

Уровни трофической специализации гусей, леммингов и жвачных в аспекте трансформации сообществ арктических травоядных

И. С. ШЕРЕМЕТЬЕВ

ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
690022, Владивосток
E-mail: sheremetyev@biosoil.ru

Статья поступила 06.09.2023

После доработки 15.03.2023

Принята к печати 17.03.2023

АННОТАЦИЯ

Несмотря на все большее количество данных по биотическим сообществам Арктики, даже основные направления их трансформации еще не ясны. Большой интерес в ней представляют различия в популяционных трендах гусей, леммингов и жвачных, осуществляющих более чем 98 % круговорота в наземной части арктической экосистемы и конкурирующих за общие трофические ресурсы на основе специализации. Сравнение 15 видов из этих групп показало, что степень их морфофизиологической адаптации к фитофагии соответствует эмпирическим оценкам ресурсной избирательности, являясь, таким образом, и мерой их трофической специализации. Это делает соотношение травоядных арктических сообществ по избирательности таким же стабильным, что и по специализации. Популяции трофических специалистов в этих сообществах, ярчайшими примерами которых являются овцебык и белый гусь, по размеру и/или скорости роста в основном превышают популяции генералистов, к которым относятся лемминги и наиболее мелкие казарки. Можно заключить, что межвидовая конкуренция влияет на современную трансформацию сообществ арктических травоядных значительно сильнее, чем такие средовые факторы, как глобальное потепление и активность человека.

Ключевые слова: Арктика, глобальные изменения, гуси, жвачные, избирательность, лемминги, специализация.

ВВЕДЕНИЕ

Различия по размеру популяций, как и по разнообразию – часть фундаментальных проблем экологии сообществ, решение которых начинается с групп экологически сходных видов [Ricklefs, 2003; McGill et al., 2007; Hardy et al., 2016]. Но сложность взаимодействия между ними выходит на сетевой уровень [Ponisio et al., 2019], и условием успеха в этих исследованиях становится простота ресурсных, прежде всего, трофических сетей [Bascompte,

Melian, 2005]. Все это привлекает мировой интерес к сообществам гусей (Anserinae), леммингов (Arvicolinae) и жвачных (Ruminantia), которые потребляют более 98 % первичной продукции в наземной части арктической экосистемы, другой способ круговорота в которой становится почти невозможным [Кирющенко, 1985]. Эти сообщества в Арктике интенсивно трансформируются на фоне самой быстрой трансформации условий среды на планете [Ims, Fuglei, 2005; Rantanen et al., 2022]. Однако ни

экологический, ни эволюционный смысл их изменения до сих пор не ясен.

Сосуществуя во множестве видовых сочетаний, арктические гуси, лемминги и жвачные размножаются, восстанавливают зимние потери и готовятся к новой зиме или миграции в условиях жестких ограничений, в том числе при слабой возможности для дифференциации ниш [Кондратьев, 2002; Сыроечковский, 2013; Шереметьев и др., 2017]. Поэтому годовой прирост популяций этих видов как важная часть их долгосрочной динамики должен зависеть от неравенства в разделе общих трофических ресурсов не меньше, чем от межвидовых различий в реакции на средовые, в первую очередь – климатические, изменения. С эволюционных позиций это неравенство определяется уровнями специализации конкурентов в зависимости от стабильности среды: конкуренция ведет к доминированию в сообществах специалистов, а изменчивость условий – к доминированию генералистов [MacArthur, Wilson, 1967; Freckleton, Watkinson, 2001; Шварц, 2004]. Однако сравнительных оценок трофической специализации арктических травоядных очень немного [Кирющенко, Кирющенко, 1979; Розенфельд, 2009; Шереметьев и др., 2021], и какое из этих направлений преобладает в трансформации их сообществ, неизвестно.

Ранжирование травоядных по трофической специализации опирается на морфофизиологические адаптации к увеличению (i) доли клетчатки в пище при сокращении в ней калорий и доли липидов и протеинов и (ii) потребления пищи при снижении энергетических затрат на ее добывание [Воронцов, 1967; Bergman et al., 2001]. Менее адаптированный вариант этого компромисса качества и количества пищи у травоядных известен как *браузинг* с неизбежной высокой избирательностью, а более адаптированный – как мало избирательный *грэйзинг* [Clauss et al., 2008; Gordon, Prins, 2008]. Таким образом, экологической мерой специализации травоядных являются набор и величина их адаптаций к неизбирательной фитофагии. И эмпирические оценки избирательности, опирающиеся на соотношение потребления и доступности ресурсов [Ивлев, 1955; Jacobs, 1974; Soininen et al., 2013], могут дополнять и тестировать ранги специализации рассматриваемых конку-

рентов [Шереметьев и др., 2017, 2021]. Соотнося эти ранги с распределением арктических травоядных по направлениям и скорости популяционной динамики, можно определить, в какой мере трансформация их сообществ обусловлена средовыми, в том числе климатическими и антропогенными, изменениями, а в какой – просто трофической конкуренцией. Первоочередной интерес в этой трансформации представляет период, начинающийся с середины XX в., когда по ней получено множество количественных данных. Главной целью этой работы является оценка соответствия уровней трофической специализации арктических гусей, леммингов и жвачных их различиям в популяционных трендах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сравнительный ряд трофической специализации включает два вида жвачных, шесть видов леммингов и семь видов гусей (табл. 1). В этом ранжировании использованы данные по размерам и массе тела, размерам и морфологии ротового аппарата и пищеварительного тракта. Эмпирические оценки трофической избирательности доступны для ранжирования всех жвачных, двух видов леммингов и четырех видов гусей. В ранжировании сравниваемых видов по размеру и/или скорости роста популяций использованы данные по ареалам (см. табл. 1) и численности, дополненные при выраженных размерно-весовых различиях данными по биомассе. Все использованные данные опубликованы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Адаптации

Изменчивость кормовых растений в Арктике по содержанию клетчатки и другим качественным характеристикам очень существенна [Staaland et al., 1983; Danell et al., 1994]. Поэтому различия *грэйзеров* и *браузеров* среди арктических травоядных иллюстрируют не дифференциацию ниш, а уровень адаптации к неизбирательной фитофагии, т. е. возможность первых использовать больше видов растений, чем у вторых [Воронцов, 1967; Розенфельд, 2009; Gordon, Prins, 2008]. Самая очевидная адаптация травоядных к менее

