

Трофическая избирательность крупных травоядных Восточной Монголии

И. С. ШЕРЕМЕТЬЕВ¹, Е. А. ПЕТРУНЕНКО², Д. Е. КИСЛОВ², С. Б. РОЗЕНФЕЛЬД³,
И. А. ДМИТРИЕВ³, Л. ЖАРГАЛСАЙХАН⁴, С. ЭНХ-АМГАЛАН⁵

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: sheremetjev@ibss.dvo.ru

² Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024, Владивосток, ул. Маковского, 142
E-mail: e-petrupenko@yandex.ru

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: rozenfeldbro@mail.ru

⁴ Институт общей и экспериментальной биологии АНМ
190070, Улан-Батор, ул. Жукова, 77
E-mail: l_jaga_cj@mail.ru

⁵ Институт географии и геоэкологии АНМ
210620, Улан-Батор, А/Я-361
E-mail: amgalan69@yahoo.com

Статья поступила 21.01.2016

Принята к печати 26.08.2016

АННОТАЦИЯ

Изучена трофическая избирательность крупных травоядных Восточной Монголии, определяющие ее факторы и роль в структурировании сообществ. Установлено, что из-за деградации растительности для всех изученных травоядных характерен значительный уровень избирательности, обусловленный морфо-физиологическими характеристиками и особенностями пространственного распределения. Избирательность может обеспечивать преимущества в ресурсном соперничестве, но не дифференциацию трофических ниш. Предполагается, что сообщества травоядных Восточной Монголии как под контролем человека, так и в естественных условиях, под влиянием деградации пастбищ претерпевают увеличение доли мелкоразмерных браузеров, которые, в свою очередь, увеличивают скорость деградации. Эта циклическая взаимосвязь иллюстрирует вероятный механизм формирования эндогенного кризиса сообществ травоядных и может объяснять процесс вымирания крупных степных травоядных мамонтовой фауны.

Ключевые слова: травоядные, избирательность, соперничество, *Procapra gutturosa*, Восточная Монголия.

Крупные травоядные характеризуются широкой трофической ниш [Illius, Gordon, 1992], обуславливающей их значительное перекры-

вание в едином ресурсном пространстве, приводящее при дефиците корма к соперничеству. В изменчивой среде эти взаимодействия

сопутствуют значительной изменчивости стратегий использования ресурсов [Bailey et al., 1996; Wilmshurst, et al., 1999, 2000; Fryxell et al., 2005]. Как эти стратегии могут обеспечить частичную дифференциацию ниш и позволяют соперникам сосуществовать – один из актуальнейших вопросов экологии животных [Laca et al., 2010].

Механизм выбора ресурсных наименований, определяющий эти стратегии, обусловлен сочетанием характеристик кормовых растений и травоядных, которое обеспечивает, в конечном счете, максимум потребления корма и/или минимум затрат на его добычу [Bergman et al., 2001]. Возможны две основные категории ресурсов в континууме избирательности, оцениваемой с помощью индекса Ивлева (E): положительно и отрицательно элективные [Ивлев, 1955]. Первые, собственно элективные с $E \in [0; 1]$, имеют значительно большую долю в диете, чем в растительности пастбища, а вторые с $E \in [-1; 0]$, дискриминируемые, меньшую. Ресурсы с $E \approx 0$, доля которых в диетах возрастает с увеличением их обилия на пастбище, можно классифицировать как нейтральные. Соотношение элективной, дискриминируемой и нейтральной долей в ресурсном спектре травоядных определяет уровень их избирательности, рассматривается в качестве основы дифференциации ниш и/или преимуществ одних соперников над другими [Li et al., 1999; Новикова, 2008].

Важнейшими характеристиками, определяющими избирательность кормовых растений в диете травоядных, являются следующие: содержание и соотношение макро- и микроэлементов, структурных и неструктурных углеводов, кремния, белков, воды, токсинов и репеллентов, фиброзность и шипы [Holechek, 1984; Медведев, 2004; Olson et al., 2010]. Специфичность сочетания этих характеристик у растений обуславливает невероятное разнообразие ресурсного пространства травоядных. Неравенство травоядных в нем требует выяснить их характеристики, определяющие уровень ресурсной избирательности.

Как материальная основа различной избирательности крупных травоядных, в первую очередь, рассматриваются их различия

по размерам тела [Bell, 1970; Jarman, 1974]. С ним можно частично связать различия по анатомии и физиологии пищеварительного тракта [Illius, Gordon, 1987; 1992; Jiang et al., 2002], масштабу восприятия кормовых пятен [Ritchie, 1998; Ritchie, Olf, 1999; Cromsigt, Olf, 2006; Laca et al., 2010] и другим характеристикам и их сочетаниям. Когда изучаемое сообщество включает несколько травоядных с такими различиями, можно выяснить как причины избирательности, так и ее значение для дифференциации их ниш и преимуществ в соперничестве.

Сообщество крупных травоядных монгольской степи – хороший, почти экспериментальный, объект исследования в этой области. Здесь на крупнейшем степном участке планеты, площадью более 877 000 км² [Carpenter, 2013], общий фонд гетерогенных ресурсов используется популяциями нескольких видов крупных млекопитающих с выраженными морфологическими и физиологическими различиями [Yoshihara et al., 2008; Шереметьев и др., 2014]. Имеется недостаток корма из-за перевыпаса скота и деградации пастбищ [Jiang et al., 2002; Sietses et al., 2009; Carpenter, 2013]. В настоящее время монгольский дзерен *Procapra gutturosa* Pallas, 1777 – единственный из диких крупных травоядных, имеющий относительно многочисленную, до 400 000, популяцию [Sokolov, Lushchekina, 1997; Li et al., 1999; Olson et al., 2010]. Остальные пять видов – это в различной степени поддерживаемый и контролируемый человеком скот: овца *Ovis aries* Linnaeus, 1758, коза *Capra hircus* Linnaeus, 1758, лошадь *Equus caballus* Linnaeus, 1758, домашняя корова *Bos taurus* Linnaeus, 1758 и бактриан *Camelus bactrianus* Linnaeus, 1758 [Дмитриев и др., 2009; Шереметьев и др., 2014].

