

ТРОФИЧЕСКАЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ БЕЛОЩЕКОЙ КАЗАРКИ И БЕЛОЛОБОГО ГУСЯ В РАЙОНЕ РЕПРОДУКТИВНОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ

© 2023 г. И. С. Шереметьев^{а, *}, С. Б. Розенфельд^б, И. А. Лавриненко^с

^аФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Россия 690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

^бИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33

^сБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Россия 197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2В

*e-mail: sheremetyev@biosoil.ru

Поступила в редакцию 20.09.2022 г.

После доработки 05.04.2023 г.

Принята к публикации 24.04.2023 г.

На фоне интенсивной трансформации арктической среды и биоты большой интерес представляют различия в популяционных трендах массовых и широко распространенных в Арктике травоядных. В этой связи главной целью нашей работы была сравнительная оценка трофической избирательности белошековой казарки и белолобого гуся в условиях крупнейшей репродуктивной концентрации, характеризующая роль конкуренции в динамике их популяций. Показано, что различия в количественном соотношении поедаемых этими видами растений недостаточны, чтобы избежать конкуренции, и что наиболее избирательным, т.е. чувствительным к качеству и энергетически затратным, является питание белошековой казарки. Однако статус относительно слабого конкурента противоречит экспоненциальному росту ее популяции в районе исследования и всей арктической популяции. Мы считаем, что различия в популяционной динамике белошековой казарки и белолобого гуся обусловлены в настоящее время не конкуренцией во время репродуктивных концентраций, а влиянием антропогенных и климатических факторов далеко за пределами гнездового ареала.

Ключевые слова: Арктика, белолобый гусь, белошековая казарка, избирательность, остров Колгуев

DOI: 10.31857/S0367059723050098, **EDN:** MDCTZI

В наиболее быстро изменяющихся условиях среды на планете интенсивно трансформируются биотические сообщества Арктики [1–4], однако экологическая и эволюционная сущность этой трансформации все еще не ясна. Важнейшей составляющей данных сообществ являются теплокровные травоядные, которые потребляют более 98% наземной первичной продукции арктической экосистемы [5]. Мобильность и облигатная фитофагия при огромной плотности популяций позволяет выделить среди них гусей и казарок (Anserinae), представленных в Арктике не менее чем 10 видами с существенными различиями в ареалах, численности и, особенно, в темпах и направлении их изменения [6–11]. Что означают такие различия, обусловлены они конкуренцией экологически сходных видов в долгосрочной перспективе или это только их специфические реакции на текущие средовые изменения, неизвестно.

Остров Колгуев в Баренцевом море хорошо известен крупнейшей в мире репродуктивной концентрацией гусей и казарок и более чем вековой

историей орнитологических наблюдений [12–14]. Летом здесь собирается до 600 тыс. белолобых гусей *Anser albifrons* и около 170 тыс. белошековых казарок *Branta leucopsis* [15], мировые популяции которых аналогично соотносятся по размеру — 4900 и 1300 тыс. соответственно [11]. Важно, что казарка появилась на острове только в 1980-х годах, когда ее мировая популяция начала интенсивно расти, что признано уже инвазией, тогда как популяция гусей за это время так и не увеличилась [12, 16, 17]. Эти виды сходны в использовании местообитаний [10, 16], и каждый из них, конкурируя за очень ограниченные трофические ресурсы, должен за короткое арктическое лето произвести потомство, перелинять и подготовиться к миграции [18]. Также важно, что влияние человека на острове минимально и распространяется в основном вокруг поселений [14], отсутствуют лемминги (Arvicolinae) и дикие северные олени *Rangifer tarandus*, а домашних оленей к 2014 г. оставалось не более 150 [13, 19]. Кроме того, ограничение роста этих популяций белолобого гуся и

белошейкой казарки принято относить к репродуктивному периоду, так как они зимуют на побережьях Северного и Балтийского морей и располагают внушительными запасами пищи на полях европейских стран при контролируемом отстреле [11, 20–23]. Таким образом, нет более удачного объекта в оценке влияния конкуренции на различия между популяционными трендами этих видов, чем их концентрации на о-ве Колгуев.

Выявить роль конкуренции в популяционной динамике арктических гусей и казарок, влияние глобального потепления на которую считается очень существенным [1, 24, 25], совсем не просто. Столь же значимо и влияние на нее человека, в т.ч. за пределами гнездового ареала [10, 11, 26, 27]. Однако репродуктивный успех, ограничивающий рост популяции этих видов в первую очередь, зависит от эволюционно формирующихся у них стратегий раздела трофических ресурсов, обобщаемых в русле r/K -концепции [28], по отношению к которым влияние среды вторично [10, 29, 30]. Необходимо только определить, какой из сравниваемых видов характеризуется стратегией более сильных, а какой относительно слабых трофических конкурентов и как такое распределение соответствует их популяционным трендам. Первые реализуют менее избирательный тип питания при меньших требованиях к его качеству и меньших затратах энергии на кормодобывание, вторые – более избирательный [30, 31]. Если в сообществах, включающих арктических гусей и казарок, по численности и/или скорости роста популяций преобладают первые, наличие определяющее влияние конкуренции, если вторые – потребуется выяснять, какие средовые факторы более значимы. Главная цель нашей работы – сравнение белолобого гуся и белошейкой казарки по трофической избирательности в условиях репродуктивной концентрации в аспекте их долгосрочной популяционной динамики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Остров Колгуев размером 5020 км², отделенный от материка проливом шириной 70–80 км, характеризуется влажным субарктическим климатом и растительностью тундровой зоны [14, 16, 18]. Растительность острова изучена в 2005–2013 гг. на участках размером 5 × 5 м с выделением пяти основных типов местообитаний: тундры ($n = 86$), хасыреи ($n = 52$), речные дельты ($n = 20$), побережье ($n = 15$) и приморские марши ($n = 32$). Количественное соотношение кормовых растений в диетах установлено по пробам экскрементов белошейкой казарки ($n = 147$) и белолобого гуся ($n = 87$), собранных с участием Э.М. Зайнагутдиновой в 2006 и 2008 г. и С.Б. Розенфельд в 2011 г. без непосредственного контакта с птицами. Идентификация микроструктур растений в пробах выполнена

