

Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных и классификация их по сходству распространения

Ю. С. РАВКИН^{1,2}, И. Н. БОГОМОЛОВА¹, О. Н. НИКОЛАЕВА³, Т. К. ЖЕЛЕЗНОВА⁴

¹ *Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: zm@eco.nsc.ru*

² *Томский государственный университет
634050, Томск, просп. Ленина, 36*

³ *Сибирская государственная геодезическая академия
630108, Новосибирск, ул. Плеханова, 10
E-mail: onixx76@mail.ru*

⁴ *Российский государственный социальный университет
129226, Москва, ул. Вильгельма Пика, 4
E-mail: larus-minutus@mail.ru*

Статья поступила 17.04.2013

АННОТАЦИЯ

С целью районирования по фауне наземных позвоночных территория Северной Евразии в пределах границ СССР 1991 г. разделена на 245 участков по карте растительности мира масштаба 1 : 20 000 000 таким образом, чтобы каждый из них занимал территорию природной подзоны протяженностью в широтном направлении в 10°. Для каждого участка по ареалам наземных позвоночных составлен список встреченных видов. По этим спискам рассчитаны коэффициенты сходства Жаккара, использованные в дальнейшем для кластерного анализа фауны выделенных участков. В результате расчетов составлена иерархическая классификация, включающая 5 фаунистических регионов (региональных групп подобластей), 6 подобластей, 18 провинций и 14 округов. Выявлены факторы среды, коррелирующие с фаунистической неоднородностью обследованной территории. Предложенное деление учитывает 57 % дисперсии коэффициентов сходства фаун участков (коэффициент множественной корреляции – 0,75). Оно в 2–2,5 раза информативнее схем районирования, разработанных ранее по отдельным группам животных и отражающих, как считали предшественники, неоднородность фауны наземных животных суши в целом. Связью с факторами среды и природными режимами можно объяснить 82 % неоднородности фауны (коэффициент корреляции – 0,91). При сопоставлении результатов районирования, выполненного на отдельных классах наземных позвоночных (земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие), прослежены сходные причины неоднородности фаун (зональность, провинциальность и теплообеспеченность, а также их интегральное влияние). Тем не менее различия в толерантности к среде у животных порождают значительное несовпадение границ выделенных таксонов и их иерархии при районировании по отдельным классам и всем наземным позвоночным.

Классификация обитающих на описываемой территории 1243 видов наземных позвоночных выполнена по сходству их встречаемости (в среднем по наименьшему таксону фаунистического районирования) и содержит три типа распространения: Северный, Срединный и Южный. В свою очередь они разделены на 7 подтипов и 13 классов. Информативность представленной классификации равна 53 % дисперсии (коэффициент корреляции – 0,73).

Ключевые слова: районирование, фауна, наземные позвоночные, Палеарктика, Северная Евразия, кластерный анализ, факторы, корреляция.

Зоо- и биогеографическое районирование издавна привлекало внимание биологов [Wallace, 1876; Северцов, 1877; Udvardy, 1975; Воронов, Кучерук, 1977]. Выделяемые при этом области представляют собой фундаментальные единицы сравнений во множестве экологических и эволюционных исследований, а также служат важным инструментом природоохранного планирования [Holt et al., 2013]. При этом анализируют не только отдельные классы животных, но и стремятся рассматривать как можно большее их число, причем как позвоночных и беспозвоночных, так и представителей растительного мира. С нашей точки зрения оптимальным подход последовательного анализа сначала отдельных классов животных, а потом их экологических групп (наземных и водных), затем фауны в целом. После или до этого – различные флористические группы отдельно и вместе. Далее следует флоро-фаунистическое и биотическое рассмотрение. Это позволит выявить сначала специфику неоднородности отдельных классов и групп, составленных из них, а затем эмерджентные особенности биоты в целом.

Предлагаемая вниманию читателей статья – шестая по счету, и представляет собой обобщение по всем классам наземных позвоночных [Блинова, Равкин, 2008, 2009; Равкин и др., 2010а,б, 2013]. В этих статьях вводные положения приведены подробнее.

Цель настоящей статьи, как всякой классификации, – в сжатии имеющейся информации и ее обобщении. Так же как в предыдущих наших публикациях на эту тему, в задачи исследования входило описание фаунистической неоднородности рассматриваемой группы животных и составление иерархической классификации конкретных фаун, отражающей их территориальную изменчивость, а также распространение 1243 видов в Северной Евразии.

Одной из основных задач авторы считали выявление факторов среды, в наибольшей степени коррелирующих с неоднородностью изученной части фауны, оценку информативности полученных представлений как при индивидуальном, так и интегральном отображении, а также сопоставление полноты объяснения территориальной изменчивости современной фауны наземных позвоночных с положениями, сформированными предшественниками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основное отличие обобщающих фаунистических статей последних лет, в том числе и наших, сводится к использованию методов непараметрической статистики, в частности кластерного и факторного анализа, многомерного шкалирования и линейной качественной аппроксимации, в отличие от ранее используемых экспертных, умозрительных способов рассмотрения фаунистической неоднородности территорий. Указанные во введении наши публикации содержат достаточное число ссылок по методам обработки данных и подходам к анализу материалов [Равкин, Ливанов, 2008].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных

На территории Северной Евразии, в пределах границ СССР, на 1991 г. выделены пять фаунистических регионов – групп подобластей (Палеарктику мы считаем зоогеографической областью). Регионы разделены, соответственно, на шесть подобластей (рис. 1). В свою очередь, часть их разделена на провинции, а некоторые еще и на округа. Итоговый результат классификации приведен ниже.

ПОЛЯРНО-ПУСТЫННЫЙ ОСТРОВНОЙ РЕГИОН

1. Полярно-пустынная островная под-область (лидеры – по одному первому представителю по встречаемости из каждого класса животных – краснозобая гагара *Gavia stellata* (Pontopp.), песец *Alopex lagopus* Linnaeus; суммарная встречаемость в среднем по таксону – отношение суммарного числа участков, занятых всеми встреченными видами, к общему количеству участков в пределах границ таксона – 20/общее число видов – 26). Далее эти показатели приведены в том же порядке без наименования; при равенстве показателей встречаемости лидеры перечислены в систематическом порядке. Лидерирующие виды не идентичны характерным (дифференцирующим). Характерные виды при использованном нами подходе выделить нельзя, поскольку классификация составлена на основе коэффициентов сходства, т. е. по отношению числа общих видов к сумме видов, специфичных для каждого из двух сравниваемых участков и числа общих видов.

ТУНДРОВЫЙ МАТЕРИКОВО-ОСТРОВНОЙ РЕГИОН

2. Тундровая материково-островная под-область (краснозобая гагара, волк *Canis lupus* Linnaeus, сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, живородящая ящерица *Zootoca vivipara* Jacquin; 84/320).

Провинции:

2.1 – *Островная* (краснозобая гагара, копытный лемминг *Dicrostonyx torquatus* Pallas; 57/82);

2.2 – *Северная материковая* (краснозобая гагара, заяц-беляк *Lepus timidus* Linnaeus, остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, живородящая ящерица; 86/250);

2.3 – *Северо-Восточная равнинная материково-островная* (краснозобая гагара, средняя бурозубка *Sorex saecutiens* Laxmann, сибирский углозуб; 112/226);

2.4 – *Северо-Восточная горно-анклавная* (краснозобая гагара, тундряная бурозубка *Sorex tundrensis* Merriam, сибирский углозуб, живородящая ящерица; 76/195).

ЛЕСНОЙ РЕГИОН

3. Лесная транспалеарктическая под-область (чирок-свистунок *Anas crecca* L., обыкновенная лисица *Vulpes vulpes* Linnaeus,

остромордая лягушка, живородящая ящерица; 194/823).

Провинции:

3.1 – *Западная* (Балтийско-Енисейская провинция (кряква *Anas platyrhynchos* L., обыкновенная лисица, остромордая лягушка, живородящая ящерица; 232/591).

