

**Пространственно-типологическая дифференциация  
экосистем Западно-Сибирской равнины**  
**Сообщение IV**  
**Наземные позвоночные**

Ю. С. РАВКИН<sup>1,2</sup>, И. Н. БОГОМОЛОВА<sup>1</sup>, С. В. ЧЕСНОКОВА<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Томский государственный университет  
634000, Томск, ул. Ленина, 36

**АННОТАЦИЯ**

Дифференциация населения позвоночных почти полностью совпадает с дифференциацией экосистем по растительности на уровне типа, если судить по формализованным классификациям различных блоков экосистем Западной Сибири по выделам геоботанической карты, и существенно отличается от таковой в подземной составляющей за счет большего влияния на нее заболоченности. В сообществах беспозвоночных существенны отличия в бореально-суббореальной части, где по ним более значима заболоченность и прослежено большее сходство средне- и южно-таежных сообществ в отличие от подтаежно-степных. По группам выделов неоднородность населения позвоночных от таковой во всех рассмотренных блоках экосистем отличается наибольшей дифференциацией в тундровой зоне. В предтундрово-северотаежных подзонах и от средней тайги до степной зоны неоднородность сообществ позвоночных несколько меньше, чем растительности, и особенно подземного блока экосистем. Однако эти отличия касаются лишь иерархии разделения и нередко проявляются на уровне таксонов ранга подтипа или класса. 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. Отмечено существенное несовпадение традиционных геоботанических и типолого-хорологических полос населения наземных позвоночных.

**Ключевые слова:** позвоночные, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие, пространственная дифференциация населения, Западная Сибирь, кластерный анализ.

Публикация, предлагаемая вниманию читателей, продолжает цикл сообщений, посвященных экосистемам Западной Сибири [1–4]. Животное население ее равнинной части описано ранее по отдельным классам позвоночных [5–9]. В указанных статьях приведены сведения о времени и объемах собранных

данных, а также список всех участников работ. Эта статья содержит результаты разработки обобщенных представлений по всем четырем классам наземных позвоночных вместе для последующего выявления отличий в представлениях о территориальной изменчивости экосистем по растительности, животному населению и всем рассмотренным компонентам. Материалы и методы изложены ранее [5–15].

Равкин Юрий Соломонович  
Богомолова Ирина Николаевна  
Чеснокова Светлана Витальевна

## **РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**

Классификация населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины (без средних и крупных млекопитающих) по воздушно-сухой массе по выделам карты растительности [16] выглядит следующим образом.

**1. Болотно-тундровый тип населения** (лидируют по массе, % – сибирский лемминг 32, полевка-экономка 9, шилохвость, узкочерепная полевка и белая куропатка по 5; суммарная воздушно-сухая масса, кг/км<sup>2</sup> – 49/встречено видов – 170\*).

Подтипы населения:

1.1 – арктических тундр (сибирский лемминг 30, тундрияная куропатка 13, турухтан 12, серебристая чайка 10, белолобая казарка 8; 28/28);

1.2 – арктических болот и лугов (гага-гребенушка и шилохвость по 13, черная казарка 12, сибирский лемминг 10, белолобая казарка 9; 55/33);

1.3 – северных субарктических тундр (сибирский лемминг 80, средний поморник 6, полевка-экономка 2, шилохвость и копытный лемминг по 1; 106/71);

1.4 – субарктических тампов и низких пойм (полевка-экономка 35, шилохвость 28, тундрияная буровузубка 7, турухтан 6, чернозобая гагара 3; 91/65);

1.5 – субарктических болот, лугов (кроме тампов и низких пойм) и южных субарктических тундр (кроме ивняковых и заходящих в предтундровые редколесья), а также предтундровых и северотаежных болот (белая куропатка 12, сибирский лемминг и полевка-экономка по 8, остромордая лягушка 7, серебристая чайка 5; 27/151).

Классы населения:

1.5.1 – тундр и лугов (сибирский лемминг 17, белая куропатка 16, полевка-экономка 13, копытный лемминг и серебристая чайка по 6; 26/85);

1.5.2 – болот (остромордая лягушка 13, темная полевка 9, белая куропатка 8, красная полевка 7, шилохвость 6; 28/144).

1.6. Подтип населения тундр южных субарктических ивняковых и заходящих в пределы предтундровых редколесий, а также

высоких субарктических пойм (узкочерепная полевка 20, сибирский лемминг 14, полевки – экономка и водянная 13 и 12, тундрияная буровузубка 10; 49/94).

**2. Лесотундровый тип населения** (полевки – красная, темная и экономка 32, 14 и 6, буровузубки – средняя и тундрияная 5 и 4; 32/165).

