. Самец в сутки поедает 25 кг, самка - 15. Зимой приблизительно на 50% меньше (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006).

Благородный олень

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. Длина тела самцов в среднем 231 см, у самок 196 см, высота в холке – 150 и 127 см соответственно; длина уха – до 22 см, длина стопы – до 51,2 см, а длина следа – до

8 см (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Следы животных, 2016). Рога с 4-7 концами до 92,5 см в длину. Надглазничных отростков 2. Копыта боковых пальцев маленькие и не служат опорой при ходьбе. Плезиометакарпальные олени стройного телосложения с относительно не длинной и тонкой шеей, которая у самцов летом и осенью утолщается, и коротким хвостом. Строение тела соответствует прыжково-скоростному бегу (Гамбарян, 1972). Из органов чувств лучше всего развиты слух и обоняние (Абрамов 1954; 1963; Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999).

Ареал. «Восстановленный» ареал охватывает юго-западную половину России от Балтики до устья Амура и многие районы Европы (Гептнер и др., 1961). Наиболее интенсивное сокращение ареала началось с 18 в. Современный ареал фрагментирован. В США и Канаде фрагменты есть в нескольких штатах, где благородный олень усиленно охраняется. Самый крупный фрагмент в Скалистых горах. В Европе ареал сокращен меньше, занимает всю центральную часть, кроме многих прибрежных районов, и изолированные участки на Пиренейском полуострове, в Дании, Южной Швеции, Норвегии, на о-вах Британия, Ирландия, Корсика и Сардиния; в Азии ареал занимает всю умеренную зону кроме больших степей и пустынь; в Африке 2 фрагмента на северо-западном побережье; в России ареал близок к восстановленному, но на большей части территории благородный олень появился благодаря реинтродукции (Гептнер и др., 1961; Wilson, Reeder, 1993; Данилкин, 1999; Павлинов и др., 2002; Lovari et al., 2008). На Дальнем Востоке есть на большей части Приморского края, в Амурской области, исключая Амуро-Зейскую низменность и север, и в континентальных районах юга Хабаровского края, на юге Якутии (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Степанова, Охлопков, 2009). Акклиматизирован на о. Сахалин, в Аргентине, Чили, Австралии и Новой Зеландии (Wilson, Reeder, 1993; Данилкин, 1999; Lovari et al., 2008).

Местообитания. На Дальнем Востоке отсутствует в районах с высотой снега более 70 см (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999). Таким образом, этот фактор можно считать ограничивающим в выборе местообитаний зимой. В остальном, как у многих других парнокопытных, использование местообитаний определено неким минимальным значением их вместимости, зависящей от

значения лимитирующего ресурса из списка трофических ресурсов, укрытий и пр. или, вероятно, от количественного соотношения некоторых ресурсов (Шереметьев, Прокопенко, 2005). В качестве укрытий большое значение имеют участки с плотным кустарником и подростом из-за того, что видимость в таких местах на много меньше расстояния до движущегося источника шума. В то же время в таких местах благородные олени имеют доступ к значительному количеству корма. Это можно сказать о многих видах парнокопытных, но наблюдения показывают, что благородный олень использует это преимущество всегда. Обычно там, где благородного оленя беспокоят меньше, большое значение имеет доступность корма. Но бывает, и наоборот: доступность корма важнее безопасности. Например, благородные олени концентрируются зимой на участках свежих лесосек с оставленными живыми кронами, куда они буквально сходятся на шум техники, несмотря на преследование и хорошую видимость в таких местах. Хорошо известно, насколько привлекают парнокопытных источники соли. Можно утверждать, что в описываемой части ареала благородные олени избегают открытых пространств, хотя это может быть и следствием преследования (Дунишенко, 1980; Данилкин, 1999).

Плотность популяций. По данным по Хабаровскому краю плотность популяций благородного оленя в среднем составляет: кедрово-широколиственные леса 2,4 особей/10 кв. км, дубовые - 1,74, полидоминантные широколиственные - 2,23, кедрово-еловые - 1,35, мелколиственные - 1,01, елово-пихтовые - 0,47, лиственничные леса - 0,28, вырубки - 1,18 (Дунишенко, Даренский, 2006). В окрестностях солонцов может быть до 30 особей/10 кв. км, а на зарастающих гарях и вырубках - до 15 (Бромлей, Кучеренко, 1983).

Образ жизни. Образ жизни скорее оседлый, но индивидуальных или групповых участков нет. Вместо них сильно перекрывающиеся суточные участки. Можно утверждать, что это перекрывание увеличивается вместе с привязанностью к кормовым пятнам и уменьшается вместе с увеличением беспокойства. Некоторые особи или группы особей встречаются зимой в пределах одних и тех же нескольких десятков га, но в основном характерны кочевки по территории в 20-30 кв. км. Суточные следы обычно до 2-3 км длиной и расположены на площадке 5-10 га. Как и у многих других животных это позволяет заранее услышать преследующего

по следам хищника или человека. Обеспокоенные олени могут переместиться на несколько десятков км в зависимости от интенсивности беспокойства и есть основания полагать, что существует тенденция к увеличению этого расстояния. Суточный ритм активности тоже изменчив в зависимости от сезона, погоды, беспокойства и состояния животных. В ненастье шумовой фон мешает оценивать угрозы и приводит к малой подвижности оленей. В дождь реже посещаются солонцы, а при снегопаде олени могут подолгу неподвижно простаивать или лежать. Кормление в норме 6-8 раз в сутки, чередуется с обычными для жвачных лежками. В морозы циклов, видимо, меньше, до 1-2. Гон длится с конца августа по октябрь. Отел, главным образом, с середины апреля до конца мая. Родится обычно 1 детеныш, редко 2 и даже 3. Лактация продолжается до наступления гона, но некоторые самки кормят до ноября. Самостоятельно питаться молодые начинают с августа и остаются при самке год и более. Рост продолжается в основном 2 года. Физиологически могут участвовать в гоне в 1,5 года, т.е. следующей после года рождения осенью. Крупные стада не образуются. Основа группы - одна или несколько самок с потомством и, возможно, присоединившееся потомство прошлого и позапрошлого года, т.к. бывают группы из 3, 4 и 5 особей, иногда больше (Гептнер и др., 1961; Абрамов 1963; Бромлей, Кучеренко, 1983; Наземные ..., 1984; Данилкин, 1999).

Питание. Летом благородный олень поедает 238, зимой 109 видов в основном высших растений. Летом основа питания - зеленые части растений, осенью - желуди и ягоды, если есть. Зимой большую часть корма составляют побеги деревьев и кустарников с почками. Привязанность зимой к этому корму демонстрирует посещение действующих лесосек, где имеется множество брошенных крон ясеня маньчжурского, но мало возможностей избежать укрыться от выстрелов. Весной начинают поедать проростки трав на открытых участках, не смотря на опасность. Летом взрослый самец в сутки поедает 30 кг, самка - 23,7, зимой 15 и 11,85 кг соответственно (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006).

Овцебык

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. Длина тела самцов до 262 см, у самок до 204 см, высота в холке – до 152 и 123 см соответственно; длина уха – до 15 см, длина следа – до 14,5 см. Рога появляются на

первом году жизни и имеют расширенные основания, которые почти соприкасаются и шапкой нависают над лобной поверхностью головы, по бокам головы спускаются вниз и загибаются вверх и кпереди до уровня глаз. Длина рогов достигает 79 см у самцов и 40 см у самок. Животные сложены плотно, имеют горб и массивную голову. Все тело покрыто очень густой шерстью длиной до 60 см, на шее и груди до 90 см. Копыта широкие с острыми нижними краями и широкой подушкой. Боковые пальцы слабо развиты и не оставляют следов на грунте (Железнов, 1990; Якушкин, 1998; Данилкин, 2005; Следы животных, 2016). Строение тела соответствует полутяжелому бегу (Гамбарян, 1972). Из органов чувств лучше всего развито, вероятно, зрение.

Ареал. К началу XX в. овцебыки сохранились на северном и восточном побережье Гренландии, на севере Канады и островах Канадского архипелага (Железнов, 1990; Wilson, Reeder, 1993; Якушкин, 1998; Данилкин, 2005; Gunn, Forchhammer, 2008). Интерес к реинтродукции овцебыка привел к появлению нескольких его популяций в Евразии, из которых наиболее жизнеспособными можно признать пока врангелевскую и таймырскую (Шереметьев и др., 2014б).

Местообитания. Тип местообитаний один – равнинные тундры (Железнов, 1990; Данилкин, 2005). Широтное расположение ареала оставляет этому виду возможность выбора типов местообитаний только среди нескольких типов тундр и арктических лугов. Сезонные изменения погодных условий, создающие пятнистость среды, в значительной мере обеспечивают и пятнистость пространственного распределения овцебыков. Например, с наступлением лета животные перемещаются на раньше освободившиеся от снега участки, летом – на обдуваемые ветром участки с меньшим количеством гноса, а зимой – на участки с меньшей степенью оледенения (избегаются участки с большей толщиной оледенения (Железнов, 1990; Данилкин, 2005).

Плотность популяций. Нет данных, характеризующих плотность популяций овцебыка в Евразии. На западе Гренландии, в местах обитания овцебыка, плотность популяций варьировала от менее 0,4 до 2 особей/кв. км при увеличении численности этой популяции с 27 до 2600 особей на общей площади 6600 кв. км в течение четверти века (Olesen, 1991). Для сравнительно оседлого вида в популяции, где ведется квотированный отстрел, это внушительные цифры.

Образ жизни. Настоящая оседлость характерна только во время отела, в остальное время стада умеренно кочуют, а в местах интродукции активно перемещаются, осваивая новые территории, как, например, делает таймырская популяция. В норме размер суточных участков обитания стада из 20-25 особей зимой не превышает 4,6 га, которые за зиму складываются в территорию до 6 тыс. га. На о. Врангеля осенью и весной кочевки могут достигать 120 км (Железнов, 1990; Данилкин, 2005). Суточный ритм активности сезонно и погодно изменчив. Кормятся и отдыхают 6-9 раз в сутки летом, осенью периоды пастбы и отдыха удлиняются, и их становится 4. Зимой в морозы и непогоду двигательная активность ниже. Гон длится с конца июля до середины октября и период его интенсивности зависит от погодных условий. Отел с конца апреля до середины июля на о. Врангеля и не значительно по срокам не значительно отличается в других местах. Наибольшая интенсивность отела с середины мая до середины июня. Весной стада распадаются, и самки с молодыми держатся отдельно от самцов. У самки обычно 1 детеныш. Беременными могут быть до 100% взрослых самок (Железнов, 1990; Якушкин, 1998; Данилкин, 2005). Питаться молодняк пробует с недельного возраста, а в месячном возрасте активно поедают зеленые части растений. Лактация длится обычно до 5 месяцев, но может продолжаться более года, не препятствуя новой беременности. Овцебыки это высокоорганизованные стадные животные, что является основой их успешного приручения и разведения в неволе (Железнов, 1998; Якушкин, 1998; Данилкин, 2005).

Питание. По данным о таймырской популяции диета летом состоит из 43 видов растений, зимой из 20 (Данилкин, 2005). На о. Врангеля поедают до 72 видов (Чернявский и др., 1981; Железнов, 1990), а по нашим данным до 96 (Шереметьев и др., 2014б). Данные для оценки суточного потребления корма на северо-востоке Палеарктики не доступны. J. D. McKendrick (1981) приблизительно оценивает суточные потребности овцебыков в 2% от массы тела: особь весом 500 фунтов поедает около 10 фунтов корма. Зимнее потребление составляет около 40% от летнего, т.е. 2 и 5 кг соответственно (White et al., 1984). Это, очевидно, данные, по сухому весу.

Амурский горал

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. У самцов длина тела в среднем до 128 см, у самок до 130 см, высота в холке до 81 см, длина уха до 17 см, длина стопы до 33 см, длина следа до 6 см (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Павлинов и др., 2002; Данилкин, 2005; Следы животных, 2016). Рога до 22 см в длину, тонкие, слегка изогнутые, направленные кзади и имеются у самцов и самок. Внешне напоминающие настоящих козлов полорогие относительно плотного телосложения, с короткими ногами, утолщенной шеей, длинным хвостом, небольшими рогами и густым пышным мехом. Строение тела соответствует прыжковому бегу (Гамбарян, 1972). Все органы чувств хорошо развиты (Абрамов 1954; 1963; Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983).

Ареал. Современный ареал фрагментирован и включает Северный Индокитай, Восточный Китай, Корею и юг Дальнего Востока России (Wilson, Reeder, 1993; Duckworth et al., 2008). В Приморском крае обитает на Южном и Среднем Сихоте-Алине небольшими участками преимущественно на восточном склоне и побережье. Северный предел последних встреч - бассейн р. Максимовка, южный - устье р. Киевка. На запад этот участок можно продлить до г. Змеиной в Уссурийском заповеднике, хотя это не подтверждено. Вероятно, до сих пор обитают горалы на юго-западе Приморского края в скалах истоков рек Барабашевка, Амба и севернее (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 2005). Многие другие позднейшие указания на встречи горалов можно рассматривать пока только как неподтвержденные. Вероятно, между группировками горалов нет абсолютной изоляции, как считается и, учитывая плотность его популяций в местообитаниях, выселения на незанятые участки скал Сихоте-Алиня возможны. Еще один участок, где обитают горалы, сохранился на Малом Хингане и в южных отрогах Бурейнского хребта (Данилкин, 2005). О существовании притока особей с территории Китая можно только предполагать. В целом, из-за видовых особенностей использования местообитаний и преследования человеком распространение очень пятнистое и правильнее говорить не собственно о территории ареала, а о местах находок.

Местообитания. Список типов местообитаний очень небольшой, т.к. их атрибутом являются скалы, предоставляющие некоторое убежище от хищников

(Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2005). Летом микроклимат таких участков обеспечивает так же снижение интенсивности атак кровососущих насекомых, а зимой доступность корма, поскольку снежный покров на скалистых участках залегают очень неравномерно (Бромлей, Кучеренко, 1983). Считается, что горала нет в местах с высотой снега более 35-40 см (Данилкин, 2005). Учитывая выраженную территориальную привязанность горала это можно распространить и на летнее время. Скалистые участки берега Японского моря считаются лучше материковых (Глебов и др., 1978; Бромлей, Кучеренко, 1983). Типы растительности местообитаний могут быть следующими: дубняк, кедрово-широколиственный лес, лиственничник, кедровый стланик (Волошина, Мысленков, 2000). Локальная скученность горалов приводит к сильной трансформации растительности их местообитаний и, как не привязаны горалы к скалистым участкам, им приходится спускаться в поисках корма на пологие участки.

Плотность популяций. Привязанность к скалам обуславливает выраженную локальную неоднородность пространственного распределения у горала. Субпопуляции могут обитать на нескольких скалистых участках, где суточный участок парцеллы очень небольшой, а плотность популяции, соответственно, огромна. Включать ли в расчет плотности популяций территории между этими скалистыми участками, вокруг них и в каких пределах – это еще не решенный вопрос. Это затрудняет обычную оценку плотности популяций, как у других парнокопытных. Например, на территории Лазовского заповедника с 1936 по 1949 гг. численность горала составляла 116-180 особей, а площадь заселенной территории – 15 кв. км (Бромлей, 1963). Это дает 77-120 особей/10 кв. км. Космические для охраняемого вида цифры, общая численность, которого вряд ли превышает 1-1,5 тыс. особей. Абсолютное большинство из них сосредоточено в России, где, например для Сихоте-Алиньского заповедника приводится величина около 35 особей/1 кв. км (Duckworth et al., 2008).

Образ жизни. Территориальная привязанность и оседлость крайне выражены. Территориальные самцы метят и охраняют участки, на которых находится до 7 самок с потомством разных лет. Размер участка самца - до 55 га, у самок – около 6 га. Самки только метят участки и взаимно избегают контакта. Семьи состоят из самки и ее потомства этого и прошлого года. Самец большую

часть года живет обособленно. Территориальная привязанность обуславливает некоторую положительную связь между кровным родством и удаленностью участков обитания и, вероятно, поэтому соседние семьи могут группироваться. Отношения в группах строятся по принципу возрастной иерархии. Суточный ритм, вероятно, с 2-3 периодами активности и изменчив в зависимости от погоды и степени беспокойства. Зимой в непогоду отлеживаются, и пастись выходят в любое время суток (Бромлей, Кучеренко, 1983; Волошина, Мысленков, 2000; Данилкин, 2005). Основные моменты сезонной цикличности (спаривание, роды, лактация) без четкой календарной привязки как у других парнокопытных: спаривание может происходить с сентября до конца декабря с наибольшей интенсивностью в середине ноября. У неоплодотворенных самок могут быть повторные течки. Таким образом, можно утверждать, что собственно гона у горала нет (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 2005). Роды в связи с растянутым спариванием - с середины мая до конца июня, но могут регистрироваться до сентября. Обычно 1 детеныш, но возможно и 2. Зеленые части растений потребляют с 10-12 дней, а лактация длится около 100 дней. Практически полного физического развития и половой зрелости достигают к 1,5 г. (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Волошина, Мысленков, 2000; Данилкин, 2005).

Питание. Диета летом состоит из 293 видов растений, зимой из 105. Помимо надземных частей растений поедают луковицы и корни, раскапывая которые способствуют почвенной эрозии. В сутки летом съедает 5,4 кг корма. Зимой в 1,7 раз меньше (Шереметьев, Прокопенко, 2005, 2006).

Снежный баран

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. У самцов длина тела в среднем до 182 см, у самок до 176 см, высота в холке до 104 и 91 см соответственно; длина уха до 10 см, длина следа до 7 см (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Данилкин, 2005; Следы животных, 2016). Форма рогов - круто спирально изогнутая, у самок с расходящимися в стороны концами. У самцов рога до 115 см в длину, обхват у основания до 38 см, у самок до 36 и 13 см соответственно. (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Павлинов и др., 2002; Данилкин, 2005; Следы животных, 2016). Строение тела соответствует прыжковому бегу (Гамбарян, 1972). Из органов чувств

считаются хорошо развитыми слух и зрение (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Данилкин, 2005).

Ареал. Распространены на северо-востоке России. Современный ареал сокращен и фрагментирован. Значительное сокращение ареала началось с XVII в, когда еще были популяции на Курильских и Алеутских островах. Самый западный и наиболее удаленный фрагмент в горах Путорана. К востоку обитает с правобережья р. Лена. Южный фрагмент ареала тянется от р. Витим до Охотского побережья, касаясь севера Амурской области и захватывая Хабаровский край севернее р. Уды (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Wilson, Reeder, 1993; Данилкин, 2005).

Местообитания. Снежный баран специализирован в выборе скалистых местообитаний (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2005). Скалы обеспечивают всегда убежище от хищников, летом от кровососущих насекомых, а зимой от снега, который на скалистых участках залегаёт очень не равномерно. Считается, что снег высотой более 40 см затрудняет передвижение (Данилкин, 2005; Harris, Tsytsulina, 2008). Растительность местообитаний в основном тундрово-гольцовая, лесотундровая и лесная и в этих пределах выбор местообитаний очень пластичен (Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990).

Плотность популяций. Плотность популяций в тундрово-гольцовых ландшафтах с вкраплениями листовенничных редколесий в Хабаровском крае достигает в среднем 0,29 особей/10 кв. км, на Чукотке - 1,6, на севере Охотского побережья - до 8,5, на Корякском нагорье - до 13, на Камчатке - до 14 (Данилкин, 2005; Дунищенко, Даренский, 2006; Harris, Tsytsulina, 2008). Величина последних двух цифр относится, видимо, непосредственно к фрагментам ареала снежного барана.

Образ жизни. Снежный баран по общему признанию считается оседлым несмотря на то, что зимние местообитания могут быть удалены на расстояние до 120 км от летних, а участки не защищаются (Данилкин, 2005). Маршруты этих сезонных перемещений могут пересекать лесные и кустарниковые долины рек шириной до 15 км. Образ жизни семейно-групповой: самцы могут образовывать «самцовые» стада численностью до 42 особей, а самки объединяются в группы с сеголетками и прошлогодними детьми численностью до 72 особей. В период

отелов группы самок уменьшаются, после отелов объединяются, вероятно, по родственному принципу. Отношения основаны возрастной иерархии. Конфликты редки (Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990). Ритм активности 3-4 фазный летом, зимой и весной пасутся весь день. Гон с середины сентября до начала января. На севере с ноября и декабря. В гоне участвуют, прежде всего, самцы 6 лет и старше, а самцы до 4 лет почти не участвуют. Самец от соперников защищает гарем, в котором не больше 9 самок, чаще 2-4. После гона ближайшие гаремы образуют группу, от которой потом также группой отделяются самцы. Роды с апреля по начало июня, так же как и гон на юге проходят раньше, на севере позже. Самки рожают в одних и тех же местах, в которые уходят от стада. Обычно 1 детеныш, но бывает 2 и 3. Новорожденные через час способны следовать за матерью, через сутки – передвигаться по скалам. Половой зрелости достигают к 1,5 годам, но самки обычно приступают к размножению на 1-2 года позднее, а самцы с 4-5 лет (Гептнер и др., 1961; Егоров, 1965; Бромлей, Кучеренко, 1983; Железнов, 1990; Данилкин, 2005; Harris, Tsytsulina, 2008).

Питание. Список поедаемых видов растений относительно не большой. Летом он состоит из 68 видов, зимой из 29 (Шереметьев, Прокопенко, 2005). А.А. Данилкин (2005), указывает на 320 видов для всего ареала, из которых 90% это высшие растения, и на 40-215 видов для каждого района. Суточное потребление летом - около 10 кг у самок и 14 кг у самцов. Зимой в два раза меньше (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983; Присяжнюк, 2001); Шереметьев, Прокопенко, 2005; 2006; Harris, Tsytsulina, 2008).

Монгольский дзерен

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. У самцов длина тела до 148 см, у самок до 121 см, высота в холке до 82 и 74 см, соответственно, длина уха до 12 см, длина стопы до 33 см, длина следа до 5 см (Гептнер и др., 1961; Sokolov, Lushchekina, 1997; Данилкин, 2005; Следы животных, 2016). Копыта боковых пальцев черные, почти в 4 раза меньше копыт средних пальцев и, судя по отпечаткам следов (Формозов, 1989), не служат опорой при ходьбе. Рога лировидной формы с кольцевидными утолщениями в нижней части, темно-серые или черные, до 0,29 м в длину. Самки безроги. Антилопа среднего размера, телосложение которой характеризуется как плотное, с тонкими

ногами, крупной головой и короткой шеей с развитым у самцов гортанным выступом (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2005; Кириллюк, 2007). Строение тела соответствует, вероятно, скоростному бегу (Гамбарян, 1972). Из органов чувств наиболее развито зрение (Данилкин, 2005; Кириллюк, 2007).

Ареал. Распространены на северо-востоке Монголии, на прилегающих окраинах России и северо-восточного Китая (Гептнер и др., 1961; Sokolov, Lushchekina, 1997; Данилкин, 2005). Ареал сильно сокращен. Только в 20 в. сокращение было более чем четырехкратным (Шереметьев и др., 2014а). Географически ареал протяжен от юго-восточного Алтая на западе до восточных границ Монголии и Барги в Китае, на север до Забайкальского края и на юг до южной границы сухих степей в районе Гобийского Алтая (Sokolov, Lushchekina, 1997; Mallon, 2008а).

Местообитания. Разнообразие основных типов местообитаний ограничивается несколькими типами степной растительности. В зимний период с трудом переносит снег 10 см толщиной. Открытые водоемы дзерен посещает ежедневно только во время засухи (Sokolov, Lushchekina, 1997; Данилкин, 2005; Кириллюк, 2007).

Плотность популяций. Подвижность дзерена лишает смысла попытки оценить плотность его популяций так, как она обычно оценивается у сравнительно оседлых животных. Скопления по одним данным могут превышать 30 тыс. особей/10 кв. км (Кириллюк, 2007), по другим (в местах отела) – 40 тыс. особей/10 кв. км (Данилкин, 2005).

Образ жизни. Монгольский дзерен – ярко выраженный сезонный номад. Сезонные миграции выражаются в смене большей частью локальной популяции летних местообитаний на зимние. Их направление - к западу, северу и северо-востоку, протяженность - на 200-380 км, средняя скорость - до 10 км/сутки, максимальная - до 100. С уменьшением размера популяции и ареала в 20 в. сезонные миграции начали затухать и сохранились только местные кочевки, масштабы которых в любом случае позволяют характеризовать дзерена как очень подвижное животное с высокой (до 65км/ч) скоростью перемещений (Данилкин, 2005; Кириллюк, 2007). Образ жизни стадный. Стада могут быть размером до 10 тыс. особей, кратковременные скопления – до 100 тыс. На периферии ареала стада

размером не более 200 особей и много одиночных особей (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2005; Кирилук, 2007). Суточная активность зимой и осенью, вероятно, однофазная: дзерены кормятся в светлое время. Летом двухфазная: утром и вечером. (Гептнер и др., 1961). Гон длится с конца ноября по середину января. Сильнейшие самцы маркируют и охраняют участок, на котором около двух недель может быть до 60 самок. Самки всё время уходят в другие гаремы и на их место приходят новые. Отел в июне и июле. У самки обычно 1 детеныш. В неблагоприятные годы почти половина самок остаются бездетными (Данилкин, 2005; Кирилук, 2007). Детеныш сначала затаивается, затем начинает следовать за матерью в недельном возрасте, когда стада покидают места отела. В это же время начинается питание зелеными частями растений. Лактация продолжается до гона. В годовалом возрасте детеныш достигает размеров взрослых. Самки принимают участие в гоне следующего года, самцы еще через год (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2005; Кирилук, 2007).

Питание. Диета дзерена в Монголии летом включает 59 ресурсных наименований, определенных до вида и рода (Шереметьев и др., 2014а). Зимой намного меньше в связи с ухудшением качества корма (Абатуров и др., 2005). В сутки одна особь поедает 570 г корма (Данилкин, 2005), вероятно, в сухом весе. В натуральном состоянии это должно составлять около 1,5 кг.

Сайга

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств. У самцов длина тела до 156 см, у самок до 135 см, высота в холке до 92 и 88 см, соответственно, длина уха до 8 см, длина следа до 6 см (Гептнер и др., 1961; Sokolov, Lushchekina, 1997; Данилкин, 2005; Следы животных, 2016). Копыта боковых пальцев маленькие и не служат опорой при ходьбе (Формозов, 1989). Рога у самцов до 42 см длиной, с кольцевыми утолщениями, серо-желтого или желто-бурого цвета, лировидной формы, с загнутыми внутрь гладкими концами, у самок только костные бугорки. Носовая подвижная вздутость на голове напоминает короткий хобот с широкими ноздрями на конце. Антилопа среднего размера и легкого телосложения с бочкообразным туловищем, тонкими и короткими ногами, большой головой и наклоненной горизонтально шеей (Гептнер и др., 1961;

Данилкин, 2005). Строение тела соответствует скоростному бегу (Гамбарян, 1972). Из органов чувств наиболее развито зрение (Данилкин, 2005; Кириллюк, 2007).

Ареал. Распространена в степях и полупустынях Юго-восточной Европы и Центральной Азии от Каспия на востоке до Монголии и западного Китая на западе. Есть в Казахстане, а зимой заходит в Узбекистан и Туркменистан. Ареал фрагментирован. В конце 20 в. имелись фрагменты в Калмыкии, между Уралом и Волгой, в пустынях Устюрт и Бетпак-Дала и несколько изолированных участков в Западной Монголии (Данилкин, 2005; Mallon, 2008б).

Местообитания. Типы местообитаний, используемых сайгой, ассоциированы с аридными ландшафтами умеренной зоны. Это множество регулярно сменяемых в процессе миграций типов пустынь, полупустынь и степей, в растительности. В летнее время местонахождение сайги определяется наличием нексерофитизированной растительности и воды, зимой – высотой снежного покрова и возможностью укрыться от сильного ветра. Уже снег высотой 10 см при уплотнении затрудняет добывание низкорослых степных растений и его уже можно считать лимитирующим фактором (Данилкин, 2005).

Плотность популяций. Малая численность, скорость передвижений и выраженные сезонные и локальные миграции сайги лишают смысла попытки оценить плотность его популяций так, как она обычно оценивается у сравнительно оседлых животных. При многочисленности сайги скопления могли достигать сотен тысяч с плотностью до 120000 особей/кв. км (Данилкин, 2005). В настоящее время, учитывая уменьшение популяции с 1250000 в 1970х до 50000 в наше время (Mallon, 2008б), плотность популяций и размер скоплений, вероятно, уменьшились в той же степени.

Образ жизни. Сайга – ярко выраженный сезонный номад и стадное животное. Размер стад чаще всего до 200 особей, в периоды миграций – до десятков тысяч. Направления сезонных миграций неодинаковы и в значительной степени определены особенностями выбора местообитаний в летний и зимний периоды (вода, состояние растительности, высота снега). Во время сезонных миграций может перемещаться на расстояния более чем 120 км за сутки и 4000 км за год. Фатальное уменьшение численности и препятствия на пути миграций отдельных популяций могут сопровождаться уменьшением интенсивности и

дальности сезонных миграций, тогда как интенсивность локальных миграций мелких групп сохраняется. (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 2005). Суточная активность зимой и осенью, вероятно, однофазная: кормятся в светлое время. Летом двухфазная: утром и вечером (Гептнер и др., 1961; Субботин, 2001; Данилкин, 2005). Гон длится с конца ноября по середину января. Участка у самцов нет. Сильнейшие самцы удерживают вначале до 60 самок, к концу гона 5-15 за счет их перехода к одиночным самцам. Отел продолжается с середины апреля до середины июня. До 92.7% самок могут иметь 2 детеныша. Детеныш встает на ноги сразу после родов, а примерно с десяти дней перестает затаиваться и по скорости передвижения не отстает от взрослых. Лактация продолжается до июля-сентября, иногда до октября. В октябре масса детенышей может достигать 25 кг, затем рост, как у многих других парнокопытных умеренных и северных широт, возобновляется весной. К гону следующего года детеныш достигает размеров взрослых. Самцы растут в течение 3-4 лет. Большинство самок принимает участие в гоне текущего года, самцы еще через год или через два. Рога у них появляются в возрасте 2 месяцев, а в полгода достигают длины 13 см и начинают очищаться. Соотношение полов у эмбрионов близко к 1/1, среди взрослых имеется недостаток самцов из-за их высокой смертности (Гептнер и др., 1961; Букреева, 2002; Субботин, 2001; Данилкин, 2005).

Питание. У молодых с 3-4 дня начинается питание растительностью, с 15 дней растительность составляет абсолютное большинство содержимого желудка. Диета сайги насчитывает до 160 видов всего, двукратно меньше в отдельных популяциях и в момент наблюдения может не превышать нескольких видов растений. Зимой число видов поедаемых растений меньше. В целом, трофический спектр сайги по составу и числу видов растений напоминает скудный спектр монгольского верблюда (Данилкин, 2005). Летом в сутки одна особь поедает от 2 до 7 кг корма в сыром виде (до 2 кг в сухом весе), зимой это количество может уменьшаться до 2,5 раз за счет снижения уровня метаболизма (Абатуров и др., 1998; Абатуров, 1999; 2000; Субботин, 2001; Данилкин, 2005; Abaturov, Subbotin, 2011).

Размеры и форма тела, конечности и тип механики бега, органы чувств у вымерших и одомашненных крупных травоядных млекопитающих

Характеристики вымерших или в различной мере одомашненных видов являются очень неполными по сравнению с вышеописанными. У первых из-за давности вымирания и очень немногочисленного материала даже по морфологии, у вторых – из-за значительного влияния человека. Доступные характеристики использованы далее в анализе ландшафтного распределения.

Первобытный бизон характеризуется очень большим морфологическим разнообразием (Соколов, 1971; Данилкин, 2005; Тихонов, 2005), но данных по его фактическим размерным характеристикам найти не удалось, так же как и по ленокской лошади. По мамонту данных значительно больше. Длина тела у взрослого самца мамонта достигает 414 см (Верещагин, Тихонов, 1990). Высота в холке у Юкагирского мамонта около 280 см, при весе сопоставимом с минимальным весом современных слонов, длина следа передней ноги у хатангского мамонта равна 44 см, длина уха – до 38 см (Боесков и др., 2016). Скорость передвижения мамонта считается больше, чем у современных слонов (Верещагин, Тихонов, 1990), но их тип механики бега тоже можно отнести к тяжелому (Гамбарян, 1972).

Морфологическая характеристика одомашненных видов является не менее трудной, как ни странно, тоже из-за недостатка данных не только по их диким предкам, но и по содержащимся человеком и очень разнообразным породам. У домашней козы высоту в холке можно принять за 100 см, хотя у ее основного дикого предка, безоарового козла *Capra aegargus* Erxleben, 1777 на Кавказе, она не превышает 90 см при длине тела до 160 см и длине уха 11 см (Соколов, Темботов, 1993; Данилкин, 2005). Длина следа у коз около 6 см (Следы животных, 2016). Строение тела соответствует прыжковому типу бега (Гамбарян, 1972). Характеристики домашних овец очень незначительно отличаются от приведенных формальных характеристик по козам и нет смысла в анализе ландшафтного распределения использовать другие при том, что в анализе трофических спектров используется категория коза/овца по изложенным в Главе 1 причинам. Высота в холке у коров принята 200 см (тур), длина уха 15,2 см, а длина следа 11,5 см (Гептнер и др., 1961; Следы животных, 2016). По строению тела они соответствуют полутяжелому типу бега (Гамбарян, 1972). Последняя дикая лошадь, лошадь

Пржевальского, имеет высоту в холке до 146 см (Гептнер и др., 1961), но высота в холке лошадей принята за 180 см с учетом показателей домашних лошадей. Длина следа лошадей принята равной 14,5 см по ГОСТ 5408-77 (1980), а длина уха – до 18 см (Гептнер и др., 1961), а строение тела соответствует скоростному типу бега (Гамбарян, 1972). Данных по характеристике бактриана собрать не удалось, в анализ ландшафтного распределения он не включен и признан обитателем открытых ландшафтов (Гептнер и др., 1961).

