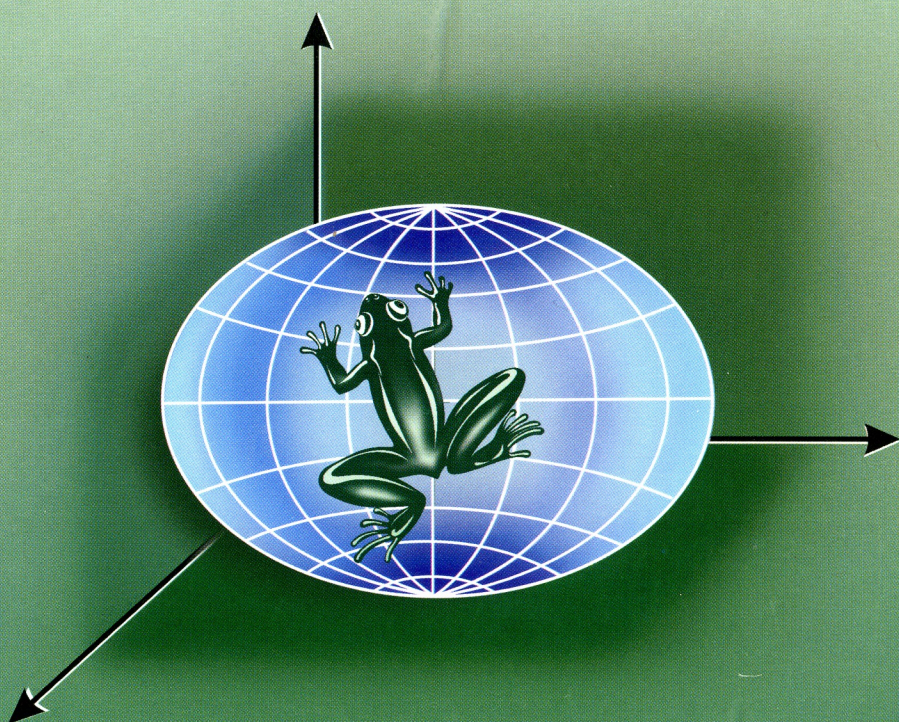


Ю.С. РАВКИН, С.Г. ЛИВАНОВ

ФАКТОРНАЯ ЗООГЕОГРАФИЯ



НОВОСИБИРСК
«НАУКА»

YU.S. RAVKIN, S.G. LIVANOV

FACTOR ZOOGEOGRAPHY

PRINCIPLES, METHODS
AND THEORETICAL GENERALIZATIONS

The responsible editor
Doctor of biology *L.G. Vartapetov*



NOVOSIBIRSK
«NAUKA»
2008

Ю.С. РАВКИН, С.Г. ЛИВАНОВ

ФАКТОРНАЯ ЗООГЕОГРАФИЯ

ПРИНЦИПЫ, МЕТОДЫ
И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ

Ответственный редактор
доктор биологических наук *Л.Г. Вартапетов*



NOVOSIBIRSK
«НАУКА»
2008

УДК 572.2 + 591.5
ББК 28.685
Р12

Равкин Ю.С. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления / Ю.С. Равкин, С.Г. Ливанов. – Новосибирск: Наука, 2008. – 205 с., [0,2 л. цв. вкл.].

ISBN 978–5–02–023185–6.

В монографии обобщен опыт организации и проведения исследований, анализа данных и форм представления полученных результатов одного из направлений экологической зоогеографии. Изложены исходные понятия и допущения, авторское определение объекта и проблем зоогеографии, а также ее места в системе наук и особенностей факторного направления исследований. Охарактеризована специфика географического мониторинга населения наземных позвоночных. Подробно описаны методы сбора материала и его обработки, используемые в факторной зоогеографии. Обсуждены проблемы изучения пространственной неоднородности животного населения, формализации и верификации теоретических представлений.

Книга предназначена для широкого круга специалистов различных направлений биологии, географии и экологии, а также может быть использована как пособие при составлении учебных курсов в вузах и при послевузовском обучении по биологическим, географическим и природоохранным специальностям.

Табл. 6. Ил. 31. Библиогр.: 298 назв.

Ravkin Yu.S. Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations / Yu.S. Ravkin, S.G. Livanov. – Novosibirsk: Nauka, 2008. – 205 p.

This monograph contains synthesized experience of organization and realization of scientific research, data analysis, and presentation of results in one of the implementations of ecological zoogeography. The monograph includes statements of initial conceptions and assumptions, author's definition of the subject of zoogeography, its place in list of sciences and main features of factor research activities. The specific of geographical monitoring of populations of terrestrial vertebrates is fully characterized. The monograph holds a detailed description of data collection, and development methods used in factor zoogeography. The problems of studies of spatial heterogeneity of communities of animal species, formalization and verification of theoretical notions are discussed.

The book is assigned to broad sections of specialists in different fields of biology, geography, and ecology. It may as well be used as a manual for biology, geography and environment study courses in institutes of higher education.

Табл. 6. Ил. 31. Ref. 298.

Р е ц е н з е н т ы

доктор биологических наук, профессор *В.Г. Мордкович*
доктор биологических наук, профессор *М.Г. Сергеев*
доктор биологических наук *В.М. Ефимов*

Утверждено к печати Ученым советом

Института систематики и экологии животных СО РАН

ТП-007-П-№ 194

ISBN 978–5–02–023185–6

© Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008
© Российская академия наук, 2008

ПРЕДИСЛОВИЕ

Исследованию пространственной изменчивости населения животных авторы посвятили многие годы, стараясь обосновать своеобразие избранного направления в зоогеографии. Решение специфичных проблем оказалось невозможным без широкого использования количественных методов, начиная с выбора методик учета и заканчивая многомерным факторным анализом при обработке полученных данных. В этой книге не ставилось цели провести аналитический обзор всего сделанного к настоящему моменту в био- и даже в зоогеографии. Она призвана аккумулировать достигнутое лишь в одном из направлений зоогеографических исследований, названном в конце 70-х – начале 80-х годов XX в. факторной зоогеографией.

Для избежания повторений и упрощения понимания текста изначально приведены трактовка и определения основных и наиболее часто употребляемых терминов, понятий и допущений. Термины и понятия, используемые только при описании стоимостной и ценностной оценки ресурсов наземных животных и расчета ущерба, наносимого животному миру хозяйственной деятельностью и нерациональным использованием, упомянуты и определены в начале соответствующего раздела.

Безусловно, авторы придерживаются однозначности использования понятийного аппарата, но, учитывая сложившуюся в биологии и географии практику, терминологическую полемику считают бессмысленной, по крайней мере до введения, как в физике, единых систем обозначения. В связи с изложенным не следует воспринимать раздел, посвященный постановке проблемы, как противопоставление иным трактовкам и формулировкам. Хотелось лишь отразить собственное понимание соотношения дисциплин и дать однозначную трактовку используемых терминов и понятий. Это авторское видение построения научных исследований.

При отражении накопленного опыта организации работ подробно описаны методы и варианты сбора первичного материала, наиболее адекватные, с нашей точки зрения, поставленным задачам. Остальные методы и подходы упомянуты лишь вкратце при предварительном обосновании выбора используемой методики.

Последующие разделы – это осмысление достигнутого в избранном направлении не только нами, но и всеми участниками исследований лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, в первую очередь Л.Г. Вартапетовым, Е.С. Равкиным, В.М. Ефимовым, С.М. Цыбулиным, В.А. Юдкиным и В.С. Жуковым. При этом отдельные разделы заимствованы из публикаций, выполненных с указанными коллегами совместно. Ссылки на эти работы приведены в соответствующих местах. В разработке методики стоимостной и ценностной оценки ресурсов наземных животных и расчета ущерба участвовал Н.Е. Огурцов. Неоднократный набор и исправление текста выполнены Л.Л. Миловановой, а оформление иллюстративного материала – И.Н. Богомоловой и Н.Н. Ливановой. Авторы искренне признательны всем перечисленным лицам.

Завершению методических и концептуальных разработок, а также обобщению полученных материалов и представлений способствовало выполнение проектов, поддержанных РФФИ (проект № 06-04-48503а на 2006–2008 гг.) и СО РАН (комплексный интеграционный проект СО РАН № 5.12 на 2006–2008 гг.). Написание работы частично профинансировано ведомственной целевой программой “Высшая школа 2006–2008 гг.” РНП. 2.11.5218.

Глава 1

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

1.1. Объект и проблемы зоогеографии

Под зоогеографией традиционно понимают науку, изучающую ареалы животных, фауну и историю ее формирования [Гептнер, 1936; Пузанов, 1938; Дарлингтон, 1966; Hengeveld, 1990; и др.]. Позднее к зоогеографии стали относить и вопросы пространственной неоднородности животного населения [Формозов, 1951; Воронов, Соболев, 1960; Кузякин, 1962; Второв, Дроздов, 1974; и др.].

