

УДК 591.9

ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ¹

© 2015 г. Ю.С. Равкин***, И.Н. Богомолова*, С.М. Цыбулин*

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия;
i3335907@mail.ru; tcsn_tomsk@mail.ru

**Томский государственный университет, Россия; zm@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 10.10.2014 г.

По результатам кластерного анализа выполнены классификации фауны Северной Евразии – отдельно рыб и круглоротых, земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих и суммарно всех наземных позвоночных, всех пресноводных и наземных позвоночных. Полученные классификации взяты за основу при районировании указанной территории. Проведена сравнительная оценка информативности полученных схем районирования по доле учитываемой ими дисперсии матриц сходства конкретных фаун. Рассчитана степень корреляции между изменчивостью фаун и выявленных при анализе факторов среды, которые, по предметным соображениям, определяют фаунистическую неоднородность.

Материалы и методы. Районирование территории, в пределах границ бывшего СССР на 1991 г., выполнено по фауне позвоночных животных, представленных 1620 видами. Из них рыб и круглоротых – 335 видов, земноводных – 40, пресмыкающихся – 170, птиц – 734 и млекопитающих – 341 вид. Основные методы и подходы, а также характеристика материалов и результаты районирования Северной Евразии по отдельным классам и группам позвоночных изложены ранее [6, 10]. Следует напомнить, что все наши публикации до 2014 г. основаны на результатах кластерного анализа фауны по 245 участкам, а более поздние – по 598, как это сделано в базе данных “Биодат” (<http://www.biodat.ru>).

Использованный алгоритм кластерного анализа объединяет классифицируемые объекты в заданное число групп таким образом, чтобы учитываемая ими дисперсия матрицы коэффициентов сходства была максимальной. Снятие дисперсии осуществляли вычитанием среднего значения внутриклассовых связей из коэффициентов сходства проб, вошедших в каждый класс, и прибавлением среднего значения межклассового сходства ко всем межклассовым коэффициентам. Для расчета иерархии таксонов использована информация об очередности проявления таксона (шаге) при разделении совокупности участков по

их фауне, а также представительность таксонов. Полученная иерархическая классификация представлена четырьмя таксономическими уровнями.

1. Регионы – территории, выделенные в результате повторной агрегации по сходству кластеров первого разбиения.

2. Подобласти – территории, выделенные при первом делении на кластеры. Условно принято, что в каждой из подобластей должно быть не менее 13 участков. Различают анклавные под-области, состоящие из изолированных выделов, например, островов или горных массивов, и не-анклавные, сформированные прилегающими друг к другу материковыми участками.

3. Провинции – территории, выделенные в результате повторного разбиения фауны подобластей.

4. Округа.

4.1. Автономные (сателлитные) округа по рангу равнозначны подобласти, поскольку тоже выделены при первом разбиении, но каждый из них включает менее 13 участков, то есть они менее представительны, чем подобласть. Автономные округа входят в ту или иную область или провинцию, а сателлитные – примыкают к ним в факторном пространстве;

4.2. Неавтономные округа включают территории, выделенные в результате повторного разбиения фауны провинций. Каждый из них тоже состоит из 13 или более участков.

¹ Исследования выполнены в рамках программы ФНИ государственных академий на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.8) и частично по “Программе повышения конкурентоспособности ТГУ”.

В описании подобластей, провинций и округов слова “неанклавная” и “неавтономный” опущены. Связь неоднородности фауны с основными структурообразующими факторами среды и природными режимами отражают иерархическая классификация и структурный граф. Граф построен по оценкам силы связей между регионами, подобластями и автономными округами. Оценка связи факторов среды с фаунистической неоднородностью территории проведена по алгоритму линейной качественной аппроксимации матриц связи – качественного аналога регрессионной модели. Степень проявления факторов среды задана в виде выделенных градаций (например, “много”–“средне”–“мало”, или “западная”–“срединная”–“восточная” части). Классификации и выполненные на их основе карты, отражают лишь самые общие представления о фаунистической неоднородности в пространстве и иллюстрируют концепцию, а не детали распространения отдельных видов и состава фаун.

Результаты исследований. Районирование. На территории Северной Евразии с помощью кластерного анализа фауны пресноводных и наземных позвоночных выделено четыре фаунистических региона, которые включают четыре подобласти и столько же автономных округов. Часть подобластей разделена на 15 провинций и восемь неавтономных округов.

Названия фаунистических регионов отражают их отношение (по числу участков) к физико-географическим регионам (например, Арктика), к тепловым поясам и природно-географическим зонам (подзонам). Названия подобластей соотносены только с зонами или подзонами, а провинций и округов – с физико-географическими регионами меньшего ранга (например, Кавказ). Полученная в итоге классификация отражена в легенде карты на рис. 1. В большинстве таксонов классификации (61%) преобладают участки одной зоны, реже их примерно равное количество из двух и более зон (18 и 21%). Представленность таких участков уменьшается по направлениям только к югу или к северу (26 и 35%), или в обе стороны (39%).

Пространственно-типологическая структура и организация фауны. На графах сходства (на уровне регионов, а также подобластей и сателлитных округов), построенных по матрицам коэффициентов Жаккара, основное направление рядов совпадает с увеличением теплообеспеченности и уменьшением влагообеспеченности к югу, иллюстрируя смену в фауне позвоночных при переходе от полярных пустынь через тундры и леса к степям и пустыням (рис. 2). Выделение

автономных и сателлитных округов на юго-востоке обусловлено влиянием муссонного климата и удаленностью от материка тихоокеанских островов.