В очертаниях современных ареалов большинство одомашненных травоядных за исключением мелких деталей повторяет ареал человека и в любом случае определяется в основном им, как и плотность популяций. Данные по динамике их ареалов и ареалов вымерших видов приведены в отдельном разделе, а данные по питанию характеризуются составом трофических спектров. Характеристика образа жизни в подробностях банальна. Заслуживают конкретизации некоторые различия в использовании пастбищ: лошади, исключая верховых, ведут практически дикий образ жизни: незначительный контроль со стороны человека, самостоятельное кормодобывание и свободные дальние (до 100 км в день) перемещения; коров выпасают, главным образом, недалеко от хозяйств, так как их необходимо поить дважды в день, доить и на ночь загонять в загоны; козы и овцы выпасаются под контролем и перемещаются на более дальние расстояния, чем коровы, но вечером обязательно пригоняются на водопой и ночевку; бактрианы как тягловый скот, содержатся только рядом с хозяйством и очень ограничены в перемещениях и выборе пастбищ (Шереметьев и др., 2014а).

4.2. Морфофизиологические особенности травоядных, связанные с использованием трофических ресурсов

В формировании сообществ крупных травоядных млекопитающих большое значение имеют их трофические стратегии, связанные с морфофизиологическими приспособлениями в питании растительностью (Gordon, Prins, 2008; Owen-Smith, 2008). Влияние приспособленности видов к условиям среды на их ареалы и, следовательно, на структуру сообществ подтверждается большим количеством данных (Lee-Yaw et al., 2016). Различия между рассматриваемыми типами

ландшафтов, являющимися основой для типизации сообществ крупных травоядных млекопитающих, приведены в Главе 2. Задача этого раздела – проанализировать характеристики самих травоядных, определяющие их соответствие ландшафтам в аспекте использования трофических ресурсов.

Трофическая стратегия определяет состав и соотношение растений в трофическом спектре каждого вида, а, в конечном счете - соотношение ресурсного пространства ниш сосуществующих видов в ресурсном пространстве местообитаний, и, следовательно, плотность их популяций, численность ареал и структуру их региональных метасообществ в целом. Поэтому в изучении закономерностей долгосрочной динамики сообществ крупных травоядных млекопитающих важен анализ морфофизиологических особенностей каждого вида, связанных с питанием. Объем анализа этих данных потребовал отдельного раздела, в который также включены данные по морфофизиологическим особенностям арктических гусеобразных и леммингов, поскольку трофическая конкуренция крупных травоядных млекопитающих с гусеобразными и леммингами представляет большой интерес в изучении организации сообществ основных первичных консументов и экосистем в целом.

Связанные с питанием морфофизиологические особенности травоядных очень разнообразны, но в аспекте трофических стратегий это разнообразие оценивается, обычно, в виде шкалы *грэйзинг-браузинг* (Clauss et al., 2008). Ранжирование видов по этой шкале трофических стратегий всегда относительно. Оно базируется на следующих представлениях: грэйзинг – в традиционном ботаническом понимании ставка на количество, относительно неизбирательное потребление большого количества корма, доля доступных перевариванию питательных веществ в котором оказывается в итоге меньше; браузинг – напротив, избирательное использование трофических ресурсов в соответствии с их качественными характеристиками, такими как доля усваиваемых веществ, воды, солей, фитотоксинов, растительных волокон, вкус и др. (Holechek, 1984; Bergman et al., 2001; Медведев, 2004; Gordon, Prins, 2008; Olson et al., 2010; Шереметьев и др., 2017 а).

Преимущества этих стратегий не универсальны, потому что могут оказаться недостатками в других условиях (Шереметьев и др., 2014 а,б). Относительность в

оценке стратегий предполагает в многовидовых группах множество вариантов миксфидеров. Многие травоядные относительно одних видов классифицируются как грейзеры, а относительно других – как браузеры (Clauss et al., 2008; Gordon, Prins, 2008; Розенфельд, Шереметьев, 2016). Дополнительные трудности связаны с расхождением в классификации стратегии одного вида разными специалистами в зависимости от используемых данных и от того, с какими видами идет сравнение. И, наконец, избирательность в целом – широкое экологическое понятие (Ивлев, 1955), и, когда она становится ключевым моментом определения трофической стратегии, это может приводить к дополнительной терминологической дезориентации. Например, как в разделении плотоядных рыб на грейзеров и браузеров (Lechanteur, Griffiths, 2003).

В этой работе исходно ботаническое разделение понятий грейзинг и браузинг. Оно подразумевает следующие особенности использования трофических ресурсов:

1. Диета грейзеров включает много травянистых однодольных растений, побеги которых большую часть цикла вегетации содержат много трудноусваиваемых или неусваиваемых веществ (кремний, структурные углеводы и др.), мало питательных веществ и воды. Браузеры, напротив, питаются в основном молодыми побегами или листьями деревьев и кустарников, травянистыми, преимущественно, двудольными растениями, в меньшей степени однодольными, но в любом случае на тех стадиях вегетации, когда содержание в них питательных веществ и воды максимально (Charman, Reiss, 1999). Различия диет грейзеров и браузеров по составу таких ресурсных наименований могут быть несущественны, а по количественному соотношению всегда существенны.

2. Грейзеры малоизбирательны, браузеры по определению избирательны (Розенфельд, Шереметьев, 2013, 2016; Шереметьев и др., 2017 а).
3. У грейзеров относительно высокая степень усвоения пищи и адсорбции воды, реализуемая чаще всего за счет переднекишечной ферментации (развитый дифференцированный желудок) и большего времени прохождения пищи через пищеварительный тракт. Однако длительное удержание пищи в кишечнике грейзеров снижает в итоге ее потребляемое количество. Чтобы увеличить потребление, требуется увеличение массы пищи, объема кишечника и размеров

тела в целом. При этом выигрыш от высокого коэффициента усвоения у грейзеров компенсируется потерями из-за деятельности метаногенных бактерий. Браузеры преимущественно с заднекишечной ферментацией (развитый аппендикс). Они, напротив, меньше ограничены в увеличении количества пищи, объема кишечника и размеров тела в целом, благодаря относительно быстрому прохождению пищи через кишечник (Clauss et al., 2003, 2008).

Однозначного группирования крупных травоядных млекопитающих, являющихся общепринятыми представителями рассматриваемых стратегий, по морфофизиологическим параметрам нет, но условную линию между грейзерами и браузерами провести можно (Рисунок 6). Перечисленные особенности характеризуют типичного грейзера как потребителя растительности открытых

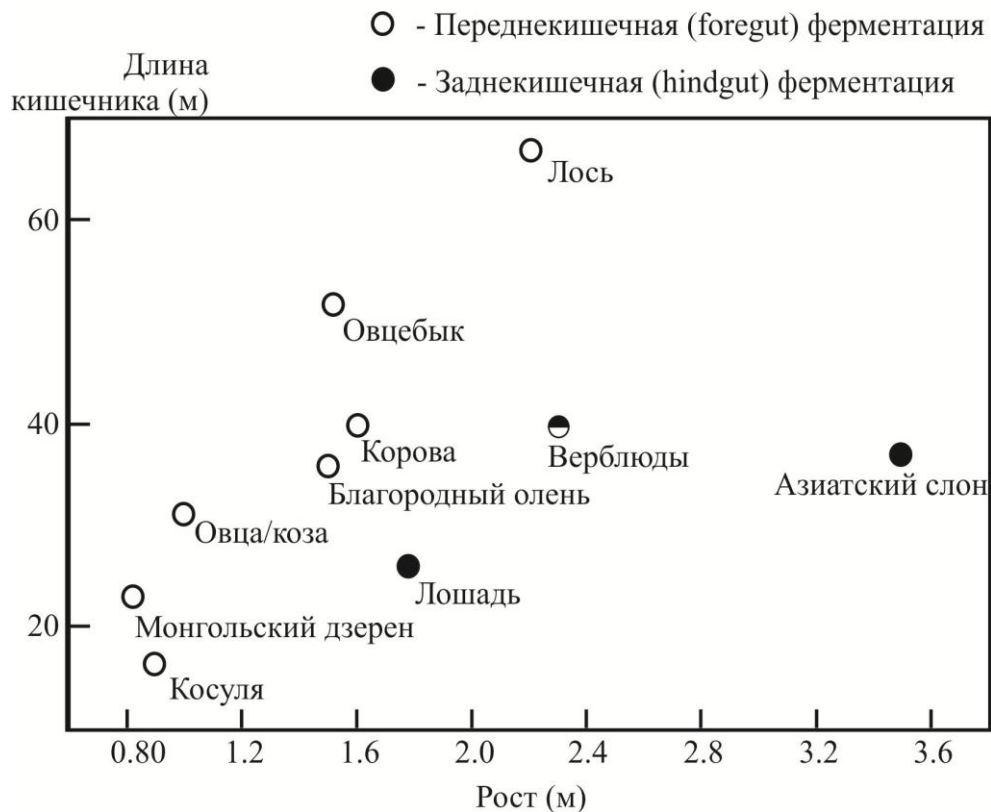


Рисунок 6 – Длина кишечника, рост и тип ферментации у некоторых представителей крупных травоядных млекопитающих (по Л.Г. Капланову (1948), S. Sisson et al. (1975), M.M.S. Smuts и A.J. Benzuidenhout (1987), J.L. Tisserand et al. (1991), J. Shoshani (1994), P. Furaha ten Velde (1997), Г.Д. Якушкину (1998), Z. Jiang et al. (2002), G.D. Inglis et al. (2005), Z. Mengli et al. (2006), Н.О. Sanon et al. (2007), Y. Yoshihara et al. (2008)).

пространств, а типичного браузеры – как потребителя древесной и кустарниковой растительности. У грейзеров среди изученных крупных травоядных млекопитающих наиболее эффективным использованием трофических ресурсов отличаются сравнительно мелкие формы (сайга, монгольский дзерен, овца), у браузеров – самые крупные (мамонт, слоны). В трансформации сообществ крупных травоядных млекопитающих это выражается, например, в том, что современное монгольское скотоводство в условиях пастбищной дигрессии в значительной степени ориентировано на овцеводство, тогда как еще недавно большая доля коров, лошадей и верблюдов уменьшается (Шереметьев и др., 2014а, 2017 а).

Ниже резюмированы связанные с использованием трофических ресурсов морфофизиологические особенности крупных травоядных млекопитающих, арктических гусеобразных и леммингов.

Гусеобразные. Облигатная фитофагия и относительно низкая перевариваемость корма у гусей и казарок обуславливает необходимость в большом удельном (на единицу веса тела) количестве корма, большие затраты времени и усилий на поиск растений с высоким содержанием неструктурных углеводов, протеинов и воды (Кондратьев, 2002; Розенфельд, Шереметьев, 2013, 2016). Вся жизнь гусей и казарок это миграции к местам, где этот поиск эффективен, в том числе, дальние осенние и весенние перелеты (Кондратьев, 2002). Это связано с отсутствием в кишечнике целлюлозорасщепляющих симбионтов и его малой дифференциацией по сравнению с большинством других фитофагов среди позвоночных (Sedinger et al., 1989; Sedinger, 1992). Как все травоядные с широким трофическим спектром, гнездящиеся в Арктике гуси и казарки могут быть ранжированы по типу питания в пределах браузеринг-грейзинг континуума (Рисунок 7): браузеры (казарки), грейзеры (гуменник, малый белый и белолобый гуси) и миксфидеры (пискулька и белошей) (Robbins et al., 1995; Shipley, 1999; Розенфельд, 2009; Розенфельд, Шереметьев, 2013, 2016). Корм гусей-грейзеров отличается большей долей структурных углеводов и его требуется больше. Таким образом, грейзинг свойственен относительно крупным гусям, которые, видимо благодаря грейзингу, имеют более многочисленные мировые популяции (Розенфельд, Шереметьев, 2016). Различия в питании у совместно обитающих и внешне похожих видов, возможно, связаны с морфологическими различиями

(Кондратьев, 2002). Число кормовых растений может достигать 77 (черная казарка), но обычно меньше (Розенфельд, Шереметьев, 2016). Птенцы большинства видов вначале едят животную пищу (Рисунок 7), затем тоже должны потреблять много растительности (Aubin et al., 1993). Эта ювенильная зоофагия и отсутствие обычных для фитофагов адаптаций могут свидетельствовать в пользу относительно недавнего и независимого перехода к облигатной фитофагии у гусей и казарок (Olsen, 2015). Среди современных гусей и казарок в действительности можно выстроить переход от питания морскими растениями и животными (черная казарка, белошей) к настоящему наземному грэйзингу (гуменник, малый белый и белолобый гуси) (Розенфельд, Шереметьев. 2016). По сравнению с крупными травоядными млекопитающими Арктики всех гусей и казарок, вероятно, можно

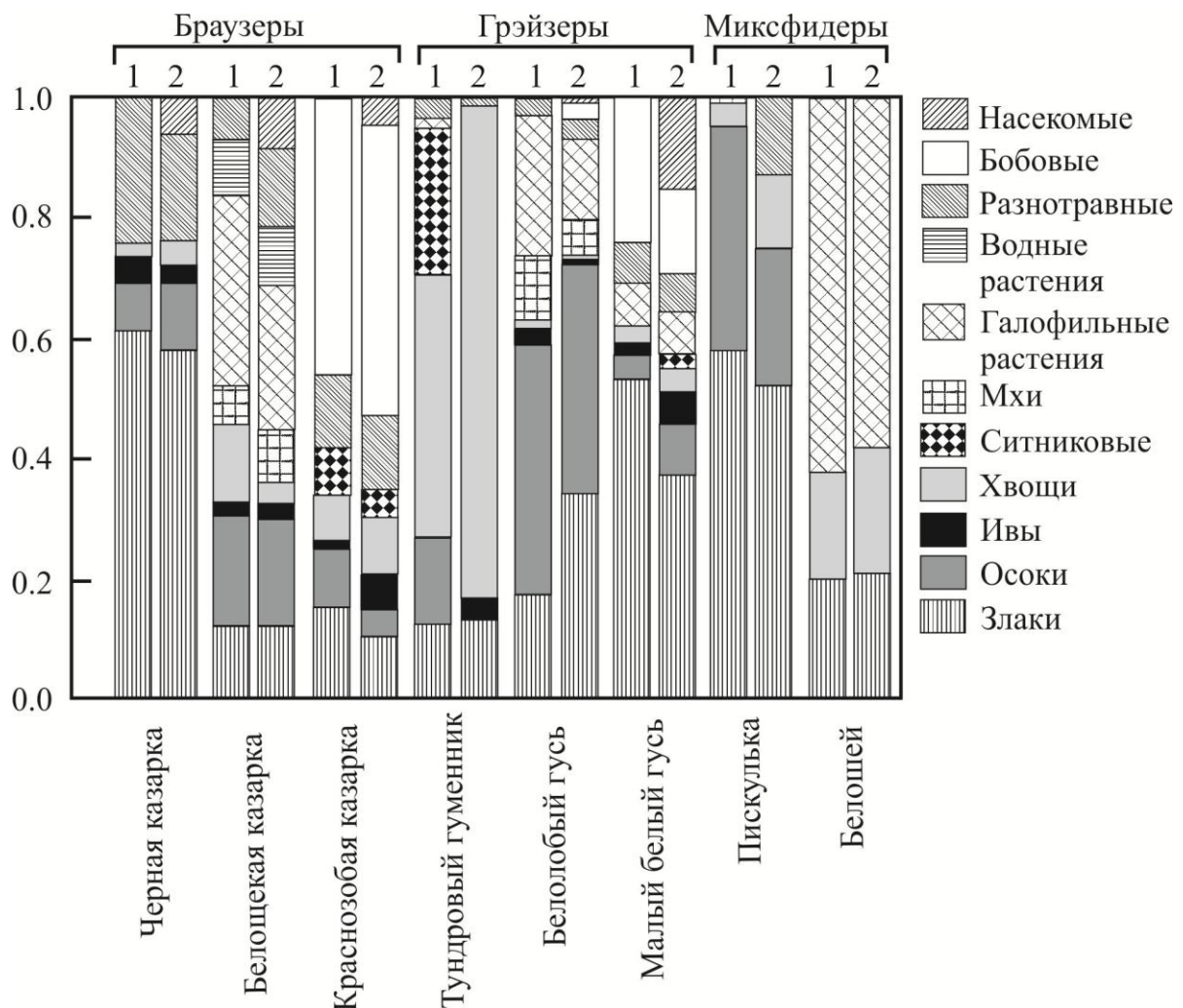


Рисунок 7 – Соотношение трофических спектров арктических гусей и казарок Евразии (1 – взрослые, 2 – птенцы) по числу видов растений основных систематических и экологических групп (по С.Б. Розенфельд и И.С. Шереметьеву (2016)).

рассматривать только как браузеров.

Парнокопытные. Парнокопытных в целом по размеру тела трудно отделить от гусеобразных. Например, горный дик-дик *Madoqua saltiana* и малый канчилик *Tragulus javanicus* весят около двух килограммов (Haltenorth, Diller, 1980), т.е. меньше крупных гусей (Розенфельд, Шереметьев, 2016). Однако в Северной Азии нет парнокопытных меньше восьми килограмм (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999, 2002, 2005; Приходько, 2003). Основа питания парнокопытных – растительность, но даже среди жвачных всеядность и потребность в большом количестве неструктурных углеводов - не исключение. Хорошо известно о всеядности у кабанов (Бромлей, Кучеренко, 1983), о поедании рыбы, грызунов и мяса павших животных северным оленем и лосем (Гептнер и др., 1961; Бромлей, Кучеренко, 1983), а в желудке у канчилик кроме составляющих основу питания плодов неоднократно находили фрагменты печени и мяса (Саблина, 1970). У нежвачных облигатными фитофагами являются только крупноразмерные формы, как например обыкновенный бегемот *Hippopotamus amphibius* (4500 кг) с большим желудком (с содержимым до 500 кг) из 3-х отделов и кишечником до 60 м (Eltringham, 1999; Feldhamer et al., 2015). Свиньи имеют простой мало адаптированный к фитофагии и сравнительно короткий (до 30 м) пищеварительный тракт, всеядны и неспособны усваивать корм с большой долей структурных углеводов (Гептнер и др., 1961; Шереметьев, Прокопенко, 2005; Feldhamer et al., 2015). Жвачные в основном растительноядны с различной степенью адаптации пищеварительного тракта в виде кишечных симбионтов, развития отделов исходно четырехкамерного желудка и зубов (Саблина, 1970; Hibbett et al., 2007; Feldhamer et al., 2015). Дифференциация желудка у бегемотов и жвачных конвергентна (Вислобокова, 2006). Кишечник жвачных на много длиннее. Например, у овцебыка он достигает 52 м (Якушкин, 1998). Представителей жвачных арктической и умеренной зон Северной Азии по составу кормов можно распределить внутри браузеринг-грэйзинг континуума, отражающего степень адаптации к усвоению растительности с большой долей структурных углеводов, следующим образом: кабарга, пятнистый и благородный олени - собственно браузеры; лось, косуля, горал, снежный баран - преимущественно браузеры; северный олень и овцебык - преимущественно грэйзеры. Браузинг лесных травоядных подтверждается

большим числом видов кормовых растений с высокой избирательностью (Рисунок 8). Полорогие Северной Азии в выборе местообитаний ассоциированы в большей мере с открытыми пространствами, где много растительности с большим содержанием структурных углеводов, олени и кабарги – с лесными (Данилкин, 1999, 2005; Приходько, 2003).

Мозолоногие.

Пищеварительная система верблюдов имеет много общего с системой жвачных, включая отсутствие желчного пузыря, жвачку и относительно небольшую слепую кишку. Однако характерная для жвачных дифференциация желудка и соответствующая специализация зубов выражены слабо (Гептнер и др., 1961). Флора кишечника верблюдов тоже против ожидания обнаруживает больше сходства с флорой не жвачных, а свиней (Azizollah et al., 2009). В преимущественном питании растительностью с большим содержанием структурных углеводов и кремния это является недостатком, отчасти компенсируемым длиной кишечника около 40 м (Smuts, Benzuidenhout, 1987). Верблюды – облигатные фитофаги, поедающие небольшое количество видов пустынной и степной растительности с большим содержанием структурных углеводов и малым количеством воды (Шереметьев и

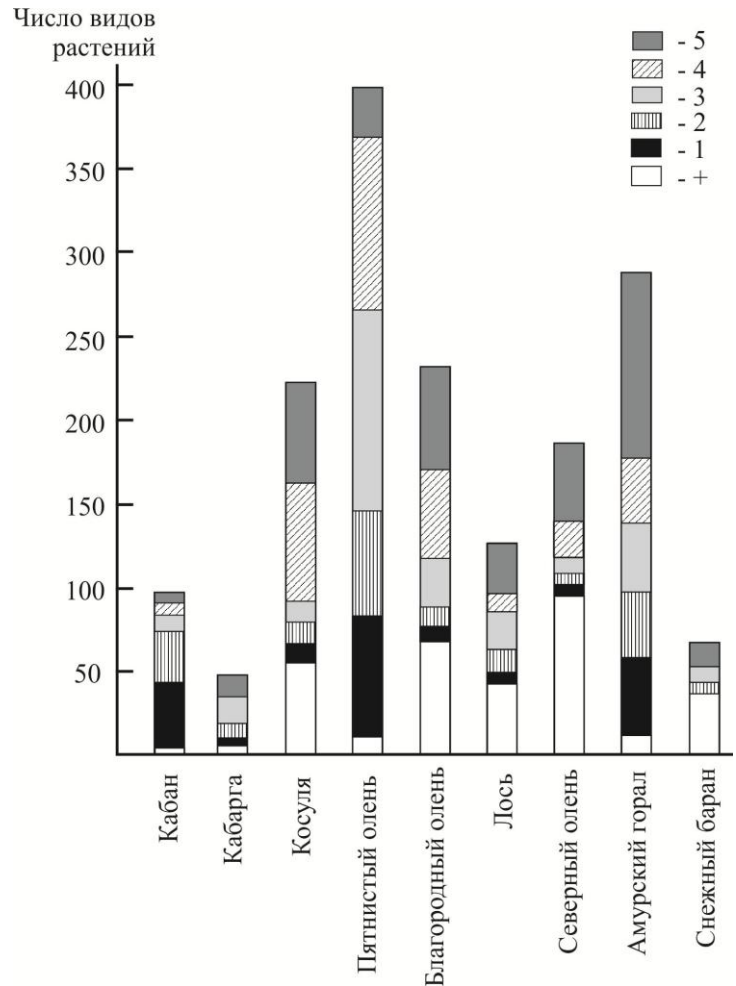


Рисунок 8 – Соотношение трофических спектров парнокопытных Дальнего Востока России по числу видов растений различных категорий избирательности: 5 – часто поедаемые; 4 - обычные; 3 – удовлетворительно поедаемые; 2 - слабо; 1 - плохо; + - установлен только факт поедания (по И.С. Шереметьеву и С.В. Прокопенко (2005)).

др., 2014a; Feldhamer et al., 2015). Увеличенная длина кишечника компенсирует и то и другое. И последняя важная и давно замеченная особенность питания верблюдов – потребность в большом количестве соли, вероятно, обеспечивающая их привязанность к пустынным и степным районам (Гептнер и др., 1961).

Непарнокопытные и хоботные. Представители этих двух групп облигатные фитофаги, обнаруживающие значительное морфофизиологическое сходство пищеварительного тракта. Обе группы сохранили крупноразмерных представителей. Однако их адаптации к фитофагии выражены слабей, чем у жвачных. Желудок простой, но развитый аппендикс, вес содержимого которого у лошадей и слонов до 90 кг и 800 кг соответственно, и ободочная кишка, где 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 короткий относительно размеров тела. У лошадей может достигать 26 м (Sisson et al., 1975), а у индийского слона – всего около 37 м при росте около 3,5 м (Shoshani, 1994). Лошадей относительно жвачных по составу кормовых растений классифицируют обычно как грэйзеров, африканских носорогов делят на грэйзеров и браузеров (Gordon, Prins, 2008; Owen-Smith, 2008), а индийского сложно определить иначе как браузера (Laurie et al., 1983).

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. Многие арктические грызуны поедают относительно небольшое число видов растений. Например, лесной лемминг — специализированный бриофаг (Кривошеев, 1971). Однако у большинства этих сравнительно оседлых в норме животных величина трофического спектра зависит от разнообразия растений в зоне доступа (Soininen et al., 2017). Например, на флористически богатом о-ве Врангеля у гренландского лемминга можно насчитать до 68 видов растений в трофическом спектре, у сибирского – до 53 (Кирющенко, Кирющенко, 1979), тогда как в индивидуальных кормовых пробах - всего по несколько видов растений. Травоядные грызуны, как непарнокопытные, характеризуются развитием толстого

отдела кишечника, но их мелкие размеры обуславливают необходимость питаться гораздо интенсивнее (Gordon, Prins, 2008; *The Form Gestures of Animals*, 2014; Feldhamer et al., 2015). Относительно других травоядных лемминги – браузеры.

ГЛАВА 5. ЛАНДШАФТНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ТИПЫ СООБЩЕСТВ

5.1. Динамика ареалов крупных травоядных млекопитающих

Анализ данных по динамике ареалов крупных травоядных млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене нацелен изучить изменения состава их локальных сообществ в Северной Азии в этот период. В палеоэкологии это единственный способ охарактеризовать долгосрочные изменения размера мировых или крупнорегиональных популяций изучаемых видов (Нестеренко и др., 2002; Шереметьев, Панасенко, 2013; Данилкин, 2016). Эта динамика, в крупном пространственно-временном масштабе представленная как популяционные тренды, суммарно описывает историю и принципы формирования современного метасообщества крупных травоядных млекопитающих. 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 даже потенциально взаимодействующих (Wilson, 1992; Leibold et al., 2004; Gonzalez, 2009), трофических конкурентов (ожидаемые тренды) (Шереметьев и др., 2014 а,б). В соответствии с приведенной в Главе 2 периодизацией интенсивности изменения условий обитания крупных травоядных млекопитающих в Северной Азии в попарном сопоставлении рассмотренных видов важно иметь возможность отделить динамику популяций до и после усиления активности человека в оптимуме голоцена.

Самостоятельная методологическая проблема - картирование ареалов, затрудненное не только недостатком данных, но и неопределенностью подходов к проведению границ «на бумаге» по точкам конкретных находок (Gaston, 1994): 1) Должна ли граница ареала охватывать точки редких, нерегулярных и т.п. находок? 2) Если граница ареала это не ломанная, а кривая линия, то в соответствии с какими переменными и/или функциями она должна быть проведена? 3) Должен ли ареал вида включать территории с нетипичными для него местообитаниями? В очерчивании палеоареалов эти трудности и недостаток данных еще больше.

Поэтому палеоареалы видов смелее характеризуются списком регионов, где сделаны их находки, чем картами (Гептнер и др., 1961; Матюшкин, 1972; Оводов, 1977; Данилкин, 1999, 2002, 2005, 2016; Приходько, 2003). Такой формат данных полностью адекватен задаче определения популяционных трендов крупных травоядных млекопитающих и их сравнения по интенсивности и направлению популяционной динамики.

В определении популяционных трендов крупных травоядных млекопитающих Северной Азии в позднем плейстоцене и голоцене использованы данные работ В.Г. Гептнера с соавт. (1961), Н.М. Ермоловой (1963, 1978), Е.Н. Матюшкина (1972), Н.Д. Оводова (1977), Н.К. Верещагина и Г.Ф. Барышникова с соавт. (Верещагин, 1977, 2002; Верещагин, Барышников, 1980; Барышников и др., 1981; Vereshchagin, Baryshnikov, 1992), Г.Ф. Бромлея и С.П. Кучеренко (1983), S.J. Park (1988), Э.В. Алексеевой (1980, 1991, 1995), S.L. Vartanyan с соавт. (1993), V.E. Sokolov и А.А. Lushchekina (1997), S.S. Niendleder с соавт. (1998), А.А. Данилкина (1999, 2002, 2005, 2016), С.Н. Norton (2000), Y.-S. Quo и H.-Z. Zhenq (2000), Г.Г. Боескорова (2001а,б, 2002, 2005) В.И. Жегалло с соавт. (2001), В.И. Приходько (2003), В.А. Ракова и Д.Л. Бродянского (2004), А.Н. Тихонова (2005), Ю.М. Дунишенко и А.А. Даренского (2006), В.А. Зайцева (2006), С.Г. Бадмаева (2007), J.W. Duckworth с соавт. (2008), R.B. Harris и D. Leslie (2008), С. Gates и К. Aune (2008), D. Alvarez-Lao с соавт. (2009), D.R. McCullough с соавт. (2009), J. Nagata (2009), E.D. Lorenzen с соавт. (2011), I. Kirillova с соавт (2015), В.Д. Казьмин с соавт. (2016), J. Soubrier с соавт. (2016). Ниже резюмированы данные этих работ не только за период с окончания LGM до наших дней, но и во многих случаях за весь плейстоцен, что способствует лучшему пониманию причин долгосрочной динамики популяций (Шереметьев, Панасенко, 2013; Шереметьев и др., 2016).

Пятнистый олень. В раннем плейстоцене найден в Центральном и Восточном Китае между 32° и 35° С.Ш. В среднем плейстоцене его ареал стал намного шире и включил Японию и Корею. В позднем плейстоцене пятнистый олень был найден в Центральном и Восточном Китае между 23° и 48° С.Ш., в Корее, Японии и Приморье. Ископаемых, датируемых голоценом существенно меньше. За последние десятилетия 20 в. близкий к сплошному ареал дикого пятнистого оленя в Китае уже был сильно фрагментирован, а на Тайване, во

Вьетнаме и в Южной Корее его популяции полностью или почти полностью вымерли из-за истребления и сокращения местообитаний. В Северной Корее пятнистый олень сохранился только на севере у границы с Китаем и Россией. В Японии, напротив, за последние десятилетия его ареал расширился более чем на половину, заняв бóльшую часть ее территории. Ареал в России в настоящее время медленно расширяется после длительной депрессии 19-20 вв. В Приморском крае популяции диких пятнистых оленей имеются практически везде, кроме самых северных и горных районов. В последние десятилетия этот вид настолько регулярно появляется на юге Хабаровского края, что следует скорее признать, что он здесь обитает, хотя не ясно, где следует проводить северную границу ареала. И наконец, этот вид удачно интродуцирован во многих местах земного шара.

Амурский горал. Происхождение этого вида из Южной Азии установлено, вероятно, по каким-то косвенным данным. Найти их не удалось, а ископаемые находки, которые относятся к позднему плейстоцену и голоцену, сделаны только в Приморском крае. Географическое распределение у горала крайне неравномерное из-за приуроченности к скалистому рельефу. Поэтому мало оснований считать его ареал сплошным как теперь, так и в прошлом. В настоящее время горал обитает в России, Северо-Восточном Китае и Корее. Ареал в России, считавшийся сплошным до конца 19 в., теперь состоит из трех основных фрагментов: 1 - восточные склоны южного и среднего Сихотэ-Алиня, 2 - район Пограничного хребта на юго-западе Приморья, 3 - в районе Малого Хингана и Бурейнского хребта. Сообщения о находках в последних двух и в других местах ни чем не подтверждены. В Китае тоже небольшие фрагменты ареала горала прилегают к двум последним упомянутым фрагментам на территории России. На Корейском полуострове фрагменты ареала горала расположены в горах у северо-восточного побережья около границы с Россией и в горах Тэбэк, где они разделены границей между Республикой Корея и КНДР. Вряд ли эти участки можно считать остатками сплошного ареала, существовавшего по данным Г.И. Радде, Р.К. Мака и Л.И. Шренка до 19 в. Очаговость ареала горала - специфическая черта в условиях среды обитания в Северной Азии. Динамика ареала горала это вымирание и формирование новых пространственных группировок, которых может становиться меньше в одних районах и больше в других.

Благородный олень. Считается, что в плейстоцене северная граница ареала благородного оленя в Евразии достигала арктического побережья. В голоцене после фрагментации и уменьшения ареала, она отступила к югу, тогда как у многих других парнокопытных уменьшению подверглись в основном южные части ареалов. В Северной Азии ископаемые находки, относящиеся к плейстоцену, известны в северном Китае, Корее и Приморье, к раннему голоцену – в Приморье, которое, тем не менее, нельзя считать неким рефугиумом этого периода. Сложная конфигурация и современная динамика ареала обусловлены особенностями ландшафтов в связи с погодными и, особенно, антропогенными факторами: местообитания ассоциированы в основном с умеренно горным рельефом и лесной растительностью. Малоосвоенные и, главным образом, северные участки ареала в Северной Азии изменяются мало. В последние годы кое-где они скорее расширяются (Хабаровский край, бассейн Вилюя и Нижней Тунгуски). Южные и освоенные человеком участки в основном сокращаются (Южная Сибирь, Приморье).