Ареалы и тенденции их изменения у арктических гусей, леммингов и жвачных*

Вид	Ареал	Тенденция
Овцебык <i>Ovibos moschatus</i> Zimm.	Северная Америка и Гренландия, теперь – циркумполярный	Расширение
Северный олень <i>Rangifer tarandus</i> L.	Циркумполярный	Сокращение
Гудзонский лемминг <i>Dicrostonyx hudsonius</i> Pall.	Лабрадор	Стабильный
Гренландский лемминг <i>D. groenlandicus</i> Tr.	Гренландия, Канада, Аляска, о. Врангеля	Стабильный
Копытный лемминг <i>D. torquatus</i> Pall.	От Белого моря до Камчатки, Новосибирские о-ва, Новая Земля	Стабильный
Норвежский лемминг <i>Lemmus lemmus</i> L.	Фенноскандия, Новая Земля	Стабильный
Желтобрюхий лемминг <i>L. trimucronatus</i> Rich.	В Евразии от Колымы до Камчатки, Аляска и Канада	Стабильный
Сибирский лемминг <i>L. sibiricus</i> Kerr	От Белого моря до устья Лены, о. Врангеля	Стабильный
Гуменник <i>Anser fabalis</i> Lath.	От Гренландии до Аляски	Сокращение в Азии
Белолобый гусь <i>A. albifrons</i> Scop.	Циркумполярный	Стабильный
Белый гусь <i>A. caerulescens</i> L.	Северная Америка, Якутия, о. Врангеля	Расширение в Азии
Пискулька <i>A. erythropus</i> L.	Евразия	Сокращение
Белошекая казарка <i>Branta leucopsis</i> Vech.	Северное, Балтийское и Карское моря, Гренландия, Шпицберген	Быстрое расширение
Черная казарка <i>B. bernicla</i> L.	Циркумполярный	Стабильный
Краснозобая казарка <i>B. ruficollis</i> Pall.	Таймыр, Гыдан и Ямал	Слабое расширение

* У гусей только гнездовой ареал. Белый гусь – только *A. c. caerulescens*. Сибирский лемминг о. Врангеля относится уже к *L. portenkoi*. Видовой статус и ареалы по: [Wilson, Reeder, 2005; Павлинов, Лисовский, 2012; Сыроечковский, 2013; Розенфельд, Шереметьев, 2016; Kutz et al., 2017; CAFF, 2018; Mizin et al., 2018; Spitsyn et al., 2021].

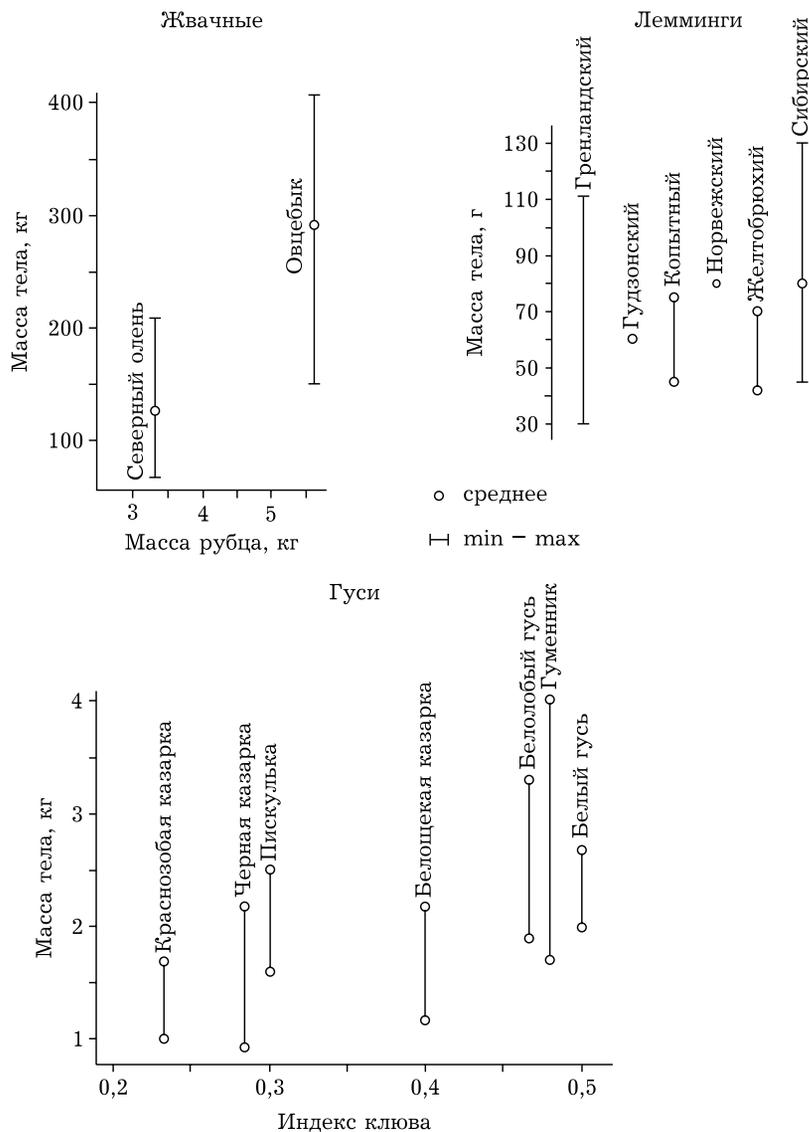
избирательному питанию – увеличение размера или массы тела [Muller et al., 2013; Pineda-Munoz et al., 2016], при котором удельный метаболизм у теплокровных существенно снижается [Шмидт-Нильсен, 1987; Clauss et al., 2013]. Также с увеличением размеров снижается способность травоядных отыскивать определенный корм [Lasa et al., 2010], но растёт физическая сила, которая расширяет, как показано на примере гусей, список доступных кормов [Розенфельд, 2009; Розенфельд, Шереметьев, 2016]. Независимо от размера тела

могут компенсаторно варьировать измельчительная мощность ротового аппарата и развитие нескольких отделов пищеварительного тракта, а также микрофлоры [Воронцов, 1967; Clauss et al., 2008; Gordon, Prins, 2008]. Все это обеспечивает большую вариабельность сравниваемых видов по степени адаптации к неизбирательному питанию.

Жвачные. Различия, ассоциированные с размерами и массой, позволяют считать жвачных намного более адаптированными к неизбирательному питанию, чем гуси

и лемминги, и этот адаптивный разрыв дополнительно увеличен рубцовой ферментацией и зубной системой жвачных [Шереметьев и др., 2021]. Соотношение по массе тела и рубца (рисунок), а также по длине верхнего зубного ряда и другим характеристикам [Данилкин, 1999, 2005; Knott et al., 2005], позволяет уверенно считать овцебыка намного более адаптированным к неизбирательному питанию, чем северный олень.

