

Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии

Т. К. БЛИНОВА, Ю. С. РАВКИН*

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

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

АННОТАЦИЯ

Для целей орнитофаунистического районирования Северная Евразия в пределах границ СССР 1990 г. разделена на 250 участков по карте растительности масштаба 1 : 20 000 000 так, чтобы каждый участок занимал территорию природной подзоны протяженностью по широте в 10°. Для каждого участка по ареалам составлен список гнездящихся птиц. По этим спискам рассчитаны коэффициенты сходства Жаккара, по матрице которых проведен кластерный анализ орнитофауны. По результатам расчетов составлена иерархическая классификация, включающая 7 фаунистических подобластей, которые разделены на провинции и округа. Выявлены факторы среды, коррелирующие с фаунистической неоднородностью обследованной территории. Предложенное деление в 1,7–3,8 раза более информативно, чем ранее разработанные схемы, и учитывает 61 % дисперсии коэффициентов сходства фаун конкретных участков (коэффициент множественной корреляции – 0,78). Связью с факторами среды и природными режимами можно объяснить 81 % неоднородности фауны (коэффициент корреляции – 0,9).

При зоогеографическом анализе орнитофауны предполагается выделение территорий, отличающихся по составу видов птиц в связи с различиями экологических условий среды и своеобразием истории формирования сообществ, а также по характеру сходства и отличий с фауной других территорий и уровню фаунистического эндемизма [1, 2].

Фаунистическое районирование – это деление земной поверхности на участки, имеющие определенную фаунистическую целостность, которая, как правило, отражает общность исторического развития фауны [3]. Это деление помогает сформировать представления об основных особенностях формирования фаун и современного распространения животных. В крупных подразделениях заметны различия фаун, обусловленные историческими причинами, при более детальном делении история формирования фауны затухивает

и объясняется современными экологическими факторами [4, 5].

Фаунистическое районирование Палеарктики впервые выполнено П. Склетером в 1874 г. и А. Уоллесом в 1876 г. [6], а затем рядом исследователей [7–10]. При составлении схем районирования использован метод сравнения видовых списков: вычленения специфических и отсутствующих видов. Неизбежный субъективизм приводит в данном случае к различиям предложенных схем [11]. Б. К. Штегман [12] считал, что следует отказаться от районирования из-за взаимопроникновения фаунистических элементов и невозможности проведения четких границ между подразделениями. Автор рассматривал не конкретные фауны той или иной территории, а составляющие их фауно-генетические группы видов. На выполненной Б. К. Штегманом карте отражена континуальность фаун, хотя на ней

четко проявляются участки и с преобладанием отдельных типов фауны.

Е. Н. Матюшкин [13], обсуждая критерии выделения территорий со сходной фауной, указывал на методические сложности, возникающие при подобного рода попытках. Автор считает совершенно неприемлемым конструирование комплексов в соответствии с наперед заданными схемами зонального деления. Предпочтительнее, с его точки зрения, формализованные методы разделения.

Авторами настоящей публикации использованы методы кластерного анализа, которые позволили создать иерархическую схему районирования и стандартизировать субъективизм подходов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На территории Северной Евразии в границах Советского Союза на 1990 г. выделено 250 территориальных участков. В качестве основы использована «Карта растительности мира» [14] масштаба 1 : 20 000 000. Участки строго вписаны в границы подзон и зон растительности и примерно – меридианов с протяженностью по широте в 10°. Составлены таблицы, в которые внесены все факты гнездования всех видов птиц в каждом из выделенных территориальных участков на основе анализа литературных данных (свыше 900 источников¹) и собственных материалов авторов.

Для описания фаунистической неоднородности использован кластерный анализ. При этом по всей совокупности набора гнездящихся на территориальных участках видов рассчитаны коэффициенты сходства Жаккара. По этим коэффициентам с помощью факторной классификации [15, 16] выявлены группы максимально похожих между собой участков. Группы участков, выделенных при первом разбиении, считались подобластями Палеарктической области. Для групп, включающих более пяти территориальных участков, произведена доразбивка на подгруппы. Эти подгруппы считались округами. По округам

составлены обобщенные списки гнездящихся видов. По этим спискам вновь рассчитаны коэффициенты сходства Жаккара, и на их основе проведена классификация фаун округов. Полученные при этом группы участков второго порядка считались провинциями. При этом результаты разбиения приняты только в тех случаях, когда дополнительное деление или агрегация устойчиво объяснены теми или иными факторами среды. Кроме того, деление на таксоны всех трех уровней орнитофаунистической классификации идеализировано, т.е. небольшая часть участков случайно, с нашей точки зрения, «выпала» из тех таксонов, в которые они должны быть включены, если исходить из общей сформулированной концепции о неоднородности фауны. В этом случае они перенесены в те таксоны, где должны быть по этой концепции. При этом формальная информативность представлений (учтенная классификацией дисперсия матрицы коэффициентов сходства) уменьшается, но их логическая непротиворечивость возрастает. Таким образом, по фауне птиц Северной Евразии получена иерархическая классификация, представленная подобластями, провинциями и округами. Эта классификация использована для орнитофаунистического районирования и составления легенды соответствующей карты.

Обычно при районировании анализируемая территория, согласно таксонам классификации, делится на единые участки с замкнутыми границами. Особенность примененных нами методов агрегации заключается в типологическом подходе к классификации, т.е. при их использовании игнорируется хорологическая аксиома – фауны участков объединялись по сходству независимо от территориальной смежности. Это иногда порождает таксоны, состоящие из пространственно разобщенных участков. Такое районирование считается типологическим.

В нашем случае часть подобластей имеет анклавов, т.е. изолированные участки, не связанные едиными границами с основной территорией, но относящиеся по фауне к указанной подобласти. Две подобласти (Гольцово-подгольцовая и Умеренная островная) имеют диффузный характер, т.е. их терри-

¹В списке использованной литературы они не приведены, поскольку их перечень значительно превышает объем статьи.

тория представлена изолированными участками.

Перечисляя недостатки реализованных вариантов зоогеографического районирования, обычно упоминают использование формального списочного состава фауны, игнорирование ландшафтной неоднородности территорий и соотношения площадей различных местообитаний, недооценку современных экологических условий среды, провинциальности, региональности и искажающего влияния чуждых (нетипичных) ландшафтных включений [11–13]. Учесть ландшафтные отличия, а в горах даже поясные и провинциальные при мелком и среднем масштабе рассмотрения невозможно. Учет ландшафтных отличий в обилии животных реализуем при изучении и районировании животного населения, а не конкретных фаун. Корректировка списков исследователем по своему усмотрению вносит значительный субъективизм в их формирование. В нашем подходе при предварительном делении территории на участки учитывается их зонально-подзональная и провинциальная специфика. При классификации границы зон, подзон и групп провинциальных участков не навязываются объекту изучения. Границы таксонов выявляются по матрице коэффициентов сходства при жестко заданных условиях объединения. Они, как правило, не совпадают с границами зон и подзон и определяются неоднородностью орнитофауны. Навязывание границ допускается только при первоначальном исходном делении на участки, поэтому “точность” проведения границ таксонов классификации ограничена этими условными границами. Таким образом, наш подход свободен почти от всех недостатков, указанных перечисленными авторами, но только на равнинной части рассматриваемой территории. В горах фауны исходных участков по-прежнему имеют сборный характер (по разным поясам и высотам местности).

Предлагаемое типологическое районирование представляет собой весьма грубую схему, что связано с мелким масштабом карты-основы и относительно крупными размерами участков исходного разделения. Поэтому границы таксонов классификации орнитофаун не могут претендовать на высокую сте-

пень точности их местоположения. Таким образом, классификация и карта, построенная на ее основе, отражают лишь общие представления о неоднородности орнитофауны в пространстве и иллюстрируют концепцию в самом общем виде.

Пространственно-типологическая структура орнитофауны выявлена методом корреляционных плеяд [17] по матрице средних коэффициентов сходства фаунистических подобластей и провинций. Граф сходства фаун иллюстрирует основные их тренды в зависимости от ряда структурообразующих факторов. Значимые связи между фауной подобластей и провинций выделены сплошными линиями, запороговые – прерывистыми. Номера внутри значков на схеме обозначают фаунистические подобласти и провинции, согласно иерархической классификации, индексы около них – средние значения сходства внутри таксонов.

Оценка силы и общности связи факторов среды и фаунистической неоднородности территории сделана с помощью линейной качественной аппроксимации (качественного аналога регрессионной модели) [18]. При кластерном анализе выявлена корреляция изменений орнитофауны и ряда факторов среды. Каждый фактор рассматривался по заданным градациям. Например, для провинциальности выделено четыре таких градации: Восточная Европа, Западная Сибирь, Восточная Сибирь, Дальний Восток; для зональности – широтные зоны и подзоны растительности от тундр до пустынь и т. д. Каждый фактор охарактеризован ноль-единичной матрицей, в которой горизонтальные строки означали территориальные участки, вертикальные – градации факторов среды (единица означает соответствие выделенной градации).

Названия птиц даны по Л. С. Степаняну [19].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Орнитофаунистическое районирование

На территории Северной Евразии в пределах указанных границ с помощью кластерного анализа выделили 7 фаунистических подобластей: Полярно-пустынную островную, Тундровую равнинную, Гольцово-подгольцо-

вую, Температную, Муссонную, Пустынную и Умеренную островную – островов морей (кроме Ледовитого океана) и крупных внутриматериковых водоемов (исключая тундровые). На втором этапе разбиения подобласти разделены на провинции, а те, в свою очередь, на округа. Полученная в итоге классификация приведена ниже. В скобках около таксонов указаны: доля представителей типов фауны [12] (с нашими дополнениями), составляющая не менее 10 % от общего числа видов; суммарная средняя встречаемость (сумма участков, в которых встречены виды, деленная на число участков, вошедших в таксон); общее количество гнездящихся видов; индекс разнообразия К. Шеннона по встречаемости [20].

