

УДК 574:574.38

## ВЫМИРАНИЕ КРУПНЫХ ТРАВояДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: НИШЕВЫЕ ПАРАМЕТРЫ СОСУЩЕСТВУЮЩИХ В ИЗОЛЯЦИИ ОВЦЕБЫКА *OVIBOS MOSCHATUS* И СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ *RANGIFER TARANDUS*

© 2014 г. И. С. Шереметьев<sup>1</sup>, С. Б. Розенфельд<sup>2</sup>, Т. П. Сипко<sup>2</sup>, А. Р. Груздев<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Биолого-почвенный институт ДВО РАН  
690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159  
e-mail: sheremetyev@ibss.dvo.ru

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
119071 Москва, Ленинский просп., 33  
e-mail: rozenfelldb@mail.ru, sipkotp@mail.ru

<sup>3</sup> ФГБУ “Остров Врангеля” государственный природный заповедник  
689400 Чукотский АО, Певек, Обручева, 38  
e-mail: gruzdevar@mail.ru

Поступила в редакцию 17.06.2013 г.

Вымирание северных травоядных в плейстоцене – загадка для многих биологов. Климат или человек являются их основной причиной? Вымирание сильнейшего трофического конкурента прежде слабейшего свидетельствует в пользу “антропогенной” гипотезы. Сохранившиеся элементы плейстоценовых сообществ позволяют это легко проверить. Северный олень и овцебык до настоящего времени сосуществуют в Арктике. Их островные популяции – уникальный эксперимент для выяснения роли соперничества. На о. Врангеля тенденции изменения их численности противоположны. И эта ситуация повторяется на других арктических островах. Размер островной популяции северного оленя уменьшается. Островная популяция овцебыка, напротив, растет. Мы установили, что эти тенденции предопределены структурой трофической сети. Перекрывание ниш значительно, а пространственная сегрегация бесперспективна. Трофический спектр у овцебыка шире, чем у северного оленя. Эксклюзивная часть ресурсов овцебыка тоже существенно больше. Северный олень занимает худшее положение во всех типах местообитаний. Итог изменения их ареалов в плейстоцене противоположен. Видимо, конкурентные преимущества овцебыка не спасли его от вымирания в Палеарктике. Следовательно, вымирание овцебыка – результат интенсивного выборочного истребления. Таким образом, человек скорее, чем климат, был основной причиной плейстоценовых вымираний. А важнейшее условие успеха современной реинтродукции – хорошая охрана.

Отсутствие прямых доказательств не мешает большинству биологов видеть в видовом разнообразии атрибут устойчивости сообществ, а с ними – устойчивости экосистем (Шитиков и др., 2011; Rodrigues et al., 2011). Воспринимая собственную среду как глобальную экосистему, человек озабочен сохранением ее разнообразия, и, в особенности, разнообразия ее живой составляющей (Маслов, 1997; Lambeck, 1997; Gaston et al., 2007). Список утраченных видов СИТЕС (IUCN, 2012) внушает ощущение недостатка усилий по сохранению среды и биоты, а еще более многочисленные находки вымерших видов и палеорекострукции указывают на драматизм событий, которые можно ожидать вслед за потерей видо-

вого разнообразия (Жегалло и др., 2001; Zimov, 2005).

Один из важнейших способов понять причины потери разнообразия – анализ вымирания видов в прошлом в связи с конкретными условиями (Чайковский, 2003). Богатейший материал для обсуждения этой проблемы предоставлен четвертичными вымираниями млекопитающих, а, в особенности, вымираниями крупных травоядных, условно отнесенными к концу плейстоцена и началу голоцена (Верещагин, Барышников, 1980; Пучков, 1991; Маслов, 1997; Barnosky et al., 2004), хотя разброс этих событий во времени значителен (Назаретян, 2010). Особый интерес в этом материале пред-

ставляет перспектива оценить влияние не только природных, но и антропогенных факторов (Rule et al., 2012), а это основа уже не только для фундаментально-научных и природоохранных поисков, но и для важных экономических и политических решений (Milner-Gulland, Bennett, 2003; Chapin et al., 2004). Существует две основные группы гипотез об основной причине вымирания современных мамонтам (*Mammuthus* Brookes, 1828) млекопитающих: “климатические” и “антропогенные”. Сторонники первой прямо или косвенно доказывают, что эти вымирания обусловлены в основном климатическими изменениями (Guthrie, 2006; Firestone et al., 2007; Lorenzen et al., 2011). Свою аргументацию они черпают в очевидном влиянии климатических условий на современную растительность, и соответственно на млекопитающих, связанных с определенными группировками растительности, и привлекают палеоклиматические и палеоботанические данные (Андреичева и др., 2008). Их оппоненты считают варварскую деятельность древнего человека ключевым фактором этих вымираний, зная, как это происходило в исторический период, и видя, как это бывает в наши дни (Prideaux et al., 2007; Назаретян, 2010). Давность событий мешает утвердить абсолютный приоритет одной из этих точек зрения, тем более что и те, и другие исследователи работают в основном на разном материале и спорят в основном о приоритете. Тем не менее по состоянию дел на сегодняшний день сторонники антропогенной версии в основном укрепляют позиции, тогда как сторонники климатической версии их все больше утрачивают (Назаретян, 2010). Вот вкратце некоторые, на наш взгляд, серьезные доводы в пользу антропогенной и против климатической гипотез:

1. Растущее число ископаемых находок и возможности датировки все чаще дают возможность увидеть, что вымираниям млекопитающих в определенном регионе предшествует появление человека (Grayson, Meltzer, 2003; Rule et al., 2012).

2. Сравнительно крупноразмерные виды вымирали быстрее мелкоразмерных (Пучков, 1991; Polishchuk, 2010), что соответствует стратегии и первобытной, и современной охоты (Данилкин, 1999; Дунищенко, 2000; Surovell et al., 2005).

3. Массивность костных отложений (так называемые кухонные отбросы) добытых древним человеком животных демонстрирует внушительность его запросов и масштаб истребления (Нефедов, 1996; Динесман, Савинецкий, 2003; Тихонов, 2005).

4. В увязке климатических и геологических событий с изменениями биоты заложен принци-

пиальный методический просчет: климатологи восстанавливают цепь климатических смен с оглядкой на изменения растительности и животного мира, а часто просто основываются на биологическом материале, а палеонтологи и биогеографы, не задумываясь, используют эти климатические данные для своей аргументации (Еськов, 2004).

5. Изменения климата далеко не всегда могут совпадать с вымиранием определенного вида млекопитающего в определенном регионе (Назаретян, 2010).

6. Предшествующие потепления плейстоцена не сопровождались массовыми вымираниями (Маслов, 1997).