Лемминги. Размер тела леммингов (рисунок), вероятно, близкий к возможному у арктических травоядных минимуму, позволяет предполагать и минимальный уровень их адаптации к неизбирательному питанию. Однако гипсодонтия и складчатость эмалевых гребней зубов, сокращение фундальной зоны желудка, развитие заднекишечной ферментации и микрофлоры у них настолько существенны по сравнению с другими грызунами [Ворон-



Морфологические характеристики арктических гусей, леммингов и жвачных, влияющие на трофическую избирательность (по [West, Coady, 1974; Malcolm, Brooks, 1985; Данилкин, 1999, 2005; Рябицев, 2001; Вольперт, Шадрина, 2002; Knott et al., 2005; Dunning, 2007; Chergakov, 2008; Сыроечковский, 2013; Розенфельд, Шереметьев, 2016; Норвежский лемминг, 2022; *Dicrostonyx...*, 2022; *Lemmus ...*, 2022])

цов, 1967; Шевырева, 1976; Stevens, Hume, 2004], что могут перевесить адаптации более крупных гусей. Зубы копытных леммингов *Dicrostonyx* считаются намного более адаптированными к фитофагии, чем у настоящих леммингов *Lemmus* [Воронцов, 1967; Шевырева, 1976; Burns, 2004]. Среди первых копытный лемминг может считаться более адаптированным, чем гудзонский, из-за меньшей фундальной зоны желудка и сильнее обособленных его правой и левой частей [Воронцов, 1967]. Среди вторых аналогичное положение можно присвоить сибирскому леммингу, в том числе *L. portenkoi* с о. Врангеля [Wilson, Reeder, 2005], у которого длина верхнего ряда зубов больше, чем у норвежского лемминга [Вольперт, Шадрина, 2002; Норвежский лемминг..., 2022]. Однако для уверенного ранжирования леммингов внутри родов по этим характеристикам данных мало, а их размерно-весовые различия слабо выражены (см. рисунок).

Гуси. Морфофизиологическая изменчивость пищеварительного тракта гусей существенно ограничена в адаптации к фитофагии, как у птиц в целом [Dziąła-Szczepańczyk, Wesolowska, 2008; Frei et al., 2017]. Будучи в основном облигатными фитофагами, гуси считаются адаптированными к такому питанию менее других позвоночных [Sedinger, Raveling, 1984; Buchsbaum et al., 1986; Розенфельд, 2009]. Отделы исходно очень небольшого заднего кишечника, от размера которых зависит время удержания и, таким образом, перевариваемость растительной пищи, у гу-

сей увеличиваются в основном с ростом размеров и массы тела, в том числе в ходе онтогенеза [Buchsbaum et al., 1986; Prop et al., 2005; McWhorter et al., 2009; Frei et al., 2017]. Считается, что в пищевой адаптации гусей много значит возможность выбора кормовых объектов [Крапу, Reinecke, 1992; Durant, 2003], которая, однако, тоже возрастает с ростом размера и массы тела, а еще – с ростом позитивно коррелирующей с ними относительной величины клюва [Розенфельд, 2009; Розенфельд, Шереметьев, 2016]. Масса тела и индекс клюва сравниваемых видов гусей дают следующий порядок возрастания степени адаптации к неизбирательной фитофагии: краснозобая казарка, черная казарка, пискулька, белошекая казарка, белолобый гусь, гуменник, белый гусь (см. рисунок).

Переход гусей к фитофагии, не только ассоциированный с увеличением размеров и массы тела, но и параллельный [Olsen, 2015] и, таким образом, относительно недавний, можно считать неглубоким. Его очевидная связь с увеличением размеров и массы обуславливает дополнительные ограничения, неизбежные у активно летающих птиц [Шмидт-Нильсен, 1987]. Однако если у жвачных можно предполагать наибольший уровень адаптации к неизбирательной фитофагии, то ранжировать гусей и леммингов друг относительно друга без эмпирической оценки их избирательности нельзя. Не дают этого и различия по перевариваемости растительной пищи между ними [Durant, 2003; Rodgers, Lewis, 1985].

Т а б л и ц а 2

Хронология популяционной динамики арктических гусей

Вид	Численность, тыс./популяционный тренд*		
	Середина XX в.	1970–1990-е	Сегодня
Белый гусь	–/N	5000/P	14776/P
Белолобый гусь	–/N	1150/P	5015/P, St
Белошекая казарка	65–70/P	330/P	1319/P
Гуменник	1000/St	40/N	1513/N
Черная казарка	150/N	300/P, N	631/St
Краснозобая казарка	25/N	90/P	130–150/P
Пискулька	100/N	50/N	46/N

* Виды в последовательности по убыванию численности с учетом популяционных трендов: P – рост, N – сокращение; St – стабильный (по [Розенфельд, Шереметьев, 2016 и CAFF, 2018]). Середина XX в. и 1970–1990-е годы: гуменник – только *A. f. serratirostris*; черная казарка – только по Евразии.

Несмотря на недостаток сравнимых данных травоядные Арктики в целом признаются *очень избирательными генералистами* [Iversen et al., 2014; Baggio, Nik, 2020]. Однако отмечено много различий и между ними. На западе Аляски северный олень намного избирательнее овцебыка [Thl, Klein, 2001], что соответствует описанным адаптациям. На расположенном недалеко о. Врангеля лемминги в целом избирательнее гусей и особенно – жвачных, по данным начала лета, к концу лета ранги наиболее избирательных видов сохраняются, как и распределение видов по избирательности внутри групп, при полном соответствии характеристикам адаптаций [Шереметьев и др., 2021]. Это позволяет считать больший размер и массу тела гусей все-таки более существенной адаптацией к неизбирательной фитофагии, чем зубную систему и пищеварительный тракт леммингов. Аналогичным образом на островах Белый и Шокальского в Карском море избирательность северного оленя существенно ниже, чем у белолобого гуся и, особенно, у черной казарки [Розенфельд, Шереметьев, 2020]. А на о. Колгуев в Баренцевом море белолобый гусь менее избирателен, чем белощекая казарка [Розенфельд, Шереметьев, 2013]. В дельте р. Колвилл на Аляске, как и на о. Врангеля, белый гусь существенно менее избирателен, чем черная казарка [Розенфельд и др., 2021]. А. Rodgers и M. Lewis [1985] на о. Иглулик в Канаде показали, что виды *Lemmus* намного избирательнее в питании, чем виды *Dicrostonyx*. К такому же выводу можно прийти, рассматривая данные E. Soininen et al. [2015] по леммингам о-ва Байлот в Канаде, а самым избирательным можно считать норвежского лемминга [Soininen et al., 2017]. Изученность трофических стратегий у множества гусей позволяет высоко оценить адаптивное значение массы тела и величины клюва для неизбирательной фитофагии [Розенфельд, Шереметьев, 2016]. Можно заключить, что степень морфофизиологической адаптации сравниваемых травоядных к неизбирательному питанию соответствует эмпирическим оценкам степени их избирательности и, таким образом, является надежным показателем уровня трофической специализации.

