

Распределение трофических ресурсов среди крупных травоядных Восточной Монголии в летний период

И. С. ШЕРЕМЕТЬЕВ¹, С. Б. РОЗЕНФЕЛЬД², И. А. ДМИТРИЕВ², Л. ЖАРГАЛСАЙХАН³, С. ЭНХ-АМГАЛАН⁴

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостоку, 159
E-mail: ibss@eastnet.febras.ru

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

³ Институт ботаники АНМ
190070, Улан-Батор, ул. Жукова, 7
E-mail: l_jaga_cj@mail.ru

⁴ Институт географии АНМ
210620, Улан-Батор, а/я-361
E-mail: amgalan69@yahoo.com

Статья поступила 16.09.2013

АННОТАЦИЯ

Монгольский дзерен *Procapra gutturosa* Pallas, 1777 и пять видов скота сообщества и сходным образом используют растительность степей. Обусловленное перевыпасом опустынивание степей тесно связано с проблемой механизма функционирования сообщества крупных травоядных. Данные матрицы “растения – травоядные”, полученные методом кутикулярного анализа, позволяют оценить роль трофических отношений в динамике сообщества крупных травоядных монгольской степи. Оценив характер использования пастбищ, перекрывание трофических ниш и конкурентные преимущества исследованных видов, сделан вывод, что современная депрессия численности монгольского дзерена вызвана не только истощительной охотой и непреодолимыми искусственными барьерами на миграционных путях, но и структурой поголовья, численностью и пространственным распределением домашнего скота.

Ключевые слова: травоядные, перекрывание ниш, соперничество, дзерен, степи, Монголия.

Опустынивание в аридных регионах часто ассоциируется с перевыпасом [Asner et al., 2004]. Если пустыня граничит со степью, как в Монголии [Fernandez-Gimenez, Allen-Diaz, 2001], опустынивание становится про-

блемой сохранения степных экосистем в целом [Maestre, Cortina, 2004; Li et al., 2012]. Монгольско-Маньчжурские степи занимают 887,3 тыс. км² и по классификации экорегионов имеют статус “критические/угрожае-

мые”, и их дигрессия обусловлена сверхчисленностью крупных травоядных млекопитающих [Carpenter, 2013].

Решение проблемы перевыпаса возможно посредством выбора модели оптимального использования растительности. В восточной Монголии крупные травоядные представлены шестью видами: пять видов скота и один дикий номадный вид – дзерен *Procapra gutturosa* Pallas, 1777. Сокращение его ареала началось в голоцене, и только во второй половине XX в. ареал дзерена сократился более чем в 4,5 раза. Полуторамиллионная популяция с 1940-х к концу 1970-х гг. сократилась приблизительно до 100 тыс. С 1980-х гг. популяция восстанавливалась, но уровень в 400 тыс. не был превышен [Sokolov, Lushchekina, 1997]. Численность монгольской популяции еще позволяет вести охоту на дзерена, тогда как в России и Китае он практически истреблен [Кирилук, 2007]. Исчезновение дзерена приведет к тому, что на значительных территориях утилизация растительности, а значит, и вся экосистема степи попадет в полную зависимость от скотоводства. Тогда сохранение степей будет требовать постоянных усилий человека, которые могут закончиться крахом. Чтобы оценить возможность вымирания дзерена в результате непрямого воздействия человека, требуется оценить трофические отношения дзерена и домашних копытных в степи. Преследование и барьеры на путях миграции монгольского дзерена являются важными факторами депрессии этой популяции [Sokolov, Lushchekina, 1997], так как косвенно увеличивают негативный эффект его потенциально-го соперничества со скотом.

Пастбища – это 55 % Монголии, где к 2008 г. за 20 лет поголовье скота увеличилось с 23 до 44,3 млн в основном за счет овец и коз [Бажа и др., 2010]. Летом степная растительность едва обеспечивает травоядных из-за низкого качества, зимой и во время засухи ситуация обостряется [Jiang et al., 2002; Sietses et al., 2009]. Представителями скота здесь являются монгольская лошадь *Equus caballus* Linnaeus, 1758, двугорбый верблюд *Camelus bactrianus* Linnaeus, 1758, домашняя корова *Bos taurus* Linnaeus, 1758, домашняя овца *Ovis aries* Linnaeus, 1758 и до-

машняя коза *Capra hircus* Linnaeus, 1758. Традиционное монгольское скотоводство больше нацелено на разнообразие скота, чем на специализацию [Бажа и др., 2010]. Деграция пастбищ выражается в остром дефиците кормовых ресурсов как для дзерена, так и для скота. Напротив, умеренное скотоводство улучшает качество растительности: крупные скопления дзерена часто встречаются на пастбищах, а не в заповедниках [Дмитриев, Розенфельд, 2010; Mueller et al., 2008].

Функционирование этого сообщества в большом пространственном масштабе характеризуется противоположными трендами численности дзерена и видов скота. Заданные искусственно изменения численности видов создают почти экспериментальные условия по изучению его влияния на дзерена, а сравнение кормовых спектров дзерена и скота позволяет выяснить роль их трофических отношений в механизме функционирования сообщества.