Главная цель данной работы – изучить кормовую избирательность крупных травоядных Восточной Монголии и оценить ее значение для структуры их сообщества. Предполагается, что различия травоядных по трофической избирательности в значительной степени связаны с их морфо-физиологическими характеристиками, дифференциацией трофических ниш и/или преимуществами в ресурсном соперничестве.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал получен в Восточной Монголии (Сухбаатараймаг, Тумэнцогт сомон) на территории, прилегающей к Восточно-степному стационару совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, между 47°15' и 47°38' с. ш. и 112°02' и 112°43' в. д.

Сеть данных – матрица с 97 кормовыми пробами (экскременты) шести видов травоядных (рис. 1; табл. 1), 57 ботаническими укусами (табл. 2) в столбцах и 82 ресурсными наименованиями в строках. Ресурсные наименования представлены преимущественно определенными до вида кормовыми растениями. Все укусы *a priori* сгруппированы пространственно по принадлежности к четырем локалитетам: Талын-Шанд ($n = 12$), заказник Тосон-Хулстай ($n = 16$), Заан-Ширээ ($n = 20$) и Баян-Хурээ ($n = 9$). Кормовые пробы сравниваются с укусами в пределах этих четырех групп. Пробы и укусы получены в летний период 2006 г. Кормовые пробы бактриана получены только от содержащихся на привязи животных.

Идентификация растений в кормовых пробах выполнена по методу М. Оуэна [Owen, 1975] с использованием атласа микрофотографий эпидермиса растений [Розенфельд, 2011]. Соотношение растений по обилию в пробах определено по числу фрагментов эпидермиса. Совместный выпас, высокий уровень сходства кормовых спектров овец и коз и небольшое количество проб с установленной принадлежностью к овце или козе определяют необходимость их объединения в группу коза/овца, в которую включены пробы от сме-

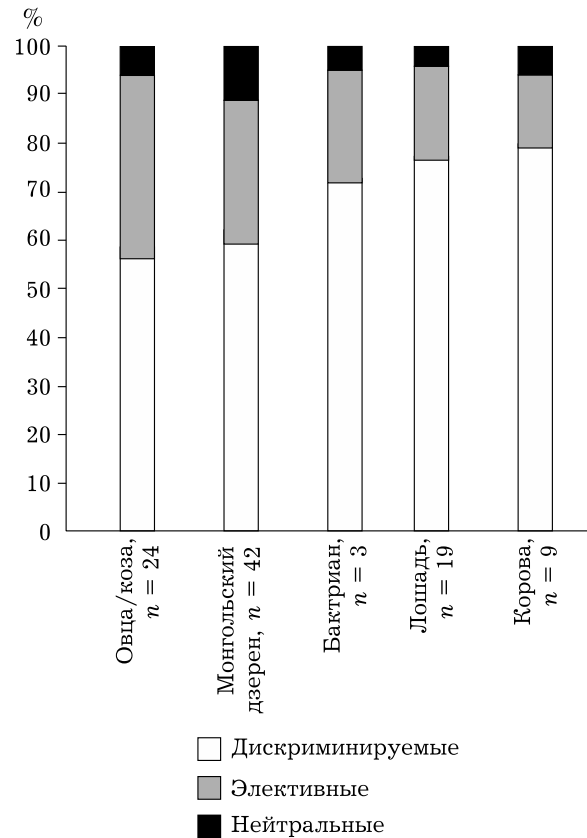


Рис. 1. Доля ресурсных наименований, распределенных по категориям избирательности, в диетах травоядных (n – число кормовых проб)

шанных стад, как это сделано в других работах [Yoshihara et al., 2008; Шереметьев и др., 2014]. Ботанические укусы выполнены на участках площадью до 1 м², выдержаны в сушильном шкафу и отражают соотношение кормовых растений по абсолютно сухой массе.

Оценка избирательности ресурсных наименований выполнялась после масштабиро-

Т а б л и ц а 1

Морфофизиологические характеристики и стратегия питания крупных травоядных Восточной Монголии*

Вид	Высота в холке, м	Длина кишечника, м	Тип кишечной ферментации	Стратегия питания
Монгольский дзерен	0,82	23	FG	Браузинг
Овца	1	31	FG	То же
Коза	1	31	FG	»
Лошадь	1,3	26	HG	Грэйзинг
Корова	1,6	40	FG	То же
Верблюд	2,3	40**	FG***	»

* По: [Sisson et al., 1975; Smuts, Benzuidenhout, 1987; Tisserand et al., 2001; Jiang et al., 2002; Inglis et al., 2005; Mengli et al., 2006; Sanon et al., 2007; Yoshihara et al., 2008]; **трехкамерный желудок; ***FG – переднекишечная ферментация, HG – заднекишечная ферментация.

Т а б л и ц а 2
Элективность пастбищ (R_E)

Травоядные	Сухие степи			Луговые степи		
	Змеевково- ковыльная	Востречово- ковыльная	Разнотравно- ковыльная	Солянково- ковыльная	Монодоминант- ная ковыльная	Овсяницево- здесьейсово- ковыльная
	$n^* = 5$	$n = 6$	$n = 3$	$n = 19$	$n = 17$	$n = 7$
Монгольский дзерен	0,0027	0,0019	0,0002	0,0012	0,0003	0,0026
Корова	0,0099	0,0064	0,0106	0,0021	0,0008	0,0038
Овца и коза	0,004	0,0027	0,0048	0,001	0,0006	0,0042
Лошадь	0,0046	0,0042	0,0002	0,0015	0,0004	0,0022
Бактриан	0,0148	0,0217	0,0514	0,005	0,0072	0,0231

* n – число ботанических укусов.

вания значений их обилия в пробах и укусах с использованием индекса избирательности В. С. Ивлева [1955]:

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

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

Распределение ресурсных наименований по категориям избирательности определялось принадлежностью 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.