Округа:

3.1.1 – *Беломорско-Уральский* (остромордая лягушка, живородящая ящерица, краснозобая гагара, обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* Linnaeus; 192/297);

3.1.2 – *Балтийско-Иртышский* (остромордая лягушка, обыкновенный уж *Natrix natrix* Linnaeus, кряква, белогрудый еж *Erinaceus concolor* Martin; 255/440);

3.1.3 – *Печорско-Енисейский* (серая жаба *Bufo bufo* Linnaeus, кряква, средняя бурозубка, живородящая ящерица; 222/413);

3.1.4 – *Тоболо-Обской* (прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linnaeus, черношейная поганка *Podiceps nigricollis* C. L. Brehm, обыкновенная кутора *Neomys fodiens* Pennant, остромордая лягушка; 201/330);

3.1.5 – *Прикарпатский* (ломкая веретеница *Anguis fragilis* Linnaeus, зеленая жаба *Bufo viridis* Laurenti, серощекая поганка *Podiceps griseigena* (Bodd.), обыкновенная бурозубка; 256/314).

3.2. *Восточная* (Уральско-Камчатская провинция (чернозобая гагара *Gavia arctica* (L.), средняя бурозубка, сибирский углозуб, живородящая ящерица; 140/376).

Округа:

3.2.1 – *Североуральский* (остромордая лягушка, живородящая ящерица, краснозобая гагара, средняя бурозубка; 131/172);

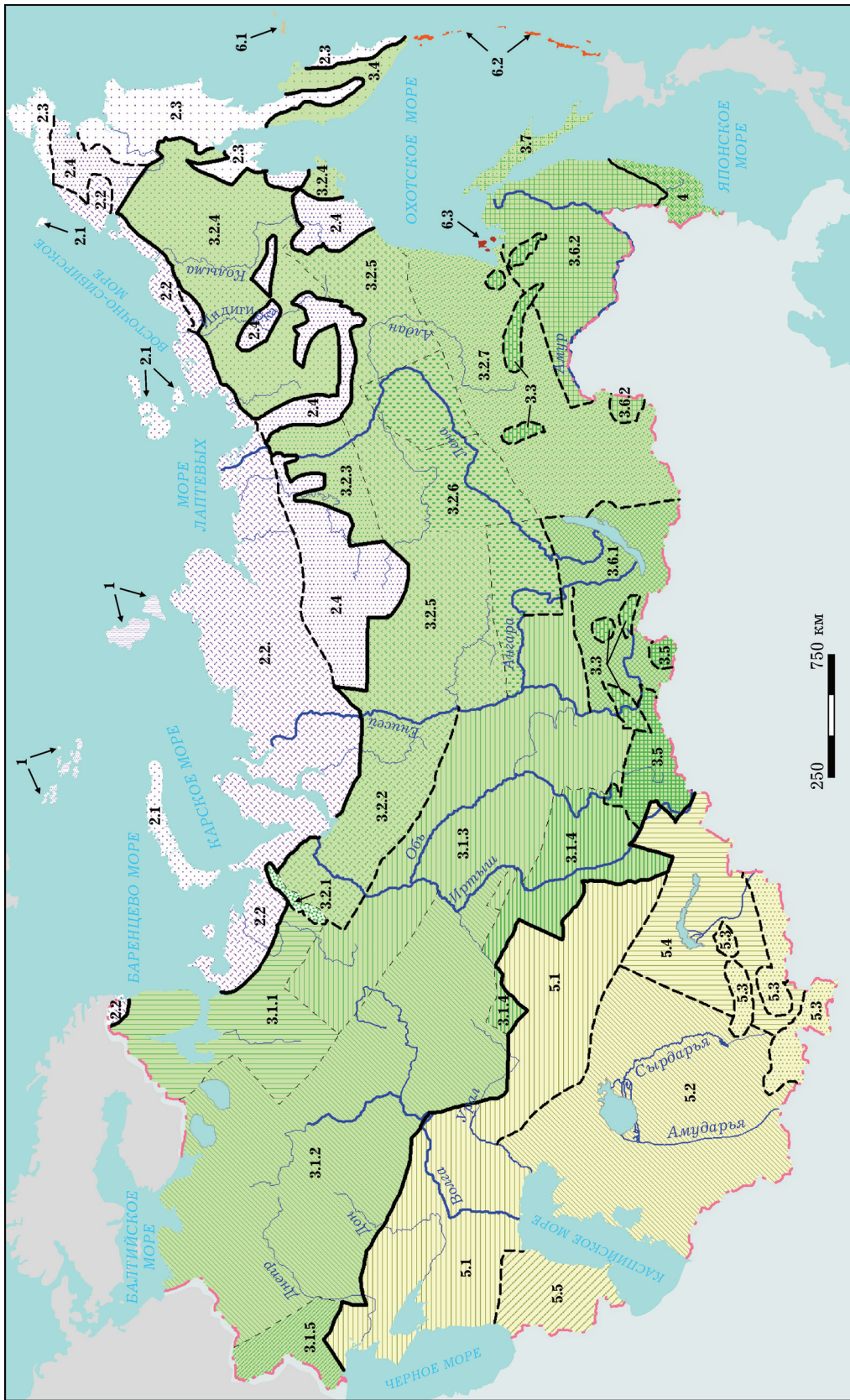
3.2.2 – *Уральско-Енисейский* (сибирский углозуб, живородящая ящерица, краснозобая гагара, обыкновенная бурозубка; 189/234);

3.2.3 – *Оленекско-Верхоянский* (сибирский углозуб, краснозобая гагара, тундряная бурозубка; 102/115);

3.2.4 – *Янско-Анадырский* (сибирский углозуб, краснозобая гагара, крупнозубая бурозубка *Sorex darphaenodon* Thomas; 131/214);

3.2.5 – *Енисейско-Охотский* (сибирский углозуб, краснозобая гагара, тундряная бурозубка, живородящая ящерица; 129/202);

3.2.6 – *Енисейско-Ленский* (сибирский углозуб, обыкновенная гадюка, чернозобая гагара, крупнозубая бурозубка; 170/229);



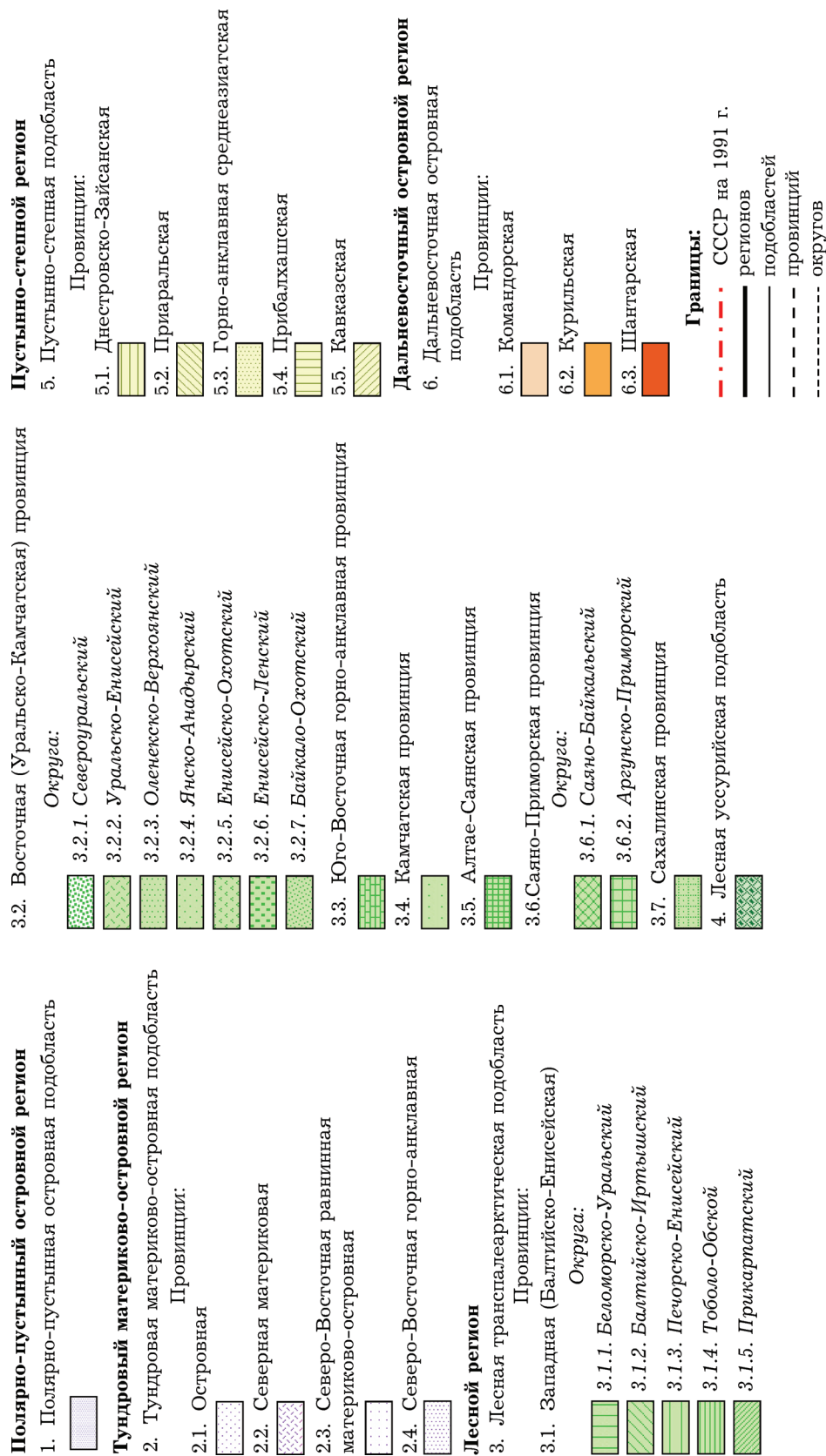


Рис. 1. Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных (характеристики позвоночных см. в классификации)