Главная цель этой статьи – оценить перекрывание ниш и преимущества соперничающих за трофические ресурсы крупных травоядных монгольской степи. Это позволит определить, что можно предпринять в современном скотоводстве Монголии для оптимизации условий обитания как скота, так и дзерена.

Мы предполагаем, что, во-первых, несмотря на контроль со стороны человека, виды скота значительно различаются в использовании трофических ресурсов. Об этих различиях должно свидетельствовать отсутствие зависимости состава кормового спектра от места выпаса. Во-вторых, если кормовой спектр определяется структурой растительности пастбища, можно ожидать, что сходство между кормовыми спектрами разных видов в одних локалитетах окажется выше, чем сходство между спектрами одного вида в разных локалитетах. В-третьих, если различия по состоянию растительности в разные сроки существенно влияют на кормовой спектр, сходство между кормовыми спектрами разных видов в один период окажется выше, чем сходство между спектрами одного вида в разные периоды. Эти сходства и различия могут объяснить сокращение ареала и численности дзерена. Если негативное

влияние соперничества со скотом является существенной составляющей антропогенного влияния на дзерена в целом, эти данные могут быть использованы для восстановления его популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследования и специфика скотоводства. Исследованная территория (Восточно-степной стационар Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции и прилегающие районы) расположена в сомоне Тумэнцогт (Сухбаатарский аймак, восточная Монголия между 47°15' и 47°38' с. ш. и 112°02' и 112°43' в. д. Рельеф в основном равнинный [Цэгмид, 1962]. Климат резко-континентальный с холодной и сухой зимой [Самарина, 1986]. По данным метеостанции Тумэнцогт средние температуры января и июля равны -17,3 °С и +20,1 °С соответственно, среднегодовая сумма осадков равна 249,7 мм, 95,8 % которых приходится на май – сентябрь.

Исследованы пробы экскрементов от 99 животных из четырех локалитетов. Идентификация и подсчет кормовых растений в пробах выполнены методом кутикулярного анализа [Розенфельд, 2011] (табл. 1).

По нашим данным, в сомоне Тумэнцогт, где проведено представленное исследование, тенденции изменения численности скота те же, что и в Монголии в целом (рис. 1).

Все виды скота приурочены к местам водопоя, но различаются по характеру исполь-

зования и возможности выбора пастбищ. Это создает дополнительную невыравненность в пространственном распределении исследованных видов, и, следовательно, на многих территориях увеличивает ресурсный дефицит и интенсивность соперничества. Монгольская лошадь имеет внешнее и, вероятно, генетическое сходство с лошадью Пржевальского *Equus przewalskii* [Horses..., 1995]. Лошади, исключая верховых, ведут практически дикий образ жизни: незначительный контроль со стороны человека, самостоятельное кормодобывание и свободные дальние (до 100 км в день) перемещения. Это объясняет сходство кормовых спектров монгольской лошади и лошади Пржевальского [Sietes et al., 2009]. Коровы выпасают главным образом недалеко от хозяйств, так как их необходимо поить дважды в день, доить и на ночь оставлять в загонках. Козы и овцы выпасаются под контролем и перемещаются на более дальние расстояния, чем коровы, но вечером обязательно пригоняются на водопой и ночевку. Верблюды как тягловый скот содержатся только рядом с хозяйством и очень ограничены в перемещениях и выборе пастбищ. В отсутствие беспокойства пространственное распределение дзерена должно определяться селективным типом питания и зависеть от качества кормовых растений [Кирилук, 1997]. Оптимальные для дзерена местообитания характеризуются умеренной густотой растительности и существенной долей растений в начальной стадии вегетации [Дмитриев, Розенфельд, 2010; Кирилук, 1997]. Таким образом, тра-

Т а б л и ц а 1

Распределение исследованных проб по кормовым спектрам травоядных, попарная оценка общего различия между ними и число эксклюзивно используемых ресурсов в этих парах

	Дзерен	Овца/коза	Лошадь	Корова	Верблюд
Дзерен	–	23/12*	31/5	36/4	42/4
Овца/коза**	0,62/0,47***	–	22/7	26/5	30/3
Лошадь	0,6/0,49	0,63/0,39	–	13/7	15/3
Корова	0,52/0,54	0,58/0,42	0,66/0,27	–	12/6
Верблюд	0,41/0,62	0,48/0,45	0,65/0,24	0,61/0,24	–
Число проб	42	27	17	9	4

*Вверху справа – число эксклюзивно используемых видов: в числителе – вид травоядного (столбцы), в знаменателе – вид травоядного (строки). ** Объединенная выборка проб от овец и коз. *** Внизу слева оценка расстояния между кормовыми спектрами: в числителе – индекс Чекановского, в знаменателе – доля несогласия.