7. Принято считать, что влияние климата на млекопитающих, в особенности крупных, осуществляется через влияние на растительность, тогда как появились данные, показывающие, что смены растительности могут не предшествовать, а сопровождать вымирания млекопитающих (Абатуров, 1984; Пучков, 1992; Vartanyan et al., 1993; Zimov, 2005; Gill et al., 2009).

Окончательное разрешение этого спора вряд ли возможно с помощью уточнения датировок и климатических осцилляций или при появлении новых находок и новых интерпретаций. Требуется раскрытие механизма, в соответствии с которым вымирал тот или иной вид, которое невозможно без взгляда извне. Например, это попытки оценки популяционно-генетических параметров вымерших видов для тестирования гипотезы об инбридинге (Lorenzen et al., 2011). В этой статье мы предлагаем подойти к оценке роли межвидового соперничества в вымирании видов мамонтовой фауны.

Структурирующая роль межвидового соперничества в современных сообществах общеизвестна (Бигон и др., 1989), однако очевидной эту роль делают три атрибута соперничества: сходство ресурсных спектров (перекрывание ниш), недостаток ресурсов и собственно результат соперничества. Результат соперничества в виде вымирания одних травоядных и выживания других – это фундаментальная суть рассматриваемой проблемы. Недостаток используемых сообществом ресурсов подразумевается как в “климатической”, так и в “антропогенной” гипотезе: изменения климата привели к сдвигу зон растительности, в результате которого площадь местообитаний травоядных млекопитающих сократилась; уменьшив *свободное от хищника пространство* (Jeffries, Lawton, 1984), распространившийся человек сократил

площадь местообитаний, доступных для травоядных. Таким образом, ключевым из интересующих исследователей факторов прошлого остается перекрывание ниш, допустить которое позволяет значительное видовое разнообразие травоядных мамонтовой фауны (Верещагин, 1977; Жегалло и др., 2001; Barnosky et al., 2004; Lyons et al., 2004; Zimov, 2005), т.е. большое число видов, использующих ресурсы сообщества. Во всяком случае перекрывание трофических ниш современных травоядных, которые прежде были элементами сообществ травоядных мамонтовой фауны, является значительным (Leuthold, 1978; Шереметьев, Прокопенко, 2006; Codron et al., 2011).

Доказательство организующей роли соперничества в сообществах травоядных мамонтовой фауны само по себе не может быть использовано как аргумент в пользу той или иной гипотезы вымирания, тогда как доказательство обратного – это прямое свидетельство в пользу решающей роли первобытного перепромысла (overkill), т.е. антропогенного фактора. В современных сообществах травоядных, находящихся в условиях перепромысла, последствий влияния соперничества, например за корм, не удается обнаружить (Шереметьев и др., 2011). Возможно, в этом и состоит основная причина недостатка эмпирических доказательств роли соперничества (Ritchie, 2002). Напротив, охраняемые сообщества травоядных демонстрируют сверхобилие сильнейших соперников (Стивенс и др., 2012). Перепромысел травоядных мамонтовой фауны, как любая катастрофа, не мог позволить этим видам достигнуть плотности популяций близкой к вместимости среды и соперничать за ресурсы. Поэтому любые факты, демонстрирующие вымирание сильнейшего соперника прежде слабейшего, однозначно подтверждают гипотезу о преимущественной антропогенной обусловленности вымирания, общее представление о котором даже можно сформулировать точнее: не просто сокращение вместимости среды, а поголовное истребление.

Тафоценозы травоядных мамонтовой фауны вряд ли смогут обеспечить материал для строгой оценки роли соперничества в древних сообществах, хотя исключать появление таких данных нет повода. Однако часть этих видов сохранилась до настоящего времени в условиях, ненамного отличающихся от существовавших в конце плейстоцена и в начале голоцена, позволяя детально проанализировать их взаимоотношения. Сосуществующие на арктических островах популяции овцебыка *Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780 и северного оленя *Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758

предоставляют эту уникальную возможность. Заповедный режим, изоляция и ограниченность территории островов исключают взаимодействия с другими крупными травоядными, делают соперничество этих видов неизбежным и сводят на нет возможные преимущества одного из соперников, не связанные со структурой ниши. Например, обуславливают невозможность перемещаться на участки, где соперник отсутствует. В этом отношении арктический остров с двумя популяциями и сообщества используемыми трофическими ресурсами и пространством мало чем отличается от лабораторного микрокосма Гаузе (Гиляров, 2002).

В плейстоцене оба вида обитали на значительной территории в Голарктике. Ареал северного оленя в Евразии достигал побережья Средиземного и Черного морей, а ареал овцебыка – севера Монголии и Казахстана (Данилкин, 1999, 2005). Итог трех дальнейших событий в истории этих двух видов является ключевым в решении вопроса о роли соперничества:

1. Итог последовавшего сокращения ареалов: современный ареал северного оленя, хотя и не так велик, как в плейстоцене и начале голоцена, расположен на двух континентах и имеет значительные размеры; современный ареал овцебыка, за исключением возникших при интродукции популяций, ограничивается Гренландией и севером Канады (Верещагин, 2002).

2. Увеличение ареала и численности овцебыка в XX в., когда проблемы охраны и реинтродукции стали усиленно решаться (Груздев и др., 2001; Sipko, Gruzdev, 2006; Сипко и др., 2007).

3. Противоположные тенденции изменения численности популяций этих видов (рис. 1) на арктических островах в условиях охраны: число особей северного оленя уменьшается, число особей овцебыка возрастает (Tener, 1965; Успенский, 1985; Груздев, Сипко, 2007 а, б; Gunn, Forchhammer, 2008).

Таким образом, отсутствие охраны (т.е. варварский перепромысел первобытных охотников) привело к избирательному истреблению овцебыка в Евразии и на большей части ареала в Северной Америке, тогда как ареал северного оленя в основном сохранился. Напротив, заповедный режим (т.е. отсутствие избирательного истребления) в сходных условиях на трех арктических островах обеспечил рост численности овцебыка и уменьшение численности северного оленя, а мероприятия по реинтродукции овцебыка на территориях, населенных северным оленем, в основном успешны (Sipko, Gruzdev, 2006).

