

Трофическая избирательность травоядных о. Врангеля и ее роль в круговороте вещества арктической экосистемы

И. С. ШЕРЕМЕТЬЕВ¹, С. Б. РОЗЕНФЕЛЬД², В. В. БАРАНЮК³

¹ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159/1
E-mail: sheremetjev@biosoil.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: rozenfeldbro@mail.ru

³Всероссийский научно-исследовательский институт охраны
окружающей среды (ВНИИ Экология)
117628, Москва, 36 км МКАД, д/д. 1, стр. 4
E-mail: vasya.baranyuk@gmail.com

С продвижением человека в Арктику и на фоне глобальных изменений интерес к арктическим сообществам и экосистемам все выше, но вопрос о роли межвидовых взаимодействий в их трансформации остается открытым. В работе представлен анализ трофической избирательности обитающих на о. Врангеля видов леммингов, гусеобразных и жвачных, дана оценка роли избирательности в долгосрочной динамике их сообщества и в функционировании тундровой экосистемы в целом. Показано, что ранжирование травоядных по избирательности определяется в первую очередь их морфофизиологическими характеристиками и что по мере увеличения разнообразия сообщества доминантами становятся менее избирательные конкуренты. Мы заключаем, что несмотря на существенный вклад человека в динамику видового состава травоядных на острове, преимущественно эндогенная динамика их количественного соотношения соответствует понятию сукцессии, в ходе которой суммарная биомасса травоядных сократилась в два раза, а потребление ими фитомассы и, вероятно, первичная продукция в целом – более чем в четыре.

Ключевые слова: Арктика, гуси, конкуренция, лемминги, овцебык, северный олень.

Жвачные, гусеобразные и лемминги, потребляющие не менее 98 % тундровой фитомассы, являются объектом интенсивных исследований как ключевой компонент арктических экосистем [Токмакова, 1974; Богачева, 1975; Klekowski, Opalinski, 1986; Ims, Fuglei, 2005], скорость трансформации которых заметна даже на фоне глобальных изменений [Battisti, Naylor, 2009; Zimov et al., 2012].

Важнейшим фактором трансформации сообщества травоядных о. Врангеля считается усилившееся с 1980-х годов изменение климата: уменьшение осадков, особенно снега, регулярные с 2003 г. гололеды и удлинение веге-

тации [Стишов, 2004; Летопись..., 2010–2018; Menyushina et al., 2012]. Возможно, это ухудшает условия зимовки жвачных и леммингов, улучшает условия гнездования гусеобразных и увеличивает общее количество кормовой фитомассы. Влияние человека, заслужившее меньше внимания, состояло в уничтожении до середины 1970-х годов колоний гусеобразных, вселении жвачных в 1948 и 1975 гг. и купировании всплесков популяции северных оленей *Rangifer tarandus* L. в конце 1970-х и в 1989–1991 гг. [Сыроечковский, 1975, 2013; Груздев, Сипко, 2007а]. И, наконец, волки *Canis lupus* L. с 2002 г. могли дополнительно

ограничить популяции жвачных, но, ограничив и песцов *Alopex lagopus* L., поддержать популяции гусеобразных [Ваганюк, 2018]. Роль взаимовлияния травоядных в этом сообществе почти не изучена, несмотря на его очевидность. Во-первых, размножение введенных оленей было таким интенсивным, как если бы на острове не было других травоядных [Груздев, Сипко, 2007а, б; Шереметьев и др., 2017]. Уже в 1950-х годах почти все колонии белого гуся *Anser caerulescens* L. исчезли, а из около 1000 гнездившихся пар черной казарки *Branta bernicla* L. в 1960–1870-х годах осталось менее 100, в 1980-х – единицы и почти не стало ее многотысячных линных скоплений [Летопись..., 2010–2018; Сыроечковский, 2013]. Во-вторых, популяция овцебыка *Ovibos moschatus* Zimm., введенного в 1970-х, уже в 1980-х освоила остров и только недавно замедлила рост на фоне сокращения популяции оленей и изменения прежде правильных циклов сибирского *Lemmus sibiricus* Kerr и гренландского *Dicrostonyx groenlandicus* Traill леммингов [Груздев, Сипко, 2007а, б; Menyushina et al., 2012]. И в-третьих, при заповедном режиме с 1970-х годов популяция казарок не восстановилась, а у гусей до последнего росла медленно при экспоненциальном росте их мировой численности [Розенфельд и др., 2017; САФФ, 2018]. Ясно, что влияние внешних факторов на популяции с общими трофическими ресурсами настолько выборочным без конкуренции быть не может.

В анализе роли конкуренции в динамике сообщества травоядных о. Врангеля изучены различия по составу и отчасти по количеству используемых ими ресурсов [Кирющенко, Кирющенко, 1979; Розенфельд и др., 2012; 2017; Шереметьев и др., 2014, 2017]. Однако без данных по растительности, позволяющих проанализировать трофическую избирательность, оставалось неизвестным, с чем эти различия в действительности связаны. Кроме того, динамика сообщества анализировалась по данным о численности, сопоставимой только для систематически и размерно близких видов. Но конкуренция охватывает сообщество в целом, и ее анализ требует универсальных оценок, таких как биомасса и потребление фитомассы, а они при ключевой роли этих травоядных в круговороте вещества дают результат уже на уровне экосистемы.

В постановке задач этой работы важно, что наибольшее количество фитомассы в Арктике потребляется в период вегетации, когда травоядные восстанавливаются, размножаются, выращивают потомство, имея повышенный метаболизм и кормовые потребности [Данилкин, 1999, 2005; Сафронов, 2005; Drent, 2006; Сыроечковский, 2013; Розенфельд и др., 2017]. Цель настоящего исследования – изучить роль трофической избирательности в трансформации сообщества травоядных о. Врангеля и круговороте вещества этой арктической экосистемы. Это потребовало: сопоставив доли ресурсов в фитоценозах и диетах травоядных, ранжировать их по трофической избирательности; оценить связь рангов по избирательности с численностью, биомассой и потреблением фитомассы травоядными на всех стадиях трансформации их сообщества; охарактеризовать роль трансформации сообщества травоядных в изменении в круговороте вещества экосистемы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Кормовые растения объединены в основном на уровне родов в виде 44 ресурсных наименований (табл. 1) в пробах овцебыков ($n = 34$), оленей ($n = 34$), казарок ($n = 3$), гусей ($n = 103$), неопределенных до вида леммингов ($n = 4$), в данных по сибирскому ($n = 168$) и гренландскому ($n = 266$) леммингам С.П. и Т.В. Кирющенко [1979] и в укусах ($n = 67$), предоставленных В.Д. Казьминим. Процентное соотношение растений в укусах определено по сухой массе на площадках размером 1 м^2 ; в пробах – по числу идентифицированных по М. Оуэн [1975] фрагментов эпидермиса. Пробы распределены по двум фазам летнего периода: май–июнь – прилет, насиживание, оставление выводками колонии и начало линьки у гусей; июль–сентябрь – прилет казарок, линька, интенсивные перемещения и отлет гусей и казарок. Вклад соотношения ресурсов в групповую дифференциацию проб и укусов оценен с использованием дискриминантного анализа (см. табл. 1; рис. 1), избирательность ресурсов – по индексу Джэйкобса D [Jacobs, 1974]:

$$D = (c_i - a_i)/(c_i + a_i - 2c_i a_i),$$

где c_i – доля i -го ресурса в пробах; a_i – доля i -го ресурса в укусах.