по методу М. Owen [32] с использованием эталонного атласа [33]. Растения объединены преимущественно на уровне родов в виде 20 ресурсных наименований (табл. 1), количественное соотношение ресурсов в местообитаниях определено по проективному покрытию [34, 35], в кормовых пробах – по числу фрагментов эпидермиса [31, 33]. Кормовые пробы собраны от четырех социальных групп: насиживающие взрослые, взрослые с птенцами, птенцы, бездетные взрослые (табл. 1).

Вклад количественного соотношения ресурсных наименований в дифференциацию видов и групп, в т.ч. достоверность количественных различий (табл. 2), оценивали с использованием пошагового дискриминантного анализа. Избирательность ресурсов определена по индексу J. Jacobs [36]. Сравнение гусей и казарок по избирательности основано на общей количественной доле элективных ресурсов в диете (по числу ресурсных фрагментов в пробах) и на доле числа элективных ресурсов в составе диеты (по числу ресурсных наименований). Отношение первого показателя ко второму – индекс избирательного усилия: чем больше количественная доля элективных ресурсов и/или меньше их доля в составе диеты, тем выше качество и затратность питания [30, 31]. Все расчеты выполнены в программе Statistica 13 [37].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дифференциация. Хронологически возможные межвидовые сочетания социальных групп белолобого гуся и белошейкой казарки по индексу Шимкевича-Симпсона перекрываются по составу трофических ресурсов не менее чем на половину, а в основном на 70–100%. Минимум или отсутствие эксклюзивных ресурсов при максимуме перекрывания в группе насиживающих характерны для белолобого гуся, в остальных группах – для белошейкой казарки. Дискриминантный анализ показал существенную дифференциацию центроидов рассматриваемых групп в пространстве дискриминантных функций, интегрирующих групповые различия по количеству содержащихся в пробах ресурсных наименований ($\lambda = 0.0897$; $F = 7.8337$; $p = 0.000$). Точность классификации проб – 71% с достоверными значениями λ Уилкса для 11 ресурсных наименований (см. табл. 2). Три первые дискриминантные функции ($D1$ – $D3$) описывают 92% дисперсии взаиморасположения кормовых проб (табл. 3). Распределение кормовых проб в пространстве первой пары дискриминантных функций демонстрирует три основных объединения: 1 – насиживающие взрослые обоих видов; 2 – взрослые белолобые гуси с птенцами, взрослые белошейкие казарки с птенцами и их птенцы при еще меньших дистанциях между двумя последними группами; 3 – птенцы белолобого гуся (рис. 1).

Таблица 1. Количественная доля (%) трофических ресурсов в кормовых пробах социальных групп гусей и казарок о-ва Колгуев