3.2.7 – Байкало-Охотский (сибирский углозуб, живородящая ящерица, чернозобая гагара, крупнозубая бурозубка; 162/214).

Провинции:

3.3 – Юго-Восточная горно-анклавная (чернозобая гагара, тундряная бурозубка, сибирский углозуб, живородящая ящерица; 112/206);

3.4 – Камчатская (сибирский углозуб, краснозобая гагара, крупнозубая бурозубка; 116/133);

3.5 – Алтае-Саянская (серая жаба, серая цапля *Ardea cinerea* L., сибирский крот *Talpa altaica* Nikolsky, прыткая ящерица; 215/363);

3.6 – Саяно-Приморская (кряква, крупнозубая бурозубка, сибирский углозуб, живородящая ящерица; 213/523).

Округа:

3.6.1 – Саяно-Байкальский (чернозобая гагара, крупнозубая бурозубка, сибирская лягушка *Rana amurensis* Boulenger, живородящая ящерица; 223/396);

3.6.2 – Аргунско-Приморский (узорчатый полоз *Elaphe diene* (Pallas), кряква, крупнозубая бурозубка, сибирский углозуб; 207/415).

3.7 – Сахалинская провинция (сибирский углозуб, живородящая ящерица, серошекая поганка, крупнозубая бурозубка; 179/253).

4. Лесная уссурийская подобласть (дальневосточная жаба *Bufo gargarizans* Cantor, сахалинская гадюка *Vipera sachalinensis* Tzarewsky, серошекая поганка, амурский еж *Erinaceus amurensis* Schrenk; 279/311).

ПУСТЫННО-СТЕПНОЙ РЕГИОН

5. Пустынно-степная подобласть (кряква, зеленая жаба, малая белозубка *Crocidura suaveolens* Pallas, водяной уж *Natrix tessellate* Laurenti; 235/846).

Провинции:

5.1 – Днестровско-Зайсанская (зеленая жаба, чомга *Podiceps cristatus* (L.), малая белозубка, восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Christoph); 217/480);

5.2 – Приаральская (зеленая жаба, степная агама *Trapelus sanguinolentus* (Pallas), выпь *Botaurus stellaris* (L.), малая белозубка; 280/471);

5.3 – Горно-анклавная среднеазиатская (зеленая жаба, малая поганка *Podiceps ruficollis* (Pall.), малая белозубка, разноцветный полоз *Coluber ravergieri* Menetries; 252/436);

5.4 – Прибалхашская (зеленая жаба, разноцветная ящурка *Eremias arguta* (Pallas), серая цапля, остроухая ночница *Myotis blythi* Tomes; 191/379);

5.5 – Кавказская (озерная лягушка *Rana ridibunda* Pallas, кряква, белогрудый еж, обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti; 270/503).

ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ОСТРОВНОЙ РЕГИОН

6. Дальневосточная островная подобласть (берингийский баклан *Phalacrocorax pelagicus* Pall., ласка *Mustela nivalis* Linnaeus, сибирский углозуб, сахалинская гадюка; 82/198).

Провинции:

6.1 – Командорская (краснозобая гагара, красная полевка *Clethrionomys rutilus* Pallas; 64/64);

6.2 – Курильская (сибирский углозуб, чернозобая гагара, средняя бурозубка, восточный динодон *Dinodon orientale* (Hildendorf); 106/149);

6.3 – Шантарская (сибирский углозуб, сахалинская гадюка, краснозобая гагара, бурый медведь *Ursus arctos* Linnaeus; 51/51).

Пространственная структура и организация фауны наземных позвоночных

Структура фауны наземных позвоночных указанной части Северной Евразии выявлена на уровне сходства-различия подобластей при пороге значимости коэффициента в 11 единиц (рис. 2). Схема сходства, так же как карта, четко иллюстрирует влияние отличий в тепло- и влагообеспеченности (в направлении север – юг) и в итоге зональности, а также островного характера территории, преимущественно как удаленности от материка, и муссонного климата. При этом суммарная встречаемость и число видов по подобластям уменьшаются к северу, а видовое богатство в лесных подобластях зависит еще и от их площади.

Наиболее значима связь неоднородности фауны с теплообеспеченностью, заданной как простое сочетание зональности, провинциальности и поясности. Ею можно объяснить 64 % дисперсии коэффициентов сходства (табл. 1), а с учетом дифференциальности [Рав-



Рис. 2. Пространственная структура фауны наземных позвоночных Северной Евразии на уровне под-области.

Внутри значков приведены номера таксонов соответствующей классификации, индексом – внутрigrупповое сходство. Линии между значками означают существенное сверхпороговое сходство. Около линий приведены значения межгруппового сходства, около значков – по четыре лидирующих по встречаемости вида (по одному из каждого класса), суммарная встречаемость в среднем по подобласти/общее количество встречающихся видов. Стрелки около перечня основных структурообразующих факторов среды указывают направление увеличения их влияния и фаунистические тренды

кин и др., 2013] – 75 %. Последледниковое расселение и зональность при индивидуальной оценке объясняют в 1,5 и 1,3 раза меньшую часть неоднородности (при оценке влияния последледникового расселения принято, что с ним связаны все отличия фауны восточных и западных участков). С провинциальностью можно связать в 3,8 раза меньшую часть дисперсии фауны, чем с теплообеспеченностью. Совсем невелика в среднем сила связи с удаленностью островов от материка и с поясностью из-за меньших площадей, занятых такими территориями. Всеми перечисленными факторами объясняется 80 % дисперсии коэффициентов сходства

конкретных фаун. Информативность структурных и классификационных режимов (графа и иерархической классификации) равна 46 и 57 % дисперсии, а общая информативность представлений составляет 82 %, что примерно равно коэффициенту множественной корреляции 0,91. При проведении расчетов силы связи факторов среды и фаунистической неоднородности Северной Евразии нарастающим итогом выявлено, что приращение к значению оценки влияния теплообеспеченности дает только провинциальность и островной характер территории (6 и 2 %), а также классификационные и структурные режимы (4 и 1 %).

Т а б л и ц а 1
Связь факторов среды и фаунистической
неоднородности Северной Евразии
по наземным позвоночным

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %
Теплообеспеченность	64
Зональность	49
Послеледниковое расселение	42
Провинциальность	17
Островной характер территории	10
Поясность	4
Все факторы	80
Режимы классификационные структурные	57 46
Все режимы	63
Всего	82
Коэффициент множественной корреляции	0,91

Классификация видов по сходству распространения

Классификацию видов, составленную на основе коэффициентов Жаккара по встречаемости (при ноль-единичном отображении) на всех участках, нельзя признать удовлетворительной. Первая агрегация привела к объединению 1243 видов в 51 класс. Повторная агрегация на матрице межклассовых связей уменьшила это число до 26 классов, причем 11 из них представлены каждый одним видом. Основным недостатком обеих агрегаций можно считать, с одной стороны, их высокую дробность, а с другой, наоборот, сборность части выделенных групп, состоящих из видов с явно различающимися ареалами, например, температурными и пустынными. Срединная (температная) часть видов в качестве отдельной группы вообще отсутствовала. Все это свидетельствует о значительной переагрегации, особенно по представительным группам.