Косуля. В плейстоцене ареал рода *Capreolus*, о дифференциации видов которого в то время судить еще более сложно, чем в настоящее время, располагался в основном в умеренной зоне, а к концу плейстоцена и в голоцене расширился больше всего на севере. В Северной Азии ископаемые находки сибирской косули, относящиеся к среднему и позднему плейстоцену, сделаны в Северном Китае, Корее и Приморье, к голоцену – на Сахалине. До 20 в. ареал сибирской косули изменялся мало и оставался сплошным. В начале 20 в. было некоторое, главным образом, антропогенное сокращение ареала, затем – восстановление. Сейчас косуля распространена в Азии к северу до Якутии. Есть на северо-востоке Китая, в Корее и в Монголии, исключая южные и северо-западные районы. В Хабаровском крае достигает 53° С.Ш., в Приморском крае есть на всей территории, кроме горных хвойных лесов. Почти везде ареал можно признать близким к сплошному. Некоторые значительные по площади территории на севере косуля заселяет сезонно, совершая масштабные периодические и непериодические миграции.

Северный олень. В плейстоцене ареал северного оленя в Евразии был существенно больше протяжен к югу, в голоцене отступил к северу. Ископаемые

находки в Северной Азии, относящиеся к позднему плейстоцену, сделаны на юге Приморского края, к голоцену – на Сахалине. Существенное сокращение ареала продолжалось и 20 в., когда ареал распался на фрагменты, которые к югу достигают Монголии и северного Сихотэ-Алиня.

Лось. В плейстоцене ареал лося был протяжен дальше как на юг, так и на север, а сокращение ареала в Евразии продолжалось приблизительно до начала 20 века. Затем ареал, главным образом, расширился, в том числе, искусственно. Современный ареал на севере достигает полярных районов. В Северной Азии в позднем плейстоцене и в начале голоцена обитал на юге Сихотэ-Алиня и на Сахалине, где позднее вымер. Теперь на юг достигает Среднего Сихотэ-Алиня, Монголии и северо-востока Китая.

Кабан. Во время последнего ледникового максимума ареал кабана в Евразии был намного меньше, чем в голоцене, вероятно, из-за ландшафтно-климатических условий. В Северной Азии известны плейстоценовые находки на юге Приморья. Кабан был на Хоккайдо, где в настоящее время отсутствует. В голоцене расселился почти по всей южной половине Евразии и к северу от границ современного ареала. Во втором тысячелетии н.э. ареал существенно сокращался, а в 20 в. немного расширился к северу, но о восстановлении говорить нельзя. И теперь в Северной Азии кабан обитает на юге Сибири и на юге российского Дальнего Востока, где распространен в основном в зоне неморальных лесов в Приморском крае и Еврейской автономной области, на юге Амурской области и Хабаровского края. Также обитает на севере Монголии, в Северо-Восточном Китае и Корее. Везде совершает масштабные и протяженные миграции, способен появиться в самых неожиданных местах, в том числе далеко к северу от современных границ ареала, и покинуть, казалось бы, постоянно обитаемые районы или участки, где появился недавно.

Кабарга. Ископаемые находки кабарги, относящиеся к раннему и среднему плейстоцену, сделаны в Центральном и Северном Китае, Корее и Японии, где теперь кабарга отсутствует; к позднему плейстоцену – в Корее и Приморском крае, к голоцену – уже в Сибири, Приморском крае и на Сахалине, где она сохраняется и в настоящее время. Современный ареал доходит до 67-69° С.Ш. и сильно фрагментирован. Фрагменты современного ареала имеются на севере Монголии, в

Китае, Корее, Индии, Непале, Бутане и Вьетнаме. Фрагментарность ареала связана с обитанием в основном в малопригодных для многих других крупных травоядных млекопитающих горных хвойных лесах, а на юге - в горных широколиственных лесах.

Снежный баран. В плейстоцене ареал снежного барана, вероятно, был существенно шире и менее разорванным, включал Сахалин, на юг достигал района г. Иркутск и юга Приморья, а на запад правобережья р. Обь (Салаирский кряж). Голоценовые находки менее многочисленны, но их разброс почти такой же широкий. Позднечетвертичные изменения ареала заключаются в основном в отступлении его южных и западных границ к северу и востоку и фрагментации. Судя по ископаемым находкам вымирания локальных популяций, конечно, были, тогда как был ли ареал снежного барана когда-то сплошным, неизвестно из-за небольшого числа находок. В Приморье и на Сахалине снежный баран отсутствовал уже в голоцене.

Овцебык. В плейстоцене имел огромный ареал в Евразии, где на юг достигал Румынии, нижнего Поволжья и северной Монголии. В полярной Евразии овцебык исчез около 3 тыс. лет назад, а в Северной Америке (Канада) и Гренландии сохранился до наших дней. Реинтродукции овцебыка в Северной Америке и Евразии были в основном удачными и продолжаются в настоящее время. В нескольких арктических районах России сформированы самоподдерживающиеся и расселяющиеся популяции: Таймыр и плато Путорана, Якутия, о. Врангеля.

Монгольский дзерен. Плейстоценовый ареал дзерена отличался от современного бóльшим размером и целостностью. Он так же был расположен в степях, главным образом, Центральной Азии. В позднем плейстоцене на запад ареал достигал озера Балхаш, на восток – Забайкалья. В голоцене ареал дзерена был уже на много меньше протяжен к западу и к востоку. Это сокращение продолжалось до наших дней, когда только во второй половине 20 в. площадь ареала уменьшилась приблизительно в 4.5 раза. В России и Китае дзерен был почти истреблен, если не считать редких заходов в Забайкалье из Монголии, которые в 1990х стали снова регулярными. Одной из основных причин уменьшения размеров популяции и ареала дзерена было сооружение дорог и инженерных заграждений государственной границы, перекрывших пути жизненно важных

многокилометровых сезонных миграций.

Сайга. Плейстоценовые находки сайги известны от атлантического побережья Европы на западе до Аляски на востоке, входившей в район Берингии, и от южного Прикаспия и Крыма на юге до Ютландии и Британии на севере Европы и дельты Лены и Новосибирских островов на севере Азии. Динамику ареала сайги в плейстоцене отследить сложно, но ясно, что географический разброс ее находок, датированных поздним плейстоценом, так же широк. В голоцене ареал сайги уже был сильно сокращен. В первом тысячелетии н.э. ареал сайги на запад еще достигал Карпат, а к середине 19 в. ее на Украине уже не было. На юге Сибири сайга еще обитала в 20 в. Современный ареал состоит из нескольких мелких, в основном, центрально-азиатских фрагментов: в прикаспийских районах, в Казахстане и Монголии. Как и у монгольского дзерена, значительный урон популяции сайги наносят сооружения, мешающие массовым сезонным перемещениям.

Бизон. Ареал бизонов в плейстоцене включал почти всю Северную Америку и Евразию от Атлантики до Западной Сибири и на юг до Закавказья. Сокращение ареала с наступлением голоцена не было фатальным, а продолжалось до наших дней, когда была осознана необходимость в охране. Вымирание первобытного бизона в Северной Азии датируется началом голоцена, появление зубра – тоже началом голоцена, если не полагаться на данные J. Soubrier с соавт. (2016) о более раннем и гибридном происхождении зубра от первобытного бизона, а последние дикие зубры жили в Беловежской пуще еще в начале 20 в. и затем были реинтродуцированы в Польше, Испании, Белоруссии, Литве, Молдавии, Украине, Словакии, Германии, России. В Америке ареал бизонов состоит из мелких разбросанных фрагментов в основном в западной половине США и Канады. В начале 20 в. бизоны из Канады завезены в Якутию и Ростовскую область (Казьмин и др., 2016).

Шерстистый носорог. Известен со среднего плейстоцена в Евразии от Атлантики до Тихого океана и от Новосибирских островов на севере до Монголии на юге. Вымер на переходе плейстоцен-голоцен или в начале голоцена.

Мамонт. В плейстоцене обитал на большей части Евразии, где на юг достигал Центральной Европы и реки Хуанхэ. На севере Евразии дожил до начала

голоцена, а на о-ве Врангеля до 3500 лет назад.

Полностью или частично одомашненные крупные травоядные млекопитающие. Ряд видов крупных травоядных полностью или в значительной степени сохранился благодаря одомашниванию. Некоторые виды скота считаются произошедшими от нескольких беспрепятственно скрещивающихся и мало различающихся диких предков (Гептнер и др., 1961; Павлинов и др., 2002; Данилкин, 2005; Тихонов, 2005). Корова (тур) в плейстоцене была распространена очень широко, в основном, в Южной половине Евразии от Атлантики до Тихого океана и в Северной Африке. В голоцене сокращение ареала было не фатальным, а последовательным. В диком состоянии тур был истреблен в 17 в., а последние места его обитания были на юго-западе Русской равнины, в Предкавказье и, возможно, на юге Западной Сибири. Корова вместе с человеком распространена по всему миру. Байкальский як известен только по находкам в позднем плейстоцене в Казахстане, Забайкалье, Якутии, Кузбассе, Приморье и на Аляске. Следующий хронологически за ним современный дикий як *Bos mutus* Przewalski, 1883 известен только по голоценовым ископаемым находкам, в соответствии с которыми его ареал от Тибетского нагорья на север достигал Кузнецкого Алатау. Еще в 18 в. дикий як обитал на юге Сибири, а в настоящее время - только в Тибете. Какие имеются основания для дифференциации этих яков на уровне видов при такой хронологии их находок – не ясно, так же как в аналогичной ситуации с бизонами. В одомашненном состоянии як используется на территориях от Северной Индии на юге до Тувы на севере и от Ирана на западе до Китая и Монголии на востоке. Коза рассматривается как одомашненная форма гибридного происхождения с основным вкладом безоарового козла *Capra aegargus* Erxleben, 1777, распространенного в плейстоцене в Европе, на Ближнем Востоке и в Индии. В голоцене ареал безоарового козла значительно сократился, и на территории России теперь включает Кавказ, который, вероятно, всегда был крайним северо-восточным участком ареала. Домашняя коза, в т.ч. вторично одичавшие формы, с человеком распространена по всему миру, включая значительные территории в Северной Азии. Овца также рассматривается как одомашненная форма гибридного происхождения, распространившаяся с человеком почти по всему миру. Основные предки – муфлоны *Ovis orientalis* Linnaeus, 1758 и *O. musimon* Pallas, 1811, если их

допустимо дифференцировать как виды. Первый в позднем плейстоцене обитал на Ближнем Востоке, в Закавказье и на Кипре и теперь распространен от Средиземноморья до Индии. Второй был широко распространен в Средиземноморье, но сохранился только на островах Корсика и Сардиния, откуда реакклиматизирован на юге Европы. До 2 видов настоящих лошадей, *Equus latipes* V. Gromova, 1949 и *E. uralensis* Kuzmina, 1975 помимо ленской и домашней лошади можно считать обитателями арктической и умеренной зоны Северной Азии в позднем плейстоцене. Ареалы их сокращались уже тогда и по не совсем ясным причинам, тем более что американские лошади вымерли до прихода людей, тогда как одичавшие лошади европейцев в Америке процветали несколько сот лет, хотя теперь их остается не более 20000. В Евразии два первых вида жили только в плейстоцене, а вторые были широко распространены и в голоцене в лесостепях, степях и полупустынях и даже в лесах на запад до Центральной Европы, на восток до Забайкалья и на север до Таймыра и Чукотки. Ленская лошадь рассматривается как возможный предок полудомашней якутской лошади. В этом случае домашняя и ленская лошади относятся к одному виду и ситуация с их дифференциацией повторяет дифференциацию у яков и бизонов. Лошадь в одомашненном состоянии широко распространена, а в природе (лошадь Пржевальского) была сохранена только в зоопарках. Теперь лошадь Пржевальского интродуцирована в Монголии (национальный парк Хустайн-Нуруу), Китае (национальный парк Тахин-Гал) и на Украине (зона отчуждения Чернобыльской АЭС) (King et al., 2008). Бактриан в позднем плейстоцене был широко распространен в Центральной Азии, теперь сохраняется только в Монголии и, возможно, в прилегающих пустынных районах Китая. Одомашненные бактрианы распространены в основном в Центральной Азии. Бактриан завезен в Новую Зеландию и США (Hare, 2008).

Приведенные данные говорят о том, что к окончанию LGM размер популяций большинства видов крупных травоядных млекопитающих, обитающих в Северной Азии, был очень большим или, по крайней мере, гораздо больше современного. Могут быть выделены три основные категории популяционных трендов крупных травоядных млекопитающих в период с окончания LGM до настоящего времени:

1. Вымирание. Первым, вероятно, вымер шерстистый носорог, не рассматриваемый в этой работе из-за отсутствия данных по питанию. Затем на материке около 10000 (а на о-ве Врангеля около 3500) лет назад вымер мамонт. Последним среди вымерших крупных травоядных млекопитающих Северной Азии можно считать овцебыка, дожившего здесь до приблизительно 3000 лет назад, а в Северной Америке - до настоящего времени. Первобытного бизона и ленскую лошадь можно отнести как к вымершим видам, так и к предковым формам и, вероятно, к конспецификам современных. Датировки находок ленской лошади в Евразии продолжаются до современности, а первобытного бизона до 8000-9500 лет назад. Вымирание в природе предковых форм домашней коровы (тур) можно датировать 17 в., а лошади – 19 в. (лесной тарпан) или 20 в. (лошадь Пржевальского).

2. Сокращение. Современные дикие популяции безоарового козла, муфлона, внесших наибольший вклад в образование 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 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 произошло 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 в настоящее время.

В анализе динамики метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии представляет интерес и динамика популяций других важнейших потребителей растительности арктических и умеренных районов, леммингов и гусеобразных. Однако реконструкция доисторической динамики ареалов у птиц затруднена отсутствием данных ввиду плохой сохранности их ископаемых и/или, вероятно, ввиду недостатка внимания к ним со стороны первобытных охотников:

«кухонные отбросы» древнего человека содержат мало или совсем не содержат костных фрагментов гусей и казарок (Никифоров, 2008). Кроме того, возможность реконструкции ареалов гусей и казарок по ископаемым находкам существенно ограничена их мобильностью. Тем не менее, в противоположность крупным травоядным млекопитающим мировые популяции гусеобразных и леммингов в исторический период и их роль в экосистемах были и остаются внушительными (Кирющенко, Кирющенко, 1979; Oksanen et al., 2008; Розенфельд, 2009; Metcalfe, Olofsson, 2015). Лемминги теперь и в прошлом были широко распространены в арктической и субарктической зонах Голарктики (Барышников и др., 1981).

Данные по снижению численности арктических гусей и казарок в Северной Азии относятся в основном к 19-20 в., когда основным фактором депрессии является активность человека (Рисунок 9) (Розенфельд, Шереметьев, 2016). Снижение численности леммингов началось в конце 20 в. и объясняется в основном глобальными климатическими изменениями (Чернявский, Ткачев, 1982; Травина, 1999; Menyushina et al., 2012). Какой была популяционная динамика леммингов и гусеобразных с окончания LGM до начала их научного изучения в 20 в. неизвестно.

Абсолютное большинство крупных травоядных млекопитающих включается в комплекс мамонтовой фауны, содержащий всего около 80 видов (Верещагин, 1977; Верещагин, Барышников, 1980; Vereshchagin, Baryshnikov, 1992; Жегалло и др., 2001; Тихонов, 2005). Временной интервал ее существования (70000–10000 лет назад), а пространственные границы (от перигляциальной зоны на севере до Кавказа и Тибета на юге) делают практически невозможным исключить какие-либо

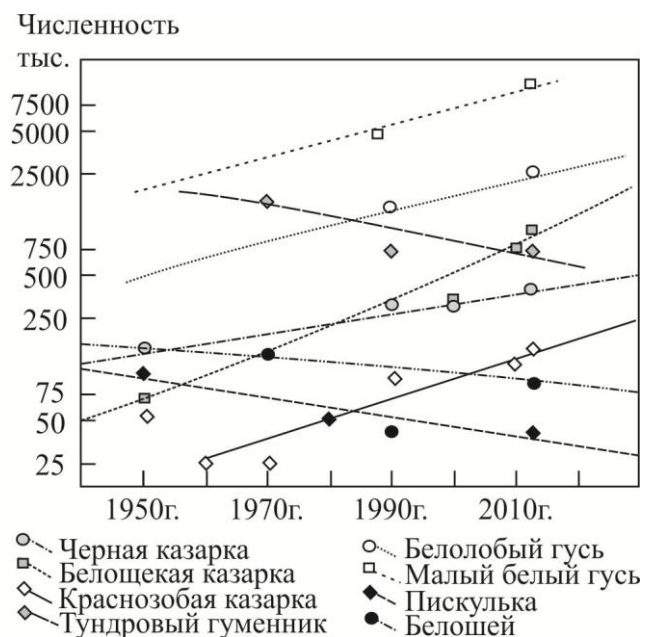


Рисунок 9 – Популяционные тренды арктических гусей и казарок Евразии и тенденции его изменения в 20 в. (по С.Б. Розенфельд и И.С. Шереметьеву (2016).

из этих видов из сообществ мамонтовой фауны по данным о динамике ареалов (Жегалло и др., 2001; Vereshchagin, Baryshnikov, 1992; Тихонов, 2005). Тем не менее, четыре вида крупных травоядных млекопитающих не упоминаются в ее составе: кабан, амурский горал, кабарга и пятнистый олень. В период 70000–10000 лет назад их относительно южные ареалы не перекрывались или, возможно, только соприкасались с более северными ареалами типичных представителей мамонтовой фауны, а проникновение этих видов на север произошло в конце плейстоцена или, вероятнее, на переходе плейстоцен-голоцен (Шереметьев, Панасенко, 2013). Яркой иллюстрацией слабого перекрывания ареалов этих видов и типичных представителей мамонтовой фауны являются ареалы кабана и мамонта (Рисунок 10). Кроме того, выбор местообитаний у этих четырех видов в настоящее время не

Ареал мамонта в позднем плейстоцене



Современный ареал кабана

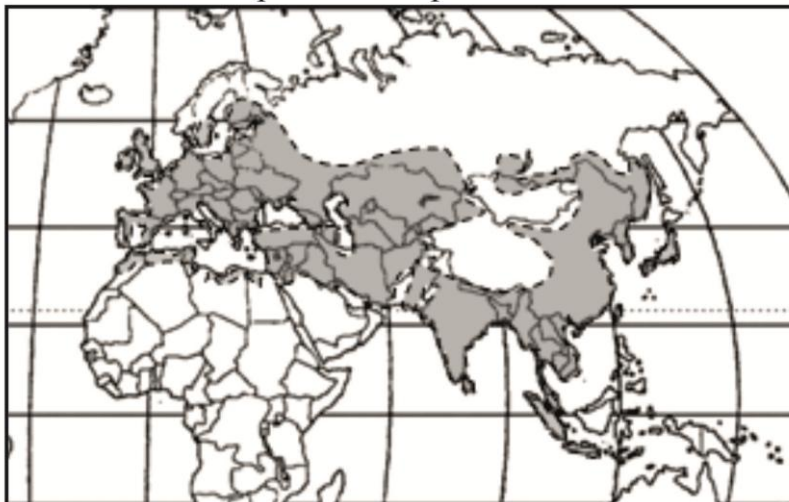


Рисунок 10 – Максимальный современный ареал кабана (по W. L. R Oliver et al. (1993)) и максимальный ареал мамонта в позднем плейстоцене (по D. Álvarez-Lao et al. (2009)).

позволяет ассоциировать их с обитателями перигляциальной степи. Ареалы всех одомашненных полорогих в плейстоцене тоже были расположены в основном южнее ареалов многих других типичных представителей мамонтовой фауны.

Если сопоставить ареалы крупных травоядных млекопитающих в Северной Азии количественно, например, по степени перекрытия их территорий в квадратных километрах, то в абсолютном большинстве случаев оно окажется значительным, а у некоторых видов ареалы будут полностью поглощены ареалами других видов (Шереметьев и др., 2016). В прошлом это перекрытие, вероятно, было у многих сопоставленных видов еще больше и даже разобщенные в настоящее время ареалы перекрывались, поскольку они занимали еще и районы, где эти виды теперь не обитают. Всё это, при использовании ресурсов сообщества, является одним из оснований рассматривать совокупность изученных видов крупных травоядных млекопитающих как метасообщество.

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 представленных в разделах 4.1. и 4.2. характеристик. Для классификации использованы метрические (Таблица 5) и категориальные (Таблица 6) характеристики крупных травоядных млекопитающих.

На первом этапе классифицированы только те виды крупных травоядных млекопитающих, список типов местообитаний которых не изменен истреблением и/или одомашниванием. Особенный интерес представляет группирование видов, охарактеризованных выше как типичные представители сообществ только одного из типов ландшафта. UPGMA-классификация современных диких крупных травоядных млекопитающих по характеристикам таблиц 5 и 6 позволяет на основе количественного анализа объединить четыре вида полорогих (сайга, монгольский дзерен, овцебык и снежный баран) в подкластер, отделенный от остальных видов уже на первом уровне ветвления (Рисунок 11а). Сайгу, монгольского дзерена и овцебыка можно рассматривать как виды-индикаторы открытых ландшафтов;

снежного барана, известного спусками к верхней границе леса - нельзя. Остальные восемь очень разнообразны по характеристикам (Таблицы 5 и 6). Среди них кабарга, не использующая местообитания открытых ландшафтов, и амурский горал, использующий гольцовые местообитания и по рассмотренным характеристикам более близкий к другим полорогим. Все они известны использованием в различной мере лесных местообитаний, степень связи с которыми можно в этой работе ассоциировать с дистанцией их объединения с

Таблица 5. Метрические характеристики и индексы крупных травоядных млекопитающих Северной Азии

Виды	Характеристики					
	Размер тела (высота, см)	Длина следа (см)	Длина уха (см)	Длина следа / размер тела (%)	Длина уха / размер тела (%)	Максимальные скопления (сотен особей)
Сайга	83	6	8	7,2	9,6	250
Монгольский дзерен	82	5	12	6,1	14,6	100
Снежный баран	104	7	10	6,7	9,6	0,72
Коза/овца	100	6	11	6	11	0,5
Лошадь	180	12	14	6,7	7,8	0,15
Овцебык	152	14,5	15	9,5	9,9	1
Бизон (зубр)	210	13	18	6,2	8,6	0,7
Корова	200	11,5	15,2	5,8	7,6	0,5
Мамонт	280	44	38	15,7	13,6	-*
Шерстистый носорог	200	18,5	12	9,3	6	-
Северный олень	141	15	17	10,6	12,1	10
Косуля	90	5	14,2	5,6	15,8	0,31
Амурский горал	81	6	17	7,4	21	0,16
Лось	221	25	28	11,3	12,7	0,1
Пятнистый олень	119	7	18,6	5,9	15,6	0,35
Благородный олень	150	8	22	5,3	14,7	0,22
Кабан	93	15	12	16,1	12,9	1
Кабарга	60	7,3	9,8	12,1	16,3	0,04

* «-» – нет данных.

Таблица 6. Категориальные характеристики крупных травоядных млекопитающих Северной Азии

Виды	Характеристики									
	Зрение*	Слух	Обоняние	Нагрузка конечности на субстрат	Дистантный номадизм	Локальный номадизм	Трофическая стратегия	Потребность в воде	Тип механики бега	Рельеф местообитаний
Сайга	1	2	2	2	1	1	1	3	1	1
Монгольский дзерен	1	2	2	2	1	1	1	3	1	1
Снежный баран	1	1	2	2	1	1	2	2	3	3
Коза/овца	1	1	2	2	1	1	2	2	3	3
Лошадь	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2
Овцебык	1	2	2	2	1	1	2	2	4	2
Бизон (зубр)	2	1	1	2	2	1	2	1	4	2
Корова	2	1	1	2	2	1	1	1	4	2
Мамонт	2	1	1	1	-**	-	2	1	5	-
Шерстистый носорог	2	1	1	2	-	-	2	1	6	-
Северный олень	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2
Косуля	2	1	1	2	1	2	3	2	2	2
Амурский горал	1	1	1	2	2	2	2	2	3	3
Лось	2	1	1	1	2	1	2	1	2	2
Пятнистый олень	2	1	1	2	2	2	3	1	2	2
Благородный олень	2	1	1	1	2	2	3	1	2	2
Кабан	2	1	1	1	2	1	4	1	6	2
Кабарга	2	1	1	1	2	2	3	2	2	3

*Зрение - хорошее (1), слабое (2); слух – хороший (1), слабый (2); обоняние – хорошее (1), слабое (2); нагрузка конечности на субстрат – малая (1), большая (2); дистантный и локальный номадизм - выражен (1), не выражен (2); трофическая стратегия - грейзер (1), миксфидер (2), браузер (3), всеядный (4); потребность в воде - большая (1), умеренная (2), малая (3); тип механики бега – скоростной (1), прыжково-скоростной (2), прыжковый (3), полутяжелый (4), тяжелый (5), таранный (6); рельеф местообитаний – равнинный (1), неопределенный (2), горный (3).

** «-» - нет данных.

кабаргой (Рисунок 11а).

Оценка вклада рассмотренных характеристик в различия между типичными представителями лесных и открытых ландшафтов (Таблица 7) показывает, что

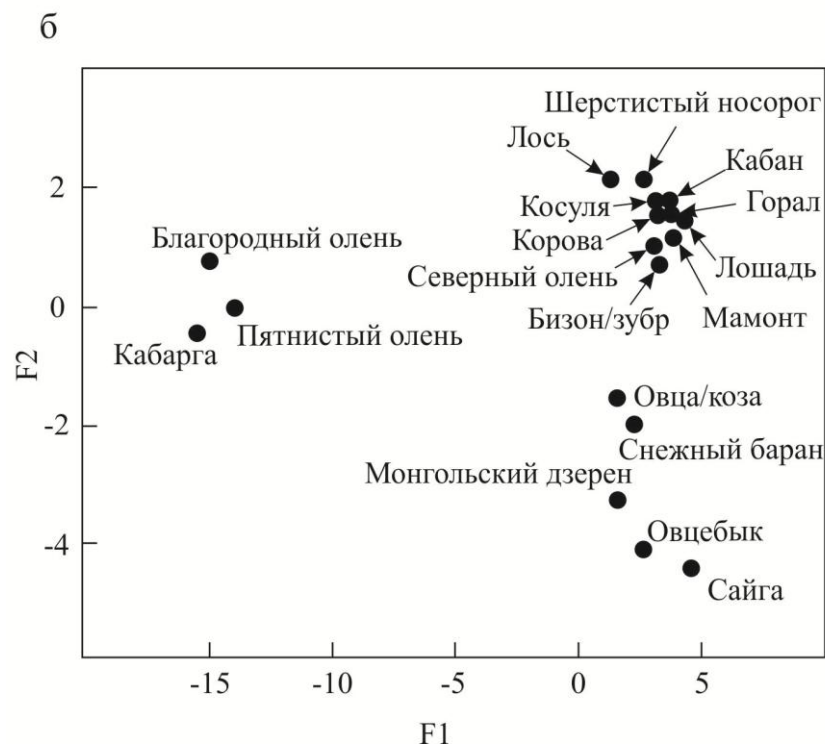
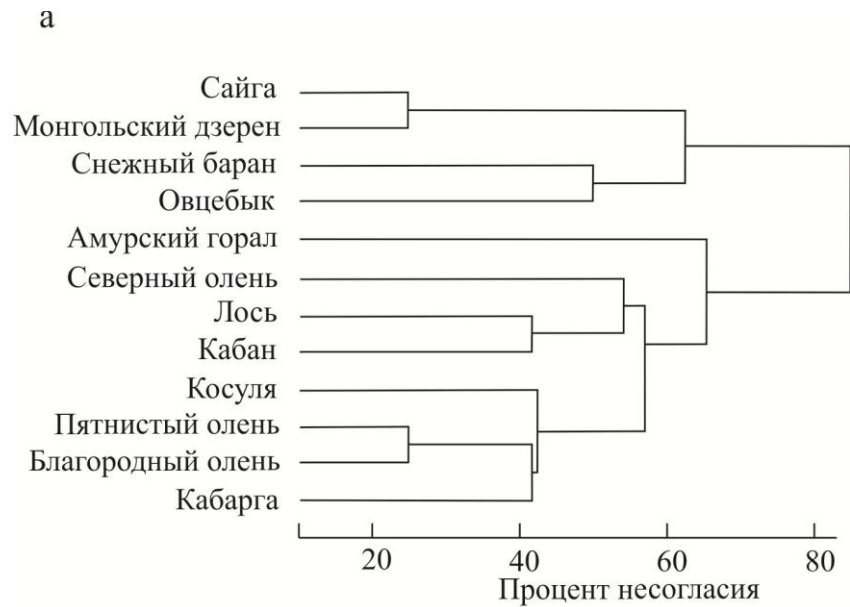


Рисунок 11 – UPGMA-классификация (а) современных крупных травоядных млекопитающих Северной Азии, сохранившихся в диком состоянии, на основании морфофизиологических, поведенческих и экологических данных (Таблицы 6 и 7) и их распределение вместе с остальными видами в пространстве первых двух канонических переменных (F1 и F2), основанных на тех же данных (б).

наибольшую связь с выбором местообитаний имеют, прежде всего, метрические характеристики. Ясно, что мамонт и шерстистый носорог так же мало могут быть связаны с открытыми ландшафтами, как и с лесными (Рисунок 11б). Эти и еще 15 из 20 видов крупных травоядных млекопитающих могут быть классифицированы только как виды с неопределенной ландшафтной приуроченностью. Таким образом, большинство

видов могут или могли включаться в любые типы локальных сообществ, образуя 187 из 190 возможных попарных сочетаний трофических конкурентов. Это, при использовании ресурсов сообществ и значительном перекрывании ареалов у многих видов в настоящем и/или в прошлом, второе основание рассматривать совокупность изученных видов крупных травоядных

Таблица 7. Стандартизационные коэффициенты для первых двух канонических переменных (F1 и F2 рисунка 10б)

Характеристики крупных травоядных млекопитающих	Переменные	
	F1	F2
Размер тела (см)	-5,4	-0,57
Длина следа (см)	-3,35	4,8
Зрение	-0,91	0,18
Трофическая стратегия	-0,32	-0,07
Потребность в воде	1,9	-1,97
Тип механики бега	1,48	-0,54
Длина следа / размер тела (%)	1,84	-3,13
Длина уха / размер тела (%)	-5,5	2,21
Нагрузка конечности на субстрат	1,3	-1,22
Длина уха (см)	8,1	-4,1
Обоняние	-1,9	-0,4
Собственное значение	52,13	4,35
Кумулятивная доля	0,92	1

млекопитающих как метасообщество. Единственным критерием вероятности этих сочетаний остается перекрывание ареалов в изучаемый период. Эта вероятность может быть существенно больше, поскольку даже не считающиеся, казалось бы, виды могли парадоксальным образом образовывать сообщества в прошлом (Смирнов и др., 1990, 2012).

Второе 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 крупных травоядных млекопитающих в Северной Азии. В анализе их закономерностей требуется оценка влияния

активности человека и межвидовых взаимодействий. Для оценки влияния ландшафтных изменений придется применить 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. ПЕРЕКРЫВАНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ

Трофические спектры многих беспозвоночных фитофагов по сравнению со спектрами крупных травоядных млекопитающих и птиц очень разнообразны (Novotny et al., 2002; 2006). Невероятное разнообразие трофических спектров у последних, очевидно, связано с их гораздо большей двигательной активностью и, особенно, с морфофизиологическими приспособлениями, позволяющими использовать в пищу растения с относительно невысокими кормовыми качествами (Саблина, 1970; Абатуров, 1984; Clauss et al., 2003, 2008; Розенфельд, 2009). Демонстрацией уровня разнообразия трофических спектров крупных травоядных млекопитающих является разнообразие типов местообитаний и размер ареалов у многих из них (Шереметьев и др., 2016). Представители этой группы есть во многих частях света (Гептнер и др., 1961). Однако существует и обратная сторона ресурсного разнообразия. Экология сообществ традиционно связывает ее с использованием сообществом и сходным образом количественно ограниченных трофических ресурсов (Root, 1967). В едином ресурсном пространстве увеличение ширины ниш, представленных в терминах Дж.Е. Хатчинсона (Hutchinson, 1957), увеличивает их перекрытие арифметически. Несмотря на различную степень и направления специализации в использовании трофических ресурсов, все крупные травоядные млекопитающие Северной Азии являются по-настоящему функционально сходными видами (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Шереметьев и др., 2016). Это сходство адресует к их сообществам фундаментальный вопрос экологии о механизмах поддержания видового разнообразия при общем пространстве лимитированных ресурсов (Hutchinson, 1959; 1961; Hubbell, 2005).