Исследование пространственной структуры животного населения издавна привлекало внимание зоологов. Большинство подобных работ посвящено выявлению различий в обобщенных показателях населения разных географических зон и высотных поясов. Так, достаточно четко прослежено уменьшение плотности и разнообразия населения животных к северу и югу от широколиственных лесов или лесостепных дубрав [Гладков, 1958; Новиков, 1960; Рогачева, 1965; Ходашова, 1966; Чернов, Ходашова, 1966; Бутьев, 1967; Владышевский, Шапарев, 1974]. Сходные изменения свойственны летнему населению высотных поясов, где те же показатели уменьшаются вниз и вверх от уровня низкогорий или границы выполаживания, если характер поясной смены растительности примерно совпадает с широтной [Дроздов, 1963, 1965; Равкин, 1967а, 1973; Второв, 1976; Темботов, 1972]. Причина этих изменений связывается с зональными или подзональными отличиями в продуктивности биоценозов. Ю.Г. Пузаченко [1967] показал, что изменения плотности населения птиц коррелируют не столько с продуктивностью сообществ, сколько с продолжительностью безморозного периода.

Нередко внимание исследователей обращалось на зависимость плотности и разнообразия населения от состава и сложности структуры растительных сообществ: чем сложнее структура фитоценоза, тем обычно выше численность птиц и особенно разнообразие видового состава [Новиков, 1959; Дубинин, Торопанова, 1960; Бутьев, 1967; Кулешова 1968; MacArtur R., MacArtur J., 1961; MacArtur R., 1965]. Поскольку сложность структуры фитоценозов в пределах лесной зоны так же, как продуктивность, уменьшается к северу, то изменение разнообразия и плотности населения в общих чертах сов-

падает. Особенности пространственных отличий животного населения существенно сложнее в горных котловинах, где черты широтной зональности и высотной поясности весьма своеобразно сочетаются с влиянием климатической инверсии [Измайлов, 1967; Животное население..., 1968; Измайлов, Боровицкая, 1973; и др.].

Значительное число работ касается изменений, не связанных с зональностью. Они относятся в основном к выявлению влияния на структуру населения отдельных факторов среды, например возраста лесонасаждений, состава лесообразующих пород или хозяйственной деятельности человека. Как правило, эти работы выполнены на ограниченных площадях. Важность подобных среднemasштабных, но широких по охвату исследований возрастает в связи с необходимостью комплексного изучения ресурсов отдельных территорий, выявления причин и закономерностей, определяющих их неоднородность во времени и в пространстве.

Вышеизложенное дает основание считать зоогеографию сформированной научной дисциплиной, призванной выявить закономерности пространственного (проективного) распределения, т.е. изменения обилия видов (подвидов, форм и т.п.) животных и их сочетаний по земному шару.

1.2. Место зоогеографии в системе наук

Наиболее наглядно соотношение наук продемонстрировано Ю. Одумом [1975], подразделившим различные биологические научные дисциплины по рассматриваемым проблемам и по изучаемым объектам. Как видно из рис. 1, первые в "слоеном пироге" Ю. Одума расположены горизонтально, вторые – вертикально. Добавив к "проблемным" биологическим слоям географию, мы можем определить соотношение экологии и географии как "соседних" по решаемым задачам подразделений естествознания. При этом *экологию* мы определяем как науку о функционировании и функциональной структуре (в понимании А.К. Астафьева и Р.А. Зобова [1967]) надорганизменных биологических систем, а *биогеографию* – как науку о пространственном распределении этих систем, их пространственной структуре, в том числе о пространственных изменениях в их функционировании. Именно здесь, в предметных объектах этих наук, и пролегает граница между ними. Данные научные дисциплины имеют один и тот же объект исследований – биogeосферу – и различаются по изучаемым свойствам и закономерностям.

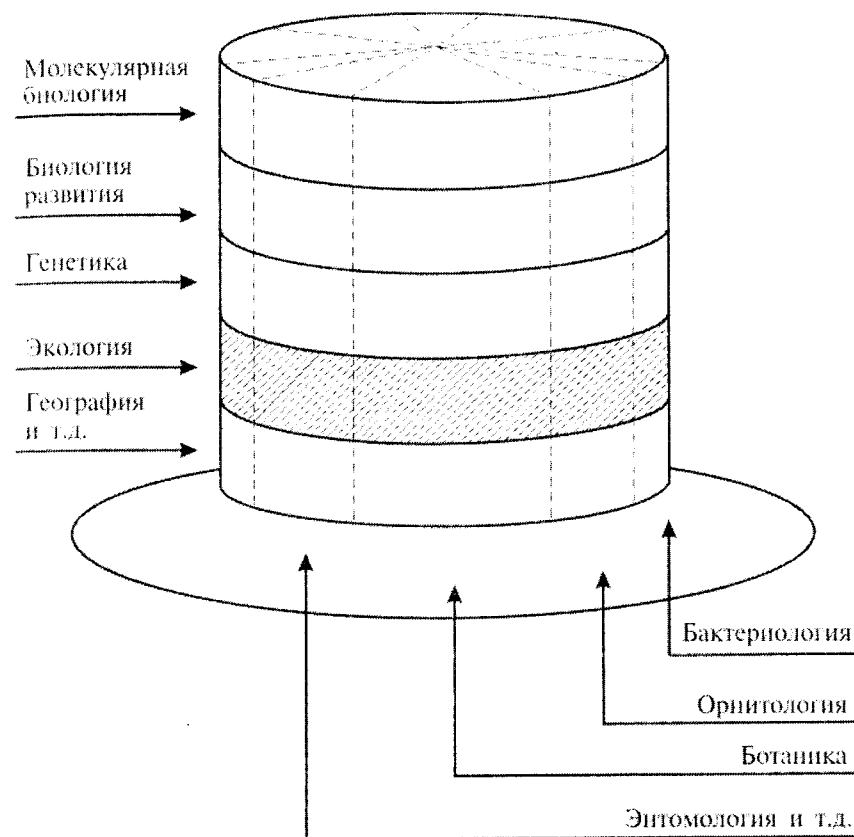


Рис. 1. "Слоеный пирог" соотношения научных дисциплин, по Ю. Одуму [1975], с добавлением географии.

При всей своей образности и простоте трехмерное отображение соотношения дисциплин не позволяет представить общую систему наук. Корректнее, с нашей точки зрения, отображать ее в виде многомерной матрицы, где экология и география образуют параллельные ряды, связанные друг с другом на всех уровнях рассмотрения изучаемых объектов.

В рамках географии изучение пространственной неоднородности живых объектов относится к биогеографическим проблемам. Сама *биогеография*, будучи частью физической географии, *представляется нам как география биоценозов* (рис. 2). Она изучает пространственное (проективное) распределение организмов и их комплексов (биоценозов) по земному шару [Воронов, Соболев, 1960]. Однако