Размер ареала позитивно коррелирует со средней численностью [Holt et al., 1997], а потребление энергии пространственно эквивалентно биомассе [Damuth, 1981; Полищук, Цейтлин, 2001; Алимов, 2013]. Однако лемминги настолько оседлы и количественно изменчивы относительно гусей и жвачных [Чернявский, Лазуткин, 2004], что и размер ареала нельзя считать универсальной характеристикой в сравнении этих видов по размеру и динамике популяций. С другой стороны, расчеты, которые приняты в оценке численности гусей и жвачных на сопоставимых с ареалами территориях [Gunn, 2016; Gunn, Forchhammer, 2016; CAFF, 2018], в оценке популяций леммингов сомнительны. И без вычислений, по крайней мере, биомассы сравнение популяции таких систематически и размерно далеких видов имеет мало смысла [Шереметьев и др., 2021]. Какие бы показатели, в конечном счете, не пришлось сочетать в сопоставлении популяционных трендов гусей, леммингов и жвачных, в фокусе остаются различия по скорости популяционных изменений.

Жвачные. В Арктике можно насчитать около 20 образованных человеком популяций овцебыка, многие из которых быстро растут или, по крайней мере, стабильны [Kutz et al., 2017]. Многие популяции северного оленя, в том числе в тех же местах и при тех же условиях, отстают в росте или сокращаются, например, на Таймыре, островах Врангеля, Бэнкс и Нунивак и др. [Данилкин, 1999; Шереметьев и др., 2014; Mizin et al., 2018; Центральносibirский ГПБ..., 2022]. С середины XX в. мировая популяция овцебыка, ареал и численность которого еще в XIX в. сокращались, в условиях охраны уже увеличилась до 137 тыс., показав только в России тысячекратный рост за 40 лет, тогда как поголовье северного оленя сократилось с 4,8 до 2,9 млн за 21–27 лет [Gunn, 2016; Gunn, Forchhammer, 2016]. Если учесть двукратное преобладание по массе тела овцебыка по сравнению с северным оленем [Данилкин, 1999, 2005], в пересчете на биомассу эти различия намного больше. Таким образом, ареал и численность более специализированного среди жвачных

фитофага, хотя и с участием человека, быстро растут, тогда как у менее специализированного, несмотря на все усилия, – быстро сокращаются.

Лемминги. Сравнительных данных по популяциям леммингов намного меньше. В 1972–1982 гг. на о. Врангеля Ф. Б. Чернявский и А. Н. Лазуткин [2004] отмечали в популяции сибирского лемминга более затяжные и глубокие депрессии, чем у гренландского. В 1990-х последний имел и более высокие пики [Травина, 1999; Travina, 2002], когда циклы обоих видов удлинились и ослабли, как было отмечено в других арктических районах [Kausrud et al., 2008; Menyushina et al., 2012]. Желтобрюхий лемминг на островах Байлот и Хершел Канады, напротив, более многочислен, чем гренландский [Krebs et al., 2012], популяции которого, тем не менее, более стабильны [Gruyer et al., 2009]. Прекращение пиков норвежского лемминга, отмеченное в 1990-х с далеко идущими экстраполяциями, объяснялось климатическими изменениями [Kausrud et al., 2008], но уже пик 2011–2012 гг. оказался самым высоким за прошедшие 30 лет [Емельянова, Оботуров, 2017]. Аналогичное возобновление лемминговых пиков в 2010–2011 г. отмечалось на о. Врангеля [Шереметьев и др., 2021]. И наконец, данные D. Ehrich et al. [2020] по 49 районам Арктики за 20-летний период показали отсутствие у леммингов долгосрочных популяционных трендов, в том числе климатогенных. И количество локальных сообществ, где доминировали виды *Dicrostonyx* или *Lemmus* при совместном обитании, оказалось одинаковым, а численность леммингов сокращалась только в присутствии полевок *Microtus* и *Myodes* [Ehrich et al., 2020]. Однако даже при нулевых в настоящее время популяционных трендах леммингов можно увидеть, что различия между ними по размеру и расположению ареалов значительны (см. табл. 1). Нет данных о том, что ареалы леммингов менялись после перехода плейстоцен – голоцен, до которого, судя по ареалам, шла их дивергенция [Барышников и др., 1981]. Различия леммингов по величине ареалов, таким образом, вряд ли можно связывать с их различиями по степени трофической специализации. В порядке уменьшения ареалы леммингов располагаются следующим образом: желтобрюхий, копытный, сибирский, грен-

ландский, гудзонский, норвежский [Wilson, Reeder, 2005]. Влияние межвидовых различий по степени специализации к фитофагии внутри родов *Dicrostonyx* и *Lemmus* в этой последовательности прослеживается, а влияние намного более существенных межродовых – очевидно, нет. Вне зависимости от уровня специализации современные географические преграды мешают ареалам леммингов в отличие от видов других рассматриваемых групп только расширяться.

Гуси. Сопоставив данные рабочей группы SAFF [2018] с более ранними оценками [Розенфельд, Шереметьев, 2016], можно ранжировать рассматриваемые виды гусей по ареалам (см. табл. 1), и особенно – по численности с учетом ее изменений (табл. 2). Начало восстановления популяций арктических гусей принято ассоциировать с серединой XX см. в. [Розенфельд, Шереметьев, 2016]. Легко заметить, что их размер в основном увеличивается с ростом трофической специализации, оцениваемой по массе тела и величине клюва (см. рисунок), т. е. без необходимости поправок на биомассу. На уровне включающих гусей локальных сообществ в Арктике это подтверждается данными, полученными на островах Белый, Шокальского, Врангеля и на Аляске [Розенфельд, Шереметьев, 2020; Розенфельд и др., 2021; Шереметьев и др., 2021], но противоречит данным по о. Колгуев [Розенфельд, Шереметьев, 2013].

Межгрупповые различия. Современная скорость роста мировой популяции овцебыка многократно выше, чем даже у белолобого гуся, хотя они и не сопоставимы по численности. По биомассе первый уже приблизительно на треть превышает второго, и тоже в соответствии с различиями в уровне их трофической специализации. Однако остановка роста популяции овцебыка на о. Врангеля, когда при тех же условиях популяция белого гуся продолжает расти [Шереметьев и др., 2021], предполагает, что доминантом среди арктических травоядных даже по биомассе будет в итоге не овцебык, а белый гусь. Это противоречие объясняется различиями в условиях зимовки, когда в распоряжении этих гусей оказываются огромные посевные площади в Калифорнии [Сыроечковский, 2013], а у овцебыков – также островная тундра, что и летом. С западной стороны такой же, но квалифицируемый