Ресурсы травяных о. Врангеля и их вклад в дифференциацию кормовых проб и укусов
в пространстве первых двух канонических переменных (F1 и F2)

Ресурсы	Стандартизированный коэффициент	
	F1	F2
Bryophyta	-0,62610	1,073111
Lichenophyta	-0,18466	1,083800
Equisetaceae (<i>Equisetum</i>)	-0,88553	1,132599
Poaceae (<i>Alopecurus</i> , <i>Arctagrostis arundinacea</i> , <i>A. latifolia</i> , <i>Calamagrostis</i> , <i>Deschampsia</i> , <i>Trisetum</i> , <i>Poa</i> , <i>Dupontia/Arctophila</i> , <i>Phippisia/Puccinellia</i> , <i>Festuca</i> и др.)	-4,57247	5,057812
Cyperaceae (<i>Eriophorum</i> , <i>Carex</i>)	-0,80324	0,538423
Juncaceae (<i>Juncus</i> , <i>Luzula</i>)	0,02666	0,372302
Liliaceae (<i>Allium</i>)	0,09334	-0,033604
Salicaceae (<i>Salix</i>)	-2,02840	1,971007
Polygonaceae (<i>Rumex</i> , <i>Polygonum</i>)	0,32264	0,369112
Caryophyllaceae (<i>Cerastium</i> , <i>Stellaria ciliatocephala</i> , <i>S. humifusa</i> и др.)	0,33408	0,261672
Ranunculaceae (<i>Ranunculus</i>)	-0,00451	0,031287
Papaveraceae (<i>Papaver</i>)	-0,10092	0,013648
Saxifragaceae (<i>Saxifraga</i>)	0,01616	0,197483
Rosaceae (<i>Potentilla</i> , <i>Dryas</i>)	-0,73303	1,150308
Fabaceae (<i>Atragalus</i> , <i>Oxytropis</i> , <i>Hedysarum</i>)	-1,35222	1,305214
Primulaceae (<i>Androsace</i>)	0,05427	0,074089
Polemoniaceae (<i>Polemonium</i>)	-0,11264	-0,042492
Boraginaceae (<i>Myosotis</i>)	0,09234	0,040810
Scrophulariaceae (<i>Lagotis</i> , <i>Pedicularis</i>)	-0,17795	0,243263
Valerianaceae (<i>Valeriana</i>)	-0,09873	0,113902
Asteraceae (<i>Artemisia</i> , <i>Nardosmia</i> , <i>Arnica</i>)	-0,54351	0,321157
Разнотравье (неопределенные до рода ресурсы)	-0,52803	0,173137

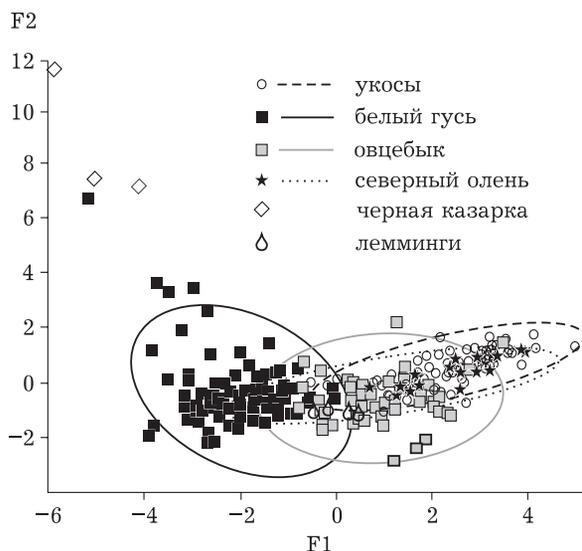


Рис. 1. Распределение укусов и кормовых проб травяных о. Врангеля в пространстве первых двух канонических переменных (F1 и F2; см. табл. 1)

Ресурсы распределены по трем интервалам спектра $[-1; 1]$ по В. С. Ивлеву [1955]: $D \in [0,33; 1]$ – элективные (выбираемые), $D \in (-0,33; 0,33)$ – нейтральные, $D \in [-1; -0,33]$ – дискриминируемые (избегаемые). В основе ранжирования видов по избирательности: количественная доля элективных ресурсов в диете (% числа фрагментов эпидермиса); доля элективных ресурсов в составе диеты (% числа ресурсов), а при их равенстве – также доля нейтральных ресурсов. Также в ранжировании использован индекс избирательного усилия, равный отношению количественной доли элективных ресурсов к их доле в составе диеты. Более избирательными признаны виды с большей количественной долей элективных ресурсов и/или меньшей их долей в составе диеты и, таким образом, с большим избирательным усилием. Оценка роли избира-

тельности в трофической дифференциации основана на корреляции Спирмена между значениями D ресурсов. Все расчеты выполнены в Statistica 13 [TIBCO Software Inc., 2017].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Стандартная ошибка доли каждого ресурса в укусах $>0,02$ исключает их разделение

на группы. Наиболее близки к укусам группы проб овцебыков и оленей, наименее – пробы гусей и казарок (см. рис. 1). Наибольший вклад в дифференциацию групп у бобовых, ив, розоцветных, хвощей и злаков (см. табл. 1).

Наибольшая доля (первое место) элективных ресурсов в составе диеты с мая по сентябрь у овцебыка, в мае-июне второе место

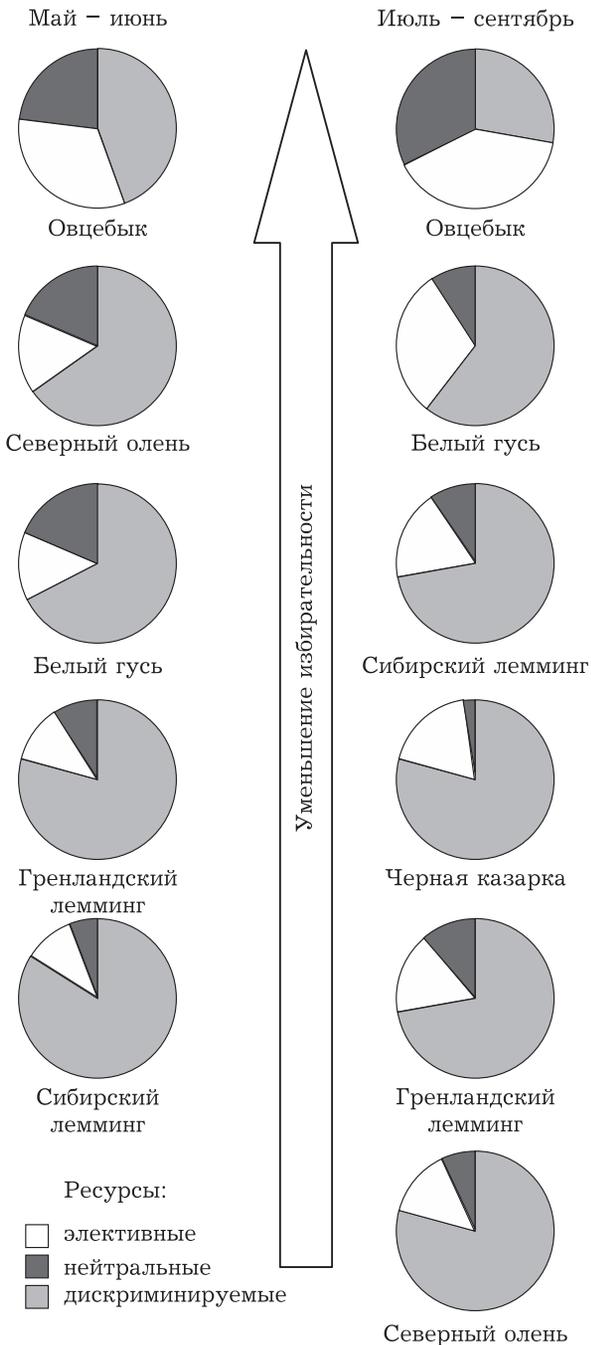


Рис. 2. Ранжирование травоядных о. Врангеля по избирательности на основе доли ресурсов в составе диет