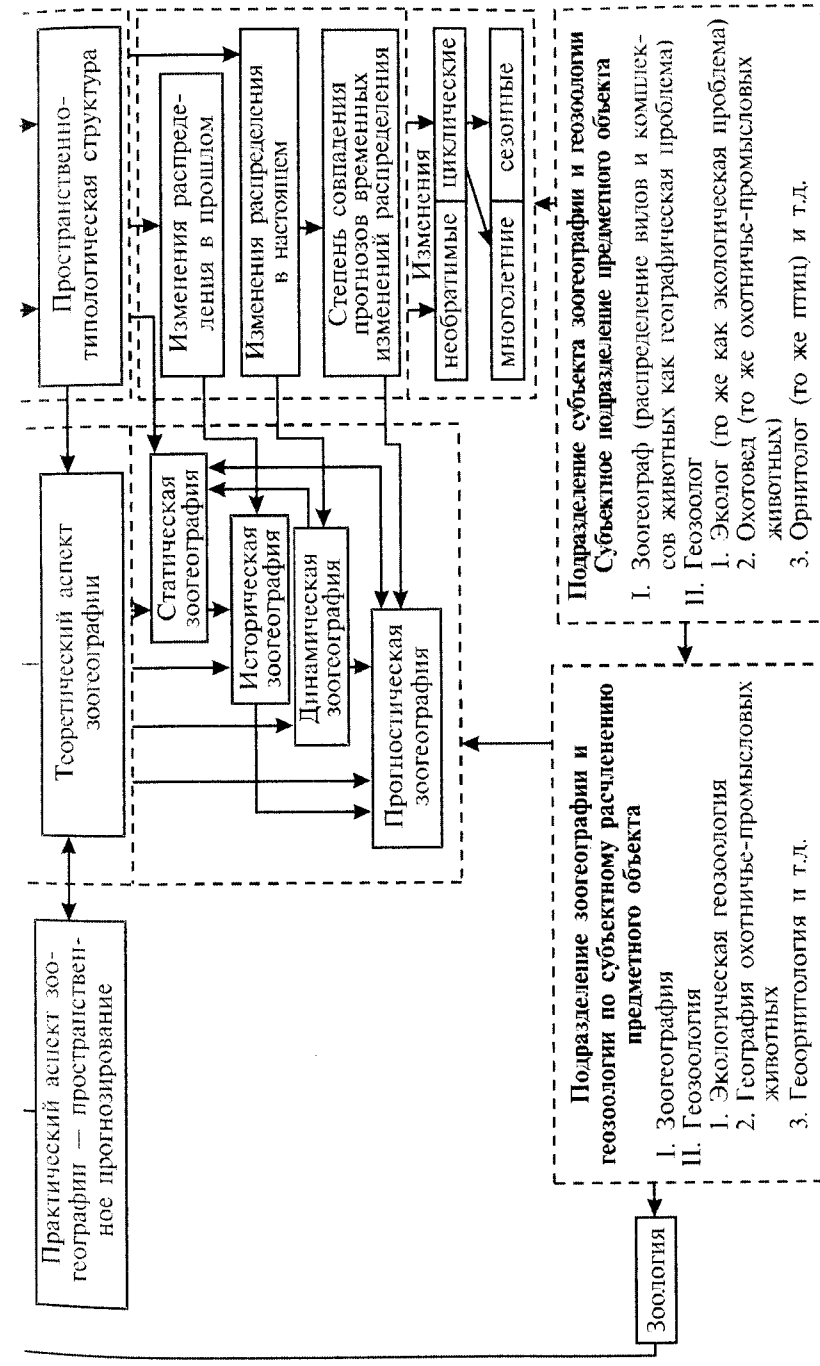
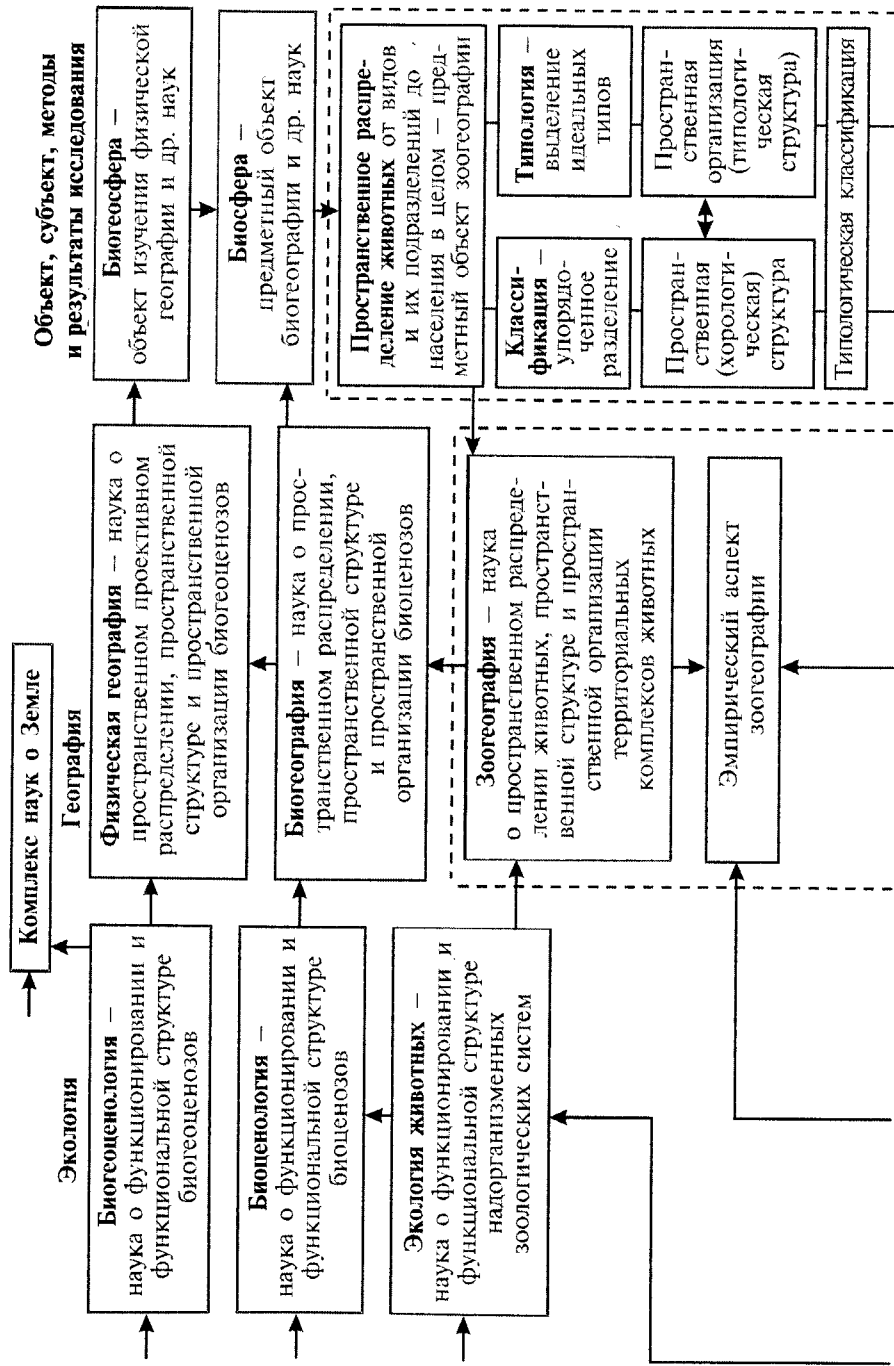


Рис. 2. Структура предметной области зоогеографии.

биоценозы столь сложны и многообразны, что их комплексное изучение под силу лишь коллективам, включающим специалистов по различным отраслям знаний. Отсюда проблему географии ценозов, в частности животного населения, по крайней мере на первых этапах изучения, приходится решать на примере отдельных групп животных, так называемых таксоценов, общие тенденции в неоднородности которых в той или иной мере отражают специфику изменения ценозов в целом.

В соответствии с этими представлениями **зоогеография** – часть биогеографии, изучающая распределение животных и пространственную структуру территориальных наборов особей как отдельных видов и их подразделений (подвидов, популяций и т.п.), так и населения животных разных видов независимо от систематического объема изучаемой группы. Это не значит, что в конкретных исследованиях необходим полный перебор от видов и его подразделений до населения животных в целом. В зависимости от поставленных задач и возможностей исследования могут начинаться с любого уровня дробности [Тупикова, 1969]. Возможность обобщения при собственно зоогеографических задачах, видимо, увеличивается по этому ряду в направлении к животному населению в целом.

Несомненные потери информации, связанные с уменьшением масштаба и дробности анализа, приводят к предпочтению средних уровней рассмотрения. Последующее обобщение воззрений проводится по блокам, составляющим население животных. Принципы объединения в блоки могут быть самыми разнообразными по функциональному, систематическому и другим признакам. Некоторые авторы относят такие работы к *геозоологии* [Формозов, 1951; Чернов, 1971а; Лиховид, 2001]. В то же время А.Н. Формозов называл геозоологию важнейшим звеном комплексной зоогеографии.

Четкое разграничение *зоологической географии*, *географической зоологии* и *экологии животных* провести трудно, хотя подобное разделение имеет значение при ограничении и осмыслении задач исследования. Подобных ограничивающих разделений может быть чрезвычайно много. Граница между зоогеографией и экологией животных, с нашей точки зрения, не может определяться дробностью изучения (территориальные комплексы особей одного, нескольких или всех видов) и основой, на которой проводятся исследования, хотя эти различия прослеживаются сравнительно четко. Географический масштаб изучения тоже не может быть критерием разделения, так как топологическое изучение геосистем, исследование их внут-

рифациальных особенностей ведется в масштабе более крупном, чем иные экологические работы [Топологические аспекты..., 1974].

Мы считаем зоогеографию и геозоологию направлениями разных наук – соответственно географии и зоологии, которые в пограничной зоне предметных областей могут иметь и нередко имеют общие методы и объект исследований, материалы и результаты. Различить конкретные разработки можно лишь по их целевой направленности, системе ценностей исследователя и декларируемому или реализованному им пути дальнейших обобщений [Равкин, Лукьянова, 1976].

Если следовать логике “слоеного пирога” Ю. Одума, то одни и те же результаты относимы как к зоогеографии (если дальнейшие построения и обобщения ведутся с общегеографических позиций – “все о закономерностях пространственного распределения”), так и к геозоологии (если сравнительный анализ ведется в рамках зоологической дисциплины – “все о животных и их комплексах”).