Подобласти

1. Островная полярно-пустынная (Земля Франца-Иосифа и Северная Земля; преобладают, %, арктические виды 95; средняя суммарная встречаемость видов птиц по участкам – 16 / встречено видов – 21, разнообразие по встречаемости – 2.99^2).

2. Тундровая равнинная (арктические и субарктические тундры; арктические виды 36, транспалеаркты – 19, сибирские 17; 67/227; 4.93).

2.1. Северная (Европейско-Сибирская) провинция (арктические виды 35, транспалеаркты 21, сибирские 16, европейские 10; 62/201; 4.8).

Округа

2.1.1. Островной северный (арктические виды 75; 49/72; 4.17).

2.1.2. Островной восточный (арктические виды 76; 55/55; 4).

2.1.3. Ямало-Таймырский северный (арктические виды 70, транспалеаркты 13; 38/63; 3.98).

2.1.4. Европейский (арктические виды 32, транспалеаркты 23, сибирские 21, европейские 12; 110/163; 4.99).

2.1.5. Сибирский равнинно-тундровый (арктические виды 44, сибирские 18, транспалеаркты – 17; 65/128; 4.58).

2.2. Северо-Восточная (Чукотско-Корякская) провинция (арктические виды 46, транспалеаркты 17, сибирские 16; 89/145; 4.85).

Округа

2.2.1. Чукотский (арктические виды 49, сибирские – 16, транспалеаркты 16; 100/135; 4.81).

2.2.2. Корякский (арктические виды 41, транспалеаркты 18, сибирские 17; 68/79; 4.33).

3. Гольцово-подгольцовая подобласть (сибирские виды 24, арктические 20, транспалеаркты 18; 59/282; 4.99).

3.1. Северная провинция (с проникновением в северную тайгу между равнинными и горными тундрами; арктические виды 29, сибирские 27, транспалеаркты 20; 51/173; 4.83).

Округа

3.1.1. Северо-Западный (Среднесибирский) (сибирские виды 34, транспалеаркты 29, арктические 19; 44/94; 4.26).

3.1.2. Северо-Восточный (Восточно-Сибирский) (арктические виды 32, сибирские 24, транспалеаркты 22; 56/158; 4.61).

3.2. Южная провинция (с анклавами к западу по кедровым стланикам и ерникам; сибирские виды 25, транспалеаркты 20, арктические 13, китайские 11; 73/237; 5.08).

Округа

3.2.1. Камчатский (арктические виды 32, транспалеаркты 26, сибирские 14; 78/84; 4.41).

3.2.2. Сахалинский (транспалеаркты 37, сибирские виды 19, китайские 19; 68/68; 4.22).

3.2.3. Сихотэ-Алинский (транспалеаркты 41, китайские виды 25, сибирские 14; 56/56; 4.08).

3.2.4 – Буреинско-Становой (транспалеаркты 43, сибирские виды 21; 53/72; 4.17).

3.2.5 – Алтае-Саянский (сибирские виды 28, транспалеаркты 25, монгольские 10, китайские 10; 96/191; 5.06).

4. Температная подобласть (от лесотундры до равнинных полупустынь; европейские виды 17, китайские 15, сибирские 14, средиземноморские 14, транспалеаркты 11, арктические 10; 147/592; 5.84).

4.1. Западная (Европейско-Западно-Сибирская) провинция (европейские виды 21, средиземноморские 17, сибирские 15, транспалеаркты 14; 163/483; 5.74).

Округа

4.1.1. Северо-Западный (Таежно-лесостепной, от лесотундры до лесостепи и алтае-саянские таежные ландшафты; европейские виды 24, сибирские 17, транспалеаркты 16; 170/409; 5.61).

²Далее все показатели приведены без их наименования.

4.1.2. Юго-Западный (Пустынно-степной; степи и широколиственные леса в их пределах, полупустыни, горные леса и луга; европейские виды 25, средиземноморские 21, транспалеаркты 17, монгольские 11; 153/383; 5.64).

4.1.3. Котловинно-степной (котловины – Бурятии, Чуйская и Убсу-Нурская; транспалеаркты 32, европейские виды 21, монгольские 19; 93/135; 4.81).

4.2. Восточная (Восточно-Сибирская) провинция (китайские виды 20, сибирские 19, транспалеаркты 15, европейские 14, арктические 11; 119/430; 5.54).

Округа

4.2.1. Северо-Восточный (лесотундры, северной, средней и частично южной тайги, приокеанические леса и редколесья; сибирские виды 27, транспалеаркты 23, европейские и арктические по 15; 99/260; 5.14).

4.2.2. Уральский (транспалеаркты 31, сибирские виды 28, европейские 23, арктические 10; 103/135; 4.85).

4.2.3. Юго-Восточный (от южной тайги до лесостепи; китайские виды 23, сибирские 19, транспалеаркты 17, европейские 12; 170/375; 5.64).

Подобласти

5. Муссонная (Уссурийско-Курильская; китайские виды 32, транспалеаркты 18, сибирские 16; 182/282; 5.56).

6. Пустынная (пустыни с проникновением в ксерофитные редколесья, кустарники, горные полупустыни, степи и луга; средиземноморские виды 24, европейские 20, транспалеаркты 15, монгольские 12; 166/355; 5.69).

6.1. Западная провинция (средиземноморские виды 24, европейские 20, транспалеаркты 15, монгольские 12; 190/353; 5.73).

Округа

6.1.1. Равнинный (средиземноморские виды 28, европейские 23, транспалеаркты 16, монгольские 13; 176/283; 5.52).

6.1.2. Горный (средиземноморские виды 20, европейские 20, транспалеаркты 18, монгольские 12, тибетские 10; 204/309; 5.62).

6.2. Восточная провинция (европейские виды 21, транспалеаркты 21, средиземноморские 19, монгольские 17; 109/184; 5.06).

7. Умеренная островная подобласть (острова морей, кроме Ледовитого океана и круп-

ных материковых водоемов, исключая тундровые; транспалеаркты 20, арктические виды 18, сибирские 12, средиземноморские 10; 41/204; 4.94).

Провинции

7.1. Дальневосточная северная (Командорские острова; арктические виды 43, транспалеаркты 20, сибирские 13; 61/61; 4.11).

7.2. Дальневосточная южная (Шантарские острова; арктические виды 29, сибирские 24, китайские 11; 45/45; 3.81).

7.3 – Восточно-Сибирская (Байкал; транспалеаркты 41, сибирские виды 18, китайские 14; 56/56; 4.03).

7.4 – Западная (от Белого и Черного морей до Балхаша; транспалеаркты 25, средиземноморские виды 15, арктические 13, европейские 12, монгольские 11; 36/124; 4.46).

Округа

7.4.1. Беломорский (арктические виды 27, транспалеаркты 24, сибирские 11; 54/54; 3.99).

7.4.2. Ладожско-Онежский (транспалеаркты 42, арктические виды 17, сибирские 11; 36/45; 3.76).

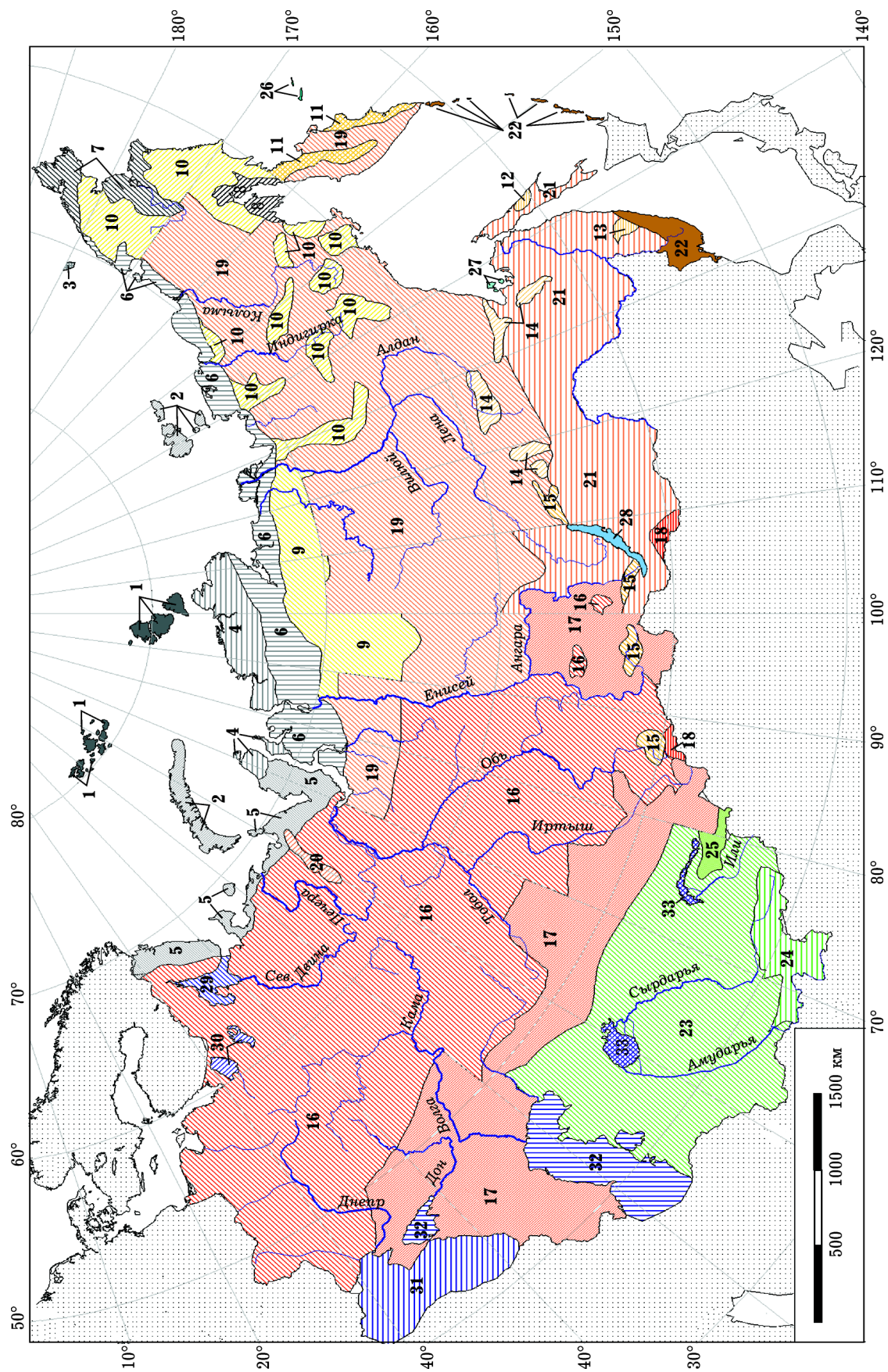
7.4.3. Черноморский (транспалеаркты 38, средиземноморские виды 17, монгольские 10; 42/42; 3.74).