Оценка вероятности распределения кормовых ресурсов по категориям избирательности (табл. 3) выполнена с использованием процедуры имитации статистического выбора с формированием 1000 бутстреп-выборок [Эфрон, 1988].

Ботанические укусы распределены по ценотаксономическим группам, соответствующим шести типам степей, с использованием метода Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964] и программы JUICE [<http://www.sci.muni.cz/botany/juice/>]. Типы местообитаний (пастбищ) травоядных ассоциированы с типами степей (рис. 2). Оценка вероятного предпочтения типа пастбища травоядными, степень элективности пастбища (R_E), отражает обилие элективных ресурсов каждого из травоядных в укусах, отнесенных к этому типу пастбища (см. табл. 2). Мы предполагаем, что вероятность использования типов пастбищ каждым травоядным

возрастает с увеличением их элективности.

$$R_E = \sum b_i c_i,$$

где b_i – вероятность отнесения i наименования в диете к элективным ресурсам; c_i – обилие i ресурсного наименования по данным укусов каждого типа пастбищ.

Оценка дифференциации трофических ниш по избирательности выполнена с использованием коэффициента корреляции (табл. 4). Расчеты выполнены в программе Statistica 10 [2011] и в вычислительной среде на базе языка Python [<http://python.org>] с использованием библиотек SciPy [Jones, 2001] и NumPy [van der Walt et al., 2011].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Категориальное распределение ресурсных наименований и его вклад в дифференциацию ниш. У всех травоядных среди элективных ресурсов преобладают двудольные, а среди дискриминируемых однодольные. Почти все дискриминируемые ресурсы – это доминанты растительности пастбищ, которые обеспечивают большее сходство диет травоядных по количественным данным, чем элективные и нейтральные ресурсы (см. табл. 3)

Дискриминируемыми являются 56–79 % ресурсных наименований, элективными – до 38 %, а нейтральными – 4–11,3 %. Из-за малой доли нейтральных ресурсов в диетах доля элективных ресурсов монотонно уменьшает-

Вероятность распределения ресурсов по избирательности

Категории избирательности и растения с наибольшим обилием на пастбищах*		Травоядные				
		дзерен	овца/коза	лошадь	корова	бактриан
Дискриминируемые	<i>Achnatherum</i> sp. + <i>Stipa (grandis</i> P. Smirn + <i>krylovii</i> Roshev.)	1	1	1	1	1
	<i>Allium</i> sp.	0,9	1	1	1	1
	<i>Artemisia frigida</i> Willd.	–	–	1	1	1
	<i>Carex</i> sp.	1	0,9	0,9	1	–
	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	0,6	0,6	1	–	–
	<i>Leymus chinensis</i> (Trin.) Tzvel.	1	1	1	1	1
	<i>Salsola collina</i> Pall.	0,8	1	1	1	1
<i>Serratula</i> sp.	–	1	1	1	1	
Элективные	<i>Bupleurum</i> sp.	–	0,7	–	–	1
	<i>Carex</i> sp.	–	–	–	–	1
	<i>Chenopodium acuminatum</i> Willd. + <i>Teloxys aristata</i> (L.) Moq.	0,6	0,9	1	1	–
	<i>Crepis</i> sp.	1	1	1	1	1
	<i>Euphorbia</i> sp.	1	1	1	1	1
	<i>Festuca</i> sp.	–	0,5	–	–	1
	<i>Leontopodium leontopodioides</i> (Willd.) Beauverd	0,9	1	0,5	1	1
	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	–	–	0,7	–	–
	<i>Potentilla acaulis</i> L.	–	–	–	–	1
	<i>Potentilla bifurca</i> L.	–	0,6	–	0,6	1
	<i>Potentilla tanacetifolia</i> Willd. ex Schlecht.	0,7	0,8	–	–	–
<i>Pulsatilla</i> sp.	0,5	–	0,7	1	–	
Нейтральные	<i>Agropyron</i> sp.	0,9	1	0,8	0,9	1
	<i>Artemisia frigida</i> Willd.	–	0,7	–	–	–
	<i>Bupleurum</i> sp.	0,6	–	–	–	–
	<i>Caragana microphylla</i> Lam.	0,5	–	–	–	–
	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	–	–	–	0,6	1
	<i>Galium verum</i> L.	–	–	–	1	–
	<i>Polygonum</i> sp.	0,6	–	–	–	–
	<i>Potentilla acaulis</i> L.	0,9	–	0,8	–	–
	<i>Pulsatilla</i> sp.	–	0,6	–	–	–
	<i>Schizonepeta</i> sp.	–	–	0,5	–	–
	<i>Sibbaldianthe</i> sp.	–	0,5	–	0,6	–

* Выделено жирным шрифтом.

ся с увеличением доли дискриминируемых (см. рис. 1).

Известно, что травоядные монгольской степи используют сообща много кормовых ресурсов [Yoshihara et al., 2008; Шереметьев и др., 2014], но возможна дифференциация ниш по соотношению долей ресурсных наименований в диетах. Ее можно признать неслучайной, если она касается не единичных ресурсов, а проявляется в виде тенденции. Тогда значительное число элективных ресурсов у одних травоядных должно являться дискриминируемым у других. Однако корреляционная матрица, напротив, имеет шахматное распределение положительных и отрицатель-

ных коэффициентов Пирсона (см. табл. 4), показывая, что травоядные очень сходны в элективности и дискриминации ресурсов.