1.3. Введение в факторную зоогеографию

1.3.1. Исходные понятия и допущения

Ландшафтом считается “совокупность или группировка предметов и явлений, в которой особенности рельефа, климата, вод, почвенного и растительного покрова и животного мира, а также, до известной степени, деятельности человека сливаются в единое гармоничное целое, типически повторяющееся на протяжении данной зоны Земли” [Берг, 1936, с. 11]. Таким образом, при ландшафтном описании используется типологический подход, что связано с трудоемкостью сбора материала топологическим и индивидуальным способами. Специальных (профессиональных) ландшафтных описаний районов работ крупного масштаба обычно не имеется. Вследствие этого при практическом проведении исследований можно использовать диагностическую размерную поправку к определению ландшафта, сделанную А.П. Кузякиным [1962]. Не придавая ей абсолютного значения, можно считать ландшафтом выделы площадью не менее чем $2 \times 2 \text{ км}^2$, т.е. участки, которые могут быть отражены выделами на карте в масштабе 1 : 1 000 000.

Вслед за Н.А. Солнцевым [1949] мы считаем, что фации как наименьшие географические категории объединяются в урочища, в

свою очередь группирующиеся в ландшафт, поэтому “географический ландшафт представляет собой закономерно повторяющиеся и взаимосвязанные друг с другом сочетания нескольких или многих географических урочищ. Географические урочища построены из закономерно расположенных и постепенно переходящих друг в друга географических фаций” [Солнцев, 1949, с. 261], но ландшафт, в нашем понимании, соответствует типологическим группам ландшафтов Н.А. Солнцева.

Под **ландшафтным урочищем** понимается территориальный выдел, примерно соответствующий типу растительной формации. Различия сводятся к тому, что границы урочища проводятся нами по контурам доминирующей растительной формации с включением всех входящих в них разновидностей, не относящихся сюда типологически, но присутствующих территориально. Так, мелкие заболоченные западины, небольшие участки мелколиственных лесов рассматривались вместе с преобладающими, по площади темно- или светлохвойными лесами. Этот подход определяет возможность выделения “сложных” урочищ, например полей, чередующихся с перелесками, или пойменных лугов в сочетании с кустарниками и ивняками. Основным критерий для выделения подобных объединений сводится к масштабности, размеру занимаемой ими территории. Это связано со значительными трудностями проведения учетов столь подвижных животных, как позвоночные, в небольших по площади выделах. Отсюда урочищами считаются выделы, которые можно отобразить на карте в примерном масштабе 1 : 100 000. При выделении урочищ, естественно, учитывались особенности рельефа местности, увлажненности и антропогенной нарушенности.

В этом случае рассмотрение населения начинается не с наименьшего подразделения ландшафта – фации. Правда, существует мнение о том, что фации не являются объектом изучения ландшафтной географии и “только в том случае получают географическое звучание, когда рассматриваются как структурные части урочищ – низших, подлинно географических комплексов” [Мильков, 1970, с. 23]. Л.С. Берг [1945] трактовал фацию в более широком объеме, чем это принято сейчас. Наше представление об урочище близко к его пониманию фации. Подобные расхождения могут определять некоторые различия в типологической структуре населения и их нужно учитывать при сравнении с исследованиями, выполненными при иных точках отсчета – фациях, ландшафтах или ландшафтных районах. Правомочность анализа с любой дроб-

ностью рассмотрения в принципе не вызывает сомнений. Так, Д. Харвей [1974] считает, что “определение элемента зависит от масштаба, при котором мы рассматриваем систему или, как это называют Клир и Валах, от уровня разрешенности. Каждый элемент характеризуется тем, что с точки зрения соответствующего уровня разрешения (при котором система получает определение) он представляет собой неделимую единицу, чью структуру мы не можем или не хотим раскрыть” (с. 437).

Описанный метод выделения местообитаний как основы для проведения учетов весьма сходен с принципами ландшафтной классификации охотничьих угодий, предлагаемой В.А. Кузьякиным [1972], только он рекомендует использовать типологический, а не индивидуальный подход. Типологический и индивидуальный подходы и воззрения В.Б. Сочавы [1962, 1967, 1969, 1974], Г.Н. Анненской и др. [1963], А.А. Крауклиса [1967, 1969а, б, 1974], А.Ю. Ретегюма [1975] о факторно-динамических рядах фаций и объединении их по мезоформам рельефа, общей направленности движения вод, переноса твердого материала и химических элементов весьма привлекательны для зоологов. К сожалению, они часто неприемлемы в связи со спецификой распределения и подвижностью изучаемых животных и невозможностью проведения работ без предварительного тщательного крупномасштабного картографирования изучаемой территории специалистами-ландшафтоведами. При этом сравнимых результатов можно достичь лишь при единой наименьшей единице рассмотрения или топологическом подходе, что создает дополнительные трудности для зоологов, изучающих животное население. Использование растительности как индикатора при выделении границ урочищ и типологический, хотя бы вначале, подход доступны зоологам даже при ограниченных возможностях и позволяют им работать на территориях, не имеющих крупномасштабных ландшафтных описаний.

Под **географической популяцией (ценопопуляцией)** подразумевается условный территориальный комплекс особей одного вида, зарегистрированных в данном географическом выделе [Наумов, Гибет, 1967]. В соответствии с этим географические популяции могут быть различных рангов (популяции отдельных урочищ, ландшафтов, подзон, ключевых участков) и соответственно иерархии входят друг в друга. Понимаемые так популяции динамичны, т.е. одни и те же особи животных могут входить одновременно в разные географические популяции в соответствии с долей времени, которое они проводят в данных географических выделах. Степень изоляции и генетическая

неоднородность их не обсуждаются, так как рассматриваемые территориальные популяции внешними условиями не изолированы, если изучение изолирующих механизмов не входит в задачи исследований.

Под **биоценозом** понимается вся совокупность живого данного географического выдела и, не обсуждая проблемы его границ и функционирования, так же как для населения и популяций, принимаем его условно в границах географических подразделений.

Животное население (сообщество животных) определяется как совокупность особей всех или рассматриваемой части видов животных, постоянно или временно находившихся в момент обследования на территории в пределах принятых границ. **Средой обитания** называются все условия, включая ресурсы, необходимые для существования животных. **Ресурсами** для животного населения служит то, что им потребляется или присваивается, т.е. потребляется или защищается от других потребителей. **Экологическим разнообразием ресурсов** называются различия в их пригодности для потребления разными видами животных. Чем большее число видов животных может их использовать, тем ресурсы экологически разнообразнее. Экологическая специфика ресурсов и условий – это возможность использования и существования в них тех или иных видов животных, приспособленных к их потреблению и жизни в этих условиях.

Условиями считаются абиотические факторы внешней среды, от которых зависит существование животных, но в отличие от ресурсов они не потребляются и не присваиваются животными непосредственно [Бигон и др., 1989]. **Обилием** называется число особей учитываемых животных в пересчете на одну из принятых единиц (площади, расстояния или условных отработанных ловушко-суток). В отличие от этого понятия **численностью** считается общее количество особей (запас) на той или иной территории [Беклемишев, 1961]. В описании при анализе временных изменений в показателях обилия нередко пользуются и термином “численность”, что правомерно, когда изменение обилия адекватно отражает смену уровня запаса. Общее количество особей всех видов, входящих в население, считается его **плотностью**, или общим (суммарным) обилием.

При описании распределения животных и их населения обычно используются следующие границы оценок обилия и степени преоб-

ладания (по А.П. Кузякину [1962], с добавлениями верхних и нижних градаций):

Градация обилия	Число особей на единицу пересчета
Чрезвычайно многочисленные	1000 и более
Весьма многочисленные	100–999
Многочисленные	10–99
Обычные	1–9
Редкие	0,1–0,9
Очень редкие	0,01–0,09
Чрезвычайно редкие	Менее 0,01

При описании населения беспозвоночных, число экземпляров которых в пересчете на единицу площади или орудий лова очень велико, для сравнения с позвоночными целесообразно переходить на показатели биомассы или количества трансформируемой энергии.

Доминанты составляют 10 % и более от общего обилия. В последнее время вместо доминантов в описании нередко приводят **лидирующие виды**, т.е. первые 3, 5 или 10 видов по обилию, биомассе или энергетике. Порог числа вводится исследователем условно, в зависимости от возможностей описания. Преимущество лидеров по сравнению с доминантами заключается в равном их числе, в то время как количество доминантов колеблется от 0 до числа всех встречаемых видов. Основная задача выделения доминантов и лидеров заключается в упрощении описания, т.е. представляет собой один из методов снижения многообразия видов. **Иерархия видов** свидетельствует в данном случае лишь о преобладании, а отнюдь не доминировании одних и подчинении других, поэтому понятие лидерства следует признать более корректным и предпочтительным по сравнению с доминированием. **Фоновыми видами** считаются все зарегистрированные виды, обилие которых составляет не менее одной особи на единицу пересчета.