Подтипы населения:

2.1 – предтундровых редколесий и северотаежных лесов с преобладанием светлохвойных пород (полевки – красная и темная 33 и 16, тундрияная буровузубка и серая жаба по 5, полевка-экономка 4; 31/161);

2.2 – предтундровых редколесий с преобладанием темнохвойных пород и северотаежных редкостойных лесов (полевки – красная и экономка 25 и 10, средняя буровузубка, белая куропатка и темная полевка по 10; 34/110).

**3. Таежно-лесостепной тип населения** (всех местообитаний от средней тайги до лесостепи, кроме оstepненных лугов и луговых степей, с проникновением в северотаежные леса с преобладанием темнохвойных и мелколиственных пород) (остромордая лягушка 20, полевки – водянная, экономка и красная 14, 8 и 7, серая жаба 7; 137/350).

Подтипы населения:

3.1 – северотаежных лесов, кроме светлохвойных и редкостойных; лесов (кроме сосновых) и полей, чередующихся с перелесками от средней тайги до лесостепи; сосновых и березово-сосновых южно- и подтаежных лесов; пойм от предтундровых до лесостепных; верховых и облесенных низинных болот от средней тайги до лесостепи (остромордая лягушка 18, полевки – водянная, красная и экономка 11 и по 9, серая жаба 7; 125/326).

Классы населения:

3.1.1 – северотаежных лесов, кроме светлохвойных и редкостойных (красная полевка 25, остромордая лягушка 17, полевки – экономка и темная 10 и 6, средняя буровузубка 6; 56/143);

3.1.2 – лесов и полей, чередующихся с перелесками от средней тайги до лесостепи, кроме подтаежных сосновых и березово-сосновых лесов (остромордая лягушка 13, красная полевка 11, серая жаба и водянная полевка по 10, обыкновенная буровузубка 7; 134/293);

3.1.3 – подтаежных сосновых и березово-сосновых лесов (прыткая ящерица 18, водя-

\*Далее эти показатели в классификациях приведены в том же порядке без наименования.

ная полевка 10, остромордая лягушка 8, живородящая ящерица и полевка-экономка по 7; 87/113);

3.1.4 – облесенных низинных болот (остромордая лягушка 26, полевки – водяная, красная и экономка 15 и по 8, серая жаба 7; 179/155);

3.1.5 – верховых болот (водяная полевка 31, прыткая ящерица 27, остромордая лягушка 9, серая жаба 8, обыкновенная гадюка 5; 114/167);

3.1.6 – предтундровых и северотаежных пойм (полевка-экономка 27, остромордая лягушка 18, красная полевка 9, обыкновенная буровузубка 7, водяная полевка 5; 81/157);

3.1.7 – пойм от средней тайги до лесостепи (остромордая лягушка 39, полевки – экономка и водяная 17 и 11, обыкновенная буровузубка 4 и сибирская лягушка 3; 167/255).

Подтипы населения:

3.2 – сосновых и березово-сосновых среднetaежных лесов (серая жаба 57, остромордая лягушка 11, красная полевка 7, лесной лемминг и обыкновенная гадюка по 4; 126/123);

3.3 – сосновых и березово-сосновых лесостепных лесов (обыкновенные чесночница, уж и буровузубка по 10 и 8, остромордая лягушка 7, обыкновенная полевка 5; 56/173);

3.4 – низинных открытых болот и лугов, кроме оstepненных (остромордая лягушка 29, полевки – водяная и экономка 25 и 6, обыкновенная чесночница и лысуха по 4; 212/254).

**4. Степной тип населения** (остепненных лугов, луговых и настоящих степей и сельскохозяйственных земель на их месте) (остромордая лягушка 20, грач 12, обыкновенные чесночница и емуранчик 9 и 8, серый журавль 5; 92/223).

Подтипы населения:

4.1 – оstepненных лугов, луговых степей и сельскохозяйственных земель на их месте (остромордая лягушка 17, грач 16, обыкновенная чесночница 11, водяная полевка 6, прыткая ящерица 5; 80/198);

4.2 – настоящих степей и сельскохозяйственных земель на их месте (остромордая лягушка 23, обыкновенный емуранчик 18, серый журавль 10, грач 8, обыкновенная чесночница 6; 114/170).

**5. Тип населения степных сосновок** (обыкновенный уж 23, тетерев 14, обыкновенная

полевка 12, остромордая лягушка и сорока по 6; 54/66).

Классификация по наземным позвоночным выполнена также и по группам выделов карты растительности [16]. От предыдущей классификации (по выделам карты) она отличается меньшей детальностью и имеет следующий вид.

**1. Болотно-тундровый тип населения** (лидируют по массе, % – сибирский лемминг 37, полевки – экономка и узкочерепная 10 и 6, шилохвость 5, тундряная буровузубка 4; суммарная воздушно-сухая масса, кг/км<sup>2</sup> – 54; встречено видов – 121).

