

Пространственно-типологическая организация животного населения (подведение итогов)

© 2012 Ю. С. РАВКИН

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

*Томский государственный университет
634000, Томск, просп. Ленина, 36*

АННОТАЦИЯ

В краткой форме приведены итоги исследований, проведенных лабораторией зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН за 50 лет работы в области факторной зоогеографии. Обзор касается распределения и численности наземных животных, изменений облика их населения по территории Западно-Сибирской равнины, Алтая и прилежащих регионов, а также фаунистического районирования Северной Евразии.

Ключевые слова: зоогеография, экология, факторы, животное население, фауна, экосистемы, Западная Сибирь, Северная Евразия.

Я родился в Москве 75 лет тому назад. Последнее обстоятельство – вполне подходящий повод для подведения итогов. Мои родители были биологами и с детства всячески поощряли во мне интерес к природе. Этому способствовало то, что жили мы в Измайловском лесопарке и сразу за нашим забором начинался лес. Второе важное обстоятельство состоит в том, что я стою “на трех китах”. Первый – Петр Петрович Смолин, руководитель юннатского кружка при Всероссийском обществе охраны природы (ВООП), великий просветитель, педагог и воспитатель нескольких поколений московских биологов. Он научил меня, кроме прочего, сходу на маршруте определять птиц в природе. Это очень пригодилось в будущем. Второй – Геннадий Николаевич Лихачев, у которого в

юннатские годы я работал в Приокско-Террасном заповеднике. Он привил уважение к цифре, к количественным оценкам изучаемых явлений. Третьим был Александр Петрович Кузякин, у которого я учился в институте. От него воспринята руководящая идея ландшафтно-географического изучения животного населения. Это определило направленность моих работ на всю жизнь. Цель этих исследований заключена в описании неоднородности животного населения в пространстве, выявлении факторов, ее определяющих, и оценке силы связи их с отличиями сообществ.

После окончания факультета естествознания Московского областного педагогического института я стал работать в Алтайской противоэнцефалитной экспедиции Института экспериментальной биологии и медицины СО АН СССР. Эта экспедиция после много-

Равкин Юрий Соломонович

численных реорганизаций и переименований в 1963 г. вошла в состав Биологического института СО АН (ныне Институт систематики и экологии животных СО РАН). С 1968 г. возглавляю это подразделение, которое в данный момент называется лабораторией зоологического мониторинга.

Несколько цифр, формально характеризующих некоторые итоги. Под моим руководством защищена 21 кандидатская диссертация, и по четырем докторским диссертациям я был консультантом. Всего в лаборатории вышло 26 монографий (за 39 лет с момента выхода первой из них). В том числе мной или при моем участии написано восемь монографий. Еще в восьми коллективных монографиях, изданных другими институтами, сотрудниками лаборатории написаны отдельные главы. Всего мной лично или в соавторстве с 1961 по 2011 г. опубликовано 320 сообщений, большая часть из которых основана на результатах коллективных исследований. В этих публикациях представлено 115 карт, в том числе 18 касаются отдельных видов животных, их местообитаний, растительности, почв, эпидемической и эпизоотической опасности территории. Экосистемы в целом отражены на четырех картах, и 93 посвящены пространственной неоднородности животного населения по его облику, видовому и фоновому богатству, биомассе, плотности или стоимости, а также запасам и фаунистическому районированию. Общее число соавторов этих публикаций достигает 317, из них 39 работали или продолжают работу в лаборатории, 67 – вкладчики банка данных, созданного при ней, и 211 коллег работали или работают в других институтах или подразделениях ИСиЭЖ СО РАН. Поэтому предлагаемая вниманию читателей статья – плод коллективной работы многих исследователей. Естественно, что в ссылках приведена лишь малая часть предшествующих публикаций. Как правило, это обобщающие статьи и монографии, основой для которых, в свою очередь, послужило гораздо большее количество опубликованных и неопубликованных результатов исследований многих ученых. Всем им я искренне благодарен за плодотворное сотрудничество.

Статья имеет аннотационно-резюмирующее предназначение и потому не содержит определений и терминологических разъяснений, а также иллюстраций, материалов и доказательств. Они содержатся в предыдущих публикациях.

МЕТОДЫ И ПРИНЦИПЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛОВ

Во время учебы в институте я посещал заседания межвузовского студенческого объединения, которым руководил А. П. Кузьякин. Он призывал всех считать все и вся. Работая тогда егерем в Лосином острове, я стал считать птиц и очень скоро убедился в несовершенстве известных мне методов учета. Постепенно, в процессе работы, в моих представлениях сформировался оригинальный комплекс приемов, большую часть которых ранее использовали в других методах и в иных сочетаниях. В результате была создана методика маршрутного учета, единообразная для всех видов птиц, всех сезонов года и местообитаний, до некоторой степени компенсирующая индивидуальные отличия учетчиков, местообитаний и погодных условий. В расчетах используют все встречи птиц независимо от расстояния до них от линии хода учетчика. Это оптимизирует методику по затратам. Основное отличие ее от прочих методов маршрутных учетов заключается в пересчете данных на площадь по группам заметности отдельных особей. Это модификация подхода Д. Гайна [1], предложившего пересчитывать каждую особь, встреченную на маршруте, индивидуально по расстоянию до нее от учетчика в момент обнаружения. Переход на групповую заметность по этому принципу упрощает расчеты, выравнивает экспертные оценки расстояний разными учетчиками и снимает до какой-то степени завышение по плохо заметным видам при недостаточной протяженности маршрута. В методике предусмотрена поправка на скорость перемещения птиц.

Кроме стандартизации методики разработаны и внедрены определенные правила проведения учетов. Вкратце они сводятся к районированной выборке в одном из участков представительных по набору местообитаний

(“кустовой” пробе). При этом учет птиц и других животных следует проводить на едином выбранном уровне, например типе растительной формации (ландшафтного урочища) со всеми внутренними включениями меньшего ранга. Таким образом, при сборе использован типологический подход, когда учеты проводят во всех типичных отдельных местообитаниях, каждое из которых принято в качестве представителя определенного их типа. Сбор был строго нормированным во времени и пространстве (по 5 км в каждом местообитании, принятом за наименьшую единицу рассмотрения, за каждые две недели). При этом птиц, а позднее и других животных учитывали во всех местообитаниях, включая антропогенные варианты и водно-околоводные сообщества. Маршруты не были строго фиксированными, учетную норму набирали за любое число дней в разных участках каждого типа растительной формации в течение 2-недельного отрезка [2–4].

Позднее сходные принципы использованы при учетах мелких млекопитающих и земноводных канавками (на болотах заборчиками), а также при проведении маршрутных учетов пресмыкающихся и ряда групп беспозвоночных. Создание такого простого и универсального методического комплекса и правил позволило собрать большой и сопоставимый материал ограниченными силами, хотя и многих учетчиков.

По собранным материалам проводили формализованную классификацию сообществ с помощью одного из алгоритмов кластерного или факторного анализа. Результаты их применения служат не только для упорядочения данных, разработки концепций, но и для выявления факторов среды, коррелирующих с основными изменениями животного населения (трендами). Классификацию проводят по матрице коэффициентов сходства Жаккара – Наумова (для количественных признаков), которая в сжатом виде содержит информацию о всех факторах, влияющих на неоднородность населения. Поиск таких факторов среды и реже внутринаселенческих отношений животных осуществляют по составу сообществ, вошедших в выделенные группы. При этом экспертно подбирают фактор или их сочетание (режим), однозначно влияющий в пределах одного кластера и

иначе проявляющийся в остальных. Например, в результате кластеризации по сходству выявлено три группы сообществ. При анализе условий среды на территориях, занятых вариантами, вошедшими в эти группы, оказалось, что в первую вошли сообщества лесов, во вторую – мозаичных территорий, где лесные участки перемежаются с открытыми, в третью – открытых местообитаний. Расчет межклассового сходства показал, что максимальная связь объединяет в ряд классы в порядке убывания облесенности. Таким образом, такое разделение свидетельствует о доминирующем, если это первая классификация, влиянии облесенности. Дальнейшее разбиение приводит к делению на подгруппы населения открытых и мозаичных территорий, которое совпадает с отличиями в увлажнении: на заболоченные, полузаболоченные и суходольные варианты. Это второй по значимости фактор, коррелирующий и, по предметным соображениям, определяющий неоднородность рассмотренного животного населения. Дальнейшая доработка тем или иным способом (последовательной кластеризацией крупных групп или с помощью факторного анализа, т. е. после снятия влияния сильных факторов) приводит к выявлению менее значимых факторов.

Следует упомянуть и еще об одном приеме – идеализации формализованных классификаций. Иногда отдельные пробы отклоняются от предлагаемой концепции объяснения. Например, один из вариантов населения лесов по сходству формально вошел в группу мозаичных местообитаний. Дополнительное рассмотрение условий среды этого варианта показывает, что он, и только он, относится к островному лесному массиву. Тогда можно расширить объяснение следующим дополнением. В первую группу входит население сплошных массивов леса, а во вторую – мозаичных сообществ и островных лесов. Если эксперт-аналитик не может найти объяснение такого отклонения от основной концепции, то он вправе провести идеализацию и перенести отклоняющуюся пробу в тот класс сообществ, где она должна быть по общей концепции объяснения. Это делает выполненную классификацию более четкой, логичной и понятной, избавляет читателя от излишней информации об исключениях и отклоне-

ниях от общих тенденций. При этом коэффициент множественной корреляции (или регрессии) уменьшается по сравнению с таковым при формализованном (машинном) делении, но он больше соответствует реальной степени нашего понимания причин или корреляции условий среды и неоднородности животного населения.

Подобранная с помощью такого анализа система факторов среды или отношений животных между собой служит основанием для проведения оценок их силы и общности связи с изменчивостью сообществ. Для этого использована специально разработанная В. Л. Куперштохом и В. А. Трофимовым программа линейной качественной аппроксимации матриц связи, т. е. приближенного объяснения неоднородности сообществ отличиями среды [5]. Алгоритм этой программы обладает рядом преимуществ, в частности, практически не имеет ограничений на объем выборки и число анализируемых факторов, а также требования нормальности распределения. Кроме того, для расчетов достаточно качественных характеристик среды по выделенным градациям (много, средне, мало или “зеленый”, “красный”, “синий”). При этом за счет этих градаций и автоматического перебора их сочетаний можно учесть нелинейность изменений населения и реакции его на градиенты среды. Методы факторной классификации и линейной качественной аппроксимации включают в себя принципы кластерного и факторного анализа, метода главных компонент и представляют собой качественный аналог регрессионного и дисперсионного анализов. Они одновременно учитывают локальную силу связи изменчивости населения и среды и соотносят ее со всей анализируемой выборкой, т. е. одновременно учитывают силу и общность (частоту) влияния факторов. Так, например, население птиц городов и поселков резко отличается от остальных сообществ за счет большей плотности населения и преобладания синантропов, избегающих естественные ландшафты. При классификации его всегда и на первых шагах выделяют в отдельный кластер, что свидетельствует о существенной значимости фактора застроенности территории. Однако доля площади, занимаемой городами и поселками, по крайней мере в Западной Си-

бири, невелика. Поэтому в целом по ее территории влияние этого фактора незначительно, и более слабый, но широко распространенный здесь фактор, скажем заболоченность, в среднем более значим, чем антропогенное воздействие, которое локально влияет гораздо сильнее.