Типы пастбищ и их соотношение по числу и обилию элективных ресурсов. Пятьдесят семь геоботанических укосов объединены в шесть групп, относящихся к двум формациям: *Stipa krylovii* Roshev. и *Stipa grandis* P. Smirn. Формация *Stipa krylovii* – это типичные сухие степи. Она включает три группы укосов, соответствующие типам степей, по А. А. Юнатову [1950]: змеевково-ковыль-ная, вострецово-ковыль-ная и разнотравно-ковыль-ная степь. Формация *Stipa grandis* – это луговые степи [Лавренко и др., 1991], вклю-

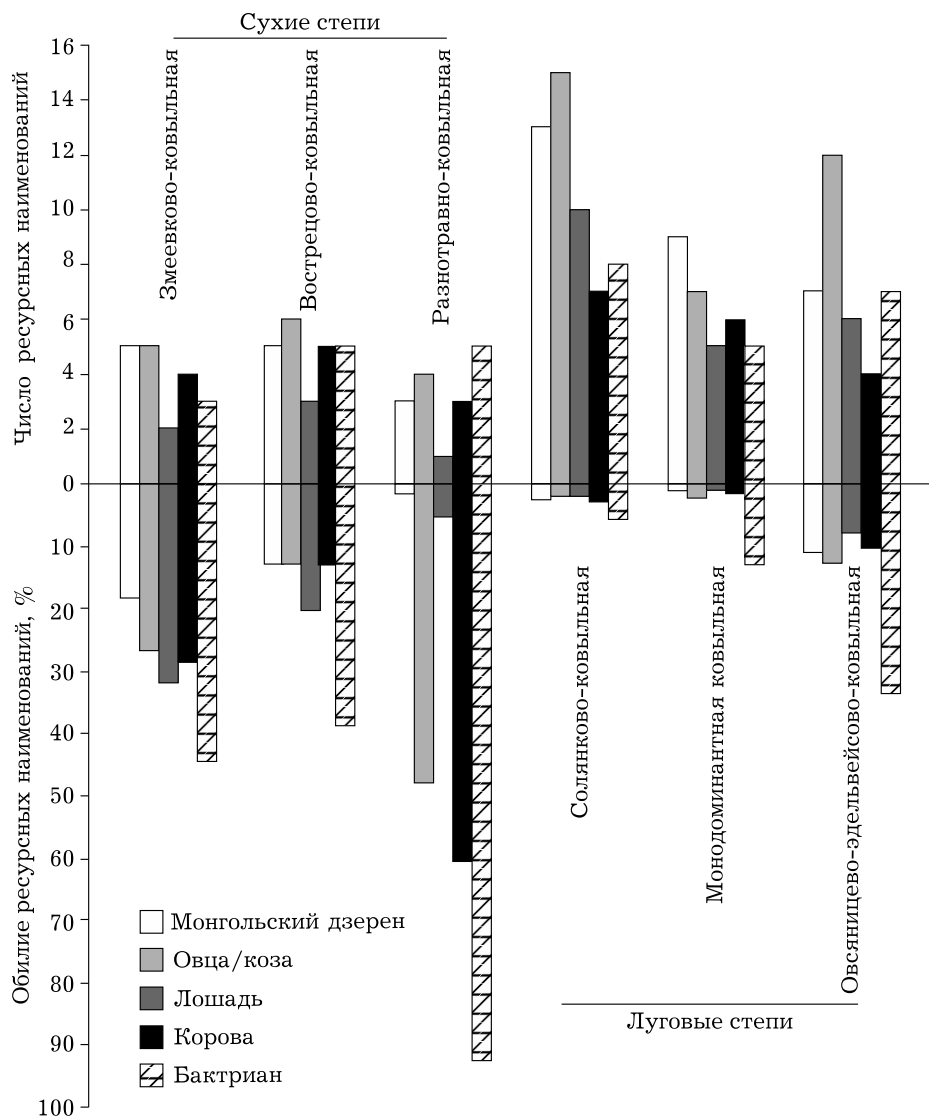


Рис. 2. Типы пастбищ и их соотношение по числу наименований и обилию элективных ресурсов травоядных

чающие другие три группы укусов, которые можно отнести к следующим типам: солянково-ковыльная, монодоминантная ковыльная и овсяницево-эдельвейсово-ковыльная степь (см. табл. 2).

Эти формации хорошо различаются соотношением травоядных по числу и по массовой доле их элективных ресурсов. У монгольского дзерена, овцы/козы и лошади больше элективных ресурсов на всех пастбищах формации луговых степей. У коровы и бактриана такое же соотношение, но имеются некоторые исключения (см. рис. 2). По массовой доле элективных ресурсов, напротив, в основном преобладают пастбища формации су-

хих степей, и в этом случае некоторые исключения касаются дзерена, овцы/козы и лошади (см. рис. 2).

По числу элективных ресурсных наименований овца/коза чаще и с большим отрывом доминирует над другими травоядными, дзере́н имеет наиболее близкие к ним значения, а в монодоминантной ковыльной степи – наибольшие. Бактриан преобладает по числу элективных ресурсных наименований только в разнотравно-ковыльной степи и еще в двух типах пастбищ имеет одинаковое с дзере́ном число элективных ресурсов. По массовой доле элективных ресурсов во всех типах пастбищ с большим отрывом превали-

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 $p < 0,05$.

рует бактриан. В луговых степях, где массовая доля элективных ресурсов у всех травоядных снижаются, меньше и различия травоядных. В сухих степях после бактриана наибольшая массовая доля элективных ресурсов в двух случаях у лошади и в одном – у коровы, тогда как овца/коза и особенно дзерен характеризуются относительно меньшей массовой долей элективных ресурсов (см. рис. 2). Таким образом, по числу элективных ресурсных наименований на пастбищах овца/коза, дзерен и бактриан могут классифицироваться как потенциальные доминанты сообщества травоядных. По обилию элективных ресурсов овца/коза и дзерен потенциально слабые соперники остальных травоядных в сухих степях, но более сильные – лошади и коровы в деградированных луговых степях. Оценив вклад числа и обилия элективных ресурсов, можно ранжировать типы пастбищ (степей) по увеличению степени ресурсной элективности P_E следующим образом: солянково-ковыльная и монодоминантная ковыльная, овсяницево-эдельвейсово-ковыльная, вострецово-ковыльная, змеевково-ковыльная и разнотравно-ковыльная (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

У всех травоядных диета мало зависит от соотношения кормовых растений на пастбище – доля нейтральных компонентов не бо-

