

УДК 574.2

**МЕТА-АНАЛИЗ ТРОФИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ КРУПНЫХ ТРАВЯДНЫХ СЕВЕРНОЙ АЗИИ В АСПЕКТЕ СМЕНЫ ДОМИНИРУЮЩИХ ПОТРЕБИТЕЛЕЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ**

© 2019 г. И.С. Шереметьев\*, С.Б. Розенфельд\*\*, Т.П. Сипко\*\*

*\*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии  
Дальневосточного отделения РАН*

*Россия, 690022, г. Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, д. 159. E-mail: sheremetyev@biosoil.ru*

*\*\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*

*Россия, 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33. E-mail: rozenfeldbro@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.10.2018. После доработки 30.11.2018. Принята к публикации 28.12.2018

Работа посвящена роли трофической конкуренции в динамике сообществ крупных травядных Северной Азии, связываемой с ландшафтными изменениями и истреблением. Оценивалось соответствие конкурентной асимметрии в использовании трофических ресурсов различиям по размеру ареалов, популяций и по направлениям или интенсивности их изменений, отражающим направления смен доминирующего потребителя растительности в позднем плейстоцене, голоцене и в настоящее время. Установлено, что направления смен доминирующих потребителей в большинстве случаев соответствуют конкурентной асимметрии и были определены еще во время ландшафтных изменений после последнего ледникового максимума, а более позднее влияние человека в основном усиливало и усиливает последствия конкуренции. В контроле количественного соотношения и диких, и одомашненных травядных человек становится частью механизма организующей роли трофической конкуренции.

*Ключевые слова:* ареал, глобальные изменения, конкуренция, степь, травядные, тундра.

**DOI: 10.24411/1993-3916-2019-10062**

Крупные травядные млекопитающие являются ключевым компонентом почти каждой наземной экосистемы и одним из самых востребованных объектов в исследовании роли трофической конкуренции в динамике сообществ (Гептнер и др., 1961; Kartzinel et al., 2015; Ahrestani, Sankaran, 2016). Главные направления этой динамики у крупных травядных млекопитающих охарактеризованы данными о современных популяциях и как минимум до окончания последнего ледникового максимума плейстоцена (*LGM*) безошибочно восстановимы по изменениям ареала находок (Гептнер и др., 1961; Барышников и др., 1981; Данилкин, 1999, 2002, 2005; Тихонов, 2005). Основным считается влияние двух внешних факторов – активности человека и обусловленной климатом трансформации ландшафтов (Sandom et al., 2014), – но в любом случае динамика сообществ крупных травядных представляет собой долгосрочную нециклическую смену одних доминирующих потребителей наземной растительности другими. Однако вклад межвидовых взаимодействий в использовании общих и лимитированных трофических ресурсов в динамику этих многовидовых сообществ на фоне ландшафтных и антропогенных изменений до сих пор не изучен, а само соотношение их влияния не определено (Sandom et al., 2014; Stuart, 2015).

В Северной Азии главный хронологический рубеж в ландшафтных и антропогенных изменениях после *LGM* – это оптимум голоцена (*CO*). Во-первых, закончилась обширная лесная экспансия на месте сформированной прежде в сравнительно холодных и аридных условиях тундростепи, аналога алтайских и хакасских степей (Монин, Шишков, 1979; Красноборов, 1989). Важнейшим для крупных травядных проявлением увлажнения и сокращения открытых ландшафтов становится и увеличение высоты снежного покрова (Насимович, 1955). Во-вторых, уже широко распространенный здесь человек к добывающей модели жизнеобеспечения добавил производящую, основанную на пашенном земледелии, распространившемся около 6400 лет назад (Кузьмин, 2005; Черных, 2009). Эта диверсификация источников питания сделала рост населения и истребление крупных травядных независимым от плотности их популяций, каким его можно увидеть на протяжении всего

исторического периода (Динесман, Савинецкий, 2003; Данилкин, 2016). Казалось бы, динамику популяций и/или ареалов травоядных в этом огромном регионе до оптимума голоцена можно считать преимущественно климатогенной (фаза  $>LGM$ ), а затем – антропогенной (фаза  $\geq CO$ ). Однако разнообразие изменений, затрагивающих весь формирующий локальные сообщества травоядных региональных фонд, в котором 17 только современных видов, таким ограниченным набором внешних факторов объяснено быть не может. Это разнообразие с точки зрения экологии сообществ может быть результатом ресурсных взаимодействий:  $n$  видов образуют  $n(n-1)/2$  конкурентных пар (Gotelli, Entsminger, 2001). В какой мере и каким образом основные направления изменения размера популяций и/или ареалов у крупных травоядных Северной Азии связаны с конкуренцией в использовании трофических ресурсов при ведущей роли ресурсной регуляции в сообществах первичных консументов, остается неизвестным.