Ресурсы	Белошекая казарка				Белолобый гусь			
	AdN n = 113	Ad + Y n = 15	Y n = 14	AdF n = 5	AdN n = 48	Ad + Y n = 18	Y n = 16	AdF n = 5
<i>Alopecurus</i>	1.8 ± 0.3	1.4 ± 0.6	0.4 ± 0.2	0	2 ± 0.5	1.7 ± 1	1 ± 0.6	0.5 ± 0.5
<i>Arctagrostis latifolia</i>	1.8 ± 0.3	3.9 ± 1.3	2.8 ± 1	0	1.8 ± 0.5	1.3 ± 0.6	0.04 ± 0	1.3 ± 1.3
<i>Deschampsia, Calamagrostis, Trisetum</i>	2.6 ± 0.4	2.1 ± 1.1	1.9 ± 0.9	0	2.1 ± 0.5	0.3 ± 0.3	4.1 ± 1.6	3 ± 2.1
<i>Festuca</i>	1.3 ± 0.3	1.1 ± 0.6	0.3 ± 0.2	0	1.5 ± 0.4	3.5 ± 1	4.3 ± 1.8	4.8 ± 4.1
<i>Puccinellia</i>	4.6 ± 0.9	24.7 ± 5.2	19.2 ± 5	39.2 ± 12.2	0	21.7 ± 5	6.9 ± 2.1	18.2 ± 15.8
Злаковые (неопр.)	3.9 ± 0.4	7.1 ± 1.5	7.1 ± 1	3.4 ± 2.3	3.5 ± 0.6	10.3 ± 1.7	11.7 ± 3.8	17 ± 8.3
<i>Carex subspathacea</i>	0.6 ± 0.2	4.1 ± 1.7	0.9 ± 0.7	4.1 ± 4.1	0	1.3 ± 0.7	6.3 ± 2.1	5.6 ± 2.6
<i>Carex</i> (неопр.)	8.9 ± 1	8.3 ± 2.4	5.5 ± 1.5	6.2 ± 4.1	16 ± 2	35.4 ± 4.4	14.7 ± 3.2	20.3 ± 5.6
<i>Eriophorum</i>	8.2 ± 1.3	6.5 ± 3.6	9.5 ± 3.8	7.5 ± 2.8	11 ± 1.3	6.5 ± 1.5	7.6 ± 3.4	9.3 ± 6.3
<i>Luzula</i>	0.1 ± 0.05	0	0	0	0.6 ± 0.2	0.1 ± 0.1	4.6 ± 2.2	4.6 ± 2.2
<i>Triglochin</i>	0.9 ± 0.5	2.8 ± 2	1.4 ± 1.4	6 ± 6	0	1.1 ± 0.5	2 ± 0.8	1.5 ± 0.8
<i>Ranunculus</i>	12.2 ± 1.8	5.3 ± 3.3	8.5 ± 3.8	17.1 ± 8.7	18.8 ± 2.9	0	0	0
<i>Rumex, Polygonum, Bistorta</i>	0.3 ± 0.09	1.1 ± 0.4	1.2 ± 0.7	0	0.1 ± 0.06	0.8 ± 0.3	0.2 ± 0.2	0
<i>Salix</i>	27.7 ± 2.6	2.7 ± 1	0.9 ± 0.5	4.4 ± 4.1	13.8 ± 2.6	2.6 ± 0.8	0.8 ± 0.5	0
<i>Stellaria</i>	0.8 ± 0.16	1.8 ± 0.7	2.7 ± 1.2	0.7 ± 0.7	0.02 ± 0.015	0.6 ± 0.3	1 ± 0.7	0.3 ± 0.3
<i>Tephoseris</i>	0	0.1 ± 0.08	0.9 ± 0.9	1.03 ± 1	0	0	0	1 ± 0.95
Бобовые (неопр.)	1.4 ± 0.3	0.4 ± 0.3	4.3 ± 1.4	0.5 ± 0.5	0.1 ± 0.08	0.2 ± 0.1	3.6 ± 1.7	4.6 ± 2.9
Разнотравье (неопр.)	3.3 ± 0.4	4 ± 1.3	13.3 ± 2.1	2.2 ± 1.8	1 ± 0.2	1.4 ± 0.6	4.6 ± 2.4	0.4 ± 0.4
Хвощи	1.7 ± 0.4	15.6 ± 6.9	12.7 ± 4.2	0	0.3 ± 0.01	0.9 ± 0.8	24 ± 7.7	6.3 ± 5.9
Мхи	18 ± 1.4	7 ± 1.7	6.7 ± 1.5	7.9 ± 3.7	27.3 ± 3	10.4 ± 2.5	2.9 ± 1.3	1.4 ± 0.9

Примечание. Социальные группы: AdN – насиживающие взрослые, Ad + Y – взрослые с птенцами, Y – птенцы, AdF – бездетные взрослые.

Избирательность. В группе насиживающих белошекая казарка демонстрирует значительно меньшую избирательность, чем белолобый гусь, во всех типах местообитаний, исключая хасыреи, в которых различия ничтожны (рис. 2, табл. 4). Сходное соотношение этих видов по избирательности в группе взрослых с птенцами, исключая то, что в хасыреях казарка более избирательна, и в группе птенцов, которые у казарки более избирательны в дельтах. Однако в большинстве типов местообитаний межвидовые различия по избирательности в группе взрослых с птенцами меньше, чем в группе насиживающих, а в группе птенцов различия минимальные. Показательно, что в группе бездетных особей казарки существенно более избирательны, чем гуси (см. рис. 2, табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Существенное сходство изученных видов гусей и казарок по составу диет согласуется с представлением о слабой возможности арктических травоядных сосуществовать без различий хотя бы

по интенсивности использования ресурсов или местообитаний [25]. Однако такие различия недостаточно подтверждаются [30, 38–40]. И предположенное нами сравнение диет белолобого гуся и белошекой казарки показывает, что они не могут избежать конкуренции, питаясь одними растениями с разной интенсивностью, в том числе на основе дифференциации внутривидовых групп, в то время как в использовании ими местообитаний нет различий [10, 16].