Наиболее велика связь фаунистической неоднородности Северной Евразии с итоговой теплообеспеченностью, рассчитанной как совместная оценка сходства по зональности, провинциальности и высотной поясности – 61% дисперсии (таблица). Индивидуальная связь с зональностью меньше на 9%, с региональностью и послеледниковым расселением – почти вдвое, а с провинциальностью – втрое меньше. Влияние инсularности и поясности в целом невелико из-за незначительной площади, занятой островами и горными системами, значительно отличающимися по фауне позвоночных. Существенно меньше аппроксимация матриц сходства результатами районирования как биогеографического, предложенного M.D.F. Udvardy [12] с уточнением А.Г. Воронова и В.В. Кучерука [3], так и климатического, а особенно физико-географического [1] – по 38 и 25%.

Обсуждение результатов. Различия в результатах районирования по фауне позвоночных разных классов и групп. Сопоставляя фаунистические карты, составленные нами ранее по отдельным классам и группам позвоночных, можно убедиться в существенном несовпадении результатов районирования всех перечисленных объектов классификации как между собой, так и с природно-географическими зональными и провинциальными границами, хотя причины пространственных изменений фауны одинаковы – это широтные, долготные и высотные отличия в гидротермическом режиме. Несовпадение связано с различиями в толерантности разных групп видов животных и растений.

Так, по фауне рыб и круглоротых выделено два региона – Восточный и Западный (рис. 3). Граница между ними проходит по диагонали от Финского залива Балтийского моря до озера Зайсан. По фауне земноводных при тех же условиях классификации выделено четыре региона. Из них Северный и Северо-Восточный (I и II) занимают территорию Восточного региона, выделенного по рыбам и круглоротым, а Северо-Западный и Юго-Западный (III и IV) – Западного. В Северный регион по земноводным вошла территория полярных островов и большая часть арктических и субарктических тундр, где эта группа позвоночных не встречена, в то время как рыбы живут в реках и озерах даже полярных пустынь. К Северо-Западному региону по фауне земноводных отнесена часть европейско-западносибирских субарктиче-

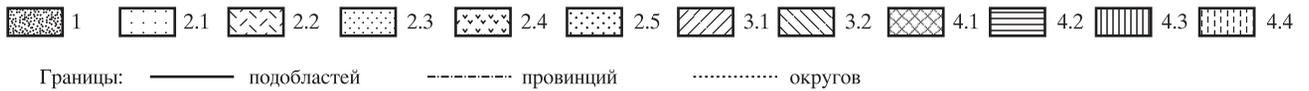


Рис. 1. Районирование Северной Евразии по фауне пресноводных и наземных позвоночных на исходной матрице сходства. На приведенной карте регионы обозначены интенсивностью закрашки, подобласти и провинции выделены штриховкой, округа – цифровым кодом и отделены друг от друга границами. Подобласти имеют простую нумерацию (от 1 до 4), провинции – двузначный код, составленный из номера подобласти и провинции, разделенных точкой (например, 4.2). Неавтономным округам присвоен трехзначный цифровой код. Первая цифра в нем означает номер подобласти, вторая – номер провинции, к которой он относится, третья – номер округа (например, 3.2.2). Код автономных (сателлитных) округов включает номер подобласти, в которую он входит или к которой примыкает, и через ноль – собственный двоичный номер (например, код 2.01 означает первый автономный округ, соседствующий со второй подобластью). Неавтономные округа на карте помечены трехзначным цифровым индексом и выделены только границами.

I. Арктический полярно-пустынный регион с проникновением в тундры. 1. Тундрово-полярно-пустынная подобласть. II. Субарктический тундровый регион с проникновением в северные предтундровые редколесья. 2. Редколесно-тундровая подобласть. *Провинции:* 2.1 – Кольско-Большеземельская, 2.2 – Печорско-Чаунская, 2.3 – Гыданско-Анадырская, 2.4 – Колымско-Анадырская, 2.5 – Анадырско-Камчатская. *Сателлитные округа:* 2.01 – Карагинский тундровый, 2.02 – Командорский тундровый. III. **Температный (лесной) регион** с проникновением к северу в южные предтундровые редколесья, а к югу в лесостепи, степи и европейско-сибирско-казахстанские полупустыни и пустыни. 3. Редколесно-лесная подобласть. 3.1 Карельско-Камчатская провинция. *Округа:* 3.1.1 – Кольско-Печорский, 3.1.2 – Урало-Охотский, 3.1.3 – Алтае-Тувинский, 3.1.4 – Байкало-Северосахалинский. 3.2 – Балтийско-Алтайская провинция. *Округа:* 3.2.1 – Балтийско-Уральский, 3.2.2 – Уральско-Алтайский, 3.2.3 – Причерноморско-Каспийский, 3.2.4 – Кавказский, 3.2.5 – Илек-Иртышский. *Сателлитные округа:* 3.01 – Курильско-Сахалинский средне-южнотаежный, 3.02 – Уссурийско-Сихотэ-Алинский подтаежно-широколиственнолесной. IV. **Субтропический (среднеазиатский) полупустынно-пустынный регион** с проникновением в горные степи. 4 – Среднеазиатская подобласть. *Провинции:* 4.1 – Чилик-Ферганская, 4.2 – Ташкентско-Илийская, 4.3 – Амударьинско-Сырдарьинская, 4.4 – Мангышлакско-Аральская.

ских тундр, часть европейских предтундровых редколесий, лесов, лесостепи и степи и тех же западно-сибирских территорий к юго-востоку, вплоть до Алтая и Тувы включительно. Северо-Восточный фаунистический регион включает большую часть сибирских, казахстанских и дальневосточных редколесий, лесов и степей, а Юго-

Западный – причерноморско-прикаспийскую и казахстанско-среднеазиатскую части территории. В основном это степи, полупустыни, пустыни и леса Кавказа. Диагональные границ по земноводным фактически две: с одной стороны между Северо-Восточным и Северо-Западным регионами, с другой – между Северо-Восточным и Юго-Вос-