как инвазия, охват арктической Евразии осуществляет белошекая казарка, также связанная с европейскими посевами, как белый гусь – с калифорнийскими [Сыроечковский, 2013; Розенфельд и др., 2021]. Распределение видов гусей по мировой численности в значительной мере объяснимо степенью этой связи, а также – удаленностью их пролетных путей от районов интенсивной охоты [Розенфельд, Шереметьев, 2016]. Охота тоже избирательна, так как затрагивает сначала крупные и многочисленные виды [Назаретян, 2010; Polishchuk, 2010; Шереметьев и др., 2014, 2019], которые оказываются и более специализированными фитофагами. Истреблением объясняется позднейшее сокращение популяции северного оленя и восточных популяций гуменика в Евразии, вымирание овцебыка на Аляске в XIX в. и др. [Данилкин, 1999, 2005; Розенфельд, Шереметьев, 2016; SAFF, 2018]. Такие отклонения от основной схемы трансформации сообществ арктических травоядных, направление которой определяет конкуренция, могут быть значительны. Однако на уровне локальных сообществ к ним относятся только две популяции северного оленя [Розенфельд и др., 2020]. Популяционные тренды леммингов, приравненные к нулю [Ehrich et al., 2020] или скорее отрицательные [Kausrud et al., 2008; Menyushina et al., 2012], соответствуют низшему уровню их специализации относительно гусей и жвачных. Доказать это на уровне мировых популяций еще нельзя, но преобладание овцебыка и белого гуся по биомассе в локальных сообществах Арктики уже отмечено [Шереметьев и др., 2021]. Таким образом, отставание в росте популяций леммингов от других групп тоже укладывается не только в климатическую, но и в конкурентную схему трансформации арктических сообществ. Можно заключить, что популяции более специализированных травоядных Арктики с середины XX в. в основном растут быстрее или сокращаются медленнее, чем у менее специализированных. В группах гусей и жвачных это проявляется более отчетливо, чем на межгрупповом уровне и, особенно – чем в группе леммингов.

Модель трансформации сообществ

Считая влияние конкуренции таким же вероятным, как влияние человека и климата,

в трансформации сообществ арктических травоядных можно выделить несколько сопутствующих тенденций. Первая из них – опережение генералистов специалистами по скорости роста мировых популяций. Ее результатом в чистом виде была бы позитивная корреляция размера популяций со степенью специализации, т. е. доминирование сильнейших трофических конкурентов и относительная редкость слабейших. И поскольку основным атрибутом этой специализации является размер тела, то наибольшая доля в биомассе травоядных и, может быть, в потреблении растительности Арктики должна быть у овцебыка, а наименьшая – у леммингов. Воссоздавая и/или поддерживая популяции овцебыка и белого гуся, человек, может быть, неосознанно становится частью механизма этой тенденции [Шереметьев и др., 2019]. Во всяком случае, аналогичные усилия по другим видам значительно менее успешны. Однако, если шкала конкурентных рангов всех рассматриваемых видов и может быть единой, их упорядоченность в этой шкале по систематическим и размерным группам сама мешает линейной связи между размером популяций и специализацией к фитофагии. Вероятная причина этого – более сильная конкуренция внутри групп гусей, леммингов и жвачных, чем между ними. Овцебык, например, более негативно влияет на северного оленя, чем на гусей или леммингов [Шереметьев и др., 2017], а белый гусь сильнее влияет на черных казарок [Розенфельд и др., 2021]. Имеются, вероятно, и другие причины этой нелинейности, включая упомянутые различия в мобильности. Однако эндогенная специфика этой тенденции позволяет считать ее основной или, по крайней мере, первичной, каким бы существенным не оказался вклад других факторов в трансформацию арктических сообществ.

Влияние человека на леммингов, судя, по крайней мере, по отсутствию у них популяционных трендов [Ehrich et al., 2020], можно считать минимальным, а на популяции арктических гусей и жвачных – напротив, существенным [Шереметьев и др., 2014; Розенфельд, Шереметьев, 2016]. Поэтому выраженная ранее противоположная тенденция опережения специалистов генералистами по скорости роста популяций была обусловлена избирательным по размеру и/или

численности истреблением со стороны человека. Ее преобладание в основном прекращено с середины XX в., когда начинается рост популяций многих видов гусей [Розенфельд, Шереметьев, 2016], и быстрее всего – у более специализированных (см. табл. 2). Именно генералисты доминировали в сообществе травоядных о. Врангеля до заповедного режима, когда основную часть биомассы травоядных здесь представляли лемминги, было мало черных казарок, популяция белолобого гуся сокращалась, а жвачных еще не вселили [Шереметьев и др., 2017]. Любые природоохранные усилия, включая не прямые следствия развития сельского хозяйства в местах зимовки гусей, возвращают арктические сообщества к основной тенденции, ведущей к доминированию специалистов. На фоне этих усилий экспансия белошекой казарки в европейской Арктике [Розенфельд и др., 2021], которая характеризуется промежуточным уровнем специализации, а не черной [Розенфельд, Шереметьев, 2016; SAFF, 2018], специализация которой существенно ниже, это начало восстановления доминирующего положения специалистов.

К основным сегодняшним последствиям глобального потепления для арктических травоядных относят учащение гололедов и рост первичной продукции из-за ранней и продолжительной вегетации, а в перспективе – зональный сдвиг и затопление побережья [Kausrud et al., 2008; Hupp et al., 2018; Розенфельд и др., 2021; Rantanen et al., 2022]. Но отсутствие подтверждений их долгосрочного эффекта в течение уже более 40 лет с начала основной фазы потепления климата оставляет и нам только возможность предположений. Негативный эффект гололедов наиболее чувствителен для жвачных, и особенно – для леммингов, для которых много значит подснежная часть годового цикла [Чернявский, Лазуткин, 2004]. Позитивный эффект роста первичной продукции более чувствителен для жвачных и гусей [Розенфельд и др., 2021]. Рост первичной продуктивности, как и любое *окно возможностей*, сначала должен вызывать рост популяций генералистов, а уж потом специалистов, т. е. относимых к *r*- и *K*-стратегам соответственно [Шварц, 2004]. Однако глобальное потепление идет, а тенденции ускоренного роста популяций гене-

ралистов наблюдать не приходится. Ничего не меняют данные о распределении *capital/income*, описанном в образовании фолликулов у гусей, так как и оно зависимо от размеров тела [Drent et al., 2006; Hupp et al., 2018] и, таким образом, от уровня специализации. От сдвига тундровой растительности к северу и затопления приморских маршей из-за дальнейшего потепления, как от любой катастрофы, конечно, следует ждать ускорения роста популяций генералистов. В их число на южной границе Арктики можно включить также полевок *Microtus* и *Myodes* [Soininen et al., 2013; Ehrlich et al., 2020]. Отступление тундры, вероятно, более чувствительно для леммингов, затопление маршей – для гусей, в жизни которых эти местообитания очень важны [Розенфельд, Шереметьев, 2016]. Однако о какой-либо тенденции к доминированию генералистов среди травоядных Арктики, которая из-за наблюдаемых сегодня климатических изменений пересиливает исходную тенденцию к доминированию специалистов, говорить нет оснований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные данные позволяют конкретизировать три основных вывода:

1. У рассмотренных видов арктических травоядных уровни морфофизиологической адаптации к неизбирательной фитофагии соответствуют уровням эмпирически определяемой трофической избирательности. Поэтому и то и другое характеризует меру трофической специализации каждого из них.