7.4.4. Азовско-Каспийский (транспалеаркты 46, средиземноморские виды 12; 22/26; 3.21).

7.4.5. Арало-Балхашский (транспалеаркты 33, монгольские виды 21, средиземноморские 19, европейские 10; 58/58; 4.06).

Островная полярно-пустынная подобласть объединяет всего два территориальных участка самых северных островов Евразии – Землю Франца-Иосифа и Северную Землю (рис. 1)³. Эти острова наиболее удалены от материка и отличаются самыми экстремальными условиями обитания. Их населяют древние плиоценовые автохтоны Полярного бассейна и тундр, а также выходцы из Атлантического и Тихоокеанского бассейнов. Абсолютно преобладают в подобласти виды арктического типа фауны. С экологической точки зрения фауна птиц представлена в основном петрофилами, гнездящимися колониями на скалах и охотящимися в полярных

³Карта орнитофаунистического районирования выполнена авторами статьи совместно с В. А. Юдкиным.



Подобласть, провинция, округ		
1. Островная полярно-пустынная		
2. Тундровая равнинная		
2.1 – Северная		
2.1.1 – Островной северный		
2.1.2 – Островной восточный		
2.1.3 – Ямало-Таймырский северный		
2.1.4 – Европейский		
2.1.5 – Сибирский равнинно-тундровый		
2.2 – Северо-Восточная		
2.2.1 – Чукотский		
2.2.2 – Корякский		
3. Гольцово-подольцовая		
3.1 – Северная		
3.1.1 – Северо-Западный		
3.1.2 – Северо-Восточный		
3.2 – Южная		
3.2.1 – Камчатский		
3.2.2 – Сахалинский		
3.2.3 – Сихотэ-Алиньский		
3.2.4 – Буреинско-Становой		
3.2.5 – Алтае-Саянский		
4. Температная		
4.1 – Западная		
4.1.1 – Северо-Западный		
4.1.2 – Юго-Западный		
4.1.3 – Котловинно-степной		
4.2 – Восточная		
4.2.1 – Северо-Восточный		
4.2.2 – Уральский		
4.2.3 – Юго-Восточный		
5. Муссонная		
5.1 – Южная		
6. Пустынная		
6.1 – Западная		
6.1.1 – Равнинный		
6.1.2 – Горный		
6.2 – Восточная		
7. Умеренная островная		
7.1 – Дальневосточная северная		
7.2 – Дальневосточная южная		
7.3 – Восточно-Сибирская		
7.4 – Западная		
7.4.1 – Беломорский		
7.4.2 – Ладожско-Онежский		
7.4.3 – Черноморский		
7.4.4 – Азовско-Каспийский		
7.4.5 – Арало-Балхашский		

Рис. 1. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии

водах. Это обусловлено ограниченностью гнездопригодных территорий и обилием кормовых ресурсов в море, а также в немалой степени и суровостью климата [21].

В Островной полярно-пустынной подобласти присутствуют только два вида птиц, не встречающихся в тундрах, расположенных на более южных островах или в материковых тундрах, – это люрик и белая чайка. Выделение этих островов в самостоятельную подобласть произошло также из-за обедненности видового состава птиц.

Тундровая равнинная подобласть объединяет арктические тундры островов северных морей, расположенных близ материка, а также арктические и типичные материковые тундры Евразии. Характеризуя фауну Арктики, Г. П. Дементьев [9] отмечает следующие ее особенности:

- бедность видами, что объясняется ее молодостью (последнеледниковой историей);
- высокая доля аквафильных видов;
- бедность видами из отряда воробьиных, что объясняется слабым развитием высших цветковых растений (мало семян) и связанных с ними насекомых [5];
- преобладание перелетных и кочующих форм;
- короткий период пребывания на местах гнездования;
- слабое развитие географической изменчивости (бедность подвидами), при этом подвиды занимают очень обширные территории;
- присутствие видов с циркумполярными ареалами;
- высокая численность отдельных видов (“птичьи базары”);
- смена фаунистических элементов с запада на восток: на западе примесь североатлантических видов, на востоке фауна близка к североамериканской.

К перечисленным характеристикам следует добавить замечание Л. А. Портенко [22] об отсутствии эндемичных отрядов и эндемичных семейств, т.е. эндемиков высокого систематического ранга. Вместе с тем родовой эндемизм хорошо выражен, при этом увеличение числа эндемиков наблюдается восточнее Таймыра [23].

В подобласти преобладают арктические по своему происхождению птицы, вдвое меньше транспалеарктов и сибирских. В общей

сложности на этой территории гнездятся 227 видов птиц. Подобласть подразделяется на две провинции – Северную (Европейско-Сибирскую) и Северо-Восточную (Чукотско-Корякскую). Первая из них имеет значительную долготную протяженность, вторая локализуется на северо-востоке Азии. Еще Г. П. Дементьев [9] отмечал, что на всем протяжении от Северной Двины до Лены тундровая фауна очень однообразна.

В Северную провинцию вошли арктические тундры островов (Новая Земля, Новосибирские, Ляховские, Врангеля), арктические и типичные тундры полуостровов (Кольский, Югорский, Ямал, Гыданский, Таймыр), материковые побережья европейских и сибирских тундр. В провинции гнездится 201 вид птиц с преобладанием среди них арктических, транспалеарктов, сибирских и европейских форм. Дальнейшее разбиение позволило выделить пять округов, фаунистический облик которых имеет ряд особенностей.

Островной северный округ объединил территориальные участки арктических тундр Новой Земли, Новосибирских и Ляховских островов. Здесь гнездится 72 вида птиц преимущественно арктического происхождения. Островной восточный округ включает только арктические тундры о-ва Врангеля. Этот остров в силу своего восточного положения имеет авифауну, сочетающую евроазиатские и американские черты. Исторически территория является частью Берингии, от которой остров обособился окончательно в конце плейстоцена [24]. Острову свойственно высокое биотопическое разнообразие и относительное богатство растительности (наличие экстразональных местообитаний субарктического облика с кустарниками), в целом нехарактерное для подзоны арктических тундр, что позволило целому ряду видов (желтая трясогузка, ворон, обыкновенная и пепельная чечетки и др.) освоить его⁴. В целом на

⁴Здесь и далее при описании таксонов фаунистической классификации в качестве их характеристики приводятся списки видов птиц по экологическим и фауно-генетическим группам. Эти виды и их деление на группы не служат альтернативными или характерными особенностями при орнитофаунистическом разделении территории. Последнее, как уже говорилось, выполнено по коэффициентам сходства.

острове Врангеля гнездится 55 видов птиц, преимущественно арктических.

Ямало-Таймырский северный округ объединяет полуостровные арктические тундры Западной и Средней Сибири, далее других побережий выклинивающихся на север. В общей сложности здесь гнездятся 63 вида птиц, преобладают среди них арктические и транспалеаркты. Фауна этого округа обнаруживает высокое сходство с таковой арктических островов. Главное отличие заключается в почти полном отсутствии форм, гнездящихся на скалах и образующих “птичьи базары”. Ядро фауны в материковых арктических тундрах составляют аквафилы и околоводные птицы, приуроченные в основном к внутренним водоемам и заболоченным понижениям среди тундры (краснозобая, чернозобая и белоклювая гагары, черная и краснозобая казарки, белолобый гусь, малый лебедь, чайковые). Поскольку центральные и восточные части Таймыра гористые (горы Бырранга), на гнездовании здесь встречаются виды, адаптированные к обитанию на сухих склонах холмов и в каменистых тундрах: тундряная куропатка, азиатская бурокрылая ржанка, хрустан, исландский песочник, рогатый жаворонок, обыкновенная каменка, пуночка и др.

Европейский округ объединяет территориальные участки типичных тундр Восточной Европы (п-ова Кольский, Югорский, Канин и равнинные тундры побережья). Фауна отличается большим разнообразием по сравнению с другими округами провинции: здесь отмечено 163 гнездящихся вида. Заметна примесь атлантических элементов: белошекая казарка, короткоклювый гуменник, морской песочник, клуша, гагарка, толстоклювая кайра, тупик и др. Фауно-генетический состав тоже разнообразнее: при преобладании арктического типа фауны в число доминирующих типов входят транспалеаркты, сибирские и европейские виды. Высоко участие гипоарктов (тундрово-северотажных птиц) и видов, широко распространенных в Палеарктике.