Первая задача этой главы – на основании всех имеющихся данных по питанию крупных травоядных млекопитающих выполнить количественный анализ перекрытия их трофических ниш, характеризующего интенсивность межвидовых эксплуатационных взаимодействий в рассматриваемых парах и определяющего гильдевую структуру многовидовых групп. Вторая задача состоит в определении конкурентных рангов взаимодействующих (локальные сообщества) и/или потенциально взаимодействующих (метасообщество) видов. Конкурентное

ранжирование характеризует вероятность вымирания при трофическом соперничестве видов рассматриваемой пары или группы (Шереметьев, Прокопенко, 2004, 2006; Шереметьев и др., 2014 а,б; Розенфельд, Шереметьев, 2016; Шереметьев и др., 2016). Кроме того в этой главе трофические спектры крупных травоядных млекопитающих сопоставлены со спектрами леммингов и гусеобразных, которые тоже вносят значительный вклад в утилизацию растительности (Кирющенко, Кирющенко, 1979; Oksanen et al., 2008; Розенфельд, 2009; Metcalfe, Olofsson, 2015; Розенфельд, Шереметьев, 2016).

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

Анализ трофических спектров, прежде всего, требует конкретизации представления о трофических ресурсах. Однако его невозможно начать без конкретизации представления о потребителях.

Представление о травоядных не всегда однозначно. Фитофагия в широком смысле это форма жизни за счет фотосинтетиков (Пономаренко, 2006), и тогда фитофаги это все гетеротрофы. В более привычном представлении фитофаги это растительоядные гетеротрофы, консументы первого порядка (Бигон и др., 1989). Однако в этом отношении даже среди общеизвестных фитофагов немало исключений, потому что помимо живых растений и их частей многие считающиеся обычно травоядными животные поедают и отмершие части растений, как детритофаги, и животную пищу, как консументы второго порядка (Саблина, 1970; Шереметьев, Прокопенко, 2005; Розенфельд, Шереметьев, 2016). Более точно фитофагов следует определить как гетеротрофов, основу питания которых составляет растительность. В экологических терминах главная черта фитофагов – незаменимость в функционировании экосистем в качестве консументов первого порядка. Без них все необходимые для жизни вещества, в конце концов, будут аккумулированы в непригодной для дальнейшего использования растениями форме, и фотосинтез, а с ним и весь круговорот вещества, остановится или невероятно замедлится, т.к. редуценты должны будут либо ждать отмирания растений, либо как некие супер-генералисты сами быть так же и консументами

первого порядка со всеми следующими из этого потерями в интенсивности метаболизма (Likens et al., 1970; Бигон и др., 1989; Пономаренко, 2006). Таким образом, фитофаги, и в том числе рассматриваемые травоядные млекопитающие и птицы, специализированы на переработке еще живой или отмершей растительности экосистем в доступную плотоядным и редуцентам форму. Кроме того, ресурсы, неиспользованные съеденными растениями, сразу поступают в распоряжение других растений, т.е., растительноядные гетеротрофы еще и непосредственно увеличивают первичную продуктивность экосистем (Бигон и др., 1989). Второй ключевой момент в представлении о травоядных млекопитающих и птицах – их морфофизиологические адаптации к поеданию растений, которые, в свою очередь, сами вырабатывают приспособления, затрудняющие их поедание животными. Обратная сторона для травоядных этой коадаптивной «гонки вооружений» – их слабая возможность использовать другие трофические ресурсы. В конечном счете, травоядных можно определить как животных, морфофизиологически приспособленных к использованию растений в качестве основных или единственных трофических ресурсов. Вместе с тем, объектами питания изученных крупных травоядных млекопитающих являются не только растения, но также и грибы, лишайники и даже животные, по удельному количеству никогда не сопоставимые с растениями (Шереметьев, Прокопенко, 2005).

Растения

Цветковые растения по числу видов в диетах изученных травоядных и в растительности их местообитаний значительно превосходят все остальные фитотаксоны вместе взятые (Шереметьев, Прокопенко, 2005; Розенфельд, 2009; Charman, 2009; Розенфельд, Шереметьев, 2016). Почти так же можно определить и количественное преобладание цветковых растений в питании травоядных даже в таких районах Северной Азии, где по массовой доле доминируют другие группы растений или лишайники. Значение цветковых растений в питании может быть проиллюстрировано тем, что обособление и диверсификация основных систематических групп у крупных травоядных млекопитающих и у цветковых растений связывается с одной крупной биосферной перестройкой в конце мела (Гептнер и др., 1961; Иорданский, 1981; Вислобокова, 2006). Растения, даже

цветковые, редко или никогда поедаются полностью. Обычно поедаются надземные части и тоже, как правило, не полностью, а их фрагменты с наибольшим содержанием усваиваемых травоядными веществ и воды. Это могут быть побеги, у некоторых – в основном плоды и семена, у немногих – находящиеся под землей, снегом или в воде стебли и/или корни, когда содержание усваиваемых веществ в них оправдывает затраты на добывание корма. В степных, тундровых и таежных районах Северной Азии крупные травоядные млекопитающие и птицы поедают порядка ста видов цветковых растений, в районах с неморальными лесами – более тысячи (Шереметьев, Прокопенко, 2005; Шереметьев и др., 2013; Розенфельд, 2009; Розенфельд, Шереметьев, 2016).

Значение других высших растений в питании крупных травоядных млекопитающих на территории исследования на много меньше. Голосеменные, представленные в арктической и умеренной зоне Азии небольшим числом видов хвойных (Krestov, 2004), доминируют во многих районах по массе. В питании крупных травоядных их значение меньше не только из-за меньшего разнообразия, но и, вероятно, из-за повышенного содержания в побегах ядовитых веществ (Тимофеева, 1974). Единственный очень важный кормовой объект среди хвойных – плоды корейской сосны, в урожайные годы являющиеся основным зимним кормом кабанов (Бромлей, Кучеренко, 1983). Поедается очень немного видов папоротников, а видов хвощей и мхов, особенно в северных широтах – значительно больше (Шереметьев, Прокопенко, 2005; Розенфельд, 2009; Шереметьев и др., 2013). Можно предполагать, что дискриминация первых в умеренной зоне отчасти связана с доминированием цветковых растений, а элективность вторых в Арктике, напротив - с недостатком. В зоне неморальных лесов только один вид, хвощ зимующий, может быть важным кормовым резервом зимой, в основном, у кабанов (Бромлей, Кучеренко, 1983). В континентальных степных районах питание нецветковыми растениями ничтожно (Шереметьев и др., 2014a).

Грибы и лишайники

Плодовые тела многих грибов, включая и ядовитые, точное число видов которых пока сложно установить, являются объектами питания крупных травоядных млекопитающих (Бромлей, Кучеренко, 1983; Шереметьев, Прокопенко, 2005). Однако, присваивать грибам большое значение в питании даже в районах,

где их бывает много, нельзя, потому что плодовые тела образуются нерегулярно, сохраняются недолго, неравномерно распределены в пространстве и по массе существенно отстают от растений. Многие виды лишайников с кустистым таломом, напротив, в питании некоторых крупных травоядных млекопитающих имеют большое значение, вплоть до сезонной лихенофагии. Среди изученных крупных травоядных млекопитающих это северный олень в Арктике и кабарга в бореальных лесах (Бромлей, Кучеренко, 1983; Зайцев, 1991). Таломы лишайников в отличие от плодовых тел многих поедаемых грибов сохраняются круглогодично. Однако их значение даже в питании травоядных явно переоценивается, по крайней мере, потому что наименований цветковых растений в их кормовых спектрах существенно больше (Шереметьев, Прокопенко, 2005).

Животные

Питание животной пищей – совсем не редкость у видов, считающихся типичными травоядными, в т.ч. у парнокопытных (Саблина, 1970). Однако, как и в случаях с многими нецветковыми растениями и грибами, не бывает, чтобы поедание животной пищи имело существенное значение в поддержании какого-то из видов травоядных. Наиболее известен как потребитель животной пищи северный олень, который не упускает возможность съесть грызунов, рыбу, падаль, яйца и птенцов гнездящихся в Арктике птиц, но о том, что олени разыскивают животные корма неизвестно (Бромлей, Кучеренко, 1983; Шереметьев, Прокопенко, 2005; Розенфельд, Шереметьев, 2016). Лось по неподтвержденным данным, испытывая такой же дефицит минералов, как и северный олень, тоже поедает грызунов и даже преследует. Кабан активно разыскивает беспозвоночных, может, как и домашние свиньи, ловить и поедать разных мелких животных, есть падаль, во время зимнего голода убивает и поедает ослабевший зимой собственный молодняк и в истощенном состоянии даже представляет опасность для человека (Бромлей, Кучеренко, 1983; Шереметьев, Прокопенко, 2005). Во всех случаях травоядные, в том числе и жвачные, неизбежно поедают вместе с растениями беспозвоночных и переваривают своих кишечных зоо-симбионтов (Clauss et al., 2008).

В итоге, можно подтвердить, что основа существования всех, за небольшим исключением, травоядных млекопитающих и птиц – надземные вегетативные части цветковых растений. Другие кормовые объекты могут иметь значение в основном

только при количественном недостатке последних в критические периоды года и/или в отдельных регионах.

Группирование крупных травоядных млекопитающих по трофическому спектру

20 видов крупных травоядных млекопитающих Северной Азии теоретически могут и/или могли образовать до 190 конкурентных пар. В анализе такого количества показателей перекрывания ниш и конкурентных преимуществ мало смысла. Разнообразие возможных вариантов локальных сообществ по данным об ареалах и ландшафтной приуроченности (Глава 5) предполагает почти такое же количество конкурентных пар. А вот разнообразие известных нам локальных сообществ в Северной Азии, напротив, очень ограничено и не обеспечивает возможности выяснить закономерности долгосрочной динамики метасообщества. Цель этого небольшого раздела, во-первых, сформировать группы сравниваемых видов, по составу крупных травоядных млекопитающих характеризующие типы локальных сообществ; во-вторых, выяснить связь различий между видами по трофическому спектру с их атрибутивными характеристиками. В качестве таких характеристик использованы ландшафтно-географическая принадлежность (Глава 5), время обитания в Северной Азии (для ископаемых) и систематическая принадлежность. Независимая (UPGMA) классификация по трофическому спектру отражает гильдевую структуру рассматриваемого метасообщества в крупном пространственно-временном масштабе. Сравнимаемыми в ней объектами являются 39 категорий 20 видов крупных травоядных млекопитающих по данным присутствия/отсутствия 467 ресурсных наименований (объединенные до родов и в нескольких случаях более крупных таксонов кормовые растения) в их трофических спектрах в Северной Азии.

Наиболее значительный вклад в классификацию по трофическим спектрам вносит ландшафтно-географическая принадлежность, позволяющая различить три основные группы в Северной Азии: 1) степная – современные травоядные внутриконтинентальных степей; 2) лесотундровая континентальная – современные лесные и тундровые травоядные, живущие, в основном, в континентальной части Дальнего Востока России; 3) азональная – все ископаемые и некоторые современные травоядные арктических островов и континентальных горных

районов (Рисунок 12). Якутская лошадь не входит ни в одну из них, в том числе в географически близкую ей лесотундровую группу и в ландшафтно близкую степную группу, которая включает монгольскую и ростовскую лошадь. Второе исключение составляет кабарга Китая и, особенно, Индии, трофическая классификация которой, 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

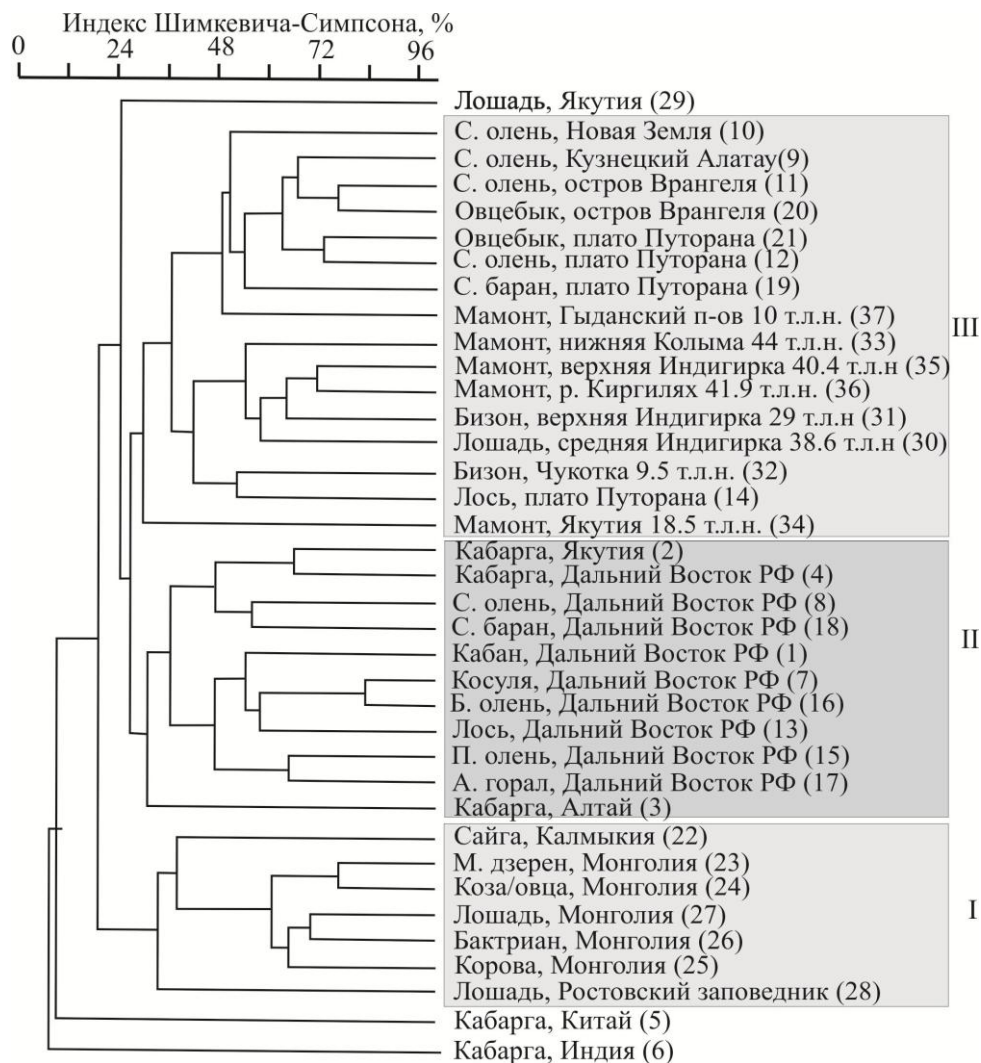


Рисунок 12 – UPGMA-классификация крупных травоядных млекопитающих Северной Азии по составу трофического спектра: степная (а), лесотундровая (б) и азональная (в) группы (1-39 – порядковые номера выборок в сети данных).

близки к другим категориям степной группы. Это определяет возможность включения этих категорий в 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 12).

Вклад хронологической принадлежности в UPGMA-классификацию по трофическим спектрам 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-ов Врангеля и Новая Земля, а не с плейстоценовыми ископаемыми 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 телеметакарпальным оленям соответственно (Рисунок 12). Поэтому в экологических исследованиях по крупным травоядным млекопитающим мало смысла анализировать трофические спектры их систематических групп.

Классификация трофических спектров показывает, что основной принцип формирования локальных сообществ крупных травоядных млекопитающих заключается не в дифференциации, а сходстве использования ими трофических ресурсов. Оно обуславливает связь типов локальных сообществ с типами растительных ассоциаций. На уровне метасообщества это проявляется в позитивной корреляции перекрывания трофических ниш с перекрыванием видовых ареалов и спектров типов местообитаний (Шереметьев и др., 2016). Структура UPGMA-дерева (Рисунок 12) позволяет заключить, что состав трофического

спектра рассмотренных групп травоядных определен теми же морфофизиологическими, поведенческими и экологическими характеристиками, которые лежат в основе и ландшафтной приуроченности, рассмотренной в Главе 5.

6.2. Степень перекрытия ниш и конкурентные ранги крупных травоядных млекопитающих

В подгруппе монгольских крупных травоядных млекопитающих перекрытие ниш не менее 64%. Монгольский дзерен использует более 70% ресурсов других видов. Бактриан представляет другую крайность: более 84% его ресурсов используется другими видами (Таблица 8). Конкурентные ранги в этой подгруппе в порядке уменьшения вероятности вымирания определены следующим образом: бактриан, лошадь, корова, коза/овца, дзерен (Рисунок 13а).

Таблица 8. Попарное перекрытие (%)* трофических ниш у степных крупных травоядных млекопитающих

Номера категорий травоядных	Травоядные								
	Сайга (22**)	Сайга (38)	Сайга (39)	Лошадь (28)	Монгольский дзерен (23)	Коза/овца (24)	Лошадь (27)	Корова (25)	Бактриан (26)
22	-	68	52	42	47	53	52	47	47
38	68	-	60	46	40	46	48	46	53
39	53	60	-	48	43	45	48	45	53
28	42	46	48	-	42	44	54	56	79
23	47	40	43	42	-	83	77	71	89
24	53	46	45	44	83	-	77	65	89
27	53	48	48	55	77	77	-	71	89
25	47	46	45	56	71	65	70	-	84
26	47	53	53	79	89	89	89	84	-

* Индекс Шимкевича-Симпсона

** Нумерация категорий (соответствует рисунку 12).

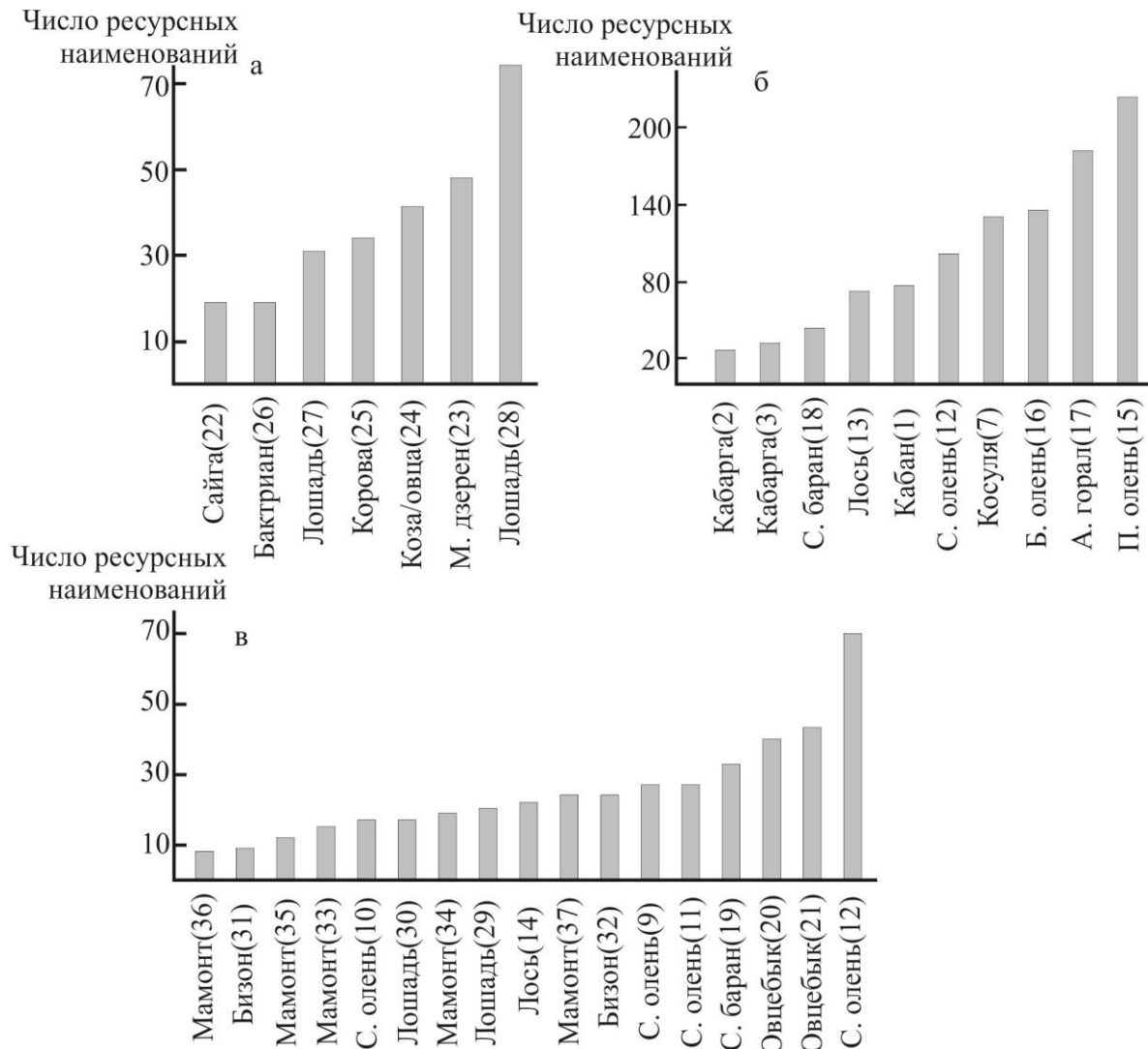


Рисунок 13 – Ранжирование крупных травоядных млекопитающих Северной Азии по ширине (число ресурсных наименований) трофического спектра: а - степная, б – лесотундровая, в - азональная группы (нумерация категорий по рисунку 12).

Использованная ранее сеть данных по кормовым растениям крупных травоядных млекопитающих Монголии меняла местами в этой последовательности только лошадь и корову (Шереметьев и др., 2014а). 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 перекрытие кормовых спектров – у монгольского дзерена с козой/овцой и бактрианом (Таблица 8).

В лесотундровой континентальной группе наименьшие конкурентные ранги – у снежного барана и, особенно, кабарги (Рисунок 13б). 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. 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 (Таблица 9), в особенности – в паре косули и благородного оленя, имеющих сходные конкурентные ранги (Рисунок 12б), и у снежного барана с северным оленем. Пятнистый олень и горал в этой подгруппе образуют вторую пару с наибольшим перекрытием ниш и, вместе с косулей и благородным оленем, имеют самые большие конкурентные ранги в лесотундровой континентальной группе (Sheremetuev, 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 13б).

В аazonальной группе (Рисунок 13в) 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 большинство кормовых растений каждого из мамонтов и мылахчинского бизона. Наиболее поздний в этой подгруппе юкагирский мамонт дистанцирован от остальных и, несмотря на самый широкий трофический спектр, использует меньше ресурсов других ископаемых травоядных, чем ленская лошадь

Таблица 9. Попарное перекрывание (%)* трофических ниш у крупных травоядных млекопитающих лесотундровой группы

Номера категорий травоядных	Травоядные									
	Кабан (1**)	Кабарга (3)	Кабарга (2)	Косуля (7)	Пятнистый олень (15)	Благородный олень (16)	Лось (13)	Северный олень (8)	Амурский горал (17)	Снежный баран (18)
1	-	39	52	74	79	75	51	38	68	42
3	39	-	33	74	77	65	48	55	71	39
2	52	33	-	78	63	74	67	81	56	67
7	74	74	78	-	71	85	74	54	64	72
15	79	77	63	71	-	70	66	51	72	72
16	75	65	74	85	70	-	82	52	62	63
13	51	48	67	74	66	82	-	58	56	56
8	38	55	82	54	50	52	58	-	46	86
17	68	71	56	64	72	62	56	46	-	65
18	42	39	67	72	72	63	56	86	65	-

* Индекс Шимкевича-Симпсона

** Нумерация категорий (соответствует рисунку 12).

(Таблица 10). 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 12). 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 13в). Голоценовые бизон и мамонт – существенно более слабые соперники путоранского северного оленя, использующего более 70% и 87% их трофических ресурсов соответственно (Таблица 10). 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 13в). Ожидаемая последовательность вымирания современных и голоценовых категорий крупных травоядных млекопитающих в этой группе: лось, мамонт, бизон, снежный баран, северный олень, овцебык.

Таблица 10. Попарное перекрытие (%)* трофических ниш крупных травоядных млекопитающих азональной группы

Номера категорий травоядных	Травоядные															
	Северный олень (10**)	Северный олень (9)	Мамонт (33)	Мамонт (35)	Лошадь (30)	Бизон (31)	Мамонт (36)	Мамонт (37)	Бизон (32)	Мамонт (34)	Овцебык (21)	Снежный баран (19)	Северный олень (12)	Лось (14)	Северный олень (11)	Овцебык (20)
10	-	65	33	42	36	44	50	53	35	41	88	53	88	29	71	88
9	65	-	47	67	41	78	100	54	38	26	74	59	89	45	67	81
33	33	47	-	58	53	78	75	47	53	40	53	47	60	33	40	47
35	42	67	58	-	67	67	88	58	67	25	75	75	83	67	58	67
30	35	41	53	67	-	78	88	41	41	35	47	41	53	35	41	53
31	44	78	78	67	78	-	75	67	78	56	67	78	89	56	55	67
36	50	100	75	88	88	75	-	88	88	50	100	88	100	88	88	88
37	53	54	47	58	41	67	88	-	38	37	67	54	88	41	54	62
32	35	37	53	67	41	78	88	38	-	26	42	42	71	54	37	46
34	41	26	40	25	35	56	50	37	26	-	42	37	63	21	39	47
21	88	74	53	75	47	67	100	67	42	42	-	67	93	59	89	75
19	53	59	47	75	41	78	88	54	42	38	67	-	85	45	59	51
12	88	89	60	83	53	89	100	88	71	63	93	85	-	91	93	86
14	29	45	33	67	35	56	88	41	55	21	59	45	91	-	50	59
11	71	67	40	58	41	56	88	54	38	37	89	59	93	50	-	92
20	88	81	47	67	53	67	88	63	46	47	75	52	88	59	93	-

* Индекс Шимкевича-Симпсона

** Нумерация категорий (соответствует рисунку 12).

Конкурентный ранг якутской лошади не намного выше, чем у ленской (Рисунок 13в). Однако по трофическому спектру якутская лошадь дистанцирована

от других, в том числе географически близких ей, крупных травоядных млекопитающих и конспецификов (Рисунок 12).

В оцениваемой совокупности видов даже с разобщенными современными ареалами нет ни одной пары с перекрытием трофических ниш менее 25%, а обычно этот показатель на много больше (Шереметьев и др., 2016). Это, даже при разобщении современных ареалов, позволяет рассматривать изученные виды как метасообщество.

6.3. Взаимодействия с гусеобразными и леммингами

В арктических районах в потреблении первичной продукции наземных экосистем вместе с крупными травоядными млекопитающими участвуют гусеобразные трибы Anserini и лемминги *Dicrostonyx* и *Lemmus* (Кирющенко, Кирющенко, 1979; Oksanen et al., 2008; Розенфельд, 2009; Metcalfe, Olofsson, 2015). Есть территории, где они являются или до недавнего времени были единственными потребителями растительности среди позвоночных. В приспособлениях к питанию растительностью лемминги и гусеобразные отличаются от крупных травоядных млекопитающих размерами и рядом других важных особенностей, резюмированных в Главе 4. И тех, и других можно рассматривать как самостоятельные жизненные формы фитофагов, трофическая конкуренция которых с крупными травоядными млекопитающими представляет значительный интерес в анализе закономерностей функционирования арктических экосистем.

Большие возможности в этом вопросе предоставляет почти экспериментальное сообщество травоядных о-ва Врангеля. Это типичное сообщество травоядных Арктики. Однако интерес к нему связан не только с этим. Это сообщество претерпело несколько стадий трансформации видового состава травоядных на наших глазах (в 20 в.), в обратной последовательности повторяющих его позднечетвертичную трансформацию. В условиях островной изоляции наиболее очевидно, что любые характеристики травоядных (стратегия питания, переносимость погоды и др.) проявляются в количестве ресурсов на долю каждого из сосуществующих видов.

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; Baranyuk, 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 бывает огромной (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 гнездились 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 (Baranyuk, 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 несколько тысяч лет назад, тогда как северный олень после окончания LGM претерпел по сравнению с ним очень незначительное сокращение ареала (Данилкин, 1999, 2005; Тихонов, 2005). На о-ве Врангеля вселение жвачных реконструировало это в обратной последовательности: овцебык был ввезен на 27 лет позже северного оленя и почти одновременно с введением заповедного режима, исключившего избирательное истребление всех видов травоядных (Стишов, 2004).

Критическим в функционировании сообщества травоядных о-ва Врангеля является летний период, данные по которому наиболее важны. В другое время гуси и казарки на острове отсутствуют, а лемминги ведут подснежный образ жизни, при котором используют растительность, малодоступную жвачным. Лето – период не только формирования годового прироста растительности, но и наиболее интенсивного ее использования всеми сосуществующими видами. В короткий срок арктического лета 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 последнем и определяет соотношение рассматриваемых видов по численности и/или по

направлениям и интенсивности ее долгосрочных изменений, в сумме складывающихся в динамику сообщества. С целью выяснить связь этой динамики с трофической конкуренцией изучено 103 кормовые пробы белого гуся, 13 – черной казарки, 45 – овцебыка, 47 – северного оленя, а кроме того вместе с имеющимися четырьмя пробами изучены опубликованные материалы С.П. и Т.В. Кирющенко (1979) по питанию сибирского и гренландского леммингов – 168 и 384 пробы соответственно. Пробы хронологически распределены по 2 периодам, соответствующим основным фазам жизни травоядных на острове в летний период: I (май-июль) – прилет, насиживание, оставление выводками колонии и начало линьки у гусей; II (август-сентябрь) – прилет казарок; линька, интенсивные перемещения и отлет гусей и казарок. Поскольку абсолютных оценок величины перекрывания ниш не существует, в данном случае применен интервал критических значений индекса перекрывания: 100-75%. Это величины большие, но вместе с тем и гарантирующие от сомнений в значимости индекса перекрывания для межвидовых взаимодействий в ограниченном ресурсном пространстве.

Перекрывание ниш. Попарные значения индекса Шимкевич-Симпсона в 24 случаях из 25 возможных превышают уровень 50% (Таблица 11), указывая на

Таблица 11. Перекрывание 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).

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 14). В период I гренландский лемминг не имеет конкурентных пар с индексом перекрытия ниш в интервале 100-75%. Такие пары у сибирского лемминга образованы со всеми остальными видами, а наибольшего значения перекрытия ниш достигает у овцебыка и белого гуся (Таблица 11). 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 11).

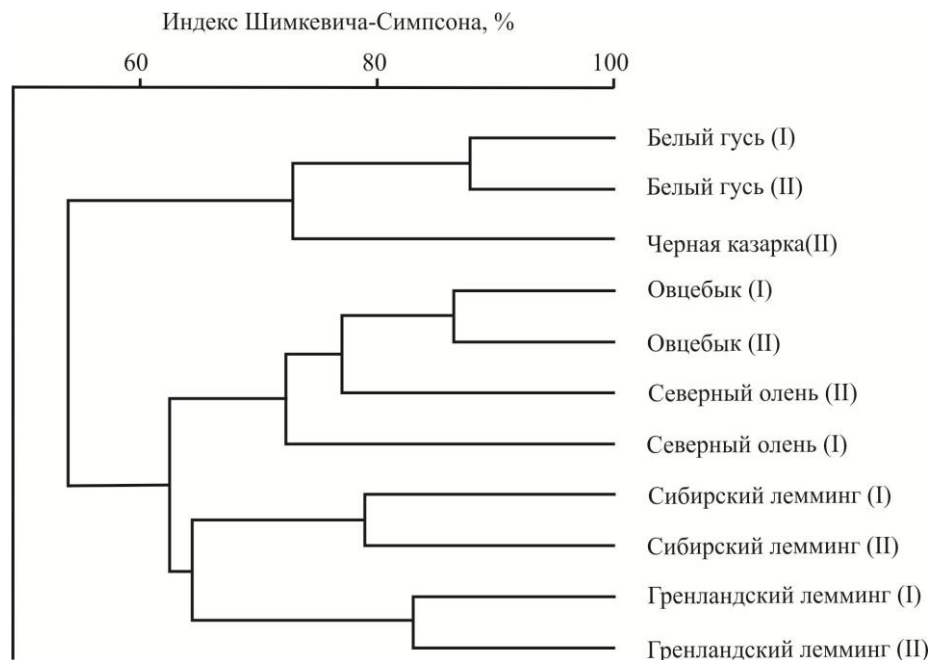


Рисунок 14 – UPGMA-классификация травоядных о-ва Врангеля по составу трофического спектра (I - май-июль; II – август-сентябрь).

Конкурентные ранги. Овцебык использует 63.6 и 69.7% от имеющихся ресурсных наименований в периоды I и II соответственно. Это намного больше,

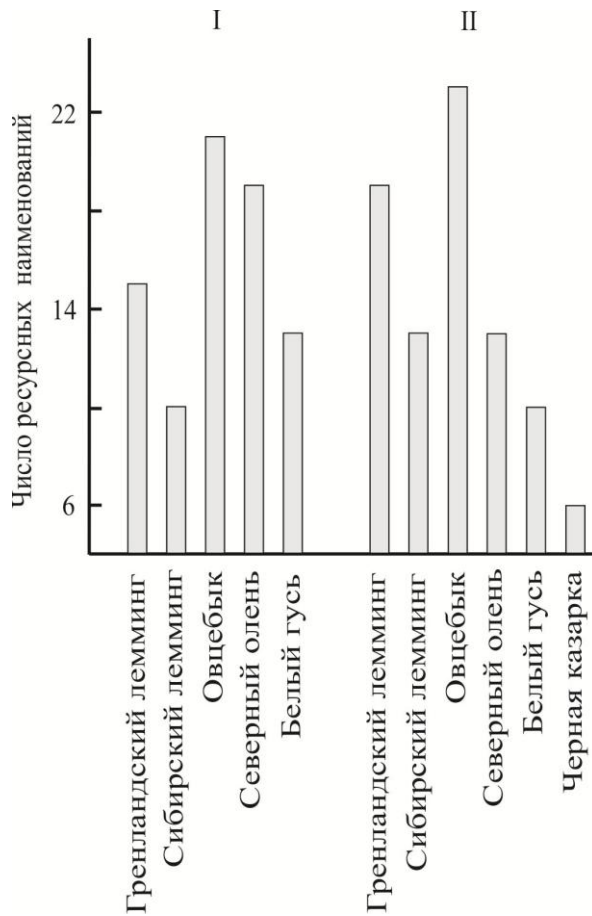


Рисунок 15 – Ширина (число ресурсных наименований) трофического спектра травоядных о-ва Врангеля (I - май-июль; II – август-сентябрь).