Цель работы – выяснить роль трофической конкуренции в динамике сообществ крупных травоядных млекопитающих Северной Азии на фоне ландшафтных и антропогенных изменений после *LGM*.

### Материалы и методы

Статистическая обоснованность, охват данных и низкий эффект случайных различий – главные преимущества мета-анализа относительно классических обзоров и индивидуальных исследований (Owen, 2009), определившие следующие принципы отбора и форматирования данных: категории потребителей – 35 видов и географически значимых внутривидовых выборок, объединяющих все данные по трофическим спектрам, за исключением вымерших (табл.); ресурсные наименования – кормовые растения, объединенные преимущественно на уровне 467 родов растений; данные присутствия/отсутствия. Данные по домашним овцам и козам объединены в категорию *коза/овца* из-за сходства в питании, совместного выпаса и невозможности идентифицировать большинство кормовых проб (Шереметьев и др., 2017).

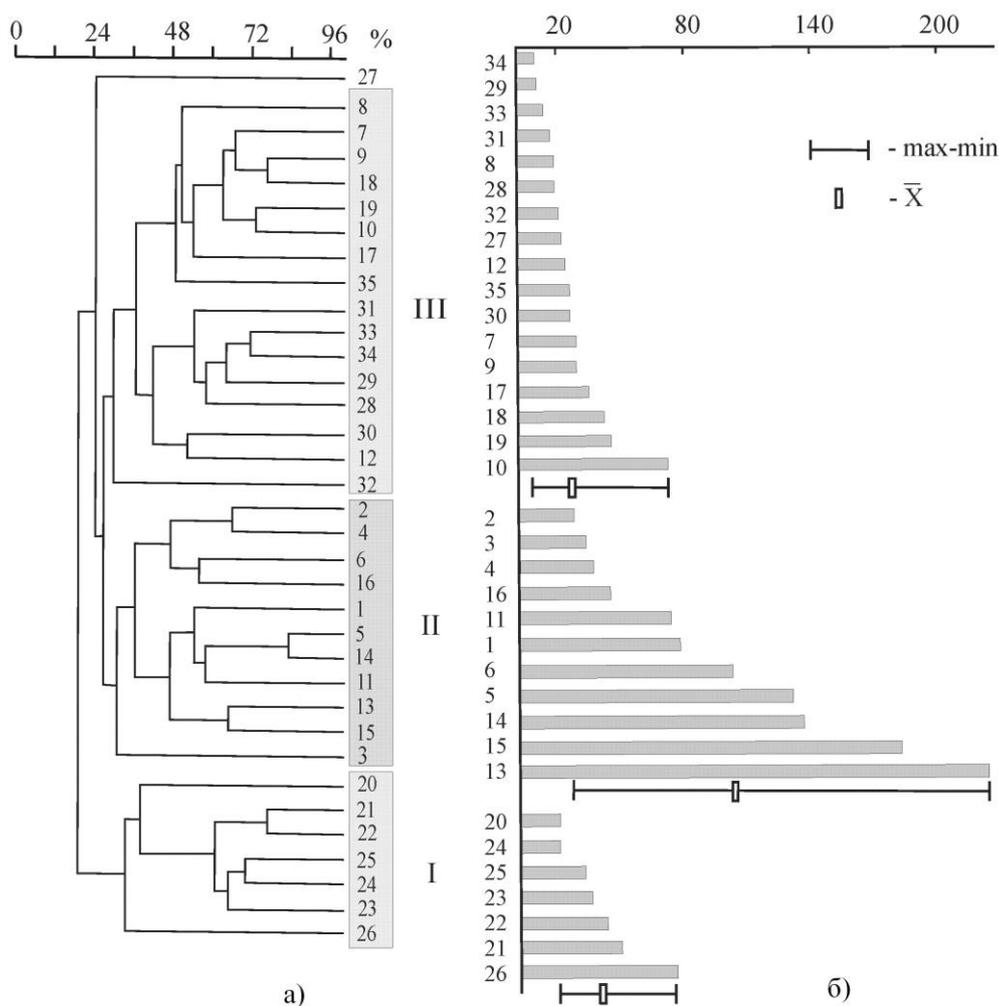
Индекс Шимкевича-Симпсона ( $I_{ss}$ ) использован в UPGMA-классификации (Unweighted Pair-Group Method Using Arithmetic Averages – метод невзвешенного попарного среднего) травоядных по трофическому спектру в качестве дистанции (Песенко, 1982) и в оценке нишевой асимметрии, основанной на сопоставлении по ширине спектра, которая количественно характеризует ресурсную пластичность (Greenberg, 1990). Задача классификации – независимое группирование травоядных с анализом вклада географических и систематических атрибутов их категорий. Задачей оценки асимметрии является конкурентное ранжирование категорий внутри выделенных групп, представляющее ожидаемую последовательность выживания/вымирания. В каждой рассматриваемой группе или паре это определяет вероятное направление смен доминирующих потребителей растительности в результате трофической конкуренции. Оцениваемые или наблюдаемые последовательности смен доминирующих потребителей реконструированы по данным о фактических соотношениях по размеру популяций, ареалов и по направлениям или интенсивности их изменений в рассмотренный период. В расчетах использовались программы Statistica 10 (Statsoft Inc., 2011) и Ecosim 7 (Gotelli, Entsminger, 2001).