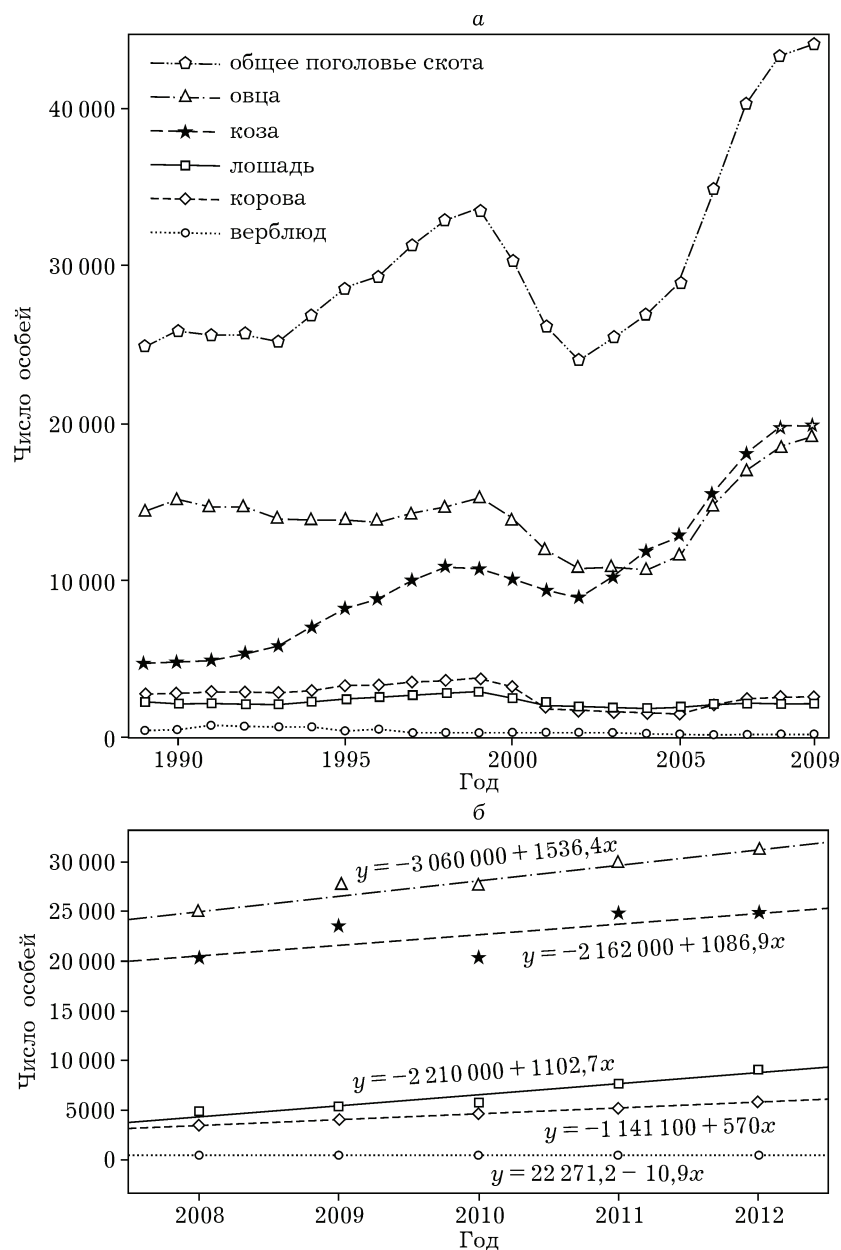


Рис. 1. Изменения численности скота в Монголии (а) и на исследованной территории (сомон Туменцогт, б)

воядные этого региона могут быть ранжированы по уменьшению возможности выбора кормовых растений в следующей последовательности: дзерен, лошадь, коза и овца, корова, верблюд.

Характеристика локалитетов копрологических проб. 1. Талын-Шанд (47°41' с. ш., 112°24' в. д.) – долина в горах 920–970 м над ур. м. Скотоводческие хозяйства здесь псевдокочевые, так как дистанции между пастбищами, используемыми в различные сезо-

ны, составляют не более нескольких километров.

2. Тосон-Хулстай (48°03' с. ш., 112°33' в. д.) – холмистая равнина в западной части заказника Тосон-Хулстай, 995–1070 м над ур. м. Хозяйственная деятельность до 2007 г. отсутствовала, затем появились нелегальные скотоводческие хозяйства.

3. Заан-Ширээ (47°12' с. ш., 111°41' в. д.) – горы в окрестностях вулкана Заан-Ширээ, 1240–1300 м над ур. м. Частично эта терри-

тория занята под круглогодичные пастбища скота, частично – под зимние пастбища и сенокосы.

4. Баян-Хурээ (47°27' с. ш., 111°24' в. д.) – холмы в окрестностях р. Керулен, 1100 м над ур. м. Здесь редко выпасаются полувольные табуны лошадей. Хозяйственная деятельность ограничена отсутствием водоемов.

Кормовой спектр каждой особи содержит данные присутствия/отсутствия 74 видов растений. Выделено три календарные фазы: июнь, июль, август. Исключение составляют пробы верблюда, отнесенные только к августу. Пробы классифицированы по исходным данным: вид животного, календарная фаза, локалитет. По ним сформированы объединенные выборки.

Перекрытие ниш оценено с использованием индекса Чекановского (K_{cs}), выбор которого определен его статистическими преимуществами и широкой практикой использования [Gotelli, Entsminger, 2001], и UPGMA-кластеризации [Hammer et al., 2001]. Для оценки общей интенсивности потенциально соперничества непосредственно между дзереном и скотом в целом в финальной части анализа выборки, отнесенные к разным видам скота, объединены.