Подтипы:

1.1 – арктических тундр и лугов (шилохвость 24, полевка-экономка и сибирский лемминг по 13, турухтан 10, белолобая казарка 6; 49/47);

1.2 – арктических болот (черная казарка 20, гага-гребенушка 17, морянка 12, краснозобая гагара и шилохвость по 11; 93/29);

1.3 – подзоны северной субарктической тундры (сибирский лемминг 80, средний поморник 6, полевка-экономка 2, шилохвость и копытный лемминг по 1; 106/71);

1.4 – подзоны южной субарктической тундры и тундр в пределах предтундровых редколесий (полевка-экономка 16, сибирский лемминг 14, узкочерепная полевка 12, белая куропатка 8 и тундряная буровузубка 9; 39/108).

**2. Лесотундровый тип населения** (предтундровых и северотаежных редколесий, лесов и болот; полевки – красная, темная и экономка 25, 11 и 7, остромордая лягушка и средняя буровузубка по 5; 35/200).

**3. Таежно-степной тип населения** (остромордая лягушка 21, водяная полевка 13, серая жаба 6, полевки – экономка и красная 7 и 6; 131/354).

3.1. Пойменно-болотно-лесной подтип (остромордая лягушка 22, водяная полевка 13, серая жаба 6, полевки – экономка и красная 8 и 6; 135/343).

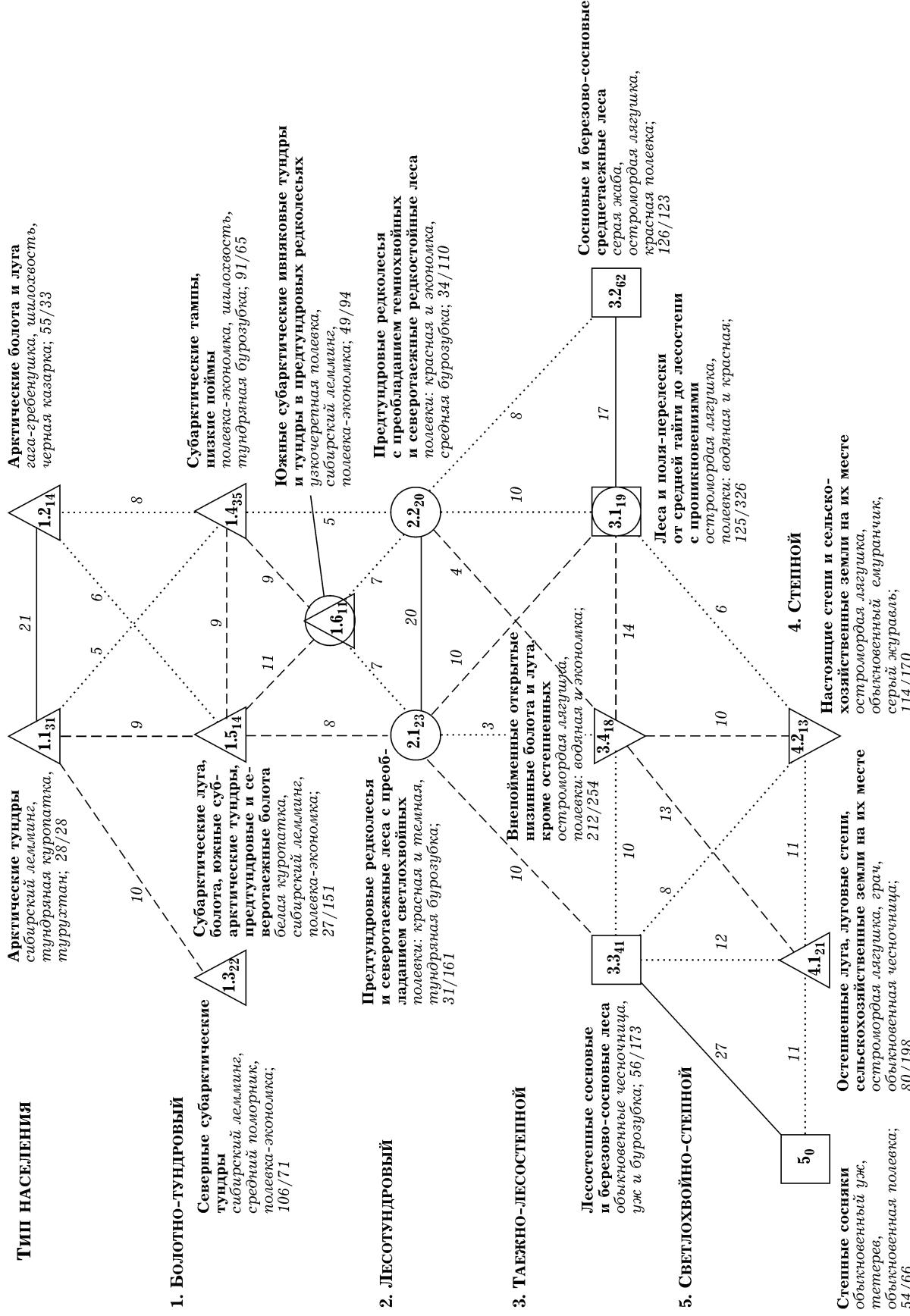
Классы населения:

3.1.1 – предтундровых и северотаежных пойм (остромордая лягушка 26, полевки – экономка и красная 26 и 9, обыкновенная буровузубка 9, шилохвость 3; 92/145);

3.1.2 – средне-, южно- и подтаежных мезо- и евтрофных болот, пойм и лесов, кроме

Тип НАСЕЛЕНИЯ

**Арктические тундры**  
сибирский леминг,  
тундряная куропатка  
тигрухтан; 28/28



*Рис. 1. Граф сходства населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины (по классификации, выполненной после усреднения данных по выделам карты [16]).*

Треугольниками вершиной вверх отражено население обединенных по продуктивности открытых формаций; вершиной вниз – то же богатых, квадратом – лесных, кружком – мозаичных. Цифры внутри знаков означают номера типов и подтипов по соответствующей классификации, индексы около этих цифр – среднее внутривидовое сходство видах в него варантов населения. Знаки соединены сплошными линиями при сверхпороговом сходстве, прерывистыми – при максимальном, если оно ниже порога; пунктиром показаны дополнительные связи. Около знаков приведены характеристики населения: лидирующие виды, суммарная воздушно-сухая масса (в среднем по таксону, кг/км<sup>2</sup>) и общее число отмеченных видов. Стрелки указывают направление возрастания воздействия фактора среды, определяющего изменения сообществ. На рис. 1 и 2 приведены сокращенные списки местобитаний, подробнее см. в соответствующих классификациях

южно- и подтаежных сосновых и березово-сосновых (остромордая лягушка 20, серая жаба 12, полевки – водяная, экономка и красная 9 и по 8; 134/287);

3.1.3 – лесостепных мезо- и евтрофных болот, пойм и лесов, кроме сосновых и березово-сосновых (остромордая лягушка 23, полевки – водяная, экономка и красная 23, 7 и 4, кряква 3; 173/266);

3.1.4 – лесостепных внепойменных лугов, луговых степей и сельскохозяйственных земель на их месте (остромордая лягушка 23, грач 20, узкочерепная полевка 6, серый гусь 5 и водяная полевка 4; 71/181);

3.1.5 – степных болот и лесов, кроме сосновых (остромордая лягушка 18, обыкновенная чесночница 15, полевки – водяная и экономка 10 и 5, серый гусь 5; 246/191).

3.2. Светлохвойно-болотно-лесной подтип населения (водяная полевка 27, прыткая ящерица 12, остромордая лягушка, обыкновенная бурозубка и красная полевка по 6; 107/217).

#### *Классы населения:*

3.2.1 – южно- и подтаежных сосновых и березово-сосновых лесов и олиготрофных болот (прыткая ящерица 20, красная полевка 10, обыкновенная бурозубка 9, остромордая лягушка 8 и серая жаба 6; 105/147);

3.2.2 – лесостепных и степных сосновых и березово-сосновых лесов и олиготрофных болот (водяная полевка 48, обыкновенный уж и прыткая ящерица по 5, обыкновенная бурозубка 4, остромордая лягушка 3; 110/196).

3.3. Степной подтип населения (луговых и настоящих степей и сельскохозяйственных земель на их месте в пределах степной зоны) (остромордая лягушка 19, обыкновенные емуранчик и чесночница 16 и 15, серый журавль 10, грач 7; 113/183).

Граф сходства на уровне подтипа классификации по выделам карты растительности [16] сложен для восприятия, по-видимому, из-за излишней в данном случае дробности и существенных перепадов сходства (рис. 1). Тем не менее на нем четко видно деление на типы населения, которые, как правило, имеют лишь запороговые межтиповые связи. Только в южной части равнины – в лесостепи и степной зоне – такие связи имеются между отдельными подтипами разных типов населения. Кроме того, в степном типе

## ТИП НАСЕЛЕНИЯ

### 1. Болотно-тундровый



Рис. 2. Граф сходства населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины (по классификации, выполненной после усреднения данных по группам выделов карты [16]). Обозначения как на рис. 1

прослеживаются значительные различия между сообществами позвоночных сельскохозяйственных и естественных угодий. Закономерных рядов изменений населения в связи с каким-либо одним фактором среди нет, хотя тенденция смены по зонально-подзональным отличиям имеется. Четко видна разница в левой и правой частях графа, связанная с различными режимами: сочетанием заболоченности, поемности и состава растительности.