Оценка информативности наших представлений о степени совпадения неоднородности сообществ и среды оценивают долей учтенной (объясненной) дисперсии (неоднородности) матрицы коэффициентов сходства, классификациями сообществ и градиентами, выявленными с помощью кластерного и др. способов анализа, факторов и их сочетаний (режимов). Следует отметить, что в природе в географическом плане нет или почти нет ортогональных (независимых) факторов среды. Так, облесенность включает в себя и влияние заболоченности и рельефа (на болотах и в низких поймах лес не растет), а также тепло- и влагообеспеченности (гидротермического режима – в тундрах и степи леса тоже нет) и антропогенного влияния (вырубки, распашки, застроенности). Поэтому всякий, даже простой, фактор – это скорее маркер (адрес) определенного режима, а не фактор в чистом виде. По сути, это означает – такая связь с фактором, если мы знаем (или используем в расчетах) отличия только по нему и ничего не знаем о других факторах.

Следует особо оговорить еще и разницу экологического и географического влияния факторов среды. Так, кислород физиологически и экологически очень значим для животных. Без него они гибнут в течение нескольких минут. Но кислорода на поверхности Земли почти везде достаточно, и он не определяет территориальных отличий животного населения. В географии как раз важны структурообразующие связи. Для их выявления необходимо оценить корреляцию (и причину, исходя из предметных знаний) различий животного населения в пространстве, возможность объяснить их этими факторами или режимами. Поясним различия экологических и географических представлений о связи на примере вырубки лесов. Если в выборке представлены только лесные сообщества, влияние пространственных различий населения за счет облесенности равно нулю. После проведения рубок их влияние растёт

с увеличением площади вырубленных участков, но в географическом плане только до половины вариантов, т. е. когда по этому признаку можно различить максимальное число проб (минимально 50 %). Затем связь с отличиями сообществ исходных формаций от вырубок, несмотря на увеличение их площади, уменьшается, так как по этому признаку можно различать все меньшую часть проб, а при стопроцентном сведении лесов связь с фактором вырубки в географическом плане равна нулю, так как ни одну из проб нельзя отличить от остальных по этому признаку. В экологическом плане влияние вырубки на изменение населения продолжает расти и после вырубки половины лесов, так как воздействие на смену сообществ увеличивается до 100 % при полном сведении лесных массивов. Об этих различиях не следует забывать при анализе оценок силы связи факторов среды и пространственной неоднородности сообществ.

Расчет учтенной (объясненной) дисперсии матрицы коэффициентов сходства проводят методом наименьших квадратов. Этот способ в качественном виде сравнительно прост. Для каждого из выделенного класса вариантов животного населения отдельно рассчитывают средний коэффициент сходства всех проб, вошедших в данный класс. Потом это значение вычитают из каждого коэффициента сходства этой группы. Среднее сходство всех вариантов, не вошедших в нее, прибавляют ко всем коэффициентам этих проб. Дисперсия – это отклонение от среднего значения, в данном случае среднего значения коэффициента по всей матрице сходства. Ее можно представить в виде рельефа, где высокие значения образуют горы, низкие – низины. Вычитая значение среднего сходства по относительно высоким значениям внутри выделенных классов, мы, как бульдозером, снимаем с горы часть грунта, делая ее ниже и более пологой. Прибавляя среднее значение межклассовых коэффициентов, мы как бы забрасываем грунтом ямы и низины, поднимая средний уровень их сходства, уменьшаем перепад высот между ними и горами, т. е. уменьшаем общую дисперсию исходной матрицы сходства. Это уменьшение по отношению к размаху исходных значений и представляет собой оценку доли учтенной (объяс-

ненной) этим фактором дисперсии. Так, если необходимо оценить степень корреляции изменчивости матрицы сходства орнитокомплексов с облесенностью территории, следует вычесть средний коэффициент сходства из каждого значения раздельно по всем трем классам вариантов населения: лесных, мозаичных и открытых территорий. К межклассовым коэффициентам, как уже говорилось, надо прибавить их среднее значение. Потом следует вычесть из каждого значения сходства средний по соответствующей матрице коэффициент сходства, возвести в квадрат каждое из полученных значений, сложить их и из суммы квадратов отклонений исходной матрицы вычесть такое же значение по второй (сглаженной) матрице. Далее надо рассчитать долю разности от исходной суммы в процентах. Разность от вычитания этой оценки из 100 % и дает учтенную часть дисперсии, которая служит мерилем связи фактора, в данном случае облесенности, и изменчивости населения. Такие расчеты проводят для каждого из выделенных факторов среды. После ранжирования факторов по этим значениям можно говорить об иерархии их значимости. Сумма всех значений связи из-за корреляции факторов, как уже сказано, значительно превышает 100 %. Для действительной множественной оценки связи надо посчитать дисперсию, учитываемую всеми выявленными факторами вместе. Это значение, естественно, не превышает 100 % дисперсии.

Как известно, в природе на сообщества действуют не отдельные факторы, а их неразделимые сочетания. Их и выявляют при анализе результатов классификации. Так, два таких фактора, как подзональное изменение климата и облесенность, в сочетании совпадают с изменчивостью животного населения лесной зоны Западной Сибири гораздо больше, если раздельно посчитать связь с северотаежными вариантами и всеми остальными, т. е. от средней тайги до подтаежных лесов. Это связано с разреженностью северотаежных лесов и значительным числом и обилием в них лесотундровых видов птиц. Поэтому одновременный учет сходства и различий по сочетанию этих факторов учитывает большую часть дисперсии матрицы сходства. Соответственно общая информативность наших представлений выше, если учитывать интеграль-

ное влияние отдельных факторов и их сочетаний.

Классификация может быть иерархической, когда каждый таксон имеет только вертикальную связь с остальными через вхождение в таксоны, иерархически более значимые. Такие классификации составляют, в частности, с помощью дендрограмм. При этом в них теряются оценки горизонтальных связей таксонов между собой, а по этой информации выявляют тренды, т. е. направленные длящиеся изменения сообществ на том или ином уровне сходства. Например, основной тренд изменений животного населения в Северо-Восточном Алтае образует ряд таксонов, связанных максимальным сходством, которое определяет поясность от лесостепных предгорий к лесным и редколесным сообществам сначала низкогорий, а потом и среднегорий. Завершает ряд население высокогорных тундр. На иерархической дискретной классификации отражены только таксоны соответствующих поясов и их последующее деление.

Поскольку информация о горизонтальном сходстве между таксонами в такой классификации отсутствует, априори нельзя утверждать, как связаны сходством поясные таксоны – больше по высоте или по облесенности, где выше сходство населения – последовательно по поясам от нижних к верхним или в лесных поясах и в необлесенных (тундрах и лугах). Последнее вполне возможно в связи с наличием лесных птиц и видов открытых пространств. Для ответа на этот вопрос надо построить схему сходства таксонов (граф) тем или иным способом: по максимальным или значимым (сверхпороговым) межклассовым связям. Такие классификации и позволяют говорить о трендах в населении и факторах среды, коррелирующих с ними.

В случае с населением птиц Северо-Восточного Алтая по графу можно утверждать, что тренд по абсолютным высотам местности более значим, чем по облесенности. Однако наличие последнего подтверждено изгибом графа за счет сближения таксонов населения открытых высоко- и предгорных местообитаний, которое выявлено с помощью многомерного шкалирования. Суть этого подхода сводится к проекции расположения проб или таксонов из многомерного пространства

в двух-трехмерное или поочередно на плоскости, образуемые главными компонентами. Этот подход позволяет проверить правильность ориентации графа в факторном пространстве и перейти к многомерным ретикулярным (сетчатым) классификациям.

Итак, принятый порядок обработки учетных данных включает в себя:

1) расчет коэффициентов сходства сообществ и составляющих их видов животных по сходству распределения;

2) классификацию сообществ и видов животных, т.е. объединение их в иерархически соподчиненные таксоны по сходству с определением межгрупповых связей или без этого;

3) построение графов сходства (выявление пространственно-типологической структуры);

4) экспертное выявление по результатам классификации факторов среды, коррелирующих с неоднородностью сообществ;

5) оценку силы и общности связи неоднородности населения и факторов среды и выявление иерархии последних и природно-антропогенных режимов (организации населения);

6) оценка общей информативности представлений о неоднородности сообществ и ее причинах;

7) расчет суммарных показателей по выделенным таксонам населения (лидирующих видов, их доли в сообществах, плотности населения, биомассы, трансформируемой энергии, ярусного распределения и фаунистического состава по видам и особям).

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТ

Северо-Восточный Алтай

Впервые описанный набор приемов и правил использован в Северо-Восточном Алтае, где на разрезе от предгорной лесостепи через лесные ландшафты вплоть до высокогорных тундр проведены учеты птиц с середины мая до середины октября включительно и в феврале (в I и II половинах лета, I половине осени и в середине зимы). В работе описано распределение птиц, проанализированы сезонные изменения их населения на разных высотах, местные перекочевки и их интегральное влияние на суммарные пока-

затели сообществ. Выявлено, что летом видовое богатство и плотность населения птиц сначала возрастают от предгорий до низкогорных лесов, затем снижаются к высокогорью, хотя в предгорьях редколесьях птиц несколько больше, чем в таежном среднеморье. Зимой птиц больше всего именно в этом ландшафте. Описаны эми- и иммиграционные, а также динамически равновесные типы летней динамики населения птиц и пояса, для которых они характерны. Показана непрерывность (постепенность) изменений орнитокомплексов, подтверждено определяющее влияние абсолютных высот местности через гидротермический режим и степень облесенности территории. На основании коэффициентов сходства Жаккара – Наумова для количественных признаков в “ручном” режиме построен граф сходства, иллюстрирующий имманентную (собственную) дифференциацию населения птиц и основные тренды его изменений в пространстве. Такая работа выполнена впервые на строго количественной основе в разные сезоны года в рамках физико-географической провинции [6, 7]. Через 40 лет учеты птиц повторены на тех же маршрутах в летний период [8]. В результате выяснено, что за прошедшие годы не произошло существенных изменений населения птиц и характера основных территориальных отличий. Из-за возросшей мозаичности ландшафтов вследствие хозяйственного использования территории видовое богатство несколько возросло, увеличилось обилие европейских видов, а сибирских уменьшилось. Общий запас птиц в провинции достоверно не изменился. Межгодовые отличия орнитокомплексов не изменили представлений об их пространственной структуре и организации. Эта работа представляет собой начало реализации географического мониторинга, суть которого сводится к слежению за динамикой животного населения на относительно больших площадях с учетом изменений местообитаний животных.