чем у других видов (Рисунок 15). 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 15).

Дополнительный анализ трофических спектров малого белого гуся с о-ва Врангеля и обитающих здесь крупных травоядных млекопитающих показывает, что почти во всех типах местообитаний на острове кормовых растений, поедаемых крупными травоядными гораздо больше, чем тех, что поедают гуси (Рисунок 16).

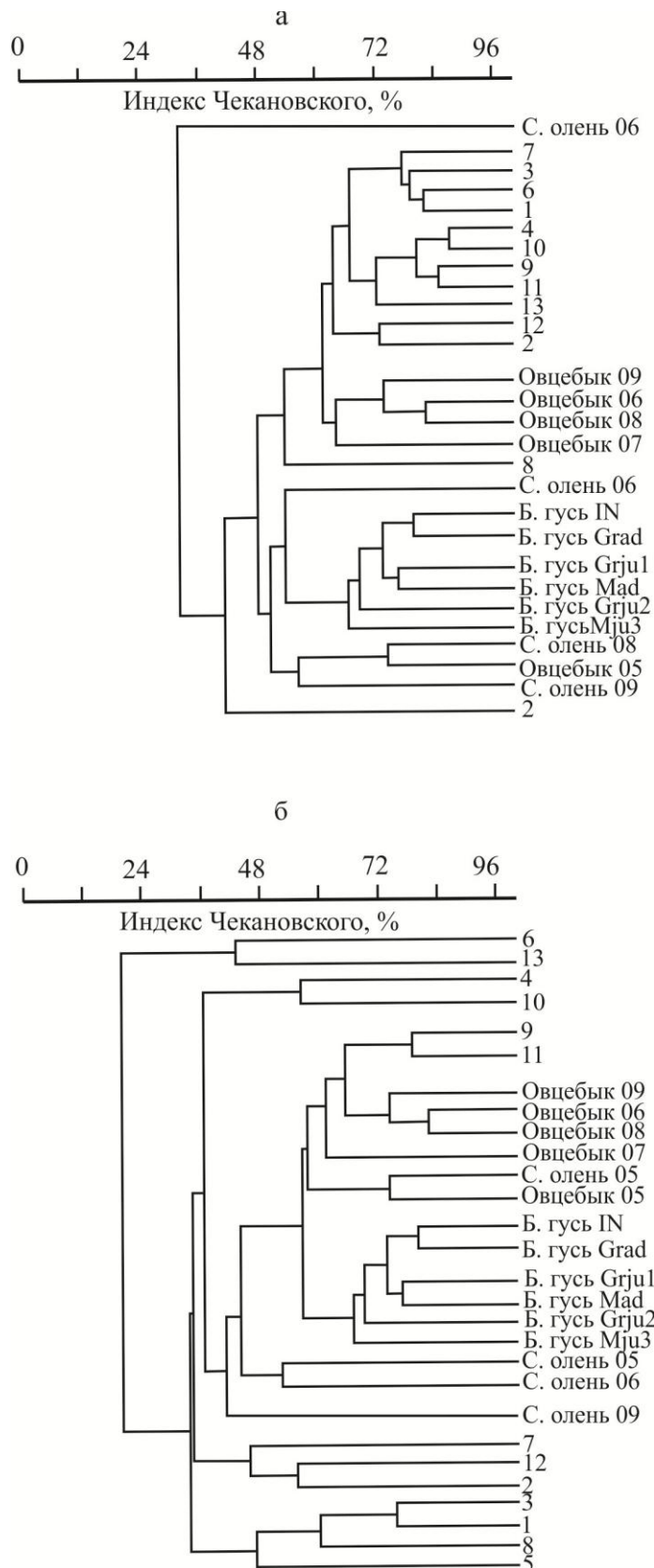


Рисунок 16 – UPGMA-классификация внутривидовых категорий белого гуся, овцебыка и северного оленя и растительности основных типов их местообитаний (1-13) на о-ве Врангеля по составу кормовых растений (А – все ресурсы, Б – фоновые ресурсы).

ГЛАВА 7. ДИНАМИКА МЕТАСООБЩЕСТВА КРУПНЫХ ТРАВояДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

Трансформация сообществ является одним из аспектов непрерывной биологической эволюции (Северцов, 2001; Жерихин, 2003). Основные компоненты экосистем, продуценты, редуценты и деструкторы, существуют с самых ранних этапов эволюции биосферы (Гиляров, 1973; Пономаренко, 2006). Это в полной мере иллюстрирует бесперспективность определения начала трансформации сообществ фитофагов, так же как и начала формирования сообществ крупных травоядных млекопитающих. Как и всё живое сообщества крупных травоядных млекопитающих изменялись непрерывно и продолжают трансформироваться в настоящее время. Тем не менее в выяснении закономерностей организации любых сообществ определяющим является такой период истории их формирования, в течение которого эволюционные изменения составляющих эти сообщества видов были незначительны, сформировались современные условия обитания этих видов и его длительности было достаточно для ответной трансформации сообществ. Для современного метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии такой период начинается около 17000 лет назад с окончания последнего ледникового максимума плейстоцена (LGM) (Маркова, Пузаченко, 2008; Мол, 2008). В определении нижней временной границы рассматриваемого периода решающее значение имели три взаимодополняющих обстоятельства:

1. Хронология популяционной динамики в это время должна быть хорошо изучена.
2. Вклад популяционной динамики в динамику метасообщества должен быть максимален, вклад даже микроэволюционных изменений – минимален.
3. Условия обитания должны быть хорошо изучены и характеризоваться динамизмом.

Разумеется, что дата начала рассматриваемого периода в той же мере точна, что и датировка окончания LGM в палеоэкологии (Мол, 2008).

Основная задача этой главы – сопоставив все приведенные выше данные по крупным травоядным млекопитающим, определить доминирующие факторы их популяционной динамики в рассматриваемый период. Проблема хронологической,

а часто и пространственной, неразделимости влияния трофической конкуренции, ландшафтных изменений и активности человека на крупных травоядных млекопитающих решена с помощью ключевых сочетаний характеристик, конкурентного ранга и популяционного тренда каждого включенного в метасообщество вида и их соответствия или несоответствия специфике 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 сравнимаемыми 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 сравнимаемыми видами; популяции его более сильных конкурентов растут или сокращаются в меньшей степени, а у более слабых – в большей.

7.1. Трофическая конкуренция в организации сообществ крупных травоядных млекопитающих

Представления об общих принципах организации сообществ легко резюмировать в терминах концепции хищнической и ресурсной регуляции (Gandiwa, 2013). Современное метасообщество крупных травоядных

млекопитающих Северной Азии характеризуется в них следующим образом: ареалы видов и емкость среды для них определены связанными с климатом условиями, в т.ч. растительностью, а хищники, включая человека, снижают численность этих видов на отдельных участках или на всей территории ареалов (Гептнер и др., 1961; Реймерс, 1994; Данилкин, 2016). Обычный повод игнорировать роль трофической конкуренции – доминирование хищнической регуляции, при котором уровень трофической емкости во многих современных сообществах травоядных становится недостижим, а видовое разнообразие локальных сообществ обычно на нижнем пределе (Шереметьев и др., 2011; Шереметьев и др., 2014 а,б). Это оставляет проблему организации сообществ крупных травоядных млекопитающих, состоящих даже из одного вида, нерешенной, в частности в виде отсутствия ответа на вопрос: почему в *свободном от хищника пространстве* ресурсов (Jeffries, Lawton, 1984) отсутствуют или сравнительно малочисленны другие крупные травоядные млекопитающие, приспособленные к тем же условиям?

Представленный анализ показывает, что организация метасообщества крупных травоядных млекопитающих Северной Азии, как во время его формирования, так и теперь, необъяснима влиянием исключительно внешних факторов. 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, 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 17) и степных (Рисунок 18) крупных травоядных млекопитающих. У остальных это можно достоверно подтвердить в описании тенденций изменения ареалов (Шереметьев, Панасенко, 2013; Шереметьев и др., 2016).

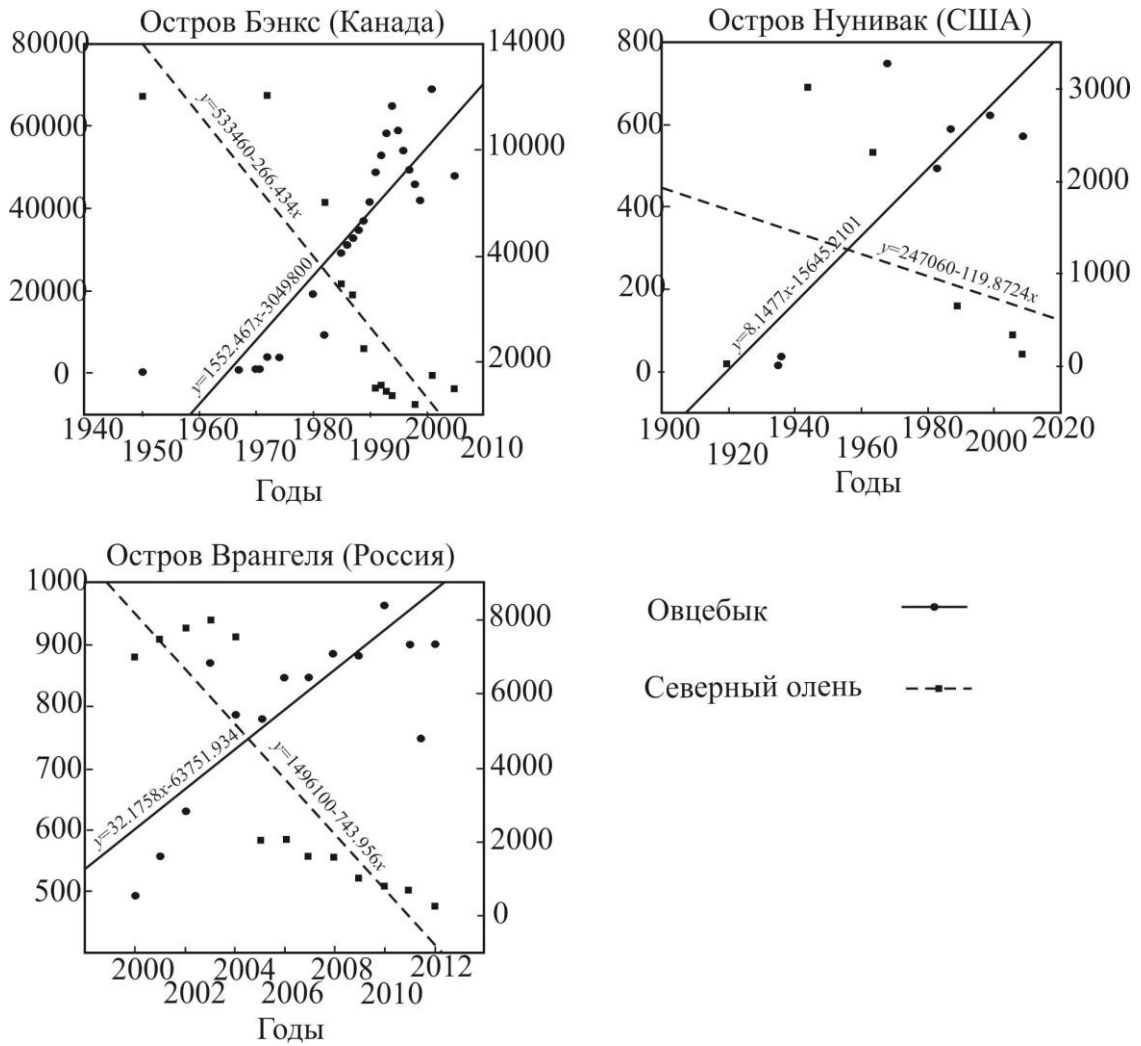


Рисунок 17 – Число особей и аппроксимационные популяционные тренды овцебыка и северного оленя на трех арктических островах в 20 в. (по И.С. Шереметьеву с соавт. (20146)).

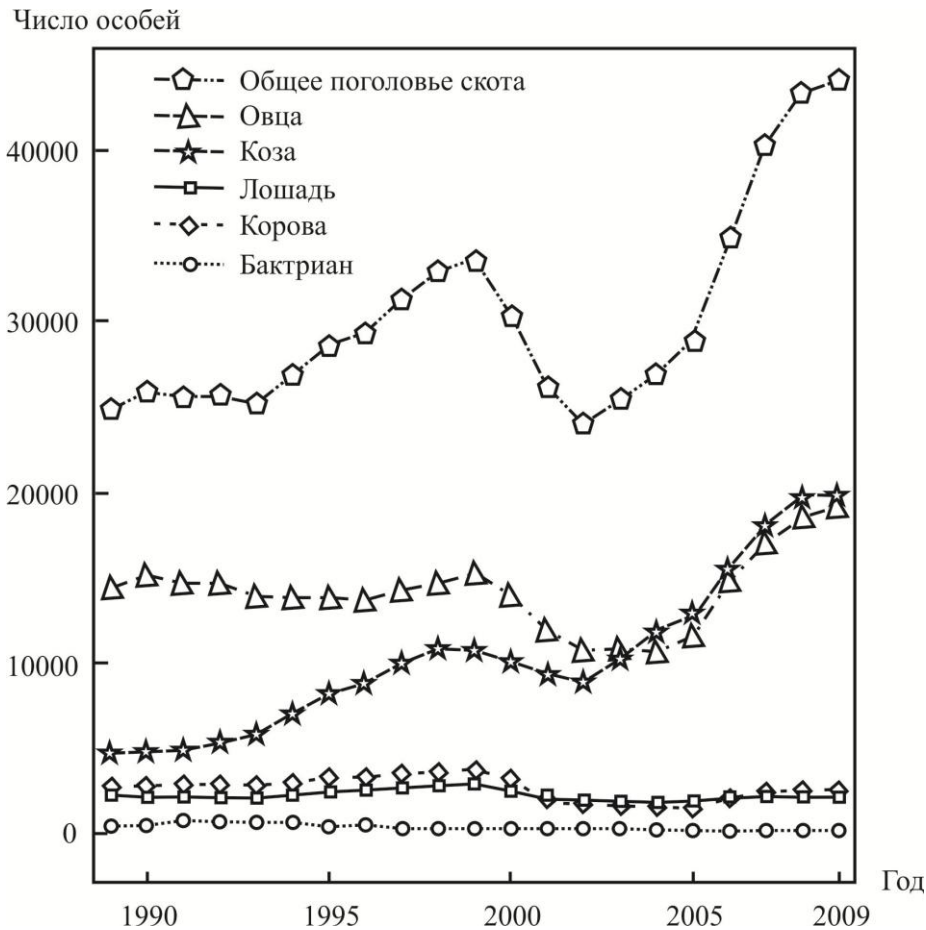


Рисунок 18 – Изменение численности скота в Монголии в конце 20 в. (по И.С. Шереметьеву с соавт. (2014а)).

7.2. Метасообщество крупных травоядных млекопитающих 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 большее число и большая численность крупноразмерных видов (Жегалло и др., 2001; Тихонов, 2005; Polishchuk 2010). Вторая – большее число и большая 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 гильдевой 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 гильдевой 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 климаксовые 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 гильдевой структуры – медленная коадаптивная специализация. Ее результат в филоценогенетических 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 гильдевой структуры метасообщества крупных травоядных млекопитающих в рассмотренный период – существенное общее увеличение перекрывания 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 филоценогенетической точки зрения неважно, ландшафтные изменения или истребление было причиной дезорганизации исходной высокодифференцированной гильдевой 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, датированного 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 ценотического 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 18), 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 13а). 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*, 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 косули 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 12), 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 путоранских травоядных к голоценовому мамонту и бизону (Рисунок 12) 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 перекрывания 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 гильдовой 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 филогенеза (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); 3 - 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 15). С наступлением этого периода происходит важная перестройка гильдовой структуры сообщества, которая заключается в изменении видового состава и увеличении количества конкурентных пар с перекрыванием ниш выше уровня 75% (Таблица 12). 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 (Baranyuk, 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 15). 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 лишены 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 20в. 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 ПЕРЕКРЫВАНИЯ НИШ В ПОДДЕРЖАНИИ РАЗНООБРАЗИЯ

Разнообразие экологически сходных видов

Каким бы не оказался принцип объединения рассматриваемых видов в сообщества, их связывает использование ресурсов сообщества и сходным образом (Root, 1967).

Емкость ресурсного пространства не бесконечна, в отличие от стремления живых существ размножаться. Однако сообщества по определению включают два и более экологически сходных видов, несмотря на их конкуренцию за сообщества используемые ресурсы и даже несмотря на конкурентное неравенство. Это сущность противоречия разнообразия и использования ресурсов сообщества, остающегося загадкой Сфинкса в фундаментальной экологии сообществ (Гиляров, 2007). Одна из наиболее актуальных ее формулировок - *парадокс планктона* у Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1961), где крайняя простота пространства лимитированных ресурсов абсолютно не предполагает возможности дифференциации ниш сообщества потребителей со значительным уровнем видового разнообразия. Таким же парадоксом выглядит несопоставимо большее разнообразие видов тропических деревьев, чем следовало бы из разнообразия используемых ими ресурсов (Hubbell, 2005; Kraft et al., 2008)

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). Это притом что о сопоставимом росте емкости ресурсного пространства речи не идет. Объяснений, как видовое разнообразие может быть связано со стабильностью сообщества, предложено не много и позиция большинства экологов в этом вопросе выглядит скорее как корпоративное молчаливое соглашение, чем как доказательная точка зрения (Сулей, 1983; Шитиков и др., 2011). В качестве объяснений наиболее известны: 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, препятствующей проникновению видов-инвайдеров, переносимых ими инфекций и т.п. (Chapin et al., 1997; Mitchell et al., 2002). Тем не менее парадоксальность многовидовых сообществ остается неразрешенной (Гиляров, 2007). Это по-прежнему ясно по формулировкам уже более упрощенных и конкретизированных вопросов, как например: почему так много трофически сходных видов (Hubbell, 2005), как соперничающие виды могут сосуществовать (Ritchie, 2002) или как слабейшему сопернику удастся сохраниться (Wittman, Gotelli, 2011)? Не трудно заметить, что это новые адресации старого вопроса Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1959) к гильдиям Р. Рута (Root, 1967). Множество примеров значительно большего богатства видов в гильдиях растений, рыб, насекомых, амфибий и других групп (Volkov et al., 2003; Magurran, 2004), чем можно было ожидать по данным о ресурсном пространстве этих потребителей, противоречит теории конкуренции и примеров ее действия в природе мало (Ritchie, 2002; Гиляров, 2007).

Современный подход к оценке разнообразия основывается на обширных и продолжающихся методологических исследованиях (Tuomisto, 2010; Levine, HilleRisLambers, 2012). В его измерение вносит вклад как видовое богатство, так и выравненность видов по обилию (Воробейчик, 1993; Mulder et al., 2004). Если бы другие параметры сообщества, например его долговременная стабильность, оценивались так же однозначно и просто в цифрах, вопрос о биологическом смысле видового разнообразия, вероятно, решался бы проще.

Обстоятельность теории ниши не позволяет ее игнорировать в утверждении, что долговременная стабильность сообщества возрастает вместе с увеличением видового разнообразия. С точки зрения теории ниши потенциальные соперники сосуществовать не могут, а сосуществующие виды должны иметь значительные нишевые различия (Бигон и др., 1989; Гиляров, 2007). Тогда стабильность гильдий, в которых нишевые различия малы или отсутствуют по определению, должна быть обеспечена механизмами снижения негативного взаимовлияния соперников. Абсолютное большинство усилий по изучению структуры сообществ расходуется на выяснение этих механизмов, представления о которых можно распределить в две группы:

1. Виды сосуществуют до тех пор, пока нет ресурсного дефицита. Стремление всех живых существ неограниченно размножаться, занимая всю пригодную среду, не может быть реализовано из-за значительной смертности от хищников, инфекций, погодных условий и т.д. В результате плотность популяций у всех сосуществующих видов не достигает уровня, определенного емкостью среды. Однако если так рассуждать, мы вынуждены будем рассматривать сообщество в качестве структурируемой *извне* живой системы. Тогда вопрос о длительной стабильности отпадает: стабильность сообщества обеспечивается стабильностью внешних факторов, а роль межвидовых взаимодействий равна нулю. В этом случае, следуя определению (Oxford Dictionaries: community, 2017), мы не можем признать виды, использующие ресурсы сообща и сходным образом, сообществом и понять мотивацию большей части исследований по экологии сообществ. Вернуть всё на свои места можно, только допуская, что измерения среды (и ниши у сосуществующих видов) не ограничены перечнем, который каждый исследователь считал возможным рассмотреть (Clark, 2010). Например, если рассматривать пространство как самостоятельное измерение среды и ниши (ресурс), то *свободное от хищника* (от инфекций, погодных катаклизмов и т.п. тоже) *пространство* (Jeffries, Lawton, 1984) это и есть тот ресурс, за который виды соперничают, тогда как обычно рассматриваемые нами ресурсы в избытке. Хороший пример это локальные сообщества копытных Урала в условиях перепромысла, в которых осталось по одному виду и уже трудно найти последствия конкуренции за трофические ресурсы (Шереметьев и др., 2011).

2. Виды сосуществуют благодаря комплементарному использованию ресурсов (Schoener, 1974): одни ресурсы используются сообща, когда другие используются эксклюзивно. Классический пример это сходство типов местообитаний возможно благодаря различиям в диетах или сходство типов местообитаний и кормовых объектов возможно благодаря различиям во времени, когда эти ресурсы используются (MacArthur, 1958; Бигон и др., 1989). Можно найти множество примеров комплементарного использования ресурсов (Ritchie, 2002), но и примеры, когда использование ресурсов не может быть комплементарным давно и хорошо известны (Hutchinson, 1961; Hubell, 2005). В конечном счете если распределение видов по сообществам определяется сходством

в использовании ресурсов, то, чем больше межвидовые различия в использовании ресурсов, тем меньше оснований рассматривать эти виды как сообщество.

Приходится признать, что негативный эффект сосуществующих видов друг на друга должен каким-то образом уменьшаться, но в обоих описанных случаях мы скорее уходим от решения вопроса о том, как сообщество может оставаться длительно стабильным, несмотря на конкуренцию. Учитывая представления об экологическом эффекте видового разнообразия и о механизмах поддержания стабильности, можно предположить, что негативный эффект конкуренции, или, по крайней мере, от перекрывания ниш, должен уменьшаться вместе с увеличением разнообразия. Одно из возможных решений проблемы связи разнообразия и перекрывания ниш – в объединении подходов к их оценке.

Система конкурентных взаимодействий в многовидовом сообществе

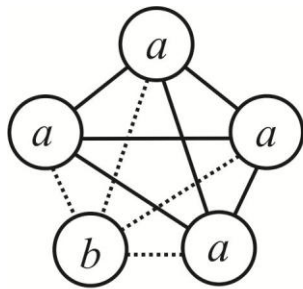
Хатчинсоновские ниши (Hutchinson, 1957) это легко измеримые и сравнимые многомерные пространства. М. Бигон с соавт. (1989) не видит трудности в том, чтобы список этих измерений мог быть заменен ресурсным списком, если речь идет не об условиях среды, а о ресурсах. Обычно, заполнив ячейки в таблице с видами сосуществующих потребителей в столбцах данными по количеству или присутствию/отсутствию ресурсных наименований, мы можем вычислить перекрывание ниш у любой пары видов. Перекрывание оценивается с помощью попарных индексов сходства (Песенко, 1982; Krebs, 1989). Однако в природе потенциальные соперники редко сосуществуют парами (Filotas et al., 2010) и оценить перекрывание ниш уже в гильдии из трех видов так же однозначно, как из двух, мы не можем. Если же видов потребителей и ресурсных наименований много, однозначная оценка перекрывания ниш с помощью попарных индексов становится мечтой, потому что в сообществе x видов образуется $x(x-1)/2$ межвидовых пар (Gotelli, Entsminger, 2001). Исследователь в лучшем случае получает на руки громоздкие таблицы межвидовых дистанций, оценивать или сравнивать которые трудно. Поэтому оценка перекрывания ниш для сообщества в целом с помощью одного показателя представляет значительный интерес (Mouillot et al., 2005). Такой показатель, по меньшей мере, можно использовать для ранжирования сообществ. Например, любая матрица попарных межвидовых дистанций после попарно-группового усреднения может быть представлена в виде

дендрограммы гильдевой структуры сообщества (Garrison, Link, 2000; Шереметьев и др., 2014 б), где дистанции между видами внутри гильдий (подкластеры) будут меньше, чем между гильдиями.

Существенный шаг в решении этой проблемы сделан в виде усреднения попарных индексов перекрытия (Pielou, 1972; Fox, 1981). Однако для сравнения сообществ с одинаковым составом видов, но с разным соотношением видов по обилию этого не достаточно: эти сообщества будут равны по среднему перекрытию ниш, тогда как по видовому разнообразию будут различаться. Устранение этого недостатка требует отказа от безоговорочно соблюдавшегося в оценке перекрытия ниш положения, в соответствии с которым перекрытие должно оцениваться вне зависимости от обилия видов (Colwell, Futuyma, 1971). Взвешенные по обилию оценки перекрытия ниш (Mason et al., 2011) позволяют в оценке единого перекрытия ниш включить оценку выравнивания видов по обилию, как это делается и в оценках разнообразия (Бигон и др., 1989; Шитиков и др., 2011).

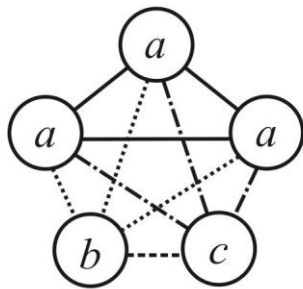
Включение выравнивания в оценку единого перекрытия ниш предполагает, что мы, как и в оценке разнообразия, должны иметь дело не с видами, а с особями. С тем, что в природе фактически сосуществуют не виды, а особи, сталкивается любой эколог, разбирающий пробы. Следовательно, особи *как члены определенного вида* (Mahner, Bunge, 1997) являются обладателями его характеристик, в том числе и в использовании ресурсов. Тогда мы, по крайней мере, в рабочем порядке можем применить нишевые представления к конкретным особям так же, как делаем это с видами. В любом случае, ресурсный спектр любой особи перекрывается как со спектрами особей других видов, так и с конспецифичными спектрами. Этот подход комбинирует хорошо известные представления о внутри- и межвидовом соперничестве (Бигон и др., 1989). Тогда логика системы оценки конкурентных взаимодействий в многовидовом сообществе в зависимости от обилия каждого потребителя сводится к арифметике (Рисунок 19). 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 нам межвидовыми значениями перекрытия (S), но и внутривидовыми (S_i).



$$6 \times aa$$

$$4 \times ab$$

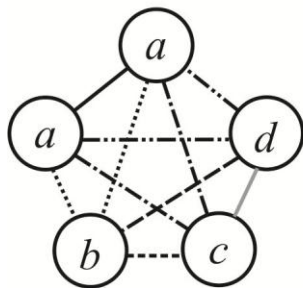


$$3 \times aa$$

$$3 \times ab$$

$$3 \times ac$$

$$1 \times bc$$



$$1 \times aa$$

$$2 \times ab$$

$$2 \times ac$$

$$2 \times ad$$

$$1 \times bc$$

$$1 \times bd$$

$$1 \times cd$$

Рисунок 19 – Модель системы оценки перекрытия ниш в сообществах из видов a , b , c , и d в зависимости от числа их особей.

Используем для оценки сходства любой симметричный индекс межвыборочного сходства со значениями от 0 (полное различие) до 1 (полное сходство), например, всемирно используемый и хорошо зарекомендовавший себя индекс Чекановского (Песенко, 1982; Chao et al., 2005; Gotelli, Entsminger, 2001). Если в изучаемом сообществе или характеризующей его выборке N особей, они образуют $N(N-1)/2$ конкурентных пар (Gotelli, Entsminger, 2001). Тогда суммирование всех значений S_p в расширенной матрице перекрытия ниш определяет искомое значение перекрытия ниш в сообществе (FS):

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

Индекс FS_1 аналогично индексу Чекановского будет варьировать от 0 до 1. FS_1 учитывает все индивидуальные различия, а от простого усреднения межвидового перекрытия ниш по В.Д. Фох (1981) отличается вкладом выравненности по обилию: увеличение числа особей со сходным использованием ресурсов будет увеличивать FS .

Допустим, что внутривидовыми различиями в использовании ресурсов можно пренебречь, как это принято допускать в попарной оценке перекрытия ниш, когда данные по ресурсам всех особей одного вида суммируются *a priori* (Borcard et al., 2011), т.е., вернем нише ее обычный видовой статус. Тогда пары особей одного вида будут иметь $S_i = 1$, а пары особей разных видов – $S < 1$, если у них есть различия в использовании ресурсов. Внутривидовое группирование особей с одинаковым использованием

ресурсов позволяет распределить все пары по группам с одинаковым Sp . Представим значение числителя в уравнении (1) в виде внутри- и межвидовой составляющих. Увеличение размера и числа групп пар с бóльшим Sp будет увеличивать значение FS :

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

где n — число особей в группах с $Si = 1$ (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.

Если пары поровну распределены по группам с одинаковым Sp , когда выравненность сообщества максимальна, средний индекс сходства (Sm) между видами может быть использован вместо всех значений $S < 1$. Тогда уравнение (2) может быть упрощено и 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 перекрывание ниш.

Разность значений, полученных с использованием уравнений (2) и (3) по одним данным, будет отражать вклад выравненности видов по обилию.

Обилие вовсе не обязательно выражать числом особей. Для расчетов пригодны любые показатели обилия, если они адекватно характеризуют количественное соотношение сосуществующих видов.

Пример различий локальных сообществ

В двух одинаковых по видовому составу типах локальных сообществ крупных травоядных млекопитающих есть различия по обилию и перекрыванию реализованных трофических ниш, рассчитанному по данным о кормовой растительности местообитаний (Таблицы 12 и 13). Обилие каждого вида представлено числом пересечений следов на 10 км маршрута на территории Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника (Шереметьев и др., 2012; 2014 в). На участках дубового леса зарегистрировано 22,6, 116,4, 21,4 и 0,5 следов/10 км маршрута, принадлежащих благородному оленю, пятнистому оленю, косуле и кабану соответственно; на участках ольхового леса – 11,6, 51,7, 23,9 и 1.7

следов/10 км тех же видов. Эти значения округлены и включены в расчет перекрывания ниш между особями, его суммарных значений и FS (Таблицы 12 и 13). В местообитаниях первого типа значение FS существенно меньше, а вопрос о том, связывать ли это с большей плотностью популяций крупных травоядных или с чем-то еще, остается для других исследований.

Таблица 12. Детализация расчета FS для локального сообщества крупных травоядных млекопитающих на участках дубового леса Сихотэ-Алинского заповедника (по И.С. Шереметьеву с соавт. (2014 в))

Сравниваемые пары	Число пар	Sp^*	Суммарное Sp пары
Благородный олень/пятнистый олень	2668	0,53	1414,04
Благородный олень/косуля	483	0,79	381,57
Благородный олень/кабан	23	0,68	15,64
Пятнистый олень/косуля	2436	0,48	1169,28
Пятнистый олень/кабан	116	0,36	41,76
Косуля/кабан	21	0,63	13,23
Благородный олень/благородный олень	253	1	253
Пятнистый олень/пятнистый олень	6670	1	6670
Косуля/косуля	210	1	210
Σ	12880		10168,5
FS			0,79

*Индекс Чекановского

Тестирование на модели сообщества

Тестирование представленных уравнений выполнено с использованием опубликованных данных Р. Мак-Артура по американским горихвосткам *Setophaga* (MacArthur, 1958). Мак-Артуровы горихвостки – уже классический пример сообщества функционально сходных видов, давно используемый в качестве учебного материала по оценке перекрывания ниш (Gotelli, Entsminger, 2001). Пять видов горихвосток разыскивают корм в 16 типах частей стволов и крон деревьев (MacArthur, 1958). Сам Р. Мак-Артур заключил, что различия в местах кормления, поведении и сроках гнездования вместе с некоторыми различиями по использованию местообитаний и территориальности снижают интенсивность соперничества у этих горихвосток (MacArthur, 1958). Однако каковы бы ни были

эти различия, эти горихвостки используют сообща и сходным образом 16 ресурсных наименований (Таблица 14).