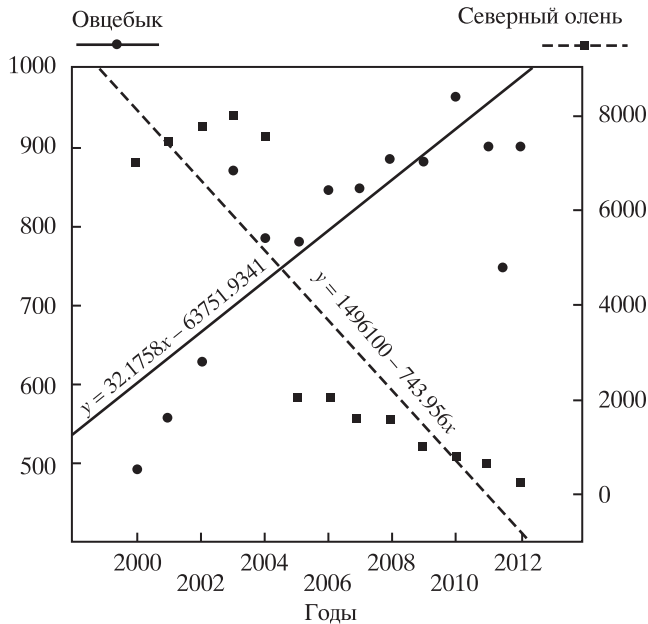


Рис. 1. Число особей и популяционные тренды овцебыка и северного оленя на о. Врангеля.

Формулировка основной гипотезы предлагаемой статьи о том, что по численности преобладает вид травоядного с более широкой нишей и большей долей эксклюзивно используемых ресурсов основывается на сходстве популяционных тенденций этих видов на разных островах и на логике известной модели разломанного стержня (MacArthur, 1957; Bagchi, Ritchie, 2012). В аспекте проблемы вымираний травоядных мамонтовой фауны этот уникальный практически природный эксперимент на островах позволяет оценить значение соперничества. Результат соперничества и недостаток используемых сообща ресурсов заданы исходно ограниченностью площади островов и противоположностью тенденций изменения численности овцебыка и северного оленя. Доказать третий и, на наш взгляд, главный атрибут соперничества, перекрывание ниш, и показать, что по численности доминирует соперник с более широкой нишей и большей долей эксклюзивно используемых ресурсов, означает признать важность организующей роли соперничества во взаимоотношениях этих травоядных. Тогда вымирание более сильного соперника на большей части ареала и сохранение более слабого будет однозначным свидетельством в пользу “антропогенной” гипотезы: более сильный соперник избирательно уничтожен первобытными охотниками, т.е. возможности реализовать конкурентные преимущества у него не было. В альтернативном случае доминирование более слабого соперника может быть связано с погодными условиями. Это

скорее может свидетельствовать в пользу “климатической” гипотезы. Отсутствие значительного перекрывания ниш или ресурсных преимуществ, например, более широкой ниши или большей доли эксклюзивных ресурсов, и невозможность объяснить соотношение по численности погодными факторами должны показать, что выбор в пользу “климатической” или “антропогенной” гипотезы на представленном материале не может быть сделан.

Главная цель представленной работы – оценить влияние нишевых параметров овцебыка и северного оленя о. Врангеля на тенденции изменения численности их популяций.

### ОСНОВНЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭКОЛОГИИ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ И ОВЦЕБЫКА НА о. ВРАНГЕЛЯ

Представляемая работа основывается на значительном информационном багаже, собранном работавшими на о. Врангеля биологами.

О. Врангеля расположен между 70° и 71° с.ш. и разделен 180-м меридианом, т.е. расположен одновременно и в Западном и в Восточном полушарии, и отделен от материка проливом Лонга шириной 125–140 км. Площадь острова составляет 7.6 тыс. км<sup>2</sup>, большая его часть занята гористой местностью с высотами до 1096 м. Сильно изрезанный рельеф, наличие равнинных тундр и множество рек, ручьев и озер различного происхождения определили развитие уникальных природных комплексов. Климат по-настоящему арктический: средняя температура января – минус 22.3 °С, июля – плюс 2.5–3 °С, скорость ветра достигает 40 м/с, возможны гололедные явления (Успенский, 1985; Груздев, Сипко, 2007а,б). Растительность относится к подзоне арктических тундр. Существенное видовое разнообразие высших сосудистых растений (415 таксонов) (Холод, 2007) и находки позднейшей популяции мамонта (Vartanyan et al., 1993) обосновывают мнение о том, что на острове сохранилась типичная растительность Берингии, не уничтоженная плейстоценовыми оледенениями и не вытесненная мигрантами с материка. Особенности растительных ассоциаций и рельефа позволяют выделить восемь наиболее характерных типов местообитаний овцебыка и северного оленя на острове на основе предложенных С.С. Холодом (2007) энтопий (таблица).

С 1976 г. вся территория острова является заповедником. Помимо овцебыка и северного оленя из наземных млекопитающих на острове постоянно обитают только песец (*Alopex lagopus*

Linnaeus, 1758) и лемминги, представленные эндемичным для острова леммингом Виноградова (*Dicrostonyx vinogradovi* Ognev, 1948) и подвидом сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus portenkoi* Kerr, 1792). Волк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) и россомаха (*Gulo gulo* Linnaeus, 1758) в последние годы встречаются на острове регулярно. До этого одиночные волки были встречены на острове несколько раз с 1938 по 1980 год, а россомаха – только в 1975 г. Населенные пункты заброшены (Успенский, 1985; Стишов, 2004; Груздев, Сипко, 2007а,б). Таким образом, отсутствие выборочного истребления хищниками и людьми в значительной мере уравнивало условия, в которых популяция овцебыка увеличивалась, а популяция северного оленя уменьшалась.

На о. Врангеля современная популяция северного оленя существует с 1948 г., а овцебыка – с 1975 г. (Успенский, 1985). Численность северного оленя после организации заповедника в 1975 г. была искусственно снижена с 6–7 до 1.5 тыс., а в период с 2004 по 2007 год самостоятельно сократилась до 0.45–0.5 тыс. и этот процесс продолжается (Успенский, 1985; Груздев, Сипко, 2007 а, б; Казьмин и др., 2011; Розенфельд и др., 2012). Численность почти сразу после выпусков начавшего размножаться овцебыка к 2003 г. составила около 860 особей, а к 2010 г. – около 960, после чего рост замедлился (Груздев, Сипко, 2007а,б). Видно, что самостоятельное снижение численности северного оленя началось, когда существенно возросла численность овцебыка на острове (рис. 1). Те же события произошли на двух других островах. На о. Бэнкс (Канада, 73° с.ш., 121° з.д.) эти виды сосуществуют с плейстоцена, и введение охранных мер вызвало рост популяции овцебыка с приблизительно 100 особей до 70 тыс. в 2001 г. и депрессию популяции северного оленя (рис. 2). На о. Нунивак (Аляска, США, 60° с.ш., 166° з.д.), куда северные олени и овцебыки были завезены в 1930 и 1940-х годах, более поздний рост численности популяции овцебыка (рис. 3) совпадает с падением численности популяции северного оленя (Tener, 1965; Gunn, Forchhammer, 2008).