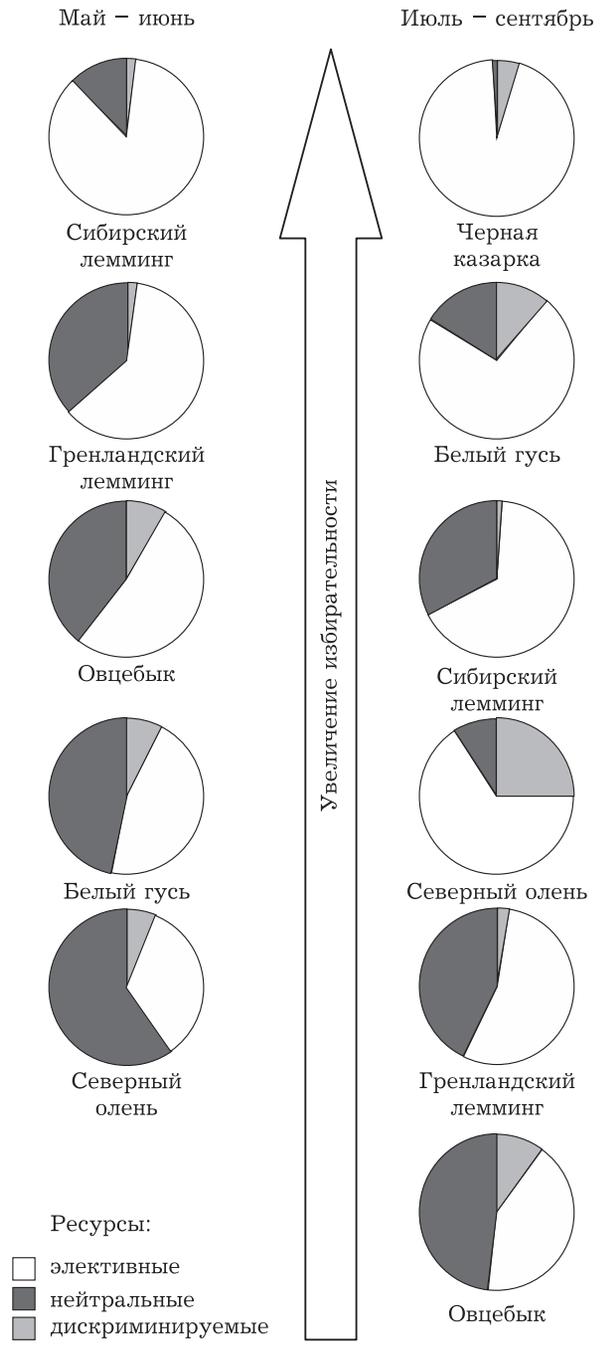


Рис. 3. Ранжирование травоядных о. Врангеля по избирательности на основе количественной доли ресурсов

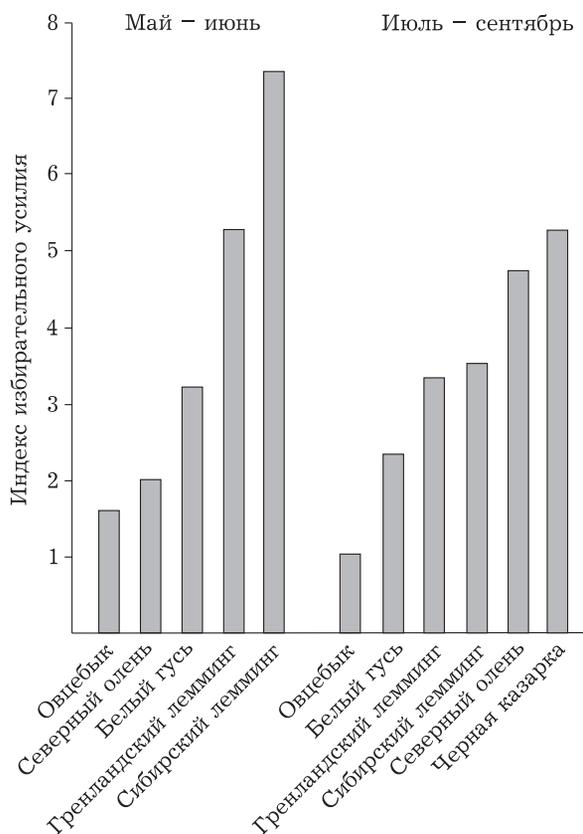


Рис. 4. Ранжирование травоядных о. Врангеля по избирательному усилию

у оленей, третье – у гусей (рис. 2). Лемминги в мае – июне по этому параметру не различаются, но у гренландского больше нейтральных ресурсов. В июле–сентябре доля элективных ресурсов в составе диет у леммингов и гусей растет особенно сильно, у оленей увеличивается меньше и становится минимальной. У казарок в это время столько же элек-

тивных ресурсов, как у сибирского лемминга, но меньше нейтральных (см. рис. 2).

Наибольшей количественной долей элективных ресурсов в мае–июне отличаются сибирский и гренландский лемминги, наименьшей – олени (рис. 3). В июле–сентябре у гусей и оленей она существенно возрастает, у леммингов и овцебыка немного снижается, а наибольшей оказывается у казарок (рис. 3).

Наименьшее избирательное усилие в мае – июне у овцебыка, наибольшее – у леммингов. В июле–сентябре наибольшее избирательное усилие у казарок и оленей, наименьшее – у овцебыка (рис. 4).