лее 11,3 %. Преобладание в диетах дискриминируемых (не менее 56 %) ресурсных наименований над элективными (не более 38 %) объясняется относительным обилием дискриминируемых и недостатком элективных ресурсов на пастбищах, указывая на значительную степень их деградации. Бóльшее количество элективных ресурсных наименований при их меньшем обилии на пастбищах луговых степей показывает, что исходно более высокий ресурсный потенциал этих типов

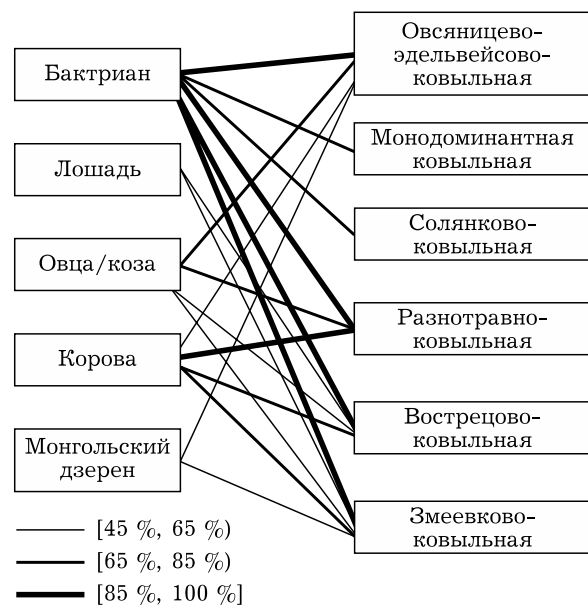


Рис. 3. Степень ресурсной элективности (P_E) пастбищ

пастбищ исчерпан в бóльшей степени, чем у пастбищ сухих степей (см. рис. 2).

Соотношение компонентных долей в диетах травоядных в значительной степени зависит от их соотношения по размеру: наибольшая доля элективных и наименьшая доля дискриминируемых компонентов у мелких травоядных, овцы/козы и монгольского дзерена с ростом до 1 м, тогда как лошадь, корова и бактриан с ростом 1,3–2,3 м (см. табл. 1), соответственно, имеют значительно меньшие доли элективных и бóльшие доли дискриминируемых компонентов в диетах (см. рис. 1). Возможно, размер животного непосредственно не определяет избирательность, а дело в связанном с ростом масштабе зрительного восприятия кормовых пятен [Lasa et al., 2010]. В любом случае, сравнение по избирательности (см. рис. 1) и размеру (росту) (см. табл. 1) дзерена с овцой и козой, а лошади, коровы и верблюда друг с другом указывает на значительный вклад других факторов: в диете самого мелкого дзерена содержится больше дискриминируемых и меньше элективных компонентов, чем у овцы/козы; лошадь в ряду увеличения доли дискриминируемых компонентов находится между более крупными бактрианом и коровой, а по доле нейтральных компонентов – в минимуме (см. рис. 1).

У травоядных размер тела связан с эффективностью пищеварения: у крупных форм время удержания пищи больше, чем у мелких, из-за бóльшей длины кишечника [Illius, Gordon, 1987; 1992]. Соотношение изученных травоядных по длине кишечника не полностью соответствует их соотношению по росту (см. табл. 1), но дает не менее противоречивые результаты. Монгольский дзерен имеет долю дискриминируемых компонентов больше, чем овца/коза, тогда как длина его кишечника меньше. Кишечник верблюдов по длине приблизительно равен коровьему, но бактриан имеет меньше дискриминируемых и больше элективных компонентов в диете, чем корова. Более низкий, чем можно ожидать по длине кишечника, ранг бактриана по избирательности может объясняться неполной дифференциацией желудка у верблюдов [Гептнер и др., 1961]. Лошадь, имеющая заднекишечную ферментацию и длину кишечника около 26 м, тем не менее остается

исключением в ранжировании по избирательности (см. рис. 1).

Несоответствие избирательности монгольского дзерена и лошади по эффективности пищеварения и размеру может обуславливаться другими их особенностями, которые в наибольшей мере проявляются в свободе выбора пастбищ. Дзерен – дикое животное, лошадь находится на вольном содержании, питаясь самостоятельно и проходя в день до 100 км. Овцы и козы, напротив, выпасаются большими стадами на строго определенных участках, коровы – вольно, но, как правило, рядом с фермами [Шереметьев и др., 2014], а изученные кормовые пробы бактриана получены от животных, ограниченных привязью. Однако диеты монгольского дзерена и лошади включают меньше элективных и больше дискриминируемых компонентов, чем можно предполагать на основании свободы выбора пастбищ.

Свободой выбора пастбищ объясняется наибольшая из всех травоядных доля нейтральных компонентов в диете дзерена, но у лошади она, напротив, наименьшая (см. рис. 1). Предполагается, что, несмотря на формальную свободу выбора пастбищ, монгольский дзерен и лошадь косвенно, но существенно, ограничены, и это ограничение оборачивается для них бóльшей долей дискриминируемых ресурсов, чем можно ожидать. Дело в том, что в условиях недостатка пастбищ для большого количества скота человек занимает все лучшие участки под овечьи и козьи стада, тогда как на долю дзерена и лошади остаются только периферийные участки, где эти виды вынуждены поедать больше дискриминируемых кормов, чем при настоящей свободе. Наибольшая среди травоядных доля нейтральных компонентов в диете дзерена выглядит как некоторая компенсация этого ограничения. Таким образом, формальная свобода выбора пастбищ у монгольского дзерена ограничена не только препятствиями на пути его локальных и сезонных миграций [Ito et al., 2013], но и занятостью пастбищ, что увеличивает долю дискриминируемых ресурсов в его диете.

По кормовой стратегии коза и дзерен классифицируются обычно как браузеры, а бактриан, лошадь и корова – как грэйзеры [Jiang et al., 2002; Mengli et al., 2006]. Овца по срав-

нению с козой характеризуется как грэйзер, но по сравнению с коровой и лошастью – как браузер [Sanon et al., 2007]. На этом основании, учитывая объединение кормовых проб овец и коз в этой и других работах [Yoshihara et al., 2008; Шереметьев и др., 2014], авторы тоже *a priori* рассматривают категорию овца/коза в качестве браузера (см. табл. 1). Представленное соотношение диет травоядных по категориям избирательности (см. рис. 1) в основном соответствует этой классификации и позволяет однозначно ассоциировать континуум “грэйзер – браузер” у исследованных травоядных с уменьшением доли дискриминируемых и/или увеличением доли элективных ресурсов.