Ранжирование потенциальных соперников по вероятности исхода соперничества базируется на теоретическом положении о том, что экологическая пластичность – это преимущество [Ashton et al., 2010]. Используются две наиболее распространенных и нагруженных биологическим смыслом оценки пластичности: ширина ниши и ее гибкость [Greenberg, 1990]. Здесь под шириной ниши мы понимаем число видов кормовых растений во всех выборках, отнесенных к определенному виду травоядного. Дополнительно сравнивали число эксклюзивно используемых кормовых растений. Гибкость ниши оценена с использованием коэффициента вариации числа фрагментов эпидермиса во всех пробах, отнесенных к одному виду травоядного [Воробейчик, 1993]. Отношение среднего числа видов растений в пробах вида травоядного к общему числу видов растений в его кормовом спектре использовано как коэффициент насыщения проб, показывающий насколько число видов, найденных

в пробе, велико относительно числа видов кормовых растений в кормовом спектре. Этот коэффициент может быть не тривиально интерпретирован как оценка качества условий обитания.

Все расчеты выполнены с использованием программ Ecosim 7 [Gotelli, Entsminger, 2001].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сходство кормовых спектров исследованных видов. Высокий уровень сходства кормовых спектров овец и коз ($K_{cs} > 0,7$) дает основание для объединения их проб в группу мелкого рогатого скота (коза, овца), как это сделано в других исследованиях [Yoshihara et al., 2008]. Это позволяет включить в анализ выборки, уточнить видовую принадлежность которых внутри группы мелкого рогатого скота нет возможности. Вторым основанием для объединения является содержание коз и овец в смешанных стадах. Таким образом, высокое сходство кормовых спектров овец и коз является ожидаемым эффектом сходства места и времени выпаса.

UPGMA-дендрограмма на уровне $K_{cs} = 0,42$ включает два кластера одинакового размера (рис. 2). Первый включает группу выборок дзерена (12) и группу мелкого рогатого скота (6), разделенные на уровне $K_{cs} = 0,5$. Второй включает все выборки лошади (9), коровы (6) и верблюда (3), распределенные на этом же уровне по четырем смешанным подкластерам разного размера. Только у верблюда выборки объединены по видовому принципу ($K_{cs} = 0,53$). UPGMA-кластеризация показывает, что главным потенциальным соперником дзерена является мелкий рогатый скот.

Скот в целом, вне зависимости от вида и стратегии питания, суммарно потребляет гораздо больше видов кормовых растений. Поэтому фактическое сходство кормовых спектров между дзереном и скотом намного выше ($K_{cs} = 0,7, 0,62$ и $0,68$ в июне, июле и августе соответственно).

Выборки в подкластере дзерена разделены на группы с довольно большими для внутривидового уровня различиями значений K_{cs} (см. рис. 2). Однако формирование

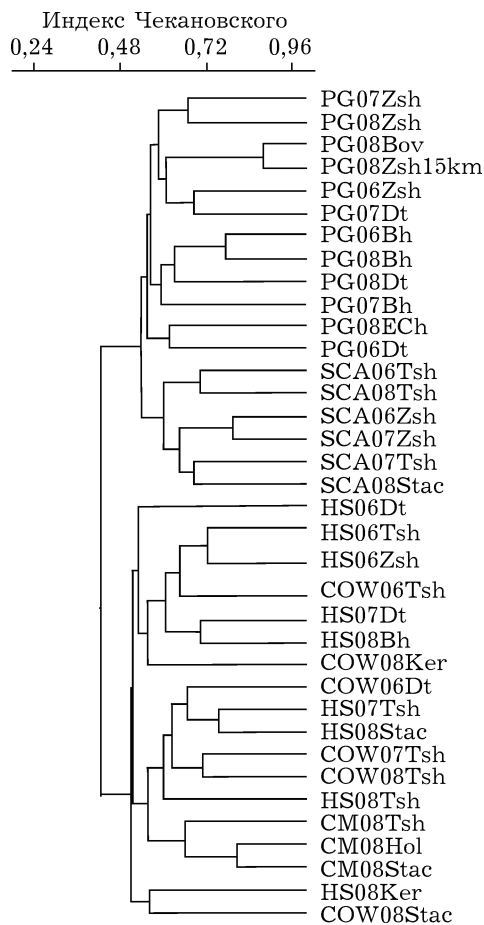


Рис. 2. UPGMA-дендрограмма сходства между выборками травоядных. Виды: дзерен (PG), коза и овца (SCA), лошадь (HS), корова (COW), верблюд (CM); периоды лета: июнь (06), июль (07), август (08); локалитеты: Dt – Дортос, Bh – Байан-Хурээ, Zsh – Заан-Ширее, Tsh – Талын-Шанд, Bov – Бовоо, Stac – стационар, Ker – Керулен

этих групп показывает отсутствие пространственных и временных закономерностей, за исключением двух пар выборок. Это выборки июня и августа из локалитета Байан-Хурээ ($K_{cs} = 0,81$) и июля и августа из локалитета Заан-Ширээ ($K_{cs} = 0,7$). Сложно предположить, почему состав рационов исследованных особей дзерена в этих локалитетах в разные вегетационные фазы оказался сходным, но мы полагаем, что это случайность.