### Результаты и обсуждение

*Классификация.* Вклад систематической принадлежности травоядных в их UPGMA-классификацию по трофическим спектрам выглядит противоречиво и в дальнейшем не рассматривается. Вклад географической принадлежности и датировки значителен (рис.). Первая в основном может быть ассоциирована с господствующим типом ландшафтной растительности: степь, тундра, лес. Таким образом, классификацию по трофическим спектрам можно считать в основном ландшафтно-географической и выделить три следующие группы: I) степная – современные степные травоядные; II) лесотундровая континентальная – современные лесные и тундровые травоядные (в основном континентальная часть Дальнего Востока РФ); III) аazonальная – ископаемые и современные травоядные арктических островных и горных изолятов. Единственное исключение – якутская лошадь, дистанцированная и от других лошадей, и от травоядных Якутии и прилегающих районов. Вклад датировки, во-первых, заключается в отличии современных травоядных (II) и особенно I группы от включающей всех вымерших – III группы; во-вторых, в объединении в III группе бизона и мамонта голоцена с современными травоядными, а не с их плейстоценовыми

конспецификами (рис.).

*Конкурентная асимметрия.* Особенности  $I_{ss}$  позволяют стандартизовать конкурентное ранжирование. В группе I с попарными значениями перекрытия не менее 64% обособлены монгольские травоядные. Дзерен – сильнейший среди них конкурент, использует более 70% ресурсов других видов, бактриан – слабейший, более 84% его ресурсов используется другими. Сайгак к ним добавляется как слабейший конкурент, ростовская лошадь – как сильнейший (рис.). Во II группе слабейшие конкуренты – снежный баран и кабарга, а сильнейшие – пятнистый олень, амурский горал, косуля и благородный олень, которые имеют и самые большие ранги среди всех травоядных. В III группе почти все плейстоценовые травоядные образуют отдельную подгруппу с  $I_{ss}$  не менее 50%. В ней наибольший конкурентный ранг у ленской лошади, а самый поздний в подгруппе мамонт дистанционирован от остальных и, несмотря на самый широкий трофический спектр, использует меньше ресурсов других травоядных, чем лошадь. Мамонт и первобытный бизон – слабейшие соперники в этой подгруппе. Голоценовый бизон использует не намного больше ресурсов, чем лось, но вместе с голоценовым мамонтом они – существенно более слабые соперники путоранского северного оленя, использующего более 70% и 87% их ресурсов соответственно. Овцебыка можно считать сильнейшим соперником голоценового мамонта и почти всех категорий северного оленя. Ожидаемая последовательность вымирания современных и голоценовых травоядных в этой группе: лось, мамонт, бизон, снежный баран, северный олень, овцебык. Конкурентный ранг кластеризованной вне групп якутской лошади не намного выше, чем у ленской (рис.).



**Рис.** UPGMA-классификация (а) и распределение по ширине трофических ниш (б) крупных травоядных Северной Азии. Условные обозначения: I – степная группа, II – лесотундровая континентальная, III – азональная; % – индекс Шимкевича-Симпсона; 1-35 – категории травоядных (табл.).