Таблица 13. Детализация расчета FS для локального сообщества крупных травоядных млекопитающих на участках ольхового леса Сихотэ-алинского заповедника (по И.С. Шереметьеву с соавт. (2014 в))

Сравниваемые пары	Число пар	Sp^*	Суммарное Sp пары
Благородный олень/пятнистый олень	624	0,7	436,8
Благородный олень/косуля	288	0,9	259,2
Благородный олень/кабан	24	0,58	13,92
Пятнистый олень/косуля	1248	0,72	898,56
Пятнистый олень/кабан	104	0,58	60,32
Косуля/кабан	48	0,53	25,44
Благородный олень/благородный олень	66	1	66
Пятнистый олень/пятнистый олень	1326	1	1326
Косуля/косуля	276	1	276
Кабан/кабан	1	1	1
Σ	4005		3363
FS			0,84

*Индекс Чекановского

Таблица 14. Использование американскими горихвостками *Setophaga* частей кроны дерева для поиска корма (по R. MacArthur, 1958)

Виды	Ресурсные наименования (части кроны дерева)*															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Setophaga tigrina</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Setophaga coronata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Setophaga virens</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Setophaga fusca</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Setophaga castanea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0

*Нумерация по R. MacArthur (1958).

Существенный вклад в снижение интенсивности соперничества может внести расхождение по срокам гнездования: особи одних видов используют больше корма для птенцов, тогда как другие ждут своей очереди (MacArthur, 1958).

Однако здесь речь идет скорее о снижении интенсивности утилизации ресурсов за счет расхождения пиков потребления во времени, а не о различиях в его потреблении в масштабе годового цикла.

Отсутствие данных по внутривидовым различиям в использовании ресурсов в статье Р. Мак-Артура (1958) позволяет приравнять значения S_i у всех видов к 1. Средний индекс Чекановского (Sm) равен 0.78. Оценка вклада каждой характеристики сообщества горихвосток в значение FS выполнена при поддержании всех других характеристик постоянными.

Полная выравненность видов по обилию. Сложно представить в реальности сообщество экологически сходных видов, число особей которых одинаково. Тем не менее количественная оценка разнообразия подразумевает, что при постоянном числе видов видовое разнообразие увеличивается с уменьшением различий по обилию: отсутствие межвидовых различий по числу особей соответствует максимальному разнообразию (Krebs, 1989; Шитиков и др., 2011). Такая условная выравненность иллюстрирует вклад основных характеристик сообщества (число особей, число видов, перекрывание ниш) в значение FS , для оценки которого можно в данном случае использовать упрощенное уравнение (3). 5 видов американских горихвосток образуют 10 межвидовых пар со средним перекрыванием ниш $Sm = 0.78$. Тогда при постоянном числе видов и среднем перекрывании ниш FS увеличивается с увеличением числа особей из-за увеличения вклада внутривидового перекрывания ниш (Рисунок 20а). При постоянном числе особей и перекрывании ниш ($n = 200$; $Sm = 0.78$) FS уменьшается с увеличением числа видов (Рисунок 20б). В обоих случаях кривая изменения значений FS логарифмическая. В первом случае увеличение FS в значительной степени замедляется, когда число особей каждого вида достигает 3-4, во втором - когда число видов достигает 10-20. Установить критические уровни или интервалы значений числа особей и/или видов, при которых рост FS существенно замедляется, в реальном сообществе, вероятно, можно с использованием дополнительных данных, например по емкости среды. Здесь увеличение числа особей от 1 до 4 на вид дает 4.6% увеличение FS , тогда как увеличение до 10 и 1000 особей на вид дает только 0.71% и 1.6% увеличение FS соответственно. Это означает, что, если негативный эффект конкуренции может быть уменьшен при

уменьшении числа особей, но при постоянном числе видов, сосуществование горихвосток с численностью меньше 3-4 особей на вид будет значительно проще, чем при десятках и сотнях особей на вид. Сходным образом уменьшение числа видов с 50 до 20 и 5 при постоянном числе особей дает 0.86% и 28% увеличение FS соответственно. Это означает, что если негативный эффект конкуренции может быть уменьшен увеличением числа видов, сосуществование этих горихвосток станет значительно проще еще до того, как число видов возрастет до 20. Таким образом, в наилучшие условия для сосуществования горихвосток при одинаковом числе особей будут, когда их будет 20 и более видов и/или 3-4 и менее особи на вид. Линейное увеличение значений FS с увеличением Sm не представляет ничего интересного (Рисунок 20в).

Виды различаются по обилию. В природе виды, использующие ресурсы сообщества, как правило, различаются по обилию так, что сообщество включает мало видов со сравнительно большим числом особей (доминанты) и много видов с малым числом особей (редкие). Эта особенность *распределения видов по обилию (SAD)* описывается вогнутой кривой и представляет самостоятельную проблему фундаментальной экологии (McGill et al.,

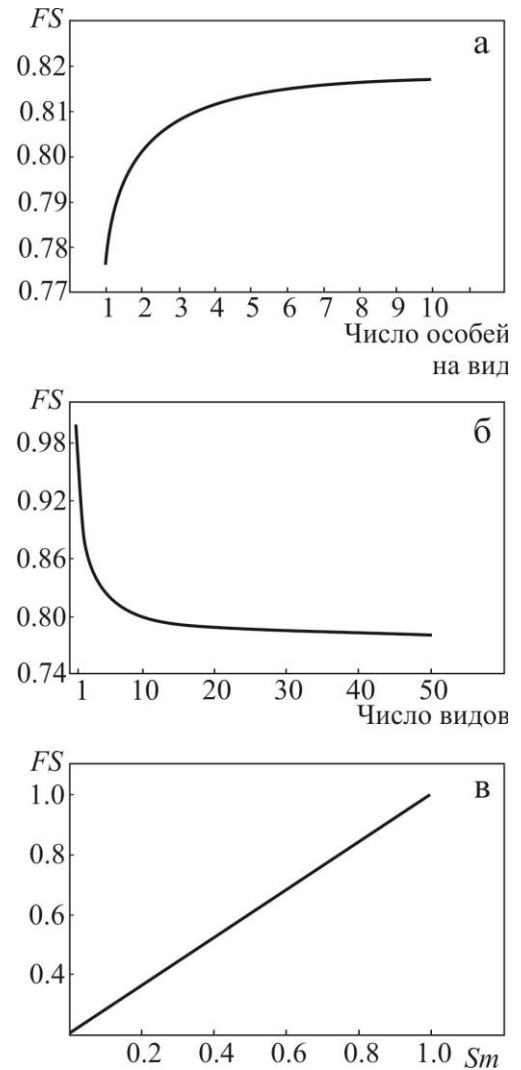


Рисунок 20 – Изменения значений FS в зависимости: а – от числа особей на вид при постоянных числе видов и перекрывании ниш (5 видов, максимальная выравненность); б – от числа видов при постоянных числе особей на вид и перекрывании ниш (1000 особей, максимальная выравненность); в – от Sm при постоянном числе видов (5), особей на вид (10) и максимальной выравненности.

2007). Рассмотрим, как различия в обилии влияют на значения FS . Пусть исходное число особей равно 1000, они поровну распределены среди 5 видов горихвосток, а число особей у одного, двух, трех и четырех видов пошагово уменьшается до 1. Значения FS почти линейно уменьшаются с уменьшением числа особей, относящихся к одному из видов (Рисунок 21а). Когда таких видов больше, значения FS сначала почти линейно уменьшаются, а затем снова возрастают (Рисунок 21в,г) или, по крайней мере, уменьшение значений FS прекращается (Рисунок 21б). Предполагаем, что наименьшее значение FS оптимально для сообщества.

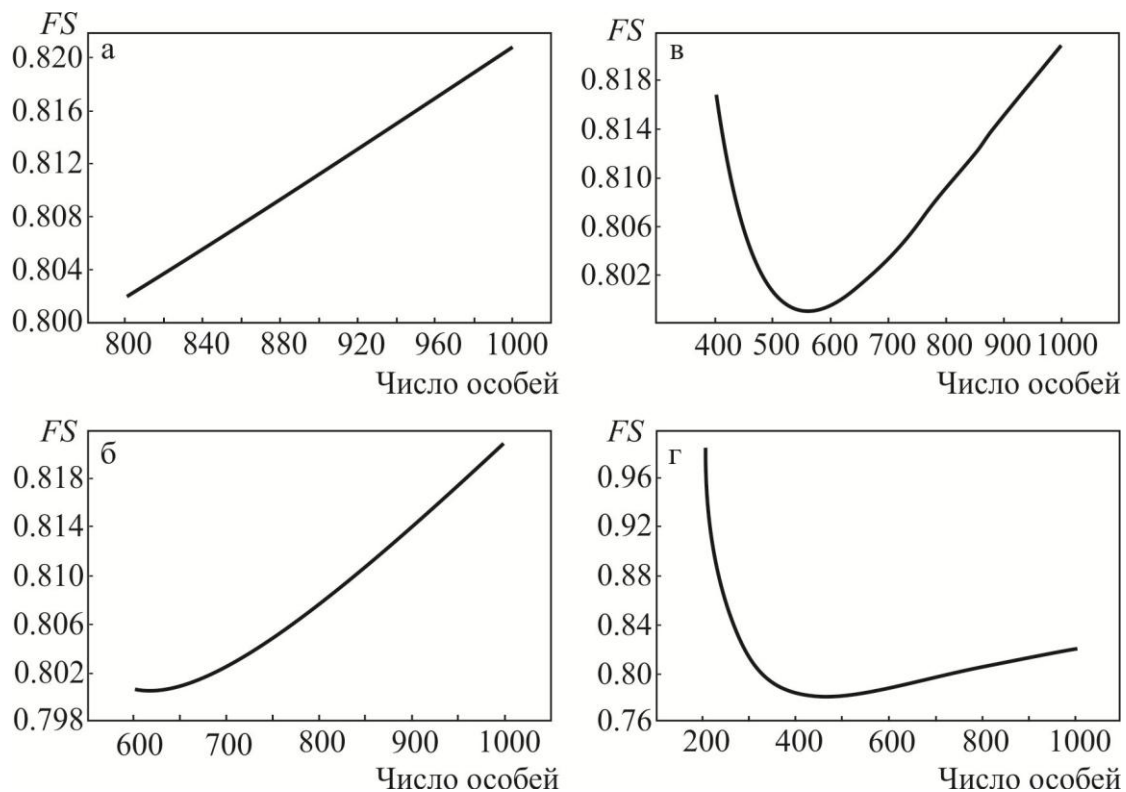


Рисунок 21 – Зависимость интенсивности перекрытия ниш (FS) от общего числа особей в сообществе из пяти видов; а, б, в и г — один, два, три и четыре редких вида соответственно.

Сосуществование изучавшихся Р. Мак-Артуром (1958) горихвосток будет наиболее упрощенным, когда число особей, относящихся к трем и/или четырем из пяти видов, уменьшится приблизительно до 60 (Рисунок 21в,г). Когда таких видов один и/или два, оптимальное число их особей это 0 и/или от 0 до 40 особей

соответственно (Рисунок 21а,б). Как и в модели с полной выравненностью, это означает, что возможно некое оптимальное соотношение особей по обилию, при котором значения FS минимальны. Подчеркнем также, что минимальное значение FS при большем количестве редких видов допускает большее количество относящихся к ним особей. Это делает риск вымирания редких видов, означающий потерю разнообразия, меньше, а сообщество – жизнеспособнее. Оптимальное

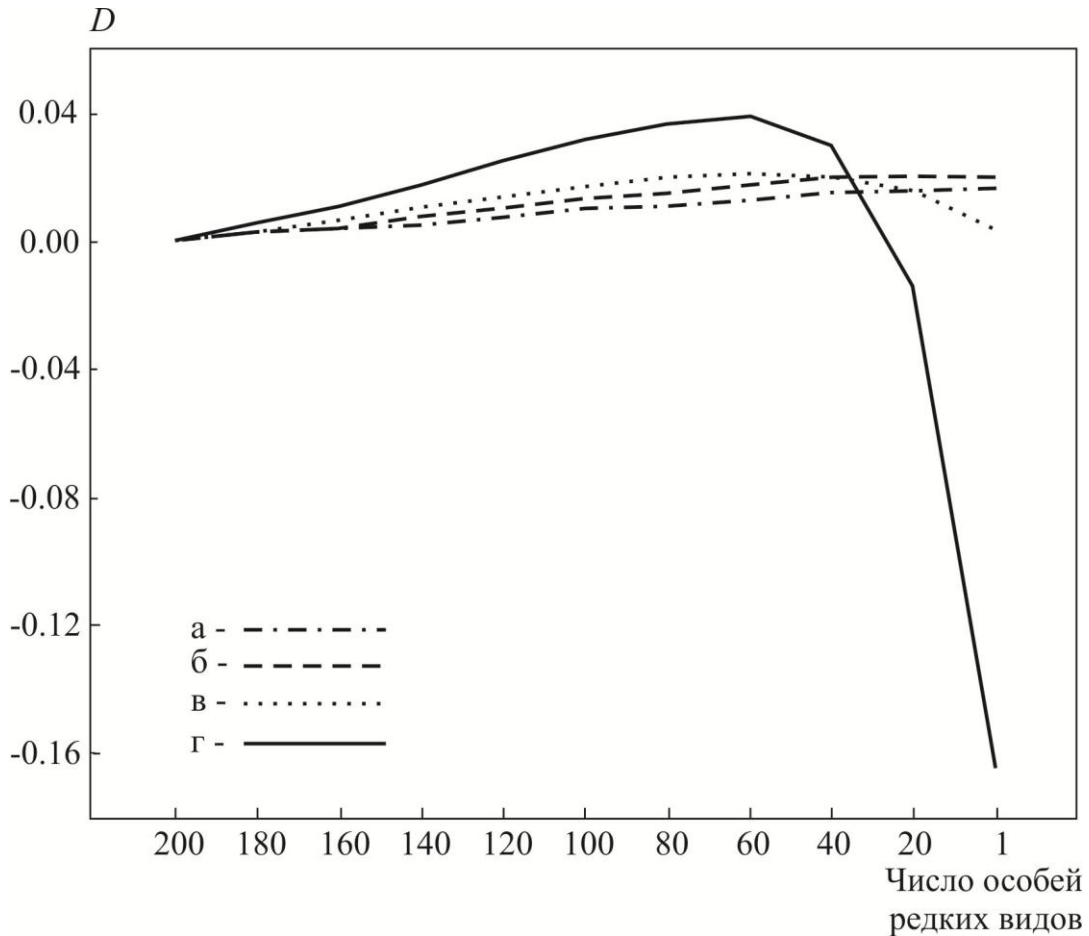


Рисунок 22 – Разность (D) значений интенсивности перекрывания ниш (FS), полученных с использованием уравнений (2) и (3), в зависимости от числа особей редких видов в сообществе из пяти видов; а, б, в и г — один, два, три и четыре редких вида соответственно.

число особей редких видов соответствует максимальной разности между FS значениями, полученными с использованием уравнений (2) и (3) для одной сети данных (Рисунок 22). При одном и/или двух редких видах эта разность увеличивается почти линейно с уменьшением числа их особей, пока оно не достигнет 0 и/или 40, соответственно. При трех и/или четырех редких видах эта

разность увеличивается, пока число особей у редких видов не достигнет 60. Затем разность между значениями FS_2 и FS_3 снова уменьшается. Точка, в которой эта разность становится отрицательной, может рассматриваться как критическая: с точки зрения перекрывания ниш пятивидовое сообщество горихвосток превращается скорее в одновидовое. При максимально возможном числе редких видов и ресурсном дефиците увеличение FS (уменьшение выравненности), иллюстрированное левой частью графиков рисунка 21 (Рисунок 21в,г), может привести к вымиранию редких видов.

FS и индексы разнообразия. Вклад выравненности видов по обилию в значение FS_2 делает его аналогичным оценкам видового разнообразия. Это вызывает интерес к отличиям его изменчивости от изменчивости индексов видового разнообразия. Два наиболее используемых индекса разнообразия, индексы Симпсона и Шеннона (Margalef, Gutierrez, 1983; Hunter, Gaston, 1988), рассчитаны тех же данных, что и FS_2 (Рисунок 23). При сравнительно большом числе особей, относящихся к редким видам, индекс Симпсона почти равен FS_2 . Однако различие между индексом Симпсона и FS_2 увеличивается с уменьшением видовой выравненности, становясь значительным ($X^2=23.3$; $p=0.0097$) при наибольшем числе редких видов: наименьшая выравненность соответствует наибольшему значению FS_2 . В этом случае наибольшее уменьшение индексов Симпсона и Шеннона и наибольшее увеличение значений FS_2 (Рисунок 23г) начинается, когда число особей редких видов становится оптимальным (60). Критический уровень уменьшения видовой выравненности, когда тенденции изменения индекса Симпсона и значения FS_2 становятся противоположны, может быть определен точно только с использованием дополнительных данных. Значения индекса Шеннона существенно превышали значения индекса Симпсона. Однако его чувствительность к вкладу редких видов, определяет тенденцию его уменьшения вместе с увеличением значения FS_2 в правой части графа еще отчетливее (Рисунок 23г).

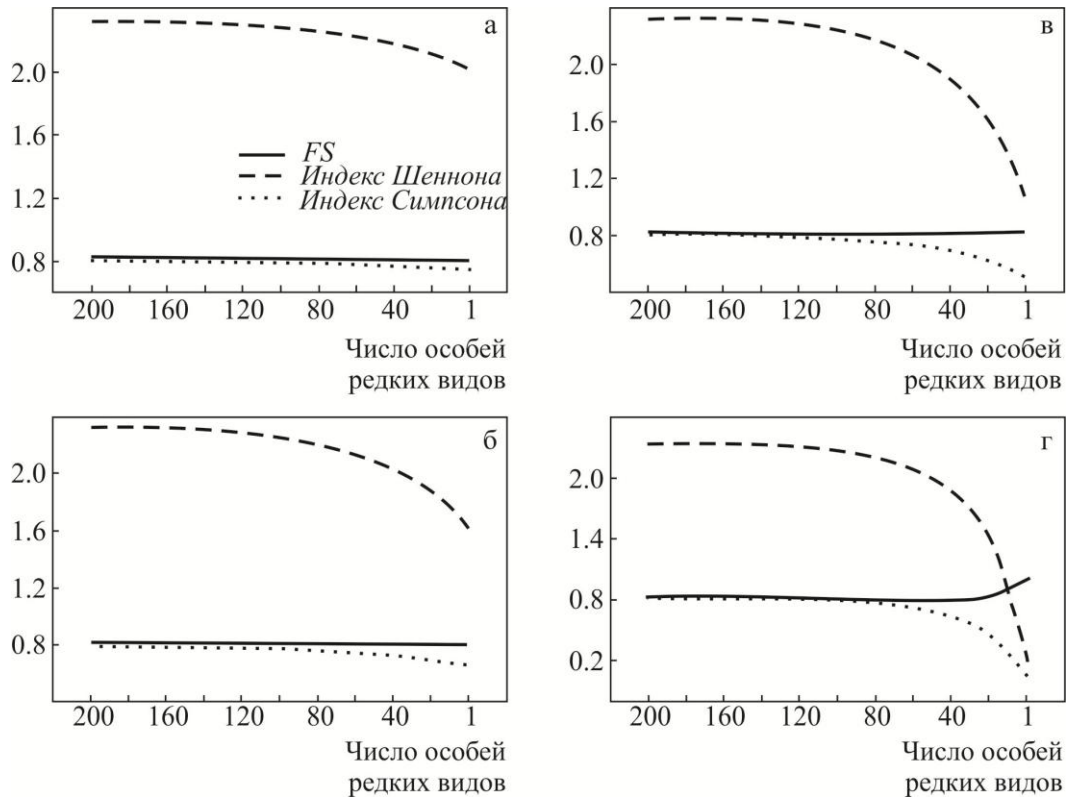


Рисунок 23 – Интенсивность перекрытия ниш (FS) и индексы разнообразия Симпсона и Шеннона в зависимости от числа особей редких видов в сообществе из пяти видов; а, б, в и г - один, два, три и четыре редких вида соответственно.

Роль перекрытия ниш в многовидовых сообществах

Длительная стабильность сообщества обеспечивается множеством внутренних отрицательных обратных связей, от которых логично ожидать относительно большую скорость срабатывания (Charin et al., 2002). Теоретически видовое разнообразие в конечном счете зависит от вместимости среды, что в наиболее наглядной форме демонстрирует островная биогеография (MacArthur, Wilson, 1967). Без внешнего влияния вместимость среды и, разумеется, число сосуществующих видов увеличиться не могут. Сложно представить такое значительное увеличение количества ресурсов и/или ширины ниши у сосуществующих видов или, напротив, уменьшение потребления ресурсов и перекрытия ниш в течение нескольких поколений, тогда как изменения в соотношении видов по обилию могут произойти очень быстро.

Биологический смысл представленного индекса заключается в оценке соотношения внутри- и межвидовых взаимодействий в сообществе и может быть

определен как *интенсивность перекрывания ниш* сообщества в целом. Изменчивость соотношения потребителей по обилию делает интенсивность перекрывания ниш тоже изменчивой и, таким образом, теоретически пригодной для обеспечения стабильности сообщества. На основании представленных уравнений, ожидалось, что интенсивность перекрывания ниш будет увеличиваться с увеличением числа особей на вид, с уменьшением числа видов и с увеличением перекрывания ниш между видами при прочих равных условиях. Использование сети данных с полной видовой выравненностью подтвердило эти предположения. Однако уменьшение видовой выравненности, т.е. приближение исходных данных к реальным условиям, дает основание для более интересных выводов.

С уменьшением видовой выравненности наименьшее общее число особей и наименьшая интенсивность перекрывания ниш перестают соответствовать друг другу, потому что существует некоторый критический уровень видовой выравненности, ниже которого значение единого перекрывания ниш снова увеличивается. Когда выравненность снижается до этого уровня, вклад особей редких видов уже не может обеспечить уменьшение интенсивности перекрывания ниш, тогда как вклад особей доминирующих видов остается значительным. Если исходить из представлений о том, что тенденция оставаться длительно стабильным это внутреннее свойство сообщества (Шитиков и др., 2011), то в нем должен функционировать некий механизм поддержания соотношения видов по обилию на уровне, соответствующем минимальной интенсивности перекрывания ниш. Теоретически, возможны два способа поддержания соотношения между числом особей, относящихся к доминантным и редким видам, когда интенсивность перекрывания ниш минимальна. Первый это поддержание необходимой доли особей редких видов при постоянном видовом составе. Это вряд ли возможно в природе, поскольку хорошо известно, с какими трудностями обычно сталкиваются усилия природоохранных организаций по стабилизации популяций как редких, так и массовых видов (Sinclair et al., 2005). Второй это увеличение числа редких видов, которое выглядит более простым, поскольку так же хорошо известно, как трудно предотвращать биологические инвазии и как много видов, которые считаются редкими (Mack et al., 2000; Invasion of alien species in Holarctic, 2013).

Таким образом, отвечая на старый хатчинсоновский вопрос о том, почему в сообществах так много видов (Hutchinson, 1959), можно сказать, что интенсивность перекрывания ниш и, если ресурсный недостаток значителен, интенсивность соперничества в сообществе уменьшается с увеличением его видового разнообразия. Отвечая на тоже давно озадачивающий экологов вопрос о том, почему кривая распределения видов по обилию вогнута или, иначе говоря, почему в сообществах так много редких видов (McGill et al., 2007), можно сказать, что в существенно невыравненном сообществе интенсивность перекрывания ниш снижается с увеличением числа редких видов или, точнее, чем больше особей относится к редким видам, тем интенсивность перекрывания ниш меньше. Если, следуя экологической теории, допустить, что живые существа и образуемые ими системы стремятся к тому, чтобы интенсивность соперничества была меньше, придется допустить, что стремление быть разнообразнее это некое внутреннее свойство сообществ.

Как сказано выше, значение разнообразия складывается из оценок числа видов и их различий по обилию: при одинаковом видовом составе сообщество с меньшими различиями видов по обилию будет считаться более разнообразным (Krebs, 1989; Шитиков и др., 2011). Однако в природе вклад выравненности по обилию редко значителен, и, говоря о разнообразии, исследователь имеет в виду обычно видовое богатство, которое увеличивается благодаря именно большому количеству редких видов (Patil, Talle, 1982). Таким образом, увеличение разнообразия это, главным образом, увеличение вогнутости кривой распределения видов по обилию. Самый популярный индекс оценки видового разнообразия Шеннона чувствителен именно к различиям по числу редких видов (Одум, 1986). Опираясь на приведенные выше расчеты, мы видим, что вогнутая кривая распределения видов по обилию это наиболее оптимальный способ сосуществования видов с существенно перекрывающимися нишами. Промежуточный минимум суммарного перекрывания ниш, определяемого количественным соотношением внутри- и межвидовых взаимодействий, в динамике распределения по численности или плотности популяций при ее колебаниях способен выполнять уравнивающую функцию аналогично функции нижней точки траектории маятника.

Кроме оценки интенсивности перекрывания ниш в многовидовом сообществе представленный индекс может иметь и другие приложения. Во-первых, он может быть использован как показатель взвешенного в ресурсном пространстве видового разнообразия одного сообщества. Например, при умеренных различиях видов по обилию его значения близки к значениям индекса разнообразия Симпсона, а существенное различие между ними может быть использовано как некий показатель критического уровня снижения выравненности при анализе динамики численности сосуществующих видов. Во-вторых, используя этот индекс перекрывания ниш, можно сравнивать друг с другом уже не пары видов, а локальные сообщества целиком, например рассматриваемое сообщество с неким эталоном по соотношению между перекрыванием ниш и выравненностью видов по обилию или со случайными выборками из регионального фонда видов (метасообщества) для сравнения локальных сообществ по степени насыщения ресурсного пространства. И, наконец, этот индекс может быть использован в качестве расширения по обилию в обычной оценке перекрывания ниш между двумя видами.

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 сообществ 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. Конкурентные 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.

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров, Б.Д. Качество корма и его влияние на обеспеченность пищей и состояние популяций растительноядных млекопитающих на естественных пастбищах / Б.Д. Абатуров // Аридные экосистемы. – 2000. – Том. 6, № 11–12. – С. 66–76.
- Абатуров, Б.Д. Критические параметры качества растительных кормов для сайгаков (*Saiga tatarica*) на естественном пастбище в полупустыне / Б.Д. Абатуров // Зоологический журнал. – 1999. – Том. 78, № 8. – С. 999–1010.
- Абатуров, Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем / Б.Д. Абатуров. – Москва: Наука, 1984. – 286 с.
- Абатуров, Б.Д. Сезонная динамика кормовых ресурсов и питание сайгака на естественном пастбище в полупустыне / Б.Д. Абатуров, Б.И. Петрищев, М.Л. Колесников и др. // Успехи современной биологии. – 1998. – Том. 118, № 5. – С. 524–583.
- Абатуров, Б.Д. Состояние и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) кормом на пастбищах с растительностью разных типов / Б.Д. Абатуров, К.О. Ларионов, М.П. Колесников и др. // Зоологический журнал. – 2005. – Том. 84, № 3. – С. 377–390.
- Абатуров, Б.Д. Питание бизонов (*Bison bison*), верблюдов (*Camelus bactrianus*) и лошадей (*Equus caballus*) при совместной пастьбе на изолированном степном пастбище / Б.Д. Абатуров, В.Д. Казьмин, М.П. Колесников // Зоологический журнал. – 2015. – Том. 94, № 12. – С. 1470–1478.
- Абрамов, К.Г. Копытные звери Дальнего Востока / К.Г. Абрамов. – Хабаровск: Хабаровское книжное издательство, 1954. – 128 с.
- Абрамов, К.Г. Копытные звери Дальнего Востока и охота на них / К.Г. Абрамов. – Владивосток: Приморское книжное издательство, 1963. – 132 с.
- Алексеева, Э.В. Ископаемые остатки снежного барана на Сахалине / Э.В. Алексеева // Вестник ДВО РАН. – 1995. – Том. 64, № 6. – С. 92–93.
- Алексеева, Э.В. Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири / Э.В. Алексеева. – Москва: Наука, 1980. – 185 с.

- Алексеева, Э.В. Остатки животных из грота Чертовы Ворота / Э.В. Алексеева. // Неолит юга Дальнего Востока: Древнее поселение в пещере Чертовы Ворота / Ж.В. Андреева. – Москва: Наука, 1991. – С. 205–112.
- Андреев, В.Н. Тебеневочные пастбища северо-востока Якутии / В.Н. Андреев, Н.В. Беляева, Т.Ф. Галактионова и др. – Якутск: Якутское книжное издательство, 1974. – 248 с.
- Андрианов, Б.В. Пашенное земледелие / Б.В. Андрианов. // Народы мира. Историко-этнографический справочник / Ю.В. Бромлей. – Москва: Советская Энциклопедия, 1988. – 590 с.
- Антонов, А.Л. Состояние популяций копытных кедрово-широколиственных лесов Приамурья при антропогенном воздействии: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.08 / Антонов Александр Леонидович. – Хабаровск, 1999. – 24 с.
- Антонов, А.Л. Состояние популяций копытных кедрово-широколиственных лесов юга Хабаровского края. Косуля / А.Л. Антонов, В.М. Сапаев, Б.А. Воронов // Вестник ДВО РАН. – 1998. – № 4. – С. 44–53.
- Бадмаев, С.Г. Эколого-этологические особенности яка в Восточном Саяне: автореф. дисс. канд. биол. наук: 03.00.16 / Бадмаев Сергей Гунчинович. – Улан-Удэ, 2007. – 17 с.
- Барышников, Г.Ф. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность) / Г.Ф. Барышников, В.Е. Гарутт, И.М. Громов и др. – Ленинград: Наука, 1981. – 456 с.
- Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества. в 2 т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – пер. с англ. – Москва: Мир, 1989. – 2 т. – 477 с.
- Бобринский, Н.А. Определитель млекопитающих СССР / Н.А. Бобринский, Б.А. Кузнецов, А.П. Кузякин. – Москва: Гос. изд-во «Советская наука», 1944. – 384 с.
- Боескоров, Г.Г. Адаптации шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) к условиям обитания в ледниковом периоде / Г.Г. Боескоров, Е.Н. Машенко, В.В. Плотников и др. // Сибирский зоологический журнал. – 2016. – №5. – С. 661–672.

- Боесков, Г.Г. Географическая изменчивость черепа и рогов лосей (*Alces*, *Artiodactyla*) Голарктики / Г.Г. Боесков, А.Ю. Пузаченко // Зоологический журнал. – 2001а. – Т. 80, № 1. – С. 97–110.
- Боесков, Г.Г. К систематике и распространению баранов рода *Ovis* (*Artiodactyla*, *Bovidae*) в плейстоцене и голоцене Сибири и Дальнего Востока / Г.Г. Боесков // Зоологический журнал. – 2001б. – Том. 80, № 2. – С. 243–256.
- Боесков, Г.Г. Некоторые морфологические и экологические особенности ископаемого шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach 1799) / Г.Г. Боесков // Зоологический журнал. – 2012. – Том. 91, № 2. – С. 219–235.
- Боесков, Г.Г. О времени вымирания мамонтовой фауны на территории Якутии / Г.Г. Боесков. // Наземные позвоночные Якутии: экология, распространение, численность / Ю.В.Лабутин. – Якутск: Якутский филиал издательства СО РАН, 2002. – С. 102–110. (2002б нет////)
- Боесков, Г.Г. Систематика и происхождение современных лосей / Г.Г. Боесков. – Новосибирск: Наука, 2001б. – 120 с.
- Боесков, Г.Г. Систематическое положение благородного оленя *Cervus elaphus* L. (*Cervidae*, *Artiodactyla*, *Mammalia*) из неоплейстоцена Северо-Восточной Азии / Г.Г. Боесков // Палеонтологический журнал. – 2005. – № 3. – С. 1–13.
- Бромлей, Г.Ф. Уссурийский кабан / Г.Ф. Бромлей. – Москва: Наука, 1964. – 108 с.
- Бромлей, Г.Ф. Биология амурского горала / Г.Ф. Бромлей // Труды Сихотэ-Алинского государственного заповедника. Вып. 3. Владивосток, 1963. – С. 191-267.
- Бромлей, Г.Ф. Копытные юга Дальнего Востока СССР / Г.Ф. Бромлей, С.П. Кучеренко. – Москва: Наука, 1983. – 305 с.
- Букреева, О.М. Европейская популяция сайгака (*Saiga tatarica* L.) и факторы, определяющие ее состояние: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.02.03 / Букреева Ольга Михайловна. – Москва, 2002. – 19 с.
- Валова З.Г. Кормовые растения амурского горала в Приморском крае / З.Г. Валова // Растительные ресурсы. – 1978. – Том. 14, № 3. – С. 446–454.