Отсутствие временной однородности подкластеров означает, что у дзерена в течение лета нет четко выраженных переходов от одних групп кормов к другим. Почти полное отсутствие локальной однородности под-

кластеров означает, что в изученных типах местообитаний дзерен либо почти не имеет предпочитаемых видов растений, либо лишен возможности их использовать.

Выборки мелкого рогатого скота показывают гораздо большее сходство между собой, чем выборки остальных видов, за исключением верблюда. Среди шести выборок есть две пары из локалитетов Талыншанд и Заан-ширээ, в которых выборки разных фаз лета более сходны друг с другом ($K_{cs} = 0,7$ и $0,77$ соответственно), чем с другими выборками мелкого рогатого скота (см. рис. 2). Учитывая, что мелкий рогатый скот пасется там, где его распределил человек, это сходство выглядит как вынужденное: удерживаемые на одном пастбище козы и овцы не имеют возможности использовать другие растения. Временная однородность подкластеров у мелкого рогатого скота отсутствует.

Недостаток данных по верблюду позволяет утверждать только, что в августе верблюд везде поедает в основном одни и те же растения вне зависимости от локалитета. Возможность выбора кормовых растений у содержащихся на привязи верблюдов минимальна. Вероятно, многие растения из своего относительно небольшого кормового спектра верблюд в состоянии найти в любом локалитете. Это подтверждается средним числом видов растений в пробах верблюда (табл. 2).

Мало случаев, когда выборки у коровы и лошади группируются по видовому признаку хотя бы попарно (см. рис. 2). У лошади прослеживается еще большее, чем у дзерена, отсутствие локальной и временной однородности подкластеров. Человек настолько мало определяет выбор пастбищ у лошадей, что они имеют те же условия поиска корма, что и дзерен (см. рис. 2). У коровы две выборки из локалитета Талын-шанд объединены ($K_{cs} = 0,7$), показывая, что привязанность коров к хозяйствам с водопоями и контроль со стороны человека тоже могут выражаться в уменьшении возможности выбора кормовых растений.

Экологическая пластичность исследованных видов. В континууме эврифаг/стенофаг свободно перемещающийся в пространстве

Базовая статистика исследованных проб травоядных Северо-Восточной Монголии

Вид травоядных	Число видов растений в пробе*	Коэффициент вариации числа фрагментов эпидермиса видов растений в разных пробах
Дзерен	11,9 (4–19)	287
Овца и коза	11,48 (7–18)	202,4
Лошадь	8,06 (5–11) 17	124,2
Корова	8 (5–15) 9	80
Верблюд	11,25 (9–13) 4	36,1

*Среднее (минимум – максимум).

дзерен занимает преимущественное положение. Число видов растений в его кормовом спектре в 1,21–2,85 раза больше, чем у других травоядных (рис. 3). Выпасаемые под контролем овцы и козы потребляют в 1,47 раза больше видов растений, чем не ограниченные в перемещениях лошади. Возможно, отмена заданной человеком привязки к конкретным пастбищам существенно увеличит число видов в кормовом спектре мелкого рогатого скота, а введение контроля выпаса лошадей, напротив, уменьшит число видов растений в их кормовом спектре. Относитель-

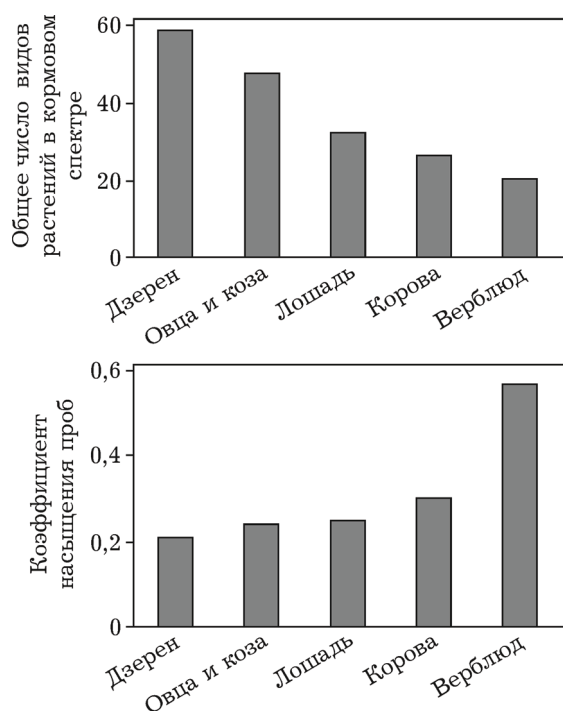


Рис. 3. Ширина трофической ниши травоядных северо-восточной Монголии и коэффициент насыщения их проб