Оба вида ведут стадный образ жизни. Стада овцебыка могут включать несколько десятков особей, чаще 10–15, стада северного оленя могут состоять из тысяч особей. Овцебык ведет сравнительно оседлый образ жизни, хотя на о. Врангеля животные могут перемещаться на расстояние до 120 км. Северный олень – одно из самых подвижных копытных. Его перемещения достигают 2000 км (Данилкин, 1999, 2005; Сафронов, 2005). Таким образом, оба вида вполне способны освоить паст-

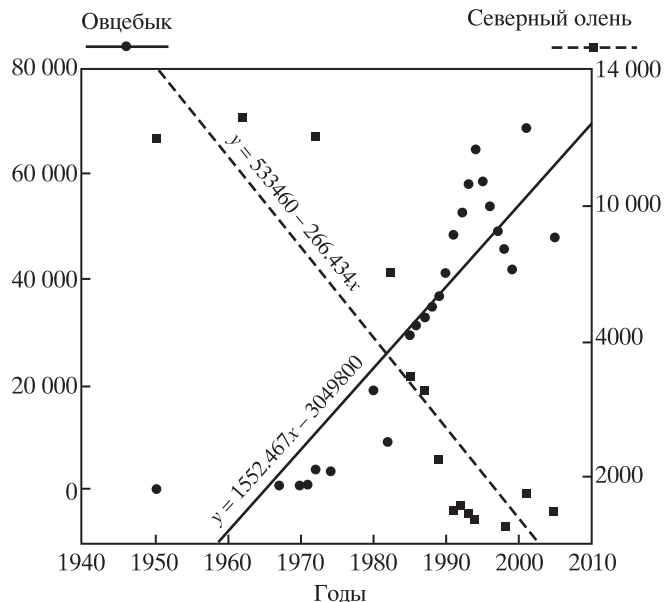


Рис. 2. Число особей и популяционные тренды овцебыка и северного оленя на острове Бэнкс (Канада).

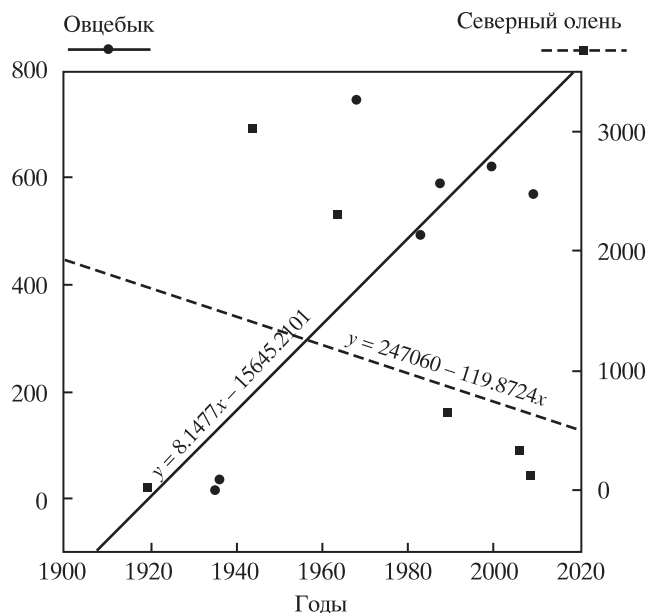


Рис. 3. Число особей и популяционные тренды овцебыка и северного оленя на острове Нунивак (США).

бища всей территории острова. Доля молодняка – самой уязвимой части популяции, на о. Врангеля достигает 27 и 20.1% у овцебыка и северного оленя соответственно (Сипко, Ларин, 2004; Данилкин, 1999, 2005; Груздев и др., 2011). Поэтому сложно ожидать немедленного и значительного популяционного спада в годы неблагоприятных погодных условий, например устойчивого гололеда. Основные сложности с кормодобыванием у обоих видов травоядных заключаются в извлече-

Статистики трофической сети “копытные-растительность” на о. Врангеля

Типы местообитаний и общее число видов растений в них	Число видов кормовых растений		Число сообществ используемых видов растений	Число эксклюзивно используемых видов		Индекс Чекановского
	овцебык	северный олень		овцебык	северный олень	
Скалы-останцы, каменистые и щебнистые вершины сопков, каменистые гряды, горные террасы (25)	23	14	12	11	2	0.648648649
Байджарахи, делювиальные шлейфы гор (сопок) (15)	15	8	8	7	0	0.695652174
Верхние, средние, нижние части, подножия склонов сопков (за исключением южной экспозиции); речные террасы, склоны оврагов (57)	52	29	24	28	5	0.592592593
Седловины, поймы рек и ручьёв, берега водотоков (54)	51	29	26	25	3	0.65
Депрессии, днища оврагов и распадков, ложбины (полосы) стока, берега стариц, озёр, лагун (33)	30	15	12	18	3	0.533333333
Речной аллювий (галечники рек и ручьёв); конуса выноса (20)	17	13	10	7	3	0.666666667
Приморская равнина, морские побережья, включая приливно-отливные полосы, старицы (30)	28	13	11	17	2	0.536585366
Склоны южной экспозиции (39)	36	24	21	15	3	0.7
Все типы (115)	96	70	51	45	19	0.61445783

нии кормовых растений из-под снега, который засыпает их в еще вегетирующем состоянии (Казмин, Абатуров, 2009; Розенфельд и др., 2012). При образовании гололеда, а это частое явление последних лет, животные вынуждены затрачивать много сил на взлом ледяной корки (Груздев, Сипко, 2007 а, б; Груздев и др., 2011).

В континууме типов питания травоядных, крайними случаями которого являются грей-

зинг (grazing) и браузинг (browsing), северный олень может быть рассмотрен скорее как грейзер (grazer), а овцебык как браузер (browser) (Gunn, Forchhammer, 2008; Olofsson, 2011). Под этими терминами мы понимаем неселективно стригущий и селективно выщипывающий типы кормового поведения соответственно. Эти типы обуславливают различия в составе диет (Груздев и

др., 2011; Розенфельд, 2011 б) и в конечном итоге различие параметров трофических ниш.