Сибирский равнинно-тундровый округ включает арктические и типичные тундры побережий сибирских арктических морей. Это в основном равнины или слабо всхолмленные

территории, занятые мохово-пушицевыми болотами, олиготрофными озерами и полигональными тундрами – ерниковыми и лишайниковыми [25]. В южной части этих тундр возрастает участие кустарниковых растительных ассоциаций, а также мелководных зарастающих мезотрофных озер гипоарктического типа, которые приходят на смену олиготрофным глубоководным озерам севера. Это способствует обитанию здесь речных и нырковых уток (чирок-свистунок, свиязь, шилохвость, морская чернеть, синьга, обыкновенный турпан и др.).

Основное ядро фауны арктических тундр составляют типично тундровые виды с наиболее северным типом распространения (белошекая и черная казарки, гага-гребенушка, плосконосый плавунчик, морской и исландский песочники, песчанка и др.). При продвижении к востоку возрастает число эндемиков, что связано с историей формирования фауны на территории Берингии [23]. В составе орнитокомплексов начинают появляться виды, не встречающиеся западнее: белый гусь, клектун, острохвостый песочник, американский бекасовидный веретенник и др.

В типичных тундрах, как и в арктических, прослеживается изменение орнитофауны при продвижении с запада на восток. В Западной Сибири и на Таймыре смещение границы леса на север во время последнего термического максимума было более значительным, чем в Восточной Сибири [23], поэтому в последней больше эвартков. В общей сложности в этом округе отмечено 128 видов птиц, среди которых преобладают арктические, сибирские и транспалеаркты.

Северо-Восточная (Чукотско-Корякская) провинция включает территорию Чукотского п-ова и Корякского нагорья. Авифауны их и Аляски связаны через существовавшую берингийскую сушу. Здесь гнездится 145 видов птиц, среди которых преобладают представители арктического типа фауны, транспалеаркты и сибирские виды. Провинция делится на два округа. Из них Чукотский включает типичные тундры Чукотского п-ова. Своеобразие их состоит в том, что они располагаются на горных, предгорных и холми-

стых территориях [25, 26] и граничат с морем, поэтому здесь широко представлен комплекс видов, связанных с береговыми скалами (глупыш, северная и сизая качурки, краснолицый баклан, камнешарка, плосконосый плавунчик, морской и исландский песочники, вилохвостая чайка, длинно- и короткоклювый пыжик, старик, белобрюшка, ипатка, топорок и др.). Ряд видов относится к эндемикам: длинноклювый пыжик, старик, малая конюга, тупик-носорог, ипатка, топорок и др. Специфично также в чукотских тундрах присутствие узкоареальных видов, таких как американский лебедь, белоплечий орлан, американский пепельный улит, лопатень, бэрдов и перепончатопалый песочники, американский бекасовидный веретенник, тихоокеанская чайка, алеутская крачка и др. Для этого округа характерно 135 гнездящихся видов, среди которых абсолютно преобладают арктические птицы, содоминантами выступают сибирские формы и транспалеаркты.

Корякский округ объединяет две смежные территории, прилегающие к заливу Шелихова и Пенжинской губе. Это небольшие участки типичных тундр, окаймленные горными массивами Корякского и Колымского нагорий. Своеобразие географического положения этих тундр (в межгорных котловинах) и их облика (обилие стланиковых кустарников, озер, речек и ручьев с пойменными зарослями) [25] обуславливает присутствие здесь транспалеарктических, широко распространенных форм. Для этого округа характерно меньшее число гнездящихся видов (79) по сравнению с Чукотским, так как ареалы части северных видов не доходят до побережья Охотского моря.

Таким образом, дифференциация Тундровой равнинной подобласти на провинции и округа обусловлена следующими причинами:

- изменчивостью тундровых орнитокомплексов с запада на восток: фаунистическое разнообразие к востоку повышается, при этом на западе сказывается влияние фаунистических элементов атлантического происхождения, на востоке – берингийского и пацифического;
- широтными отличиями территориальных участков и, соответственно, их подзо-

нальным положением (арктические, типичные или южные кустарниковые тундры); в северных вариантах преобладают эоаркты с заметным участием гемиарктов, в южных возрастает долевое участие гипоарктических форм;

- островным или материковым положением территориальных участков; на островах наблюдается некоторое фаунистическое обеднение;

- контактом с морем, определяющим присутствие паго- и петрофильного комплексов птиц.

Гольцово-подгольцовая фаунистическая подобласть охватывает сибирские горные тундры, которые имеют островной характер и приурочены к горам Средней и Южной Сибири, северо-востока Азии и Дальнего Востока. Высокогорную фауну птиц отличает смешанный характер, поскольку в ней проявляются неоднократные наслоения различных типов фауны. В результате изменений климата и, как следствие, динамики растительности фауна обогащалась в течение плейстоцена лесными, тундровыми, болотными и даже степными элементами. Характерны 282 гнездящихся вида с преобладанием сибирских, арктических и транспалеарктов. Эта подобласть разбивается на две провинции – Северную и Южную.

Северная провинция включает территориальные участки, относящиеся к горам Средней и Северо-Восточной Сибири. Здесь гнездится 173 вида птиц. Характерная особенность провинции – преобладание арктических птиц над сибирскими. Провинция, в свою очередь, подразделяется на два округа – Северо-Западный и Северо-Восточный. Первый (Среднесибирский) объединяет горные массивы плато Путорана и Среднесибирского плоскогорья. На территории округа гнездится 94 вида, среди которых преобладают сибирские, транспалеарктические и арктические птицы. Разнообразие ландшафтных условий участков, вошедших в этот округ (межгорная северная тайга, горные тундры и подгольцовые кустарники), а также обилие озер, рек и лугово-болотных стадий обуславливают высокую экологическую неоднородность птиц.

Северо-Восточный округ охватывает хребты Верхоянский, Черского и Сунтар-Хаята,

Янское и Анадырское плоскогорья, Колымское и Чукотское нагорья. Альпийский пояс гор по облику весьма гетерогенен и включает целый ряд местообитаний: горные тундры, скалы и каменистые россыпи, горные реки и олиготрофные озера. По своей биотопической приуроченности в орнитокомплексах преобладают аквафильно-околоводные, лугово-болотные и дендрофильно-кустарниковые птицы. В группе последних часть видов связана с кедровым стлаником, который занимает большие площади в подгольцовом поясе (обыкновенная кукушка, пятнистый конек, кедровка, пеночка-таловка, варакушка, бурый дрозд, обыкновенная чечетка, щур, полярная овсянка и др.). Виды скального комплекса, в том числе приморского, представлены незначительно. На обеднение фаунистического состава петрофилов в горах северо-востока Азии по сравнению с горами Южной Сибири обращал внимание А. А. Кичинский [25].

Фауна птиц Северо-Восточного округа в целом разнообразнее, чем Северо-Западного: здесь гнездится почти вдвое больше видов – 158. Доля арктических птиц выше; в числе содоминантов присутствуют сибирские виды и транспалеаркты.

Южная провинция охватывает горные тундры Камчатки, Сахалина, Сихотэ-Алиня, Буреинского и Станового нагорий, Саян и Алтая. На этой территории гнездится 237 видов птиц, преимущественно сибирских, а также транспалеарктических и арктических. Основное отличие Южной провинции от Северной заключается в том, что в последней широко представлены тундровые формы, отсутствующие на гнездовании южнее. С другой стороны, Южная провинция испытывает на себе существенное влияние центрально-азиатских фаунистических элементов. Провинция разделяется на пять округов.

Камчатский округ объединяет два территориально смежных участка – горные тундры Срединного хребта, занимающего внутреннее положение на полуострове, и Кроноцкого хребта, расположенного по восточной окраине полуострова на тихоокеанском побережье. Некоторое своеобразие этому округу придают птицы с азиатско-американ-

ским распространением: каменушка, американский пепельный улит, дальневосточный кроншнеп, алеутская крачка, охотский сверчок, сибирский вьюрок, аспидная овсянка и др. Для этого округа характерны 84 гнездящихся вида птиц, треть которых принадлежит к арктическим. Высока также доля транспалеарктов, меньше сибирских видов.

Сахалинский округ по сравнению с камчатским имеет несколько более обедненную фауну гнездящихся птиц – всего 68 видов. Фаунистический состав также имеет ряд отличительных черт: абсолютно преобладают транспалеаркты, меньше сибирских и китайских птиц. Из-за более южного расположения Сахалина арктические птицы не входят в число доминантов. Чисто альпийских высокогорных форм в горных тундрах Сахалина почти нет, за исключением каменушки и сибирского вьюрка. Преобладают виды, экологически связанные с кустарниковыми зарослями и открытыми пространствами, а также водно-околоводные.

Для Сихотэ-Алинского округа характерно то, что большинство птиц распространено в горах и на равнине [27]. Фауна заметно обеднена (56 видов). Специфические горно-тундровые птицы, за исключением каменушки, практически отсутствуют. Некоторое своеобразие этому территориальному участку придают уссурийский зук, ширококорот, даурская галка, большеклювая ворона. Особенность этого округа заключается в доминировании птиц китайского типа фауны наряду с транспалеарктами и сибирскими видами.

Буреинско-Становой округ охватывает горные тундры Буреинского и Станового хребтов, Алданского и Станового нагорий. По сравнению с горными тундрами Сихотэ-Алиня и Сахалина орнитофауна несколько разнообразнее и включает 72 гнездящихся вида. Абсолютно преобладают здесь транспалеаркты, заметную долю составляют сибирские виды. Заметно участие в орнитокомплексах лугово-болотно-кустарниковых птиц, свойственных зарослям стлаников и прибрежным луговинам (полевой и болотный луни, желтая трясогузка и др.). От сахалинских горных тундр этот округ отличается рядом специфических видов (монгольский зук, скалистый

голубь, даурская галка, альпийская и гималайская завирушки, сибирская чечевица и др.); только на Сахалине гнездятся большеклювая ворона, охотский сверчок, аспидная овсянка и др. Различия с Сихотэ-Алинским округом определяются более северным и более континентальным расположением Буреинского и Станового хребтов, в связи с чем на них гнездятся белая и тундрная куропатки, каменный глухарь, монгольский зуек, гималайская завирушка, сибирский вьюрок и др.