**Таблица.** Данные по трофическим спектрам крупных травоядных млекопитающих.

Объекты	Регионы и источники данных
Кабан ( <i>Sus scrofa</i> )	<b>1*</b> – Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013**)
Кабарга ( <i>Moschus moschiferus</i> )	<b>2</b> – Якутия и <b>3</b> – Алтай (Приходько, 2003), <b>4</b> – Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013)
Косуля ( <i>Capreolus pygargus</i> )	<b>5</b> – Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013)
Северный олень ( <i>Rangifer tarandus</i> )	<b>6</b> – Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013), <b>7</b> – Кузнецкий Алатау, <b>8</b> – Новая Земля, <b>9</b> – о-в Врангеля, <b>10</b> – плато Путорана
Лось ( <i>Alces alces</i> )	<b>11</b> – Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013), <b>12</b> – плато Путорана
Пятнистый олень ( <i>Cervus nippon</i> )	<b>13</b> – Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013)
Благородный олень ( <i>C. elaphus</i> )	<b>14</b> – Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013)
Амурский горал ( <i>Nemorhaedus caudatus</i> )	<b>15</b> – Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013)
Снежный баран ( <i>Ovis nivicola</i> )	<b>16</b> – Дальний Восток РФ (Шереметьев и др., 2013), <b>17</b> – плато Путорана
Овцебык ( <i>Ovibos moschatus</i> )	<b>18</b> – о-в Врангеля, <b>19</b> – плато Путорана
Сайгак ( <i>Saiga tatarica</i> )	<b>20</b> – Калмыкия, Астраханская обл., Казахстан
Монгольский дзерен ( <i>Procapra gutturosa</i> )	<b>21</b> – Монголия
Коза / овца ( <i>Capra hircus</i> / <i>Ovis aries</i> )	<b>22</b> – Монголия
Корова (тур) ( <i>Bos taurus</i> )	<b>23</b> – Монголия
Бактриан ( <i>Camelus bactrianus</i> )	<b>24</b> – Монголия
Лошадь (тарпан) ( <i>Equus caballus</i> )	<b>25</b> – Монголия, <b>26</b> – Ростовская обл., <b>27</b> – Якутия (Андреев и др., 1974)
Ленская лошадь ( <i>E. lenensis</i> )	<b>28</b> – средняя Индигирка, 38600 лет назад (Украинцева, 2002)
Первобытный бизон ( <i>Bison priscus</i> )	<b>29</b> – нижняя Индигирка, 29000 лет назад (Украинцева, 2002), <b>30</b> – Чукотский п-ов, 9500 лет назад (Kirillova et al., 2015)
Мамонт ( <i>Mammuthus primigenius</i> )	<b>31</b> – нижняя Колыма, 44000 лет назад (Украинцева, 2002), <b>32</b> – Якутия, 18500 лет назад (Geel et al., 2008), <b>33</b> – верхняя Индигирка, 40400 лет назад (Украинцева, 2002), <b>34</b> – р. Киргилях, 41900 лет назад (Украинцева, 2002), <b>35</b> – Гыданский п-ов, 10000 лет назад (Украинцева, 2002)

**Примечания к таблице:** \* – порядковый номер в сети данных, \*\* – цитируется источник, в котором доступен опубликованный материал; без ссылок – новые данные.

*Взаимодействия.* В группе I распределение по размеру ареалов в основном соответствует конкурентному ранжированию. Плейстоценовый ареал дзерена от оз. Балхаш до Забайкалья был не намного больше, чем в фазе >LGM, а наиболее интенсивно сокращался уже в XX в. из-за истребления и препятствий на пути сезонных миграций (Данилкин, 2005; Ito et al., 2013). На сегодня это единственный среди диких степных травоядных Северной Азии, сохранивший жизнеспособную популяцию (Шереметьев и др., 2014а, 2017). Плейстоценовый ареал конкурентно слабейшего сайгака,

занимавший всю Евразию на север от Крыма, а на восток достигавший Аляски, напротив, наиболее интенсивно сокращался в фазе  $>LGM$ , теперь состоит из нескольких мелких фрагментов в Прикаспии, Казахстане и Монголии и не восстанавливается, несмотря на все усилия (Данилкин, 2005; Каримова и др., 2017). Альтернативно динамика ареала этих двух видов объяснима сложностью переносить снег глубже 0.1 м (Данилкин, 2005). Вне зависимости от конкурентного ранга они не в состоянии обитать на значительной части прежнего ареала. В оценке количественного соотношения одомашненных травоядных более показательна региональная популяционная динамика. Лучший пример – изменения в системе скотоводства Монголии в условиях усиливающегося дефицита трофических ресурсов. Конкурентный ранг овец и коз сопоставим с рангом дзерена, у монгольской лошади, коровы и особенно бактриана существенно ниже (рис.). При таком распределении рост поголовья монгольского скота в конце XX и в начале XXI вв. с 23 до 50 млн. был связан с увеличением числа овец и коз, тогда как поголовье остальных изменилось мало (Шереметьев и др., 2014а). Хронология позднечетвертичной динамики ареала диких предков бактриана, лошади и коровы, а у последней еще и масштаб динамики, больше напоминает динамику ареала сайгака, чем дзерена: сильное сокращение в фазе  $>LGM$  и планомерное истребление в фазе  $\geq CO$  (Гептнер и др., 1961; Барышников и др., 1981; Тихонов, 2005). Данные по питанию ростовской лошади, несоответствующие представленной схеме, вероятно, из-за географической специфики в дальнейшем не рассматриваются.