Оценки конкурентных преимуществ рассматриваемых видов без данных по их трофической избирательности остаются противоречивыми. С одной стороны, птенцы белолобого гуся и сопровождающие их взрослые, рассматриваемые как наиболее уязвимые группы, используют больше эксклюзивных ресурсов, чем эти группы у белошекой казарки [18]. С другой стороны, представленные здесь данные указывают на большее сходство в количественном распределении ресурсов между диетами социальных групп казарки, особенно – сходство взрослых с их птенцами. Это

Таблица 2. Ресурсные наименования, достоверно дискриминирующие кормовые пробы гусей и казарок о-ва Колгуев в пространстве дискриминантных функций

Ресурсные наименования	Уровень и достоверность дискриминации		
	λ Уилкса	F	p
<i>Puccinellia</i>	0.113155	9.44245	0.000
<i>Carex</i>	0.123188	13.48632	0.000
Разнотравье (неопр.)	0.115840	10.52476	0.000
Хвощи	0.125901	14.58006	0.000
Злаковые (неопр.)	0.127155	15.08546	0.000
<i>Carex subspathacea</i>	0.107455	7.14503	0.000
<i>Luzula</i>	0.108493	7.56346	0.000
<i>Salix</i>	0.098586	3.57034	0.002
<i>Arctagrostis latifolia</i>	0.096829	2.86182	0.011
Мхи	0.096384	2.68264	0.016
Бобовые (неопр.)	0.096481	2.72171	0.014

Таблица 3. Ресурсные наименования, достоверно дифференцирующие социальные группы белолобого гуся и белошейной казарки о-ва Колгуев в пространстве первых трех дискриминантных функций

Ресурсные наименования	Уровень дискриминации		
	$D1$	$D2$	$D3$
<i>Arctagrostis latifolia</i>	-0.08188	-0.021349	-0.065119
<i>Alopecurus</i>	-0.07492	-0.052365	0.001076
<i>Deschampsia, Calamagrostis, Trisetum</i>	-0.03141	0.017816	0.056797
<i>Puccinellia</i>	0.02327	-0.016459	-0.057091
Злаковые (неопр.)	0.11210	-0.061036	0.000706
<i>Carex subspathacea</i>	0.13490	-0.006834	0.086074
<i>Carex</i> др.	0.02228	-0.070780	-0.020482
<i>Rumex, Polygonum, Bistorta</i>	0.13084	0.109153	-0.150108
<i>Luzula</i>	0.16391	-0.055471	0.176280
<i>Salix</i>	-0.00505	-0.014129	-0.000234
Хвощи	0.06335	0.001799	0.020930
Мхи	-0.01026	-0.027908	0.001759
Бобовые (неопр.)	0.07201	-0.050818	0.022307
Разнотравье (неопр.)	0.01989	0.160737	-0.030738
Кумулятивная доля дисперсии, %	57.062	79.1568	92.3302

Таблица 4. Индекс избирательного усилия социальных групп гусей и казарок о-ва Колгуев

Местообитания	Белошейная казарка				Белолобый гусь			
	AdN	Ad + Y	Y	AdF	AdN	Ad + Y	Y	AdF
Тундры	0.79	1.33	1.21	2.23	1.49	1.98	1.5	1.27
Хасыреи	0.92	1.08	1.15	2.05	0.93	0.8	1.17	1.28
Речные дельты	1.11	1.62	1.37	2.95	2.72	2.32	1.32	1.46
Морские берега	1.3	1.31	1.18	1.76	1.73	1.43	1.29	1.49
Марши	1.18	1.28	1.1	2.16	1.29	1.39	1.24	1.1

Примечание. Обозначения социальных групп см. в табл. 1.

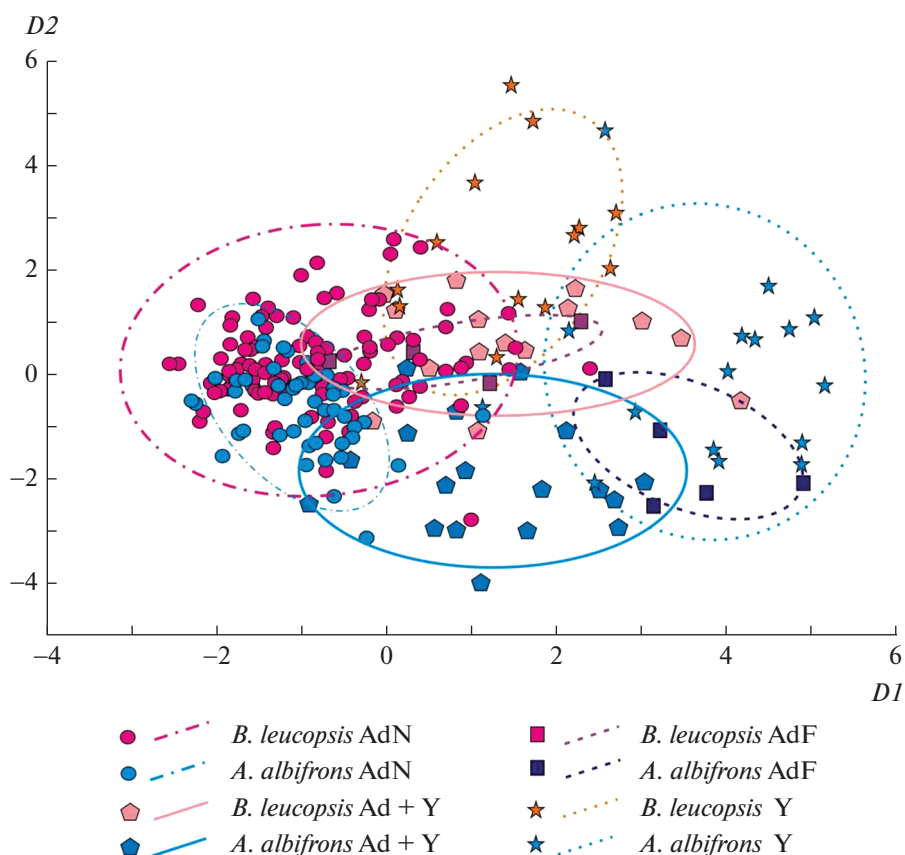


Рис. 1. Кормовые пробы и эллипсоиды 95%-ного рассеяния в пространстве первых двух канонических переменных (*D1* и *D2*) социальных групп гусей и казарок о-ва Колгуев по количественному соотношению ресурсов (обозначения групп см. в табл. 1).