ная стенофагия коров и верблюдов вполне ожидаема, учитывая минимальную возможность выбора ими пастбищ. Имеется мало различий между дзереном и мелким рогатым скотом по числу видов растений в конкретных пробах (см. табл. 2). Таким образом, если эврифагия в соответствии с экологической теорией может быть рассмотрена как преимущество в соперничестве, то вряд ли можно достоверно определить, кто из этих двух потенциальных соперников окажется более успешным при прочих равных условиях. При свободном выпасе в отсутствие пресса хищников овцы и козы могут стать сильнейшими соперниками за трофические ресурсы среди всех травоядных. По сравнению с дзереном, другие три вида определяются, безусловно, как стенофаги и, следовательно, являются более слабыми соперниками. Интересная особенность верблюда – сравнительно большое число видов растений в пробе при крайне малом числе использованных видов кормовых растений. Общей закономерностью для исследованных травоядных является возрастание степени насыщения проб видами растений вместе с уменьшением числа видов растений в кормовом спектре. Это увеличение степени насыщения проб видами поедаемых растений может указывать на ухудшение условий среды в континууме эврифаг – стенофаг: стенофаг вынужден разыскивать больше видов растений из своего кормового спектра, но финальная возможность его выбора меньше (см. рис. 3, см. табл. 2).

Гибкость кормового спектра у исследованных видов тоже значительно снижается с уменьшением числа видов растений в кормовом спектре. Ранжирование потенциальных соперников по гибкости кормового спектра

такое же, как и по ширине (см. рис. 3, табл. 2), а различия между видами по гибкости значительно больше (в 1,42–7,95 раза).

Различия по числу эксклюзивно поедаемых видов растений определяются мерой эврифагии сильного потенциального соперника и мерой стенофагии слабого. Соотношение ширины эксклюзивных частей в кормовых спектрах травоядных во всех случаях в пользу дзерена. Во всех типах пар эти различия возрастают с уменьшением сходства кормовых спектров (см. табл. 1).

Объединенный кормовой спектр скота имеет больше сходства со спектром дзерена в летний период в целом ($K_{cs} = 0,72$), как и в отдельные месяцы. Скот в целом и дзерен имеют одинаково широкий кормовой спектр (58 видов) и одинаковое количество эксклюзивно поедаемых видов растений (16). Это означает, что современная модель комплексного скотоводства Монголии фактически лишает дзерена конкурентных преимуществ по этим параметрам.

Ряд специалистов сходятся во мнении, что крупный скот при умеренном использовании пастбищ локально улучшает условия обитания дзерена [Дмитриев, Розенфельд, 2010; Mueller et al., 2008]. Мы считаем, что это положение справедливо не только для монгольской степи, но и в целом, поскольку хорошо известно, что умеренное повреждение травоядными способствует интенсивному образованию сочных побегов деревьев и кустарников и препятствует ксерофитизации травянистой растительности [du Toit, 2011].

Однако рост численности скота в Монголии, уменьшение размера популяции дзерена и деградация пастбищ в последние годы являются настолько значительными, что имеют следующие четко выраженные атрибуты негативного влияния межвидового соперничества за ресурсы в региональном масштабе: 1) различия тенденций изменения численности и ареалов травоядных; 2) ресурсный недостаток, вызванный деградацией пастбищ, и перекрывание кормовых спектров.

Таким образом, оцениваемое здесь с помощью перекрывания ниш потенциальное соперничество за трофические ресурсы можно считать фактическим.

В природе таксономическая принадлежность функционально сходных видов не имеет значения: диффузное соперничество дает суммарный эффект [Pianka, 1974]. Этот суммарный эффект соперничества между дзереном и скотом в целом мы можем оценить по величине индекса Чекановского как очень значительный. На наш взгляд, при деградации пастбищ и явном недостатке корма, вне зависимости от выбранного индекса, даже 10–20 % перекрывания кормовых спектров оказывают негативный эффект на соперников.

Наибольшее перекрывание кормовых спектров имеется между мелким рогатым скотом и дзереном. Использование пастбищ у них различно: номад дзерен сам разыскивает приемлемые пастбища, тогда как коза и овца следуют решению пастуха. Без этого контроля кормовой спектр козы и овцы, по нашему мнению, может стать шире. Тогда перекрывание между спектрами мелкого скота и дзерена еще увеличится.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По всем представленным показателям, базирующимся исключительно на структуре трофической сети “травоядные – растительность”, дзерен может быть классифицирован как более сильный соперник в паре с любым другим травоядным: кормовой спектр дзерена шире и пластичнее. Однако современная модель скотоводства Монголии такова, что многовидовое поголовье скота соперничает с дзереном на равных, демонстрируя нам недвусмысленно роль биоразнообразия: использование ресурсов пятью видами потребителей является более полным не только количественно, но и качественно; их суммарное влияние на дзерена гораздо больше, чем по отдельности. Отсутствие беспокойства при выборе пастбищ дает скоту дополнительные преимущества над дзереном. Это хорошо видно на примере лошади, которая, как и дзерен, свободна в выборе локалитетов в любой период лета, но в отличие от дзерена не терпит урона от браконьерства. Только у лошади нет пространственной или временной однородности подкластеров. Данные по кормовым спектрам остальных травоядных по-

казывают, что чем больше контроля над выпасом травоядного, тем больше однородность его подкластеров. Наличие локальной однородности в некоторых подкластерах у дзерена показывает, что использование им кормовых ресурсов, хоть и косвенно, зависит от деятельности человека (беспокойство). Что, кроме катастрофического сокращения ареала и численности дзерена, можно ожидать под влиянием его выборочного истребления и непреодолимых барьеров на миграционных путях при прочих равных со скотом условиях?