Основу питания северного оленя и овцебыка на о. Врангеля составляют виды семейств Poaceae, Cyperaceae и Salicaceae. Роль видов семейств Fabaceae, Bryophyta, Rosaceae и разнотравья (в основном Asteraceae) также значительна. Преимущественное поедание северным оленем ягеля для о. Врангеля не характерно. Данные о среднегодовом потреблении кормовых растений могут *a priori* указывать на перекрывание трофических ниш (Груздев, Сипко, 2007 а, б; Розенфельд и др., 2012).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Перекрывание трофических ниш оценивали с использованием списков видов растений, входящих в состав рационов овцебыка и северного оленя на о. Врангеля. Состав рационов определили методом копрологического кутикулярного анализа (Owen, 1975; Чернова, Розенфельд, 2010; Розенфельд, 2011 а, б) на основе разбора 62 проб экскрементов от овцебыка и 44 проб от северного оленя, собранных в период с февраля по ноябрь в 2004–2009 гг. Сбор образцов проводили только при обнаружении свежих экскрементов от наблюдаемых животных. Потребление растений, доля которых в пробах обоих видов составила менее 1%, рассматривали как случайное. Диеты обоих видов включают 115 видов растений, что значительно превышает ранее полученные оценки (Железнов, 1990; Шереметьев, Прокопенко, 2006; Шереметьев и др., 2011). Проанализированы списки видов растений и их распределение в восьми типах местообитаний на о. Врангеля (таблица). Ширина ниши оценена числом видов кормовых растений (Greenberg, 1990), перекрывание ниш – с помощью индекса Чекановского. Выбор этой метрики перекрывания определен значительным опытом ее использования, линейной зависимостью индекса от разницы в размере сравниваемых выборок и величины абсолютного сходства (Песенко, 1982; Krebs, 1989). Под сообщами используемыми ресурсами мы понимаем виды растений, найденные в пробах, полученных от обоих видов копытных; под эксклюзивными ресурсами – виды растений, найденные в пробах от одного вида. В качестве меры корреляции использован коэффициент Спирмана (SR) при уровне значимости  $p < 0.05$ .

Расчеты параметров трофической сети выполнены с помощью программы EstimateS (Colwell, 2006) и Statistica 10 (2011).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Число используемых сообщами видов растений значительно возрастает вместе с возрастанием их общего числа ( $SR = 0.934$ ), т.е. чем больше видов кормовых растений имеется в типе местообитания, тем больше видов овцебык и северный олень поедают совместно. Число эксклюзивно используемых видов растений также возрастает вместе с возрастанием их общего числа, но у овцебыка это происходит интенсивнее, чем у северного оленя ( $SR = 0.922$  и  $0.779$  соответственно). Число кормовых растений у овцебыка больше, чем у северного оленя в 1.31–2.15 раза. Для числа эксклюзивно используемых видов растений кратность различий еще более существенна: 2.33–8.5 раза и более (в одном из типов местообитаний эксклюзивных ресурсов у северного оленя совсем нет). У северного оленя выявлено не более 5 эксклюзивно используемых видов растений, тогда как у овцебыка – от 7 до 28 (таблица).

Индекс Чекановского находится в пределах от 0.53 до 0.7 и достоверно не зависит от общего числа видов растений ( $SR = -0.26$ ). Число общих видов растений в 1–1.3 раза меньше числа ресурсов северного оленя и в 1.7–5.5 раза меньше ресурсов овцебыка (таблица).

Аналогичные результаты дает генерализация рассмотренных выборок.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотренные статистики трофической сети однозначно характеризуют овцебыка как более сильного соперника за ресурсы. Имея существенно более широкую трофическую нишу как в целом, так и в той части, которая включает эксклюзивно используемые виды растений, овцебык в условиях этой арктической экосистемы становится доминирующим видом среди крупных травоядных. Не обладающий такими преимуществами северный олень, напротив, становится малочисленным (рис. 1). Повторение этой смены доминанта на других арктических островах (рис. 2 и 3) и на материке (Sipko, Gruzdev, 2006), когда соседство многочисленных популяций северного оленя не мешает удачной реинтродукции овцебыка, косвенно подтверждают основную гипотезу статьи о доминировании более сильного трофического соперника.

Судя по данным о стравливании стадами северного оленя растительности на о. Врангеля в период, когда его популяция была значительного размера (Стишов, 2004), и по проявлению резуль-

тата соперничества в виде смены доминанта, речь может идти о близости этих двух популяций к некоему пределу насыщения особями и, следовательно, о ресурсном недостатке, по крайней мере, у одного из видов. В ограниченном пространстве ресурсный недостаток неизбежен, и в этих условиях перекрывание ниш приводит к соперничеству, когда для каждого вида становится важной та ресурсная часть, которая может быть им использована эксклюзивно. Если в одних типах местообитаний размер этой эксклюзивной части существенно больше у одного из соперников, а в других – у другого, это должно привести к пространственной сегрегации двух видов при недостатке корма и в конечном счете способствовать выживанию обоих соперников на острове. Однако приведенные данные (таблица) показывают, что во всех типах местообитаний эксклюзивная часть существенно больше у овцебыка, а в некоторых типах местообитаний у северного оленя ее совсем нет. При достижении значений плотности популяций, близких к пределу вместимости, когда запас наиболее эксплуатируемых общих видов кормовых растений уменьшен, израсходован или недоступен, число особей в популяции каждого вида в условиях острова должно в значительной степени определяться размером эксклюзивных долей их кормовых ресурсов, т.е. вместимостью той части среды, которая может быть занята только одним видом из этой пары. Таким образом, при любой плотности популяций сложно предполагать, что трофические факторы могут привести к полной пространственной сегрегации этих копытных и что сегрегация может иметь значение для выживания островной популяции более слабого соперника (северный олень). При существующей тенденции роста популяции овцебыка популяция северного оленя не сможет сохраниться ни на о. Врангеля, ни на других арктических островах.

Характер влияния климата на соотношение размеров островных популяций овцебыка и северного оленя свидетельствует в пользу того, что овцебык больше приспособлен к наблюдающимся сейчас изменениям условий в Арктике, чем северный олень. В качестве таких приспособлений могут рассматриваться более крупные размеры, большая теплоизолирующая способность меха, браунинг и др. (Данилкин, 2005; Розенфельд и др., 2012). Считается, что погодные условия последних лет (гололед), которые можно увязать с глобальными климатическими изменениями (Root et al., 2003), могли стать фактором, обострившим взаимоотношения этих травоядных, уменьшив площадь доступных в холодный период года местообитаний. Это обстоятельство могло

только ускорить увеличение популяции овцебыка и уменьшение популяции северного оленя, т.е. скорее подтверждает, чем опровергает основную гипотезу этой статьи о доминировании более сильного трофического соперника. Появившиеся в последние годы хищники не смогли изменить определившиеся задолго до того тенденции изменения популяций этих травоядных на острове.

Существуют и альтернативные взгляды на проблему сосуществования этих травоядных. Например, в качестве объяснения неудачной реинтродукции овцебыка на архипелаге Шпицберген ранее высказывалось предположение о влиянии не только преследования человеком и инбридинга (Якушкин, 1998), но и о вытеснении северным оленем (Alendal, 1974, 1976; Klein, Staaland, 1984). Относительно популяции Шпицбергена более убедительной выглядит версия о воспалении легких, которым овцебыки легко заражаются в условиях влажного климата в зоне влияния Гольфстрима. Аналогичный результат имели попытки реакклиматизировать овцебыка в Исландии и Швеции (Стрючков, 2013). Вспомним, что в распространении любой инфекции значение имеет не только климат, но и источник возбудителей (Кузьмин и др., 2005; Реми, 2008), который, по нашему мнению, должен быть во всех трех местах, поскольку там имеются поселения. Объяснение соотношения численности овцебыка и северного оленя стравливанием пастбищ на о. Врангеля северным оленем в период до 2004 г., когда число его особей было значительным (Стишов, 2004), также скорее подтверждает, а не опровергает основную гипотезу.