2. Степень этой специализации увеличивается в ряду: настоящие лемминги, копытные лемминги, краснозобая казарка, черная казарка, пискулька, белошекая казарка, белолобый гусь, гуменник, белый гусь, северный олень, овцебык. Таким образом, наибольшее адаптивное значение имеет размер тела.

3. В настоящее время популяции более специализированных видов арктических травоядных в основном более многочисленны, растут быстрее или сокращаются медленнее, чем у менее специализированных.

Все это приводит к заключению, что в современной трансформации сообществ арктических травоядных значительно большую роль играет межвидовая конкуренция,

результаты которой зависят от трофической специализации, чем факторы среды, в том числе климатические изменения и истребление. Середина XX в. является условным хронологическим рубежом ослабления негативного влияния человека, когда исходная тенденция опережения менее специализированных видов травоядных более специализированными по скорости роста мировых популяций восстановилась. С этого времени природоохранная и сельскохозяйственная активность человека становится частью механизма этой тенденции, тогда как влияние на нее глобального потепления пока не очевидно. Наиболее яркие примеры ускоренного роста мировых популяций специалистов – это овцебык и белый гусь, а примеры замедленного или остановившегося роста популяций генералистов – лемминги и самые мелкие казарки. Даже искусственное восстановление или поддержание популяций генералистов становится трудной задачей. В итоге, современную трансформацию сообществ арктических травоядных можно признать обусловленной в основном эндогенными, а не средовыми факторами.

Выражаю благодарность всем моим коллегам за работу над совместными статьями, перечисленными в списке литературы и обеспечившими существенную часть данных для этого обзора, и за материал для них. Работа выполнена по гос. заданию МИНОБРНАУКИ РФ (тема № 121031000153-7 “Современные и позднелайстоценовые сообщества позвоночных животных Восточной Азии”).

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 2013. 342 с.
- Барышников Г. Ф., Гарутт В. Е., Громов И. М., Гуреев А. А., Кузьмина И. Е., Соколов А. С., Стрелков П. П., Година А. В., Жегалло В. И. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен – современность). Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1981. 456 с.
- Вольперт Я. Л., Шадрин Е. Г. Мелкие млекопитающие Северо-Востока Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 2002. 246 с.
- Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1967. 239 с.
- Данилкин А. А. Оленьи. М.: ГЕОС, 1999. 552 с.
- Данилкин А. А. Полорогие. М.: КМК, 2005. 550 с.
- Емельянова Л. Г., Оботуров А. С. Пространственно-временная структура цикла динамики численности норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) в Фенноскандии // Arctic Envir. Res. 2017. № 4. С. 321–335.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
- Кирющенко С. П. О трофических взаимоотношениях леммингов и растительности в тундровых экосистемах // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. 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.
- Кондратьев А. В. Экология питания гусей в Арктике и на пути к ней // Казарка. 2002. № 8. С. 79–101.
- Назаретян А. П. О пользе междисциплинарности, или: Отчего же вымерла мегафауна плейстоцена? // Биосфера. 2010. Т. 2, № 2. С. 312–320.
- Норвежский лемминг / Семейство полевки / Отряд грызуны (Rodentia) / Млекопитающие.ру. <http://mlekoпитajuschie.ru/semejstvo-polevki/norvezhskij-lemming.html> (Дата обращения: 04.04.2022).
- Павлинов И. Я., Лисовский А. А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: КМК, 2012. 604 с.
- Полищук Л. В., Цейтлин В. Б. Масса тела, плотность популяции и число потомков у млекопитающих // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62, № 5. С. 3–24.
- Розенфельд С. Б. Питание казарок и гусей в российской Арктике. М.: КМК, 2009. 236 с.
- Розенфельд С. Б., Шереметьев И. С. Питание и трофические связи белошейной казарки (*Branta leucopsis*): характер использования тундровых и приморских местообитаний острова Колгуев // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 12. С. 1450–1462.
- Розенфельд С. Б., Шереметьев И. С. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов // Журн. общ. биол. 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, N 5. P. 436–455]
- Розенфельд С. Б., Шереметьев И. С. Сравнительный анализ питания дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*), белолобого гуся (*Anser albifrons*) и черной казарки (*Branta bernicla*) на островах Белый и Шокальского (ЯНАО) // Зоол. журн. 2020. Т. 77, № 1. С. 16–37. [Rozenfeld S. B., Sheremetyev I. S. A comparative analysis of the reindeer (*Rangifer tarandus*), the greater white-fronted goose (*Anser albifrons*), and the brant goose (*Branta bernicla*) diets on Belyi and Shokalskii Islands (Yamalo-Nenets Autonomous Okrug) // Biol. Bull. 2021. Vol. 48, N 7. P. 1094–1103.]
- Розенфельд С. Б., Шереметьев И. С., Баранюк В. В. Трофические взаимодействия белого гуся и черной казарки в период размножения в аспекте популяционной динамики // Экология. 2021. № 6. С. 460–469. [Rozenfeld S. B., Sheremetyev I. S., Baranyuk V. V. Trophic interactions between snow goose and brant goose in the breeding time with regard to their population trends // Rus. J. Ecol. 2021. Vol. 52, N 6. P. 523–532]
- Рябцев В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2001. 608 с.
- Сырочковский Е. В. Пути адаптации гусеобразных трибы Anserini к обитанию в Арктике. М.: КМК, 2013. 297 с.