Позднее территория Северо-Восточного Алтая стала эталонной для подобного рода исследований. Работы выполнены по всем классам наземных позвоночных и некоторым группам беспозвоночных (иксодовым клещам, блохам, тлям, жужелицам, дневным бабочкам и муравьям [9], а также по хортобион-

там, панцирным и гамазовым клещам [10–12]). В результате показано, что набор структурообразующих факторов по всем группам весьма сходен и включает в основном скоррелированные факторы, связанные с теплообеспеченностью, которая зависит от абсолютных высот и в меньшей степени – от затененности. Теплообеспеченность вместе с влагообеспеченностью определяют поясность растительности, в том числе облесенность и состав лесообразующих пород. Из специфических черт организации можно отметить очень высокое влияние облесенности на неоднородность населения птиц (из-за значительной доли в лесных местообитаниях ствольников и кронников и отсутствии их в открытых ландшафтах), а также состава лесообразующих пород. Для земноводных, пресмыкающихся и тлей значимо влияние поясности и состава лесообразующих пород (через затененность), для млекопитающих – таежности и состава лесообразующих пород, для иксодовых клещей и блох – абсолютных высот местности и поясности, для дневных бабочек, жужелиц и муравьев – состава лесообразующих пород и поясности. Для хортобионтов относительно специфично влияние увлажнения, состава лесообразующих пород и видов растений травяного покрова, а для панцирных и гамазовых клещей наиболее значимы состав лесообразующих пород, заливание в половодье и характер хозяйственного использования территории.

Данные, собранные в Северо-Восточном Алтае и других регионах, использованы для оценки запасов животных и при реализации географического мониторинга на больших площадях.

Восточно-Европейская и Западно-Сибирская равнины

Основные итоги исследований, проведенных на этой территории в первой половине лета, можно сформулировать следующим образом [13].

1. Европейские леса и болота имеют большую привлекательность для птиц по сравнению с западно-сибирскими, независимо от их меньшей площади, сильной антропогенной трансформации и фрагментации. Все ос-

тальные территории привлекательнее для птиц в Западной Сибири, несмотря на меньшую климатическую комфортность и потенциальную продуктивность (кормность) биоценозов. Более низкий уровень численности птиц в аналогичных местообитаниях Восточной Европы связан с существенными антропогенными изменениями растительности, ухудшившими условия обитания.

2. Зонально-подзональные показатели плотности населения и фонового богатства орнитокомплексов Восточно-Европейской равнины уменьшаются при движении на юг начиная со средней тайги и увеличиваются на севере в лесотундре и тундре, т. е. имеют устойчивый инверсионный характер зональных изменений по сравнению с классической схемой непрерывного увеличения с севера на юг до экватора. Увеличение показателей в тундровых и лесотундровых местообитаниях связано с влиянием теплого Северо-Атлантического течения и его восточной ветви – Норвежского течения. Уменьшение показателей к югу от средней тайги связано с антропогенными изменениями среды обитания птиц, в первую очередь с распаханностью территории. На Западно-Сибирской равнине, где масштабы антропогенного преобразования значительно меньше, а климат континентальнее, изменения указанных параметров населения птиц идут в соответствии с классической схемой и с севера на юг в основном увеличиваются. Лишь в степной зоне, где антропогенное влияние почти столь же велико, как в Восточной Европе, а также в северной тайге и лесотундровых редколесьях за счет взаимопроникновения птиц с севера и юга прослежены отклонения от классической схемы.

3. В Восточной Европе по сравнению с Западной Сибирью более чем вдвое преобладают птицы европейского типа фауны. Представителей арктического, сибирского типов и транспалеарктов несколько меньше, чем в Западной Сибири. В целом на Восточно-Европейской равнине по обилию лидируют зяблик, весничка, пухляк, пеночка-трещотка и полевой воробей, на Западно-Сибирской равнине – желтая трясогузка, полевой жаворонок, овсянка-крошка, пухляк и юрок.

4. Сопоставление результатов классификаций орнитокомплексов, проведенных отдель-

но по Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинам и по их совокупности, показывает, что во всех случаях можно выделить три системы (ряда) населения птиц: 1 – природных и полевых местообитаний суши (незастроенной суши); 2 – селитебных, промышленных и рудеральных территорий (застроенной суши); 3 – водно-околоводных биотопов. При этом региональная специфика в ранге системы проявляется лишь в Западной Сибири. Здесь население тундровых поселков больше похоже на сообщества окружающих ландшафтов, чем на орнитокомплексы селитебных территорий в более южной части равнины. В Европе более старые и крупные поселки и города имеют уже сформировавшееся население с преобладанием синантропов. Их большей численности способствует и более мягкий, чем в Сибири, климат. По обеим равнинам в целом за счет появления переходных вариантов население птиц всех поселков и городов входит в систему селитебных, промышленных и рудеральных сообществ.

5. Зональные изменения в системах населения птиц прослежены в результатах при всех вариантах анализа. При этом выделены северная и срединная надтиповые группировки сообществ, границы которых и в Европе, и в Сибири не совпадают с ландшафтным и геоботаническим делением как в каждой системе, так и при сравнении разных систем между собой. Так, граница между лесотундровым и лесным типами населения птиц в Европе в результате отепляющего влияния Атлантики вслед за растительностью смещена к северу. Более того, северная граница лесотундрового населения в западной части Восточной Европы перемещается почти к берегам Северного Ледовитого океана. В восточной части она проходит по территории северной тайги. В Западной Сибири из-за более континентального климата, значительной площади болот и пойм, а также разреженности северотаежных лесов гипоарктические виды птиц и, соответственно, рубеж между лесотундровым и лесным типами населения существенно смещены к югу, вплоть до границы между северной и средней тайгой, а иногда даже переходят ее.

6. Каждому типу населения птиц в той или иной мере свойственно проникновение на

территорию, занятую преимущественно соседними зональными типами орнитокомплексов. Проникновение к северу и югу идет по интра- и азональным ландшафтам. Исключения составляют тундровый и лесной типы. Первый вклинивается на территорию лесотундрового типа по зональным северным субарктическим тундрам. Лесной тип населения проникает к северу на территорию, занимаемую лесотундровым типом, по европейским зональным северотаежным лесам и лишь к югу – в лесостепи и степи – по азональным лесам и облесенным низинным и переходным болотам. Таким образом, субарктические тундры, лесотундра и северная тайга представляют собой полосы взаимопроникновения типов населения птиц не только по интра- и азональным, но и по зональным ландшафтам.

7. Пространственно-типологические структуры населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин принципиально одинаковы. Их определяет один и тот же набор факторов среды. Однако в Восточной Европе сильнее влияние распашки и монокультурных агроценозов, а также исторически большего возраста формирования и размера населенных пунктов. На Восточно-Европейской равнине лугово-степной тип населения птиц проникает на север до средней тайги включительно, т. е. значительно севернее, чем в Западной Сибири, где этот тип на водоразделах доходит только до границы южной тайги и подтаежных лесов и внедряется в среднюю тайгу лишь по поймам крупных рек.

8. Сопоставление выявленных структур населения птиц отдельно по исследуемым равнинам и по их территории в целом позволило сформировать единые концептуальные представления о неоднородности орнитокомплексов двух крупнейших равнин Северной Палеарктики. Основной зональный ряд изменений в сообществах птиц природных ландшафтов и полей представлен типами населения от тундрового, через лесотундровый и лесной – к степному. Он совпадает с тенденцией зональных изменений в растительности суши, но не строго в соответствии с границами ландшафтных и геоботанических зон. Кроме основного зонального ряда изменений существуют отклонения от него, связанные с существенными отличиями про-

дуктивности сообществ. Первый ряд отклонений в связи с уменьшением продуктивности происходит по естественным причинам на верховых болотах из-за обеднения минерального питания фитоценозов и по антропогенным причинам – в полях. Второй ряд отклонений связан с естественным увеличением продуктивности в низинно-лугово-болотных фитоценозах, а также в плавнях и займищах озер и речных дельт. Через последний тип населения изменения идут к водно-околоводным орнитокомплексам, где четко проявлено влияние зональности, а в южной части еще и провинциальности (региональности). Влияние региональности прослежено и в селитебных, промышленных и рудеральных сообществах.

9. На Восточно-Европейской равнине наибольшие значения силы и общности связи неоднородности населения птиц с факторами среды, оцененные учтенной дисперсией коэффициентов сходства, свойственны составу лесообразующих пород, облесенности, зональности и продуктивности (кормности) биотопов. Меньше информативность представлений о связи с провинциальностью, антропогенным влиянием, пойменным режимом и увлажнением (обводненностью). Все перечисленные факторы совместно учитывают (48 ± 3) % дисперсии, а вместе с природно-антропогенными режимами система аппроксимирует (59 ± 2) % дисперсии населения птиц, отраженной матрицей коэффициентов сходства (коэффициенты множественной регрессии – 0,69 и 0,77). Сила и общность связи неоднородности населения птиц и среды в целом по исследованным равнинам одинаковы. Влияние состава лесообразующих пород, продуктивности (кормности), провинциальности и антропогенного влияния на Западно-Сибирской равнине проявляется слабее, чем в Восточной Европе, а влияние облесенности – сильнее. Это может быть объяснено исторически более ранним развитием и большей площадью городов в Европе, кормность в которых для птиц выше, чем в естественных местобитаниях, большей долей антропогенно измененных площадей (вырубок, пашни, населенных пунктов) и наличием широколиственных лесов на Европейской территории, почти не представленных в Сибири. Влияние пойменного режима и увлажнения (обводнен-

ности) сильнее проявляется на неоднородности орнитокомплексов Западно-Сибирской равнины, где больше площадь болот, озер и широких луговых пойм крупных рек.