- Вендланд, О.В. Кормовые растения дикого пятнистого оленя / О.В. Вендланд // Вестн. ДВФ АН СССР. – 1938. – № 28(1). – С. 134–140.
- Верещагин, Н.К. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии / Н.К. Верещагин, Г.Ф. Барышников // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. – Л.: Наука, 1985. С. 3–38.
- Верещагин, Н.К. Ареалы копытных фауны СССР в антропогене / Н.К. Верещагин, Г.Ф. Барышников // Труды Зоологического института АН СССР, Т. 93. Ленинград, 1980. – С. 3–20.
- Верещагин, Н.К. Гибель мамонтовой фауны в плейстоцене / Н.К. Верещагин // Природа. – 1977. – № 9. – С. 90–95.
- Верещагин, Н.К. К истории реакклиматизации овцебыка на Таймыре в связи с филогенезом / Н.К. Верещагин // Овцебык в тундре России: эксперимент XX в. по восстановлению исчезнувшего вида / Н.К. Верещагин, В.А. Забродин, Ю.М. Карбаинов и др. – Санкт Петербург: Астерион, 2002. – С. 19–29.
- Верещагин, Н.К. Экстерьер мамонта / Н.К. Верещагин, А.Н. Тихонов. – Якутск: Институт мерзлотоведения, 1990. – 40 с.
- Верпоорте, А. Географический ареал человека современного типа: динамика северной границы ареала человека при переходе отплейстоцена к голоцену / А. Верпоорте // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.) / А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен, Ш. Бохнке и др. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 117–160.
- Вислобокова, И.А. Историческое развитие парнопалых Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозое / И.А. Вислобокова // Сборник научных трудов. Эволюция биосферы и биоразнообразия (к 70-летию А.Ю. Розанова). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – С. 416–438.
- Волошина, И.В. Амурский горал / И.В. Волошина, А.И. Мысленков // Красная книга Российской Федерации: (Животные) / В. И. Данилов-Данильян и др. – Москва: Астрель, 2000. – 860 с.
- Воробейчик, Е.Л. О некоторых индексах ширины и перекрытия экологических ниш / Е.Л. Воробейчик // Журнал общей биологии. – 1993. –Том. 54, № 6. – С. 706–712.

- Воронов, А.Г. Биogeография с основами экологии / А.Г. Воронов, Н.Н. Дроздов, Д.А. Криволуцкий и др. – Москва: Издательство МГУ, 2002. – 392 с.
- Воронцов, Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии / Н. Н.Воронцов. – Москва: Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. – 640 с.
- Гамбарян, П.П. Бег млекопитающих / П.П. Гамбарян. – Ленинград: Наука, 1972. – 334 с.
- Гептнер, В.Г. Млекопитающие Советского Союза. Том 1. Парнокопытные и непарнокопытные / В.Г. Гептнер, А.А. Насимович, А.Г. Банников // Москва: Высшая школа, 1961. 776 с.
- Герасимов, Д.В. Поселение Чертов Овраг на острове Врангеля – вопросы культурной атрибуции и перспективы исследования / Д.В. Герасимов, Е.Ю. Гиря, А.Н. Тихонов // Естественная история Российской Восточной Палеарктики в плейстоцене и голоцене. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 85-88.
- Гиляров, А.М. Эволюция на уровне экосистем / А.М. Гиляров // Журнал общей биологии. – 1973. – Том. 34, № 1. – С. 13–20.
- Гиляров, А.М. Виды сосуществуют в одной экологической нише / А.М. Гиляров // Природа. – 2002. –№11. – С. 71-74.
- Гиляров, А.М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе / А.М. Гиляров // Природа. – 2007. – № 11. – С. 29–37.
- Глебов, В.В. Современное состояние популяции амурского горала / В.В. Глебов, В.И. Животченко, А.А. Нестеров // Природа. – 1978. – № 9. – С. 80–85.
- Голубева, Л.В. Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР / Л.В. Голубева, Л.П. Караулова. – Москва: Наука, 1983. – 144 с.
- ГОСТ 5408–77 Подковы конные: технические условия. Москва: ГК СССР, 1980. – 9 с.
- Груздев, А.Р. Северный олень (*Rangifer tarandus* L.) острова Врангеля: динамика популяции и современное состояние / А.Р. Груздев, Т.П. Сипко // Сб. науч. тр. ГПЗ "Остров Врангеля": Природа острова Врангеля: современные исследования. – Сб-п.: Астерион, 2007а. – С. 117-135.
- Груздев, А.Р. Современное состояние популяции овцебыков (*Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780) острова Врангеля / А.Р. Груздев, Т.П. Сипко // Сб. науч.

- тр. ГПЗ "Остров Врангеля": Природа острова Врангеля: современные исследования. – Сб-п.: Астерион, 2007б. – С. 103-116.
- Данилкин, А.А. Олени / А.А. Данилкин. – Москва: ГЕОС, 1999. – 552 с.
- Данилкин, А.А. Охота, охотничье хозяйство и биоразнообразие / А.А. Данилкин. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – 250 с.
- Данилкин, А.А. Полорогие / А.А. Данилкин. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 550 с.
- Данилкин, А.А. Свинные / А.А. Данилкин. – Москва: ГЕОС, 2002. – 309 с.
- Дарман, Ю.А. Млекопитающие Хинганского заповедника / Ю.А. Дарман. – Благовещенск: АмурКНИИ ДВО АН СССР, 1990. – 164 с.
- Дворников, М.Г. Взаимосвязи промысловых млекопитающих с растительным покровом в лесных экосистемах Южного Урала / М.Г. Дворников, Н.П. Дворникова. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. – 72 с.
- Диков, Н.Н. История Чукотки с древнейших времен до наших дней / Н.Н. Диков. – М.: Мысль, 1989. – 492 с.
- Динесман, Л.Г. Голоценовая история биогеоценозов Русской равнины в позднем антропогене / Л.Г. Динесман // История биогеоценозов СССР в голоцене. – Москва: Наука, 1976. – С. 122–132.
- Динесман, Л.Г. Количественный учет костей в культурных слоях древних поселений людей / Л.Г. Динесман, А.Б. Савинецкий // Новейшие археозоологические исследования в России. – Москва: издательство “Языки славянской культуры”, 2003.– С. 34–56.
- Добрынин, А.П. Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, география, происхождение) / А.П. Добрынин. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 260 с.
- Дунишенко, Ю.М. Закономерности распространения изюбра и принципы классификации его угодий / Ю.М. Дунишенко // Копытные фауны СССР. – Москва: Наука, 1980. – С. 144–146.
- Дунишенко, Ю.М. Ловцам охотничьей удачи / Ю.М. Дунишенко. – Владивосток: Дальпресс, 2000. – 192 с.
- Дунишенко, Ю.М. Ресурсы диких копытных животных Хабаровского края / Ю.М. Дунишенко, А.А. Даренский. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 92 с.

- Егоров, О.В. Дикие копытные Якутии / О.В. Егоров. – Москва: Наука, 1965. – 260 с.
- Ермолова, Н.М. О фауне млекопитающих эпохи палеолита и неолита Прибайкалья / Н.М. Ермолова // Матералы по этнографии. 1963. Т. 3. – Ленинград: Наука, Ленинградское отделение – 64 с.
- Ермолова, Н.М. Териофауна долины Ангары в позднем антропогене / Н.М. Ермолова. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1978. – 220 с.
- Еськов, К.Ю. История Земли и жизни на ней / К.Ю. Еськов. – Москва: МИРОС – МАИК Наука/Интерпериодика, 2000. – 352 с.
- Жегалло, В.И. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене / В.И. Жегалло, Н.Н. Каландадзе, Т.В. Кузнецова и др. // Мамонт и его окружение: 200 лет истории изучения. – Москва: Геос, 2001. – С. 287–305.
- Железнов, Н.К. Дикие копытные Северо-Востока СССР / Н.К. Железнов. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – 480 с.
- Жерихин, В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике / В.В. Жерихин. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2003. – С. 449–459.
- Зайцев, В.А. Кабарга Сихотэ-Алиня / В.А. Зайцев. – Москва: Наука, 1991. – 216 с.
- Зайцев, В.А. Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения / В.А. Зайцев. – Москва: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2006. – 120 с.
- Ивлев, В.С. Экспериментальная экология питания рыб / В.С. Ивлев. – Москва: Пищепромиздат, 1955. – 252 с.
- Иорданский, Н.Н. Развитие жизни на земле / Н.Н. Иорданский – Москва: Просвещение, 1981. – 192 с.
- Казьмин, В.Д. Механические свойства снежного покрова и доступность подснежных кормов для северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) на пастбищах о-ва Врангеля / В.Д. Казьмин, Б.Д. Абатуров // Зоол. журн. – 2009. Том. 88. № 8. – С. 990–1000.
- Казьмин, В.Д. Кормовые ресурсы и питание полувольных бизонов (*Bison bison*) на степном пастбище западного Маныча / В.Д. Казьмин, Б.Д. Абатуров, О.Н. Демина и др. // Зоол. журн. – 2016. Том. 95. № 2. – С. 234–244.

- Капланов, Л.Г. Тигр, изюбр, лось / Л.Г. Капланов. – Москва: изд-во МОИП, 1948. – 128 с.
- Кирилук В.Е. Сто вопросов о дзереене / В.Е. Кирилук – Чита: Поиск, 2007. – 44 с.
- Кирющенко, С.П. Питание сибирских *Lemmus sibiricus* Kerr. и копытных *Dicrostonyx torquatus* Pall. леммингов на острове Врангеля. Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири / С.П. Кирющенко, Т.В. Кирющенко. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. – С. 25–38.
- Ковязин, В.Ф. Основы лесного хозяйства и таксация леса / В.Ф. Ковязин, А.Н. Мартынов, Е.С. Мельников. – Санкт-Петербург: Лань, 2008. – 384 с.
- Колесников, Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока / Б.П. Колесников // Труды ДВФ СО АН СССР. Серия ботаническая. Том 2. – Москва–Ленинград: АН СССР, 1956. – 264 с.
- Кондратьев, А.В. Экология питания гусей в Арктике и на пути к ней / А.В. Кондратьев // Казарка. – 2002. – № 8. – С. 79–101.
- Короткий, А.М. Климатические смены на территории Юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен–плейстоцен) / А.М. Короткий, Т.А. Гребенникова, В.С. Пушкарь и др. – Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та, 1996. – 56 с.
- Косинцев, П.А. Вымирения млекопитающих на территории Европы в конце плейстоцена – голоцене / П.А. Косинцев // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.) / А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен, Ш. Бохнке и др. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008а. – С. 259-270.
- Косинцев, П.А. Комплексы млекопитающих раннего голоцена (бореал-пребореал) / П.А. Косинцев // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.) / А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен, Ш. Бохнке и др. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008б. – С. 233-258.
- Кошкарлова, В.Л. Региональные особенности изменения ландшафтов и климата севера Средней Сибири в голоцене / В.Л. Кошкарлова, А.Д. Кошкарлов // Геол. геофиз. – 2004. – Том. 45. № 6. – С. 672–685.

- Красноборов, И.М. О "тундростепях" на юге Средней Сибири / И.М. Красноборов // Растительный покров высокогорий: сборник научных трудов. – Ленинград: Наука, 1986. – С. 131–136.
- Кречетов, Н.И. Лесной фонд / Н.И. Кречетов, А.С. Шейнгауз // Леса Дальнего Востока / А.С. Агеенко. – Москва: Лесная промышленность, 1969. – С. 13 – 33.
- Кречмар, М.А. Географические аспекты питания бурого медведя (*Ursus arctos* L.) на крайнем Северо-Востоке Сибири / М.А. Кречмар. // Экология. – 1995. – № 6. – С. 465 – 472.
- Кривоносов, Г.А. Астраханский заповедник / Г.А. Кривоносов, А.Ф. Живогляд // Заповедники европейской части РСФСР Часть II / В.Е. Соколов, Е.Е. Сыроечковски, Ю.Н. Голубчиков и др. – Москва: Мысль, 1989. – С. 264–292.
- Кривошеев, В.Г. Лесной лемминг / В.Г. Кривошеев // Млекопитающие Якутии / В.А. Тавровский. – Москва: Наука, 1971. – С. 296.
- Кузьмин, Я.В. Геохронология и палеосреда позднего палеолита и неолита умеренного пояса Восточной Азии / Я.В. Кузьмин. – Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2005. – 282 с.
- Куренцова, Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья / Г.Э. Куренцова. – Новосибирск: Наука, 1973. – 282 с.
- Лавренко, Е.М. Степи Евразии / Е.М. Лавренко, З.В. Карамышева, Р.И. Никулина. – Ленинград: Наука, 1991. – 146 с.
- Лопатин, И.К. Зоогеография / И.К. Лопатин – Минск.: Высшая школа, 1989. – 318 с.
- Лучник, З.И. Кормовые растения южноуссурийской тайги / З.И. Лучник // Тр. ГТС. Владивосток. – 1938. – Том. 2. – С. 137–281.
- Люри, Д.И. Устойчивое ресурсопользование и концепция глобального ресурсно-экологического перехода / Д.И. Люри // Природопользование и устойчивое развитие / Н.Ф. Глазовский, Г.В. Сдасюк, А.Ф. Мандыч и др. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2006. –С. 78–91
- Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – Москва: МИР, 1974. – 464 с.
- Маковкин, Л.И. Дикий пятнистый олень Лазовского заповедника и сопредельных территорий / Л.И. Маковкин – Владивосток: Альманах «Русский остров», 1999. – 133 с.

- Маркова, А.К. Комплексы млекопитающих позднеледниковья / А.К. Маркова, А.Ю. Пузаченко // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.) / А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен, Ш. Бохнке и др. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 117-160.
- Маслов, С.П. Антропогенные факторы формирования основ современного биоразнообразия животного мира в позднем плейстоцене / С.П. Маслов // Динамика биоразнообразия животного мира (сборник докладов совещания, Москва, ИПЭЭ РАН, 26-28 ноября 1996 г.) – Москва: ИПЭЭ РАН, 1997. – С. 6–13.
- Матюшкин, Е.Н. "Смешанность" териофауны уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах среднего Сихотэ-Алиня / Е.Н. Матюшкин // Исследования по фауне Советского союза (Млекопитающие) Том 13. – Москва: Изд-во МГУ, 1972. – С. 86–144.
- Матюшкин, Е.Н. Расселение изюбря на приморских склонах Северного Сихотэ-Алиня / Е.Н. Матюшкин // Зоологический журнал. – 1967. – Том. 46, № 5. – С. 749–754.
- Матюшкин, Е.Н. Тигр и изюбрь на приморских склонах Среднего Сихотэ-Алиня / Е.Н. Матюшкин // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1992. – Том. 97. № 1. – С. 3–20.
- Матюшкин, Е.Н. Физико-географические особенности региона и сеть заповедников Дальнего Востока СССР / Е.Н. Матюшкин // Заповедники Дальнего Востока СССР / В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского. – Москва: Мысль, 1985. – С. 8–16.
- Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2004. – 336 с.
- Мильков, Ф.Н. Природные зоны СССР / Ф.Н. Мильков. – Москва: Мысль, 1977. – 296 с.
- Мильков, Ф.Н. Физическая география СССР / Ф.Н. Мильков, Н.А. Гвоздецкий. – Москва: Мысль, 1975. – 448 с.
- Миролюбов, И.И. Пятнистый олень / И.И. Миролюбов, Л.П. Рященко – Владивосток: Наука, 1948. – 115 с.

- Мол, И. Определение временных интервалов. Изменение климата и ландшафтов Европы в последнее оледенение; обзор данных / И. Мол // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.) / А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен, Ш. Бохнке и др. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 73–90.
- Монин, А.С. История климата / А.С. Монин, Ю.А. Шишков. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1979. – 406 с.
- Назаретян, А.П. О пользе междисциплинарности, или: Отчего же вымерла мегафауна плейстоцена? / А.П. Назаретян // Биосфера. – 2010. – Том. 2, № 2. – С. 312–320.
- Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР (Определитель) / – Москва: Наука, 1984. – 260 с.
- Насимович, А.А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР / А.А. Насимович. – Москва: АН СССР, 1955. – 401 с.
- 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.
- Нефедов, С.А. История древнего мира / С.А. Нефедов. – Москва: Владос, 1996. – 386 с.
- Никифоров, М.Е. Формирование и структура орнитофауны Беларуси / М.Е. Никифоров. – Минск: Белорусская наука, 2008. – 297 с.
- Оводов, Н.Д. Позднеантропогенная фауна млекопитающих (Mammalia) юга Уссурийского края / Н.Д. Оводов // Фауна и систематика позвоночных Сибири / Б.С. Юдин. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 157–177.
- Одум, Ю. Экология в 2 т. / Ю. Одум. – Москва: Мир, 1986. – 2. т.
- Павлинов, И.Я. Наземные звери России / И.Я. Павлинов, С.В. Крускоп, А.А. Варшавский и др. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 298 с.
- Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – Москва: Наука, 1982. – 287 с.
- Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – Москва: Мир, 1981. – 400 с.

- Полищук, Л.В. Почему вымерли мамонты и гибнут сайгаки: история о вкладах / Л.В. Полищук // Троицкий вариант – наука, 2016. № 14. С. 11.
- Пономаренко, А.Г. Эволюция фитофаги / А.Г. Пономаренко // Сборник научных трудов. Эволюция биосферы и биоразнообразия (к 70-летию А.Ю. Розанова). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – С. 257–270.
- Примак, Р. Основы сохранения биоразнообразия / Р. Примак. – Москва: Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. – 256 с.
- Присяжнюк, В.Е. Морфометрические характеристики аборигенного пятнистого оленя (*Cervus nippon hortulorum*) Приморья / В.Е. Присяжнюк // Зоологический журнал. – 1981. – Т. 60, №. 12. – С. 1817–1828.
- Присяжнюк, В.Е. Снежный баран *Ovis nivicola* Eschscholtz, 1829 / В.Е. Присяжнюк // Красная книга Российской Федерации (Животные) / В.И. Данилов-Данильян и др. – Москва: Астрель, 2001. – С. 721–724.
- Присяжнюк, Н.П. Кормовые растения пятнистого оленя по систематическим группам, жизненным формам и сезонам года / Н.П. Присяжнюк, В.Е. Присяжнюк // Пятнистый олень Южного Приморья. – Фрунзе: «Кыргызстан», 1974. – С. 3–61.
- Приходько, В.И. Кабарга / В.И. Приходько – Москва: ГЕОС, 2003. – 443 с.
- Пузаченко, А.Ю. Пространственно-временная динамика разнообразия млекопитающих Европы (поздний плейстоцен – ранний голоцен) / А.Ю. Пузаченко, А.К. Маркова // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.) / А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен, Ш. Бохнке и др. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 275-298.
- Пучков, П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами / П.В. Пучков // Вестник зоологии. 1992. – № 1. – С. 58–67.
- Пучков, П.В., Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 1. Крупнейшие растительоядные: эври- или стенобионты? / П.В. Пучков // Вестник зоологии. – 1991.– № 5. – С. 45–54.
- Раков, А.В. Каталог фауны из археологических памятников Приморья / А.В. Раков, Д.Л. Бродянский. – Владивосток: ДВГУ, 2004. – 59 с.

- Рассашко, И.Ф. Общая экология. Тексты лекций для студентов специальности 1-33 01 02 «Геоэкология» / И.Ф. Рассашко, О.В. Ковалева, А.В. Крук. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2010. – 252 с.
- Раутиан, А.С. Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого / А.С. Раутиан, В.В. Жерихин // Журн. общ. биол. – 1997. – Том. 58. № 4. – С. 20-47.
- Реймерс, Н.Ф. Экология /Н.Ф. Реймерс. – М.: Журнал «Россия Молодая», 1994. – 367 с.
- 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.
- Розенфельд С.Б. Трофические связи овцебыка (*Ovibos moschatus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) на острове Врангеля / С.Б. Розенфельд, А.Р. Груздев, Т.П. Сипко, А.Н. Тихонов // Зоологический журнал. 2012.– Том. 91, № 4. – С. 503–512.
- Розенфельд, С.Б. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зон Евразии / С.Б. Розенфельд. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 32 с.
- 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. – Р. 431–434.
- 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.
- Розенфельд, С.Б. Особенности питания белого гуся (*Anser caerulescens caerulescens*) острова Врангеля в гнездовой период / С.Б. Розенфельд, Е.В. Сыроечковский, В.Д. Казьмин // Зоол. журн. – 2010. – Том. 89. № 10. – С. 1231–1245.

- Розенфельд, С.Б. Питание и трофические связи белошекой 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.
- Розенфельд, С.Б. Питание казарок и гусей в российской Арктике / С.Б. Розенфельд – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 236 с.
- Рябова, Т.И. Дикорастущие кормовые растения пятнистого оленя / Т.И. Рябова, А.П. Саверкин // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботаническая. – 1937. – Том. 2. – С. 533—674.
- Саблина, Т.Б. Эволюция пищеварительной системы оленей / Т.Б. Саблина. – Москва: Наука, 1970. – 248 с.
- Северцов, А.С. Микроэволюция и филогенез / А.С. Северцов // Эволюционная биология. Материалы конференции "Проблема вида и видообразования". – Томск: Томский государственный университет, 2001. – С. 89–105.
- Следы животных [Электронный ресурс]. – 2016. Режим доступа: www.osledah.ru.
- Смирнов, Н.Г. Историческая экология животных гор Южного Урала / Н.Г. Смирнов, В.Н. Большаков, П.А. Косинцев и др. – Свердловск: изд-во УРО АН СССР, 1990. – 242 с.
- Смирнов, Н.Г. О природе парадоксального сообщества грызунов / Н.Г. Смирнов, Д.В. Киселева, С.Л. Вотяков // Экология. – 2012. – № 1. – С. 74–76.
- Соболевская, К.А. К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и хакасских степей / К.А. Соболевская // Известия Западно-сибирского филиала АН СССР. Серия биологическая. – 1946. – Том. 1, №. 2. – С. 33–40.
- Соколов, В.Е. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие: Копытные / В.Е. Соколов, А.К. Темботов – Москва: Наука, 1993. – 527 с.
- Соколов, И.И. Копытные звери (отряды *Perissodactyla* и *Artiodactyla*) / И.И. Соколов // Фауна СССР. Млекопитающие. – М.,Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – Том.1. Вып. 3. – 640 с.
- Соколов, И.И. Посткраниальный скелет представителей рода *Bison* / И.И. Соколов // тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1971. – Том. 48. - С. 198-219.

- Соломкина, Н.В. Питание вольерных горалов / Н.В. Соломкина // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. – М.: Наука, 1983. – С. 209-210.
- Соломкина, Н.В. Разведение горала в вольерах Лазовского заповедника / Н.В. Соломкина // Исследования природного комплекса Лазовского государственного заповедника. – М. Наука, 1984. – С. 58-67.
- Степанова, В.В. Экология благородного оленя Якутии / В.В. Степанова, И.М. Охлопков – Новосибирск: Наука, 2009. – 136 с.
- Стишов, М.С. Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия / М.С. Стишов. – Йошкар-Ола.: издательство Марийского комб., 2004. – 596 с.
- Стоммел, Г. Гольфстрим / Г. Стоммел. – Москва: Иностранная Литература, 1963. – 227 с.
- Субботин, А.Е. Экспериментальное изучение питания сайгаков (*Saiga tatarica*) в связи с особенностями кормовых ресурсов: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.16 / Субботин Андрей Евгеньевич. Москва, 2001. 24 с.
- Сулей, М.Э. Пороги для выживания: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала / М.Э. Сулей // Биология охраны природы: пер. с англ. / М. Сулея, Б. Уилкокса. – Москва: Мир, 1983. – С. 177–197.
- Сыроечковский, Е.В. Пути адаптации гусеобразных трибы Anserini к обитанию в Арктике / Е.В. Сыроечковский. – М.: КМК, 2013. – 297 с.
- Тавровский, В.А. Млекопитающие Якутии / В.А. Тавровский, О.В. Егоров, В.Г. Кривошеев и др. – Москва: Наука, 1971. – 659 с.
- Тахтаджян, А.Л. Флористические области Земли / А.Л. Тахтаджян. – Ленинград: Наука, Ленинградское отделение, 1978. – 247 с.
- Тимофеева, Е.К. Лось: Экология, распространение, хозяйственное значение / Е.К. Тимофеева – Ленинград: изд-во ЛГУ, 1974. – 168 с.
- Тихонов, А.Н. Мамонт / А.Н. Тихонов. – Москва–Санкт-Петербург: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 90 с.
- Травина, И.В. Особенности динамики численности лемминговых популяций (*Dicrostonyx vinogradovi* Ognev и *Lemmus sibiricus portenkoi* Tschernyavsky) на острове Врангеля в 1989-1998 гг. / И.В. Травина // VI съезд териол. об-ва РАН. – М.: КМК, 1999. – С. 257.

- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации / – Москва: ВНИИЦлесресурс, 2000. – 196 с.
- Украинцева, В.В. Растительность и климат Сибири эпохи мамонта / В.В. Украинцева. – Красноярск: МПР РФ, 2002. – 192 с.
- Успенский, С.М. Заповедник Остров Врангеля / С.М. Успенский. // Заповедники Дальнего Востока СССР. – Москва: Мысль, 1985. – С. 18–40.
- Филь, В.И. Лось Камчатского края / В.И. Филь, В.Н. Гордиенко. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. – 236 с.
- Флеров К.К. Род *Vison Hamilton Smith, 1827* / К.К. Флеров // Зубр. Морфология, систематика, эволюция, экология. В.Е.Соколов (отв. ред.). – Москва: Наука, 1979. – С. 14–48.
- Флеров К.К. Фауна СССР. Млекопитающие: Кабарги и олени / К.К. Флеров. – Москва–Ленинград: изд. Академии Наук СССР, 1952. – 256 с.
- Формозов, А.Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР / А.Н. Формозов. – Москва: изд-во МОИП, 1946. – 152 с.
- Формозов, А.Н. Спутник следопыта / А. Н. Формозов. – Москва: МГУ, 1989. – 360 с.
- Хотинский, Н.А. Голоцен Северной Евразии: Опыт трансконтинентальной корреляции этапов развития растительности и климата / Н.А. Хотинский. – Москва: Наука, 1977. – 200 с.
- Чайковский Ю.В. Эволюция / Ю.В. Чайковский. – Москва: Центр системных исследований, 2003. – 472 с.
- Черепнин, Л.М. Флора южной части Красноярского края. В 6 т. / Л.М. Черепнин. – Красноярск: Краснояр. гос. пед. ун-т, 1963. – Вып. 4. – 326 с.
- Чернова, О.Ф. Возможность применения метода кутикулярного анализа для диагностики растений по их фрагментам / О.Ф. Чернова, С.Б. Розенфельд // Вестник КрасГАУ. – 2010.– № 9. – С. 43–47
- Черных Е.Н. Степной пояс Евразии: Феномен кочевых культур / Е.Н. Черных. – Москва: Рукописные памятники Древней Руси, 2009. – 624 с.
- Чернявский, Ф.Б. Лемминговые циклы / Ф.Б. Чернявский // Природа. – 2002. – № 10. – С. 3–40 .

- Чернявский, Ф.Б. Млекопитающие крайнего Северо-Востока Сибири / Ф.Б. Чернявский. – Москва: Наука, 1984. – 387 с.
- Чернявский, Ф.Б. Об акклиматизации овцебыков *Ovibos moschatus* Zimmermann, 1778 / Ф.Б. Чернявский, В.Е. Вовченко, В.И. Домнич // Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля: сборник научных трудов / ДВНЦ АН СССР; В.Г. Кривошеев (отв. ред.). – Владивосток: Дальнаука, 1981. – С. 123–136.
- Чернявский, Ф.Б. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты / Ф.Б. Чернявский, А.В. Ткачев. – М.: Наука, 1982. – 164 с.
- Чернявский, Ф.Б. Снежный баран на Чукотке // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1970. – № 1. – С. 92–99.
- Чибилёв, А. А. Лик степи: Эколого-географические очерки о степной зоне СССР / А. А. Чибилёв. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1990. – 192 с.
- 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; А.А. Астафьев (отв. ред.). – Владивосток: Дальнаука, 2012. – С. 247–257.
- Шереметьев, И.С. Влияние количественных параметров кормовой растительности на структуру гильдий жвачных / И.С. Шереметьев // Экология. – 2009. – № 5. – С. 356–362.
- Шереметьев, И.С. Вымирание крупных травоядных млекопитающих: нишевые параметры сосуществующих 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.
- 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.
- Шереметьев, И.С. Изменчивость краниометрических параметров уссурийского пятнистого оленя, *Cervus nippon hortulorum* (ARTIODACTYLA, CERVIDAE), Приморья / И.С. Шереметьев, Г.П. Салькина, А.С. Богачев // Зоологический журнал. – 2004. – № 12. – С. 1499–1507.
- 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.
- 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.
- 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, 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.
- 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.
- 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.
- Шереметьев, И.С. Роль эксклюзивно используемых ресурсов в поддержании разнообразия сообществ копытных / И.С. Шереметьев, Е.А. Пименова, О.Ю. Заумыслова, И.Н. Шереметьева // Экология. – 2014в. – № 2. – С. 157–160.

- Шереметьев, И.С. Структура сообществ копытных / И.С. Шереметьев, Ю.Н. Журавлев, Н.С. Корытин, В.Н. Большаков // Экология. – 2011. – № 6. – С. 436–440.
- 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.
- 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.
- Шереметьев, И.С. Териофауна островов залива Петра Великого / И.С. Шереметьев, И.Н. Шереметьева // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Исследования. Т. 1. – Владивосток: Дальнаука, 2004. – С. 610–616.
- 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.
- Шереметьев, И.С. Устойчивость изолированных популяций наземных млекопитающих островов залива Петра Великого (Японское море) / И.С. Шереметьев // Экология. – 2004. – № 3. – С. 200–204.
- Шереметьев, И.С. Формирование наземной териофауны островов залива Петра Великого (Японское море) / И.С. Шереметьев // Вестник ДВО РАН. – 2001. – № 4. – С. 8–23.
- Шереметьев, И.С. Экология питания парнокопытных юга Дальнего Востока / И.С. Шереметьев, С.В. Прокопенко. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 167 с.
- 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.
- 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.
- Шереметьева, И.Н. Экотипы, 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.
- Шитиков, В.К. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели / В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко, Г.С. Розенберг. – Тольятти: Кассандра, 2011. – 255 с.
- Юнатов, А.А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики / А.А. Юнатов. – Москва-Ленинград: Издательство АН СССР, 1950. – 224 с.
- Якушкин, Г.Д. Овцебыки на Таймыре / Г.Д. Якушкин. – Новосибирск: РАСХН, Сибирское отделение НИИСХ Крайнего Севера, 1998. – 236 с.
- Abaturov, B.D. Forage quality thresholds for Saiga antelope in a semideserts rangeland / B.D. Abaturov, A.E. Subbotin // Russian Journal of Theriology. – 2011. – Vol. 10, no. 2. – P. 71–81.
- Alvarez-Lao, D. The Padul mammoth finds — On the southernmost record of *Mammuthus primigenius* in Europe and its southern spread during the Late Pleistocene / D. Alvarez-Lao, R. Kahlke, N. Garcia et al. // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2009. – Vol. 278. – P. 57–70.
- Aramilev, V.V. Sika deer in Russia / V.V. Aramilev // Sika deer / D.R. McCullough, S. Takatsuki, K. Kaji. – New York: Springer, 2009. – P. 475–500.
- Ashton, I.W. Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms / I.W. Ashton, A.E. Miller, W.D. Bowman et al. // Ecology. – 2010. Vol. 91, no. 11. – P. 3252–3260.
- Aubin, A.E. Effects of summer feeding area on goslings growth in Snow Geese / A.E. Aubin, A. Dzubin, E.H. Dunn et al. // Ornis Scandinavica. – 1993. – Vol. 24. – P. 255–260.
- Azizollah, E. The aerobic bacterial population of the respiratory passageways of healthy dromedaries in Najaf-abbad abattoir, central Iran / E. Azizollah, M. Bentol-hoda, K. Raziieh // Journal of Camelid Science. – 2009.– Vol. 2 – P. 26–29.

- Bailey, D.W. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns / D.W. Bailey, J.E. Gross, E.A. Laca, et al. // *J. Range. Manage.* – 1996. – Vol. 49. – P. 386–400.
- Baranyuk, V.V. Current status of lesser snow geese on Wrangel Island / V.V. Baranyuk // *The 7th North American Duck Symposium (1-5 February 2016, Annapolis, Maryland).* – Newark: University of Delaware, 2016. – P. 93.
- Baskerville E.B. Spatial guilds in the Serengeti food web revealed by a Bayesian Group Model / E.B. Baskerville, A.P. Dobson, T. Bedford, et al. // *PLoS Comput. Biol.* – 2011. – Vol. 7, no. 12. – P. e1002321.
- Bergman, C.M. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? / C.M. Bergman, J.M. Fryxell, C.C. Gates, et al. // *Journal of Animal Ecology.* – 2001. – Vol. 70. – P. 289–300.
- Borcard, D. Numerical ecology with R / D. Borcard, F. Gillet, P. Legendre. – New York: Springer, 2011. – 306 p.
- Cargill, S.M. The effect of grazing by lesser snow geese on the vegetation of a sub-arctic salt marsh / S.M. Cargill, R.L. Jefferies // *J. Appl. Ecol.* – 1984. – Vol. 21. – P. 669–686.
- Carpenter, C. Mongolian-Manchurian grassland [Электронный ресурс] / C. Carpenter // *Ecoregions.* – 2013. Режим доступа: <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/pa0813>.
- Cavalli-Sforza, L.L. The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution / L.L. Cavalli-Sforza, M.W. Feldman // *Nature genetics.* – 2003. – Vol. 33. – P. 266–275.
- Cermak, P. Browsing damage to broadleaves in some national nature reserves (Czech Republic) in 2000-2001 / P. Cermak, R. Mrkva // *Ekologia-Bratislava.* – 2003. – Vol. 22, no. 4. – P. 394–403.
- Chao, A. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data / A. Chao, R.L. Chazdon, R.K. Colwell et al. // *Ecology Letters.* – 2005. – Vol. 8. – P. 148–159.
- Chapin, F.S. Biotic control over the functioning of ecosystems / F.S. Chapin, B.H. Walker, R.J. Hobbs et al. // *Science.* – 1997. – Vol. 277, no. 5325. – P. 500–504.