Под **видовым составом населения** следует понимать лишь тот набор видов, который зарегистрирован в использованных материалах, в отличие от фауны, под которой обычно понимают всю совокупность видов, обитающих на данном участке [Воронов, 1963]. **Фаунистическим составом населения** считается соотношение долей

представленных в нем фаунистических типов отдельно по числу видов и особей. **Фаунистический тип** (тип формирования фауны) понимается как набор видов со сходной тенденцией распределения (в целом по Палеарктике), что до некоторой степени может отражать характер продвижения их от мест формирования типа [Штегман, 1938].

Сходством считается пересечение в признаках сравниваемых объектов. Мерой фаунистического сходства обычно считается число общих видов, отнесенных к сумме встреченных видов, максимальному или минимальному их числу в двух сравниваемых вариантах. Для количественных признаков учитывается сходство не только по общим видам, но и числу особей, относящихся к ним. В этом случае в самом общем виде сходство оценивается как отношение компонентов общности и различий (например, суммы наименьших значений по общим видам сравниваемых вариантов, отнесенных к сумме наибольших значений по всем видам).

Все природные и природно-антропогенные объекты из-за своей сложности, многомерности и гностической неисчерпаемости могут быть рассмотрены, описаны и сопоставимы лишь по части их свойств и параметров. Выделенная для познавательных целей часть сложного объекта может быть рассмотрена и описана более чем одним способом, в частности в целостных или системных представлениях. Отсюда **системами** мы считаем упорядоченные совокупности взаимосвязанных элементов, вычлененные исследователем из природных сложных объектов с гностическими целями в соответствии с его методологическими представлениями. Все далее рассматриваемые системы – есть продукты взаимодействия объективной реальности и использованного исследователем подхода.

Под **пространственно-типологической структурой населения** подразумевается общий характер его территориальных изменений, что отражает специфику интегрального влияния среды на распределение животных в целом или большей их части. При этом изменение населения рассматривается в связи с доминирующими структурообразующими факторами среды.

Структурообразующими факторами считаются те из градиентов среды, включая внутринаселенческие отношения, которые значимо определяют пространственные изменения животного населения. Условия и ресурсы образуют внешнюю среду сообществ, а внутринаселенческие отношения одновременно являются внешней средой для одних видов, определяемой другими видами, т.е. лишь частично вхо-

дят в среду, определяющую неоднородность населения в целом. Оценки связи неоднородности среды и населения не соответствуют непосредственной значимости этих факторов для животных как организмов, а отражают степень корреляции пространственно-временной изменчивости сообществ и условий их существования. Так, кислород абсолютно необходим для жизни большинства животных, но его на Земле везде достаточное количество, поэтому он не определяет их распределения. Совокупное влияние условий (ресурсов и других факторов среды) на территории в пределах принятых границ называется **природным или природно-антропогенным режимом**.

Все факторы и режимы выявляются по реакции животного населения на среду. Они должны быть соотнесены с экологическими потребностями и особенностями изучаемой группы животных, т.е. необходимо исходить из позиций зооцентризма [Второв, 1968]. Должны учитываться специфика территории, где проводятся исследования, масштаб и ранг рассмотрения, а также особенности выборки – ее достаточность, дробность, методические и методологические ограничения. Различия в среде могут отражаться в виде экспертных (балльных) оценок. При этом предпочтительнее использовать пейзажные (ландшафтные) признаки, которые легко считать с природно-географических карт, аэрокосмических снимков, на местности и по описаниям местообитаний. Например, теплообеспеченность для теплокровных животных в летний период выявляется только через растительность и кормность, в то время как у холоднокровных – непосредственно как интегральный результат широтно-поясной теплообеспеченности и затененности.

Под **пространственной организацией** сообщества понимаются (основной, главный) инвариантный набор и соотношение по значимости структурообразующих факторов, т.е. наиболее значимые факторы среды или внутренней организации, создавшие и (или) поддерживающие пространственную структуру населения.

1.3.2. Подходы к анализу материала

Факторную зоогеографию некоторые авторы относят к географической зоологии, так как она посвящена распределению отдельных систематических групп животных, а не животного населения в целом или численно преобладающих видов [Кузякин, 1962]. Кроме того, наш подход к изучению населения весьма сходен с геоботаническими принципами, а подобные направления А.П. Кузякин тоже

относит соответственно изучаемым объектам к зоологии и ботанике. А.М. Чельцов-Бебутов [1970] наши исследования счел бы, вероятно, зоогеографическими, поскольку они выполнены на ландшафтной основе. В то же время в соответствии с ранее опубликованными классификациями зоогеографических направлений их следует отнести к каузальной или общей зоогеографии и преимущественно к экологическому направлению [Гептнер, 1936; Пузанов, 1938].

Различение географической зоологии и зоологической географии по признаку исследования видов или населения неоднозначно и относительно в связи с плавностью, континуальностью переходов между крайними вариантами рассмотрения. Выделение фоновых или преобладающих видов носит характер качественной пейзажной характеристики сообществ. Хотя вычленение и связано с численностью, но оно относительно, поскольку проводится обычно дифференцировано для разных систематических групп, т.е. ведется по долевым принадлежности от разных уровней численности. Введение единого уровня отсчета практически невозможно в связи с трудностями оценки обилия всех групп животных одновременно. Кроме того, столь широкое механическое объединение едва ли целесообразно для зоогеографических целей из-за того, что распределение большинства видов и групп уникально, и априорное обобщение может привести к существенным потерям информации и к полной обезличке населения. Сама же идея оценки иерархии значимости как пути ограничения многообразия видов весьма продуктивна и позволяет сохранить в ограниченной степени качественную специфику населения, однако степень ограничения должна соизмеряться с целесообразностью. Ограничиваться констатацией фонового состава по численности или другим показателям нельзя. Главная задача изучения населения сводится к выявлению закономерностей пространственных изменений, а не к описанию в пределах заданных границ. Изменения должны проследиваться не только по отдельным суммарным (итоговым) показателям (плотность, разнообразие, фоновый состав и т.д.), но и по интегральной качественно-количественной характеристике, выраженной через степень сходства (различия) территориальных комплексов животных. Отсюда объем изучаемой группы и не столь важен, хотя, конечно, чем шире охват, тем представительнее выборка. Поскольку главная задача заключается в познании закономерностей пространственной неоднородности и охват сообщества даже по массовым видам основных групп животных весьма затруднителен, объем изучаемой группы, тем более альтернатива вид –

население, не может быть достаточным основанием для разделения на геоэкологию и зоогеографию, по крайней мере, в конкретных исследованиях.

А.М. Чельцов-Бебутов [1970] для карт с зоологической нагрузкой проводит подобное разделение по основе, на которой они выполнены. Если она ландшафтная, тогда карта считается зоогеографической, при отсутствии такой основы – зоологической. При этом картографирование видовых ареалов без их внутренней дифференциации на ландшафтной основе считается предметом зоологии, с использованием таковой – географии, что явно не соответствует цели изучения ареалов.

Таким образом, различение геоэкологии и зоогеографии сводится, с одной стороны, к дробности рассмотрения, с другой – к полноте описания (изученности) основы, характеризующей среду обитания. Ограничение возможностей или специфика поставленных задач может привести к использованию любой основы – геоботанической, лесотипологической или даже административной с привлечением к анализу общегеографических сведений. Все такие исследования, с нашей точки зрения, будут относиться к зоогеографии, если цель их сводится к выявлению пространственных изменений в распределении изучаемых объектов, но будут различаться по характеру использованной основы.

Нет сомнений, что в большинстве случаев ландшафтная основа предпочтительнее как синтетическая, комплексная и единая. Однако она так же, как и все остальные основы, задана исследователем животному населению и априори неизвестно, всегда ли границы разных рангов основы будут совпадать с имманентной (собственной) дискретностью животного населения. Лишь хронологический подход позволяет увязать на единой основе распределение различных животных и их комплексов. При этом подходе, поскольку границы жестко заданы (или в лучшем случае целесообразно адаптированы), не может не быть несовпадения ландшафтных или любых других границ с дискретностью в распределении животных [Чельцов-Бебутов, 1970].

Правильнее говорить все-таки о степени совпадения (несовпадения) этих двух систем субъектного расчленения. Для оценки степени совпадения пространственной изменчивости основы и предмета изучения нужен специальный анализ собственной пространственной структуры населения и распределения видов животных. Описание в этом случае может проводиться в системе географиче-

ских или математических координат и только потом накладываться на любую другую основу. При этом подход в сборе материала в идеале должен быть топологическим, т.е. с детальным картированием, или размеры обследуемых площадок и трансектов должны быть меньше ареала-минимума исследуемого объекта, т.е. минимальной территории, используемой в момент исследования особью, семьей, стадом и т.п.