Алтае-Саянский округ отличается наибольшим количеством гнездящихся видов (191). Разнообразен здесь и состав доминирующих фаунистических типов: сибирский, транспалеарктический, монгольский и китайский. Южно-Сибирские горные тундры имеют комплекс специфических форм, которые демонстрируют тесные связи с Центральной Азией (горный гусь, черный гриф, балобан, клушница, альпийская галка, бледная завирушка, большой чекан, пестрый каменный дрозд, краснобрюхая горихвостка, снежный вьюрок, горная чечетка, гималайский и жемчужный вьюрки, арчовая и большая чечевица, овсянки – горная и Годлевского и др.).

Дифференциация Гольцово-подгольцовой подобласти на провинции и округа определяется следующими причинами:

- географическим положением (север–юг);
- контактом с морем или его отсутствием;
- разными “потоками влияния” при историческом формировании фаун, т. е. расселения-проникновения различных фаунистических элементов берингийско-американского (северо-восток Азии), центрально-азиатского (горы юга Сибири, Забайкалья), полярно-арктического (вся северная оконечность Азии) и юго-восточно-азиатского (Сихотэ-Алинь, Сахалин) происхождения. Например, в южно-сибирских горных системах (Алтай, Саяны) разнообразно представлены центрально-азиатские виды птиц, выходцы из горных стран Монголии, сформировавшиеся в условиях горно-пустынного ландшафта, а также высокогорные автохтоны Тибета, расселившиеся в горные системы Северной Евразии. Тундры северо-востока Азии, с другой стороны, несут на себе влияние Неарктики.

Температная подобласть охватывает почти всю северную тайгу Евразии (кроме ее азиатских участков за полярным кругом), всю среднюю и южную тайгу, подтаежные леса, лесостепь и степь, горные и равнинные широколиственные и хвойно-широколиственные леса Карпат и Дальнего Востока, полупустыни Прикаспия, Средней Азии и Казахстана. Для такой обширной территории, включающей помимо тайги и другие ландшафтно-географические зоны на южной периферии, в высшей степени характерен смешанный характер авифауны. С одной стороны, он определяется взаимным проникновением лесных и открытых местообитаний, а также плейстоценовой историей этой территории, которая была, по сути, обширной ареной процессов расселения и взаимопроникновения различных форм автохтонной (европейский тип фауны) и аллохтонной природы. Общие особенности фауны птиц этой подобласти следующие [9]: относительно высокое видовое богатство (по сравнению с зоной тундр); преобладание дендрофильных форм; высокая представленность отряда воробьинообразных; обилие оседлых и кочующих форм; обширность ареалов видов.

Элементы дендрофильно-кустарниковой фауны расселяются во все зоны при наличии там любых древостоев и кустарников, даже разреженных в условиях аридного климата; именно они служат тем связующим звеном, который объединяет фауну птиц таких типологически несходных зон, как тайга, степи и полупустыни. На этой обширной территории гнездятся 592 вида птиц, т. е. почти 85 % орнитофауны Северной Евразии. Подобласть характеризуется относительно сбалансированным соотношением фауно-генетических групп птиц. Наибольшую долю составляют европейские виды, средиземноморских, китайских и сибирских примерно поровну, меньше транспалеарктов и арктических. Подобласть разделяется на две крупные провинции – Европейско-Западно-Сибирскую (Западную) и Восточно-Сибирскую (Восточную). Разделение на две провинции обусловлено не только современными экологическими, но и историческими причинами: еще до оледенений на востоке Палеарктики климат был более холодным, бореаль-

ная фауна имела глубокие генетические связи с восточной оконечностью Азии и Северной Америкой. Восточно-сибирская тайга имеет около четырех десятков характерных видов, часть из которых не переходит на запад за Енисей [9].

Западная провинция охватывает всю европейскую часть и Западную Сибирь (за исключением северной тайги Обь-Енисейского междуречья) и слегка выклинивается в Восточную Сибирь, в область островных степей. Отмечено на гнездовании 483 вида с закономерным доминированием среди них европейских и средиземноморских птиц, доля сибирских видов и транспалеарктов ниже. Провинция делится на три округа.

Северо-Западный округ объединяет лесную зону и лесостепь Европы и Западной Сибири, поэтому среди 409 видов гнездящихся здесь птиц наибольшую долю составляют европейские виды; участие сибирских птиц и транспалеарктов примерно одинаково. Как сибирские, так и европейские виды в послеледниковое время активно заселяли и заселяют ныне территорию Западной Сибири. Часть птиц в этом округе имеет гнездовые ареалы, ограниченные европейской территорией (красный коршун, европейский тювик, зеленый и средний дятлы, мухоловка-белошейка, хохлатая синица, клест-сосновик и др.). Другая часть европейских видов сравнительно недавно заселила лесную зону Западной Сибири (лесная завирушка, камышевка-барсучок, зеленая пересмешка, садовая славка, обыкновенная горихвостка, обыкновенный соловей, белобровик, певчий дрозд, зяблик и др.) [28, 29]. Вместе с тем для округа характерны виды, ареалы которых ограничиваются Сибирью (пятнистый конек, сибирский жулан, корольковая пеночка, таежная и сибирская мухоловки, соловьи – красношейка, синий, свистун, серый снегирь и др.) Другие сибирские виды расселяются на запад и освоили уже европейскую территорию (глухая кукушка, кукушка, свиристель, пеночка-таловка, овсянки – ремез и крошка и др.). Уральские горы не служат зоогеографическим барьером, поскольку покрыты темнохвойным лесом и имеют небольшую высоту [28].

В этом округе заметную долю составляют таежные виды, связанные с деревьями

трофически и (или) топически (курообразные, совы, дятлы, лесные врановые, дрозды, синицы, вьюрковые). Заметна прослойка птиц, населяющих подлесок, кустарниковые заросли и поляны (славки, пеночки, соловьи), а также интразональные местообитания – болота, озера, луговые поймы (гагары, поганки, гусе- и ржанкообразные и др.).

Юго-Западный округ охватывает степи, полупустыни и пустыни Прикаспия, Предкавказья и Закавказья, Северного Казахстана и казахского Алтая. Г. П. Дементьев [9] в своей схеме районирования рассматривает этот округ в ранге переходной зоны и отмечает ее нерезкую отграниченность, с одной стороны, от зоны тайги, с другой – от аридных территорий. Поэтому фауна носит ярко выраженный гетерогенный характер: по подходящим экологическим руслам проникают на эту территорию лесные и полупустынные виды. Округ отличается от Северо-Западного иным фауно-генетическим составом: преобладают европейские и средиземноморские виды при участии транспалеарктов и монгольских форм. Своеобразие этому округу придает комплекс южных птиц, таких как малая белая и рыжая цапли, колпица, каравайка, обыкновенный фламинго, степная пустельга, дрофа-красотка, толстоклювый зук, чернобрюхий рябок, золотистая и зеленая щурки, испанская и пустынная каменки, тугайный и южный соловьи и др.

Котловинно-степной округ объединяет островные горные степи Южного Алтая (Чуйская степь), Тувинской котловины и низкогорные степи Бурятии. Все эти территории находятся в условиях континентального климата и расположены высоко над уровнем моря. Фауна обеднена – на гнездовании отмечено всего 135 видов птиц, среди которых преобладают транспалеаркты и наряду с ними европейские и монгольские птицы. Роль сибирских видов незначительна, что объясняется степным ксероморфным обликом ландшафтов. Европейские птицы, видимо, находят здесь подходящие экологические условия, занимая заросли астрагала, чия и кустарников. Своеобразие этому округу придают формы, адаптированные к обитанию в сухих каменистых степях: бородатая куропатка, восточный

зук, двупятнистый жаворонок, забайкальский конек, пустынная каменка, краснопинная горихвостка, монгольский снегирь, красная овсянка и др.

Восточная провинция охватывает таежную зону Восточной Сибири и хвойно-широколиственные леса Приамурья. Провинция выклинивается за Енисей в подзоне северной тайги вдоль вектора расселения птиц сибирского типа фауны [30]. Поскольку центр происхождения таежной фауны – Восточная Сибирь [9], за Енисеем число таежных видов птиц достигает максимальных значений. В провинции гнездится 430 видов птиц, среди которых наиболее существенна доля китайских и сибирских видов. Наряду с ними в состав доминантов выходят транспалеаркты, европейские и арктические формы. Провинция делится на три округа.

Северо-Восточный округ имеет не очень разнообразную орнитофауну – 260 видов. Лидируют сибирские птицы и транспалеаркты, в числе содоминантов европейские и арктические виды. Такая относительно высокая доля арктических видов обусловлена присутствием в северотаежной подзоне ряда гипоарктов. Преобладают на территории округа дендрофильно-кустарниковые формы. Комплекс дендрофилов существенно отличается от такового в европейской и западно-сибирской тайге тем, что здесь гнездится большое число видов с восточно-сибирскими ареалами или расселяющихся с востока на запад: каменный глухарь, даурская галка, сибирская и пестрогрудая мухоловки, дрозды – оливковый, сизый, Науманна, сибирский; сибирская чечевица, седоголовая и рыжая овсянки и др. Тайга не представляет собой однообразный лесной ландшафт, она гетерогенна и мозаична и включает интразональные образования – болота, водоемы и луга. Среди населяющих их водно-болотных птиц есть виды с азиатским распространением, придающие округу некоторую самобытность: клоктун, касатка, американская синьга, белоплечий орлан, сибирский пепельный улит, кроншнеп-малютка, дальневосточный кроншнеп, розовая чайка, охотский сверчок и др.