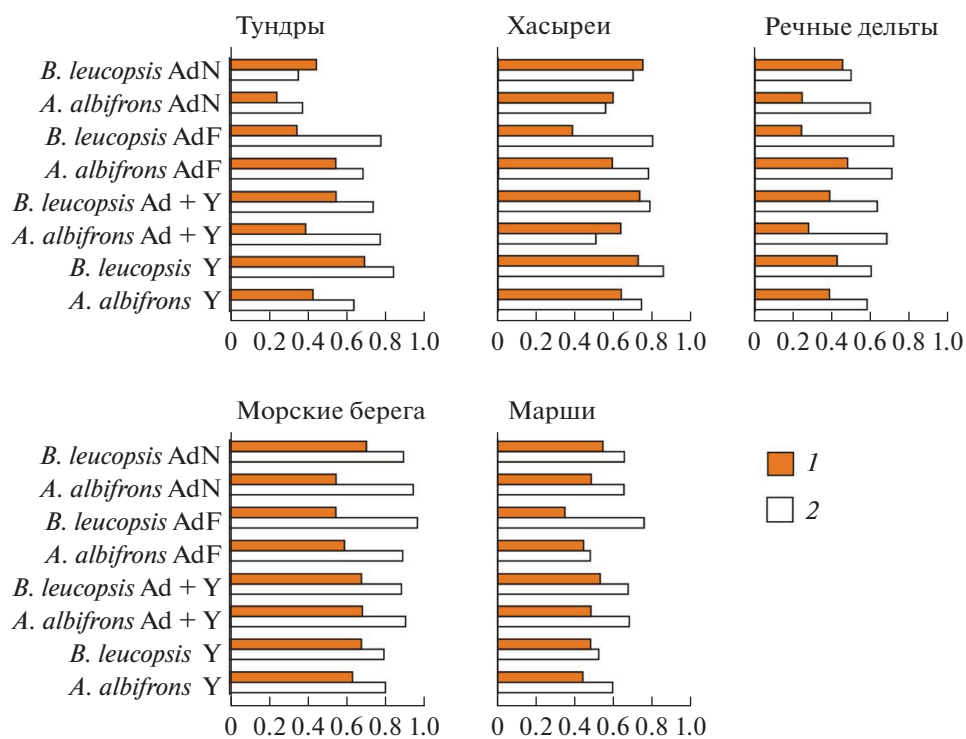


Рис. 2. Доля числа элективных ресурсов в составе диеты (1) и количественная доля элективных ресурсов (2) социальных групп белолобых гусей и белошеких казарок о-ва Колгуев (обозначения групп см. в табл. 1).

преимущество становится очевидным на маршах, к потреблению важнейшей растительности которых вместе с птенцами взрослые казарки приспособлены намного лучше взрослых гусей [10, 41].

Особенности использования пастбищ, как правило, более крупноразмерными гусями предполагают наличие у них менее избирательных диет, чем у казарок [10, 30, 31]. Однако такое соотношение белошекой казарки и белолобого гуся по избирательности диет наблюдается не во всех социальных группах, соответствуя, вероятно, их значению в успехе размножения. Интенсивность межвидовой конкуренции тоже может иметь групповые особенности. Например, она вряд ли существенна в период насиживания, когда у обоих видов интенсивность питания минимальна, а доля участвующих в размножении особей максимальна [42]. Белолобый гусь в это время питается намного меньше белошекой казарки [18], что предполагает у него повышенную потребность в качественном питании. Этой потребности способствует образование яйцевых фолликулов у гусей преимущественно уже в местах размножения, а не за счет накоплений организма, как у казарок [25, 30, 43]. Тем не менее представленные здесь данные по фенологически более поздним группам свидетельствуют о том, что избирательность у белолобого гуся к концу лета снижается, а у белошекой казарки растет.

Наиболее показательным соотношением сравнимых видов по избирательности в группе бездетных особей. Их кормодобывание характеризуется минимумом ограничений [18, 42], которые мешают другим группам реализовать морфофизиологические адаптации гусей к неизбирательной фитофагии. Если выросшие птенцы и их родители так же мало ограничены в кормодобывании, как и бездетные особи, то к концу сезона размножения вся популяция гусей возвращается к менее избирательному питанию, чем питание у казарок. Рост потребления пищи массой взрослых выводков к концу лета должен приводить к истощению ресурсов и возрастанию роли морфофизиологических адаптаций к неизбирательной фитофагии в конкуренции. Поскольку эти адаптации проявляются у гусей и казарок в увеличении размера тела [10, 30, 31, 43], то конкурентные преимущества менее избирательного питания более крупного белолобого гуся следует оценивать выше, чем у белошекой казарки.