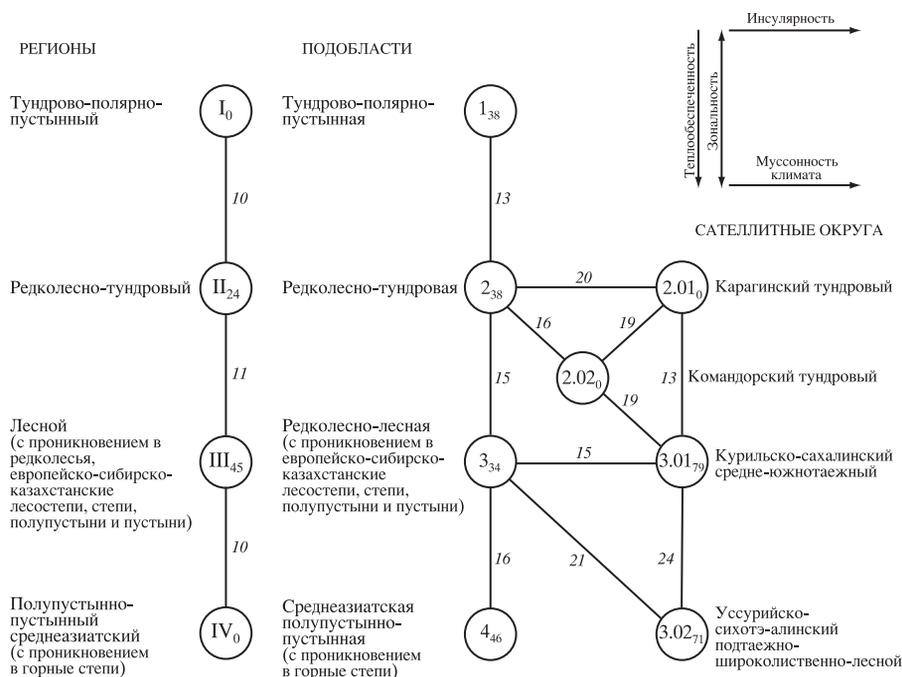


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура фауны пресноводных и наземных позвоночных Северной Евразии на уровне региона и, совместно, подобласти и спутникового округа.

Внутри значков приведены номера таксонов соответствующей классификации, индексом – внутригрупповое сходство. Линии между значками означают существенное сверхпороговое сходство. Рядом с ними показаны значения межгруппового сходства. Стрелки на рисунке указывают направление увеличения влияния основных структурообразующих факторов среды и фаунистические тренды.

точным. Первая граница идет от Кольского полуострова примерно до Алтая с проникновением по северной части до Гыдана, вторая – от Прикарпатья примерно до озера Зайсан.

По фауне пресмыкающихся выделено три региона: Северо-Восточный, Срединный и Южный (I-III). Все они – анклавные. В Северо-Восточ-

Таблица. Оценка связи факторов среды с неоднородностью фауны пресноводных и наземных позвоночных Северной Евразии

Фактор, режим	Учетная дисперсия, %
Теплообеспеченность (зональность + провинциальность + поясность)	61
Зональность	52
Последниковое расселение	35
Региональность	32
Провинциальность	20
Инсультарность	6
Поясность	1
Все факторы	77
Режимы классификационные	60
Режимы структурные	35
Все режимы	63
Всего	83

ный регион входят полярные пустыни, большая часть тундр и предтундровых редколесий, где рептилий нет. Срединный объединяет в основном лесные участки и некоторое количество редколесных, лесостепных, степных, а в Южный регион вошло больше всего субтропических пустынных участков, меньше полупустынных, степных, горно-степных и лесных. Максимальная диагональность по пресмыкающимся прослежена внутри второго региона и проходит от Ладожского озера до Байкала, но чуть южнее, чем северная диагональная граница, выделяемая по фауне земноводных.

По фауне птиц выделено тоже три региона, при этом границы их не повторяют таковые, выделенные по особенностям фауны пойкилотермных животных. В первый регион (Северный полярно-пустынный) входит фауна полярных островов и самой северной части Таймыра. В основном это полярные пустыни. Большая часть тундр и редколесий отнесена ко второму (Северному редколесно-тундровому) региону. Вся остальная территория, включая Причерноморье и казахстанско-среднеазиатскую часть, образует третий регион. Такое деление связано с большей постепенностью смены в фауне птиц, поскольку они, вследствие перелетности могут использовать

Границы:

— регионов

- - - - - максимальной диагональности

I-IV – номера регионов



Рыбы и круглоротые



Земноводные



Пресмыкающиеся



Птицы



Млекопитающие



Наземные позвоночные



Пресноводные и наземные позвоночные

Рис. 3. Максимальная диагональность и регионы Северной Евразии по фауне позвоночных.

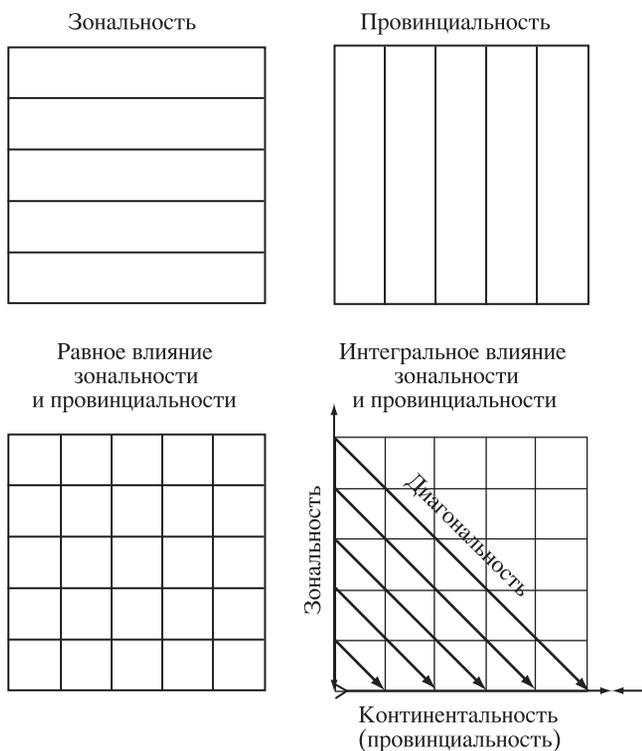


Рис. 4. Основные тренды территориальной изменчивости фауны пресноводных и наземных позвоночных Северной Евразии.