Уральский округ включает горные тундры и подгольцовые кустарники Полярного

Урала. На этой территории фауна в значительной степени обеднена (135 видов) и представлена преимущественно транспалеарктами, сибирскими и европейскими птицами; арктических видов немного.

Юго-Восточный округ включает южную тайгу Восточной Сибири, Приамурья и Сахалина, хвойно-широколиственные леса Дальнего Востока и островные забайкальские лесостепи. На территории округа гнездятся 375 видов птиц. Высокое фаунистическое разнообразие обусловлено южным положением территории и разнообразием ландшафтов. Фауна округа имеет смешанный характер и представлена маньчжурскими элементами, охотскими (темнохвойной тайги), восточно-сибирскими (лиственничной тайги), монгольско-даурскими (степей и лесостепи) [31]. В составе фауны лидируют китайские и сибирские птицы; относительно высока доля транспалеарктов, меньше европейских видов.

Особое своеобразие этому округу придают узкоареальные и некоторые реликтовые дальневосточные виды, которые начинают входить в состав орнитокомплексов от Приамурья до Сахалина. Они заселяют лесные местообитания (ястребиный сарыч, амурский кобчик, дикуша, клинохвостый и японский сорокопуть, амурский свистель, бледноногая пеночка, желтоспинные и японская мухоловки, золотистый и сизый дрозды, восточная синица, уссурийский снегирь, малый и большой черноголовый дубонос, овсянки – аспидная, рыжешейная, желтогорлая), а также лугово-болотные виды (амурская выпь, дальневосточный аист, немой перепел, японский и даурский журавли, большой погоныш) и др.

Основные причины дифференциации Температной подобласти сводятся к следующему:

- во-первых, в северной тайге сказывается влияние гипоарктических птиц, при этом они глубже проникают в светлохвойную тайгу Восточной Сибири [25] и Камчатки;

- во-вторых, сказывается различие хвойных пород в европейско-западно-сибирской тайге, с одной стороны, и восточно-сибирской – с другой; настоящие дендрофилы в меньшей степени осваивают светлохвойные леса;

– в-третьих, оказывает влияние и возрастание континентальности климата с запада на восток и экстремальности его характера с юга на север, что отражается на общей продуктивности экосистем;

– немаловажной представляется и история формирования фаунистических комплексов: в таежной зоне различия определяются, прежде всего, существованием двух центров происхождения птиц – сибирского и европейского; на аридных территориях – сложным смешанным влиянием центрально-азиатского и североафриканского центров; в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Приморья и Приамурья отчетливо проявляется влияние маньчжурских фаунистических элементов;

– особую самобытность некоторым открытым ландшафтам придают их островной характер и значительная изоляция от обширных по территории аналогов (восточно-сибирские и центрально-азиатские островные степи).

Муссонная подобласть охватывает крайний юг Приморья и острова Курильской гряды. Здесь сказывается сильное влияние моря, определяющее мягкий, влажный и теплый муссонный климат и, как следствие, высокое флористическое разнообразие и сложность вертикальной структуры растительности. Наблюдается смещение северных таежных флористических и фаунистических форм с южными маньчжурскими [32, 33]. Это наиболее характерная черта юга Дальнего Востока. При этом маньчжурские элементы являются доледниковыми реликтами, таежные – позднейшим наслоением. Разнообразие экологических ниш позволяет существовать здесь большому числу видов птиц [34]. Своеобразие и самобытность этой подобласти определяются, кроме того, историей формирования ее фауны, а именно беспрепятственным проникновением в Южное Приморье вселенцев из влажных субтропиков и тропиков [31]. Южное Приморье выступает переходным, связующим звеном между Южной и Северной Азией. Плейстоценовое похолодание сказалось здесь не так катастрофически, как на других территориях, но некоторая элиминация теплолюбивых форм имела место, как и проникновение сибирских та-

ежных элементов к югу. Все это определило смешанный характер фауны, но не завуалировало ее самобытности, выражающейся в тесных и давних связях с субтропической фауной. Муссонная подобласть имеет в своем составе 14 видов птиц, характерных только для нее и нигде более в Северной Евразии не встречающихся: пестролицый буревестник, белокрылая цапля, красноногий ибис, рогатая камышница, японский бекас, малая кукушка, рыжебрюхий и острокрылый дятлы, тигровый сорокопуд, японская зарянка, тростниковая сутора, сутора и овсянка Янковского. Своеобразие этой подобласти придают также маньчжурские дальневосточные виды птиц – эндемики этой территории: уссурийский журавль, серый скворец, большешкуловая ворона, короткокрылая камышевка и др. В совокупности для этой территории характерны 282 гнездящихся вида. Третью часть их составляют китайские по происхождению птицы, значительна доля транспалеарктов и сибирских видов.

Пустынная подобласть объединяет территориальные участки, относящиеся к субтропическим и умеренным пустыням Средней Азии (Туранская низменность, Каракумы и Кызылкумы, плато Устюрт и часть Казахского мелкосопочника, т. е. все юго-восточное побережье Каспийского моря, побережья Аральского моря и междуречье Амударьи и Сырдарьи), аридные ландшафты Среднеазиатской горной страны и ее альпийские луга. Поскольку аридные ландшафты сформировались в Средней Азии еще в неогене, то в этом типе фауны велика доля эндемизма, причем высокого таксономического ранга [35]. Орнитофауна имеет смешанное происхождение – она состоит из аллохтонных (североафриканских и центрально-азиатских) и автохтонных элементов. Только в этой подобласти Северной Евразии гнездится 28 видов птиц: ястребиный орел, тибетский улар, украшенный чибис, бегунок, буроголовая чайка, белобрюхий рябок, тибетская саджа, белогрудый голубь, буланая совка, буланный козодой, малый стриж, чешуйчатый дятел (который, возможно, уже исчез из фауны Северной Евразии), малая, нитехвостая и рыжепоясничная ласточки; тонкоклювый и пустынный жаворонки; индийский жулан,

саксаульная сойка, пустынный ворон, иранская пеночка, скотоцерка, черный чекан, водяная горихвостка, полосатая тимелия, саксаульный и пустынный воробьи, большая чечевица.

Всего в подобласти гнездятся 355 видов птиц, среди них лидируют средиземноморские и европейские виды, несколько меньше транспалеарктов и монгольских птиц.

Внутри подобласти выделяются две провинции – Западная и Восточная. Эта дифференциация обусловлена историческими причинами: плейстоценовое похолодание не коснулось южных и юго-западных частей Средней Азии, но затронуло восточные территории, где исчезли наиболее теплолюбивые элементы. Кроме того, Средняя Азия – арена расселения птиц из древних очагов пустынного формообразования – североафриканского и центрально-азиатского [6], при этом Восточная провинция в большей степени испытала на себе влияние Центральной Азии, а Западная – Северной Африки [35, 36].

Западная провинция имеет очень разнообразную фауну (353 вида), представленную преимущественно средиземноморскими и европейскими элементами, меньше транспалеарктов и монгольских видов. Провинция включает равнинные и горные территории и, соответственно, делится на два округа.

Из них Равнинный округ охватывает ксерофитные редколесья юга Средней Азии, пустыни Каспийско-Аральского водораздела, Каракумы, тургайские и прибалхашские пустыни. На территории округа гнездятся 283 вида птиц в основном средиземноморского и европейского происхождения, присутствуют в числе доминантов также транспалеаркты и монгольские формы. Своеобразие этому округу придают центрально-азиатские и североафриканские фаунистические элементы (малый баклан, колпица, мраморный чирок, шилоклювка, саксаульская сойка, белоусая славка, полосатая тимелия – реликт Средней Азии, саксаульный и короткопалый воробьи, буланный вьюрок).

Горный округ охватывает ксерофитные редколесья крайнего юга Средней Азии, альпийские и субальпийские высокогорные луга и кустарники Тянь-Шаня и Памира, горные

степи и полупустыни Тянь-Шаня. В высокогорном Тянь-Шане только третью часть видов можно отнести к горным птицам, остальные две трети по происхождению равнинные [37]. Для гор характерна типично палеарктическая фауна с преобладанием пеночек, дроздов, синиц, дятлов [31]. Кроме того, во всех горных странах имеются водоемы и водотоки, которые служат местами обитания аквафильных видов птиц. Высокогорья Южной Палеарктики населяют птицы различного происхождения. Древние автохтоны Тибета и Гималаев составляют ядро высочайших обитателей (гималайский гриф, бородач, тибетский улар, монгольский зук, серпоклюв, горный дупель, тонкоклювый жаворонок, альпийская галка, альпийская и гималайская завирушки, краснобрюхая горихвостка, степнолаз, снежный вьюрок, гималайский и жемчужный вьюрки, большая чечевица, красный вьюрок). Заметно также участие монгольских горно-степных ксерофильных элементов, которые населяют в горных странах разные высоты, в том числе поднимаются до высокогорий. Горные птицы связаны с вертикально расчлененным рельефом, поэтому в горах существенно смешение фаунистических элементов [38].

Таким образом, горы Средней Азии имеют чрезвычайно гетерогенную фауну, наиболее древними элементами которой являются тибетские и монгольские формы; средиземноморские, сибирские и европейские птицы заселили его сравнительно недавно. Эту горную систему можно рассматривать, с одной стороны, в качестве своеобразного форпоста центрально-азиатской горной страны, выдвинутого на север, и, с другой стороны, форпоста Северной Евразии, вклинивающегося на юг, в глубь Азии [38].