Появление и интенсивный рост численности белошекой казарки на о-ве Колгуев уже к 2017 г. привели к заселению этим видом всех его местобитаний [12, 15, 44, 45]. Однако дальнейшее увеличение ее популяции при огромном суммарном количестве гусей и казарок на острове, как, например, в аналогичной концентрации на о-ве Врангеля [30, 31], пока не отмечается [14]. Это до-

полнительно указывает на истощение трофических ресурсов о-ва Колгуев, которые полученные данные позволяют отнести к концу репродуктивного периода, когда распределение видов по избирательности соответствует их адаптациям [30, 31]. В конечном счете доминирование белолобого гуся пока остается доминированием более эффективного потребителя общих ресурсов, т.е. *K*-стратега.

Однако численность белошекой казарки растет слишком быстро [12, 14], на мировом уровне даже экспоненциально [17, 18], чтобы недооценивать возможности этого менее эффективного потребителя общих ресурсов доминировать. В этой связи интерес представляют аналогичные процессы в сообществах арктических травоядных на о-вах Белый и Шокальского [46] и противоположные — на Аляске и о-ве Врангеля [30, 31]. Если в первых двух случаях популяции наименее избирательного северного оленя просто истребляются человеком, то в двух других наиболее избирательные конкуренты в равных условиях с остальными становятся рано или поздно доминантами. Поэтому успешную инвазию белошекой казарки на о-ве Колгуев следует считать следствием влияния внешних факторов, а не конкуренции в репродуктивный период.

Анализ причин успеха инвазии белошекой казарки за пределами оценки условий обитания на о-ве Колгуев приводит к заключению, что адаптация к менее избирательному питанию, т.е. специализация, в данных условиях имеет, скорее, негативный эффект. Инвазии успешны на ранних стадиях сукцессий, для которых характерны *окна возможностей* [47]. Одну из них на о-ве Колгуев обеспечивают находящиеся в состоянии перманентной растительной сукцессии марши [48], с которых и началось его освоение белошекой казаркой [18, 44]. Вторая связана с глобальным потеплением, которое в любом случае обуславливает благоприятный для избирательного инвайдера динамизм условий среды, в том числе рост емкости репродуктивных местообитаний из-за увеличения первичной продукции [17]. Все это не имело бы значения без высокого потенциала источника расселения и выживаемости белошекой казарки вне репродуктивной части ее годового цикла [10, 11, 17]. Однако и то, и другое обеспечивается условиями, в которых зимует популяция этого вида, гнездящаяся на о-ве Колгуев, на побережьях Северного и Балтийского морей и которые благоприятны настолько, что пригодны и для гнездования [11, 18, 49]. Эти условия созданы уже усилиями человека, которые включают в данном случае как охрану природы, так и развитие сельского хозяйства в местах зимовки, а не в местах размножения белошекой казарки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Между популяциями белошекой казарки и белолобого гуся о-ва Колгуев в репродуктивный период не обнаружено существенной дифференциации как по количественному соотношению кормов, так и по их составу. Поэтому конкуренция между ними за ограниченные кормовые ресурсы на острове неизбежна. Оценивая количественно избирательность питания, которая выражается в увеличении не только качества пищи, но и энергетических затрат на ее добывание, можно сопоставить эти виды по конкурентному потенциалу. Несмотря на большую избирательность в питании белолобого гуся в начале периода размножения, к концу этого периода более избирательным фитофагом становится белошекая казарка. В итоге ее следует признать менее эффективным потребителем общих трофических ресурсов, т.е. исходно более слабым конкурентом.

Описанное соотношение изученных видов по избирательности соответствует уровням их морфофизиологической адаптации к фитофагии. Поэтому нет оснований ожидать в краткосрочной перспективе изменений соотношения конкурентных потенциалов белошекой казарки и белолобого гуся в период размножения на о-ве Колгуев, например в зависимости от условий среды, в том числе от климатического и/или антропогенного влияния. Однако ускоренный рост характерен для популяции белошекой казарки, тогда как популяция белолобого гуся, хотя и многочисленна, но не увеличивается.

В конечном счете различия в популяционных трендах этих видов на о-ве Колгуев, а также, вероятно, в их мировых популяционных трендах нельзя связывать с разделом трофических ресурсов, как во многих других сообществах арктических травоядных. Более последовательно эти различия объясняются климатическими изменениями и активностью человека далеко за пределами репродуктивного ареала.

Работа финансирована по госзаданию МИНОБРНАУКИ РФ (тема № 121031000153-7 “Современные и позднплейстоценовые сообщества позвоночных животных Восточной Азии”). Выражаем благодарность Э.М. Зайнагутдиновой, участвовавшей в сборе материала.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Все исследования выполнены без непосредственного контакта с животными и при соблюдении этических норм. Люди и животные в качестве экспериментальных объектов не использованы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Davidson S.C., Bohrer G., Gurarie E. et al. Ecological insights from three decades of animal movement track-

ing across a changing Arctic // *Science*. 2020. V. 370. P. 712–715.