ландшафты высоких широт в наиболее комфортное летнее время. Максимальная диагональность по фауне птиц, как и по пресмыкающимся, прослежена так же внутри региона. При этом граница проходит почти там же.

Распространение земноводных и пресмыкающихся из-за оседлости больше связано с влиянием зимних холодов. Рыбы совершают значительные миграции на нерест и меньше зависят от зимних температур по сравнению с наземными теплокровными животными. Минимальные миграции свойственны млекопитающим, у которых на значительные расстояния по сезонам смещаются лишь отдельные виды или группы (северный олень, рукокрылые). По фауне этого класса животных, так же как по всем наземным позвоночным вместе взятым, выделено три региона. Границы их более сходны с таковыми по земноводным, хотя и в данном случае отличия сравнительно велики. Так, граница первого региона – Северного полярно-пустынного – смещена по млекопитающим к северу так, что во второй (Северо-Восточный) регион входит фауна всех тундр, редколесий и большей части лесов, как правило, северной и средней тайги, а также некоторых участков восточно-сибирских степей. Южная тайга, подтаежные и широколиственные леса, лесостепи и

степи Европы и Западной Сибири, а также Кавказ, Казахстан и Средняя Азия отнесены по фауне млекопитающих преимущественно к третьему, Юго-Западному региону. Границы его по млекопитающим ближе всего к проведенным по рыбам и круглоротым.

Диагональное смещение зональных границ в неоднородности фауны позвоночных. Различия в числе и границах регионов существуют несмотря на то, что причины изменений конкретных фаун одинаковы. Их можно свести к трем трендам по: 1 – зональности (широтной изменчивости гидротермического режима); 2 – провинциальности (долготной неоднородности гидротермического режима, континентальности); 3 – интегральному влиянию зональности и континентальности (диагональности изменений) (рис. 4). Структурные графы по всем группам позвоночных животных, даже при разном числе участков первичного разделения территории однозначно иллюстрируют одинаковые тренды изменений фауны и зависимость их от тепло- и влагообеспеченности территорий. Диагональность при этом обусловлена ухудшением гидротермических условий одновременно к северу, а также к востоку от Атлантического океана, а затем к западу от Тихого. Диагональная граница между вторым и третьим регионами проходит по особенностям распространения фауны млекопитающих почти так же, как по фауне рыб, хотя на севере она смещена к юго-западу, а на юге – к юго-востоку, что связано с независимостью млекопитающих от принадлежности территорий к бассейнам рек, как это свойственно рыбам. По наземным позвоночным максимальная диагональность границ прослежена внутри второго региона. Эта граница проходит несколько северовосточнее и восточнее, чем по млекопитающим в отдельности. По всем позвоночным вместе, как пресноводным, так и наземным, внутри третьего региона можно выделить две почти параллельные границы по максимальной диагональности. Они смещены к юго-западу по сравнению с таковыми по фауне только наземных позвоночных.

В пределах Палеарктики Б. Холт и др. [11] выделили две подобласти, граница между которыми диагонально проходит от Кольского п-ова до устья Амура. При этом по разным группам животных дифференциальность (различия в углах наклона линии тренда в юго-восточном направлении по отношению к природно-географическим зонам и подзонам) четче выражена по земноводным и млекопитающим животным. В Северной Евразии эту границу целесообразнее проводить внутри Температного региона в направлении от

Прибалтики до Байкала [2]. Указанные различия, скорее всего, обусловлены включением Б. Холтом с соавторами в анализ филогенетической информации, хотя не исключено и влияние дробности первичного разделения территории на участки. Возможно, сказывается и алгоритмическая специфика классифицирования, а также объем анализируемых данных, связанный еще и с уровнем рассмотрения – глобальным и региональным. Б. Холт с соавторами не объясняют диагональное расположение границы подобластей в Палеарктике. По нашему мнению диагональность можно рассмотреть как интегральный результат снижения теплообеспеченности при движении как к северу (зональности), так и внутрь материка (континентальности). В этом плане понятнее формирование границы до Байкала, а не до устья Амура, где велико влияние муссонного климата.

Таким образом, можно говорить о значительной степени уникальности изменений в распространении видов и групп позвоночных животных. В целом по пресноводным и наземным позвоночным вместе взятым выделено четыре региона, каждый из которых включает выделы, присущие определенному термическому поясу или природно-географической зоне, и выделы проникновения в южную или северную части прилежащих зон или поясов. Так, первый полярно-пустынный регион проникает к югу в тундровую зону; тундровый – к югу в предтундровые редколесья; лесной – к северу в редколесья и к югу в лесостепи, степи и в меньшей степени в полупустыни и пустыни, в их северную европейско-сибирско-казахстанскую часть.

При экспертно-умозрительном подходе к районированию наиболее значимые границы на территории Северной Евразии выделяют по зонам, а провинциальные – по Уральскому хребту и Енисею [7, 9]. Природно-географическое деление в равнинной части Северной Евразии сводится к восьми геоботаническим зонам: 1 – полярных пустынь; 2 – тундр; 3 – предтундровых редколесий; 4 – лесов; 5 – лесостепей; 6 – степей; 7 – полупустынь и 8 – пустынь [1]. Фаунистических регионов по фауне пресноводных и наземных позвоночных животных вместе взятых выделено вдвое меньше, чем природно-географических зон. Провинциальные границы не совпадают с принятыми при флористическом районировании и частных фаунистических делениях. Основные отличия связаны с диагональностью границ, а по фауне рыб и круглоротых – с принадлежностью водоемов и рек к речным и морским бассейнам в Европейско-Среднеазиатской части.