Сходство между значениями *D* ресурсов в диетах всех травоядных существенно, кроме леммингов, в сочетании с некоторыми видами в одной или обеих фазах летнего периода (табл. 2). Различия во всех случаях неабсолютные.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ожидаемое распределение по избирательности. Основу распределения травоядных по шкале грейзинг/браузинг, характеризующей и избирательность, составляют морфофизиологические особенности [Шереметьев, Розенфельд, 2018]. Наиболее очевиден эффект размера: чем крупнее вид, тем меньше его потребность в качественном корме и способность его отыскивать [Laca et al., 2010; Muller et al., 2013]. Эффективность пищеварения, зависящая от мощности ротового аппарата, длины кишечника, типа ферментации и кишечной микрофлоры, влияет так же [Clausen et

Т а б л и ц а 2
Корреляция распределения трофических ресурсов травоядных о. Врангеля по индексу избирательности *D* Якобса

Вид	Коэффициент Спирмена*					
	Белый гусь	Черная казарка	Северный олень	Овцебык	Сибирский лемминг	Гренландский лемминг
Белый гусь	–	–	0,626	0,435	0,494	0,125
Черная казарка	0,752	–	–	–	–	–
Северный олень	0,458	0,418	–	0,433	0,276	0,117
Овцебык	0,568	0,528	0,325	–	0,232	0,072
Сибирский лемминг	0,362	0,260	0,447	0,222	–	0,488
Гренландский лемминг	0,040	0,200	0,445	–0,133	0,384	–

* Правая верхняя часть – май–июнь; левая нижняя часть – июль–сентябрь; выделены шрифтом значения при $p < 0,05$.

al., 2008; Gordon, Prins, 2008]. Размер тела, длина кишечника и переднекишечная ферментация с соответствующей микрофлорой позволяют предполагать наименьшую избирательность у овцебыков и немногим больше у оленей [Шереметьев, Розенфельд, 2018]. Леммингов при многократно меньших размерах, но развитой заднекишечной ферментации и микрофлоре [Stevens, Hume, 2004], можно расположить на следующем уровне. Слабая дифференциация кишечника при отсутствии микрофлоры [Sedinger, Raveling, 1984] и параллелизм перехода к фитофагии [Olsen, 2015], указывающий на ее эволюционную новизну, позволяют наиболее избирательными считать гусеобразных, а из них – меньших по размеру казарок [Розенфельд, Шереметьев, 2016]. Среди леммингов более избирательным должен быть сибирский из-за менее эффективного пищеварения [Batzli et al., 1980; Кирющенко, 1985б].

Дифференциация ниш и избирательность.

Количественные различия в использовании ресурсов между леммингами и между жвачными о. Врангеля, указывавшие на трофическую дифференциацию [Кирющенко, Кирющенко, 1979; Чернявский, 2002; Розенфельд и др., 2012], с учетом данных по соотношению этих ресурсов в фитоценозах оказались в основном несущественными (см. табл. 2). Поэтому при сходстве по составу диет [Шереметьев и др., 2014, 2017; Розенфельд и др., 2017] и островной ограниченности избирательность не предотвращает конкуренцию даже между ними. У овцебыка ожидаемо наибольшая доля элективных ресурсов в составе диеты и наименьшее избирательное усилие (см. рис. 2, 4). Это наиболее выраженный грейзер с наиболее соответствующей пастбищам диетой, как и у оленей (см. рис. 1). Диета казарки, напротив, наименее соответствует пастбищам (см. рис. 1) и имеет наибольшие количественную долю элективных ресурсов и избирательное усилие, которые закономерно характеризуют ее как наиболее выраженного браузер (см. рис. 3 и 4). Ранги остальных не всегда соответствуют их ожидаемому положению в шкале грейзинг/браузинг. В мае–июне олени на втором месте по доле элективных ресурсов в составе диеты и избирательному усилию, в июле–сентябре – уже гуси. Лемминги по всем параметрам в мае – июне являются

наиболее избирательными, но в июле – сентябре занимают ожидаемое промежуточное положение (см. рис. 2–4). Соотношение по всем трем характеристикам избирательности между видами жвачных и между видами гусеобразных, а также у леммингов в мае – июне соответствует ожиданию. Все это позволяет заключить, что распределение травоядных о. Врангеля по избирательности зависит в первую очередь от морфофизиологических особенностей и частично искажено какими-то внешними факторами. При этом важнейший в распределении ресурсов период – июль–сентябрь, а важнейшие характеристики избирательности – доля элективных ресурсов в составе диет и особенно избирательное усилие, которое показывает, что затраты на поиск лучших кормов у всех видов огромны вне зависимости от уровня избирательности.

Численность. Плотность популяций леммингов при депрессии около 1 особей/га [Кирющенко, 1985а; Gilg et al., 2003]. До начала 1980-х годов у сибирского лемминга она достигала 308 особей/га при 600-кратном пике численности, у гренландского – 245 особей/га при 250-кратном пике [Чернявский, Ткачев, 1982]. Периодичность циклов в это время Ф. Б. Чернявский и А. В. Ткачев [1982] считали четырехлетней, что было известным и широко распространенным в Арктике явлением [Ims, Fuglei, 2005]. Эти данные позволяют, вычтя из 7670 км² острова 4700 км² гор, почти непригодных для леммингов [Успенский, 1985], определить их среднемноголетнюю численность до начала 1980-х годов (табл. 3). Затем И. В. Травина [2002] определяла наибольшую плотность популяций леммингов как >15 особей/га и характеризовала пики, например в 1994 г., десятикратно меньшей амплитудой. Шкала И. Е. Менюшиной с соавт. [Menyushina et al., 2012] с пиками сходной амплитуды позволяет считать это уменьшение стабильным и статистически обосновывает удлинение периодичности циклов до восьми лет. Только пик 2009–2010 гг. по амплитуде сопоставим с пиками до начала 1980-х [Летопись..., 2010–2018; Подобедова и др., 2013]. Таким образом, в период 1982–2008 гг. среднемноголетний размер популяций леммингов следует определять с учетом десятикратного снижения амплитуды и двукратного удлинения циклов (см. табл. 3). Кроме того, длитель-

Размер популяций (тыс.) травоядных о. Врангеля*

Стадия трансформации сообщества	Вид					
	Белый гусь	Черная казарка	Северный олень	Овцебык	Сибирский лемминг	Гренландский лемминг
1 – до 1947 г.	300	12	–	–	22983,3	18409,6
2 – до 1975 г.	60	10,2	3(6)**	–		
3 – до 2012 г.	150	4	0,5(8)**	0,96	1149,2 (152,4)***	920,5 (291,1)***
4 – до 2018 г.	350	1	0,34	1		

* По: [Чернявский, Ткачев, 1982; Травина, 2002; Стишов, 2004; Груздев, Сипко, 2007а, б; Menyushina et al., 2012; Летопись..., 2010–2018; Сыроечковский, 2013; Шереметьев и др., 2014; Розенфельд и др., 2017; Baranyuk, 2018].

** Численность в конце стадий. В скобках промежуточные скачки численности.

*** В скобках численность леммингов во время депрессии.

ность и глубина лемминговых депрессий после 1982 г., которые могут стать и непрерывными [Ims, Fuglei, 2005], требуют поправки и на минимальный размер их популяций (см. табл. 3). Оценка численности жвачных и гусеобразных, основанная на данных визуальных учетов, в том числе аэрофотосъемки, намного легче (см. табл. 3). Упорядочить данные по динамике популяций всех травоядных о. Врангеля помогает выделение трех стадий трансформации их сообщества, условно разграниченных вселением оленей и овцебыков: 1) доминирование леммингов и популяционная стабильность у гусеобразных – до 1947 г.; 2) рост популяции оленей и депрессия у гусей и казарок – до 1975 г.; 3) рост популяции овцебыков при замедленном восстановлении популяции гусей и начало популяционной депрессии у леммингов и оленей [Розенфельд и др., 2017; Шереметьев и др., 2017]. Однако более чем двукратный рост популяции гусей с 2012 г., ставших к 2018 г. доминантами [Baranyuk, 2018], при несущественных изменениях у других видов это не что иное, как начало еще одной стадии (см. табл. 3).