10. В зимних сообществах птиц обеих равнин отмечено уменьшение числа видов и особей с продвижением к северу, востоку и от лесных к частично облесенным и открытым ландшафтам (по: [14]). При этом в Восточной Европе наиболее значим зональный градиент обеднения орнитокомплексов, а в Западной Сибири не менее существенны изменения, связанные с отличиями в облесенности.

В Западной Сибири зимует почти вдвое меньше видов птиц, чем в Восточной Европе (94 и 163), и почти во всех типах западно-сибирских зимних орнитокомплексов отмечено меньшее в 2 раза и более видовое богатство и суммарное обилие птиц. Это связано с усилением континентальности климата по мере продвижения к центру материка. Особенно резко климатические различия рассматриваемых равнин проявляются в степной зоне, что приводит к наиболее сильному обеднению ее западно-сибирских орнитокомплексов по сравнению с восточно-европейскими. Только в поселках и городах южной части Западной Сибири становится заметным увеличение суммарного обилия птиц по сравнению с восточно-европейскими аналогами за счет прикочевки синантропных и инвазионных видов птиц из более северных и окружающих ландшафтов.

Сезонная смена природных условий от летнего к зимнему периоду на обеих равнинах приводит к усилению воздействия облесенности, кормности и укрытости местообитаний на формирование орнитокомплексов, а остальные ландшафтно-зональные особенности биотопов становятся менее значимыми. В Западной Сибири наиболее богатые (по числу видов и особей) типы населения свойственны бореальным лесам, городам и поселкам. В Восточной Европе обогащение особенно заметно как в селитебных сообществах, так и в неморальных лесных, лесостепных и особенно в степных ландшафтах преимущественно за счет концентрации птиц на бесснежных участках и незамерзающих водоемах. При этом выявлена в общем сходная иерархия влияния факторов среды на пространственную неоднородность орнитокомп-

лексов в сравниваемых регионах. Однако воздействие укрытости местообитаний возрастает, а застроенности и сельскохозяйственной трансформации ландшафтов снижается с переходом от Восточно-Европейской равнины к Западно-Сибирской. Это определено усилением континентальности климата и ослаблением антропогенного воздействия в восточном направлении.

Алтайская горная область

Отработанные на примере животного населения Северо-Восточного Алтая и равнин Северной Евразии методы, принципы и подходы применены при проведении аналогичных исследований в Северной, Центральной, Северо-Западной и Юго-Восточной провинциях Алтая [15–20]. В результате этих работ выявлено, что в летний период примерно треть видов птиц Алтая отдает предпочтение лесным местообитаниям и столько же – безлесным и слабооблесенным урочищам степных, лесостепных и лесо-лугово-степных ландшафтов. На виды, распространенные в основном в субальпийских редколесьях, горных тундрах, населенных пунктах и на озерах, приходится по 3–7 %, а на реках – 12 %. Зимой заметно меньше доля видов открытых пространств и значительно больше тяготение птиц к населенным пунктам. При этом доля птиц, предпочитающих степные местообитания, остается неизменной, а лесные – возрастает.

Для горных и равнинных территорий выделены сходные типы предпочтения в пределах широтно-зональных и высотно-поясных ландшафтных аналогов. Исключение составляет лесостепной тип, выделяемый зимой на Западно-Сибирской равнине, но отсутствующий на Алтае. Зимой в горах Южной Сибири по сравнению с Западно-Сибирской равниной заметно возрастает представленность синантропного типа, в меньшей степени – степного и водно-околоводного. Многие виды птиц в массе зимуют в низкогорной части лесного пояса, а не смещаются в лесостепной, как это происходит на равнине. Представленность степного типа распределения также увеличивается в горах по сравнению с равниной в связи с зимовкой ряда харак-

терных горных и горно-степных видов в малоснежных горно-долинных и межгорно-котловинных степных ландшафтах. Большая представленность водно-околоводного типа преференции обусловлена большей долей на Алтае незамерзающих участков озер и рек. Лесной и тундровой типы распределения в горах и на равнине представлены примерно одинаково и имеют высокую общность видового состава.

Для Алтая характерно сокращение показателей обилия по градиенту уменьшения теплообеспеченности по направлению вверх от лесного пояса, а также по мере уменьшения влагообеспеченности при переходе к лесостепному и далее к степному поясу. Общий уровень обилия птиц от первой половины лета ко второй меняется несущественно, а зимой повсюду резко сокращается.

Летнее и зимнее население птиц Алтая так же, как на равнинах, может быть отчетливо подразделено на три системы, сформированные сообществами птиц незастроенных, застроенных территорий и водно-околоводных пространств. Сходство между ними невелико из-за принципиальных различий в самой среде обитания. Каждой системе населения, но особенно первой, свойственна высотно-поясная и провинциальная изменчивость сообществ. Неоднородность орнитокомплексов, отражающая провинциальные различия в ландшафтной и высотно-поясной структуре региона, выражена гораздо слабее.

По составу и пространственному размещению выделенных типов и подтипов населения сходство зимнего периода с летним очень велико. Синантропный тип населения наиболее стабилен по сравнению со всеми остальными, его состав и границы распространения почти не меняются по сезонам. Как летом, так и зимой наиболее общими факторами пространственной дифференциации сообществ птиц служат тепло- и влагообеспеченность территориальных выделов в летний период, которые определяют пространственные различия в гидротермическом режиме. К более частным факторам, связь с которыми хорошо заметна, можно отнести облесенность, состав лесобразующих пород, застроенность и обводненность территории.

Высотно-поясная изменчивость плотности летнего населения птиц Алтая заметно от-

личается от аналогичных широтно-зональных изменений на Западно-Сибирской равнине. Средний уровень обилия птиц в ее степной зоне почти вдвое выше, чем в степном поясе Алтая. Это обусловлено тем, что на Алтае значительная часть степного пояса представлена среднегорными, межгорно-котловинными и высокогорными ландшафтами сухих, опустыненных и криофитных степей с обедненным населением птиц, а в степной зоне Западной Сибири преобладают гумидные варианты луговых степей, остепненных лугов и умеренно-сухих настоящих степей. В лесостепном поясе и в зональной лесостепи на равнине плотность населения птиц примерно одинакова, а в лесном поясе почти вдвое выше, чем в среднем по лесной зоне. Отчасти это может быть обусловлено тем, что в лесной зоне Западной Сибири 30–40 % территории занято массивами верховых болот, где по сравнению с лесами птиц гораздо меньше. При переходе от лесного к субальпийскому редколесно-луговому поясу плотность населения сокращается вдвое. Аналогичное уменьшение свойственно и показателям для лесотундровой зоны по сравнению со средними значениями по лесной. Однако оно не столь велико, и средний уровень обилия птиц несколько выше, чем в субальпийских редколесьях. В горных тундрах плотность населения птиц почти в полтора раза ниже по сравнению с зональными аналогами Западно-Сибирской равнины.

По характеру высотно-поясной изменчивости обилия птиц прослежено большее сходство Алтая с Восточно-Европейской, а не с прилегающей Западно-Сибирской равниной, как следовало бы ожидать. В частности, в Восточной Европе плотность населения птиц по направлению к югу от лесной до степной зоны уменьшается (так же, как на Алтае, — от лесного пояса к степному), а не увеличивается, как на Западно-Сибирской равнине, в соответствии с ростом теплообеспеченности. Кажущееся противоречие объясняется обеднением сообществ птиц вследствие антропогенной трансформации ландшафтов Восточной Европы, в первую очередь из-за распашки, увеличивающейся в том же направлении.

По изменчивости видового богатства летних сообществ птиц различия между Алтаем и Западно-Сибирской равниной невелики.

В обоих регионах по количеству фоновых видов птиц отмечена устойчивая тенденция к уменьшению показателей по направлению вверх и вниз от лесного пояса, или соответственно к северу и югу от лесной зоны. По количеству всех встреченных видов общая тенденция к сокращению показателей нарушается в альпийско-тундровом поясе и, соответственно, в тундровой зоне. По абсолютной величине показателей видового богатства Алтай уступает Западно-Сибирской равнине, но в пересчете на единицу площади намного превосходит ее как в среднем по территории, так и в большинстве ландшафтных аналогов.

На Алтае общий характер высотно-поясных изменений плотности населения летом и зимой одинаков, а максимальное обилие птиц всегда приходится на лесной пояс. В условиях Западно-Сибирской равнины зимой происходит смещение максимума из степной зоны в лесостепную, где плотность населения даже больше, чем в среднем по алтайскому лесостепному поясу. В остальных высотных поясах выявлено существенное превышение показателей обилия по сравнению со своими равнинными аналогами. А между субальпийскими редколесьями и западно-сибирскими лесотундрами расхождение по уровню обилия птиц достигает семикратной величины. Широтно-зональная и высотно-поясная изменчивость видового богатства зимних сообществ не отличается от изменений плотности населения птиц. Общее обеднение зимнего населения, происходящее на равнине в северном направлении, выражено гораздо сильнее, нежели в горах при увеличении абсолютной высоты местности.

Общий характер территориальных различий Алтайской горной области по населению птиц не соответствует всем известным схемам физико-географического (ландшафтного), геоботанического и орнитофаунистического районирования Алтая. По населению птиц эта территория может быть разделена на три крупных, сравнительно однородных участка, контрастирующих между собой по облику сообществ:

– предгорно-низкогорную степную окраину, непрерывной полосой окаймляющую Алтай с севера, запада и юго-запада и ха-

рактеризующуюся господством степного населения;

– низкогорно-среднегорную таежно-лесостепную часть с доминирующим населением лесного типа;

– высокогорно-межгорно-котловинную юго-восточную часть с наиболее бедным и своеобразным, преимущественно высокогорным населением альпийско-тундрового и субнивального типов, а также аридного подтипа степного типа, сравнительно редко встречающегося в других частях Алтая.