Лучший результат, исходя из предметных представлений, дает разбиение после усреднения встречаемости видов по территориям, занятым наименьшими таксонами фаунистической классификации. В качестве признака такой классификации использован коэффициент Жаккара – Наумова для количественных признаков. Этому варианту свойственна простая интерпретация, большая информа-

тивность и равномерность в представленности при территориальном охвате таксонов всей Северной Евразии. При первой агрегации выделено 19 групп, при повторной их число уменьшено до семи.

На графе, построенном по результатам второго разбиения, легко проследить объединение в три типа распространения. Первый из них (Северный) совпадает с предпочтением приокеанической территории, прилегающей к Северному Ледовитому и Тихому океанам в северной части последнего (рис. 3). Второй (Срединный) тип охватывает виды, в большем количестве распространенные в центральной полосе Северной Евразии, а третий – в южной. В результате повторной агрегации и частично по графу на уровне первого разбиения выделено семь подтипов распространения. В Северном типе выделены Приокеанический и Командорский подтипы. Срединный разделен на Европейско-Сибирский и Дальневосточный подтипы; Южный тип – на Прикарпатско-Иртышский, Причерноморско-Иртышский и Кавказско-Среднеазиатский. При этом следует помнить, что выделы карты, отражающей результаты классификации видов по сходству распространения, не отражают конфигурацию ареалов, вошедших в таксон видов, даже обобщенно. Этот выдел, по особенностям использованного алгоритма агрегации, оконтуривает территорию, где указанные виды пересекаются в распространении с наибольшей в среднем частотой. Каждый из этих видов, как правило, распространен на большей территории, но это характеризует индивидуальные особенности их размещения, в то время как объединение в группы проведено по общей части ареалов для всех видов, включенных в данный таксон. Кроме того, не следует забывать, что по условиям алгоритма в одну и ту же группу могут входить виды с последовательно перекрывающимися ареалами. В этом случае первые и последние из них могут иметь существенно различную конфигурацию ареалов. Лишь за счет видов с промежуточным характером распространения они образуют единую группу.

Кроме указанных таксонов классификации выделено два вида с уникальным распространением – муйская полевка *Microtus mujanensis* Orlov et Kowalskaia и акклиматизиро-



Рис. 3. Пространственно-типологическая структура изменчивости в распространении наземных позвоночных (на уровне подтипа распространения).

Усл. обозн. см. на рис. 2

ванный канадский бобр *Castor canadensis* Kuhl. Они исключены из рассмотрения.

В целом классификация имеет следующий вид.

1. Северный тип распространения.

1.1. Приокеанический подтип.

Классы распространения:

1.1.1 – Приокеанический З и С участки* (клуша *Larus fuscus* L., гагарка *Alca torda* L.; норвежский лемминг *Lemmus lemmus* Linnaeus; всего три вида);

1.1.2 – Приокеанический С и С-В (краснозобая гагара *Gavia stellata* (Pontopp.), лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* (L.), краснозобый конек *Anthus cervina* (Pall.), пуночка *Plectrophenax nivalis* (L.), морянка *Clangula hyemalis* (L.); песец *Alopex lagopus* Linnaeus);

*С, Ю, З, В – соответственно северные, южные, западные и восточные участки; приведено по пять наиболее распространенных по участкам видов из каждого класса наземных позвоночных. При меньшем числе приведены все виды, вошедшие в таксон. Представители разных классов позвоночных разделены точкой с запятой.

eus, копытный лемминг *Dicrostonyx torquatus* Pallas, росомаха *Gulo gulo* Linnaeus, тундрная бурозубка *Sorex tundrensis* Merriam, северный олень *Rangifer tarandus* Linnaeus; 84);

1.1.3 – Приокеанический С-В (берингский баклан *Phalacrocorax pelagicus* Pall., толстоклювая *Uria lomvia* (L.) и тонкоклювая кайры *Ur. aalge* (Pontopp.), ипатка *Fratricula corniculata* (Naum.), топорок *Lunda cirrhata* (Pall.); снежный баран *Ovis nivicola* Eschscholtz, желтобрюхий лемминг *Lemmus trimucronatus* Richardson, камчатские бурозубка *Sorex camtschaticus* Yudin и черношапочный сурок *Marmota camtschatica* Pallas, бурозубка Джексона *Sorex jacksoni* Hall; 43);

1.2. Командорский подтип (серокрылая чайка *Larus glaucescens* Naumann, красноногая моевка *Rissa brevirostris* (Bruch); 2);

2. Срединный тип распространения.

2.1. Европейско-сибирский подтип

Классы распространения:

2.1.1 – Центральный (савка *Oxyura leucoccephala* (Scop.), рыжехвостый жулан

Lanius isabellinus Hemprich et Ehrenberg; джунгарский хомячок *Phodopus sungorus* Pallas; 3);

2.1.2 – Западносибирско-Байкальский (виды, встречающиеся чаще в Средней Сибири – азиатский бекасовидный веретенник *Limnodromus semi palmatus* (Blyth), овсянки – Годлевского *Emberiza godlewskii* Tacz. и желтобровая *E. chrysophrys* Pall.; 3);

2.1.3 – Байкальско-Западносибирский (виды, встречающиеся чаще в Западной Сибири – лесной дупель *Gallinago megala* Swinh., краснозобый *Turdus ruficollis* Pall. и чернозобый дрозды *T. atrogularis* Pall.; сибирский крот *Talpa altaica* Nikolsky, алтайский цокор *Myospalax myospalax* Lachmann, сибирская белозубка *Crocidura sibirica* Dukelsky, длиннохвостая ночница *Myotis frater* G. Allen; 7);

2.1.4 – Горно-Азиатский В и Ю-В (сибирская лягушка *Rana amurensis* Boulenger; черная ворона *Corvus corone* L., соловей-красношейка *Luscinia calliope* (Pall.), каменный глухарь *Tetrao parvirostris* Br., таловка *Phylloscopus borealis* (Blas.), горбоносый турпан *Melanitta fusca* (L.); плоскочерепная *Sorex roboratus* Hollister и крупнозубая бурозубки *S. daphaenodon* Thomas, соболь *Martes zibellina* Linnaeus, амурский лемминг *Lemmus amurensis* Vinogradov; 28);

2.2. Дальневосточный подтип распространения.

Классы распространения:

2.2.1 – Приморский (дальневосточная лягушка *Rana chensinensis* David, монгольская жаба *Bufo raddei* Strauch, дальневосточные квакша *Hyla japonica* Gunther, жаба *Bufo gargarizans* Cantor и жерлянка *Bombina orientalis* (Boulenger); сахалинская гадюка *Vipera sachalinensis* Tzarewsky, средний *Agkistrodon intermedius* Strauch и уссурийский щитомордники *Ag. ussuriensis* (Emelianov), дальневосточная черепаха *Pelodiscus sinensis* (Wiegmann), амурский полоз *Elaphe schrenckii* (Strauch); белопоясный стриж *Apus pacificus* (Lath.), касатка *Hirundo rustica* L., малый перепелятник *Accipiter virgatus* (Temm.), скалистый голубь *Columba rupestris* Pall., даурская галка *Corvus dauuricus* Pall.; восточно-азиатская мышь *Apodemus peninsulae* Thomas, сибирская кабарга *Moschus moschiferus* Linnaeus, американская норка *Mustela vison* Schreber, большая полевка *Microtus fortis* Buchner, ночница Иконникова *Myotis ikonnikovi* Ognev; 145);

2.2.2 – Уссурийско-Курильский (восточный динодон *Dinodon orientale* (Hildendorf), полозы – малочешуйчатый *Elaphe quadrivirgata* (Boie), островной *Elaphe climacophora* Boie и японский *Elaphe japonica* Makii, дальневосточный сцинк *Eumeces laticutatus* (Hallowell); сизая овсянка *Emberiza variabilis* (Temm.), китайский волчок *Ixobrychus sinensis* (Gm.), чернохвостая чайка *Larus crassirostris* Vieill., малый острокрылый дятел *Yungipicus kizuki* (Temm.), короткопалый бюль-бюль *Microscelis amaurotis* (Temm.); восточный нетопырь *Pipistrellus abramus* Temminck, японская бурозубка *Sorex shinto* Thomas, длиннохвостая мышовка *Sicista caudata* Thomas, шикотанская *Clethrionomys sikotanensis* Tokuda и сахалинская полевки *Microtus sachalinensis* Vasin; 31);

2.2.3 – Уссурийский (амурская долгохвостка *Tachydromus amurensis* Peters, тигровый уж *Rhabdophis tigrina* (Boie), краснопоясный динодон *Dinodon rufozonatum* Cantor, корейская долгохвостка *Tachydromus wolteri* Fischer, трехцветный полоз *Elaphe taeniura* Cope; красноногий ибис *Nipponia nippon* (Temm.), малая кукушка *Cuculus poliocephalus* Lath., большой острокрылый дятел *Yungipicus canicapillus* (Blyth), тигровый сорокопут *Lanius tigrinus* Drapiez, бурая сутора *Suthora webbiana* Gray; амурский горал *Nemorhaedus caudatus* Milne-Edwards, японская мопера *Mogera wogura* Temminck; 17).