Биомасса и потребление фитомассы. Биомассу популяций можно определить как произведение численности и усредненной массы тела, которая у овцебыка равна 455 кг, у северного оленя – 132,5 кг, у белого гуся – 2,6 кг, у черной казарки – 1,54 кг [Данилкин, 1999, 2005; Розенфельд, Шереметьев, 2016]. Различия по массе тела между поколениями леммингов при пике и депрессии почти двукратны: у сибирского – 50,7 и 27,7 г, у гренландского – 53,6 и 28,1 г соответственно [Кирющенко, 1985а]. Различия между травоядными

по интенсивности потребления и при неизвестном количестве потребляемой фитомассы позволяет определить принцип Джермана – Белла: рост потребления равен увеличению массы тела в степени 0,75 [Bell, 1971; Jarman, 1974; Clauss et al., 2013]. И, хотя значения биомассы и потребления, возможно, не более точны, чем данные по численности в их основе, сравнение по ним уже ограничено пределами размерных или систематических групп (рис. 5). И на первой стадии трансформации сообщества травоядных о. Врангеля, и при росте популяции оленей на второй по биомассе и особенно по интенсивности потребления фитомассы доминировали лемминги. На третьей, несмотря на краткие всплески численности оленей, овцебык становится доминантом по биомассе, но по потреблению продолжает отставать от леммингов и особенно от гусей. На четвертой стадии уже гуси с большим отрывом доминируют также и по биомассе. Эти изменения выражаются в снижении суммарной биомассы травоядных на второй стадии на 8 %, еще на 65,5 % на третьей и в 50%-м росте на четвертой, на которой она, тем не менее, осталась в 2 раза ниже исходной (рис. 5, а). При снижении суммарного потребления фитомассы на 7,4 % на второй и на 86,8 % на третьей стадиях и росте на 59 % на четвертой оно в итоге стало более чем в 4 раза меньше исходного (рис. 5, б). На третьей и четвертой стадиях трансформации сообщества в периоды удлинившихся депрессий у леммингов суммарная биомасса травоядных меньше исходной более чем в 3 раза, а потребление фитомассы – в 10 раз. Ранг лем-

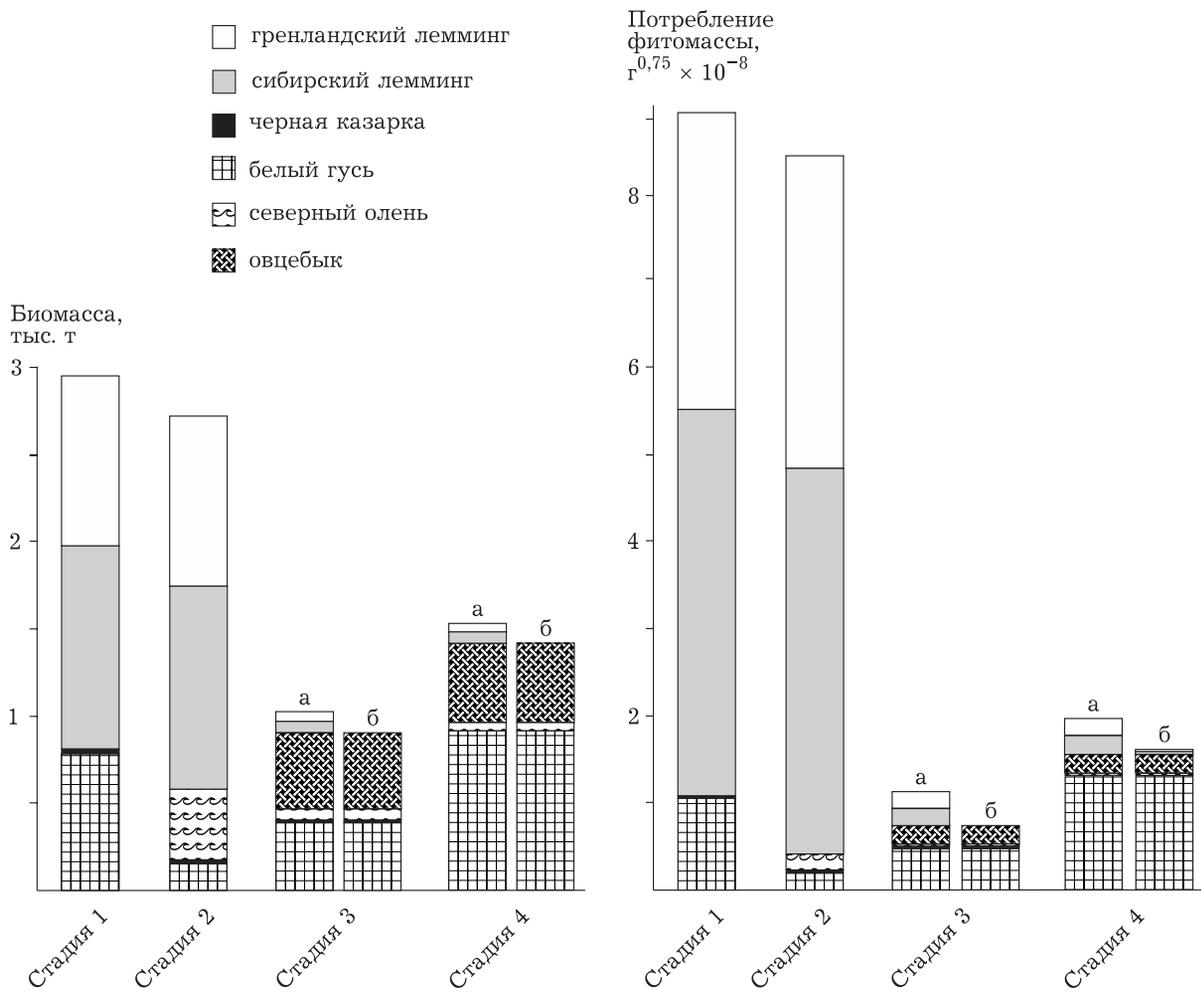


Рис. 5. Динамика биомассы травоядных о. Врангеля и интенсивности потребления ими фитомассы в ходе трансформации сообщества: а – при средней плотности популяций леммингов; б – в годы лемминговых депрессий

мингов по биомассе меняется только относительно малочисленных казарок и оленей (см. рис. 5, а), а по потреблению – уже и относительно овцебыка (см. рис. 5, б).