Западно-Сибирская равнина

По наземным позвоночным (кроме средних и крупных млекопитающих) также обследованы все зоны Западно-Сибирской равнины [21–23]. Составленные карты позволяют проводить анализ не только по сходству и отличиям в виртуальном факторном пространстве, но и с учетом территориальной смежности таксонов типологических классификаций в реальном географическом пространстве, а также по занимаемым ими площадям и конфигурации выделов. Иными словами, по картам возможно выполнение процедуры, равнозначной районированию, – оконтуривания территорий с одинаковым “рисунком” или однородных, или с одинаковым сочетанием таксонов типологической классификации. В результате можно утверждать, что по теплокровным позвоночным и всем классам наземных позвоночных, взятым отдельно, прослежена специфичность сообществ арктических тундр. Пойкилотермные наземные позвоночные здесь, как и в северных субарктических тундрах, не встречаются, поэтому значимая граница по их населению смещена на подзону к югу. Специфичность населения северных субарктических тундр свойственна только орнитокомплексам, а южных – сообществам птиц и земноводных. Для позвоночных этих подзон в целом характерна особая специфичность. Териокомплексы образуют единую типолого-хорологическую полосу субарктических тундр. По пресмыкающимся такая полоса включает население от южных субарктических тундр до северной тайги включительно. По остальным классам и всем позвоночным вместе эта по-

лоса не включает южные субарктические тундры. Граница между северной и средней тайгой едина для всех рассматриваемых групп животных.

В следующую полосу по земноводным вошли средняя и южная тайга, а также подтаежные леса, хотя в восточной части последних двух подзон граница смещена к северу вплоть до средней тайги. Далее на карте населения земноводных прослежены две специфичные полосы, характерные для лесостепных и степных сообществ. По пресмыкающимся типолого-хорологические полосы на карте совпадают с подзонами вплоть до степей, а по орнитокомплексам средняя и южная тайга объединены, так же как лесостепь и степь. Единую полосу образуют териокомплексы средней тайги и двух южных подзон лесной зоны, а сообщества северной и южной лесостепи, как и степи, специфичны. По наземным позвоночным в целом, кроме того, своеобразна средняя тайга, а южная тайга и подтаежные леса остаются единой полосой.

Таким образом, прослежено типолого-хорологическое своеобразие характера изменений сообществ разных классов наземных позвоночных. Единой можно считать границу лишь между северной и средней тайгой. Чуть менее значимы отличия населения лесной зоны и лесостепи и несколько меньше – тундровой и лесной зон, а также лесостепи и степи.

В итоге можно говорить о населении наземных позвоночных северной и южной части равнины и далее делить их на полосы второго порядка: 1 – арктическо-северно-субарктическую; 2 – южную субарктическую; 3 – предтундрово-северотаежную; 4 – среднетаежно-подтаежную; 5 – лесостепную и 6 – степную. Поэтому и в типолого-хорологическом плане можно говорить об уникальности распределения не только отдельных видов животных, но и их комплексов, которые порождают все большую степень континуальности изменений по мере увеличения видового богатства сравниваемых групп.

Специфичность типолого-хорологических полос по земноводным обусловлена прежде всего их отсутствием в арктических и северных субарктических тундрах, в то время как остальные позвоночные, кроме пресмыкающихся, распространены к северу вплоть до

островов Ледовитого океана. В южных субарктических тундрах при учетах отмечена только остромордая лягушка, причем почти исключительно вдоль рек. В предтундровых редколесьях и северной тайге она встречается уже повсеместно, хотя и в очень небольшом количестве. Специфика полосы обусловлена сочетанием пессимальных и субпессимальных условий ее обитания. Здесь появляются сибирский углозуб и серая жаба. Далее от средней тайги до подтаежных лесов включительно обилие их существенно возрастает. Мозаику полосы образует сочетание территорий субпессимальных, субоптимальных и оптимальных для серой жабы и сибирского углозуба. При этом в восточной части южной тайги и подтаежных лесов распространены значительные по площади субоптимальные участки, близкие по обилию и составу населения к лесостепным территориям. В первых из них обилие земноводных лимитирует затененность темнохвойными породами и сухость сосняков, а в лесостепи в такой же степени – уменьшение влагообеспеченности и распашка. Степи выделены отдельно из-за их субпессимальности вследствие большей сухости, засоленности и, соответственно, шестикратного снижения общего обилия земноводных.

По пресмыкающимся, как и по земноводным, первая типолого-хорологическая полоса занимает арктические и северные субарктические тундры, где представители этих классов позвоночных не встречены. Вторая полоса совпадает с территорией от южных тундр до северной тайги включительно. Здесь очень мало живородящих ящериц и обыкновенных гадюк. Остальные полосы совпадают с подзонами. В средней и южной тайге полосы отражают отличия населения сосняков от прочих местообитаний, в подтаежных лесах и лесостепи – суходолов и открытых низинных болот, а в степях за счет отличий от лесостепи во влагообеспеченности и распашке.

По орнитокомплексам границы типолого-хорологических полос совпадают с растительными подзонами в тундрах, а подтаежное население образует отдельную полосу. Сообщества остальных подзон похожи попарно: предтундровых редколесий и северной тайги; средней и южной тайги; лесостепи и сте-

пи. Тундровые подзоны отличаются на карте друг от друга и характеризуются внутренней однородностью. Рисунок предтундрово-северотаежной полосы формируется за счет отличий орнитокомплексов болот и суходолов, а по средней и южной тайге – из-за примерно равного по площади сочетания сообществ сосняков, верховых болот, темнохвойных и мелколиственных лесов. Степная зона отличается значительной распаханностью территории.

По мелким млекопитающим типолого-хорологические полосы в северной части равнины совпадают с таковыми у птиц, хотя различия сообществ субарктических тундр отсутствуют. Южнее единую полосу образуют не только средняя и южная тайга, как у птиц, но и подтаежные леса. Еще дальше к югу выделены три полосы: сообществ северной лесостепи, южной лесостепи и степей. Рисунок всех этих полос, кроме северной лесостепи, на карте формирует однообразие выделов. В северной лесостепи его определяет сочетание болотно-лугово-степного и лесопольного населения.

По наземным позвоночным в целом также, как по гомойотермным животным, в частности, полосы совпадают в северной части равнины, а далее к югу – с геоботаническими подзонами, при единственном исключении: южные подзоны лесной зоны образуют одну полосу. Однообразие рисунка формируют типолого-хорологические полосы по наземным позвоночным в тундровой зоне, в южной лесостепи и в степи, а на остальной территории – различия в населении лесов и болот. Специфика населения поймы Оби проявляется в виде диагональной полосы только по населению земноводных и мелких млекопитающих.

Таким образом, наряду со значительным сходством типолого-хорологических полос населения разных классов позвоночных каждый из них имеет особенные черты. При этом преобладают несовпадения границ сформированных полос и традиционных геоботанических подзон. Наиболее значимы (по частоте проявления) отличия населения северной и средней тайги. Чуть менее заметны различия между субарктическими тундрами, тундровой и лесной зонами, а также между лесной зоной и лесостепью. Большая часть этих

границ проходит внутри геоботанических зон и даже подзон. Лишь две из них совпадают с зональным делением (между тундровой и лесной, а также между лесной и степной зонами), хотя они и менее значимы. То есть можно считать существенными различия в иерархии типолого-хорологических границ населения позвоночных и традиционных геоботанических представлений.

Следует отметить также относительность выделенных границ. В принципе, все границы, проводимые исследователями, в значительной степени условны и субъективны как при использовании экспертно-умозрительных подходов, так и формализованных методов анализа. При этом второй подход отличается от первого только жесткой фиксацией мер связи и алгоритма классификации, что, несомненно, увеличивает сравнимость и сопоставимость результатов, хотя дальнейшая процедура идеализации размывает эту границу. При количественном анализе объем таксонов и границы их зависят от выборки, дробности рассмотрения, степени и способа усреднения данных, выбора меры связи и алгоритма классификации. Существенны также различия в месте проведения границ при работе в типологическом (факторном, виртуальном) или хорологическом пространстве. При этом типологические границы больше отражают локальную причинность, в то время как при типолого-хорологическом рассмотрении выделяемые таксоны образуют сочетания различных типологических подразделений. Все это создает значительную неопределенность и многозначность представлений, отображая вероятностный характер формирования животного населения при уникальности и независимости пространственных изменений составляющих его компонентов – видов и их групп. Следует отметить, что все, даже весьма различающиеся, классификации и границы отражают реально существующие отличия, хотя иерархия их остается весьма условной. Поэтому можно сформулировать некий принцип относительности (неопределенности): все проведенные границы и объемы выделенных таксонов классификаций животного населения и экосистем относительно по отношению к выборке, включая ее объем, к принципам сбора и выбору алгоритма классификации, а также к мерам сходства, специфици-

ке наименьшей единицы рассмотрения и предварительного усреднения данных.

На карте населения наземных позвоночных, отражающей результаты классификации сообществ, четко видно влияние зональности, хотя границы зон и подзон не совпадают с разделением вариантов населения. С севера на юг до средней тайги включительно неоднородность населения внутри подзон почти незаметна, а от южной тайги хорошо проявляется специфика болот и сосняков. Таким образом, внутривидовое сходство населения позвоночных в северной части Западно-Сибирской равнины значительно выше, чем в южной, где различия связаны с заболоченностью и составом лесообразующих пород.

Сопоставляя формализованные классификации различных блоков экосистем Западной Сибири [24], можно отметить, что дифференциация населения позвоночных и экосистем по растительности на уровне типа почти полностью совпадает, но существенно отличается от таковой по подземной составляющей экосистем (подземной фито-, морт-массе и гумусу почв) из-за большего влияния на нее заболоченности. По населению беспозвоночных существенны различия в бореально-суббореальной части. Здесь для беспозвоночных также более значимы отличия в заболоченности и большее сходство средне- и южно-таежных сообществ в отличие от подтаежно-степных. Все это свидетельствует об относительной независимости изменений выделенных блоков экосистем, которая порождает несовпадение границ и объемов таксонов в них, а также континуальность экосистем в целом.

Типолого-хорологические полосы хорошо видны на картах экосистем и почти полностью совпадают с традиционными геоботаническими подзонами или даже с внутривидовыми зональными полосами. Лишь в двух случаях они занимают территорию соседних подзон: средней и южной тайги; а также лесостепи и степи. При этом все полосы сформированы как сочетание экосистем болот и суходолов, и только в степной зоне – за счет фактически монотонного рисунка. Кроме широтных полос четко видно диагональное распространение экосистем поймы Оби.

По наземной растительности типолого-хорологические полосы совпадают с подзональными, но с двумя отклонениями от традиционных представлений. Первое несовпадение в том, что северные и южные кустарничковые субарктические тундры образуют самостоятельную полосу. Второе отклонение сводится к тому, что предтундровая полоса объединена с редкостойными северотаежными лесами и отделена от типичной северной тайги. Кроме того, обособлены экосистемы пойм Оби и Иртыша. Рисунок полос сформирован сочетанием различных экосистем, в том числе лесов разного состава и полноты, а в пределах суббореальной и пойменной растительности – подзональными отрезками.