Граф территориальной изменчивости населения, построенный на уровне подтипа классификации (выполненной после усреднения данных по группам выделов карты растительности [16]), иллюстрирует корреляцию изменений сообществ с неоднородностью в теплообеспеченности, заболоченности и распашке (рис. 2). Схема состоит из двух рядов, один из которых в большей степени совпада-

ет с автоморфными вариантами сообществ различных подзон, а другой – с гидроморфными, хотя отклонений от этой трактовки сравнительно много. В целом прослеживается тенденция к уменьшению суммарной массы позвоночных в направлении с юга на север. Отклонения от этого тренда обусловлены недостаточностью выборки. Например, количество летних сезонов с массовым размножением леммингов за годы проведения учетов было больше в северной субарктической тундре, чем в южной. Соответственно и оценка плотности населения в северных тундрах оказалась более высокой, чем в южных, хотя должно быть наоборот. В гидроморфных вариантах суммарное обилие позвоночных обычно ниже, чем в автоморфных, – так же, как в светлохвойных лесах по сравнению с темнохвойными и мелколиственными, что связа-

но с меньшей кормностью олиготрофных болот и сообществ на песчаных почвах. Уменьшение значений прослеживается и к югу от лесостепи из-за иссушения и распашки.

Информативность классификационных представлений, полученных по выделам карты растительности и их группам, равна соответственно 34 и 43 % дисперсии матриц коэффициентов сходства, а структурных – 30 и 47 %. Всего этими обобщениями можно учесть 38 и 48 % неоднородности населения, отраженной коэффициентами сходства (коэффициенты множественной корреляции – 0,62 и 0,69).

На карте населения наземных позвоночных, отражающей результаты классификации по группам выделов карты растительности, четко видно влияние зональности, хотя границы зон и подзон не совпадают с разделением сообществ позвоночных (рис. 3, см. вклейку в начале статьи). С севера на юг до средней тайги включительно разделение населения внутри подзон почти незаметно, лишь с южной тайги хорошо проявляется специфика болот и сосняков. Таким образом, внутриподзональное сходство населения позвоночных в северной половине 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 по выделам карты [16], можно отметить, что дифференциации населения позвоночных и экосистем по растительности на уровне типа почти полностью совпадают, но существенно отличаются от таковой по подземной составляющей экосистем 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. По группам выделов дифференциация населения позвоночных несколько меньше, чем по растительности и особенно подземного блока экосистем. Однако эти отличия касаются лишь иерархии разделения и нередко проявляются на уровне таксонов ранга подтипа или класса. Все это свидетельствует об относи-

тельной независимости изменений выделенных блоков экосистем, которая порождает несовпадение границ и объемов таксонов в них, а также континуальность экосистем в целом.

Построенные карты позволяют проводить анализ в хорологическом плане, т. е. не только с учетом сходства и отличий, но и территориальной смежности и распределения типологических таксонов в реальном географическом пространстве, а также занимаемых ими площадей и конфигурации выделов. Эта информация проанализирована по картам, ранее составленным на основании сведений по обилию животных [5–9, 17, 18]. В результате можно утверждать, что по гомойотермальным позвоночным и всем их классам вместе взятым прослеживается специфичность сообществ арктических тундр (см. таблицу). Пойкилотермные позвоночные здесь, так же как в северных субарктических тундрах, не встречены, поэтому значимая граница по их населению смешена на подзону к югу. Специфичность населения северных субарктических тундр свойственна только орнитокомплексам, а южных – сообществам птиц и земноводных. Для позвоночных обеих подzon в целом характерна особая специфичность. Териокомплексы образуют единую типологово-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 полоса не включает южных субарктических тундр. Граница между северной и средней тайгой едина для всех рассматриваемых групп животных.

Следующая полоса по земноводным включает среднюю и южную тайгу, а также подтаежные леса, хотя в восточной части последних двух подзон граница смешена к северу вплоть до средней тайги. Далее на карте населения земноводных прослежены две специфичные полосы, характерные для лесостепных и степных сообществ. По пресмыкающимся типологово-хорологические полосы на карте совпадают с подзонами вплоть до степей, а по орнитокомплексам средняя и южная тайга объединяются в один выдел, как лесостепь и степь. Единую полосу образуют териокомплексы средней тайги и двух юж-

**Типолого-хорологические полосы населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины**

Подзоны и внутриподзональные полосы растительности [16]	Земноводные	Пресмыкающиеся	Птицы	Мелкие млекопитающие	Позвоночные
Тундры: арктические					
субарктические северные					
южные					
Предтундровые редколесья					
Северотаежные редкостойные леса					
Тайга: северная					
средняя					
южная					
Подтаежные леса					
Лесостепь: северная					
южная					
Степь					

ных 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 различия населения лесной зоны и лесостепи и несколько меньше – тундровой и лесной зон, а также лесостепи и степи.