Избирательность в трансформации сообщества. Без жвачных лемминги с меньшим числом элективных ресурсов в составе диет и бóльшим избирательным усилием, чем у гусей, доминировали с большим отрывом по численности, биомассе и потреблению фитомассы. Наиболее избирательная казарка была самым малочисленным потребителем, но не так малочисленна, как в дальнейшем. И, наконец, популяция более избирательного сибирского лемминга по многолетним данным доминировала над популяцией гренландского. Олени включились в сообщество как наименее избирательные потребители начала лета,

когда конкуренция, вероятно, менее интенсивна, но как одни из самых избирательных в конце. Быстрый рост их популяции, который закончился доминированием над популяцией менее избирательных гусей по биомассе и небольшим отставанием от них по потреблению, еще соответствует позитивной или, по крайней мере, нейтральной роли избирательности в конкуренции, возможной при избытке ресурсов. Все существенно изменило появление наименее избирательного овцебыка, который уже на третьей стадии опередил оленей по численности и все виды по биомассе. Если бы не его размер, овцебык был бы доминантом и по потреблению фитомассы, которым к концу третьей стадии уже стал тоже мало избирательный белый гусь. Сопоставление распределения видов по числу элективных

ных ресурсов в составе диет и избирательному усилению с распределением по биомассе и отчасти по потреблению фитомассы и по численности показывает, что трофическая избирательность с ростом популяции овцебыка приобрела, очевидно, негативное значение в конкуренции. Вероятная причина – дефицит трофических ресурсов, связанный с тем, что при резком сокращении популяций у леммингов и казарки рост популяции у гусей замедлен, а у овцебыка прекращен. Тенденция к доминированию менее избирательных конкурентов сохраняется до настоящего времени, а более чем двукратный рост популяции гусей на четвертой стадии вряд ли можно объяснить только успешной конкуренцией. Исключения в связи популяционной динамики с избирательностью можно отнести за счет условий обитания, потому что у видов с наиболее сильными изменениями размера популяций (северный олень и белый гусь) эти исключения наиболее выражены. В итоге трансформацию сообщества травоядных о. Врангеля можно разделить на: 1) фазу, в которой трофическая избирательность имела позитивное или по крайней мере нейтральное значение в конкуренции (фаза доминирования браузеров) и 2) фазу очевидно негативной роли избирательности (фаза доминирования грейзеров). В терминах концепции континуума энергетических стратегий [Nixon, 1982; Bergman et al., 2001] в первой фазе эффективным в конкуренции было увеличение энергетической ценности питания, а во второй фазе при вероятном ресурсном дефиците – снижение затрат. Морфофизиологическая основа этих стратегий делает трансформацию сообщества зависимой в первую очередь от состава видов, в том числе и вселяемых человеком, а не от условий обитания, т. е. эндогенно детерминированной, как сукцессии или когерентные фазы биоценогенеза [Разумовский, 1981; Красилов, 1986]. Все это позволяет заключить, что фаза доминирования браузеров как пионерная стадия в любой сукцессии [MacArthur, Wilson, 1967] началась с внешнего воздействия, например климатического и/или антропогенного, из-за которого когда-то вымерли грейзеры. Во всяком случае, крупные травоядные на о. Врангеля ранее обитали [Vartanyan et al., 1993; Стишов, 2004].

Хищники, человек, климат. Влияние условий обитания на о. Врангеля на травоядных сложно отрицать, важнее определить его вклад в трансформацию их сообщества. Позднейший всплеск популяции гусей, конечно, связан с уничтожением волком песцовых поселений [Baranyuk, 2018]. Однако численность гусей росла и до этого, а у казарки и потом осталась в минимуме. Возможное влияние волка на овцебыков и оленей не может обеспечить такие существенные различия в размере их популяций, возникшие к тому же еще до появления волков и наблюдаемые еще на двух арктических островах – Бэнкс (Канада) и Нунивак (США) [Шереметьев и др., 2014]. Без конкуренции необъяснимо и отсутствие позитивного влияния прекращения отстрелов оленей. Также известно, что человек хищнически уничтожал гусей и казарок на острове в середине XX в. [Сыроечковский, 2013; Розенфельд и др., 2017], но без конкуренции необъяснимы тоже многократные различия в размере их популяций, которые в условиях охраны только усиливаются. Влияние вышеупомянутых климатических изменений на травоядных не подтверждено и не опровергнуто. Вряд ли разумным будет его отрицать, но и объяснять различия в размере и/или направлениях динамики популяций такого числа сосуществующих видов одним влиянием климата невозможно. Можно заключить, что трансформация сообщества травоядных о. Врангеля под влиянием хищников, человека и климатических изменений, но без влияния конкуренции на основе различий в трофической избирательности, проходила бы совсем по-другому.

Круговорот вещества в экосистеме. Масштаб сокращения суммарной биомассы травоядных и потребления ими фитомассы на о. Врангеля (см. рис. 5) не позволяет ограничиться его объяснением только возможными отклонениями от принципа Джермана – Белла или неточностью данных по численности и массе тела. Возможны два варианта интерпретации данных о сокращении круговорота:

1. При неизменной первичной продуктивности биомасса травоядных и потребление ими фитомассы не сократились, а сезонно выровнялись за счет круглогодично активных жвачных. Во-первых, по сравнению со жвачными численность леммингов и зимующих вне острова гусеобразных очень из-

менчива во времени, в том числе из-за более успешного размножения гусей в лемминговые годы [Pror, Quinn, 2003; Сыроечковский, 2013]. Во-вторых, на острове не отмечено излишков фитомассы [Стишов, 2004; Летопись..., 2010–2018], деструкция которой в Арктике без теплокровных затруднительна [Токмакова, 1974; Богачева, 1975; Klekowski, Orpalinski, 1986; Zimov et al., 2012]. Рост разнообразия сообщества за счет жвачных только сделал утилизацию фитомассы более равномерной, а возможно, и более эффективной.

2. Суммарная биомасса травоядных и потребление ими фитомассы сократились в 2 и более чем в 4 раза соответственно, вероятно, вместе с первичной продуктивностью. Во-первых, отсутствие излишков фитомассы – не показатель стабильности потребления, так как первичная продуктивность, в том числе в арктических экосистемах, под влиянием травоядных увеличивается (грэйзинг-газон) или уменьшается (перевыпас) [Абатуров, 1979; Чернявский, Ткачев, 1982; Кирющенко, 1985б; Henry, Gunn, 1991; du Toit, Olf, 2014; Vuij et al., 2017]. Во-вторых, о компенсации зимой более чем четырехкратного снижения потребления фитомассы, формируемой в летний период, не может быть и речи, поскольку: 1) метаболизм, двигательная активность и кормовые потребности жвачных зимой почти в 2 раза ниже [Данилкин, 1999, 2005; Сафронов, 2005]; 2) лемминги переходят к жизни под снегом [Чернявский, Ткачев, 1982]; 3) гусеобразных на острове нет. В-третьих, даже неизменное потребление фитомассы при росте доли крупноразмерных видов и снижении доли мелкоразмерных в соответствии с принципом Джермана – Белла арифметически дает увеличение суммарной биомассы травоядных, а его нет (см. рис. 5). Таким образом, если включение жвачных в сообщество и снизило сезонные различия в потреблении, то обусловило не рост, а сокращение биомассы травоядных, количества утилизируемой ими фитомассы, а при отсутствии ее излишков – и первичной продуктивности. При продолжении затухания циклов леммингов сокращение круговорота вещества может быть еще больше и вряд ли будет компенсировано ростом популяции гусей (см. рис. 5).

Последний вариант описывает преимущественно сукцессионный характер трансфор-

мации сообщества травоядных о. Врангеля. Если это возможно и в других районах Арктики, где восстановление популяций крупных травоядных успешно, под вопросом оказываются предположения о ключевом значении крупных травоядных в увеличении интенсивности круговорота экосистем, в том числе о сверхпродуктивности перигляциальных “мамонтовых” степей плейстоцена [Sher et al., 2005; Zimov, 2005; Zimov et al., 2012].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные выводы:

1. Последовательность возрастания трофической избирательности видов травоядных о. Врангеля: овцебык, белый гусь, гренландский лемминг, сибирский лемминг, северный олень, черная казарка.