Первое из наших предположений подтвердилось: имеются значительные различия в использовании ресурсов среди видов скота, которые могут быть использованы для разработки мер по восстановлению популяции дзерена, существовавшей, по крайней мере, в середине XX в. [Sokolov, Lushchekina, 1997]. Предположение о большем пространственном или временном сходстве выборок по сравнению в видовым не подтвердилось. Это означает, что среда, которую это сообщество занимает, не содержит пространственных или временных ресурсных скоплений, которые любой из рассмотренных видов травоядных предпочитал и мог бы использовать для увеличения своей популяции. Иначе и дзерен, и скот лишены возможности использовать такие пастбища.

Обеспечение проницаемости искусственных барьеров на миграционных путях дзерена, охрану и другие мероприятия по восстановлению численности и ареала [Кирилюк, 2007] мы считаем целесообразными. Однако в представленном исследовании показано в цифрах, каково негативное влияние скота, являющегося главным трофическим соперником дзерена. Степень этого влияния должна многократно возрастать как из-за локальных традиций монгольского населения (источительное использование пастбищ и браконьерство), так и из-за особенностей современной модели скотоводства Монголии. Вряд ли монгольское общество сможет полностью отказаться от скотоводства или существенно сократить поголовье, поэтому разумно искать более тонкие способы снизить негативное влияние скота на дзерена.

Принимая во внимание значительное сходство кормовых спектров монгольской лоша-

ди и лошади Пржевальского [Sietses et al., 2009], можно предположить, что сосуществование популяций дзерена и лошади Пржевальского умеренной плотности в одних резерватах может улучшить качество сообществ используемых местообитаний и, соответственно, повысить эффективность усилий по сохранению дзерена.

Представленные данные позволяют предположить для сохранения дзерена следующие дополнительные меры.

Во-первых, вряд ли целесообразно добиваться увеличения числа резерватов, где выпас скота запрещен. Растительность заповедников становится малопривлекательной для дзерена, как и для скота [Дмитриев, Розенфельд, 2010], поэтому на территории существующих резерватов дзерен редко задерживается надолго [Mueller et al., 2008]. Таким образом, умеренный выпас крупного скота везде, включая заповедники, – это одно из условий увеличения численности дзерена.

Во-вторых, нельзя допускать концентрации нескольких видов скота на одной территории, так как суммарное негативное влияние скота на дзерена выше, а преимуществ у последнего по сравнению со скотом в целом существенно меньше, чем по сравнению с отдельными видами скота. Видовая структура стад должна быть аналогична классической вогнутой кривой распределения видов по плотности популяций [McGill et al., 2007]: в локальном поголовье должен явно преобладать один вид скота.

В-третьих, в отдельных резерватах или районах следует заменить овец и коз на лошадей, коров или верблюдов. Это противоречит консервативным традициям монгольского скотоводства, использующего все пять видов, но устранение соперничества дзерена с козой и овцой существенно улучшит условия его обитания.

И наконец, в-четвертых, существует способ вынудить дзерена интенсивно заселять территории, где он малочислен или истреблен. Если природоохранительными организациями и Правительству Монголии удастся реализовать специализацию хозяйств или групп хозяйств по видам скота на значительных территориях, это создаст благоприятные условия для локальных популяций дзерена там,

где основу поголовья составляют лошадь, корова и верблюд. В течение нескольких лет растительность на этих территориях будет трансформирована таким образом, что кормовые растения дзерена, которых нет в диетах лошади, верблюда, коровы, станут доминировать в фитоценозах. Этот режим создаст благоприятные условия для локального увеличения численности дзерена. Затем, если эти виды скота заменить или дополнить стадами коз и овец, это может вызвать переуплотнение и, следовательно, интенсивное расселение локальной популяции дзерена. Правильный подбор режима этих смен и естественный нomaдизм дзерена может создать благоприятную основу для такого способа восстановления мировой популяции дзерена.

Работа поддержана Президиумом РАН и Дальневосточным отделением РАН (грант 12-I-ОБН-03).