- Травина И. В. Особенности динамики численности лемминговых популяций (*Dicrostonyx vinogradovi* Ognev и *Lemmus sibiricus portenkoi* Tschernyavsky) на острове Врангеля в 1989–1998 гг. // VI Съезд териол. о-ва РАН, 1999. С. 257.
- Центральносибирский ГПБ заповедник: Летопись природы. <https://centralsib.com/news/dikogo-severnogolenya-pereschitali-na-severe-krasnoyarskogo-kraya> (Загружено 27.06.2022).
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
- Шварц Е. А. Сохранение биоразнообразия сообщества и экосистемы. М.: КМК, 2004. 112 с.
- Шевырева Н. С. О параллельном развитии некоторых типов зубной системы у грызунов (Rodentia, Mammalia). Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 4–47.
- Шереметьев И. С., Розенфельд С. Б., Баранюк В. В. Трофическая избирательность травоядных о. Врангеля и ее роль в круговороте вещества арктической экосистемы // Сиб. экол. журн. 2021. Т. 28, № 2. С. 174–186. [Sheremetev I. S., Rosenfeld S. B., Baranyuk V. V. Herbivore diet selectivity and its influence over ecosystem recycling in Wrangel Island // Contemporary Problems of Ecology. 2021. Vol. 14, N 2. P. 138–148]
- Шереметьев И. С., Розенфельд С. Б., Груздев А. Р. Перекрывание трофических спектров жвачных, гусей и леммингов на о. Врангеля в летний период // Экология. 2017. № 6. С. 440–446. [Sheremetev I. S., Rosenfeld S. B., Gruzdev A. R. 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 изоляции овцебыка *Ovibos moschatus* и северного оленя *Rangifer tarandus* // Журн. общ. биологии, 2014. Т. 75, № 1. С. 62–73. [Sheremetev I. S., Rosenfeld 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* coexisting in isolation // Biol. Bull. Rev. 2014. Vol. 4, N 5. P. 433–442]
- Шереметьев И. С., Розенфельд С. Б., Сипко Т. П. Мета-анализ трофических спектров крупных травоядных Северной Азии в аспекте смены доминирующих потребителей растительности // Арид. экосистемные. 2019. Т. 25, № 3. С. 30–38. [Sheremetev I. S., Rosenfeld S. B., Sipko T. P. Meta-analysis of the large herbivores' trophic spectra in Northern Asia concerning changes of dominant primary consumers // Arid Ecosyst. 2019. Vol. 9, N 3. P. 166–173.]
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Barrio I. C., Hik D. S. Herbivory in Arctic ecosystems // Encyclopedia of the World's Biomes / Eds.: M. I. Goldstein, D. A. DellaSala. Elsevier, 2020. P. 446–456.
- Bascompte J., Melian C. Simple trophic modules for complex food webs // Ecology. 2005. Vol. 86. P. 2868–2873.
- Bergman C., 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.
- Buchsbaum R., Wilson J., Valiela I. Digestibility of plant constituents by Canada geese and Atlantic brant // Ecology. 1986. Vol. 67, N 2. P. 386–393.
- Burns J. A. Late Pleistocene lemmings (*Lemmus trimucronatus* and *Dicrostonyx groenlandicus*, Muridae, Rodentia) from Alberta, Canada // J. Mammal. 2004. Vol. 85, N 3. P. 379–383.
- CAFF: A Global audit of the status and trends of Arctic and northern hemisphere goose populations. Akureyri, Iceland, 2018. 174 p.
- Cheprakov M. I. Differences in the reaction of collared lemmings *Dicrostonyx torquatus* to changes in the photoperiod // Dokl. Biol. Sci. 2008. Vol. 421. P. 269–270.
- Clauss M., Kaiser T., Hummel J. Morphophysiological adaptation of browsing and grazing mammals // The Ecology of Browsing and Grazing. Berlin: Springer-Verlag, 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.
- Danell K., Utsi P. M., Palo R. T., Eriksson O. Food plant selection by reindeer during winter in relation to plant quality // Ecography. 1994. Vol. 17, N 2. P. 153–158.
- Damuth J. Population density and body size in mammals // Nature. 1981. Vol. 290. P. 699–700.
- Dicrostonyx groenlandicus* Bering collared lemming / AnimalDiversityWeb https://animaldiversity.org/accounts/Dicrostonyx_groenlandicus (Загружено 22.07.2022).
- Drent R. H., Fox A. D., Stahl J. Travelling to breed // J. Ornithol. 2006. Vol. 147. P. 122–134.
- Dunning J. B. CRC Handbook of avian body masses (2nd ed.). Boca Raton: CRC Press, 2007. 666 p.
- Durant D. The digestion of fibre in herbivorous Anatidae a review // Wildfowl. 2003. Vol. 54. P. 7–24.
- Dziąła-Szczepańczyk E., Wesolowska I. Morphometric characteristics of esophagus and intestine in tufted ducks (*Aythya fuligula*) wintering on the Baltic coastal areas in Northwestern Poland // EJPAU. 2008. Vol. 11. N 4. <http://www.ejpau.media.pl/volume11/issue4/art-35.html> (Дата обращения 17.05.2022).
- Ehrich D., Schmidt N. M., Gauthier G., Alisauskas R., Angerbjörn A., Clark K., Ecke F., Eide N. E., Framstad E., Frandsen J., Franke A., Gilg O., Giroux M.-A., Henttonen H., Hörnfeldt B., Ims R. A., Kataev G. D., Kharitonov S. P., Killengreen S. T., Krebs C. J., Lancelot R. B., Lecomte N., Menyushina I. E., Morris D. W., Morrisson G., Oksanen L., Oksanen T., Olofsson J., Pokrovsky I. G., Popov I. Yu., Reid D., Roth J. D., Saalfeld S. T., Samelius G., Sittler B., Slepsov S. M., Smith P. A., Sokolov A. A., Sokolova N. A., Soloviev M. Y., Solovyeva D. V. Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? // Ambio. 2020. Vol. 49, N 3. P. 786–800.
- Freckleton R. P., Watkinson A. R. Asymmetric competition between plant species // Func. Ecol. 2001. Vol. 15. P. 615–623.
- Frei S., Ortman S., Kreuzer M., Hatt J.-M., Clauss M. Digesta retention patterns in geese (*Anser anser*) and turkeys (*Meleagris gallopavo*) and deduced function of avian caeca // Compar. Biochem. Physiol. (Part A: Molec. Integr. Physiol.). 2017. Vol. 204. P. 219–227.
- Gordon I. J., Prins H. H. T. Introduction: grazers and browsers in a changing world // The Ecology of Browsing and Grazing. Berlin: Springer-Verlag, 2008. P. 1–20.