2. В трансформации сообщества травоядных о. Врангеля выделяются две основные фазы: 1) фаза доминирования браузеров, в которой избирательность имела позитивное или нейтральное значение, по численности, биомассе и потреблению фитомассы доминировали лемминги, а биомасса вселенного северного оленя быстро стала больше, чем у менее избирательного белого гуся, при почти равном потреблении; 2) фаза доминирования грэйзеров, в которой сначала наименее избирательный овцебык быстро опередил северного оленя по численности и стал абсолютным доминантом по биомассе, а следующим доминантом и по биомассе, и по потреблению становится тоже мало избирательный белый гусь.

3. Морфофизиологическая основа различий травоядных по трофической избирательности делает трансформацию их сообщества на о. Врангеля зависимой в первую очередь от состава видов, в том числе и вселяемых человеком, а не от условий обитания, которые без влияния конкуренции на основе различий в избирательности не могли обусловить описанную трансформацию сообщества.

4. Изменения в круговороте вещества в экосистеме о. Врангеля, сопровождающие увеличение числа видов травоядных и смену среди них доминантов по потреблению фитомассы, характеризуются двукратным сокращением суммарной биомассы травоядных и более чем четырехкратным сокращением потребления фитомассы и, вероятно, первичной про-

дуктивности. Дальнейшее сокращение лемминговых популяций приведет, и во время их затяжных депрессий уже приводит, к еще более масштабному уменьшению интенсивности круговорота вещества.

Можно заключить, что роль трофической избирательности в конкуренции, ее исходно морфофизиологические предпосылки и последствия для круговорота вещества в экосистеме о. Врангеля указывают на преимущественно сукцессионный характер трансформации этого сообщества арктических травоядных.

Выражаем благодарность В. Д. Казьмину, С. С. Холоду и А. Р. Груздеву за геоботанический материал и помощь в исследованиях. Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразии природных систем и биологические ресурсы России”.

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б. Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука, 1979. 130 с.
- Богачева И. А. Потребление насекомыми продукции вегетирующей растительности в биогеоценозах тундры Ямала // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 154–156.
- Груздев А. Р., Сипко Т. П. Северный олень (*Rangifer tarandus* L.) острова Врангеля: динамика популяции и современное состояние // Сб. науч. тр. ГПЗ “Остров Врангеля”. СПб.: Астерион, 2007а. С. 117–135.
- Груздев А. Р., Сипко Т. П. Современное состояние популяции овцебыков (*Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780) острова Врангеля // Сб. науч. тр. ГПЗ “Остров Врангеля”. СПб.: Астерион, 2007б. С. 103–116.
- Данилкин А. А. Оленьи. М.: ГЕОС, 1999. 552 с.
- Данилкин А. А. Полорогие. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. 550 с.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
- Кирющенко С. П. Изменчивость величины весового роста копытных *Dicrostonyx torquatus* и сибирских *Lemmus sibiricus* леммингов // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985а. С. 55–62.
- Кирющенко С. П. О трофических взаимоотношениях леммингов и растительности в тундровых экосистемах // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985б. С. 96–108.
- Кирющенко С. П., Кирющенко Т. В. Питание сибирских *Lemmus sibiricus* и копытных *Dicrostonyx torquatus* леммингов на острове Врангеля // Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 25–38.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 138 с.
- Летопись Природы. ФГБУ ГЗ “Остров Врангеля”. 2010–2018. <http://www.ostrovvrangelya.org/publikatsiii.html>
- Подобедова Я. С., Мещерякова И. С., Демидова Т. Н., Кормилицына М. И., Михайлова Т. В., Баранюк В. В. Мониторинг природных очагов туляремии на острове Врангеля // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 2013. № 3. С. 40–44.
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Розенфельд С. Б., Шереметьев И. С. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов // Журн. общ. биологии. 2016. Т. 77, № 1. С. 16–37. [Rozenfeld S. B., Sheremetyev I. S. Arctic Geese (*Anser*) and Brants (*Branta*) of Eurasia: An Analysis of Factors That Control Population Dynamics and Geographical Ranges // Biol. Bull. Rev. 2016. Vol. 6. P. 436–455.]
- Розенфельд С. Б., Груздев А. Р., Сипко Т. П., Тихонов А. Н. Трофические связи овцебыка (*Ovibos moschatus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) на острове Врангеля // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 4. С. 503–512.
- Розенфельд С. Б., Шереметьев И. С., Баранюк В. В. Малый белый гусь на о. Врангеля: трофические связи со жвачными и выбор репродуктивных местообитаний // Зоол. журн. 2017. Т. 96, № 3. С. 1–11.
- Сафронов В. М. Экология и использование дикого северного оленя в Якутии. Якутск, 2005. 188 с.
- Стишов М. С. Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. полиграфкомбината, 2004. 596 с.
- Сыроечковский Е. В. Экология белого гуся острова Врангеля: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 16 с.
- Сыроечковский Е. В. Пути адаптации гусеобразных трибы *Anserini* к обитанию в Арктике. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. 297 с.
- Травина И. В. Многолетняя динамика численности леммингов на острове Врангеля // Пт. Аркт. 2002. № 4. С. 32–37.
- Токмакова С. Г. Динамика численности сибирского лемминга и его роль в биоценозе арктической тундры // I Междунар. конф. по млекопитающим. Т. 2. М., 1974. С. 149–150.
- Успенский С. М. Заповедник “Остров Врангеля” // Зап. Даль. Вост. СССР. М.: Мысль, 1985. С. 18–40.
- Чернявский Ф. Б. Лемминговые циклы // Природа. 2002. № 10. С. 3–40.
- Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. М.: Наука, 1982. 164 с.
- Шереметьев И. С., Розенфельд С. Б. Ландшафтные изменения на переходе плейстоцен – голоцен и динамика ареалов крупных травоядных млекопитающих Северной Азии // Арид. экосистемы. 2018. Т. 24. № 4. С. 21–30. [Sheremetyev I. S., Rozenfeld S. B. Landscape Changes during the Pleistocene–Holocene Transition and Range Dynamics of Large Herbivorous Mammals of Northern Asia // Arid Ecos. 2018. Vol. 8. P. 245–253.]
- Шереметьев И. С., Розенфельд С. Б., Груздев А. Р. Пескреывание трофических спектров жвачных, гусей и леммингов на о-ве Врангеля в летний период // Экология. 2017. № 6. С. 440–446. [Sheremetyev I. S., Rozenfeld S. B., Gruzdev A. P. Dietary Overlap among Ruminants, Geese, and Lemmings of Wrangel Island in Summer // Rus. J. Ecol. 2017. Vol. 48. P. 532–538.]
- Шереметьев И. С., Розенфельд С. Б., Сипко Т. П., Груздев А. Р. Вымирание крупных травоядных млекопитающих: нишевые параметры сосуществующих в изо-