Уникальность распределения видов порождает континуальность конкретных фаун, неустойчивость и неопределенность границ таксонов фаунистических классификаций. При этом, чем больше видов взято для расчетов и чем разнообразнее их распространение, тем выше степень континуальности фаунистических изменений. Места проведения границ и объем таксонов зависят также от числа участков первичного разделения территории на наименьшие единицы рассмотрения. Чем больше участков и меньше их площадь, тем лучше выявляется континуальность, а чем больше площадь их и, соответственно, меньше число участков, тем четче подчеркиваются зональные подразделения. Результаты районирования, кроме того, зависят от выбранного коэффициента сходства и алгоритма классификации. Все это приводит к относительной неустойчивости, призрачности границ между таксонами, надежности выявления лишь главных трендов фаунистической дифференциации. При этом, несмотря на отсутствие принципиальных отличий, границы таксонов и их иерархия существенно не совпадают по разным группам животных, а также и после их объединения при анализе. В какой-то мере влияют и опыт интерпретатора, и результат предыдущих частных классификаций, по крайней мере, в генерализации и определении ранга непредставительных групп, выделяемых при агрегации.

Степень дифференциации фауны в арктической и субарктической частях Евразии выше, чем в умеренной и особенно в субтропической. Так, первые два географических пояса разделены на два региона, при этом южная часть Субарктики объединена с регионом умеренного пояса. В наибольшей степени совпадающий с ним температурный фаунистический регион включает не только южную часть Субарктического пояса, но и северную оконечность Субтропического.

Несовпадение границ природно-географических зон, тепловых поясов и фаунистических регионов в какой-то мере связано с различиями в принципах районирования и интерпретации полученных классификаций. Так природно-географическое и геоботаническое районирование строится, в основном, на пейзажном облике плакорной (зональной) растительности, при этом азональные, интразональные и экстразональные виды и сообщества при разделении изначально исключают. Их рассматривают позднее как типологически чуждые включения. Их фауна при фаунистической формализованной классификации усредняется по участкам независимо от их зональности и азональности. То же происходит при усреднении степных территорий с вкраплен-

ными в них лесными массивами. Поэтому фаунистические регионы включают участки соседних природно-географических зон, границы которых размывают такие взаимопроникновения. В результате фаунистические и природно-географические зоны не совпадают друг с другом, хотя и перекрываются в значительной степени.

Поскольку считают, что зональные (широтные) границы более значимы, чем провинциальные, первые при классификации нередко имеют больший ранг, чем вторые, как например, при лесотаксационном районировании [5], и нередко при фаунистическом [8 и др.]. Однако теплообеспеченность вовсе не повсеместно меняется по широте. Так, январские изотермы в приуральской части Восточно-Европейской равнины расположены в долготном, а не широтном направлении [5]. Поскольку зимние температуры значимо определяют распределение растений и животных, провинциальные отличия в теплообеспеченности нередко становятся более значимыми, чем широтные, причем, не только для холоднокровных, но и для теплокровных животных, поскольку первые служат кормом для вторых и потому нередко определяют их распределение. Поэтому при фаунистическом районировании методологически неправомерно априорное навязывание как зональных, так и провинциальных границ, а также их иерархии.

Отличиями в природно-географических режимах можно только объяснять неоднородность фауны или животного населения. И лишь после выявления совпадения изменчивости этих показателей и объекта классификации возможна экстраполяция на необследованные территории при наличии жесткой связи этих явлений, с учетом возможных ошибок и отклонений. Поэтому наши фаунистические классификации за счет меньшей степени идеализации выглядят менее четкими и определенными, но они в большей степени, судя по величине учтенной дисперсии, совпадают с реальной неоднородностью. Различия в классификациях сводятся в основном к иерархии границ, а не к их смыслу. В итоге, результаты районирования, выполненного по отличающимся принципам, отражают, хотя и по-разному, реально существующие отличия классифицируемых объектов и оценок в соответствии с исходными допущениями.

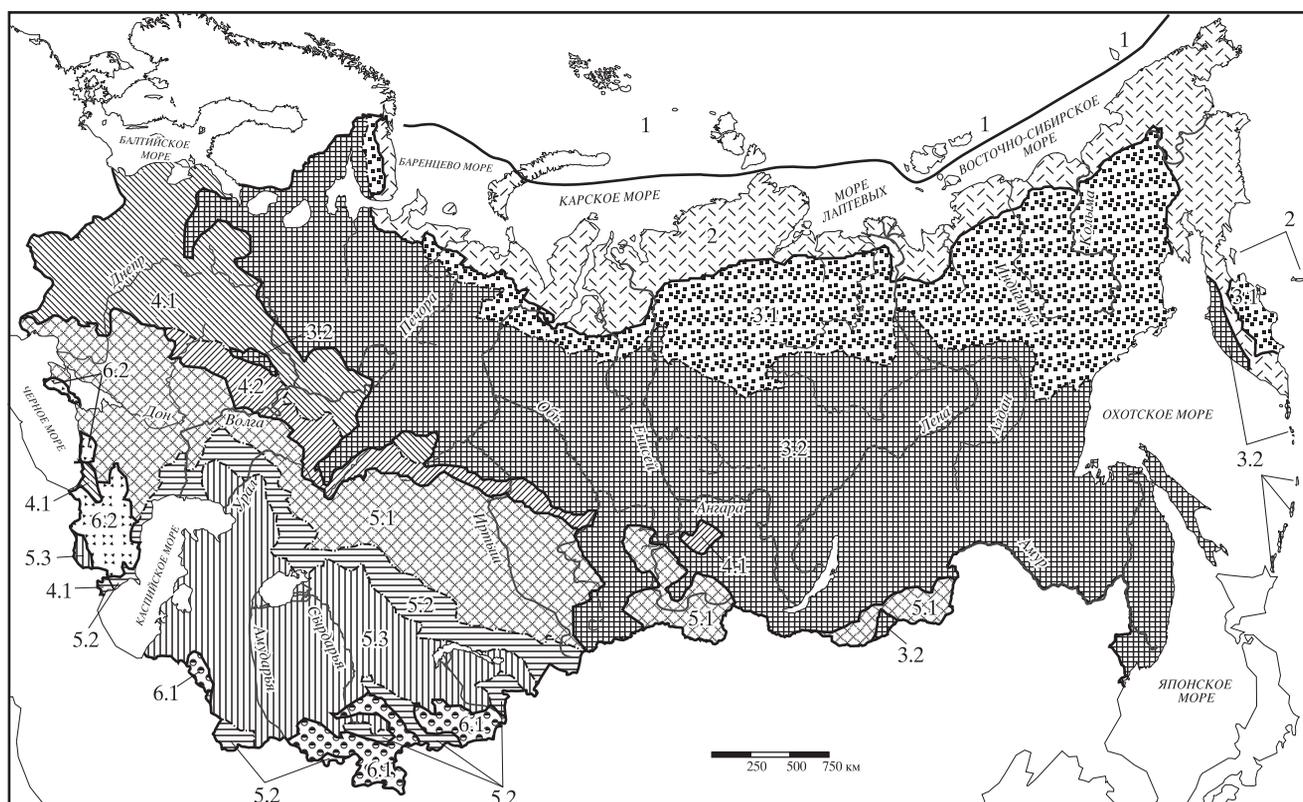
Картографическое отображение зональности и провинциальности по фауне позвоночных. Фаунистическую изменчивость в пространстве определяет множество причин и влияний. При этом фауну, так же как животное население, можно рассматривать как статистический ансамбль с внешним ограничением, с очень слабой внутренней организацией. В результате различные, даже