По подземному блоку экосистем выделено пять типолого-хорологических полос: арктическая, предтундрово-субарктическая, таежно-подтаежная, лесостепная и степная. Все они сформированы за счет сочетаний болотных и суходольных экосистем. Кроме них четко видна монотонная полоса экосистем пойм Оби и Иртыша.

По беспозвоночным типолого-хорологическим полосам восемь: тундровая, предтундровая, а следующие четыре совпадают с таежно-подтаежными подзонами, и далее – суббореальная полоса, занимающая лесостепь и степь. Рисунок этих полос формируется за счет отсутствия мозаичности сообществ в тундровой зоне, далее – сочетанием населения болот и суходолов, а начиная с подтаежных сообществ, кроме того, – чередованием вариантов населения лесов и открытых пространств. Восьмая полоса – пойменных комплексов – четко видна в пределах от предтундровых местообитаний до южно-таежных.

По наземным позвоночным типолого-хорологические полосы обычно совпадают с традиционными геоботаническими подзонами. Лишь в трех случаях прослежены отклонения: предтундрово-северотаежная образует единую полосу так же, как южно-таежно-подтаежная, а лесостепная разделена на северную и южную полосы. Рисунок этих полос от предтундровых редколесий до средней тайги образован однообразием населения, а начиная с южной тайги – сочетанием сооб-

ществ болот и суходолов, а также лесов различного породного состава. При этом пойменные варианты выделены только в предтундрово-северотаежной части.

Западная Сибирь (равнинные и горные территории)

По всем классам наземных позвоночных (за исключением крупных и средних млекопитающих) в едином массиве проанализирована пространственно-типологическая неоднородность населения Западно-Сибирской равнины и Алтая [25–27]. Сопоставляя классификации, структурные графы и карты населения различных классов позвоночных, можно отметить, что сообщества земноводных и пресмыкающихся в Западной Сибири имеют высокую специфичность на равнинных и горных территориях. Выявленные отличия определяют высокая влажность равнинных местообитаний и большая локальная теплообеспеченность из-за наклонов поверхности в горной части региона. В связи с этим первые более благоприятны для земноводных, вторые – для пресмыкающихся. Одинаково неблагоприятны для обоих классов высокоширотные местности на равнине и территории на значительных абсолютных высотах в горах. Здесь ни те, ни другие не встречены. Отличия остальных территорий по населению связаны с тремя основными факторами среды: тепло- и влагообеспеченностью и кормностью. Дефицит хотя бы по одному из этих показателей приводит к снижению обилия пойкилотермных животных, что и определяет неоднородность их населения, независимо от остальных факторов среды или состояния ресурсов. При этом формируются равнинные и горные типы и подтипы населения – субэкстремальных, пессимальных, субоптимальных и оптимальных местообитаний суши и водоемов в лесостепной (горной и равнинной) части региона. Кроме того, на субоптимальной (южной) части равнины прослеживается влияние провинциальности как результат незавершенного расселения обыкновенной чесночницы и зеленой жабы, которых много в западной части и значительно меньше в центральной и восточной. По остальным группам позвоночных провинциальность

слабо выражена и при кластеризации нигде не выявлена.

На карте населения земноводных и пресмыкающихся (при типолого-хорологическом “взгляде”) на равнине проявляются четыре зонально-подзональные полосы: 1 – тундрово-лесотундровая, 2 – северотаежная, 3 – среднетаежно-южно-таежная, 4 – подтаежно-лесостепная, а в горах два пятна – Юго-Восточного Алтая и остальных провинций. Последнее представлено хорологически не-закономерной мозаикой.

По населению птиц нет такого четкого деления на равнинные и горные сообщества. Для них едины лесной и отчасти степной (субгумидно-гумидный) типы орнитокомплексов. Остальные типы – тундровый равнинный, субнивальный, альпийско-субальпийский и криофитно-степной строго специфичны для равнин или гор. Типолого-хорологически на равнинной части карты четко видно четыре полосы: 1 – тундровую (из трех подполос), 2 – лесотундровую (предтундрово-северотаежную), 3 – лесную (среднетаежно-подтаежную), проникающую по лесам в лесостепь и на Алтай, 4 – лугово-степную (субгумидно-гумидно-степную с проникновением на Алтай по ландшафтным аналогам). На Алтае кроме распространения лесного типа (аналогичного равнинному) различимы “пятна” собственно горных типов: субнивального, альпийско-субальпийского и криофитно-аридного.

По мелким млекопитающим таких специфичных горных типов не выделено, но равнинные имеются. Это тундровый, лесотундровый и равнинно-степной типы. Особенность населения мелких млекопитающих заключается в наибольшей среди рассмотренных групп животных континуальности, взаимопроникновении и постепенности смены сообществ. Так, на карте по этой группе животных четко видно пять широтных полос: 1 – тундровую, которая, в свою очередь, подразделена еще на три подзональные полосы – арктическую, северную и южную субарктические, 2 – лесотундровую (предтундрово-северотаежную, образованную лесотундровым и частично лесным типами населения), 3 – лесную, которую формируют в основном сообщества среднетаежно-подтаежных сообществ (кроме того, варианты лесо-

тундрового типа встречаются в горных ландшафтах, причем не только в лесных, частично облесенных и подгольцовых, но и во вкрапленных в них открытых местообитаниях – лесные луга, тундры, болота); 4 – лесостепную, которую формируют сообщества лугово-степного и лесного типов. Это население проникает в горы по ландшафтными аналогам. Оно разделено на равнине на две подполосы: северную и южную лесостепную, а в горах образует провинциальные пятна. Последняя (пятая) степная полоса занимает самую южную часть равнины.

Таким образом, границы описанных зонально-подзональных полос животного населения не всегда совпадают с природно-географическими и ландшафтными зонами и подзонами. При этом четко видно взаимопроникновение типов и подтипов сообществ на территорию соседних хорологических полос. Так, по земноводным и пресмыкающимся имеется сплошное взаимопроникновение с севера и до юга, и сами полосы воспринимаемы лишь как сочетание типов и подтипов сообществ, хотя тенденция уменьшения обилия и видового богатства к северу и вверх по уровню абсолютных высот местности прослеживается четко. По птицам таких проникновений значительно меньше, если не считать свойственной всем группам интразональности населения пойм крупных рек и гор. Последнее, правда, не распространяется на население пойкилотермных животных. На севере первое проникновение в население птиц свойственно сообществам, относящимся к лесотундровому типу, заходящему в южные субарктические тундры по тундрам и болотам, а также орнитокомплексам того же типа, занимающим всю территорию северной тайги. Лесной тип населения, занимая все лесные и мозаично-облесенные местообитания от средней тайги до подтаежных лесов, проникает по таким же местообитаниям в лесостепную и степную зоны на равнине и в горы, включая подгольцовье. Остальные типы орнитокомплексов вкраплены на территории, занятые лесным или субгумидно-гумидными типами.

Население мелких млекопитающих менее мозаично, чем земноводных и пресмыкающихся, но в большей степени множественно континуально, чем птиц. При этом проник-

новение населения разного типа у мелких млекопитающих происходит не в виде смещения границ по отношению к зональным и подзональным рубежам, как это характерно для птиц, а достаточно широкими “языками”. Прежде всего, такие взаимопроникновения доминируют в лесотундре и северной тайге, где одни сообщества относятся к лесотундровому типу, другие – к лесному. То же свойственно и лесостепи за счет взаимопроникновения лесного и лугово-степного типов. При этом лесной тип захватывает значительное количество мозаичных и открытых местообитаний с достаточным увлажнением. Кроме того, население лесотундрового, лесного и лугово-степного типов проникает на горные территории не только по ландшафтными аналогам, но и вкраплениям иных местообитаний.

Таким образом, неоднородность населения мелких млекопитающих определяет макроспецифика среды, т. е. они распределены менее четко, чем птицы, но более закономерны в ландшафтном плане, чем пойкилотермные животные, локальность распределения которых очень велика, их обилие менее однородно, чем птиц и мелких зверьков.

Северная Евразия

Разработанные схемы районирования Северной Евразии по фауне отдельных классов наземных позвоночных аппроксимируют соответствующие матрицы коэффициентов сходства в 1,7–3,8 раза полнее, чем опубликованные ранее разделения, выполненные предшественниками [28–31]. Следует отметить, что предлагаемые варианты районирования имеют большую дробность. Кроме подобластей и провинций, как и ранее разработанные классификации, они включают обычно фаунистические ряды, регионы, округа и районы. Если разделения сравнивать только по подобластям и провинциям, превышение информативности составляет 1,5–3,3 раза. Это свидетельствует о том, что большее соответствие наших классификаций неоднородности конкретных фаун связано не столько с дробностью разделения, сколько с более корректным проведением границ таксонов.

Ряд авторов проводили районирование отдельно по фауне птиц, жесткокрылых беспозвоночных, всех видов млекопитающих и отдельно мелких млекопитающих. Сопоставляя свои результаты с распределением других групп животных, они полагали, что предлагаемое ими районирование может быть распространено на всю фауну. Указанные классификации имеют в 1,8–2,5 раза меньшую информативность, чем составленная нами классификация по фауне всех наземных позвоночных, поэтому едва ли можно надеяться на создание универсальной классификации всей фауны по какой-либо отдельной группе животных. Степень перекрытия выделенных подобластей с неоднородностью зональной растительности различна, и стопроцентное совпадение по вошедшим в таксон участкам отмечено не часто. Степень совпадения названий подобластей с типом растительности в лесной и пустынно-степной фаунистических подобластях сравнительно велика и составляет 96 и 68 % соответственно. Лесостепные участки по фауне позвоночных полностью входят в лесную подобласть. Отнесение части участков в нетипичные подобласти связано с малой площадью и невысокой точностью определения внутренних границ ареалов, так как в масштабе использованной нами в качестве основы карты растительности (1 : 20 000 000) не все участки, где не встречаются некоторые виды, могут быть отражены, особенно в горах, в первую очередь на северо-востоке. Так, по земноводным и пресмыкающимся ареалы охватывают здесь высокогорья, где эти животные, как правило, не встречаются.