3. Южный тип распространения.

Подтипы:

3.1. Прикарпатско-Иртышский (желтобрюхая жерлянка *Bombina variegata* (Linnaeus), дунайский тритон *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu), прыткая лягушка *Rana dalmatina* Fitzinger, пятнистая саламандра *Salamandra salamandra* (Linnaeus), альпийский тритон *Triturus alpestris* (Laurenti); западная степная гадюка *Vipera ursinii* Bonaparte, зеленая ящерица *Lacerta viridis* Laurenti; короткопалая пищуха *Certhia brachydactyla* Brehm; большая *Myotis myotis* Borkhausen и трехцветная ночницы *Myotis emarginatus* E. Geoffroy, буковинский слепыш *Spalax graecus* Nehring, европейская мышь *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, альпийская бурозубка *Sorex alpinus* Schinz.; 18);

3.2. Причерноморско-Иртышский (обыкновенная квакша *Hyla arborea* (Linnaeus), малоазиатская лягушка *Rana macrocnemis* Boulenger, тритон Карелина *Triturus karelinii*

(Strauch), малоазиатская квакша *Hyla savignyi* Audouin, кавказская крестовка *Pelodytes caucasicus* Boulenger; разноцветная ящурка *Eremias arguta* (Pallas), четырехполосый Палласов *Elaphe sauromates* (Pallas) и желтобрюхий полоз *Coluber caspius* Gmelin, луговая ящерица *Lacerta praticola* Eversmann и эскулапов полоз *Elaphe longissima* (Laurenti); серый жаворонок *Calandrella rufescens* (Vieill.), каравайка *Plegadis falcinellus* (L.), черноголовая овсянка *Emberiza melanocephala* Scop., морской голубок *Larus genei* Breme, желтая цапля *Ardeola ralloides* (Scop.); большой подковонос *Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, обыкновенный емуранчик *Stylodipus telum* Lichtenstein, бурузубки – Радде *Sorex raddei* Satunin и Волнухина *Sorex volnuchini* Ognev, средиземноморский нетопырь *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl); 154);

3.3. Кавказско-Среднеазиатский.

Классы распространения:

3.3.1 – Кавказско-Среднеазиатский (среднеазиатская жаба *Bufo danatensis* Pisanetz, лягушки – центральноазиатская *Rana asiatica* Bedriaga и Терентьева *Rana terentievi* Mezherin, таджикская жаба *Bufo shaartusiensis* Pisanetz, семиреченский ранодон *Ranodon sibiricus* Kessler; быстрая ящурка *Eremias velox* (Pallas), степная агама *Trapelus sanguinolentus* (Pallas), обыкновенный щитомордник *Agkistrodon halys* (Pallas), разноцветный полоз *Coluber ravergieri* Menetries, стрела-змея *Psammophis lineolatus* (Brandt); пестрый каменный дрозд *Monticola saxatilis* (L.), бородачатая куропатка *Perdix daurica* (Pall.), желчная овсянка *Emberiza bruniceps* Br., морской зуек *Charadrius alexandrinus* L., чернобрюхий рябок *Pterocles orientalis* (L.); заяц-толай *Lepus tolai* Pallas, мохноногий тушканчик *Dipus sagitta* Pallas, восточная слепушонка *Ellobius tancrei* Blasius, полуденная песчанка *Meriones meridianus* Pallas, перевязка *Vormela peregusna* Gueldenstaedt; 269);

3.3.2 – Приаральский (песчаные удавчик *Eryx miliaris* (Pallas) и круглоголовка *Phrynoscephalus interscapularis* Lichtenstein, гладкий геккончик *Alsophylax laevis* Nikolski, поперечнополосатый лейкодон *Lycodon striatus* (Shaw), афганский литоринх *Lythorhynchus ridgewayi* Boulenger; черный чекан *Saxicola caprata* (L.), каспийский зуек *Charadrius asiaticus* Pall.,

украшенный чибис *Lobivanellus indicus* (Bodd.), бегунок *Cursorius cursor* (Lath.), короткопальей воробей *Carpospiza brachydactyla* (Br.); каракал *Felis caracal* Schreber, тушканчики – Бланфорда *Jaculus blanfordi*, Бобринского *Allactaga bobrinskii* Kolesnikov и приаральский медоед *Mellivora capensis* Schreber; 53);

3.3.3 – Прибалхашский (зайсанская круглоголовка *Phrynoscephalus melanurus* Eichwald, центральноазиатская ящурка *Eremias vermiculata* Blanford; большой чекан *Saxicola torquata* (L.); краснощекий суслик *Spermophilus erythrogenys* Brandt, селевиния *Selevinia betpakdalensis* Belosludov et Vazhanov; 5).

Приведенная выше классификация отражена на карте (рис. 4). Из-за многочисленных наслоений, т. е. территорий, совместно занятых разными таксонами, карта зон пересечения наибольшей встречаемости наземных позвоночных сложна для понимания и требует определенных правил ее использования. Прежде всего, на ней видно три типа распространения. Первый из них – (Северный) отражен значками малинового цвета, второй (Срединный) – зеленого, третий (Южный) – желтого. Далее на карте в выделах указаны номера (коды) таксонов, которые занимают эту территорию. Она может быть занята только одним таксоном (2.1 или 1.1.1.) или несколькими, причем иногда даже разных типов распространения (1.1.1. + 1.1.2. + 2.1.4.). Распространение типов, подтипов и классов можно проследить по номерам на карте по первой или по первой и второй цифре, а также по всем трем цифрам кода. Так, все выделы, помеченные начальной цифрой 1, заняты Северным типом распространения, а 1.1 – его приокеаническим подтипом.

На приведенной карте достаточно четко видно распределение типов распространения и проникновение (наслоение) Срединного типа к северу и югу на территории занятые, кроме того, Северным и Южным типами. Такое наслоение, иногда двух-, реже – трехкратное особенно свойственно восточному направлению внутри отдельных типов. При этом обычно крайние участки (западные и восточные) имеют меньшее число наслоений. Это, скорее всего, связано с доминированием внутризонального распространения видов (запад – восток), по сравнению с межзональ-