весьма противоречащие друг другу фаунистические и населенческие классификации, отражают изменчивость тех или иных независимых слоев в объектах упорядочения. По этим соображениям споры о том, какое районирование лучше, беспочвенны. Относительным критерием информативности и предпочтения того или иного варианта можно считать учитываемую им дисперсию матрицы коэффициентов сходства. Такие оценки относятся только к матрице связей, которую аппроксимируют классификации, положенные в основу районирования.

Для получения более четкой, определенной и непротиворечивой картины, внешне более “закономерной”, классификацию нередко проводят по характерным или эндемичным видам, а широко распространенные и “чуждые” формы исключают. Это тоже некорректно методологически, т.к. занижает роль современных отличий, хотя и способствует выявлению истории формирования фаун. Использование только характерных видов, выделение которых весьма условно, увеличивает субъективность фаунистического районирования. При этом степень совпадения неоднородности фауны и природно-географической зональности за счет тавтологичности возрастает.

С целью проверки этой гипотезы сначала были вычислены доли встречаемости каждого вида позвоночных животных для каждой зоны и указанных подзон от общего числа представленных здесь животных данного вида. После этого мы использовали только те показатели, доля которых по числу занятых участков в сумме составляла 10% и более от их общего числа в тех или иных зонах и подзонах. Все второстепенные значения (<10%) зануляли. Такой подход более соответствует выделению не столько характерных видов, сколько характерных значений их встречаемости в зонах и подзонах. По выделенным таким образом показателям при порогах в 10, 15 и 25% проведен дополнительный кластерный анализ. Результаты повторной агрегации в данном случае мы считали фаунистическими зонами, а исходные таксоны при больших порогах значимости – фаунистическими подзонами. В итоге составлена классификация, приведенная в легенде карты на рис. 5.

Итак, в отличие от природно-географического разделения, при фаунистическом районировании территории Северной Евразии отсутствует как самостоятельное подразделение лесотундровая зона, в которую обычно включали южные субарктические (кустарниковые) тундры и предтундровые редколесья, а лесная зона по фауне разделена, как нередко считали, на две самостоятельных зоны – таежную и лесолуговую [4]. В последнюю



Границы: ——— зон - - - - - подзон

Рис. 5. Районирование Северной Евразии по фауне пресноводных и наземных позвоночных с контрастированием зональности.

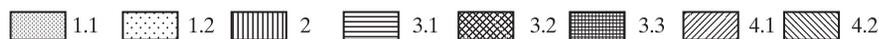
Фаунистические зоны: 1 – полярно-пустынная, 2 – тундровая, 3 – редколесно-таежная. **Фаунистические подзоны:** 3.1 – редколесная, 3.2 – таежная (с проникновением в восточно-сибирские и дальневосточные леса). 4 – **лесо-луговая зона.** Подзоны: 4.1 – лесная (без восточно-сибирской и дальневосточной частей), 4.2 – лесостепная. 5 – **пустынно-степная зона.** Подзоны: 5.1 – степная; 5.2 – полупустынная; 5.3 – пустынная. 6 – **горно-лесостепная зона.** Подзоны: 6.1 – горно-лесная, 6.2 – горно-степная.

входит фауна подтаежных и широколиственных лесов, а также лесостепи. Фауна степей, полупустынь и пустынь образует при формализованном анализе единую зону, в то время как в географии это три самостоятельные зоны, а в зоогеографическом районировании – подзоны. Кроме того, отклонения в этой принципиальной схеме от природно-географической зональности сводятся к следующему. Восточносибирско-дальневосточная часть лесолуговой зоны объединена по сходству с редколесно-таежной, а фауны европейско-среднеазиатских горных лесов и горных степей объединены не со своими равнинными аналогами, а выделены в иную совместную подобласть. В результате использования подобного метода “контрастирования”, можно говорить об устойчивом делении на шесть фаунистических зон и девять подзон. Информация по части кластеров не использована, поскольку они отражают

долготные отличия фауны или мало представительны и случайны. Случайности отсечены при генерализации, а выявление долготных отличий требует соответствующего контрастирования.