В группе II два сильнейших конкурента имеют общую черту динамики ареалов. Исходно южноазиатский, а затем включивший в конце плейстоцена юг Дальнего Востока России, Корею и северо-восток Китая ареал амурского горала наиболее интенсивно сокращался уже в XIX в. По большей части за счет фрагментации (Данилкин, 2005). Аналогичным образом ареал пятнистого оленя, включавший сначала центральную часть Китая, а в конце плейстоцена всю Юго-Восточную Азию от Вьетнама до Приморья, Японию, Тайвань и другие острова (Гептнер и др., 1961), сокращался уже в фазе  $\geq CO$ , а наиболее интенсивно – в XIX-XX вв. (McCullough et al., 2009). Несмотря на позднейшее сокращение ареала, оба вида известны значениями современной плотности популяций, которые многократно выше, чем у других видов (Шереметьев, Прокопенко, 2005). Сокращение ареала благородного оленя в Северной Азии можно признать позднейшим (XVIII в.) и минимальным, а ареал косули характеризовать расширением в фазе  $>LGM$  (Данилкин, 1999). Оба вида в локальных сообществах при прочих равных условиях, например в ООПТ, всегда вытесняются пятнистым оленем, а в его отсутствие слабо выраженная конкурентная асимметрия (рис.) позволяет им сосуществовать (Шереметьев, Прокопенко, 2005). Ареал северного оленя перед фазой  $>LGM$  был расширен больше, даже чем у сайгака, а его последовавшее сокращение было не таким существенным (Тихонов, 2005). Для связи сокращения ареала северного оленя с глобальным потеплением в фазе  $>LGM$  нет данных, а двукратное сокращение в XIX-XX вв. является очевидным влиянием истребления, наибольший и позднейший вклад которого в этот процесс очевиден (Данилкин, 1999). Таким образом, отступление южной границы ареала северного оленя в фазе  $>LGM$  объяснимо его меньшим конкурентным рангом относительно вышперечисленных видов этой группы. Расширение ареала кабана в фазе  $>LGM$  (Данилкин, 2002) не соответствует его конкурентному рангу в группе II, очевидно, из-за количественного преобладания в его питании объектов с малой долей структурных углеводов, вклад которых в оценку перекрытия ниш и конкурентных рангов минимален. Лось в этой группе ближе к слабым конкурентам. Однако в фазе  $>LGM$  его ареал расширялся, а в фазе  $\geq CO$  сокращался (Данилкин, 1999). Современное расширение ареала лося на север связывают с новым глобальным потеплением (Pospelova et al., 2017). Ареал кабарги в плейстоцене можно характеризовать тенденцией к расширению, которое продолжалось в фазе  $>LGM$ , когда она появилась в Сибири и на Сахалине (Приходько, 2003; Шереметьев, Панасенко, 2013). Минимальный конкурентный ранг кабарги в группе II этой тенденции не соответствует (рис.). Сокращение и фрагментация ареала снежного барана в фазе  $>LGM$  (Данилкин, 2005; Шереметьев, Панасенко, 2013) согласуется с его низким рангом.

В группе III мамонт, первобытный бизон и ленская лошадь в конечном счете оказываются слабейшими конкурентами почти всех современных травоядных. Исключение – новоземельский северный олень и путоранский лось, использующие сопоставимое количество ресурсов с плейстоценовыми и голоценовыми травоядными соответственно, очевидно, из-за флористической бедности пастбищ в этих районах, так как в других они существенно шире (рис.). Вымирание

мамонта и бизона в фазе  $>LGM$ , таким образом, относится на счет конкуренции, для успеха в которой расширение их трофических спектров в это время оказалось недостаточным. Вероятно, и расширение трофического спектра лошадей в целом в изменявшихся ландшафтных условиях имеет свои пределы, потому что даже поддерживаемая человеком якутская лошадь остается узкоспециализированной в питании и характеризуется относительно небольшим размером популяции. Сильнейшим конкурентом в группе можно признать овцебыка, рост популяции которого на о-ве Врангеля вместе с катастрофическим сокращением популяции северного оленя стал классической иллюстрацией роли конкуренции в организации сообществ (Шереметьев и др., 2014б). Похожая ситуация на плато Путорана, куда овцебык проник уже самостоятельно после роста таймырской популяции (Данилкин, 2005). Таким образом, сложно допустить, что конкуренция или ландшафтные изменения могли быть причиной вымирания евразийского овцебыка в голоцене. Широкий трофический спектр северного оленя на плато Путорана, который ставит эту категорию вне конкурентной схемы динамики сообществ травоядных, объясним тем, что он находится здесь только во время весенней и осенней миграции (Данилкин, 1999) и в содержимом пищеварительного тракта сохраняются фрагменты растений с других территорий, где овцебыка еще нет. Как и в предыдущей группе, снежный баран – относительно слабый трофический конкурент среди современных травоядных со стабильно малочисленной популяцией (Данилкин, 2005).