Таким образом, результат анализа структуры трофической сети подтверждает основную гипотезу статьи: в отсутствие выборочного истребления соотношение по численности этих двух видов (на острове это еще и соотношение по плотности популяций) определяется конкурентными преимуществами. В аспекте поднятой во введении фундаментальной проблемы вымирания травоядных это может означать, что именно выборочное истребление является ключевым фактором того, что из двух видов в паре “овцебык – северный олень” на большей части территории плейстоценового ареала сохранился именно последний. Если судить по полученным данным о роли соперничества, первобытный человек выступил в роли выборочного хищника, истребляющего более крупную (Polishchuk, 2010) и, видимо, изначально более многочисленную в Арктике жертву (Zimov, 2005). Причем характерной особенностью этого выборочного истребления, вероятно, была



значительная интенсивность и такой пространственный размах, что в материковой Евразии более сильный трофический соперник – овцебык – был уничтожен быстро.

Имеющиеся на о. Врангеля типы местообитаний на материковой части Евразии занимают значительные территории в настоящее время и были еще более распространены на юг до условной временной границы плейстоцен-голоцен (Короткий и др., 1996; Стишов, 2004; Zimov, 2005; Крестов, 2006). При таком видовом составе кормовых растений популяции овцебыка должны бы быть более жизнеспособны, чем популяции северного оленя. Тем не менее вымершим на большей части прежнего ареала в Палеарктике оказался овцебык, тогда как сокращение ареала и численности северного оленя даже к настоящему времени гораздо менее существенно. Иначе говоря, изменение границ растительных группировок не могло иметь таких последствий, как и само по себе изменение климатических условий. Решающее значение, вероятно, имела большая уязвимость популяций овцебыка от первобытных охотников (и, вероятно, во всех более поздних случаях вымирания популяций этого травоядного), в том числе и из-за меньшей миграционной активности, связанной с его трофической стратегией.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Учитывая возрастающий интерес к восстановлению утраченных экосистем и/или их элементов, в особенности используя популяции, сохранившиеся в других частях ареала видов или близких к ним форм, представленные результаты показывают, что искусственное расселение овцебыка, которое проводится на севере Евразии (Данилкин, 2005; Sipko, Gruzdev, 2006; Сипко и др., 2007, 2010), является перспективным при научно обоснованном управлении популяциями. Мы полагаем, что по крайней мере в восьми изученных типах местообитаний в условиях материка овцебык может стать более конкурентоспособным потребителем растительности, чем северный олень. Следовательно, негативное влияние соперничества с последним не должно ощущаться даже там, где плотность популяций северного оленя значительна. Но истощительное использование человеком смоделирует позднеплейстоценовое вымирание даже самых многочисленных популяций овцебыка, как это можно увидеть на примере других, прежде более многочисленных видов (2009–2012 Large Herbivore Network/ECNC).

Выражаем благодарность сотрудникам заповедника “Остров Врангеля” за существенный вклад в организацию работ по сбору материала для этой статьи. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН “Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования” Президиума РАН и Дальневосточного отделения РАН (грант 12-И-ОБН-03).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д., 1984. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука. 286 с.
- Андреичева Л.Н., Голубева Ю.В., Марченко-Ваганова Т.И., 2008. Эволюция природной среды и реконструкция палеоклиматов в позднем кайнозое // Стратисфера Северной Евразии, эволюция органического мира в фанерозое и моделирование палеоэкосистем. Сыктывкар: Геопринт. С. 143–169.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. Т. 1: Пер. с англ. М.: Мир. 667 с.
- Верещагин Н.К., 1977. Гибель мамонтовой фауны в плейстоцене // Природа. № 9. С. 90–95.
- Верещагин Н.К., 2002. К истории реакклиматизации овцебыка на Таймыре в связи с филогенезом // Овцебык в тундре России: эксперимент XX в. по восстановлению исчезнувшего вида. СПб.: Астерион. С. 19–29.
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф., 1980. Ареалы копытных фауны СССР в антропогене // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 93. С. 3–20.
- Гиляров А.М., 2002. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. № 11. С. 71–74.
- Груздев А.Р., Сипко Т.П., 2007а. Современное состояние популяции овцебыков (*Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780) острова Врангеля // Сб. науч. трудов ГПЗ “Остров Врангеля”. Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб.: Астерион. С. 103–116.
- Груздев А.Р., Сипко Т.П., 2007 б. Северный олень (*Rangifer tarandus* L.) острова Врангеля: динамика популяции и современное состояние // Сб. науч. трудов ГПЗ “Остров Врангеля”. Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб.: Астерион. С. 117–135.
- Груздев А.Р., Давыдов А.В., Овсяников Н.Г., Сипко Т.П., Павлов П.М., Журба Е.Е., 2001. Копытные о-ва Врангеля: сохранять или регулировать? // Охота и охотничье хоз-во. № 4. С. 6–9.
- Груздев А.Р., Розенфельд С.Б., Сипко Т.П., Тихонов А.Н., 2011. Особенности питания овцебыка (*Ovibos moschatus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) на острове Врангеля // Териофауна России и со-