ЛИТЕРАТУРА

- Бажа С. Н., Гунин П. Д., Данжалова Е. В., Казанцева Т. И., Баясгалан Д., Дробышев Ю. И. Современные проблемы деградации пастбищных экосистем степей Центральной Монголии // Экологические последствия биосферных процессов в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии: мат-лы Междунар. конф. 2010. Т. 1. С. 59–64.
- Воробейчик Е. Л. О некоторых индексах ширины и перекрытия экологических ниш // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 6. С. 706–712.
- Дмитриев И. А., Розенфельд С. Б. Влияние состояния пастбищ Восточной Монголии на сезонное биотопическое распределение и динамику численности монгольского дзерена (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777) // Экологические последствия биосферных процессов в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии: мат-лы Междунар. конф. 2010. Т. 1. С. 236–238.
- Кирилук В. Е. Сто вопросов о дзерене. Чита: Поиск, 2007. 44 с.
- Розенфельд С. Б. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зон Евразии. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2011. 32 с.
- Самарина Н. Н. Структура радиационно-теплого баланса степных геосистем и зерновых посевов Восточной Монголии // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: тез. докл. Междунар. конф. М.: Наука, 1986. С. 48–49.
- Цэгмид Ш. Физико-географическое районирование МНР // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1962. № 5. С. 34–41.
- Ashton I. W., Miller A. E., Bowman W. D., Suding K. N. Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms // Ecology. 2010. Vol. 91, N 11. P. 3252–3260.
- Asner G. P., Elmore A. J., Olander L. P., Martin R. E., Harris A. T. Grazing systems, ecosystem responses, and global change // Ann. Rev. Environ. Res. 2004. Vol. 29. P. 261–299.
- Carpenter C. Mongolian-Manchurian grassland / 2013. <http://worldwildlife.org/ecoregions/pa0813>
- Fernandez-Gimenez M., Allen-Diaz B., Vegetation change along gradients from water sources in three grazed Mongolian ecosystems // Plant Ecol. 2001. Vol. 157, N 1. P. 101–118.
- Gotelli N. J., Entsminger G. L. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, 2001. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Greenberg R., Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds // Stud. on Avian Biol. 1990. Vol. 13. P. 431–437.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeont. Electronica. 2001. Vol. 4, N 1. P. 9.
- Horses and ponies of the world / consult. ed. J. Kidd. 1995. L.: A Ward Lock book, 1995. 208 p.
- Jiang Z. W., Takatsuki S., Li J. S., Wang W., Ma J. Z., Gao Z. X. Feeding type and seasonal digestive strategy of Mongolian gazelles in China // J. Mammology. 2002. Vol. 83, N 1. P. 91–98.
- Li Y. Q., Zhao X. Y., Chen Y. P., Luo Y. Q., Wang S. K. Effects of grazing exclusion on carbon sequestration and the associated vegetation and soil characteristics at a semi-arid desertified sandy site in Inner Mongolia, northern China // Canad. Journ. of Soil Sci. 2012. Vol. 92, N 6. P. 807–819.
- Maestre F. T., Cortina J. Insights into ecosystem composition and function in a sequence of degraded semiarid steppes // Restoration Ecol. 2004. Vol. 12, N 4. P. 494–502.
- McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M. J., Benecha H. K., Dornelas M., Enquist B. J., Green J. L., He F., Hurlbert A. H., Magurran A. E., Marquet P. A., Maurer B. A., Ostling A., Soykan C. U., Ugland K. I., White E. P. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // Ecol. Lett. 2007. N 10. P. 995–1015.
- Mueller T., Olson K. A., Fuller T. K., Schaller G. B., Murray M. G., Leimgruber P. In search of forage: predicting dynamic habitats of Mongolian gazelles using satellite-based estimates of vegetation productivity // J. Appl. Ecol. 2008. Vol. 45, N 2. P. 649–658.
- Pianka E. R. Niche overlap and diffuse competition // Proc. of National Acad. Sci. 1974. Vol. 71, N 5. P. 2141–2145.
- Sietses D. J., Faupin G., de Boer W. F., de Jong C. B., Henkens R. J. H. G., Usukhjargal D., Batbaatar T. Resource partitioning between large herbivores in Hustai National Park, Mongolia // Mammalian Biol. 2009. Vol. 74. P. 381–393.

Sokolov V. E., Lushchekina A. A. *Procapra gutturosa* // Mammal Species. 1997. Vol. 571. P. 1–5.
du Toit J. T. Coexisting with cattle // Science. 2011. Vol. 333. P. 1710–1711.

Yoshihara Y., Ito T. Y., Lhagvasuren B., Takatsuki S. A comparison of food resources used by Mongolian gazelles and sympatric livestock in three areas in Mongolia // J. Arid Environ. 2008. Vol. 72, N 1. P. 48–55.

Food Resource Partitioning Among the Large Herbivores of Eastern Mongolia in Summer

I. S. SHEREMETEV¹, S. B. ROZENFELD², I. A. DMITRIEV²,
L. JARGALSAIKHAN³, S. ENKH-AMGALAN⁴

¹ Institute Biology and Soil Science FEB RAS
690022, Vladivostok, 100-letya Vladivostok ave., 159
E-mail: ibss@eastnet.febras.ru

² A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS
119071, Moscow, Leninskij ave., 33
E-mail: admin@sevin.ru

³ Institute of Botany MAS
190070, Mongolia, Ulaanbaatar, Jukov str., 77
E-mail: l_jaga_cj@mail.ru

⁴ Institute of Geography MAS
210620, Mongolia, Ulaanbaatar, Post office box 361
E-mail: amgalan69@yahoo.com

The Mongolian gazelle *Procapra gutturosa* Pallas and five cattle species use steppe plants in a common way. The overgrazing-induced desertification of steppe is closely connected with the functioning principles of the community of large Mongolian herbivores. The data from the matrix “plants-herbivores”, obtained by cuticular analysis, can help to determine the role of trophic relationships among the large herbivores of Mongolian steppe. Having estimated pasture use patterns, food niche overlap, and competitive advantages of the studied species, we concluded that the present population decline in the Mongolian gazelle was conditioned not only by the overkill and habitat fragmentation, but also by the composition, abundance, and spatial distribution of cattle.

Key words: herbivores, niche overlap, competition, Mongolian gazelle, steppe, cattle.