- Gruyer N., Gauthier G., Berteaux D. Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada // *Polar Biol.* 2009. Vol. 33, N 6. P. 725–736.
- Gunn A. *Rangifer tarandus* / The IUCN Red List of Threatened Species, 2016. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T29742A22167140.en> (Загружено 27.06.2022).
- Gunn A., Forchhammer M. *Ovibos moschatus* (errata version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species, 2016. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T29684A9526203.en> (Загружено 27.06.2022).
- Hardy N. B., Peterson D. A., Normark B. B. Nonadaptive radiation: Pervasive diet specialization by drift in scale insects? // *Evolution.* 2016. Vol. 70, N 10. P. 2421–2428.
- Holt R. D., Lawton J. H., Gaston K. J., Blackburn T. M. On the relationship between range size and local abundance: Back to basics // *Oikos.* 1997. Vol. 78, N 1. P. 183–190.
- Hupp J. W., Ward D. H., Soto D. X., Hobson K. A. Spring temperature, migration chronology, and nutrient allocation to eggs in three species of arctic-nesting geese: Implications for resilience to climate warming // *Glob. Change Biol.* 2018. Vol. 24. P. 5056–5071.
- Ihl C., Klein D. R. Habitat and diet selection by muskoxen and reindeer in Western Alaska // *J. Wildlife Manag.* 2001. Vol. 65, N 4. P. 964–72.
- Ims R. A., Fuglei E. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // *Bioscience.* 2005. Vol. 55. P. 311–322.
- Iversen M., Fauchald P., Langeland K., Ims R. A., Yoccoz N. G., Brathen K. A. Phenology and cover of plant growth forms predict herbivore habitat selection in a high latitude ecosystem // *PLoS ONE.* 2014. Vol. 9, N 6. P. e100780.
- 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.
- Kausrud K. L., Mysterud A., Steen H., Vik O., IIIstbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A. M., Mysterud I., Solhøy T., Stenseth N. C., Linking climate change to lemming cycles // *Nature.* 2008. Vol. 456. P. 93–97.
- Spitsyn V. M., Bolotov I. N., Kondakov A. V., Klass A. L., Mizin I. A., Tomilova A. A., Zubrii N. A., Gofarov M. Y. A new Norwegian lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia // *Ecol. Montenegr.* 2021. Vol. 40. P. 93–117.
- Knott K., Barboza P., Bowyer R. Growth in arctic ungulates: Postnatal development and organ maturation in *Rangifer tarandus* and *Ovibos moschatus* // *J. Mammal.* 2005. Vol. 86. P. 121–130.
- Krapu G. L., Reinecke K. J. Foraging ecology and nutrition // *Ecology and management of breeding waterfowl* / Eds.: B. D. J. Batt, M. G. Anderson, A. D. Afton. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1992. P. 1–29.
- Krebs C. J., Bilodeau F., Gauthier G., Gilbert S., Duchesne D., Wilson D. J. Are lemming winter nest counts a good index of population density? // *J. Mammal.* 2012. Vol. 93, N 1. P. 87–92.
- Kutz S., Rowell J., Adamczewski J. Muskox Health Ecology Symposium 2016: Gathering to share knowledge on Umingmak in a time of rapid change // *Arctic.* 2017. Vol. 70, N 2. P. 225–236.
- 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.
- Lemmus sibiricus* brown lemming / Animal Diversity Web https://animaldiversity.org/accounts/Lemmus_sibiricus (Загружено 22.07.2022).
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
- Malcolm J. R., Brooks R. J. Influence of photoperiod and photoperiod reversal on growth, mortality, and indicators of age of *Dicrostonyx groenlandicus* // *Can. J. Zool.* 1985. Vol. 63. P. 1497–1509.
- McGill B. J., Rampal S., Etienne S. R. 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. Vol. 10. P. 995–1015.
- McWhorter T. J., Caviades-Vidal E., Karasov W. H. The integration of digestion and osmoregulation in the avian gut // *Biol. Rev.* 2009. Vol. 84. P. 533–565.
- Menyushina I. E., Ehrlich 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.
- Mizin I., Sipko T., Davydov A., Gruzdev R. A. The wild reindeer (*Rangifer tarandus*: Cervidae, Mammalia) on the Arctic islands of Russia: A review // *Nature Conserv. Res.* 2018. N 3. P. 1–14.
- 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.
- Pineda-Munoz S., Evans A., Alroy J. The relationship between diet and body mass in terrestrial mammals // *Paleobiology.* 2016. Vol. 42, N 4. P. 659–669.
- Polishechuk L. V. The three-quarter-power scaling of extinction risk in Late Pleistocene mammals, and a new theory of the size selectivity of extinction // *Evol. Ecol. Res.* 2010. Vol. 12, N 1. P. 1–22.
- Ponisio L. C., Valdovinos F. S., Allhoff K. T., Gaiarsa M. P., Barner A., Guimarres P. R. Jr., Hembry D. H., Morrison B., Gillespie R. A Network perspective for community assembly // *Front. Ecol. Evol.* 2019. Vol. 7. P. 1–11.
- Prop J., Van Marken Lichtenbelt W. D., Beekman J. H., Faber J. F. Using food quality and retention time to predict digestion efficiency in geese // *Wildl. Biol.* 2005. Vol. 11. P. 21–29.
- Rantanen M., Karpechko A. Y., Lipponen A., Nordling K., Hyytiäinen O., Ruosteenoja K., Vihma T., Laaksonen A. The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979 // *Commun. Earth Environ.* 2022. Vol. 3. P. 168.
- Ricklefs R. E. A comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model // *Oikos.* 2003. Vol. 100. P. 185–192.
- Rodgers A., Lewis M. C. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): food preferences // *Canad. J. Zool.* 1985. Vol. 63, N 5. P. 1161–1173.

- 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.
- Soininen E. M., Gauthier G., Bilodeau F. Berteaux D., Gielly L., Taberlet P., Gussarova G., Bellemain E., Hassel K., Stenmuen H. K., Epp L., Schrumder-Nielsen A., Brochmann C., Yoccoz N. G. Highly overlapping winter diet in two sympatric lemming species revealed by DNA metabarcoding // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, N 1. P. e0115335.
- Soininen E. M., Ravolainen V. T., Brathen K. A., Yoccoz N. G., Gielly L., Ims R. A. Arctic small rodents have diverse diets and flexible food selection // *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8, N 6. P. e68128.
- Soininen E. M., Zinger L., Gielly L., Yoccoz N. G., Henden J.-A., Ims R. A. Not only mosses: Lemming winter diets as described by DNA metabarcoding // *Polar Biol*. 2017. Vol. 40. P. 2097–2103.
- Staaland H., Brattbakk I., Ekern K., Kildemo K. Chemical composition of reindeer forage plants in Svalbard and Norway // *Ecography*. 1983. Vol. 6, N 2. P. 109–122.
- Stevens C. E., Hume I. D. Comparative physiology of the vertebrate digestive system. N.Y.: Cambridge Univ. Press, 2004. 400 p.
- Travina I. V. Long-term dynamics of lemming numbers on Wrangel Island // *Arct. Birds*. 2002. Vol. 4. P. 32–37.
- West G. C., Coady J. W. Fatty acid composition of tissue lipids of captive and wild brown lemmings // *Compar. Biochem*. 1974. Vol. 47, N 2. P. 353–368.
- Wilson D. E., Reeder D. M. (ed). Mammal species of the world. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed). Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. 142 p.

Trophic specialisation levels of geese, lemmings and ruminants with regard to transformation of Arctic herbivore communities

I. S. SHEREMETEV

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS,
Russian Academy of Sciences
690022, Vladivostok
E-mail: sheremetev@biosoil.ru*

Despite more and more data on the Arctic biotic communities even the principal course of their transformation remains unclear. In this concern the profound interest is related to differences in population dynamics of geese, lemmings and ruminants covering more than 98 percent of the Arctic terrestrial ecosystem recycling and competing on the specialization ground for the same food resources. Comparing 15 species of the taxa we showed that grades of their morphophysiological adaptation to phytophagy are matched to empirical estimates of their food selectivity, thereby describing their trophic specialization distribution. Thus in the Arctic herbivore communities the selectivity distribution is so stable as specialization. The trophic specialists include muskox and snow goose in the first place, while the generalists are lemmings and smallest black geese. The specialist populations have mainly higher size and/or growth rate than the generalist populations have. It may be concluded that interspecific competition influence contemporary transformation of the Arctic herbivore communities much stronger than such environmental factor as global warming and human activity do.

Key words: Arctic, geese, global change, lemmings, ruminants, selectivity, specialization.