<https://doi.org/10.1126/science.abb7080>

2. Ims R.A., Fuglei E. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // *BioScience*. 2005. V. 55. P. 311–322.
3. Battisti D.S., Naylor R.L. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat // *Science*. 2009. V. 323. P. 240–244.
4. Rantanen M., Karpechko A.Y., Lipponen A. et al. The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979 // *Commun. Earth Environ.* 2022. V. 3. P. 168.
5. Кирющенко С.П. О трофических взаимоотношениях леммингов и растительности в тундровых экосистемах // *Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 96–108.
6. Gauthier G., Berteaux D., Bety J. et al. The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems // *Écoscience*. 2011. V. 18. P. 223–235.
<https://doi.org/10.2980/18-3-3453>
7. Gauthier G., Bety J., Giroux J. et al. Trophic interactions in a high Arctic snow goose colony // *Integr. Compar. Biol.* 2004. V. 44. P. 119–129.
<https://doi.org/10.1093/icb/44.2.119>
8. Gilg O., Kovacs K.M., Aars J. et al. Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates // *Ann. NYAS.* 2012. V. 1249. P. 166–190.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06412.x>
9. Flemming S.A., Calvert A.M., Nol E. et al. Do hyperabundant Arctic-nesting geese pose a problem for sympatric species? // *Environment. Rev.* 2016. V. 24. P. 393–402.
<https://doi.org/10.1139/er-2016-0007>
10. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов // *Журн. общ. биол.* 2016. № 1. С. 16–37. [Rozenfeld S.B., Sheremetev 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. V. 6. P. 436–455.]
<https://doi.org/10.1134/S2079086416050078>
11. CAFF: A Global audit of the status and trends of Arctic and Northern Hemisphere goose population. Conservation of Arctic flora and fauna international secretariat. Akureyri, Iceland, 2018. 32 p.
12. Кондратьев А.В., Глазов П.М., Зайнагутдинова Э.М. и др. Современное состояние и динамика орнитофауны острова Колгуев // *Орнитология*. 2019. Т. 43. С. 24–44.
13. Михневич Ю. Северные олени Колгуева (URL: https://elementy.ru/kartinka_dnya/1203/Severnnye_oleni_Kolgueva; downloaded 27.10.2020).
14. Glazov P.M., Loshchagina J.A., Kondratyev A.V. et al. The long-term monitoring of bird populations on Kolguev Island in the Barents Sea // *Arctic*. 2021. V. 74. P. 23–40.
<https://doi.org/10.14430/arctic73845>