У большинства травоядных группы II трофический спектр существенно шире, чем у абсолютного большинства в группах I и III. Это соотношение не изменяется при объединении категорий северного оленя и снежного барана, а при исключении кабана и ростовской лошади различия еще больше. Таким образом, группа II характеризуется преобладанием трофических генералистов, тогда как травоядные групп I и III – это трофические специалисты (рис.). При межгрупповом попарном сопоставлении видов соотношение по размеру ареала, популяции и направлениям или интенсивности их изменений, отражающее направление смены доминирующего потребителя растительности так же, как и внутри групп, – в большинстве случаев в пользу генералистов. И, кроме того, направления динамики ареалов кабарги и лося, а также кабана в фазе  $>LGM$  согласуются с их конкурентными рангами. С другой стороны между изученными травоядными нет абсолютных различий по трофическому спектру (рис.), так же как нет или совсем недавно не было физических границ и границ в региональном пространстве трофических ресурсов. Это делает все рассматриваемые виды элементами *метасообщества*, понимаемого как сеть локальных сообществ потенциально взаимодействующих видов (Gonzalez, 2009; Leibold, Chase, 2017). В анализе закономерностей динамики многовидовых совокупностей экологически сходных видов на крупнорегиональном уровне потенциал этого понятия существенно выше, чем у понятия *фауны*, и обеспечивает давно необходимый синтез данных палеоэкологии и экологии сообществ.

*Трофическая конкуренция в реконструкции истории метасообщества.* Северная Азия входит в позднплейстоценовый ареал мамонта и ассоциируемый с ним район тундростепи (Alvarez-Lao et al., 2009). Сообщества крупных травоядных *мамонтовой фауны* считаются ассоциированными с открытыми ландшафтами (Vereshchagin, Baryshnikov, 1992; Тихонов, 2005), несмотря на включение таких совершенно нехарактерных для них видов, как лось, благородный олень, кабан и другие (Данилкин, 1999, 2002). Это все или почти все травоядные группы II, трофические генералисты, оставшиеся до начала фазы  $>LGM$  потребителями фитомассы экотонов на большей части региона и/или на его юго-восточной периферии, когда основными потребителями были все травоядные группы I и большинство в группе III, специалисты. Совокупность специалистов в филогенетических терминах можно определить как *ценотическое ядро*, внутренней основой стабильности которого является длительная коадаптивная специализация и дифференциация ниш (Жерихин, 2003). Эта коадаптация считается распространенной и на связанную с ядром растительность (Zimov et al., 2012). Однако такая стабильность сообществ требует и стабильности внешних условий, при которой специалисты, как более эффективные потребители, сохраняют конкурентные преимущества.

После *LGM* в ходе лесной экспансии сформировались условия, которые меньше соответствуют доминировавшим специалистам открытых ландшафтов (Vereshchagin, Baryshnikov, 1992; Тихонов, 2005), но это только одно проявление ландшафтных изменений в трансформации сообществ. Второе – это сам процесс интенсивных и длительных многоплановых изменений. Например, тысячные в пересчете на число видов инвазии новых кормовых растений (Шереметьев, Прокопенко, 2005). Динамизм – основа доминирования генералистов, преимущество которых не в

эффективном потреблении, а в трофической пластичности, по которой большинство изученных видов имеет существенные различия. Они, как показывает представленный анализ, в основном связаны с различиями в размерах или динамике ареалов и/или популяций. Смена одних условий другими не в состоянии обеспечить такие различия у 20 и даже у 17 видов, адаптации большинства из которых к условиям открытых или лесных ландшафтов не выражены (Шереметьев, Розенфельд, 2018), без влияния межвидовых взаимодействий. Можно заключить, что во время лесной экспансии после *LGM* определились направления смены доминирующих потребителей растительности Северной Азии, которые были инициированы ландшафтными изменениями, но до оптимума голоцена продолжались уже под влиянием трофической конкуренции. Вымирание мамонта и предка современных бизонов в начале голоцена – часть процессов конкурентного сокращения популяций и ареалов трофических специалистов.

В оптимуме голоцена истребление крупных травоядных человеком уже способно обесценить вклад и климата, и конкуренции. С этого времени сокращение популяций и/или ареалов всех видов, в том числе вымирание в Евразии овцебыка и предков домашних коров и лошадей, обусловлено активностью человека. Однако и в этой фазе конкуренция не потеряла своего значения благодаря сети пятен *свободного от хищника пространства* (Jeffries, Lawton, 1984). Это не только ООПТ, но и любые другие труднодоступные человеку территории, где соотношение видов по плотности популяций и/или по интенсивности ее изменения остается зависимым от конкурентной асимметрии, даже если сильнейший конкурент остался единственным потребителем растительности (Шереметьев и др., 2011). Аналогичная сеть убежищ создана одомашниванием, казалось бы, с самого начала определенным бытовыми и экономическими интересами человека. Однако и скотоводство неизбежно сталкивается с ресурсным недостатком при существенном перекрытии трофических ниш. В итоге человек, как это продемонстрировано изменениями в системе скотоводства Монголии (Шереметьев и др., 2014а), сам становится частью механизма организующей роли трофической конкуренции.