В зоогеографических исследованиях, выполняемых на любой основе, возможны *различные подходы* к анализу материала (рис. 3). Сведения, полученные разными способами, должны обобщаться при синтезе, но в реальных исследованиях, как правило, прослеживается доминирование одних подходов над другими или используется часть из них сообразно с задачами и возможностями. Наиболее детальным и практически свободным от всякой возможности навязывания границ среды распределению объекта следует считать топологический подход [Нееф, 1974; Топологические аспекты..., 1974]. Суть его сводится к точечным, или минимальным по площади, замерам параметров объекта без предварительного выделения наименьшей территориальной единицы. Эти элементарные индивидуальные территориальные комплексы выделяются позднее на основе проведенных замеров. Выделение и усреднение данных внутри этих комплексов относится к сфере индивидуального подхода.

Дальнейшее обобщение (укрупнение) индивидуальных комплексов животных возможно тремя путями. Первым из них можно считать хорологический (индивидуально-хорологический) подход. В этом случае объединение в группы вариантов возможно только при их территориальной смежности (хорологическая аксиома). Однако нередко пространственная сопряженность индивидуальных комплексов менее значима для животных, чем экологическое сходство разобщенных участков. Для анализа таких ситуаций приходится игнорировать хорологическую аксиому [Нееф, 1974] и объединять варианты населения животных в группы (типы) по их сходству или по сходству условий местообитания, считая, что оно выше индивидуальных особенностей. Последнее допущение иногда неизбежно, так как обследование обширных территорий топологическим и индивидуальным подходами слишком трудоемко и не всегда оправдано при среднем и мелком масштабе исследований. Этот подход называется типологическим.

Подход, называемый факторно-динамическим [Анненская и др., 1963; Крауклис, 1967], представляется переходным, промежу-

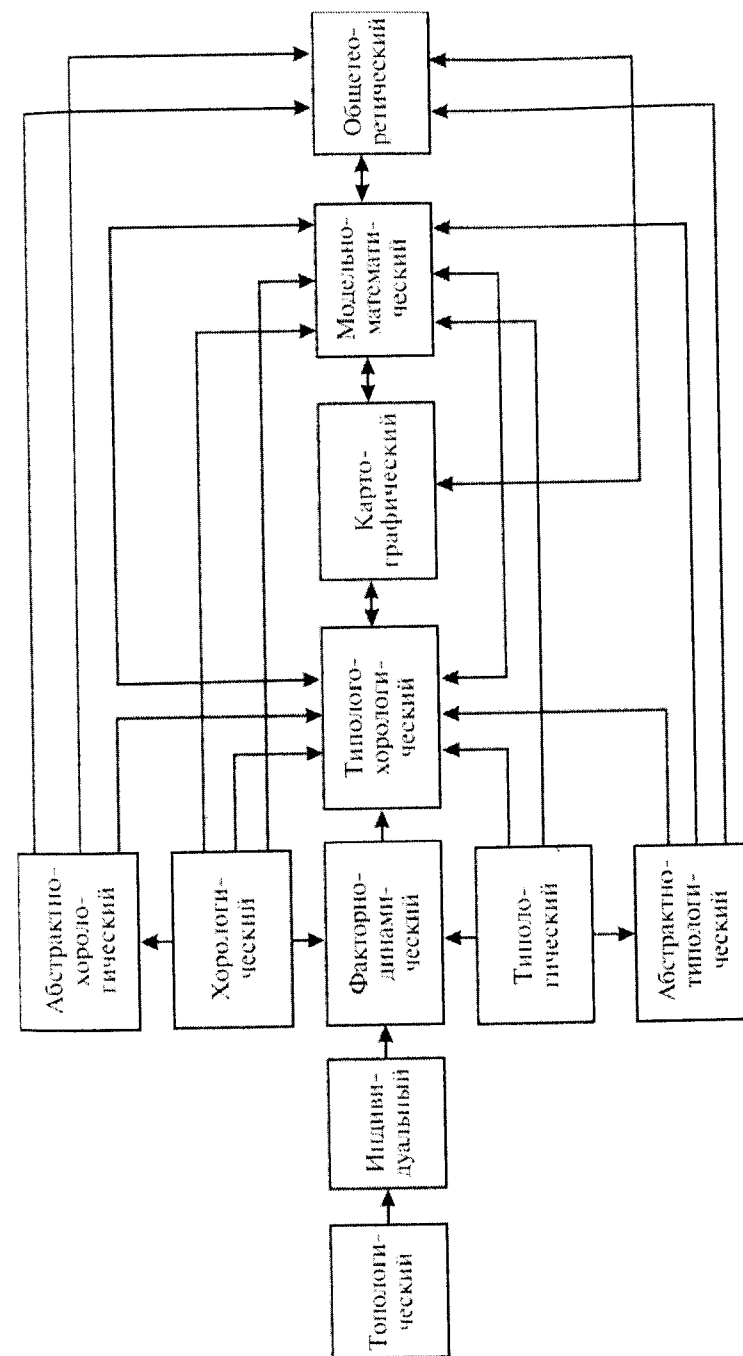


Рис. 3. Основные подходы к изучению географической среды.

точным между хронологическим и типологическим. В этом случае анализ пространственной динамики проводится по одному или нескольким из выбранных и закрепленных искусственно градиентам среды (рельеф, сток, влажность, теплообеспеченность и т.д.).

Типологический и факторно-динамический подходы к обобщению материала могут рассматриваться как самостоятельные, так и дополнительные к хронологическому и в сочетании с ним давать типолого-хронологическую характеристику, отражающую имманентную (собственную) пространственную структуру, которая может быть отображена на карте. Картография в этом случае является не только вспомогательным изобразительным средством, но может рассматриваться и как познавательный подход.

1.3.3. Соотношение классификации, типологии и хронологии

Типология и классификация по сути представляют собой различные методы познавательной деятельности. Обычно типологию сводят к частному случаю классификации, либо рассматривают их в качестве синонимов для методологических процедур одного и того же рода [Быков, 1973; Российский энциклопедический словарь, 2001]. Однако классификация и типология – два принципиально не совпадающих способа упорядочения представлений и организации материала [Заргаров, Равкин, 1971].

В задачу любой классификации входит разнесение исследуемых объектов, вплоть до элементарного, каждый из которых при получении конечного результата может принадлежать только к одному таксону нижнего яруса классификации. Наименьшие таксоны классификации существуют самостоятельно и определяются независимо от их связи с другими однопорядковыми таксонами. Они выступают единицей дискретного расчленения исследуемой совокупности. Таким образом, при классификации мы получаем соответствие по ярусам иерархической организации материала через сведение нижележащих таксонов к вышележащим.

Главная процедура типологизации сводится к построению (конструированию) понятия “тип”, выступающего идеальной единицей реконструируемого образования, т.е. речь идет о воссоздании понятия организованности объекта изучения. Исследуемый материал при этом выступает как непрерывный ряд состояний и реализуется только через сравнение выделяемых типов между собой. Каждый из них

получает смысл и специфическое значение через связь с другими блоками той же системы типологии. В отличие от классификации результаты типологии никогда не сводятся к окончательному разнесению элементарных объектов по выделенным таксонам. Конечная задача типологии – это получение набора типов, а сами анализируемые объекты реализуются при последующей типологической классификации по принципу больше или меньше представлено того или иного из сконструированных типов. Процедуры классификации и типологии применимы к анализу одной и той же совокупности и дополняют друг друга, раскрывая разные стороны самого объекта.

В географии существует несколько иное представление о типологии, которое сводится к упорядочению имеющихся материалов с игнорированием хронологической аксиомы [Нееф, 1974]. В отличие от хронологии, где учет территориальной смежности обязателен, типологическая классификация проводится по сходству, независимо от соседства с другими выделениями. Правильнее, видимо, различать в этом случае типологическую и хронологическую классификации. По сути, типология в географии основана на идеальных представлениях об априорно значимом сходстве биогеоценозов и, в частности, животного населения в типологически однородных условиях, т.е. на территориях, относящихся к одному типу по той или иной классификации, в том числе – к идеальным. Отсюда принципиальных различий в понимании типологии в географии и общей методологии нет. Просто в географии для экономии в устной и письменной речи вместо типологической и хронологической классификации употребляется сокращение до типологии и хронологии. Это, скорее, соответствует идеальным представлениям о данных методологических приемах, чем о их реализации.