15. Mooij J., Kruckenberg H., Kondratyev A. et al. Kolguev – Island of geese // *Goose Bull.* 2011. № 13. P. 24–33.
16. Кондратьев А.В., Зайнагутдинова Э.М., Крукенберг Х. Современный статус и биология гусей на о-ве Колгуеве // *Казарка.* 2012. № 15(2). С. 31–71.
17. Розенфельд С.Б., Волков С.В., Рогова Н.В. и др. Влияние изменений условий гнездования в Арктике на экспансию российской популяции белошей казарки (*Branta leucopsis*) // *Зоол. журн.* 2021. Т. 100. № 5. С. 510–523. [Rosenfeld S.B., Volkov S.V., Rogova N.V. et al. The impact of changes in breeding conditions in the Arctic on the expansion of the Russian population of the barnacle goose (*Branta leucopsis*) // *Biol. Bull. RAS.* 2021. V. 48. P. 1528–1540.] <https://doi.org/10.1134/S1062359021090211>
18. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Питание и трофические связи белошей казарки (*Branta leucopsis*): характер использования тундровых и приморских местообитаний острова Колгуев // *Зоол. журн.* 2013. Т. 92. № 12. С. 1450–1462. [Rosenfeld S.B., Sheremetiev I.S. Barnacle goose (*Branta leucopsis*) feeding ecology and trophic relationships on Kolguev Island: The usage patterns of nutritional resources in tundra and seashore habitats // *Biol. Bull. Rev.* 2013. V. 41. P. 645–656.] <https://doi.org/10.1134/S106235901408007X>
19. Pokrovsky I., Ehrlich D., Ims R.A. et al. Rough-legged buzzards, arctic foxes and red foxes in a tundra ecosystem without rodents // *PLOS ONE.* 2015. V. 10. P. e0118740. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118740>
20. Ebbinge B.S. The impact of hunting on mortality rates and spatial distribution of geese wintering in the Western Palearctic // *Ardea.* 1991. V. 79. P. 197–209.
21. Fox A.D., Madsen J., Boyd H. Effects of agricultural change on abundance, fitness components and distribution of two arctic-nesting goose populations // *Glob. Chan. Biol.* 2005. V. 11. P. 881–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00941.x>
22. Van Eerden M.R., Drent R.H., Stahl J. et al. Connecting seas: Western Palearctic continental flyway for water birds in the perspective of changing land use and climate // *Glob. Chan. Biol.* 2005. V. 11. P. 894–908. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00940.x>
23. Nolet B.A., Bauer S., Feige N. et al. Faltering lemming cycles reduce productivity and population size of a migratory Arctic goose species // *Anim. Ecol.* 2013. V. 82. P. 804–813. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12060>
24. Lameris T.K., Jochems F., van der Graaf A.J. et al. Forage plants of an Arctic-nesting herbivore show larger warming response in breeding than wintering grounds, potentially disrupting migration phenology // *Ecol. Evol.* 2017. V. 7. P. 2652–2660. <https://doi.org/10.1002/ece3.2859>
25. Hupp J.W., Ward D.H., Soto D.X. et al. Spring temperature, migration chronology, and nutrient allocation to eggs in three species of arctic-nesting geese: Implications for resilience to climate warming // *Glob. Chan. Biol.* 2018. V. 24. P. 5056–5071. <https://doi.org/10.1111/gcb.14418>
26. Belanger L., Bédard J. Responses of staging greater snow geese to human disturbance // *J. Wildlife Manage.* 1989. V. 53. P. 713–719. <https://doi.org/10.2307/3809202>
27. Meixell B.W., Flint P.L. Effects of industrial and investigator disturbance on Arctic-nesting geese // *J. Wildlife Manage.* 2017. V. 81. P. 1372–1385. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21312>
28. MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
29. Kanarek A.R., Lamberson R.H., Black J.M. An individual-based model for traditional foraging behavior: Investigating effects of environmental fluctuation // *Nat. Res. Model.* 2008. V. 21. P. 93–116. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2008.00002.x>
30. 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. [Rosenfeld S.B., Sheremetiev I.S., Baranyuk V.V. Trophic interactions between snow goose and brant goose in the breeding time with regard to their population trends // *Russ. J. Ecol.* 2021. V. 52. P. 523–532.] <https://doi.org/10.1134/S1067413621060114>
31. 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. № 2. С. 174–186. [Sheremetiev I.S., Rosenfeld S.B., Baranyuk V.V. Herbivore diet selectivity and its influence over ecosystem recycling in Wrangel Island // *Contemp. Probl. Ecol.* 2021. V. 14. P. 138–148.] <https://doi.org/10.1134/S1995425521020104>
32. Owen M. An assessment of fecal analyses technique in waterfowl feeding studies // *J. Wildlife Manage.* 1975. V. 39. P. 271–279.
33. Розенфельд С.Б. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зон Евразии. М.: КМК, 2011. 32 с.
34. Becking R. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // *Bot. Rev.* 1957. V. 23. P. 411–488.
35. Barkman J.J., Doing H., Segal S. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse // *Acta Bot. Neerl.* 1964. V. 13. P. 394–419.
36. Jacobs J. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index // *Oecologia.* 1974. V. 14. P. 413–417.
37. TIBCO Software Inc.: Statistica 13. 2017. <http://statistica.io>
38. Flint P.L., Mallek E.J., King R.J. et al. Changes in abundance and spatial distribution of geese molting near Teshekpuk Lake, Alaska: interspecific competition or ecological change? // *Polar Biol.* 2008. V. 31. P. 549–556. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0386-8>
39. Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Груздев А.П. Перекрывание трофических спектров жвачных, гусей и леммингов на о-ве Врангеля в летний период // *Экология.* 2017. № 6. С. 440–446. [Sheremetiev I.S., Rosenfeld S.B., Gruzdev A.P. Dietary overlap among ruminants, geese, and lemmings of Wrangel Island in summer // *Russ. J. Ecol.* 2017. V. 48. P. 532–538.] <https://doi.org/10.1134/S1067413617060091>

40. Bai J., Zhang H., Zhou H. et al. Winter coexistence in herbivorous waterbirds: Niche differentiation in a floodplain, Poyang Lake, China // *Ecol. Evol.* 2021. V. 11. P. 16835–16848. <https://doi.org/10.1002/ece3.8314>
41. Розенфельд С.Б. Питание казарок и гусей в Российской Арктике. М.: КМК, 2009. 236 с.
42. Сыроечковский Е.В. Пути адаптации гусеобразных трибы Anserini к обитанию в Арктике. М.: КМК, 2013. 297 с.
43. Drent R.H., Fox A.D., Stahl J. Travelling to breed // *J. Ornithol.* 2006. V. 147. P. 122–134. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0066-4>
44. Морозов В.В., Сыроечковский Е.Е. Материалы к познанию орнитофауны о-ва Колгуева // *Орнитология.* 2004. № 31. С. 9–50.
45. Kondratyev A., Zaynagutdinova E., Kruckenberg H. Barnacle goose *Branta leucopsis* abundance on Kolguev Island – current status and history of population growth // *Wildfowl.* 2013. V. 63. P. 56–71.
46. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Сравнительный анализ питания северного оленя (*Rangifer tarandus*), белолобого гуся (*Anser albifrons*) и черной казарки (*Branta bernicla*) на островах Белый и Шокальского (ЯНАО) // *Зоол. журн.* 2020. Т. 99. № 9. С. 1036–1046. [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. RAS.* 2021. V. 48. P. 1094–1103.] <https://doi.org/10.1134/S1062359021070268>
47. Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия сообщества и экосистемы. М.: КМК, 2004. 112 с.
48. Лавриненко И.А., Лавриненко О.В., Добрынин Д.В. Многолетняя динамика и гибель растительности маршей Колоколковой губы Баренцева моря // *Раст. России.* 2012. № 21. С. 66–77.
49. Koffijberg K., Winden E., van Clausen P. The Netherlands as a winter refuge for light-bellied brent geese from 1991–2011 // *Wildfowl.* 2013. V. 3. P. 40–57.