Итак, судя по картам, для всех классов наземных позвоночных можно говорить о населении северной и южной части равнины и далее делить их на полосы второго порядка: арктическо-северно-субарктическую; южную субарктическую; предтундрово-северотаежную; среднетаежно-подтаежную; лесостепную и степную. По объединенным данным, кроме того, в качестве специфических полос выделяются сообщества северной и южной субарктических тундр, средней тайги, а также северной и южной лесостепи. В итоге, 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 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. Обилие в среднем по типу населения составляет 1 и 14 особей на 100 цилиндро-суток (ц-с). Кроме того, 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. Обилие земноводных здесь составляет соответственно 14; 87 и 1539 особей/100 ц-с. При этом в восточной части южной тайги и подтаежных лесов распространены большие по площади субоптимальные участки, близкие по обилию и составу населения к лесостепным территориям. В первых из них обилие земноводных лимитируют затененность темнохвойными породами и сухость сосняков, а в лесостепи в такой же степени – уменьшение влагообеспеченности и распашка. Степи

выделяются из-за их субпессимальности вследствие большей сухости, засоленности и 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 живородящей ящерицы и обыкновенной гадюки (в сумме 1 особь/км<sup>2</sup>). Остальные полосы совпадают с подзонами. В средней и южной тайге рисунки полос создаются различиями населения сосняков от прочих местообитаний, в подтаежных лесах и лесостепи – 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 и отдельно выделяется подтаежное население. Сообщества остальных подзон похожи попарно: предтундровых редколесий и северной тайги; средней и южной тайги; лесостепи и степи. Тундровые подзоны отличаются на карте только друг от друга и характеризуются внутренней монотонностью. Рисунок предтундрово-северотаежной полосы формируется за счет отличий орнитокомплексов болот и суходолов, средней и южной тайги – из-за примерно равного по площади сочетания, с одной стороны, населения сосняков и верховых болот, с другой – темнохвойных и мелколиственных лесов. Отличия степной зоны определяются 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 формируется монотонностью выделов. В северной лесостепи он определяется сочетанием болотно-лугово-

степного и лесополового населения. По наземным позвоночным в целом и 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. Типолого-хорологические полосы по наземным позвоночным формируются монотонностью рисунка в тундровой зоне и полосе южной лесостепи и степи, а на остальной территории – населением соответствующих подзонам 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 по населению разных классов позвоночных каждая из них имеет своеобразные 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 в том случае, когда использованы эксперто-умозрительные подходы, так и тогда, когда применены формализованные методы 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 условны по отношению к выборке, включая ее объем, к принципам сбора и выбору алгоритма классификации, а также к мерам сходства, специфике наименьшей единицы рассмотрения и предварительного усреднения данных. Типологические и хорологические таксоны и границы сводимы в типолого-хорологической форме. Отличия, связанные с разницей мер сходства или уровня рассмотрения, можно обобщить при классификациях на усредненных матрицах связи. Разные классификации, по-видимому, можно объединить при картографировании, например, в виде типолого-хорологического районирования и при усреднении коэффициентов сходства по таксонам классификаций, а также объединить эти значения с исходными с последующим проведением повторной классификации на этих рассчитанных мерах связи.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Седельников В. П., Равкин Ю. С., Титлянова А. А., Богомолова И. Н., Николаева О. Н. Пространственно-типовидная классификация птиц Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18. № 3. С. 311–324.

2. Хмелев В. А., Титлянова А. А., Седельников В. П., Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Кокорина И. П. Пространственно-типовидная неоднородность экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение первое. Растительный покров // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18. № 3. С. 325–330.
3. Сергеев М. Г., Молодцов В. В. Население беспозвоночных наземных экосистем Западно-Сибирской равнины: опыт классификации // Вестн. Новосиб. гос. ун-та. Сер. биология и клиническая медицина. 2009. Т. 7, вып. 4. С. 65–70
4. Сергеев М. Г., Стриганова Б. Р., Мордкович В. Г., Молодцов В. В., Николаева О. Н., Богомолова И. Н. Пространственно-типовидная дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение третье. Наземные беспозвоночные // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 4. С. 467–474.
5. Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г., Юдкин В. А., Покровская И. В., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Блинов В. Н., Жуков В. С., Добротворский А. К., Блинова Т. К., Стариков В. П., Ануфриев В. М., Торопов К. В., Соловьев С. А., Тертицкий Г. М., Шор Е. Л. Пространственно-типовидная структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Там же. 2003. № 5. С. 603–610.
6. 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-типовидной структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Там же. 2005. № 3. С. 427–433.
7. 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-типовидная структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Там же. 2007. Т. 14, № 4. С. 557–565.
8. Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Вартапетов Л. Г., Милловидов С. П., Торопов К. В., Покровская И. В., Жуков В. С., Цыбулин С. М., Адам А. М., Фомин Б. Н., Ананин А. А., Блинов В. Н., Блинова Т. К., Соловьев С. А., Шор Е. Л., Вахрушев А. А., Ануфриев В. М., Козленко А. Б., Тертицкий Г. М., Равкин Е. С. Классификация населения птиц Западно-Сибирской равнины (вторая половина лета) // Там же. 2000. Т. 7, № 6. С. 743–754.
9. Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Панов В. В., Стариков В. П., Ердаков Л. Н., Вартапетов Л. Г., Богомолова И. Н., Ильяшенко В. Б., Онищенко С. С., Цыбулин С. М., Сорокина Н. В., Соловьев С. А., Блинов В. Н., Жуков В. С., Покровская И. Н., Блинова Т. К., Торопов К. В., Сазонова И. А., Чернышова О. Н., Ануфриев В. М., Тертицкий Г. М., Москвитина Н. С., Бахина Е. В. Особенности картографирования и выявления пространственно-типовидной структуры населения мелких млекопитающих (на примере Западной Сибири) // Биоразнообразие и динамика