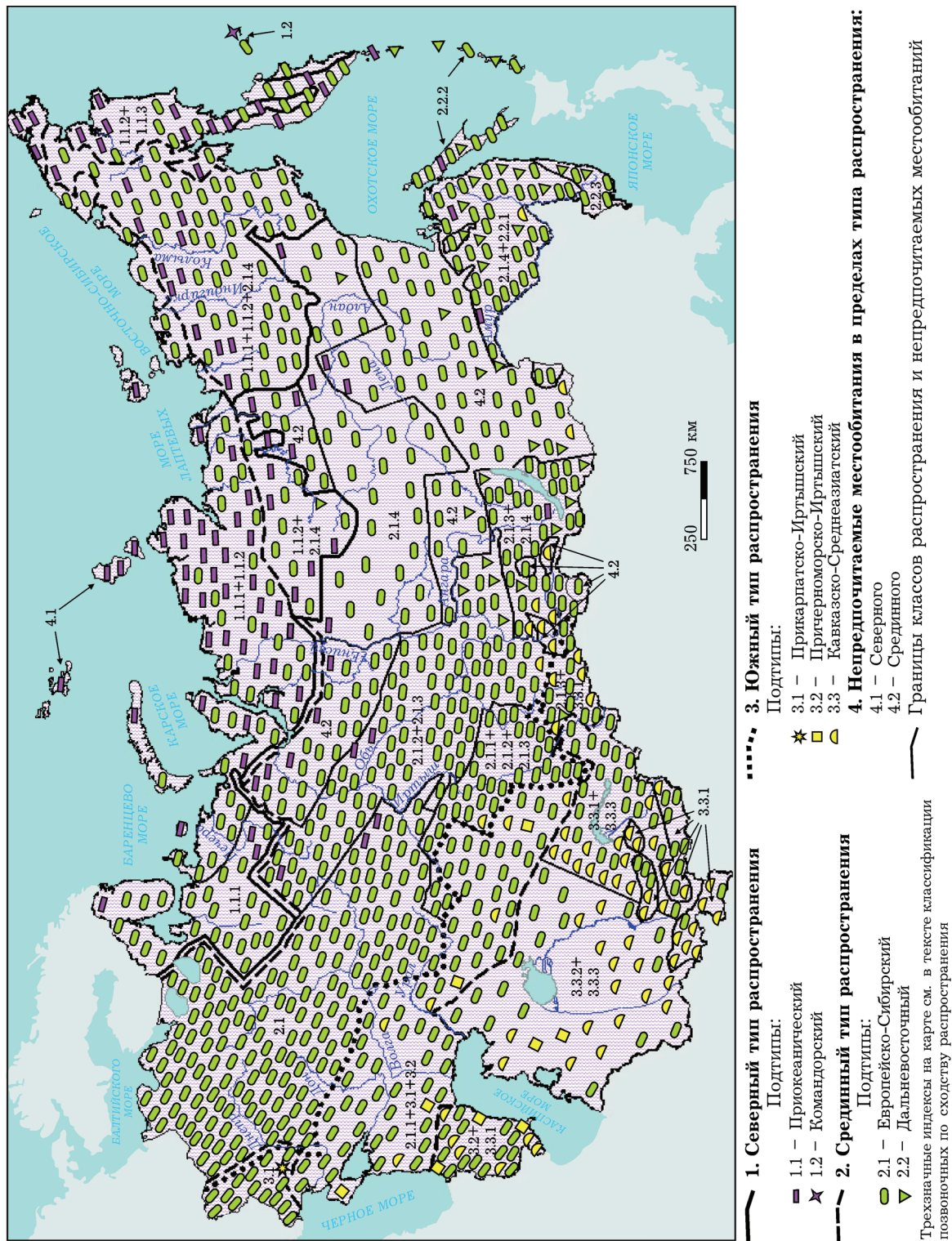


Рис. 4. Зоны пересечения наибольшей встречаемости наземных видов позвоночных Северной Евразии и их взаимопроникновение

ным (юг – север). Кроме того, по направлению к востоку число наслоений больше, чем к западу, что, видимо, определяет большая миграционная “агрессивность” европейских видов по сравнению с сибирскими и китайскими (отнесение видов к “типам” фауны – по Б. К. Штегману [1938]). Различия в частоте наслоений в какой-то мере отражают влияние зональных отличий среды на распространение видов. Количество значков в выделе примерно соответствует частоте встречаемости видов, отнесенных к одному и тому же подтипу распространения. Для этого по каждому выделу карты рассчитана доля таких видов в общем числе участков, занятых всеми видами. Эти показатели уменьшены в 10 раз, чтобы необходимое число значков можно было разместить в соответствующих выделениях.

Число значков, отражающих количество видов, отнесенных к одному подтипу распространения особенно велико на территории от Балтийского моря до Байкала, а также на юге Западной и Средней Сибири и в Приморье. Это приводит к диагональности изменений фауны за счет представителей Среднего типа распространения.

Наибольшее число наложений (взаимопроникновений) приходится на территорию от Черного моря до Южного Урала, занятую степями, полупустынями и несколько меньше (в пределах Западной Сибири) – степями, лесостепью и подтаежными лесами, а в Средней и Восточной Сибири на таежные и горные территории. То есть больше всего взаимопроникновений на стыке степей с полупустынями и лесной зоной, а также равнинных и горных таежных ландшафтов с предтундровыми и подгольцовыми редколесьями. Это связано с мозаичностью ландшафтов или интразональными включениями по долинам рек и оазисам на юге. Такие территории в сочетании с зональными ландшафтами создают условия, пригодные для видов как лесных, так и свойственных открытым пространствам.

На рис. 3 четко видно проявление четырех трендов в распространении наземных позвоночных на уровне подтипа. Первый из них связан с увеличением теплообеспеченности (с севера на юг), второй – с островным удалением (Командоры), третий – с влиянием муссонного климата в сочетании с воздей-

ствием Тихого океана в южной части Северной Евразии (Дальневосточный подтип), а четвертый совпадает с провинциальностью в сочетании с зональностью (теплообеспеченностью). По отдельным факторам и режимам наиболее велико влияние теплообеспеченности (20 % учтенной дисперсии, коэффициент корреляции – 0,45). Информативность структурной классификации (графа) – 47 % снятой дисперсии (множественный коэффициент корреляции – 0,69), общей классификации – 53 % (0,73), а этих классификаций вместе 55 % (0,74).

Сопоставление классификаций по отдельным классам наземных позвоночных

Разработанные классификации [Блинова, Равкин, 2008, 2009; Равкин и др., 2010а, б, 2013; Ravkin et al., 2010а, б, 2013] для отдельных классов наземных позвоночных аппроксимируют соответствующие матрицы коэффициентов сходства в 1,7–3,8 раза полнее, чем результаты, опубликованные ранее нашими предшественниками. Предлагаемые нами варианты имеют большую дробность. Кроме подобластей и провинций, как и ранее разработанные классификации, они включают обычно фаунистические ряды, регионы, округа и районы. Если сравнивать классификации только по подобластям и провинциям, превышение информативности меньше на 5–13 % и составляет от 1,5 до 3,3 крат. Это свидетельствует о том, что большее совпадение наших классификаций с неоднородностью конкретных фаун связано не столько с дробностью разделения, сколько с более корректным проведением границ таксонов предложенной классификации в отношении к использованной матрице коэффициентов сходства.

Рядом авторов проведено районирование отдельно для фауны птиц, жесткокрылых беспозвоночных, всех видов млекопитающих и отдельно мелких млекопитающих [Северцов, 1877; Семенов-Тянь-Шанский, 1936; Штегман, 1938; Кузнецов, 1950; Мекаев, 1987]. Сопоставляя свои результаты с распределением других групп животных, эти исследователи полагали, что предлагаемое ими районирование может быть распространено на

Оценка аппроксимации матрицы коэффициентов сходства фауны наземных позвоночных классификациями фаун отдельных классов позвоночных Северной Евразии

Группа классов или класс позвоночных	индивидуально	Учтенная дисперсия, %	
		нарастающим итогом	
		попарно с наземными позвоночными в целом	+ к наземным позвоночным в целом и предыдущим группам
Наземные позвоночные	57	57	57
Птицы*	52	66	66
Млекопитающие*	51	72	79
Земноводные*	39	65	81
Пресмыкающиеся*	34	66	85

* По Т. К. Блиновой, Ю. С. Равкину [2008], Ю. С. Равкину и др. [2010а, б; 2013], Yu. S. Ravkin et al. [2010а, б; 2013].

всю фауну. Едва ли это возможно. Во всяком случае, указанные классификации имеют в 1,8–2,5 раза меньшую информативность, чем составленная нами классификация для всех наземных позвоночных. Исходя из этого, вряд ли можно надеяться на создание универсальной классификации всей фауны по какой-либо отдельной группе животных.

Различия в объеме таксонов классификаций по отдельным классам позвоночных, при одинаковом списке факторов, влияющих на неоднородность фауны, весьма существенны [Равкин и др., 2013]. Это связано с неодинаковой толерантностью животных разных классов к среде обитания. Так, информативность классификации по наземным позвоночным Северной Евразии максимальна – 57 % дисперсии коэффициентов сходства Жаккара. Для теплокровных животных оценки информативности достигают 51–52 %, а по холоднокровным – 34–39 % (табл. 2). Дополнение классификации фауны позвоночных результатами анализа млекопитающих дает приращение на 15 %, по остальным классам – на 8–9 %, а при расчетах нарастающим итогом приращение для птиц равно 9 %, по млекопитающим – 13 %, для земноводных – 2 %, а по пресмыкающимся – 4 %.