1.3.4. Автоматическая классификация (кластерный анализ)

Оценка связи неоднородности населения и среды может проводиться корреляционным, регрессионным, логико-информационным анализом, однако лучший результат эти способы дают в сочетании с предварительной автоматической классификацией. Суть ее сводится к выявлению имманентной, т.е. собственной, ненавязанной неоднородности или структуры, т.е. классификации с оценкой сходства между классами (группами) по сходству-различию вариантов населения, и лишь потом рассчитывается степень корреляции выявленных

трендов изменений или разбиения населения с градиентами среды. Этим автоматическая классификация отличается от факторно-динамического подхода, где имеется обратная процедура сравнения. (Подробнее на этом мы остановимся в разделе, посвященном классификации животного населения.) После того как значимые структурообразующие факторы и их иерархия описаны, появляется возможность абстрагироваться от реальной поверхности Земли и перейти к построениям в многомерном факторном пространстве. Выявленные при этом тренды (направленные изменения) в связи с определяющими их факторами или особенностями внутренней организации показывают закономерности, определяющие характер изменений животного населения данной территории.

Абстрагирование от реальной поверхности возможно и в хорологии. Здесь абстрактное хорологическое пространство сохраняет характер территориальной смежности, но реальное расстояние между объектами заменяется на факторное расстояние, например энергетические, временные или материальные затраты, необходимые на преодоление этого расстояния, как это сделано у В. Кристаллера, И. Тюннена, А. Леша и др. [Гарнер, 1971]. По мнению Э. Неефа [1974], при таком абстрагировании “выступает скрытый за частностями закон размещения”, а “индивидуальные особенности местоположения при этом оказываются помехой”. Он считает, что генерализация (типолого-хорологическое упорядочение) “не ведет к разъяснению закономерностей и, в общем, является не столько методом географического исследования, сколько необходимым вспомогательным средством географического изображения и изложения” (с. 107).

Все эти подходы упорядочения являются классификационными. В зависимости от степени и общности классификации, полноты, надежности, универсальности она может быть как элементом описания, так и теоретическим достижением [Харвей, 1974]. Кроме классификации следует выделить еще один вид упорядочения – ординацию. На ординационных схемах отражается характер изменений объектов без разбиения их на классы. Этим подходом приходится пользоваться при отображении континуальных изменений или когда задача заключается лишь в иллюстрации пространственных трендов.

Результаты всех подходов к обобщению материала могут быть использованы при математическом моделировании, итоги которого, в свою очередь, так же как и результаты использованных ранее подходов, должны синтезироваться при создании общей теории

пространственной неоднородности животного населения и ее временной динамики.

Многие из этих подходов используются одновременно и в разных сочетаниях, и названия их не всегда полностью исчерпывают набор применяемых способов. В идеальном представлении эта схема выглядит несколько иначе (см. рис. 3). Целью всех географических исследований можно считать выявление и описание распределения естественных геосистем, т.е. их систематику. В географии она может иметь смысл только как региональное (естественно-индивидуальное) упорядочение [Нееф, 1974]. Однако выявление и познание этих систем неизбежно вынуждает к упорядочению объектов, естественная дифференциация которых не доказана, или этот принцип нарушается для познавательных целей. В этих случаях возможны два подхода. Первым из них следует считать классификацию и ординацию как упорядочение реальных объектов. Включение их в один подход определяется тем, что классификацию можно считать ординацией с разбиением на ранжированные классы, а ординацию – классификацией с ранжировкой, где каждый элемент представляет собой отдельный класс.

Вторым подходом следует считать типологию. Основой для упорядочения может быть сходство по отдельным признакам (генезис, морфология, функционирование, отношение к выделенному типу, долевое их участие и т.д.) или их комплекс (полный или часть). В связи с этим классификация, ординация и типология могут быть генетическими, морфологическими, функциональными и т.д., а в идеале должны учитывать все признаки или наиболее значимые из них.

При классификации и остальных подходах возможно внесение дополнительных условий упорядочения, среди которых можно выделить индивидуальное, полностью или частично хорологическое и градиентное. Первое требует доказательства отношения к одной естественной индивидуальной геосистеме. В этом случае классификация сливается с систематикой. Правда, естественность мелких и средних подразделений биogeосферы, а не отдельных систем вроде гидрологических, еще предстоит доказать. Существует мнение о возможности проведения для сложных комплексов лишь условных границ по принципу их целесообразности для решения поставленной задачи [Нееф, 1974]. Последовательно хорологический подход – еще не доказательство естественности объединения пространственно-сопряженных территорий. Оно может быть чисто механическим, а в

ряде случаев проводится с гносеологическими целями. Хорологическая аксиома может частично или полностью игнорироваться. В первом случае это абстрактно-хорологический подход, во втором – абстрактно-типологический. Частичное соблюдение хорологической аксиомы с закреплением при анализе градиента среды дает факторно-динамический подход. Совокупность всех подходов (геосистематика) иногда называют экологическим подходом, а некоторые авторы включают в этот метод оценку географической среды обитания человека.

Все эти общегеографические подходы приемлемы и в биогеографии (зоогеографии), но специфика их заключается в поисках имманентной структуры животного населения как частного объекта изучения, а также выявления структурообразующей организации, которая может сводиться к действию среды и внутренним механизмам формирования и поддержания пространственной структуры населения.

1.3.5. Представления о типах населения животных

Исходя из вышеизложенного, следует выделить несколько представлений о типе животного населения. Можно различать формализованные типы, идеализированные, концептуальные и идеальные.

Формализованными типами считаются группы вариантов, выделившиеся при первом объединении объектов в группы по сходству с помощью кластерного анализа. При низком сходстве населения формализованные типы выделяются как сгущения групп на структурном графе или при повторном кластерном агрегировании средних вариантов, рассчитанных при первой классификации.

Идеализированным типом считается группа, дополненная отклоняющимися вариантами, которые имеются в выборке, но не попали в группу, где находится большинство аналогичных по объяснению проб. Кроме того, из этой группы исключены варианты, большая часть аналогов которых находится в другой группе. Иными словами, это тип, состав которого приведен в соответствие с определенным факторным объяснением. Этот процесс может идти дальше, когда из группы исключены варианты, присутствие которых хотя и понятно с предметной точки зрения, но является частным случаем, мешающим формулировке обобщенных представлений.

Концептуальным типом может считаться группа, состав которой увязан с общей концепцией, и, как правило, не по одной, а сразу по

нескольким классификациям. Все эти типы – фактически лишь маркировка таксонов классификации с разной степенью идеализации.

Идеальный тип – это уже не реальная группа, а только понятие [Вебер, 1994].

В реальности в классификационные типы (таксоны высокого ранга) входят варианты с наибольшим участием представителей или элементов того или иного идеального типа. В этом контексте идеальными можно считать типы фауны Б.К. Штегмана [1938], а реальные орнитокомплексы составлены представителями нескольких типов фауны. На этом примере целесообразно подробнее рассмотреть алгоритм формирования идеальных и реальных типов животного населения. Так, прежде всего, при анализе эмпирических данных должна быть составлена классификация видов по сходству в конфигурации (форме) ареалов, происхождению и расселению. Эта классификация носит предварительный характер и может быть не четкой, а интуитивной, с некоторым числом промежуточных групп с противоречивыми характеристиками и неопределенной однозначно типовой принадлежностью. На основе такой нечеткой классификации формируется идеальное представление о типе фауны как группе видов с одинаковым местом происхождения или рефугиумом во время ледникового периода, откуда эти виды расселялись по остальной территории в постгляциальное время. Таким образом, оказывается недостаточным формального сходства в конфигурации ареалов, необходимо еще родство по происхождению и/или одинаковая историческая судьба в определенный период формирования группы (фауны, по Е.Н. Матюшкину [1972]), а также совместный путь расселения после этого периода.

Далее наступает синтез полученных (сформулированных) представлений. В данном случае, например, формулируется гипотеза о том, что сибирские виды пережили ледниковый период в ангарском рефугиуме, где сохранились темнохвойные леса, а европейские виды – в неморальных и разреженных лесах лесостепного характера южной части Европы. В послеледниковое время и те и другие заполняли образовавшийся разрыв в ареалах – одни с запада по лесостепным, широколиственным и подтаежным лесам по мере их проникновения на освободившуюся территорию, а другие с востока вместе с восстановлением темнохвойных лесов.

Естественно, что не все виды произошли или пережидали ледниковый период в одной точке и затем одинаково расселялись, поэтому после формулировки сути понятий сибирский, европейский

типов фауны и т.д., их идеальные границы надо было наполнить конкретным содержанием – видами птиц, относящихся к каждому типу. Эта процедура и результат считаются нами типологической классификацией видов. Затем Б.К. Штегман картографически показал, что реальные орнитокомплексы формируются из представителей различных типов фауны и продемонстрировал континуальность конкретных фаун. Следующей задачей по логике исследования должна быть классификация по соотношению представителей разных типов в реальных наборах. В данном случае – это орнитогеографическое районирование территории. Однако автор считал данную задачу нерешаемой по причине постепенности изменений в фауне.