- ляции овцебыка *Ovibos moschatus* и северного оленя *Rangifer tarandus* // Журн. общ. биологии. 2014. Т. 75, № 1. С. 62–73. [Sheremet'ev I. S., Rozenfeld S. B., Sipko T. P., Gruzdev A. R. Extinction of Large Herbivore Mammals: Niche Characteristics of the Musk Ox *Ovibos moschatus* and the Reindeer *Rangifer tarandus* Co-existing in Isolation // Biol. Bull. Rev. Vol. 4. P. 433–442.]
- Baranyuk V. V. Wolves and lesser snow geese on Wrangel Island, Russia // 14th North American Arctic Goose Conference and Workshop. 2018. P. 22.
- Battisti D. S., Naylor R. L. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat // Science. 2009. Vol. 323. P. 240–244.
- Batzli G. O., White R. G., MacLean S. F., Pitelka F. A., Collier B. D. The herbivore-based trophic system // An Arctic Ecosystem: The Coastal Tundra at Barrow, Alaska. Stroudsburg (PA): Dowden, Hutchinson and Ross, 1980. P. 335–410.
- Bell R. H. V. A grazing ecosystem in the Serengeti // Sci. Am. 1971. Vol. 225. P. 86–93.
- Bergman C. M., Fryxell J. M., Gates C. C., Fortin D. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? // J. Anim. Ecol. 2001. Vol. 70. P. 289–300.
- Buij R., Melman T. C., Loonen M. J., Fox A. D. Balancing ecosystem function, services and disservices resulting from expanding goose populations // Ambio. 2017. Vol. 46. P. 301–318.
- CAFF: A Global audit of the status and trends of Arctic and Northern Hemisphere goose population. Conservation of Arctic Flora and Fauna International Secretariat. Akureyri, Iceland, 2018. 32 p.
- Clauss M., Kaiser T., Hummel J. Morphophysiological adaptation of browsing and grazing mammals // The ecology of browsing and grazing. Berlin: Springer, 2008. P. 47–88.
- Clauss M., Steuer P., Muller D. W., Codron D., Hummel J. Herbivory and body size: Allometries of diet quality and gastrointestinal physiology, and implications for herbivore ecology and dinosaur gigantism // PLoS One. 2013. Vol. 8. P. e68714.
- Drent R. H. The timing of birds' breeding seasons: the Perrins hypothesis revisited especially for migrants // Ardea. 2006. Vol. 94. P. 305–322.
- du Toit J. T., Olff H. Generalities in grazing and browsing ecology: using across-guild comparisons to control contingencies // Oecologia. 2014. Vol. 174. P. 1075–1083.
- Gilg O., Hanski I., Sittler B. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community // Science. 2003. Vol. 302. P. 866–868.
- Gordon I. J., Prins H. H. T. Introduction: grazers and browsers in a changing world // The ecology of browsing and grazing. Berlin: Springer, 2008. P. 1–20.
- Henry G. H. R., Gunn A. Recovery of tundra vegetation after overgrazing by caribou in Arctic Canada // Arctic. 1991. Vol. 44. P. 38–42.
- Hixon M. A. Energy maximizers and time minimizers: theory and reality // Am. Nat. 1982. Vol. 119. P. 596–599.
- Ims R. A., Fuglei E. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // BioScience. 2005. Vol. 55. P. 311–322.
- Jacobs J. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index // Oecologia. 1974. Vol. 14. P. 413–417.
- Jarman P. J. The social organization of antelope in relation to their ecology // Behaviour. 1974. P. 48. P. 215–266.
- Klekowski R. Z., Opalinski K. W. Matter and energy flow in Spitsbergen ornithogenic tundra // Polar Res. 1986. Vol. 4. P. 187–197.
- Laca E. A., Sokolow S., Galli J. R., Cangiano C. A. Allometry and spatial scales of foraging in mammalian herbivores // Ecol. Lett. 2010. Vol. 13. P. 311–320.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
- Menyushina I. E., Ehrich D., Henden J.-A., Ims R. A., Ovsyanikov N. G. The nature of lemming cycles on Wrangel: an island without small mustelids // Oecologia. 2012. Vol. 170. P. 363–371.
- Muller D. W., Codron D., Meloro C., Munn A., Schwarm A., Hummel J., Clauss M. Assessing the Jarman-Bell Principle: Scaling of intake, digestibility, retention time and gut fill with body mass in mammalian herbivores // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. 2013. Vol. 164. P. 129–140.
- Olsen A. M. Exceptional avian herbivores: multiple transitions toward herbivory in the bird order Anseriformes and its correlation with body mass // Ecol. Evol. 2015. Vol. 5, N 21. P. 5016–5032.
- Owen M. An assessment of fecal analyses technique in waterfowl feeding studies // J. Wildlife Manage. 1975. Vol. 39. P. 271–279.
- Prop J., Quinn J. L. Constrained by available raptor hosts and islands: density-dependent reproductive success in red-breasted geese // Oikos. 2003. Vol. 102. P. 571–580.
- Sedinger J. S., Raveling D. G. Dietary selectivity in relation to availability and quality of food for gosling of Cackling Geese // Auk. 1984. Vol. 101. P. 295–306.
- Sher A. V., Kuzmina S. A., Kuznetsova T. V., Sulerzhitsky L. D. New insights into the Weichselian environment and climate of the East Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals // Quarter. Sci. Rev. 2005. Vol. 24. P. 533–569.
- Stevens C. E., Hume I. D. Comparative physiology of the vertebrate digestive system. N.Y.: Cambridge Univ. Press, 2004. 400 p.
- TIBCO Software Inc. Statistica, версия 13. 2017. <http://statistica.io>
- Vartanyan S. L., Garutt V. E., Sher A. V. Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic // Nature. 1993. Vol. 362. P. 337–349.
- Zimov S. A. Pleistocene park: Return of the Mammoth's ecosystem // Science. 2005. Vol. 308. P. 796–798.
- Zimov S. A., Zimov N. S., Tikhonov A. N., Chapin III F. S. Mammoth steppe: A high-productivity phenomenon // Quat. Sci. Rev. 2012. Vol. 57. P. 26–45.

Herbivore diet selectivity and its influence over ecosystem recycling in Wrangel Island

I. S. SHEREMET'YEV¹, S. B. ROZENFELD², V. V. BARANYUK³

¹*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of FEB RAS
690022, Vladivostok, 100th Anniversary of Vladivostok av., 159/1
E-mail: sheremetyev@biosoil.ru*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS
119071, Moscow, Leninskiy av., 33
E-mail: rozenfeldbro@mail.ru*

³*All-Russia Research Institute for Nature Conservation (ARRINP)
117628, Moscow, 3 km MKAD, dvld. 1, s. 4
E-mail: vasya.baranyuk@gmail.com*

Under human increasing activity in Arctic areas and in the face of global climate change the study of Arctic communities and ecosystems becomes more and more interesting. However the question of interspecific interactions' impact in their transformation remains unresolved. The paper deals with a diet selectivity analysis of Wrangel Island lemming, goose and ruminant species, an estimation of the selectivity influence on their long-term community dynamics and the whole tundra ecosystem functioning. It was shown that the herbivore selectivity distribution mainly depends on their morphophysiology and that under equal conditions the lesser selective feeders become dominant with biodiversity increasing. We concluded that despite considerable human impact on the herbivore species composition their mainly endogenous dynamics of abundance distribution correspond to the ecological succession, in which the total herbivore biomass decreased by half, and their total consumption and likely the whole primary production into more than four times.

Key words: Arctic, competition, geese, lemmings, muskox, reindeer.