- экосистем. Информационные технологии и моделирование. Интеграционные проекты. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. Вып. 7. С. 258–276.
10. Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.
  11. Равкин Ю. С. О некоторых проблемах изучения пространственной неоднородности животного населения // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 3. С. 1–11.
  12. Ravkin Yu. S. Some problems of studying spatial heterogeneity of animal communities // Biology Bul. 2006. Vol. 33, N 5. P. 457–465.
  13. Равкин Ю. С., Ефимов В. М. Пространственная организация животного населения: эмпирические и теоретические представления // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 3. С. 418–432.
  14. Ravkin Yu. S., Efimov V. M. Spatial organization of animal communities: Empirical and theoretical concepts // Entomological Review. 2006. Vol. 86, Suppl. 1. P. 1–14.
  15. Равкин Ю. С., Равкин Е. С. Опыт картографирования населения животных // Изв. АН. Сер. географ. 2004. № 1. С. 88–97.
  16. Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. Растильность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1 : 1 500 000. М.: ГУГК, 1976.
  17. Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Ливанов С. Г., Торопов К. В., Куранова В. М., Стариков В. П., Чеснокова С. В. Картографический анализ населения земноводных, пресмыкающихся и птиц Западно-Сибирской равнины и Алтая // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15, № 5. С. 745–750.
  18. 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.

## Spatial-Typological Differentiation of Ecosystems of West-Siberian Plain Communication IV Terrestrial Vertebrates

Yu. S. RAVKIN<sup>1,2</sup>, I. N. BOGOMOLOVA<sup>1</sup>, S. V. CHESNOKOVA<sup>1</sup>

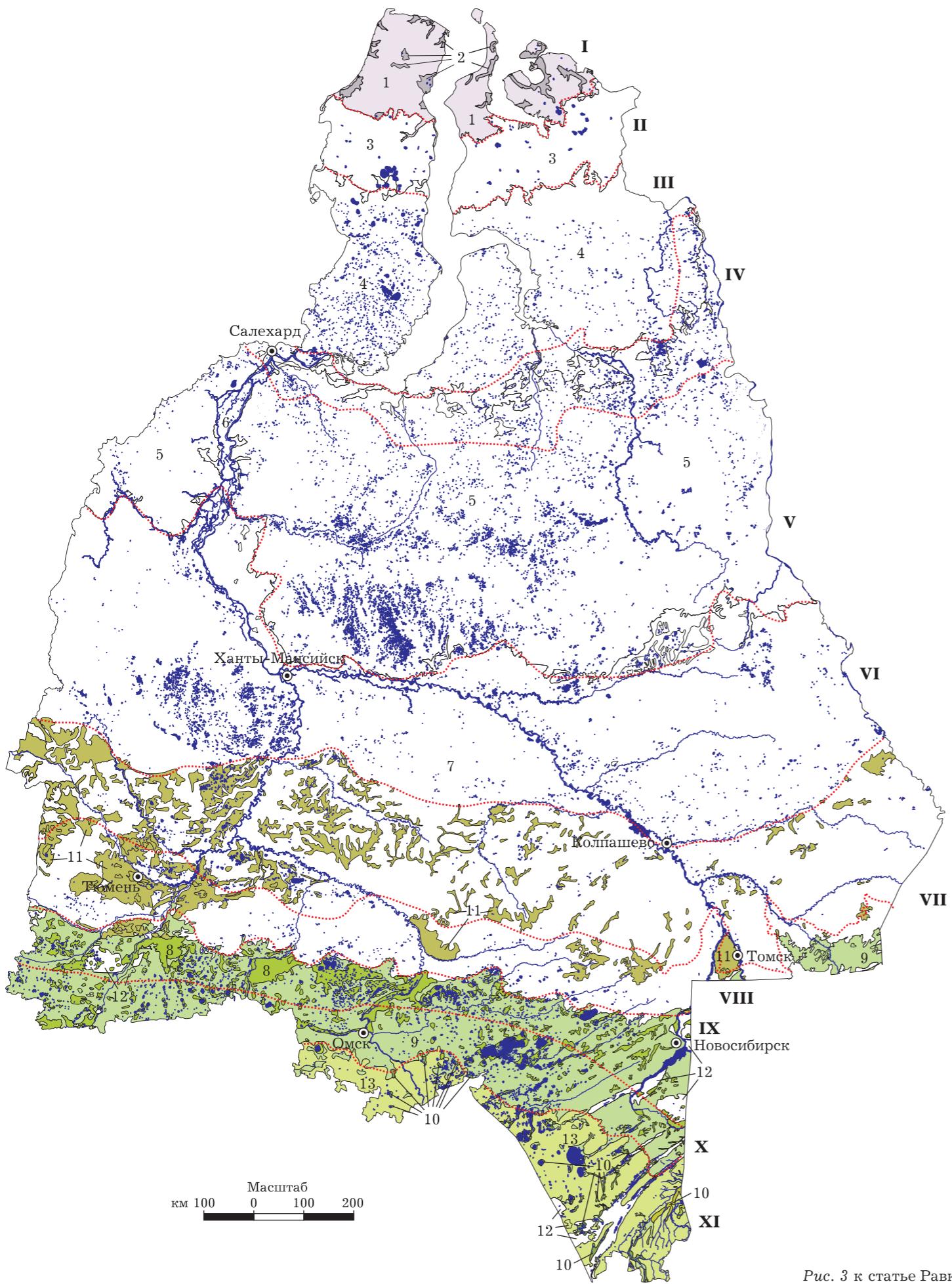
<sup>1</sup>*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: zm@eco.nsc.ru*