Диета грэйзеров теоретически оказывается менее избирательной [Бигон и др., 1989] и включает больше нейтральных компонентов, чем у браузеров. Однако нейтральных компонентов меньше всего у грэйзеров, а у всех изученных травоядных их очень мало (см. рис. 1). Мы рассматриваем это как общий сдвиг кормовых стратегий в сторону браузинга из-за деградации пастбищ вне зависимости от общепринятой классификации кормовых стратегий травоядных (см. табл. 1). Он выражен в различной мере: в диетах монгольского дзерена и лошади – меньше, у остальных – больше. Наименьшие размер тела и длина кишечника должны классифицировать дзерена как крайнего браузера, но элективных компонентов в его диете меньше, чем у овцы/козы. Лошадь сходным образом является в большей степени браузером, чем бактриан, из-за относительно мелкого размера и заднекишечной ферментации, но использует меньше элективных ресурсов. Это дает основания высоко оценить значение различий травоядных в использовании пастбищ.

Установлено, что существенная дифференциация трофических ниш по составу кормовых растений у травоядных в Восточной Монголии невозможна [Yoshihara et al., 2008; Шереметьев и др., 2014]. Представленные результаты показывают, что дифференциация невозможна и по избирательности: травоядные предпочитают и избегают в основном одни и те же растения (см. табл. 3 и 4), а доля нейтральных компонентов, допускающих локальную дифференциацию, мала. Овца/коза, дзерен и бактриан характеризуют-

ся бóльшим числом элективных ресурсных наименований в их диетах (см. рис. 1) и в нескольких типах пастбищ (см. рис. 2). Таким образом, они могли бы стать более сильными соперниками других травоядных в отсутствие перевыпаса. Однако наибольшим обилием элективных ресурсов на пастбищах характеризуется бактриан, которого можно считать сильнейшим соперником (см. рис. 2). По обилию элективных ресурсов овца/коза и дзерен – потенциально слабые соперники крупных травоядных в сухих степях, и в основном сильнейшие или почти равные – лошади и коровы в более деградированных луговых степях. Это используется для оптимизации пастбищного режима. В Восточной Монголии невозможность дифференциации трофических ниш в целом как по качественным, так и по количественным данным не позволяет травоядным пространственно дистанцироваться в использовании кормовых ресурсов и, таким образом, избежать негативного эффекта соперничества без вмешательства человека.

Локальное проявление конкурентных преимуществ травоядных можно выразить обилием элективных ресурсов на пастбищах (элективность пастбищ) у каждого травоядного. Наибольшее их количество на пастбищах у бактриана и коровы, характеризующихся меньшей свободой перемещений (см. рис. 3). Однако главная причина низкой элективности пастбищ для овцы/козы и монгольского дзерена заключается не в ограничении свободы травоядных, а в перевыпасе. При этом человек заинтересован в увеличении числа овец и коз и, вероятно, в поддержании популяции дзерена. По структуре растительности все шесть типов пастбищ больше подходят для бактриана, а также лошади и коровы, чем для овцы/козы и дзерена. В качестве рекомендации по поддержанию популяции дзерена предлагается ограничить выпас смешанных стад овец и коз на пастбищах с луговыми степями. Пастбища с монодоминантными ковыльными степями необходимо изъять на длительный срок с целью дальнейшего использования в качестве ООПТ для дзерена. Ограничение выпаса овец и коз на остальных типах пастбищ необходимо как временная мера для восстановления растительности с наибольшей массовой долей элек-

тивных ресурсов, содержащихся в диете овец и коз. Ограничений количества лошадей, коров и верблюдов пока не требуется.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Уровень избирательности у всех изученных травоядных можно оценить как высокий, но проявляется она в различном соотношении элективных и дискриминируемых ресурсов в диетах. Избирательность в значительной степени связана с изученными морфофизиологическими характеристиками травоядных и особенностями их пространственного распределения. Она может обеспечивать преимущества в ресурсном соперничестве, но не дифференциацию ниш.

В аридных районах много кормовых растений, характеристики которых делают их малопригодными для питания травоядных [Гребенников и др., 2006]. Поэтому увеличение поголовья бактриана, лошади и коровы, которые имеют значительную долю дискриминируемых компонентов в диете, может способствовать увеличению круговорота вещества и продукции в экосистеме степи. Позитивный эффект от увеличения доли этих крупноразмерных грейзеров должен выражаться в уменьшении пастбищной нагрузки и/или в улучшении качества пастбищ. Тем не менее монгольское скотоводство сохраняет тенденцию к увеличению доли мелко-размерных браузеров – овцы и козы, рост численности которых в последние десятилетия удвоил поголовье скота, достигшего в 2008 г. 44 млн голов [Шереметьев и др., 2014], а в 2015 г. – по нашим данным 56 млн.

Перевыпас, обусловленный доминированием одомашненных браузеров, увеличивает площади деградированных пастбищ, более пригодных для грейзеров, поголовье которых не увеличивается. Однако это диспропорциональное увеличение доли браузеров объясняется их преимуществами на деградированном пастбище: они характеризуются большей способностью поедать растения с меньшей долей структурных углеводов и, вероятно, давать больше продукции скотоводства, чем грейзеры. Поэтому увеличение числа овец и коз экономически интереснее скотоводов больше, чем коров, лошадей и верблюдов, не-

смотря на меньшие затраты на содержание последних. Тот же процесс наблюдается у диких травоядных. Среди них только один мелко-размерный браузер, монгольский дзереен, сохранил жизнеспособную популяцию, тогда как популяции последних крупных грейзеров в природе, лошади Пржевальского и дикого бактриана находятся на грани исчезновения [Hare, 2008; King et al., 2015].