Таким же способом можно контрастировать не только зонально-подзональные, но и провинциальные границы. Для этого мы сначала условно выделили провинциальные регионы: Восточно-Европейский, Среднеазиатский, Западно- и Восточно-Сибирские, а также Притихоокеанский. В результате классификации по значимым коэффициентам сходства ($\geq 10\%$) можно говорить о четырех фаунистических регионах, которые разделены на восемь субрегионов (рис. 6).

Классификация с предварительным контрастированием зонально-подзональных границ учитывает 38% дисперсии исходной матрицы сходства фаун, это в 1.6 раза меньше, по сравнению с клас-



Границы: ——— регионов - - - - - субрегионов

Рис. 6. Районирование Северной Евразии по фауне пресноводных и наземных позвоночных с контрастированием провинциальности.

1. **Северный европейско-западносибирский регион.** Субрегионы: 1.1 – полярно-островной, 1.2 – материковый приокеанический. 2. **Восточносибирский полярно-островной регион.** 3. **Восточносибирско-притихоокеанский регион.** Субрегионы: 3.1 – восточно-сибирский материковый, 3.2 – притихоокеанский, 3.3 – Маньчжурско-Курильский. 4. **Европейско-западносибирско-среднеазиатский регион.** Субрегионы: 4.1 – Европейско-западносибирский, 4.2 – Среднеазиатский.

сификацией, выполненной на исходной (неконтрастированной) матрице. Оценка информативности классификации после контрастирования провинциальных отличий чуть ниже (35% дисперсии). Совместная аппроксимация составляет 51% дисперсии против 60%, снятых классификацией до применения обоих вариантов контрастирования. “Зональная” классификация дает приращение информативности по отношению к исходной в 3%, а “провинциальная” – в 6% (вместе – 8%). Такое приращение можно считать несущественным, хотя иллюстрация зональных и провинциальных отличий соответствующими классификациями дает более четкое представление об их влиянии, чем интегральное воздействие.

Сопоставление классификаций по отдельным классам и группам позвоночных животных провести формализованным способом нельзя, поскольку нет единой матрицы сходства для аппроксима-

ции. Это можно сделать только при определенном допущении. Все классификации по отдельным классам и группам позвоночных животных в сжатом (свернутом) виде отражают неоднородность исходных матриц сходства фаун соответствующих животных. Поэтому для их сопоставления можно использовать исходные матрицы, выстроив верхние половины их в единый ряд и посчитав коэффициенты Жаккара–Наумова для оценки сходства исходных матриц. По результатам таких расчетов наиболее сходную пространственную изменчивость фауны имели птицы и млекопитающие (72%), менее сходную – рыбы и млекопитающие (62%), а минимальная и примерно одинаковая степень сходства отмечена для амфибий в сопоставлении с фауной птиц и млекопитающих (44 и 43%), а также рептилий и тех же двух классов (по 33%). При агрегации в отдельные группы выделены земноводные и пресмыкающиеся, а фауна остальных

трех классов образует вторую группу. По-видимому, такое деление обусловлено различиями в приспособленности животных к существованию в условиях низких зимних температур.

Заключение. Результаты районирования Северной Евразии по фауне пресноводных и наземных позвоночных, как дифференцированно по отдельным классам и группам, так и суммарно по всем видам вместе, не совпадают. При этом высокая степень индивидуальности границ не только по месту их проведения, но и по их иерархии как между собой, так и с природно-географическими рубежами. Причина различий в неодинаковой толерантности видов животных к условиям среды, в первую очередь, к неоднородности тепло- и влагообеспеченности как в пространственном, так и сезонном аспектах.

Территориальные изменения фаун в значительной степени континуальны и все проводимые биогеографические границы таксонов и их иерархия условны и существенно зависят от размеров и числа участков предварительного разделения территорий, полноты изученности и видового богатства фауны, методов оценки сходства и особенностей алгоритма кластерного анализа, а также степени генерализации и идеализации представлений. Увеличение в выборке числа видов приводит не столько к нарастанию устойчивости проводимых границ, сколько к их колебаниям при очередном добавлении новых видов, вплоть до возврата к прежним границам и объемам выделенных таксонов фаунистического районирования. Тем не менее, совершенно однозначно проявляются тенденции географической изменчивости фауны, связанные с широтными и долготными изменениями тепло- и влагообеспеченности (зональности и континентальности), а также с их интегральным влиянием (диагональностью, дифференциальностью). При этом все варианты районирования вполне обоснованы, и не противоречат друг другу, отражая изменчивость различных блоков фауны (групп видов или их отдельных представителей), распространение которых слабо зависит друг от друга. Поэтому формирование фаун в целом на фоне закономерного влияния теплообеспеченности, имеет сугубо стохастический характер. Неоднородность фаун может быть достаточно полно объяснена современными условиями среды, а итоговое влияние исторических причин проявляется слабее или они существенно скоррелированы с современной изменчивостью условий существования.

Использование значимых связей выше условного порога значимости по зоне (подзоне) или провинции, приводит к большей контрастности

зональных и провинциальных границ, поэтому можно считать зонально-провинциальные фаунистические разделения территории результатом не только реально существующей изменчивости, но и идеализации представлений. Степень идеализации зависит от поставленных аналитических задач, цели и предполагаемого использования результатов районирования и по разному отражает территориальную неоднородность фауны.

Таким образом, можно прийти к следующим заключениям:

1. Территорию Северной Евразии целесообразно делить на три широтных фаунистических полосы: северную, с дефицитом тепла; срединную (температную) и южную, с недостаточной влагообеспеченностью.

2. Помимо широтных полос есть две переходные территории: Кавказская и Маньчжурско-Уссурийская (муссонная). Каждая из них по разным группам животных фаунистически представляет собой самостоятельный таксон, либо оригинальной частью температурной или южной полосы.

3. Температная полоса может быть разделена на две части диагональной границей в результате интегрального влияния зональности и провинциальности (континентальности). Эта граница проходит с северо-запада на юго-восток от северной Балтики примерно до Зайсана или Байкала.