### Выводы

1. Асимметрия соотношения крупных травоядных Северной Азии по размеру популяции, ареала и/или направлениям или интенсивности их изменений в позднем плейстоцене и голоцене и в настоящее время, которое отражает направление смен доминирующих потребителей растительности, в основном связана с их конкурентной асимметрией в использовании трофических ресурсов. Исключениями являются истребленный в Евразии овцебык, монгольский дзерен, сокращение ареала которого могло быть обусловлено сначала ландшафтными изменениями, а затем истреблением, и сайгака, сокращение ареала которого могло быть обусловлено сначала и ландшафтными изменениями, и конкуренцией, затем истреблением.

2. Основные направления смен доминирующих потребителей растительности были определены под влиянием трофической конкуренции еще во время ландшафтных изменений с окончания последнего ледникового максимума. Влияние человека хронологически более позднее и в основном усиливает последствия конкуренции.

3. Влияние истребления на сообщества крупных травоядных обусловлено утратой зависимости человека от плотности их популяций как основных жертв. В контроле количественного соотношения и диких, и одомашненных травоядных человек становится частью механизма организующей роли трофической конкуренции.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф., Гарутт В.Е., Громов И.М., Гуревв А.А., Кузьмина И.Е., Соколов А.С., Стрелков П.П., Година А.В., Жегалло В.И. 1981. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность). Л.: Наука. 456 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. 1961. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. М.: Высшая школа. 776 с.
- Данилкин А.А. 1999. Олени. М.: ГЕОС. 552 с.
- Данилкин А.А. 2002. Свиные. М.: ГЕОС. 309 с.
- Данилкин А.А. 2005. Полорогие. М.: КМК. 550 с.
- Данилкин А.А. 2016. Охота, охотничье хозяйство и биоразнообразие. М.: КМК. 250 с.
- Динесман Л.Г., Савинецкий А.Б. 2003. Количественный учет костей в культурных слоях древних поселений людей // Новейшие археозоологические исследования в России. М.: Языки славянской культуры. С. 34-56.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: КМК. С. 449-459.

- Каримова Т.Ю., Луцкекина А.А., Рожнов В.В. 2017. Сайгаки в неволе: от содержания и разведения до выпуска в природу. М.: КМК. 122 с.
- Красноборов И.М. 1989. О «тундростепях» на юге Средней Сибири // Растительный покров высокогорий: сборник научных трудов. Л.: Наука. С. 131-136.
- Кривошапкин А.А. 2016. Миграция диких северных оленей (*Rangifer tarandus* L.) таймырской популяции на территорию северо-западной Якутии // Вестник СВФУ. № 6. С. 15-19.
- Кузьмин Я.В. 2005. Геохронология и палеосреда позднего палеолита и неолита умеренного пояса Восточной Азии. Владивосток: ТИГ ДВО РАН. 282 с.
- Монин А.С., Шишков Ю.А. 1979. История климата. Л.: Гидрометеиздат. 406 с.
- Насимович А.А. 1955. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: АН СССР. 401 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Приходько В.И. 2003. Кабарга. М.: ГЕОС. 443 с.
- Тихонов А.Н. 2005. Мамонт. М.-СПб: КМК. 90 с.
- Украинцева В.В. 2002. Растительность и климат Сибири эпохи мамонта. Красноярск: МПР РФ. 192 с.
- Шереметьев И.С., Журавлев Ю.Н., Корытин Н.С., Большаков В.Н. 2011. Структура сообществ копытных // Экология. № 6. С. 436-440.
- Шереметьев И.С., Панасенко В.Е. 2013. Тенденции изменения ареалов копытных на юге Дальнего Востока (плейстоцен – современность) // Вестник ДВО РАН. № 2. С. 41-46.
- Шереметьев И.С., Петруненко Е.А., Кислов Д.В., Розенфельд С.Б., Дмитриев И.А., Жаргалсайхан Л., Энх-Амгалан С. 2017. Трофическая избирательность крупных травоядных Восточной Монголии // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 21-32.
- Шереметьев И.С., Прокопенко С.В. 2005. Экология питания парнокопытных юга Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 167 с.
- Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Дмитриев И.А., Жаргалсайхан Л., Энх-Амгалан С. 2014а. Распределение трофических ресурсов среди крупных травоядных восточной Монголии в летний период // Сибирский экологический журнал. Т. 7. № 5. С. 579-586.
- Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Сипко Т.П., Груздев А.Р. 2014б. Вымирание крупных травоядных млекопитающих: нишевые параметры сосуществующих в изоляции овцебыка *Ovibos moschatus* и северного оленя *Rangifer tarandus* // Журнал общей биологии. Т. 75. № 1. С. 62-73.
- Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б. 2018. Ландшафтные изменения на переходе плейстоцен-голоцен и динамика ареалов крупных травоядных млекопитающих Северной Азии // Аридные экосистемы. Т. 24. № 4 (77). С. 21-30.
- Черных Е.Н. 2009. Степной пояс Евразии: Феномен кочевых культур. М.: Рукописные памятники Древней Руси. 624 с.
- Ahrestani F.S., Sankaran M. 2016. Introduction: The Large Herbivores of South and Southeast Asia – a Prominent but Neglected Guild // The Ecology of Large Herbivores in South and Southeast Asia. Dordrecht: Springer. P. 1-13.
- Alvarez-Lao D., Kahlke R., Garcia N., Mol D. 2009. The Padul Mammoth Finds – on the Southernmost Record of *Mammuthus primigenius* in Europe and its Southern Spread during the Late Pleistocene // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol. 278. P. 57-70.
- Geel B., Aptroot A., Baittinger C., Birks H.H., Bull I.D., Cross H.B., Evershed R.P., Gravendeel B., Kompanje E.J.O., Kuperus P., Mol D., Nierop K.G.J., Pals J.P., Tikhonov A.N., van Reenen G., van Tienenderen P.H. 2008. The Ecological Implications of a Yakutian Mammoth's Last Meal // Quaternary Research. Vol. 69. P. 361-376.
- Gonzalez A. 2009. Metacommunities: Spatial Community Ecology. [Электронный ресурс [https://www.researchgate.net/publication/227577615\\_Metacommunities\\_Spatial\\_Community\\_Ecology](https://www.researchgate.net/publication/227577615_Metacommunities_Spatial_Community_Ecology) (дата обращения 12.02.2017)].
- Gotelli N.J., Entsminger G.L. 2001. EcoSim: Null Models Software for Ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. [Электронный ресурс <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm> (дата обращения 1.06.2012)].
- Greenberg R. 1990. Ecological Plasticity, Neophobia, and Resource Use in Birds // Studies on Avian Biology. Vol. 13. P. 431-437.
- Ito T.Y., Lhagvasuren B., Tsunekawa A., Shinoda M., Takatsuki S., Buuveibaatar B., Chimeddorj B. 2013. Fragmentation of the Habitat of Wild Ungulates by Anthropogenic Barriers in Mongolia // PLOS ONE. Vol. 8. No. 2. P. e56995.
- Jeffries M.J., Lawton J.H. 1984. Enemy Free Space and the Structure of Ecological Communities // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 23. No. 4. P. 269-286.
- Kartzinel T.R., Chen P.A., Coverdale T.C., Erickson D.L., Kress W.J., Kuzmina M.L., Rubenstein D.I., Wang W., Pringle R.M. 2015. DNA Metabarcoding Illuminates Dietary Niche Partitioning by African Large Herbivores //