Сопоставляя карты фаунистического районирования различных классов наземных позвоночных, можно отметить значительное совпадение конфигурации выделов по земноводным и млекопитающим и существенные отличия от них по птицам и особенно по пресмыкающимся. Полосы ранга подобласти и/или региона условно можно назвать соответственно арктической, температурной, субаридной и аридной или столь же условно – тундровой, лесной, степной и пустынной. В этом случае хорошо прослеживаются отличия в их границах по разным классам позвоночных. Условно арктическая полоса по фауне пресмыкающихся занимает наибольшую пло-

щадь, особенно на северо-востоке. На долю условно температурной полосы по этим позвоночным приходится наименьшая площадь, несколько большая – по млекопитающим и земноводным и максимальная – по птицам. Субаридная и аридная полосы по пресмыкающимся сливаются воедино и включают значительную часть температурной полосы, занимающую максимальную площадь, и существенно меньшую – по земноводным. По птицам субаридная полоса почти целиком входит в температурную и выделена отдельно только по млекопитающим. Аридная полоса как самостоятельное подразделение занимает несколько большую площадь по фауне птиц и несколько меньшую – по млекопитающим.

Причины этих различий – в разной степени толерантности к среде исследуемых групп животных. Так, дефицит тепла наиболее значим для пресмыкающихся, поэтому арктическая полоса, где их нет, занимает наибольшую площадь. В то же время аридные и субаридные территории весьма привлекательны для них и имеют меньший ранг в классификации. Такими же по степени толерантности к среде для земноводных можно считать эти засушливые территории, а для птиц и млекопитающих – значительную часть площадей умеренных условий. Теплокровные животные четче различают в своем распространении условно аридные территории, а млекопитающие, кроме того, и субаридные. Некоторое значение имеет и проникновение птиц на субаридные территории по широколиственным и пойменным лесам к югу и меньшее, из-за дефицита тепла, продвижение пустынных форм к северу по степным ландшафтам.

В итоге можно констатировать значительное совпадение причин неоднородности фаун различных классов наземных позвоночных. Это, в первую очередь, зональность, провинциальность и их совместное влияние – дифференциальность. Однако из-за различий в степени толерантности к этим факторам и их неразделимым сочетаниям (режимам) границы выделенных при районировании таксонов существенно не совпадают и смещаются к юго-востоку по отношению к границам природно-географических зон и подзон. В результате ни один из рассмотренных классов животных не может дать представлений о так-

сонах, единых для всех позвоночных, по результатам районирования по отдельным классам, как нередко считали ранее. Общее районирование может быть получено при рассмотрении только всей совокупности видов животных или большей ее части.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все выполненные нами исследования можно отнести к своеобразному направлению экологической зоогеографии, которая получила название факторная зоогеография [4]. Она не представляет собой абсолютно нового направления. В ней лишь провозглашено, что выявление основных факторов, определяющих пространственную структуру животного населения, оценка силы и общности связи их с неоднородностью сообществ – главная и неперемнная цель. Этому направлению свойственны сужение и конкретизация задач, а также специфичность исследовательских подходов и приемов. В частности, использование типологического подхода делает изучение территориальной неоднородности и ее объяснение реально выполнимыми при сравнительно небольших затратах времени и ресурсов на относительно больших площадях в среднем масштабе. Суть этого подхода заключена в игнорировании хорологической аксиомы (неперемнного учета территориальной смежности описываемых выделов). Такое допущение позволяет считать население участков, сходных по условиям среды, однотипным. Поэтому выявление закономерностей смены состава и плотности населения, а также соотношения видов животных (облика сообществ) можно проводить на уровне типа населения, игнорируя индивидуальные особенности конкретных мест проведения работ, отличия, связанные со спецификой учетчиков, методические и, в какой-то степени, годовые различия. Тем не менее такой подход требует нормированного сбора данных, а при неравномерном сборе – приведения их к одинаковой пересчетной единице и усреднению по одному из выделов карты, принятой в качестве основы. Эти подходы, как правило, реализуют при изучении территориальной изменчивости не отдельных видов, а целых таксоценов, причем не только и не

столько по суммарным показателям населения (плотность, разнообразие, биомасса и т. п.), сколько по неоднородности облика сообществ в целом, т. е. по их видовой специфике с учетом обилия и соотношения видов. Мерилом изменчивости облика населения служит матрица коэффициентов сходства для количественных признаков, рассчитанная для всех вариантов населения изучаемого региона, в определенном масштабе.

Основными допущениями в подобных исследованиях следует считать то, что территориальную изменчивость животного населения определяют неоднородность (в прошлом или настоящем) условий среды, ресурсов и взаимоотношения животных между собой, поэтому она может быть значимо объяснена различием влияния отдельных факторов или их сочетаний. Животное население в целом и его отдельные таксоцены могут быть описаны как статистические ансамбли с внешним ограничением и системы с жесткими связями или иметь смешанную по этим принципам характеристику организации. В пределах наименьшей территориальной единицы рассмотрения животное население и условия среды приняты далее неделимыми (одинаковыми). В таксонах более высоких рангов ландшафтных, геоботанических и почвенных классификаций границы среды и животного населения могут не совпадать. Степень совпадения (несовпадения) неоднородности среды и изменчивости населения в целом или разных групп животных в отдельности должна быть выявлена и оценена. При этом несомненных успехов можно добиться, используя методы непараметрической статистики, в частности кластерного и факторного анализа, метода главных компонент, шкалирования и линейной качественной аппроксимации матриц связи (одного из аналогов регрессионной модели). В результате анализ и описание, как правило, ведут в факторном (виртуальном) пространстве.

Существенную дополнительную информацию можно получить построением и анализом графов, ориентированных в пространстве основных структурообразующих факторов, которые дают представление о трендах в населении, т. е. об основных его изменениях в пространстве, позволяют связать их с неод-

нородностью среды, выявить набор факторов, определяющих изменчивость сообществ. Использование качественных (балльных) оценок среды существенно сокращает затраты на сбор информации и позволяет получать вполне удовлетворительные прогнозы обилия животных и неоднородности их населения.

Информативность сформированных представлений должна быть оценена статистическими методами не только на предмет аппроксимации полученной выборки по животному населению, но и сопоставлением эмпирических и прогнозных характеристик, полученных по системе признаков среды на условно необследованную территорию, для которой известна сила проявления основных структурообразующих факторов.

Практическим использованием сведений и представлений, полученных в рамках факторной зоогеографии можно считать географический мониторинг состояния животного мира, оценку и прогнозирование его изменений во времени и пространстве, в первую очередь охотничьих животных, редких и исчезающих видов, включенных в Красные книги. Сведения и наработки, полученные в процессе исследования животного населения, могут быть использованы при проектировании крупных хозяйственных объектов, экспертизе проектов, прогнозировании и оценке ущерба животному населению, в том числе и последствий реализации. Для этого разработана специальная методика оценки ущерба наземным позвоночным и беспозвоночным животным и охотничьему хозяйству [4]. В государственном докладе о состоянии природной среды Российской Федерации принципы предложенной методики упомянуты в числе важнейших достижений РАН в области фундаментальной экологии [32]. Эта методика неоднократно использована при государственных и общественных эколого-экономических экспертизах проектов, в том числе знаменитых Катунской и Туруханской ГЭС. Она полностью учитывает нанесенный ущерб, чем недавно утвержденная официальная методика. Использование собранных сведений стало возможным благодаря созданию первого в стране банка данных по численности животных, который с 1981 г. работает при лаборатории в режиме коллективного пользования. Вкладчики и пользователи его – сотруд-

ники многих научно-исследовательских институтов, вузов и заповедников [33].

Результаты наших многолетних исследований позволяют утверждать, что на территории, охватывающей несколько природных зон (при представительном наборе местообитаний внутри них), факторы внутренней организации населения (конкуренция и т. д.), как правило, играют второстепенную роль по сравнению с прямым влиянием внешней среды на неоднородность сообществ в целом. Представление о том, что каждый вид имеет свою экологическую нишу в многомерном факторном пространстве, подтверждают расчеты связи распределения птиц с факторами среды и возможностью успешного прогноза на необследованные местообитания. Поскольку население складывается из обилия отдельных видов, возможен прогноз и населения в целом. Варианты населения можно разбить на сгущения (области в многомерном факторном пространстве), выявляемые кластерным анализом. Это дает основание для постановки вопроса о формулировке понятия “экологическая ниша кластера сходных вариантов населения”. Для каждого кластера имеется набор условий и ресурсов, при которых могут сформироваться входящие в него варианты населения, и при отсутствии или изменении соответствующих условий реализуются сообщества, принадлежащие другим кластерам. В соответствии с этими представлениями имеющимся математическим аппаратом получены вполне удовлетворительные прогнозы сходства животного населения [34].

Таким образом, можно констатировать, что в представлениях в области факторной зоогеографии формально имеются все составные части теории. Эмпирический анализ животного населения и сформулированные теоретические положения в основном подтверждают ранее отмеченные закономерности, принципы и правила экологического и фаунистического направлений. Тем не менее проведенные исследования и полученные представления о неоднородности сообществ позволили проследить пространственные изменения животного мира в более крупном масштабе (более мелком территориальном ранге). Кроме того, стало возможным отобрать те из ранее выявленных правил и

принципов, которые определяют неоднородность не только фауны и распределения отдельных видов, но и таксоценов в целом. Часть принципов формирования относится только к населению, но они хорошо вписываются в представления, ранее сформулированные для фауны или ландшафтов в целом. Одновременно показано своеобразие границ животного населения, в том числе отдельных таксоценов, и существенные несовпадения этих границ с ландшафтными и геоботаническими рубежами, хотя определяют их одинаковые факторы среды. Различия связаны с экологическими особенностями требований к среде у растений и животных, в том числе и разных таксономических групп. В итоге можно считать сформулированной теорию режимно-ресурсной организации животного населения.

Эти исследования не завершены. Фактически, если использовать военную терминологию, их планировали и реализовывали поэтапно: 1 – глубокое эшелонирование (инвентаризация на разрезах внутри отдельных провинций или подзон в пределах крупных регионов); 2 – разведка боем (анализ по отдельным провинциям или отрезкам подзон); 3 – прорыв (анализ на уровне одной-двух физико-географических стран, не дожидаясь полного исследования по всем обследованным провинциям и подзонам); 4 – зачистка (детальное описание населения провинций и подзон). В настоящее время в банке данных накоплены материалы, как минимум, еще на 30 монографий, не только по Западной Сибири, но и по Средней Сибири, Уралу, Тянь-Шаню и европейской части России. Публикации в этом плане пока не завещание, а скорее – план работы. Необходимость написания таких региональных сводок связана не только с детальным анализом (зачисткой), но и выдачей для всеобщего использования огромных массивов данных, которые могут быть в дальнейшем применены для сравнений, мониторинга и углубленного анализа в случае появления новых подходов и методов обработки. Назрело время для описания пространственной организации животного населения, в первую очередь населения птиц, в едином массиве по Восточно-Европейской равнине, Уралу, Западной и Средней Сибири и по всем материалам вместе, собранным

по территории СССР в границах 1991 г. Весьма неполно описано распределение отдельных видов на Западно-Сибирской равнине и на Алтае, хотя данных для этого вполне достаточно и опыт анализа, в том числе картографического, имеется [13, 35–39].