Классификация фауны наземных позвоночных в целом

Эта классификация не учитывает всей специфики неоднородности отдельных клас-

сов, составляющих этот тип, отражая лишь часть эмерджентных свойств всей совокупности фаун. Однако не следует забывать, что многомерные объекты, в частности статистические ансамбли с внешним ограничением, не могут быть отображены одной иерархической классификацией. Дело в том, что неоднородность, связанную со слабее влияющими факторами, общими для участков, отнесенных к разным таксонам, отразить включением в единые группы меньшего ранга уже невозможно. Так, если разделить совокупность конкретных фаун сначала в соответствии с широтными зонами, потом по долголетью провинциям, то относительно полного отражения фаунистической изменчивости можно добиться только двумя классификациями. В первой из них необходимо сначала разделить участки по зонам, потом по провинциям, а во второй, наоборот, сначала по провинциям, потом по зонам. Поэтому приращение дисперсии, снятой иерархическими классификациями сначала для всех наземных позвоночных, а потом дополнительно и отдельно по всем классам поочередно и всем вместе, составляет 28 %. Иначе говоря, изменчивость многомерных объектов, таких как конкретные фауны, достаточно полно может быть аппроксимирована только многомерным набором классификаций, например, по принципу кубика Рубика.

Множественность классификаций затрудняет восприятие и описание изменчивости, поскольку в идеале хотелось бы иметь одну –

единственную всеобъемлющую и универсальную классификацию и карту, составленную на ее основе. Разные подходы и приемы порождают еще большую многомерность результирующих представлений и классификаций. Их можно интегрировать воедино, усреднив все имеющиеся или значимые, с точки зрения исследователя, матрицы связи. Классификация, полученная в результате ее анализа, может быть финальной, однако она не обязательно будет лучшей из всех рассмотренных. Условно конечное упорядочение все равно субъективно, а границы, проведенные в соответствии с ней, формальны, хотя в большей или меньшей степени всегда отражают имманентную неоднородность фауны при разной степени континуальности изменений в многомерном факторном пространстве.

Так, классификация фауны наземных позвоночных в целом после незначительной идеализации состоит, судя по первому разбиению, из шести таксонов в ранге подобластей. Эта классификация построена при равенстве значений по видам, т. е. если вид встречен – 1, не встречен – 0. Но можно принять и другое условие: равное значение не видов, а классов животных. В первом случае, чем больше в классе видов, тем выше вклад этого класса в изменчивость фауны. Если предварительно вычислить коэффициенты сходства для каждого класса позвоночных отдельно, а потом рассчитать средние значения для этих четырех матриц, то результирующая матрица будет отражать неоднородность фаунистических изменений позвоночных при условии равенства классов между собой, независимо от числа видов в них. Первое разбиение на этой матрице существенно отличалось от предыдущего и было менее сбалансированным. Во-первых, фауны всех арктических островов и Командор объединены с тундровым таксоном. Во-вторых, на северо-востоке вся территория с горными анклавами, включая Камчатку, тоже отнесена к тундровому таксону, который в этом случае лучше считать Северным. Ранее эта часть, кроме анклавов, входила в лесной транспалеарктический таксон. Из него должна быть исключена Прикарпатская часть и отдельно некоторое количество лесостепных, степных и полупустынных участков в

центральной части. Кроме того, Забайкальско-Приамурская часть должна быть объединена с Уссурийской подобластью. Из Пустынно-степной подобласти следует отделить Кавказско-Предкавказскую и Памирскую части.

Таким образом, классификация при равенстве видов в данном случае предпочтительнее, чем при равенстве классов за счет большего уровня обобщения и сбалансированности деления. Выделенные при втором варианте анализа частные таксоны отражены и в первом случае, но на втором иерархическом шаге, так что эта информация не теряется, а просто схемы отличаются несколько иной иерархией. Вариант анализа при равенстве классов или даже типов животных, возможно, даст лучшее разбиение при совместном зоогеографическом анализе фауны позвоночных и беспозвоночных в связи со значительно большим числом видов последних. Тогда, при равенстве видов, представления о специфике позвоночных могут быть потеряны. То же еще более вероятно при биогеографическом анализе, т. е. при едином районировании по растительности, позвоночным и беспозвоночным животным вместе [Равкин и др., 2011; Ravkin et al., 2011; Holt et al., 2013].

Возможно составление классификаций не только иерархических, но и отражающих тренды по факторам, определяющим межгрупповое сходство, а также по отдельно выявленным факторам и их сочетаниям (режимам). Различия таких классификаций по отношению к аппроксимации матрицы коэффициентов сходства по всем наземным позвоночным вместе взятым незначительно меньше (на 1–4 % учтенной дисперсии). Фактически ими почти полностью учтена изменчивость не только фауны наземных позвоночных в целом, но и отдельных классов, входящих в этот тип.

Степень совпадения зоогеографических подобластей с био- и физико-географическим районированием и зонами растительности

Стопроцентное совпадение по вошедшим в таксон участкам прослежено только на островах и в Лесной уссурийской подобласти. В тундровой материково-островной подобла-

Т а б л и ц а 3

Степень аппроксимации неоднородности фауны наземных позвоночных исследованной части Северной Евразии результатами районирования: фаунистического (наземные позвоночные – 1), зоогеографического (2), биогеографического (3) и физико-географического (4)

Тип районирования (1–4), автор	Учтенная дисперсия, %	Коэффициент корреляции
1. Ю. С. Равкин, И. Н. Богомолова, О. Н. Николаева, Т. К. Железнова	57	0,75
3. В. Г. Мордкович [2005]; 1. Н. А. Северцов [1877], 3. А. Г. Воронов, В. В. Кучерук [1977]	36	0,6
2, 4. А. П. Кузякин [1962]; 3. Н. Ф. Реймерс [1990]	32	0,57
	30	0,55
	20	0,45
4. Физико-географическое районирование [1983]	19	0,44

сти 96 % участков заняты равнинными и горными тундрами, а остальное – северотаежными территориями, включая редкостойные леса. В лесную транспалеарктическую подобласть вошло 73 % участков, отнесенных к равнинным и горным лесам, в том числе к предтундровым редколесным. Десять процентов приходится на участки горных тундр и подгольцовых редколесий, 9 % – на лесостепные, 8 % – на равнинные и горные степные и полупустынные. Пустынно-степная подобласть на 68 % занята равнинными и горными степями, полупустынями и пустынями. Остальное приходится на включения высокогорных лугов и кустарников (24 %), европейских широколиственных лесов (6 %) и ксерофитных редколесий и кустарников (3 %).

Таким образом, степень совпадения названий и состава подобластей с типом раститель-

ности на лесной и пустынно-степной частях территории сравнительно велика и составляет, соответственно, 96 и 68 %. При этом следует учитывать, что на карте растительности, использованной в качестве основы для выделения участков, полярные пустыни включены в арктические тундры, южные – в типичные, а лесотундра объединена с северной тайгой. Так что эти широтные подразделения в расчетах как самостоятельные таксоны выделить нельзя. Лесостепные участки по фауне позвоночных полностью входят в лесную подобласть. Отнесение части участков в нетипичные подобласти обусловлено их малой площадью и невысокой точностью определения внутренних границ ареалов. Последние в масштабе 1 : 20 000 000 на участках, где не встречены некоторые виды, не всегда могут быть отражены. Особенно это свойственно горным территориям, в первую

Т а б л и ц а 4

Степень аппроксимации сходства фаун наземных позвоночных результатами биогеографического и физико-географического районирования (доля учтенной дисперсии, %)

Класс, группа классов позвоночных	Районирование	
	биогеографическое	физико-географическое
Млекопитающие	36	23
Земноводные	35	17
Птицы	26	14
Пресмыкающиеся	20	15
Наземные позвоночные	32	19

очередь – на северо-востоке. Так границы ареалов земноводных и пресмыкающихся охватывают здесь высокогорья, где эти животные, как правило, не встречены. Сказывается и проникновение ряда видов в соседние подзоны и зоны.