- PNAS. Vol. 112. No. 26. P. 8019-8024.
- Kirillova I.V., Zanina O.G., Chernova O.F., Lapteva E.G., Trofimova S.S., Lebedev V.S., Tiuno A.V., Soares A.E.R., Shidlovskiy F.K., Shapiro B.* 2015. An Ancient Bison from the Mouth of the Rauchua River (Chukotka, Russia) // *Quaternary Research*. Vol. 84. P. 232-245.
- Leibold M.A., Chase J.M.* 2017. *Metacommunity Ecology*. Princeton, Oxford: Princeton University Press. 504 p.
- McCullough D.R., Jiang Z-G., Li C-W.* 2009. Sika Deer in Mainland China // *Sika Deer*. New York: Springer. P. 521-539.
- Owen A.B.* 2009. Karl Pearson's Meta-Analysis Revisited // *Annals of Statistics*. Vol. 37. No. 6B. P. 3867-3892.
- Pospelova E.B., Pospelov I.N., Orlov M.V.* 2017. Climate Change in Eastern Taimyr over the Last 80 Years and the Warming Impact on Biodiversity and Ecosystem Processes in its Territory // *Nature Conservation Research*. Vol. 2. No. 3. P. 48-60.
- Sandom C., Faurby S., Sandel B., Svenning J.-C.* 2014. Global late Quaternary Megafauna Extinctions Linked to Humans, not Climate Change // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 281. Issue. 1787. p. 20133254 [Электронный ресурс <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.3254> (дата обращения 12.02.2017)].
- StatSoft Inc. 2011. STATISTICA, Version 10. [Электронный ресурс [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com) (дата обращения 12.10.2012)].
- Stuart A.J.* 2015. Late Quaternary Megafaunal Extinctions on the Continents: a Short Review // *Geological Journal*. Vol. 50. P. 338-363.
- Vereshchagin N.K., Baryshnikov G.F.* 1992. The Ecological Structure of the "Mammoth Fauna" in EURASIA // *Annales Zoologici Fennici*. Vol. 28. P. 253-259.
- Zimov S.A., Zimov N.S., Tikhonov A.N., Chapin III F.S.* 2012. Mammoth Steppe: A High-Productivity Phenomenon // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 57. P. 26-45.