Замещение грейзеров браузерами выглядит как следствие перевыпаса и как его причина, указывая на эндогенность кризиса в сообществе травоядных [Жерихин, 2003]. В отсутствие направленного сверху ограничения роста популяций общее увеличение численности травоядных ведет к замещению грейзеров браузерами, а крупных форм – мелкими. С этой точки зрения объяснимы причины вымирания крупных травоядных мамонтовой фауны на севере Евразии, большинство которых можно классифицировать как степных грейзеров [Vereshchagin, Baryshnikov, 1992], и распространения более мелких браузеров, представленных преимущественно лесными травоядными [Шереметьев, Панасенко, 2013]. Вряд ли можно считать, что кризис сообщества травоядных монгольской степи обусловлен активностью человека, который в терминах теории филогенеза вместе со своими экономическими интересами является скорее средством, а не причиной изменений [Жерихин, 2003]. Современная система монгольского скотоводства, основанная на доминировании овце-козоводства, только ускоряет наступление кризиса, тогда как традиционная, более равномерно поддерживавшая все пять видов скота, затягивает. Возможно, уменьшение доли грейзеров – одна из стадий долгосрочного циклического процесса. Хорошо известны и противоположные примеры кризиса сообществ браузеров [Gill, 1992; Reimoser et al., 1999], а у травоядных монгольской степи уровень соперничества между браузерами существенно выше [Yoshihara et al., 2008; Шереметьев и др., 2014].

ЛИТЕРАТУРА

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1. 776 с.

- Гребенников В. Г., Шишилов И. А., Куц Е. Д. Кормовая база мясного скотоводства в зоне сухих степей // Сб. науч. тр. Ставропольского науч.-исслед. ин-та животноводства и кормопроизводства, 2006. Т. 1, № 1. С. 150–155.
- Дмитриев И. А., Розенфельд С. Б., Абатуров Б. Д. Особенности использования степных пастбищ восточной Монголии дикими и домашними крупными растительноядными млекопитающими // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15, № 4 (40). С. 52–68.
- Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. 542 с.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л.: Наука, 1991. 146 с.
- Медведев С. С. Физиология растений. Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. 336 с.
- Новикова Л. М. Размещение местообитаний ястреба-теревятника в растительном покрове Керженского заповедника, Россия // Пернатые хищники и их охрана. 2008. № 14. С. 96–107.
- Розенфельд С. Б. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зон Евразии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. 32 с.
- Шереметьев И. С., Панасенко В. Е. Тенденции изменения ареалов копытных на юге Дальнего Востока (плейстоцен – современность) // Вестн. ДВО РАН. 2013. № 2. С. 41–46.
- Шереметьев И. С., Розенфельд С. Б., Дмитриев И. А., Жаргалсайхан Л., Энх-Амгалан С. Распределение трофических ресурсов среди крупных травоядных восточной Монголии в летний период // Сиб. экол. журн. 2014. Т. 7, № 5. С. 579–586 [Sheremetev I. S., Rozenfeld S. B., Dmitriev I. A., Jargalsaikhan L., Enkh-Amgalan S. Food resource partitioning among large herbivores of Eastern Mongolia in summer // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7, N 5. P. 579–586].
- Эфрон Б. Нетрадиционные методы многомерного статистического анализа. М.: Финансы и статистика, 1988. 264 с.
- Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 224 с.
- Bailey D. W., Gross J. E., Laca E. A., Rittenhouse L. R., Coughenour M. B., Swift D. M. et al. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns // J. Range Manag. 1996. Vol. 49. P. 386–400.
- Bell R. H. V. The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti // Animal Populations in Relation to Their Food Resources / ed. A. Watson. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1970. P. 111–124.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Wien; New York, 1964. 865 p.
- Bergman C. M., Fryxell J. M., Gates C. C., Fortin D. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? // J. Animal Ecol. 2001. Vol. 70. P. 289–300.
- Carpenter C. Mongolian-Manchurian grassland / 2013. <http://worldwildlife.org/ecoregions/pa0813>
- Cromsigt J., Olff H. Resource partitioning among savanna grazers mediated by local heterogeneity: an experimental approach // Ecology. 2006. Vol. 87. P. 1532–1541.
- Fryxell J. M., Wilmshurst J. F., Sinclair A. R. E. et al. Landscape scale, heterogeneity, and the viability of Serengeti grazers // Ecol. Lett. 2005. Vol. 8. P. 328–335.
- Gill R. M. A. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests // Forestry. 1992. Vol. 65. P. 363–388.
- Hare J. *Camelus ferus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T63543A12689285, <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T63543A12689285.en>. 2008.
- Holechek J. Comparative contribution of grasses, forbs, and shrubs to the nutrition of range ungulates // Rangelands. 1984. Vol. 6. P. 261–263.
- Illius A. W., Gordon I. J. Modeling the nutritional ecology of ungulate herbivores – evolution of body size and competitive interactions // Oecologia. 1992. Vol. 89. P. 428–434.
- Illius A. W., Gordon I. J. The allometry of food intake in grazing ruminants // J. Animal Ecol. 1987. Vol. 56. P. 989–999.
- Inglis G. D., Kalischuk L. D., Busz H. W. et al. Colonization of cattle intestines by *Campylobacter jejuni* and *Campylobacter lanienae* // Appl. Environ. Microbiol. 2005. Vol. 71. P. 5145–5153.
- Ito T. Y., Lhagvasuren B., Tsunekawa A. et al. Fragmentation of the habitat of wild ungulates by anthropogenic barriers in Mongolia // PLoS One. 2013. Vol. 8. Article Number e56995.
- Jarman P. J. The social organization of antelope in relation to their ecology // Behaviour. 1974. Vol. 48. P. 215–266.
- Jiang Z., Takatsuki S., Li J. et al. Feeding type and seasonal digestive strategy of Mongolian gazelles in China // J. Mammal. 2002. Vol. 83. P. 91–98.
- Jones E., Oliphant E., Peterson P. et al. SciPy: Open Source Scientific Tools for Python. 2001. <http://www.scipy.org>
- Juice program. <http://www.sci.muni.cz/botany/juice/>
- King S. R. B., Boyd L., Zimmerman W. et al. *Equus ferus*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2015, e.T41763A45172856. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T41763A45172856.en>. 2015.
- Laca E. A., Sokolov S., Galli J. R. et al. Allometry and spatial scales of foraging in mammalian herbivores // Ecol. Lett. 2010. Vol. 13. P. 311–320.
- Li J., Wu J., Jiang Z. Food habits and selective grazing of Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa*) in Hulunber Grassland // J. Forestry Res. 1999. Vol. 10. P. 187–190.
- Mengli Z., Willms W. D., Guodong H. et al. Bactrian camel foraging behaviour in a *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey) desert of Inner Mongolia // Appl. Animal Behaviour Sci. 2006. Vol. 99. P. 330–343.
- Olson K. A literature review of Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa*) ecology from 1998 to present // Mongolian Journ. Biol. Sci. 2010. Vol. 8. P. 15–24.
- Olson K., Murray M., Fuller T. Vegetation composition and nutritional quality of forage for gazelles in Eastern Mongolia // Rangeland Ecol. & Management. 2010. Vol. 63. P. 593–598.
- Owen M. An assessment of fecal analyses technique in waterfowl feeding studies // J. Wildl. Manage. 1975. Vol. 39. P. 271–279.
- Reimoser F., Armstrong H., Suchant R. Measuring forest damage of ungulates: What should be considered // Forest Ecol. Management. 1999. Vol. 120. P. 47–58.