Степень совпадения предлагаемого фаунистического деления части Палеарктики с неоднородностью фауны наземных позвоночных, отраженной матрицей коэффициентов сходства в 1,5–3 раза больше предложенных ранее зоо- и биогеографического, а также физико-географического районирования (табл. 3). Тот же уровень оценок получен и при аппроксимации матриц коэффициентов сходства фаун отдельных классов позвоночных результатами физико-географического и биогеографического (биомного) районирования (табл. 4). Это свидетельствует о значительном несовпадении неоднородности фауны наземных позвоночных и представлений о физико-географической и биомной дифференции Северной Евразии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зоогеографическое районирование, проведенное с использованием кластерного анализа по различным классам наземных позвоночных, в 1,7–3,8 раза информативнее полученных с помощью экспертно-глазомерных оценок. Ранее считали, что классификации по одной группе животных в достаточной мере отражают общие закономерности неоднородности фауны в целом. Проведенные расчеты показали, что результаты по отдельным классам наземных позвоночных в 1,8–2,5 раза хуже аппроксимируют матрицу коэффициентов сходства фауны наземных позвоночных в целом, чем представления, составленные одновременно по всем наземным позвоночным. Степень совпадения таксонов классификации с зональными границами колеблется, как правило, в пределах от 68 до 96 % (в среднем 62 %).

Осмысление составленных классификаций и карт, а также оценок связи факторов среды и неоднородности фауны наземных позвоночных приводит нас к следую-

щей концепции. В самом общем виде она сводится к тому, что виды формировались не в каких-то отдельных, достаточно ограниченных по площади областях, а по всей территории Северной Евразии в результате закрепления естественным отбором наиболее удачных сочетаний свойств. Далее эти виды распространялись во все стороны от места формирования по территории, к условиям которой эти животные были наиболее приспособлены или преадаптированы. Такое, пока незавершившееся расселение, может идти вплоть до границ толерантности видов к условиям среды, в основном к тепло- и влагообеспеченности в летний период и теплообеспеченности зимой. Определенное значение в скорости освоения территории имели и имеют способности вида к перемещению. Все это породило относительную континуальность в распространении и составе фаун различных территорий, что, в свою очередь, приводит к условности и невозможности четкого проведения границ распространения всех таксонов классификаций фаун и видов по сходству распространения.

При формировании обобщенных представлений достоверны лишь самые общие тенденции смены фаун разных классов наземных позвоночных. Различия в их составе, при одинаковом наборе факторов внешней среды, связаны с разной приспособленностью животных и, соответственно, индивидуальной реакцией их и возможностями расселения и миграции. Обращает на себя внимание не только перекрывание и наложение “ареалов” различных таксонов классификации видов по сходству их распространения, особенно внутри типов, но и полное включение одних в другие с тенденцией смещения их в основном к югу и реже к востоку.

Исследования, послужившие основой для настоящей статьи, выполнены в рамках программы ФНИ государственных академий на 2013–2020 гг. Проект № VI.51.1.8. Авторы искренне признательны Д. И. Берману, Е. Н. Бочкаревой, В. С. Жукову, С. М. Цыбулину и В. А. Юдкину за плодотворное обсуждение статьи при ее написании.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15, № 1. С. 101–121.
- Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Классификация птиц Северной Евразии по сходству распространения // Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы. Махачкала, 2009. С. 70–77.
- Воронов А. Г., Кучерук В. В. Биотическое разнообразие Палеарктики: проблемы изучения и охраны // Биосферные заповедники: тр. I Сов.-амер. симп. СССР, 5–17 мая 1976 г. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 7–20.
- Кузнецов Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М.: Изд-во МОИП, 1950.
- Кузякин А. П. Зоогеография СССР // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской. М., 1962. Т. 109, вып. 1. С. 3–182.
- Мекаев Ю. А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987.
- Мордкович В. Г. Основы биогеографии. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Николаева О. Н. Териофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн., 2013. Т. 19, № 1. С. 111–121 [Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Nikolaeva O. N. The Theriofaunistic Zoning of Northern Eurasia // Ibid. 2013. Vol. 6, N 1. P. 85–93].
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Чеснокова С. В. Районирование Северной Евразии отдельно по фауне амфибий и рептилий // Там же. 2010б. Т. 17, № 5. С. 773–780 [Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Chesnokova S. V. Amphibian and Reptile Biogeographic Regions of Northern Eurasia, Mapped Separately // Ibid. 2010b. Vol. 3, N 5. P. 562–571].
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Юдкин В. А. Герпетофаунистическое районирование Северной Евразии // Там же. 2010а. Т. 17, № 1. С. 87–103 [Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Yudkin V. A. Herpetofaunistic Zonation of Northern Eurasia // Contemp. Prob. of Ecol. 2010a. Vol. 3, N 1. P. 63–75].
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.
- Равкин Ю. С., Седельников В. П., Сергеев М. Г., Титлянова А. А., Хмелев В. А., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение V. Экосистемы суши // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 6. С. 773–788.
- Реймерс Н. Ф. Природопользование. М., 1990. С. 562–565.
- Северцов Н. А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка // Изв. Русск. геогр. об-ва. СПб., 1877. Т. 13, вып. 3. С. 125–155.
- Семенов-Тянь-Шанский А. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 16 с.
- Физико-географическое районирование. Атлас СССР. Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. М., 1983. С. 120.
- Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. (Фауна СССР. Птицы). Т. 1, вып. 2.
- Holt B. G., Lessard J.-Ph., Borregaard M. K., Fritz S. A., Araujo M. B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C. H., Graves G. R., Jansson K. A., Noguez-Bravo D., Wang Z., Whittaker R. J., Fjeldsá J., Rahbek C. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World // Science. 2013. Vol. 339, N 4. P. 74–79.
- Ravkin Yu. S., Sedel'nikov V. P., Sergeev M. G., Titlyanova A. A., Khmelev V. A., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M. Spatial-Typological Differentiation of the West Siberian Plain. Communication V: Terrestrial Ecosystems // Ibid. 2011. Vol. 4, N 6. P. 568–581.
- Udvardy M. D. F. A Classification of the Biogeographic Provinces of the World // Occasional N 18 International Union for Conservation of Nature, Morges. Switzerland, 1975. P. 1–48.
- Wallace A. R. The geographical distribution of animals with a study of the relations of living and extinct fauna as elucidating the past changes of the earth's surface. L.: Macmillan, 1876. Vol. 1. XXII, 503 p.; Vol. 2. VIII, 607 p.

Faunal Zoning of Northern Eurasia and Classification of Terrestrial Vertebrates by Similarity of Distribution

Yu. S. RAVKIN^{1,2}, I. N. BOGOMOLOVA², O. N. NIKOLAEVA³, T. K. ZHELEZNOVA⁴

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11*

²*Siberian State Geodesic Academy
630108, Novosibirsk, Plakhotnogo str., 10*

³*Russian State Social University
129226, Moscow, Wilhelm Pieck str., 4*

E-mails: zm@eco.nsc.ru, onixx76@mail.ru, larus-minutus@mail.ru

For the purpose of faunal zoning of terrestrial vertebrates, the part of Northern Eurasia that belonged to USSR was divided into 245 mapping units in 1991. Mapping units were marked on the World Vegetation Map at a scale of 1 : 20 000 000. Each mapping unit occupied a territory within the limits of a natural subzone with a latitudinal distance of 10°. Lists of vertebrate species were compiled for each unit. Jaccard similarity coefficients were calculated for these lists; the coefficients were used as the basis for performing cluster analysis of fauna of the mapping units. The results of calculations were used to create a hierarchical classification, which includes five faunistic regions and seven subregions, 18 provinces and 14 districts. Environmental factors that correlate with faunistic heterogeneity on the studied territory were described. The proposed zoning was 2–2.5 times more informative than previously developed schemes; it took into account 57 % of the variance of the similarity coefficients of the faunas of specific regions (coefficient of multiple correlation was 0.75). Connection with environmental factors and natural conditions may explain 83 % of the heterogeneity of the fauna (correlation coefficient is 0.91). Having compared the results of zoning that were carried out for different classes of terrestrial vertebrates (amphibian, reptilian, birds and mammals), we found significant similarity between the causes of fauna heterogeneity (zonal features, provinciality, heat availability, and their combined effect). However, the differences in tolerance to the environment among the studied animal classes resulted in substantial discordance of the boundaries of the described taxa and their hierarchy.

Classification of 1243 species of terrestrial vertebrates living on the site was compiled according to similarity of their occurrence (the average in the lower taxon faunistic zoning). It contains three types of distribution: Northern, Middle and Southern. These in turn are divided into 7 subtypes and 13 classes. Informative presentation of the classification is equal to 53 % of the variance (correlation coefficient – 0.73).

Keywords: zoning, fauna, terrestrial vertebrates, Palearctic, Northern Eurasia, cluster analysis, factors, correlation.