Исследования, послужившие основой для настоящей статьи, частично поддержаны грантами РАН (№ Б.26.4) и РФФИ (№ 10-04-00639). Автор искренне признателен сотрудникам лаборатории зоологического мониторинга, а также Д. И. Берману, И. Ф. Жимулеву, О. Э. Костерину, И. В. Покровской, Е. С. Равкину, Г. М. Тертицкому за плодотворное обсуждение статьи при ее написании.

ЛИТЕРАТУРА

1. Hayne D. W. An examination of the strip census methods for estimating animal population // *J. Wildl. Manage.* 1949. Vol. 13. P. 145–157.
2. Равкин Ю. С. Опыт количественного учета птиц в лесных ландшафтах в зимний и весенний периоды // *Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны позвоночных.* М., 1961. С. 128–131.
3. Равкин Ю. С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // *Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае.* Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1967. С. 66–75.
4. Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2008.
5. Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978.
6. Равкин Ю. С. Структурные особенности населения птиц Северо-Восточного Алтая // *Орнитология.* М., 1967. Вып. 8. С. 175–191.
7. Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973.
8. Торопов К. В., Граждан К. В. Птицы Северо-Восточного Алтая: сорок лет спустя. Новосибирск: Наука-центр, 2010.
9. Равкин Ю. С., Чеснокова С. В., Юдкин В. А., Богомолова И. Н., Севастьянов В. В., Севастьянова Л. М., Мистрюков А. А., Мартысевич У. В., Дитц Л. Ю., Граждан К. В., Торопов К. В., Седелников В. П., Лапшина Е. И., Валуцкий В. И., Королук А. Ю., Ермаков Н. Б., Ершова Э. А., Макунина Н. И., Мальцева Т. В., Дубатовов В. В., Малков П. Ю., Цыбулин С. М., Иванов С. Б., Дудко Р. Ю., Омельченко Л. В., Сапегина В. Ф., Марин Ю. Ф., Равкин Е. С., Митрофанов О. Б., Новгородова Т. А., Малков Ю. П., Горбунова Е. А. Северо-Восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009.
10. Пономарева С. М., Малков П. Ю., Дубатовов В. В., Чернышев С. Э., Баркалов А. В., Легалов А. А., Чеснокова С. В. Пространственно-типологическая организация населения беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая // *Сиб. экол. журн.* 2008. Т. 15, № 5. С. 727–738.
11. Владимирова Н. В., Гришина Л. Г., Слепцова Е. В. Пространственно-типологическая организация насе-

- ления панцирных клещей Северо-Восточного Алтая // Там же. 2009. Т. 16, № 3. С. 365–377.
12. Марченко И. И. Пространственно-типологическая организация населения почвообитающих гамазовых клещей (Acari, Mesostigmata) Северо-Восточного Алтая // Там же. 2011. Т. 18, № 4. С. 505–515.
 13. Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск, 2005.
 14. Вартапетов Л. Г., Преображенская Е. С. Пространственная организация зимнего населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 3. С. 345–354.
 15. Равкин Ю. С., Гуреев С. П., Покровская И. В., Фомин Б. Н., Вартапетов Л. Г., Бурский О. В., Вахрушев А. А., Преображенская Е. С., Малков Н. П., Равкин Е. С., Козлов Н. А., Торопов К. В., Блинов В. Н., Юдкин В. А., Жуков В. С., Стариков В. П., Богомолова И. Н., Шадрина В. И. Пространственно-временная динамика животного населения. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985.
 16. Цыбулин С. М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1999.
 17. Ливанов С. Г., Бочкарева Е. Н., Торопов К. В., Малков Н. П., Пальцин М. Ю. Пространственная неоднородность летнего населения птиц Центрального Алтая // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12, № 3. С. 451–462.
 18. Бочкарева Е. Н., Ирисова Н. Л. Птицы Тигирекского заповедника // Труды Тигирекского заповедника. Барнаул, 2009.
 19. Цыбулин С. М., Торопов К. В., Равкин Ю. С., Бочкарева Е. Н., Грабовский М. А., Ливанов С. Г., Малков Н. П., Граждан К. В. Пространственная дифференциация летнего населения птиц российской территории Алтая: основные тренды и факторы // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10, № 3. С. 327–348.
 20. Цыбулин С. М. Птицы Алтая. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2009.
 21. Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Панов В. В., Стариков В. П., Вартапетов Л. Г., Цыбулин С. М., Торопов К. В., Куранова В. Н., Блинов В. Н., Покровская И. В., Жуков В. С., Богомолова И. Н., Блинова Т. К., Шор Е. Л., Соловьев С. А., Ануфриев В. М., Тертицкий Г. М., Бахина Е. В., Борисович О. Б. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Сиб. экол. журн. 2005. № 3. С. 427–433.
 22. Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Цыбулин С. М., Куранова В. Н., Борисович О. Б., Булахова Н. А., Патраков С. В., Шамгунова Р. Р. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Там же. 2007. Т. 14, № 4. С. 557–565.
 23. Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г., Юдкин В. А., Покровская И. В., Торопов К. В., Жуков В. С., Цыбулин С. М., Добротворский А. К., Фомин Б. Н., Панов В. В., Блинов В. Н., Блинова Т. К., Адам А. М., Богомолова И. Н., Шор Е. Л., Стариков В. П., Соловьев С. А., Ануфриев В. М., Ананин А. А., Тертицкий Г. М. Пространственно-типологическая структура и организация населения наземных позвоночных Западной Сибири (земноводные, птицы и мелкие млекопитающие) // Там же. 2002. Т. 9, № 6. С. 735–755.
 24. Равкин Ю. С., Седелников 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 // Там же. 2011. Т. 18, № 6. С. 773–788.
 25. Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Вартапетов Л. Г., Ливанов С. Г., Торопов К. В., Жуков В. С., Юдкин В. А. Пространственная структура и организация населения птиц Алтая и Западно-Сибирской равнины // Там же. 2007. Т. 14, № 6. С. 877–884.
 26. Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Ливанов С. Г., Торопов К. В., Куранова В. Н., Стариков В. П., Чеснокова С. В. Картографический анализ населения земноводных, пресмыкающихся и птиц Западно-Сибирской равнины и Алтая // Там же. 2008. Т. 15, № 5. С. 745–750. (Ravkin Yu. S., Tsybulin S. M., Livanov S. G., Toropov K. V., Kuranova V. N., Starikov V. P., Chesnokova S. V. Cartographic Analysis of the Population of Amphibians, Reptiles, and Birds of the West Siberian Plain and Altai // Contemporary Problems of Ecology. 2008. Vol. 1, N 5. P. 568–573).
 27. Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Панов В. В., Онищенко С. С., Ильашенко В. Б., Вартапетов Л. Г., Бабина С. Г., Чеснокова С. В. Пространственно-типологическая неоднородность населения мелких млекопитающих Западной Сибири (равнинная и горная территории) // Там же. 2009. Т. 16, № 3. С. 475–487. (Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M., Panov V. V., Onishchenko S. S., Il'yashenko V. B., Vartapetov L. G., Babina S. G., Chesnokova S. V. Spatio-Typological Inhomogeneity of Small Mammal Communities in Plain and Mountains of West Siberian // Contemporary Problems of Ecology. 2009. Vol. 2, N 3. P. 275–283).
 28. Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Там же. 2008. Т. 15, № 1. С. 101–121.
 29. Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Классификация птиц Северной Евразии по сходству распространения // Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы. Махачкала, 2009. С. 70–77.
 30. Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Юдкин В. А. Герпетофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2010. № 1. С. 87–103. (Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Yudkin V. A. Herpetofaunistic Zonation of Northern Eurasia // Contemporary Problems of Ecology. 2010. Vol. 3, N 1. P. 63–75).
 31. Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Чеснокова С. В. Районирование Северной Евразии раздельно по фауне амфибий и рептилий // Там же. 2010. 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 // Contemporary Problems of Ecology. 2010. Vol. 3, N 5. P. 562–571).
 32. Государственный доклад “О состоянии окружающей среды Российской Федерации в 1994 году” // Зеленый мир. 1996. № 16 (спецвыпуск). С. 8–10.
 33. Равкин Ю. С., Ефимов В. М. Банк данных по численности и распределению животных в пределах бывшего СССР // Формирование баз данных по биообразнообразию – опыт, проблемы, решения: материалы Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: “АТИКА” (ИП Жерносенко С.С.), 2009. С. 205–214.
 34. Равкин Ю. С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984.

35. Юдкин В. А. Экологические аспекты географии птиц Северной Евразии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2009.
36. Равкин Ю. С., Равкин Е. С. Опыт картографирования населения животных // Изв. АН. Сер. геогр. 2004. № 1. С. 88–97.
37. Кокорина И. П., Равкин Ю. С. Опыт использования геоинформационных технологий при картографическом отображении численности и распределения глухаря на Западно-Сибирской равнине // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2010. Т. 12, № 4. С. 54–59.
38. Равкин Ю. С., Кокорина И. П. Картографическое отображение распределения тетерева и рябчика на Западно-Сибирской равнине // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 4. С. 527–533 (Yu. S. Ravkin and I. P. Kokorina. Cartographic representation of the distribution of black grouse (*Lyrurus tetrix* L.) and hazel grouse (*Tetrastes bonasia* L.) in the West Siberian plain // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4, N 4. P. 396–400).
39. Равкин Ю. С., Кокорина И. Н., Богомолова И. Н. Опыт типизации и картографирования охотничьих угодий по обилию боровой дичи. Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций // Труды Института систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск, 2011. Вып. 47. С. 255–263.

Spatial-Typological Arrangement of Animal Assemblages (Results and Conclusions)

Yu. S. RAVKIN

*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: zm@eco.nsc.ru*

*Tomsk State University
634000, Tomsk, Lenin ave., 36*

Results and conclusions of the investigations carried out by the laboratory of Zoological Monitoring (Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS) during 50 years of work in the area of factor zoogeography are reported in brief. The review deals with the distribution and number of land animals, changes in the appearance of their assemblages over the territory of West Siberian Plain, the Altay and adjacent territories, as well as faunistic regioning of Northern Eurasia.

Key words: zoogeography, ecology, factors, animal assemblages, fauna, ecosystems, West Siberia, Northern Eurasia.