Восточная провинция охватывает пустыни Забалхашья и Алакульской котловины, горные степи, полупустыни и альпийские луга Джунгарского Алатау. Она имеет менее разнообразный состав гнездящихся видов (184) по сравнению с Западной провинцией. Характерно снижение доли средиземноморских элементов и возрастание – монгольских. Высокогорные формы обитают на альпийских лугах, скалах, горных реках и субальпийских арчовниках (горный гусь, бородач, гималай-

ский улар, скалистый голубь, гималайская, бледная и черногорлая завирушки, синий каменный дрозд, краснобрюхая горихвостка, гималайский и жемчужный выюрки и др.).

Пространственную дифференциацию фауны в Пустынной равнинной подобласти определяют различия в абсолютных высотах местности, климата (субтропический и континентальный), разные “потoki влияния” фаунистических элементов – африканских пустынь на арало-каспийских территориях и центрально-азиатских холодных пустынь в Забалхашье.

Умеренная островная подобласть объединяет острова крупных внутриконтинентальных водоемов (кроме тундровых) и тихоокеанских морей. Особенность этой подобласти – деление на относительно большое число провинций, что обусловлено значительной удаленностью и изолированностью территорий, их островным характером. Последнее обстоятельство определяет и значительное обеднение фауны (не более шести десятков видов в каждом из подразделений). Каждая из этих провинций “вписывается”, в свою очередь, в другие провинции и подобласти Северной Евразии и поэтому несет на себе печать их фауны. Это находит отражение на соотношении фауно-генетических групп птиц. Подобласть делится на четыре провинции: Дальневосточную северную (Командорскую), Дальневосточную южную (Шантарскую), Восточно-Сибирскую (Байкальскую) и Западную.

На Командорских островах абсолютно преобладают арктические птицы – это в основном обитатели «птичьих базаров» (чистики), присутствуют на этих островах также транспалеаркты и сибирские элементы. Характерная особенность провинции Шантарских островов – присутствие в составе фауны наряду с арктическими и сибирскими китайских видов. На островах внутриконтинентального оз. Байкал арктические птицы отсутствуют – здесь преобладают транспалеаркты.

Западная провинция включает острова ряда морей и озер – от Белого и Черного до Балхаша и делится на пять округов. Беломорский округ в силу своего северного положения имеет в составе фауны большое количество арктических видов. Ладожско-Онежский округ, расположенный несколько

южнее, характеризуется меньшей долей арктических форм и преобладанием транспалеарктов. Черноморский округ имеет совсем другой состав фауно-генетических групп: наряду с транспалеарктами в составе лидеров присутствуют средиземноморские и монгольские элементы. Азовско-Каспийский и Аральский округа имеют сходное соотношение фаунистических типов, но последний отличается возрастанием роли монгольских элементов при высоком участии транспалеарктов и средиземноморских видов.

Предложенное нами орнитофаунистическое районирование исследованной части Северной Евразии существенно отличается от схем, разработанных ранее рядом авторов, и лишь отчасти совпадает с предложенными ими. Так, только Г. П. Дементьев и Л. А. Портенко выделили Арктическую подобласть. В нашей схеме она тоже присутствует, но дифференцирована на две подобласти – Островную полярно-пустынную и Тундровую равнинную. Что касается умеренных широт Евразии, то лишь П. Склетер и А. Уоллес отнесли Европу и Сибирь к различным подобластям; М. А. Мензбир, Г. П. Дементьев и Л. А. Портенко рассматривают их в рамках единой Европейско-Сибирской подобласти. Наши представления и здесь имеют существенные различия: горно-тундровые области Сибири выделены в отдельную подобласть – Гольцово-подгольцовую. Все авторы (за исключением М. А. Мензбира) подчеркивали своеобразие маньчжурской фауны и выделили ее, как и в нашей схеме, в отдельную подобласть. В нашем районировании южная европейская территория вошла в состав Температной подобласти; у всех других авторов (за исключением П. Склетера) она рассматривается в составе отдельной Средиземноморской подобласти. Фауна Средней Азии получила статус отдельной подобласти (как и у нас) только у М. А. Мензбира и Г. П. Дементьева. Предложенное нами районирование, судя по учетной дисперсии коэффициентов сходства и коэффициенту корреляции, отличается наибольшей информативностью по сравнению с выполненным другими авторами, в том числе проводившими зоогеографическое [34], биогеографическое [39, 40] и ландшафтное [41] районирование (табл. 1).

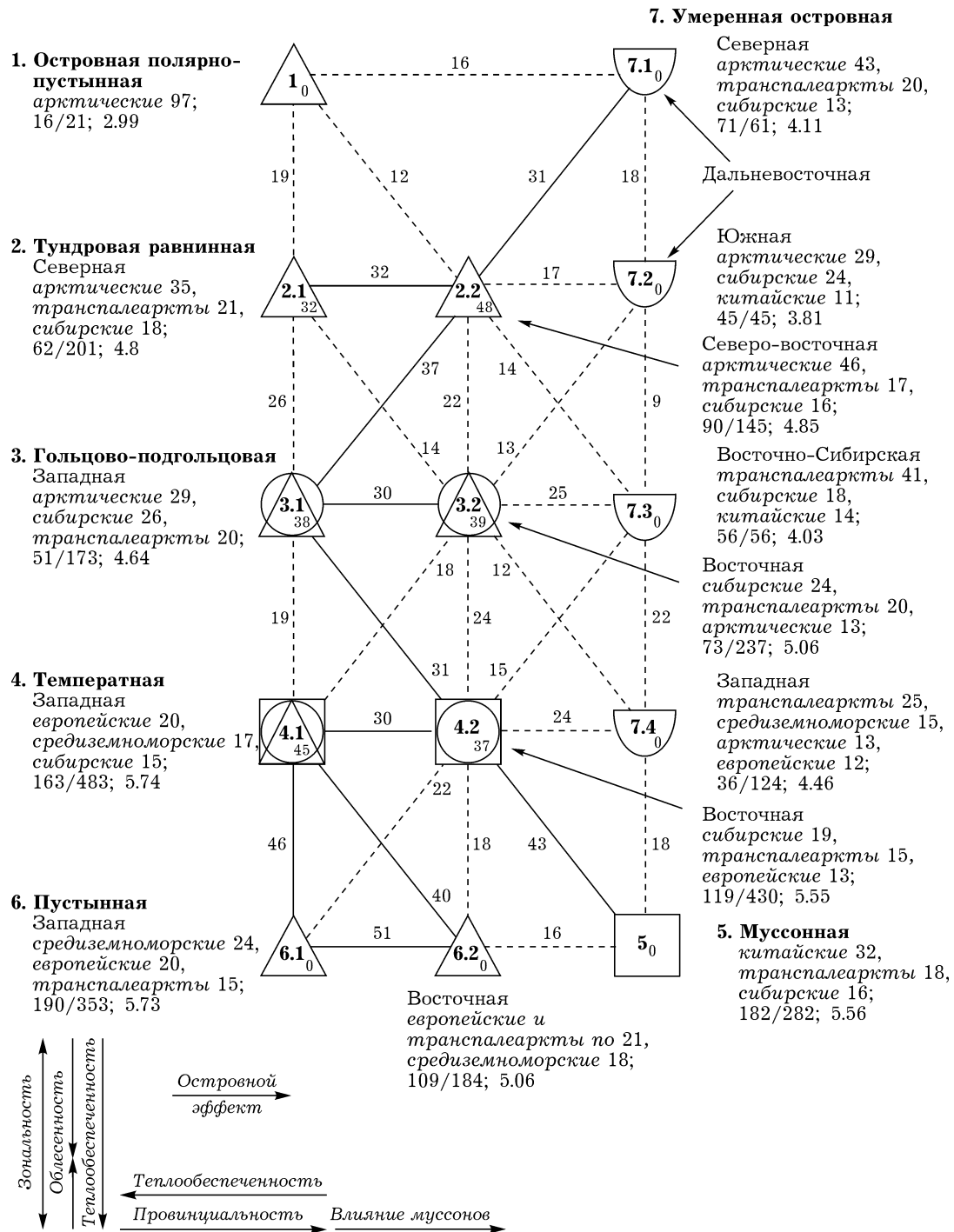


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура орнитофауны Северной Евразии.

Условные обозначения: треугольником вершиной вверх обозначена фауна открытых обедненных по продуктивности местообитаний, вершиной вниз – то же богатых; кружком – мозаичных, квадратом – облесенных. Внутри значков представлены номера таксонов соответствующей классификации, индексом – внутригрупповое сходство. Непрерывные линии между значками означают сверхпороговое сходство, прерывистые – максимальные значения меньше порога. Около линий приведено межгрупповое сходство, около значков – доля фаунистических типов (по видам, %), общее количество гнездящихся видов птиц / суммарная встречаемость по участкам и индекс разнообразия по встречаемости. Стрелки около перечня основных структурообразующих факторов среды указывают направление увеличения их влияния и фаунистические тренды

Таблица 1

Информативность орнитофаунистического (1), зоогеографического (2), биогеографического (3) и ландшафтного районирования (4) по отношению к неоднородности фауны птиц исследованной части Северной Евразии

Характер районирования, автор	Учтенная дисперсия, %	Коэффициент корреляции
1. Т. К. Блинова, Ю. С. Равкин	61	0,78
3. В. Г. Мордкович [40]	35	0,59
1. Г. П. Дементьев [9] и Л. А. Портенко [10]	33	0,57
1. Н. А. Северцов [7]; 2. И. И. Пузанов [4]; 4. А. П. Кузякин [41]	26	0,51
1. М. А. Мензбир [8]	22	0,47
3. Н. Ф. Реймерс [39]	16	0,4

Таким образом, степень совпадения предлагаемого нами орнитофаунистического деления части Палеарктики с неоднородностью фауны птиц этой территории в 1,7–3,8 раза больше, чем схем, предложенных ранее.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ОРНИТОФАУНЫ

Структура орнитофауны указанной части Северной Евразии выявлена при пороге значимости сходства выше 30 единиц. Граф сходства представляет собой три вертикальных ряда (рис. 2). Два из них иллюстрируют провинциальные различия фауны птиц (западный и восточный ряды), третий представляет собой ряд островных фаун. Нисходящий тренд в каждой цепочке отражает влияние возрастания теплообеспеченности – от северных территорий к южным.