- Chapin, F.S. Global change and the boreal forest: Thresholds, shifting states or gradual change? / F.S. Chapin, T.V. Callaghan, Y. Bergeron et al. // *AMBIO*. – 2004. – Vol. 33. – P. 361–365.
- Chapin, F.S. Principles of terrestrial ecosystem ecology / F.S. Chapin, P.A. Matson, H.A. Mooney. – New York: Springer, 2002. – 472 p.
- Chapman, A.D. Numbers of Living Species in Australia and the World, 2nd edition [Электронный ресурс] / A.D. Chapman // Report for the Australian Biological Resources Study. – 2009. Режим доступа: <http://www.environment.gov.au/biodiversity/abrs/publications/other/species-numbers/2009/index.html>.
- Chapman, J.L. Ecology: Principles and Applications / J.L. Chapman, , M.J. Reiss. – U.K.: Cambridge University Press, 1999. – 304. p.
- Clark, J.S. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees / J.S. Clark // *Science*. – 2010. – Vol. 327, no. 5969. – P. 1129–1132.
- Clauss, M. Morphophysiological adaptation of browsing and grazing mammals / M. Clauss, T. Kaiser, J. Hummel // *The ecology of browsing and grazing* / I.J. Gordon, H.H.T. Prins. – Heidelberg: Springer-Verlag, 2008. – P. 47–88.
- Clauss, M. The maximum attainable body size of herbivorous mammals: morphophysiological constraints on foregut, and adaptations of hindgut fermenters / M. Clauss, R. Frey, B. Kiefer et al. // *Oecologia*. – 2003. – Vol. 136 – P. 14–27.
- Cleland, E.E. Biodiversity and ecosystem stability / E.E. Cleland // *Nature education knowledge*. – 2011. – Vol. 3, no. 10. – P. 14.
- Cohen, K.M.; The ICS International Chronostratigraphic Chart / K.M. Cohen, S.C. Finney, P.L. Gibbard et al. // *Episodes*. – 2013. – Vol. 36, no. 3. – P. 199–204.
- Colwell R.K. On the measurement of niche breadth and overlap / R.K. Colwell, D.J. Futuyma // *Ecology*. – 1971. – Vol. 52. – P. 567–576.
- Community [Электронный ресурс] // *Oxford Dictionaries*. – 2017. Режим доступа: <http://www.oxforddictionaries.com/definition/english/community>.
- Connell, J.H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments / J.H. Connell // *The American Naturalist*. – 1983. – Vol. 122. – P. 661–696.

- Cornelissen, P. Effect of large herbivores on wood pasture dynamics in a European wetland system / P. Cornelissen, J. Bokdam, K. Sykora, et al. // *Basic. App. Ecol.* – 2014. – Vol. 15, no. 5. – P. 396-406.
- Cumming, D.H. Ungulate community structure and ecological processes: body size, hoof area and trampling in African savannas / D.H. Cumming, G.S. Cumming // *Oecologia*. – 2003. – Vol.134, no. 4. – P. 560–8.
- Doak, D.F. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology / D.F. Doak, D. Bigger, E.K. Harding et al. // *The American Naturalist*. – 1998. – Vol. 151, no. 3. – P. 264–276.
- Drent, R.H. The timing of birds' breeding seasons: the Perrins hypothesis revisited especially for migrants / R.H. Drent // *Ardea*. – 2006. – Vol. 94, no. 3. – P. 305–322.
- du Toit, J.T. Coexisting with cattle / J.T. du Toit // *Science*. – 2011. – Vol. 333. – P. 1710–1711.
- du Toit, J.T. Generalities in grazing and browsing ecology: using across-guild comparisons to control contingencies / J.T. du Toit, H. Olf // *Oecologia*. – 2014. – Vol. 174, no. 4. – P. 1075–1083.
- Duckworth, J.W. *Naemorhedus caudatus* [Электронный ресурс] / J.W. Duckworth, J. MacKinnon, K. Tsytsulina // *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Eltringham, S.K. *The Hippos: Natural History and Conservation* / S.K. Eltringham // *The Poyser Natural History Series* – London-San Diego: Academic Press, 1999. – 256 p.
- Feldhamer, G. A. *Mammalogy: adaptation, diversity and ecology* / G.A. Feldhamer, L.C. Drickamer, S.H. Vessey et al. – Baltimore: University Press, 2015. – 768 p.
- Filotas, E. The effect of positive interactions on community structure in a multi-species metacommunity model along an environmental gradient / E. Filotas, M. Grant, L. Parrott et al. // *Ecological Modelling*. – 2010. – Vol. 221, no. 6. – P. 885– 894.
- Focardi, S. Do ungulates exhibit a food density threshold? A field study of optimal foraging and movement patterns / S. Focardi, P. Marcellini, P. Montanaro // *J. Anim. Ecol.* – 1996. – Vol. 65. – P. 606–620.

- Fortin, D. Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles / D. Fortin, J.M. Frixell, L. O'Brodivich, et al. // *Oecologia*. – 2003. – Vol. 134. – P. 219–227.
- Fox, B.J. Niche parameters and species richness / B.J. Fox // *Ecology*. – 1981. – Vol. 62. – P. 1415–1425.
- Fritz, H. Megaherbivores influence trophic guilds structure in African ungulate communities / H. Fritz, P. Duncan, I.J. Gordon et al. // *Oecologia*. – 2002. – Vol. 131. – P. 620–625.
- Furaha tenVelde, P. The wild elephants of the Royal Bardia National Park, Nepal / P. Furaha tenVelde. // *Gajah*. – 1997. – Vol. 17. – P. 41–44.
- Gandiwa, E. Top-down and bottom-up control of large herbivore populations: a review of natural and human-induced influences / E.Gandiwa // *Tropical Conservation Science*. – 2013. – Vol. 6. no. 4. – P. 493–505.
- Garrison, L.P. Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem / L.P. Garrison, J.S. Link // *Marine Ecology Progress Series*. – 2000. – Vol. 202, no8. – P. 231–240.
- Gaston, K.J. Measuring geographic range sizes / K.J. Gaston // *Ecography*. – 1994. – Vol. 17. – P. 198–205.
- Gates, C. *Bison bison* [Электронный ресурс] / C. Gates, K. Aune // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Geist, V. *Alces americanus* [Электронный ресурс] / V. Geist, M. Ferguson, J. Rachlow // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Gill, O.L. Pleistocene megafaunal collapse, novel plant communities, and enhanced fire regimes in North America / O.L. Gill, J.W. Williams, S.T. Jackson et al. // *Science*. – 2009. – Vol. 26. – P. 1100–1103.
- Gilpin, M.E. Metapopulation dynamics: Empirical and Theoretical Investigations / M.E. Gilpin, I.A. Hanski. – London: Academic Press, 1991. – 340 p.
- Gonzalez, A. Metacommunities: Spatial Community Ecology [Электронный ресурс] / A. Gonzalez. – 2009. Режим доступа: https://www.researchgate.net/publication/227577615_Metacommunities_Spatial_Community_Ecology.

- Gonzalez, T. *Capreolus pygargus* [Электронный ресурс] / T. Gonzalez, K. Tsytsulina // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Gordon, I.J. Introduction: grazers and browsers in a changing world / I.J. Gordon, H.H.T. Prins // The Ecology of Browsing and Grazing. Ecological Studies Vol. 195 / I.J. Gordon, H.H.T. Prins. – Berlin: Springer, 2008. – P. 1–20.
- Gotelli, N.J. EcoSim: Null models software for ecology [Электронный ресурс] / N.J. Gotelli, G.L. Entsminger // Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. 2001. Режим доступа: <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Grayson, D.K. A requiem for North American overkill / D.K. Grayson, D.J. Meltzer // Journal of Archaeological Science. – 2003. – Vol. 30, no5. – P. 585–593.
- Greenberg, R. Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds / R. Greenberg // Studies on Avian Biology. – 1990. – Vol. 13. – P. 431–437.
- Gunn, A. *Ovibos moschatus* [Электронный ресурс] / A. Gunn, M. Forchhammer // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Guthrie, R.D. New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions / R.D. Guthrie // Nature. – 2006. – Vol. 441. – P. 207–209.
- Haltenorth, T. A Field Guide to the Mammals of Africa including Madagascar / T. Haltenorth, H. Diller // Collins Field Guide Series – London: HarperCollins Publishers, 1980. – 400 p.
- Hammer, O. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis / O. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4, no. 1. – P. 9.
- Hare, J. *Camelus ferus* [Электронный ресурс] / J. Hare // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Harris, R.B. *Bos mutus* [Электронный ресурс] / R.B. Harris, D. Leslie // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Harris, R.B. *Cervus nippon* [Электронный ресурс] / R.B. Harris // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.

- Harris, R.B. *Ovis nivicola* [Электронный ресурс] / R.B. Harris, K. Tsytulina // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Henttonen, H. *Alces alces* [Электронный ресурс] / H. Henttonen, M. Stubbe, T. Maran, A. Tikhonov // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Henttonen, H. *Rangifer tarandus* [Электронный ресурс] / H. Henttonen, A. Tikhonov // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Hibbett, D.S. A higher level phylogenetic classification of the Fungi / D.S. Hibbett, M. Binder, J.F. Bischoff et al. // Mycological Research. – 2007. – Vol. 111, no. 5. – P. 509–547.
- Hiendleder, S. Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: No evidence for contributions from urial and argali sheep / S. Hiendleder, K. Mainz, Y. Plante et al. // Journal of Heredity. – 1998. – Vol. 89, no. 2. – P. 113–120.
- Hiscock, P. Archaeology of Ancient Australia / P. Hiscock. – London: Routledge, 2008. – 338 p.
- Holechek, J. Comparative contribution of grasses, forbs, and shrubs to the nutrition of range ungulates / J. Holechek // Rangelands. – 1984. – Vol. 6, no. 6. – P. 261–263.
- Hopcraft, J.G.C. Herbivores, resources and risks: Alternating regulation along primary environmental gradients in savannas / J.G.C. Hopcraft, H. Olf, A.R.E. Sinclair // Trends in Ecology & Evolution. – 2010. – Vol. 25. – P. 119–128.
- Hubbell, S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence / S.P. Hubbell // Functional Ecology. – 2005. – Vol. 19. – P. 166–172.
- Hunter, P.R. Numerical index of the discriminatory ability of typing systems: an application of Simpson's index of diversity / P.R. Hunter, M.A. Gaston // Journal of Clinical Microbiology. – 1988. – Vol. 26, no. 11. – P. 2465–2466.
- Hutchinson, G.E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? / Hutchinson G.E. // The American Naturalist. – 1959. – Vol. 93, no. 870. – P. 145–159.

- Hutchinson, G.E. The paradox of the plankton / G.E. Hutchinson // The American Naturalist. – 1961. – Vol. 95, no. 882. – P. 137–145.
- Hutchinson, G.E., Concluding remarks / G.E. Hutchinson // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. – 1957. – Vol. 22, no. 2. – P. 415–427.
- Illius, A.W. Modeling the nutritional ecology of ungulate herbivores – evolution of body size and competitive interactions / A.W. Illius, I.J. Gordon // Oecologia. – 1992. – Vol. 89. – P. 428–434.
- Inglis, G.D. Colonization of cattle intestines by *Campylobacter jejuni* and *Campylobacter lanienae* / G.D. Inglis, L.D. Kalischuk, H.W. Busz et al. // Applied and Environmental Microbiology. – 2005. – Vol. 71. – P. 5145–5153.
- Invasion of alien species in Holarctic. The IV International Symposium / – Yaroslavl: Fyligran, 2013. – 200 p.
- Jackson, S.T. Community ecology in a changing environment: Perspectives from the Quaternary / S.T. Jackson, J.L. Blois // PNAS. – 2015. – Vol. 112, no. 16. – P. 4915–4921.
- Jeffries, M.J. Enemy free space and the structure of ecological communities / M.J. Jeffries, J.H. Lawton // Biological Journal of the Linnean Society. – 1984. – Vol. 23, no. 4. – P. 269–286.
- Jiang, Z. Feeding type and seasonal digestive strategy of Mongolian gazelles in China / Z. Jiang, S. Takatsuki, J. Li, et al. // Journal of Mammalogy. – 2002. – Vol. 83. – P. 91–98.
- Jones, E. SciPy: Open Source Scientific Tools for Python [Электронный ресурс] / E. Jones, E. Oliphant, P. Peterson, et al. // 2001. Режим доступа: <http://www.scipy.org>
- Kartzinel, T.R. DNA metabarcoding illuminates dietary niche partitioning by African large herbivores / T.R. Kartzinel, P.A. Chen, T.C. Coverdale, et al. // PNAS. – 2015. – Vol. 112, no. 26. – P. 8019–8024.
- King, S.R.B. *Equus ferus* [Электронный ресурс] / S.R.B. King, L. Boyd, W. Zimmerman, et al. // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.

- Kirillova, I.V. An ancient bison from the mouth of the Rauchua River (Chukotka, Russia) / I.V. Kirillova, O.G. Zanina, O.F. Chernova et al., // *Quaternary Research*. – 2015. – Vol. 84. – P. 232–245.
- Kraft, N.J.B. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest / N.J.B. Kraft, R. Valencia, D.D. Ackerly // *Science*. – 2008. – Vol. 322. – P. 580–582.
- Krebs, J.C. *Ecological methodology* / J.C. Krebs. – New York: Harper & Row, 1989. – 654 p.
- Krestov, P.V. *Vegetation [Электронный ресурс]* / P.V. Krestov (ed.) // *Geobotanica Pacifica*. 2004. Режим доступа: <http://www.geobotanica.ru..>
- Laurie, W.A. *Rhinoceros unicornis* / W.A. Laurie, E.M. Lang, C.P. Groves // *Mammalian Species*. – 1983. – Vol. 211. – P. 1–6.
- Lechanteur, Y.A.R.G. Diets of common suprabenthic reef fish in False Bay, South Africa / Y.A.R.G. Lechanteur, C.L. Griffiths // *African Zoology*. – 2003. – Vol. 38, no. 2. – P. 213–227.
- Lee-Yaw, J.A. A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits / J.A. Lee-Yaw, H.M. Kharouba, M. Bontrager, et al. // *Ecol. Let.* – 2016. – Vol. 19. – P. 710–722.
- Leibold, M.A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology / M.A., Leibold, M. Holyoak, N. Moquet et al. // *Ecology Letters*. – 2004. – Vol. 7. – P. 601–613.
- Leibold, M.A. *Metacommunity ecology* / M.A. Leibold, J.M. Chase. – Princeton, Oxford: Princeton University Press, 2017. – 504 p.
- Levine, J.M. The maintenance of species diversity / J.M. Levine, J. HilleRisLambers // *Nature education knowledge*. – 2012. – Vol. 3, no. 10. – P. 59.
- Likens, G.E. Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem / G.E. Likens, F.H. Bormann, N.M. Johnson et al. // *Ecological Monographs*. 1970. Vol. 40. P. 23-47.
- Lorenzen, E.D. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans / E.D. Lorenzen, D. Nogués-Bravo, L. Orlando et al. // *Nature*. – 2011. – Vol. 479. – P. 359–364.

- Lovari, S. *Cervus elaphus* [Электронный ресурс] / S. Lovari, J. Herrero, J. Conroy, et al. // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- MacArthur, R.H. On the relative abundance of bird species / R.H. MacArthur // Proc. Natl. Acad. Sci. – 1957. – Vol. 43. – P. 293-295.
- MacArthur, R.H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests / R.H. MacArthur // Ecology. – 1958. – Vol. 39, no. 4. – P. 599–619.
- MacArthur, R.H. The Theory of Island Biogeography / R.H. MacArthur, E.O. Wilson – Princeton: Princeton University Press, 1967. – 203 p.
- Mack, R.N. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control / R.N. Mack, D. Simberloff, W.M. Lonsdale et al. // Ecological Applications. – 2000. – Vol. 10, no. 5. – P. 689–710.
- Magurran, A.E. Measuring biological diversity / A.E. Magurran – Oxford: Blackwell Publishing, 2004. – 256 p.
- Mahner, M. Foundations of biophilosophy / M. Mahner, M. Bunge. – New York: Springer-Verlag, 1997. – 423 p.
- Mallon, D.P. *Procapra gutturosa* [Электронный ресурс] / D.P. Mallon // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008a. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Mallon, D.P. *Saiga tatarica* [Электронный ресурс] / D.P. Mallon // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008б. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
- Margalef, R. How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity / R. Margalef, E. Gutierrez // The American Naturalist. – 1983. – Vol. 121, no. 5. – P. 601–607.
- Mason, N.W.H. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities / N.W.H. Mason, F. de Bello, J. Doležal, J. Lepš // Journal of Ecology. – 2011. – Vol. 99, no. 3. – P. 788–796.
- 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.

- McCann, K.S. The diversity-stability debate / K.S. McCann // *Nature*. – 2000. – Vol. 405, no. 6783. – P. 228–233.
- McCullough, D.R. Sika deer in Mainland China / D.R. McCullough, Z-G. Jiang, C-W. Li // *Sika deer* / D.R. McCullough, S. Takatsuki, K. Kaji. – New York: Springer, 2009. – P. 521–539.
- McGill, B.J. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework / B.J. McGill, R.S. Etienne, J.S. Gray et al. // *Ecology Letters*. – 2007. – Vol. 10, no. 10. – P. 995–1015.
- McKendrick, J. D. Response of arctic tundra to intensive muskox grazing / J. D. McKendrick // *Agroborealis*. – 1981. – Vol. 13. – P. 49–65.
- Mengli, Z. Bactrian camel foraging behaviour in a *Haloxylon ammodendron* (C.A. Mey) desert of Inner Mongolia / Z. Mengli, W.D. Willms, H. Guodong et al. // *Applied Animal Behaviour Science*. – 2006. – Vol. 99. – P. 330–343.
- Menyushina, I.E. The nature of lemming cycles on Wrangel: an island without small mustelids / I.E. Menyushina, D. Ehrich, J-A. Henden et al. // *Oecologia*. – 2012. – Vol. 170. – P. 363–371.
- Metcalf, D.B. Distinct impacts of different mammalian herbivore assemblages on arctic tundra CO₂ exchange during the peak of the growing season / D.B. Metcalfe, J. Olofsson // *Oikos*. – 2015. – Vol. 124, no. 12. – P. 1632–1638.
- Milner-Gulland, E.J. Annual meeting Wild Meat / E.J. Milner-Gulland, E.L. Bennett // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2003. – Vol. 18. – P. 351–357.
- Mitchell, C.E. Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease / C.E. Mitchell, D. Tilman, J.V. Groth // *Ecology*. – 2002. – Vol. 83, № 6. – P. 1713–1726.
- Mouillot, D. Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices / D. Mouillot, W. Stubbs, M. Faure et al. // *Oecologia*. – 2005. – Vol. 145, no. 3. – P. 345–353.
- Mulder C.P.H. Species evenness and productivity in experimental plant communities / C.P.H. Mulder, E. Bazeley-White, P.G. Dimitrakopoulos et al. // *Oikos*. – 2004. – Vol. 107, no. 1. – P. 50–63.
- Naeem, S. Biodiversity enhances ecosystem reliability / S. Naeem, S. Li // *Nature*. – 1997. – Vol. 390, no. 6659. – P. 507–509.

- Nagata, J. *Cervus nippon* Temminck, 1838 / J. Nagata // The Wild Mammals of Japan / S.D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M.A. Iwasa et al. – Kyoto: Shoukadoh Book Sellers, 2009. – P. 296–312.
- Nogués-Bravo, D. Climate change, humans, and the extinction of the woolly mammoth / D. Nogués-Bravo, J. Rodríguez, J. Hortal et al. // PLoS Biol. – 2008. – Vol. 6, no. 4. – P. e79.
- Norton, C.J. The current state of Korean paleoanthropology / C.J. Norton // Journal of Human Evolution. – 2000. – Vol. 38. – P. 803–825.
- Novotny, V. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest / V. Novotny, Y. Basset, S. Miller et al. // Nature. – 2002. – Vol. 416. – P. 841–844.
- Novotny, V. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? / V. Novotny, P. Drozd, S.E. Miller et al. // Science. – 2006. – Vol. 313. – P. 1115–1118.
- Oksanen, T. Evolutionary Arctic lemmings, *Lemmus spp.* and *Dicrostonyx spp.*: integrating ecological and evolutionary perspectives / T. Oksanen, L. Oksanen, J. Dahlgren et al. // Ecological Research. – 2008. – Vol. 10. – P. 415–434.
- Olesen, C.R. Rapid population increase in an introduced muskox population, West Greenland / C.R. Olesen // Rangifer. – 1991. – Vol. 13, no. 1. – P. 27–32.
- Oliver, W.L.R. The Eurasian wild pig (*Sus scrofa*) / W.L.R. Oliver, I.L. Brisbin, S. Takahashi. // Pigs, Peccaries and Hippos: Status Survey and Action Plan / W.L.R. Oliver. – Gland, Switzerland: IUCN, 1993. – P. 112–121.
- Olsen, A.M. Exceptional avian herbivores: multiple transitions toward herbivory in the bird order Anseriformes and its correlation with body mass / A.M. Olsen // Ecology and Evolution. – 2015. – Vol. 5, no. 21. – P. 5016–5032.
- Olson, K. Vegetation composition and nutritional quality of forage for gazelles in Eastern Mongolia / K. Olson, M. Murray, T. Fuller // Rangeland Ecology & Management. – 2010. – Vol. 63. – P. 593–598.
- Owen, M. An assessment of fecal analyses technique in waterfowl feeding studies / M. Owen, // The Journal of Wildlife Management. – 1975. – Vol. 39. – P. 271–279.
- Owen-Smith, N. The Comparative Population Dynamics of Browsing and Grazing Ungulates / N. Owen-Smith // The Ecology of Browsing and Grazing. Ecological

- Studies Vol. 195 / I.J. Gordon, H.H.T. Prins. – Berlin: Springer, 2008. – P. 149–177.
- Park, S.J. The palaeoenvironment changes and macromammal evolution during the Pleistocene in East Asia / S.J. Park // Korean J. Quat. Res. – 1988. – Vol. 2. – P. 51–86.
- Patil, G.P. Diversity as a concept and its measurement / G.P. Patil, C. Taille // Journal of the American Statistical Association. – 1982. – Vol. 77, no. 379. – P. 548–567.
- Pielou E.C. Niche width and niche overlap: A method for measuring them / E.C. Pielou // Ecology. – 1972. – Vol. 53, no. 4. – P. 687–692.
- Pitulko, V.V. The Yana RHS Site: Humans in the Arctic before the Last Glacial Maximum / V.V. Pitulko, P.A. Nikolsky, E.Yu. Girya, et al. // Science. – 2004. – Vol. 303. – P. 52–56.
- Pitulko, V.V. Early human presence in the Arctic: Evidence from 45,000-year-old mammoth remains / V.V. Pitulko, A.N. Tikhonov, E.Y. Pavlova, et al. // Science. – 2016. – Vol. 351. – P. 260–263.
- Polishchuk, L.V. The three-quarter-power scaling of extinction risk in Late Pleistocene mammals, and a new theory of the size selectivity of extinction / L.V. Polishchuk // Evolutionary Ecology Research. – 2010. – Vol. 12, no. 1. – P. 1–22.
- Prideaux, G.J. An arid-adapted middle Pleistocene vertebrate fauna from South-Central Australia / G.J. Prideaux, J.A. Long, L.K. Ayliffe et al. // Nature. – 2007. – Vol. 445. – P. 422–425.
- Putman, R.J. Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblies / R.J. Putman // – London: Chapman & Hall, – 1996. – 131 p.
- Quo, Y.-S. On the geological distribution, taxonomic status of species and evolutionary history of sika deer in China / Y.-S. Quo, H.-Z. Zhenq // Acta Theriologica Sinica. – 2000. – Vol. 20. – P. 168–179.
- Rasmussen, M. The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana / M. Rasmussen, S.L. Anzick, M.R. Waters et al. // Nature. – 2014. – Vol. 506. – P. 225–229.
- Ritchie, M.E. Competition and coexistence in mobile animals / M.E. Ritchie. // Competition and coexistence / U. Sommer, B. Worm. – Berlin: Springer, 2002. – P. 127–141.

- Robbins, Ch.T. Adaptation of ruminants to browse and grass diets: are anatomical-based browser-grazer interpretations valid? / Ch.T. Robbins, D.E. Spalinger, W. Wouter van Hoven // *Oecologia*. – 1995. – Vol. 103, no. 2. – P. 208–213.
- Root, R.B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher / R.B. Root // *Ecological Monographs*. – 1967. – Vol. 37, no. 4. – P. 317–350.
- Rule, S. The aftermath of Megafaunal extinction: ecosystem transformation in Pleistocene Australia / S. Rule, B.W. Brook, S.G. Haberle et al. // *Science*. – 2012. – Vol. 335. – P. 1483–1486.
- Sandom, C. Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change / C. Sandom, S. Faurby, B. Sandel et al. // *Proceedings of the Royal Society B*. – 2014. – Vol. 281. – P. 20133254.
- Sanon, H.O. Behavior of goats, sheep and cattle and their selection of browse species on natural pasture in a Sahelian area / H.O. Sanon, C. Kaboré-Zoungrana, I. Ledin, // *Small Ruminant Research*. – 2007. – Vol. 67. – P. 64–74.
- Schoener, T.W. Field experiments on interspecific competition / T.W. Schoener // *The American Naturalist*. – 1983. – Vol. 122. – P. 240–285.
- Sedinger, J.S. Apparent metabolizability of Alfalfa components by yearling Pacific Black Brant / J.S. Sedinger, R. White, F. Mann et al. // *The Journal of Wildlife Management*. – 1989. – Vol. 53, no. 3. – P. 726–734.
- Sedinger, J.S. Ecology of prefledging waterfowl / J.S. Sedinger. // *Ecology and management of breeding waterfowl* / J.S. Sedinger. – Minneapolis and London: University of Minnesota press, 1992. – P. 109–127.
- 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.
- 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. Sheremeteva // *Acta Theriologica*. – 2010. – Vol. 51, no. 1. – P. 9–26.

- 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.
- 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: Fyligran, – 2013. – P. 159.
- 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.
- Shipley, L.A. Grazers and browsers: how digestive morphology affects diet selection / L.A. Shipley // *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife* / K.L. Launchbaugh, K.D. Sandersand, J.C. Mosley. – Moscow: Univ. of Idaho, 1999. –P. 20–27.
- Shoshani, J. Skeletal and other basic anatomic features of Elephants / J. Shoshani // *The Proboscidea: Evolution and palaeoecology of Elephants and their relatives* / J. Shoshani, P.Tassy. – New York: Oxford Science publications, 1994. – P. 9–20.
- Sietses, D.J. Resource partitioning between large herbivores in Hustai National Park, Mongolia / D.J. Sietses, G. Faupin, W.F. de Boer et al. // *Mammalian Biology.* – 2009. – Vol. 74. – P. 381–393.
- Sinclair A.R.E. Patterns of predation in a diverse predator-prey system / A.R.E. Sinclair, S. Mduma, J.S. Brashares // *Nature.* – 2003. – Vol. 425. – P. 288–290.
- Sinclair, A.R.E. *Wildlife ecology, conservation and management*, second ed. / A.R.E. Sinclair, J.M. Fryxell, G. Caughley. – Malden: Blackwell, 2005. – 469 p.
- Sisson, S. *The Anatomy of the Domestic Animals* 5th Edn. / S. Sisson, J.D. Grossman, R. Getty. – Philadelphia: WB Saunders Company, 1975. – 2095 p.
- Smuts, M.M.S. *The Anatomy of the Dromedary* / M.M.S. Smuts, A.J. Benzuidenhout. – Oxford: Clarendon Press, 1987. – 230 p.
- Soininen, E.M. Not only mosses: lemming winter diets as described by DNA metabarcoding / E.M. Soininen, L. Zinger, L. Gielly, et al. // *Polar. Biol.* – 2017. – Vol. 40, no. 10. – P. 2097–2103.

- Sokolov, V.E. *Procapra gutturosa* / V.E. Sokolov, A.A. Lushchekina // Mammalian Species. – 1997. Vol. 571. P. 1–5.
- Soubrier, J. Early cave art and ancient DNA record the origin of European bison / J. Soubrier, G. Gower, K. Chen, et al. // Nat. Com. – 2016. no. 7. – P. 13158.
[Электронный ресурс]. Режим доступа:
<http://www.nature.com/articles/ncomms13158>.
- StatSoft, Inc. STATISTICA, version 10. 2011 [Электронный ресурс]. Режим доступа:
www.statsoft.com.
- Stuart, A.J. Late Quaternary megafaunal extinctions on the continents: a short review / A.J. Stuart // Geol. J. – 2015. – Vol. 50. – P. 338-363.
- Surovell, T. Global archaeological evidence for proboscidean overkill / T. Surovell, N. Waguespack, P.J. Brantingham // PNAS. – 2005. – Vol. 102, no. 17. – P. 6231–6236.
- Surovell, T.A. Simulating Coastal Migration in New World Colonization / T.A. Surovell // Current Anthropology. – 2003. – Vol. 44, no. 4. – P. 580–591.
- Székely, A.J. The importance of species sorting differs between habitat generalists and specialists in bacterial communities / A.J. Székely, S. Langenheder // FEMS Microbiology Ecology. – 2013. – Vol. 87. – P. 102–112.
- Tener, J.S. Muskoxen in Canada, a biological and taxonomic review / J.S. Tener. – Ottawa: Canadian Wildlife Service, 1965. – 166 p.
- The Form Gestures of Animals [Электронный ресурс] // Oregon Biodynamics Group. – 2014. Режим доступа: <http://oregonbd.org/Animal%20Forms>.
- Tilman, D. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence. / D. Tilman, C.L. Lehman, C.E. Bristow // The American Naturalist. – 1998. – Vol. 151, no. 3. – P. 264–276.
- Tisserand, J.L. Digestion in goats / J.L. Tisserand, M. Hadjipanayiotou, E.A. Gihad // Goat Nutrition / P. Morand-Fehr. – Wageningen, Netherlands: EAAP Publication, 1991. – P. 46–60.
- Tuomisto, H. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. / H. Tuomisto // Oecologia. – 2010. – Vol. 164, no. 4. – P. 853–860.
- USFWS – U.S. Fish and Wildlife Service. Waterfowl population status // U.S. Department of the Interior. – Washington, D.C. USA, 2015. – P. 1-75.

- van Geel, B. The ecological implications of a Yakutian mammoth's last meal / B. van Geel, A. Aptroot, C. Baittinger et al. // *Quaternary Research*. – 2008. – Vol. 69. – P. 361–376.
- Vartanyan, S.L. Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic / S.L. Vartanyan, V.E. Garutt, A.V. Sher // *Nature*. – 1993. – Vol. 362. – P. 337–349.
- Vereshchagin, N.K. The ecological structure of the "Mammoth Fauna" in Eurasia / N.K. Vereshchagin, G.F. Baryshnikov // *Annales Zoologici Fennici*. – 1992. – Vol. 28. – P. 253–259.
- Volkov, I. Neutral theory and relative species abundance in ecology / I. Volkov, J.R. Banavar, S.P. Hubbell et al. // *Nature*. – 2003. – Vol. 424, no. 6952. – P. 1035–1037.
- White, L.J.T. Group composition and diet of forest elephants, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie 1900, in the Lopé Reserve, Gabon / L.J.T. White, C.E.G. Tutin, M. Fernandez // *African Journal of Ecology*. – 2008. – Vol. 31, no. 3. – P. 181–199.
- White, R. G. Seasonal changes in voluntary intake and digestibility of diets by captive muskoxen / R. G. White, D. F. Holleman, P. Wheat et al. // *Biological Papers of the University of Alaska Special Report*. – 1984. – no. 4. –P. 193–194.
- Wilson, D.E. *Mammal Species of the World (Second Edition)* [Электронный ресурс] / D.E. Wilson, D.M. Reeder // – Washington: Smithsonian Institution Press, 1993.
Режим доступа:
<http://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/browse.asp>.
- Wilson, D.S. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection / D.S. Wilson // *Ecology*. – 1992. – Vol. 73. – P. 1984–2000.
- Wittman, S.E., Predicting community structure of ground-foraging ant assemblages with Markov models of behavioral dominance / S.E. Wittman, N.J. Gotelli // *Oecologia*. – 2011. – Vol. 166, no. 1. – P. 207–219.
- van der Walt, S. The NumPy Array: A Structure for Efficient Numerical Computation / S. van der Walt, S.C. Colbert, G. Varoquaux // *Computing in Science & Engineering*. – 2011. Vol. 13. –P. 22–30.

- Yoshihara, Y. A comparison of food resources used by Mongolian gazelles and sympatric livestock in three areas in Mongolia / Y. Yoshihara, T.Y. Ito, B. Lhagvasuren et al. // *Journal of Arid Environments*. – 2008. – Vol. 72. – P. 48–55.
- Zimov S.A. Pleistocene park: Return of the Mammoth's ecosystem / S.A. Zimov // *Science*. – 2005. – Vol. 308. – P. 796–798.
- Zimov, S.A. Mammoth steppe: A high-productivity phenomenon / S.A. Zimov, N.S. Zimov, A.N. Tikhonov et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2012. – Vol. 57. – P. 26–45.