- предельных территорий (Матер. Междунар. совещ. 1–4 февраля, Москва). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 129.
- Данилкин А.А., 1999. Олени. М.: ГЕОС. 552 с.
- Данилкин А.А., 2005. Полорогие. М.: Т-во науч. изд. КМК. 550 с.
- Динесман Л.Г., Савинецкий А.Б., 2003. Количественный учет костей в культурных слоях древних поселений людей // Новейшие археозоологические исследования в России. М.: Изд-во Языки славянской культуры. С. 34–56.
- Дунишенко Ю.М., 2000. Ловцам охотничьей удачи. Владивосток: Дальпресс. 192 с.
- Еськов К.Ю., 2004. История Земли и жизни на ней: От хаоса до человека. М.: НЦ ЭНАС. 312 с.
- Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Кузнецова Т.В., Раутиан А.С., 2001. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос. С. 287–306.
- Железнов Н.К., 1990. Дикие копытные Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 480 с.
- Казьмин В.Д., Абатуров Б.Д., 2009. Механические свойства снежного покрова и доступность подснежных кормов для северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) на пастбищах о-ва Врангеля // Зоол. журн. Т. 88. № 8. С. 990–1000.
- Казьмин В.Д., Холод С.С., Розенфельд С.Б., Абатуров Б.Д., 2011. Современное состояние кормовых ресурсов и питание северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) в арктических тундрах о-ва Врангеля // Зоол. журн. Т. 90. № 3. С. 377–384.
- Крестов П.В., 2006. Растительный покров и фитогеографические линии Северной Пацифики. Автореф. дис. докт. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН. 42 с.
- Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарь В.С., Разжигаева Н.Г., Волков В.Г., Ганзей Л.А., Мохова Л.М., Базарова В.Б., Макарова Т.Р., 1996. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен – плейстоцен). Владивосток: Изд-во ДВГУ. 56 с.
- Кузьмин В.А., Соколова Л.Н., Сонин П.Ф. и др., 2005. Эпизоотология с микробиологией. М.: Академия. 432 с.
- Маслов С.П., 1997. Антропогенные факторы формирования основ современного биоразнообразия животного мира в позднем плейстоцене // Динамика биоразнообразия животного мира. М.: ИПЭЭ РАН. С. 6–13.
- Назаретян А.П., 2010. О пользе междисциплинарности, или: Отчего же вымерла мегафауна плейстоцена? // Биосфера. Т. 2. № 2. <http://temnyjles.narod.ru/Nzrtn/Fauna.htm>.
- Нефедов С.А., 1996. История древнего мира. М.: Владос. 386 с.
- Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Пучков П.В., 1991. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщ. 1. Крупнейшие растительноядные: эври- или стенобионты? // Вестн. зоол. № 5. С. 45–54.
- Пучков П.В., 1992. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщ. 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами // Вестн. зоол. № 1. С. 58–67.
- Реми Д., 2008. Респираторные болезни лошадей. М.: Аквариум Принт. 112 с.
- Розенфельд С.Б., 2011 а. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зон Евразии. М.: Т-во науч. изд. КМК. 32 с.
- Розенфельд С.Б., 2011 б. Перспективы и практическое значение изучения неинвазивными методами трофических стратегий пастбищных фитофагов в экосистемах открытых ландшафтов // Вестн. КрасГАУ. № 1. С. 80–85.
- Розенфельд С.Б., Груздев А.Р., Сипко Т.П., Тихонов А.Н., 2012. Трофические связи овцебыка (*Ovibos moschatus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) на о. Врангеля // Зоол. журн. Т. 91. № 4. С. 503–512.
- Сафронов В.М., 2005. Экология и использование дикого северного оленя в Якутии. Якутск: изд-во СО РАН. 179 с.
- Сипко Т.П., Ларин В.В., 2004. Флористические аспекты биоценологических связей основных фитофагов на плато Путорана и в прилегающих районах // Вестн. охотоведения. Т. 1. № 3. С. 227–247.
- Сипко Т.П., Груздев А.Р., Егоров С.С., Тихонов В.Г., 2007. Анализ процесса интродукции овцебыка на севере Азии // Зоол. журн. Т. 86. № 5. С. 620–627.
- Сипко Т.П., Тихонов В.Г., Царев С.А., Груздев А.Р., Павлов П.М., 2010. Реинтродукция овцебыка в России // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Матер. Междунар. конф. Иркутск: изд-во ИрГСХА. С. 529–533.
- Стивенс Ф.А., Заумыслова О.Ю., Астафьев А.А., Хэйвард Г.Д., Миккел Д.Дж., 2012. Анализ динамики населения копытных в Сихотэ-Алиньском биосферном заповеднике. Владивосток: Дальнаука. 164 с.
- Стишов М.С., 2004. Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия. Йошкар-Ола.: Изд-во Марийского комб. 596 с.
- Стрючков С.А., 2013. Овцебыки возвращаются снова // Заполярный вестник. № 19. [http://norilsk-zv.ru/articles/ovcebyki\\_vozvrashayutsya\\_snova.html](http://norilsk-zv.ru/articles/ovcebyki_vozvrashayutsya_snova.html).
- Тихонов А.Н., 2005. Мамонт. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК. 90 с.

- Успенский С.М., 1985. Заповедник Остров Врангеля // Заповедники Дальнего Востока СССР. М.: Мысль. С. 18–40.
- Холод С.С., 2007. К созданию карты растительности заповедника “Остров Врангеля” // Сб. науч. трудов ГПЗ “Остров Врангеля”. Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб.: Астерион. С. 59–102.
- Чайковский Ю.В., 2003. Эволюция. М.: Центр системных исследований. 472 с.
- Чернова О.Ф., Розенфельд С.Б., 2010. Возможность применения метода кутикулярного анализа для диагностики растений по их фрагментам // Вестн. КрасГАУ. № 9. С. 43–47.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С., 2011. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Изд-во Кассандра. 255 с.
- Шереметьев И.С., Прокопенко С.В., 2006. Общий анализ лесной растительности южной части Дальнего Востока в аспекте питания диких жвачных (Artiodactyla, Ruminantia) // Экология. № 4. С. 243–251.
- Шереметьев И.С., Журавлев Ю.Н., Корытин Н.С., Большаков В.Н., 2011. Структура сообществ копытных // Экология. № 6. С. 436–440.
- Якушкин Г.Д., 1998. Овцебыки на Таймыре. Новосибирск: СО РАНХН. 236 с.
- Alendal E., 1974. Muskoxens historia i Sverige. Fauna och Flora. V. 2. P. 41–46.
- Alendal E., 1976. The muskox population (*Ovibos moschatus*) in Svalbard // Arb. Norsk Polarinst. Oslo. P. 159–174.
- Bagchi S., Ritchie M.E., 2012. Limiting similarity, body size and species coexistence in consumer-resource interactions: A comparison of two alternative theoretical frameworks // Theor. Ecol. V. 5. P. 141–151.
- Barnosky A.D., Koch P.L., Feranec R.S., Wing S.L., Shabel A.B., 2004. Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents // Science. V. 306. P. 70–75.
- Chapin F.S., Callaghan T.V., Bergeron Y., Fukuda M., Johnstone J.F., Juday G., Zimov S.A., 2004. Global change and the boreal forest: Thresholds, shifting states or gradual change? AMBIO. V. № 33. P. 361–365.
- Codron D., Hull J., Brink J.S., Codron J., Ward D., Clauss M., 2011. Effect of competition on niche dynamics of syntopic grazing ungulates: contrasting the predictions of habitat selection models using stable isotope analysis // Evol. Ecol. Res. V. 13. № 3. P. 217–235.
- Colwell R.K., 2006. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0.0. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Firestone R.B., West A., Kennett J.P. et al., 2007. Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooling // PNAS. 2007. V. 104. № 41. P. 16016–16021.
- Gill O.L., Williams J.W., Jackson S.T., Lininger K.B., Robinson G.S., 2009. Pleistocene megafaunal collapse, novel plant communities, and enhanced fire regimes in North America // Science. V. 26. P. 1100–1103.
- Gaston K.J., Warren P.H., Devine-Wright P.I., Irvine K.N., Fuller R.A., 2007. Psychological benefits of green-space increase with biodiversity // Biol. Lett. V. 3. № 4. P. 390–394.
- Grayson D.K., Meltzer D.J., 2003. A requiem for North American overkill // J. Archaeol. Sci. V. 30. № 5. P. 585–593.
- Greenberg R., 1990. Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds // Stud. Av. Biol. V. 13. P. 431–437.
- Gunn A., Forchhammer M., 2008. *Ovibos moschatus* // IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Guthrie R.D., 2006. New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions // Nature. V. 441. P. 207–209.
- IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Jeffries M.J., Lawton J.H., 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities // Biol. J. Linn. Soc. V. 23. P. 269–286.
- Klein D.R., Staaland H., 1984. Extinction of Svalbard muskoxen through competitive exclusion: An hypothesis // Proceedings of the First International Muskox Symposium. Fairbanks Biol. Pap. Univ. Alaska: Special Report. № 4. P. 26–31.
- Krebs J.C., 1989. Ecological methodology. N.Y.: Harper & Row. 654 p.
- Lambeck R.J., 1997. Focal species: A multi-species umbrella for nature conservation // Conserv. Biol. V. 11. № 4. P. 849–856.
- Large Herbivore Network/ECNC, 2009 – 2012. [www.lhnet.org](http://www.lhnet.org).
- Leuthold W., 1978. Ecological separation among browsing ungulates in Tsavo East National Park, Kenya // Oecologia. V. 35. № 2. P. 241–252.
- Lorenzen E.D., Nogués-Bravo D., Orlando L. et al., 2011. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans // Nature. V. 479. P. 359–364.
- Lyons S.K., Smith F.A., Brown J.H., 2004. Of mice, mastodons and men: human-mediated extinctions on four continents // Evol. Ecol. Res. V. 6. P. 339–358.
- MacArthur R.H., 1957. On the relative abundance of bird species // Proc. Nat. Acad. Sci. V. 43. P. 293–295.