Среднее количество гнездящихся видов по подобластям в первых двух рядах схемы убывает к северу, что связано с аналогичным изменением широтной теплообеспеченности и определяемой его площадью зональных полос. В этих же рядах в восточных провинциях число гнездящихся видов больше в северных подобластях и меньше – в более южных Температной и Пустынной подобластях. Скорее всего, это связано с увеличением видового богатства под влиянием берингийских перемещений к западу и с отсутствием такого влияния в южной части рассматриваемой территории. Увеличение числа гнездящихся видов в муссонной подобласти определяется наложением сибирских видов на распространение форм маньчжурской фау-

ны. То же прослеживается и в островной подобласти.

Так же, как число гнездящихся видов в подобластях, меняется суммарная встречаемость, т. е. общее число участков, занятых всеми видами в конкретной подобласти. Для восточных провинций этот показатель, как правило, меньше, чем для западных, лишь для равнинных тундр он выше, что связано, видимо, с максимальным приближением к североамериканскому континенту и большей простотой продвижения американских видов в северо-восточной части Азии. В островной подобласти прослеживаются противоположные отличия. Индекс разнообразия меняется так же, как видовое богатство.

Таким образом, пространственно-типологическая структура орнитофауны исследованной части Северной Евразии определяется различиями в зональной и провинциальной теплообеспеченности, облесенностью, островным эффектом и влиянием муссонного климата (на Дальнем Востоке).

Наибольшее влияние на неоднородность орнитофауны свойственно теплообеспеченности. Ею можно объяснить 75 % дисперсии коэффициентов сходства (табл. 2). Частично скоррелированные с нею зональность и провинциальность при индивидуальной оценке объясняют в 1,4 и 5 раз меньшую часть неоднородности орнитофауны. Оценка влияния послеледникового расселения в 1,6 раз меньше, чем теплообеспеченности⁵. Еще меньше

⁵При оценке влияния послеледникового расселения принято, что с ним связаны все отличия орнитофауны восточных и западных участков в пределах Температной подобласти.

Таблица 2

**Сила и общность связи факторов среды и орнито-
фаунистической неоднородности Северной Евразии**

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %
Теплообеспеченность	75
Зональность, подзональность	52
Послеледниковое расселение	46
Провинциальность	15
Островной характер территории	11
Поясность	4
Все факторы	80
Режимы классификационные	61
структурные	61
Все режимы	68
Всего	81
Коэффициент множественной корреляции	0,9

сила и общность связи островного характера территорий и поясности. Всеми перечисленными факторами объясняется 80 % дисперсии сходства конкретных орнитофаун, т. е. увеличение оценки влияния за счет прочих факторов, кроме теплообеспеченности, составляет всего 5 % дисперсии. Со структурными и классификационными режимами можно связать 68 % дисперсии, а общая информативность представлений составляет 81 %, что примерно равно коэффициенту корреляции 0,9. Таким образом, объяснение фаунистической неоднородности орнитофауны Северной Евразии весьма информативно, т. е. примерно на 80 % ее изменения удастся связать с весьма ограниченным числом факторов современных условий среды и послеледниковым расселением птиц.

Итак, использование современных методов кластерного анализа позволило провести орнитофаунистическое районирование части Северной Евразии, которое существенно дополняет представления Б. К. Штегмана [12] и конкретизирует выполненные ранее деления исследуемой территории по ее орнитофауне.

Исследования, послужившие основой настоящего сообщения, поддержаны проектами РАН № 11.10, СО РАН № 5.14 и грантом РФФИ № 06-04-48503.

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. Н. Дроздов, Адаптивные особенности и эволюция птиц, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1977, 40–44.
2. Н. Н. Данилов, В. Н. Рыжановский, В. К. Рябицев, Птицы Ямала, М., Наука, 1984.
3. Ф. Дарлингтон, Зоогеография, М., Мир, 1966.
4. И. И. Пузанов, Зоогеография, М., 1938.
5. Н. А. Бобринский, Животный мир и природа СССР, М., 1961 и 1967.
6. М. А. Воинственский, Птицы степной полосы европейской части СССР, Киев, 1960.
7. Н. А. Северцов, Изв. Русск. геогр. об-ва, СПб., 1877, т. XIII.
8. М. А. Мензбир, Учен. зап. Моск. Императорского ун-та. Отд. естеств.-истор., 1882, 1: 2–3, 1–524.
9. Г. П. Дементьев, Общая зоогеография, М.-Л., Биомедгиз, 1936.
10. Л. А. Портенко, Труды Зоол. ин-та, М.-Л., 1965, XXXV, 61–66.
11. В. В. Кучерук, Труды МОИП. Отд. Биол. Основные проблемы териологии, М., 1972, 150–176.
12. Б. К. Штегман, Основы орнитогеографического деления Палеарктики, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1938 (Фауна СССР. Птицы; т. 1, вып. 2).
13. Е. Н. Матюшкин, Избр. труды, М., Товарищество научных изданий КМК, 2005.
14. Карта растительности мира, Гл. управл. геодезии и картографии при Совете Министров СССР, М., 1972.
15. В. А. Трофимов, Проблемы анализа дискретной информации, ч. 2, Новосибирск, 1976, 24–36.
16. В. А. Трофимов, Ю. С. Равкин, Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113–115.
17. П. В. Терентьев, Вестник Ленингр. ун-та, сер. биол., 1959, 9, 137–141.
18. Ю. С. Равкин, Птицы лесной зоны Приобья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1978.
19. Л. С. Степанян, Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий, М., ИКЦ Академкнига, 2003.
20. К. Шеннон, Работы по теории информации и кибернетике, М., Изд-во иностр. лит., 1963, 243–332.
21. С. М. Успенский, Орнитология, М., 1960, вып. 3, 55–70.
22. Л. А. Портенко, Орнитологический сборник. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1970, т. 47, 182–204.
23. Н. Н. Данилов, Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике, т. II. Птицы, Свердловск, 1966.
24. М. С. Стишов, В. И. Придатко, В. В. Баранюк, Птицы острова Врангеля, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1991.
25. А. А. Кищинский, Орнитофауна северо-востока Азии, М., Наука, 1988.
26. Л. А. Портенко, Проблемы Арктики, 1937, 3, 99–130.
27. А. А. Назаренко, Орнитофауна высокогорий юга Дальнего Востока, ее состав и происхождение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Владивосток, 1979.
28. П. П. Сушкин, Бюл. МОИП. Отд. биол., 1925, 34, 7–86.
29. А. М. Гынгазов, С. П. Миловидов, Орнитофауна Западно-Сибирской равнины, Томск, Изд-во ТГУ, 1977.

30. Э. В. Рогачева, Птицы Средней Сибири, М., Наука, 1988.
31. Е. Н. Матюшкин, Теоретические и прикладные аспекты биогеографии, М., Наука, 1982, 59–80.
32. Л. С. Берг, Географические зоны Советского Союза, М., ОГИЗ, 1947, т. 1.
33. Е. Н. Матюшкин, Исследования по фауне Советского Союза, М., 1972, 86–143.
34. Е. Н. Панов, Птицы Южного Приморья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1973.
35. Б. С. Виноградов, А. Я. Тугаринов, С. А. Чернов, Животный мир СССР, т. 2, Зона пустынь, М.-Л., 1948, 321–331.
36. В. Г. Гептнер, Бюл. МОИП. Новая серия, отд. Биол., 1938, 5–6, 329–342.
37. А. Кыдыралиев, Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование, Л., 1986, ч. I, 352–353.
38. Р. Л. Бёме, Д. А. Банин, Горная авифауна Южной Палеарктики, М., Изд-во Моск. ун-та, 2001.
39. Н. Ф. Реймерс, Природопользование, М., 1990, 562–565.
40. В. Г. Мордкович, Основы биогеографии, М., Товарищество научных изданий КМК, 2005.
41. А. П. Кузякин, Ученые зап. МОПИ им. Н. К. Крупской, М., 1962, т. 109, вып. 1, 3–182.

Ornithofaunistic Zoning of Northern Eurasia

Т. К. BLINOVA, Yu. S. RAVKIN

For the purpose of ornithofaunistic zoning, Northern Eurasia within the boundaries of the USSR of 1990 was zoned into 250 regions over the vegetation map of 1 : 20 000 000 scale so that each region occupied a territory of natural subzone extending over a latitude of 10°. A list of nesting birds was compiled for each region on the basis of habitats. Jacquard quotients of similarity were calculated on the basis of these lists; the cluster analysis of ornithofauna was carried out over the matrix of these coefficients. Hierarchical classification was compiled on the basis of calculation results. The classification includes 7 faunistic subzones which are zones into provinces and districts. Environmental factors that correlate with the faunistic heterogeneity of the examined territory were revealed. The proposed zoning is 1,7–3,8 times more informative than the previously developed schemes, and it takes into account 61 % of the dispersion of similarity quotients of the faunas of separate regions (the coefficient of multiple correlation is 0,78). A connection with environmental factors and natural schedules may explain 81 % of the heterogeneity of fauna (correlation coefficient is 0,9).