<sup>2</sup>*Tomsk State University  
634000, Tomsk, Lenin ave., 36*

Differentiation of vertebrate population and ecosystems over vegetation at the level of type, judging from formalized classifications of different blocks of ecosystems of East Siberia over the allocations of the geobotanical map, coincide almost completely and substantially differs from that in the underground component due to the strong effect of waterlogging on the latter. In the communities of invertebrates, the differences in the boreal-subboreal parts are essential, where waterlogging is more significant and more similarity is observed for middle- and south-taiga communities than for subtaiga-steppe ones. Over the groups of map allocations, heterogeneity of vertebrates population differs from that in all the considered blocks of ecosystems by larger differentiation in the tundra zone. In the pre-tundra – northern taiga subzones and from middle taiga to the steppe zone, the heterogeneity of vertebrate communities is somewhat smaller than that of vegetation and especially of the underground block of ecosystems. However, these differences relate only to the hierarchy of division and are often exhibited at the level of taxons at the range of sub-type or class. These are the evidences of relative independence of changes of the distinguished blocks of ecosystems, which gives rise to non-coincidence of the boundaries and amounts of taxons in them, as well as continuity of ecosystems in general. Essential non-coincidence of traditional geobotanical and typological-chorologic population bands of terrestrial vertebrates is observed.

**Key words:** vertebrates, amphibia, reptiles, birds, mammals, spatial differentiation of population, West Siberia, cluster analysis.

## НАЗЕМНЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ



Типы, подтипы и классы населения (номер таксона по классификации)

### Болотно-тундровый (1)

- [1] – арктических тундр и лугов (1.1)
- [2] – арктических болот (1.2)
- [3] – подзоны северной субарктической тундры (1.3)
- [4] – подзоны южной субарктической тундры и тундр в пределах предтундровых редколесий (1.4)
- [5] **Лесотундровый (предтундровых и северотаежных редколесий, лесов и болот) (2)**

### Таежно-степной (3)

Пойменно-болотно-лесной (3.1)

- [6] – предтундровых и северотаежных пойм (3.1.1)
- [7] – средне-, южно- и подтаежных мезо- и евтрофных болот, пойм и лесов, кроме южно- и подтаежных сосновых и березово-сосновых (3.1.2)
- [8] – лесостепных мезо- и евтрофных болот, пойм и лесов, кроме сосновых и березово-сосновых (3.1.3)
- [9] – лесостепных внепойменных лугов, луговых степей и сельскохозяйственных земель на их месте (3.1.4)
- [10] – степных болот и лесов, кроме сосновых (3.1.5)
- [11] – светлохвойно-болотно-лесной (3.2)
- [12] – южно- и подтаежных сосновых и березово-сосновых лесов и олиготрофных болот (3.2.1)
- [13] – лесостепных сосновых и березово-сосновых лесов и олиготрофных болот (3.2.2)
- [14] – Степной (3.3)

Границы природных зон, подзон и внутриподзональных полос

- I – арктические тундры
- II – северные субарктические тундры
- III – южные субарктические тундры
- IV – лесотундровые редколесья
- V – северная тайга
- VI – средняя тайга

- VII – южная тайга
- VIII – подтаежные леса
- IX – северная лесостепь
- X – южная лесостепь
- XI – степь

Рис. 3 к статье Равкина и др.