- Ritchie M. E. Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments // *J. Evol. Ecol.* 1998. Vol. 12. P. 309–330.
- Ritchie M. E., Olff H. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity // *Nature*. 1999. Vol. 400. P. 557–560.
- Sanon H. O., Kaboré-Zoungrana C., Ledin I. Behavior of goats, sheep and cattle and their selection of browse species on natural pasture in a Sahelian area // *Small Ruminant Res.* 2007. Vol. 67. P. 64–74.
- Sietses D. J., Faupin G., de Boer W. F. et al. Resource partitioning between large herbivores in Hustai National Park, Mongolia // *Mammalian Biol.* 2009. Vol. 74. P. 381–393.
- Sisson S., Grossman J. D., Getty R. *The Digestive System // Sisson and Grossman's the Anatomy of the Domestic Animals* / eds S. Sisson, J. D. Grossman, R. Getty. 5th Edn. Vol. 1, 2. Philadelphia, USA: WB Saunders Company, 1975. 2095 p.
- Smuts M. M. S., Benzuidenhout A. J. *The Anatomy of the Dromedary*. Oxford: Clarendon Press, 1987. 230 p.
- Sokolov V. E., Lushchekina A. A. *Procapra gutturosa* // *Mammal Species*. 1997. Vol. 571. P. 1–5.
- Tisserand J. L., Hadjipanayiotou M., Gihad E. A. Digestion in goats // *Goat Nutrition* / ed. P. Morand-Fehr. Pudoc; Wageningen, The Netherlands, 1991. P. 46–60.
- Van der Walt S., Colbert S. C., Varoquaux G. The NumPy Array: A Structure for efficient numerical computation // *Computing in Science & Engineering*. 2011. Vol. 13. P. 22–30.
- Vereshchagin N. K., Baryshnikov G. F. The ecological structure of the “Mammoth Fauna” in Eurasia // *Ann. Zool. Fennici*. 1992. Vol. 28. P. 253–259.
- Wilmshurst J. F., Fryxell J. M., Farm B. P. et al. Spatial distribution of Serengeti wildebeest in relation to resources // *Can. Journ. Zool. Rev. Can. Zool.* 1999. Vol. 77. P. 1223–1232.
- Wilmshurst J., Fryxell J. M., Bergman C. M. The allometry of patch selection in ruminants // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 2000. Vol. 267. P. 345–349.
- Yoshihara Y., Ito T. Y., Lhagvasuren B. et al. A comparison of food resources used by Mongolian gazelles and sympatric livestock in three areas in Mongolia // *J. Arid Environ.* 2008. Vol. 72. P. 48–55.

Food Selectivity of Large Herbivores in Eastern Mongolia

I. S. SHEREMET'YEV¹, E. A. PETRUNENKO², D. E. KISLOV², S. B. ROZENFELD³,
I. A. DMITRIEV³, L. ZHARGALSAIKHAN⁴, S. ENKH-AMGALAN⁵

¹ *Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch, RAS
690022, Vladivostok, Stoletiya ave., 159
E-mail: sheremetjev@ibss.dvo.ru*

² *Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch, RAS
690024, Vladivostok, Makovskogo str., 142
E-mail: e-petrunenko@yandex.ru*

³ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
119071, Moscow, Leninskii ave., 33
E-mail: rozenfeldbro@mail.ru*

⁴ *Institute of Common and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences
190070, Ulaanbaatar, Zhukov str., 77
E-mail: l_jaga_cj@mail.ru*

⁵ *Institute of Geography and Geoecology, Mongolian Academy of Sciences
P.O. 210620, Ulaanbaatar, Box 361
E-mail: amgalan69@yahoo.com*

The present paper deals with food selectivity of the large herbivores of Eastern Mongolia, governing factors and role in formation of herbivores' community structure. It was established that due to vegetation degradation a high level of selectivity was characteristic of all herbivores under study, it was conditioned by their morphophysiological features and spatial distribution. Selectivity may provide competitive advantages, but not food niche differentiation. We suppose that the herbivore communities of Eastern Mongolia, both under inspection and in the wild, experience under pasture degradation an increase of the portion of small browsers, which in turn raise the rate of degradation. This interrelationship shows a likely mechanism of formation of intrinsic crises in herbivore communities and may explain extinction processes of big steppe herbivores of the “Mammoth fauna”.

Key words: herbivores, food selectivity, competition, *Procapra gutturosa*, Eastern Mongolia.