4. Указанные три полосы могут быть дополнительно разделены на широтно-долготные выделы, которые заняты таксонами меньшего ранга. Границы их, так же как полос, индивидуальны по фауне и, как правило, смещены к юго-востоку. Такое несовпадение границ связано с различием в толерантности животных и растений преимущественно к современным условиям среды. Это определяет континуальность изменений фауны, условность проведения границ и их иерархии, как по разным группам животных, так и при различиях в условиях классификации².

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас СССР. Климатическое районирование. Физико-географическое районирование. Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. М.: 1983. С. 98, 120.
2. Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15. № 1. С. 101–121.
3. Воронов А.Г., Кучерук В.В. Биотическое разнообразие Палеарктики: проблемы изучения и охра-

² Авторы искренне признательны Е.А. Интересовой, И.В. Покровской, Е.С. Равкину и Е.Н. Ядрёнкиной за плодотворное обсуждение статьи при ее написании.

- ны // Биосферные заповедники / Тр. I сов.-амер. симпозиума. СССР, 5–17 мая 1976 г. Л.: Гидрометеоздат, 1977. С. 7–20.
4. Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Учен. зап. МОПИ им. Н.К.Крупской. 1962. Т. 109. Вып. 1. С. 3–182.
 5. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.
 6. Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Николаева О.Н., Железнова Т.К. Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных и классификация их по сходству распространения // Сиб. экол. журн. 2014. Т. 21. № 2. С. 163–181.
 7. Рогачёва Э.В. Птицы Средней Сибири. М.: Наука, 1988. 310 с.
 8. Северцов Н.А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка // Изв. РГО. 1877. Т. 13. Вып. 3. С. 125–155.
 9. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. 508 с.
 10. Ядрёнкина Е.Н., Интересова Е.А., Равкин Ю.С. и др. Районирование Северной Евразии по фауне круглоротых и рыб // Фундамент. и прикл. исслед. и образовательные традиции в зоологии / Мат-лы междунар. конф. Томск: ИД ТомГУ, 2013. С. 111.
 11. Holt B.G., Lessard J.-Ph., Borregaard M.K. et al. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World // Science. 2013. V. 339. № 4. P. 74–79.
 12. Udvardy M.D.F. A Classification of the Biogeographic Provinces of the World // Occasional № 18 Int. Union for Conservation of Nature, Morges. Switzerland, 1975. P. 1–48.
 3. Voronov A.G. and Kucheruk V.V. Biotic diversity of Palaearctic: problems of study and protection, in *Tr. I Sov.-Am. simp. SSSR "Biosfernye zapovedniki," 5–17 maya 1976 g.* (Trans. I Sov.-Am. Symp. "Biospheric Nature Reserves," May 5–17, 1976). Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1977, pp. 7–20. (In Russ.).
 4. Kuzyakin A.P. Zoological geography of the Soviet Union. *Uch. Zap. Mosk. Obl. Pedagog. Inst. im. N.K. Krupskoi*, 1962, vol. 109, no. 1, pp. 3–182. (In Russ.).
 5. Kurnaev S.F. *Lesorastitel'noe raionirovanie SSSR* (Forest and Vegetation Zones of the Soviet Union). Moscow: Nauka Publ., 1973. 203 p.
 6. Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Nikolaeva O.N., and Zheleznova T.K. Zoning of Northern Eurasia based on the fauna of terrestrial vertebrates and their classification by similarity of distribution. *Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal*, 2014, vol. 21 no. 2, pp. 163–181, (in Russ.); *Contemp. Probl. Ecol.*, 2014, vol. 7, no. 2, pp. 137–150.
 7. Rogacheva E.V. *Ptitsy Srednei Sibiri* (The Birds of Central Siberia). Moscow: Nauka Publ., 1988. 310 p.
 8. Severtsov N.A. About zoological (mainly ornithological) regions of extratropical parts of our continent. *Izv. Vseross. Geogr. O-va*, 1877, vol. 13, no. 3, pp. 125–155. (In Russ.).
 9. Chernov Yu.I. *Ekologiya i biogeografiya* (Ecology and Biogeography). Moscow: KMK Publ., 2008. 508 p.
 10. Yadrenkina E.N., Interesova E.A., Ravkin Yu.S., et al. Zoning of Northern Eurasia assessing the Cyclostomes and fishes, in *Mater. mezhd. konf. "Fundamental'nye i prikladnye issledovaniya i obrazovatel'nye traditsii v zoologii"* (Proc. Int. Conf. "Fundamental and Applied Studies and Educational Traditions in Zoology"). Tomsk: Tomsk. Gos. Univ., 2013, p. 111. (In Russ.).
 11. Holt B.G., Lessard J.-Ph., Borregaard M.K., et al. An update of Wallace's zoogeographic regions of the World. *Science*, 2013, vol. 339, no. 4, pp. 74–79. (In Russ.).
 12. Udvardy M.D.F. A Classification of the biogeographic provinces of the World, in *IUCN Occasional Paper No. 18*. Switzerland: Morges, 1975, pp. 1–48. (In Russ.).

REFERENCES

Faunistic Zoning of Northern Eurasia

Yu.S. Ravkin***, I.N. Bogomolova*, S.M. Tsybulin*

*Institute of Systematic and Ecology of Animals, Siberian Branch,
Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia; i3335907@mail.ru; tcs_m_tomsk@mail.ru
**National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia; zm@eco.nsc.ru

Classifications of faunas of Northern Eurasia (separately for classes and groups of fish and cyclostomes, amphibians, reptiles, birds, and mammals, as well as for all vertebrates and for all terrestrial vertebrates) are performed using methods of cluster analysis. Result of classifications are used as the basis for zoning of the territory of Northern Eurasia. Comparative evaluation of the zoning schemes by the share of dispersion of matrix of similarity of specific faunas which is taken into account by zoning schemes is obtained. The degree of correlation between the variability of fauna and environmental factors identified in the analysis, which determine the fauna heterogeneity, is calculated.