- Milner-Gulland E.J., Bennett E.L.*, 2003. Annual meeting Wild Meat // *Trends Ecol. Evol.* V. 18. P. 351–357.
- Olofsson A.*, 2011. Towards adaptive management of reindeer grazing resources. Doctoral thesis. Uppsala: Sveriges lantbruksuniversitet. P. 1652–6880.
- Owen M.*, 1975. An assessment of fecal analyses technique in waterfowl feeding studies // *J. Wildl. Manage.* V. 39. № 2. P. 271–279.
- Polishchuk L.V.*, 2010. 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.* V. 12. № 1. P. 1–22.
- Prideaux G.J., Long J.A., Ayliffe L.K., Hellstrom J.C., Pil-lans B., Boles W.E., Hutchinson M.N., Roberts R.G., Cupper M.L., Arnold L.J., Devine P.D., Warburton N.M.*, 2007. An arid-adapted middle Pleistocene vertebrate fauna from South-Central Australia // *Nature.* V. 445. P. 422–425.
- Rodriguez J.P., Rodriguez-Clark K.M., Baillie J.E.M. et al.*, 2011. Establishing IUCN Red List criteria for threatened ecosystems // *Conserv. Biol.* V. 25. P. 21–29.
- Ritchie M.E.*, 2002. Competition and coexistence in mobile animals // *Competition and coexistence.* B.: Springer. P. 127–141.
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R. et al.*, 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants // *Nature.* V. 421. № 6918. P. 57–60.
- Rule S., Brook B.W., Haberle S.G., Turney C.S.M., Kershaw A.P., Johnson C.N.*, 2012. The aftermath of Megafaunal extinction: ecosystem transformation in Pleistocene Australia // *Science.* V. 335. P. 1483–1486.
- Sipko T.P., Gruzdev A.R.*, 2006. Reintroduction of muskoxen in Northern Russia // *Reintroduction news IUCN/SSC.* № 25. P. 25–26.
- StatSoft, Inc., 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10. www.statsoft.com.
- Surovell T., Waguespack N., Brantingham P.J.*, 2005. Global archaeological evidence for proboscidean overkill // *PNAS.* V. 102. № 17. P. 6231–6236.
- Tener J.S.*, 1965. Muskoxen in Canada, a biological and taxonomic review // *Monogr. Ser. № 2. Canadian Wildlife Service.* Ottawa. 166 p.
- Vartanyan S.L., Garutt V.E., Sher A.V.*, 1993. Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic // *Nature.* V. 362. P. 337–349.
- Zimov S.A.*, 2005. Pleistocene park: Return of the Mammoth's ecosystem // *Science.* V. 308. P. 796–798.

## Extinction of large herbivore mammals: niche characteristics of musk ox *Ovibos moschatus* and reindeer *Rangifer tarandus* coexisting in isolation

I. S. Sheremetev<sup>1</sup>, S. B. Rozenfeld<sup>2</sup>, T. P. Sipko<sup>2</sup>, A. R. Gruzdev<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Institute of Biology and Soil Science FEB RAS  
690022 Vladivostok, Prospect 100-letia Vladivostoka, 159  
e-mail: sheremetyev@ibss.dvo.ru*

<sup>2</sup> *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS  
119071 Moscow, Leninsky prospect, 33  
e-mail: rozenfeldbro@mail.ru, sipkotp@mail.ru*

<sup>3</sup> *State Reserve "Wrangel island"  
689400 Chukotsky AD, Pevek, Obrutcheva, 38  
e-mail: gruzdevar@mail.ru*

The extinction of large northern herbivores is a puzzle for many biologists. It is long debated whether climate change or human activity was the main factor of the extinction. The survival of the weak trophic competitors should reject the climatic hypothesis. Extant species of Pleistocene communities allow testing this explicitly. Up to date, reindeer and musk ox coexist in the Arctic territory. Their island populations provide a unique natural experiment to assess the role of competition. On Wrangel Island, their population sizes show the opposite trends and the same situation recurs on other Arctic islands – the reindeer population size decreases with the muskoxen population increasing. We have shown that the trends are defined by food-web structure. Niche overlap between species is found to be considerable and cannot be facilitated by habitat partitioning. The number of plant species in the muskoxen diet was higher than in the reindeer. The exclusive part of the muskoxen diet was higher as well. Food webs in all of the habitat types showed the same relation. However, the changes in herbivores distribution during the Pleistocene demonstrate the opposite pattern. Therefore, the competitive advantage could not save the Palaearctic musk ox, and the extinction seems to be a result of selective overkill. Conclusively, the human activity may be considered as the main factor of the Late Pleistocene herbivore extinctions, and the musk ox reintroducing should be coupled with extensive conservation measures.