Сходный алгоритм используется и при исследовании животного населения. В этом случае сначала проводятся учеты животных на той или иной природно-географической основе. Полученные результаты служат исходной матрицей для расчета коэффициентов сходства каждого варианта населения с каждым. На основе этих коэффициентов проводится классифицирование объектов. Затем полученное разбиение совокупности объясняется и идеализируется. На основе идеализированного разбиения формируется концепция неоднородности сообществ и составляется концептуальная рабочая классификация. С увеличением выборки процедура повторяется и получаемые классификации уточняются. После накопления таких классификаций формируется представление об идеальных типах населения.

Идеальным типом животного населения мы считаем сообщество идеального, как правило, зонального или поясного типа растительности. Идеальный зональный тип растительности – это гипотетический фитоценоз, в котором представлены все типичные варианты относящихся к нему ассоциаций. Соответственно к идеальному зональному типу сообществ животных относятся все варианты населения этих ассоциаций. При этом принимается, что обилие всех видов растений и животных равно максимально возможному.

Рассмотрим это на примере лесных типов растительности и населения животных. Само собой разумеется, что идеального леса и животного населения в природе нет и быть не может, как и, например, идеального газа, который неукоснительно, хотя и чисто теоретически, подчиняется сформулированным законам. В нашем случае это абсолютно нереальное сочетание, используемое только в качестве точки отсчета. Все реальные наборы в той или иной степени отличаются от него. Мера этих различий позволяет сравнивать реальные сочетания между собой для оценки композиционной специфики сообществ.

К типичному набору лесов Северной Евразии можно отнести весь набор естественных лесов нормальной полноты, т.е. не включающий разреженные, редкостойные, парковые леса, редколесья, зарастающие вырубки и гари, молодняки, парки, скверы, искусственные древесные насаждения, окультуренные, угнетенные, заболоченные и деградирующие под влиянием хозяйственной деятельности леса. Входящие в пределы лесов нормальной полноты небольшие по площади поляны, тропы, вывалы и естественные включения участков с повышенной или, наоборот, пониженной влажностью, освещенностью и иными отличиями, не приводящими к изменению понятия леса нормальной полноты, не исключаются. Соответственно все варианты населения в границах этих гипотетических лесов образуют идеальный тип лесного населения животных. Все реальные варианты сообществ обеднены по разнообразию, по отношению к исходному идеальному сообществу и обогащены за счет включения представителей чуждых типов растительности и населения.

Итак, значение типологии не исчерпывается ее вспомогательной ролью. Этот способ может использоваться как самостоятельный гносеологический прием. Типология лучше, чем хорология, отображает не фактологическую пространственную структуру, которая в значительной мере зависит от случайных или малозначимых отношений и связей, а пространственную организацию, т.е. причинную сторону явления, организующую данную структуру, поэтому можно выделять самостоятельный абстрактно-типологический подход, с помощью которого, игнорируя хорологическую аксиому, абстрагируясь от реальной смежности и реального пространства, можно построить теоретические идеальные конструкторы, отражающие причины и общие закономерности пространственной упорядоченности животного населения.

Э. Нееф [1974] считает, что “при типизации все основное закономерное в многообразии явлений сохраняется и даже концентрируется, благодаря отбрасыванию некоторых, менее существенных побочных явлений. Разумеется, это возможно лишь при условии, если выбраны соответствующие типовые признаки, которые репрезентативно отражают основные явления и вскрывают тем самым законы организации материи. Только в этом случае типологический подход может служить надлежащим средством исследования” (с. 107).

1.3.6. Особенности факторного направления исследований

Факторное направление в зоогеографии названо так, поскольку в нем провозглашено, что выявление основных факторов, определяющих пространственную структуру животного населения, оценка силы и общности связи их с неоднородностью сообществ, представляет собой одну из главных и непреходящих задач [Равкин, 1984]. В связи с этим объектом изучения факторной зоогеографии является не только пространственная неоднородность самого животного населения, но и определяющие ее факторы среды.

Не вызывает сомнений, что факторы среды в прошлом и особенно в настоящем в значительной степени определяют современный состав и численность животных, а также специфику растительности, с которой, в свою очередь, связано животное население. Эти представления отражены в ряде зоогеографических направлений, в частности в экологической зоогеографии [Воронов, Соболев, 1960] и каузальной (причинной) [Гептнер, 1936; Пузанов, 1938], а также в ландшафтной зоогеографии [Кузякин, 1962].

Для факторного направления в зоогеографии характерны сужение и конкретизация задач, а также специфичность исследовательских приемов. От экологической зоогеографии оно отличается тем, что изучает преимущественно пространственную неоднородность животного населения, его морфологию [Беклемишев, 1970], а не функциональные особенности сообществ. Изучение функционирования экосистем составляет, как уже говорилось выше, суть экологии, а географическая изменчивость в функционировании представляет собой соответственно предмет экологической зоогеографии. Считается, что в географических исследованиях новейшего времени преобладает интерес или к пространственной морфологии (учение о природных зонах, районирование, поляризация), или к видению объекта как механизма с внедрением процессоведческих методов [Шальнев, 2000]. Исходя из этих представлений, факторную зоогеографию можно считать, с одной стороны, морфологическим направлением, с другой – факторное объяснение неоднородности сообществ, ее пространственная организация, несомненно, описывают механизм формирования, но не функционирования, животного населения. При этом этот механизм наиболее значим при анализе в мелком и среднем масштабе. С ландшафтной зоогеографией факторное направление сближает ландшафтная или геоботаническая осно-

ва сбора материала и объяснения при его анализе. В факторной зоогеографии одной из главных задач считается выявление зависимостей пространственной неоднородности животного населения от факторов среды и отношений животных между собой, в то время как в ландшафтной зоогеографии априорно постулируется совпадение всех ландшафтных и населенческих границ и подразделений [Кузякин, 1962].

В экономической географии подобное направление иногда называют факторной экологией [Rees, 1971], хотя сборник “Новые идеи в географии” [1979] содержит раздел с соответствующим названием. Это не единственный пример перекрытия задач и понятий. “Экологизация” многих наук, в том числе географии в целом и зоогеографии в частности, привела к значительному сближению их с экологией. При этом нередко звучат упреки в том, что география “претендует теперь на всю сферу влияния экологии и в целом на синтез современных знаний” [Хаггет, 1979]. Однако география может претендовать на пограничные с другими науками области лишь в той мере, в какой они касаются пространственной неоднородности явлений. Особый приоритет изучения связи факторов среды и животного населения сильно сближает факторную зоогеографию и синэкологию. Однако последняя в значительно большей степени устремлена к выявлению механизмов и принципов функционирования и формирования сообществ на ограниченных площадях. Факторная зоогеография изучает пространственную изменчивость населения на значительных территориях. При этом в ее прерогативу входят не столько конкретные причины различий в функционировании и связи в этом плане между животными, сколько факторы среды и режимы, *коррелирующие* с пространственной неоднородностью населения.

Применение факторного подхода к объяснению географической реальности восходит к трудам И.И. Лепехина [1783], А. Гумбольта [1936], И. Гёте [Göthe, 1813]. Необходимо оговориться, что термин “фактор” семантически неоднозначен, и в разных научных областях имеет различный смысл. Прежде всего разделяют внешние и внутренние факторы. В экологии употребляется устойчивое словосочетание “факторы среды”. Это совокупность внешних для организмов условий среды, определяющих или влияющих на их функционирование. В многомерной статистике под факторным анализом понимается снижение размерности множества исследуемых переменных.

Основное предположение в этом случае заключается в том, что статистические связи между большим числом наблюдаемых переменных определяются существованием меньшего числа гипотетических ненаблюдаемых переменных – факторов в математическом понимании. Поскольку они являются чисто математическими объектами, то в каждой конкретной предметной области нуждаются в интерпретации. В факторной зоогеографии они интерпретируются как тренды – направления изменений населения в факторном пространстве. Внешние факторы, использованные нами для объяснения и прогнозирования изменчивости населения животных, представляют собой маркеры природных режимов, понимаемых как территориальные совокупности нелинейного влияния всех факторов среды или лимитирующего воздействия отдельных из них.

Таким образом, следует различать факторы среды, определяющие неоднородность населения, и тренды изменений самого населения, выявленные с помощью кластерного и/или факторного анализа. Факторы среды маркируют и аппроксимируют (приближенно объясняют) неоднородность населения. Тренды сообществ выявляют по исходной неоднородности сообществ, выраженной в виде парных коэффициентов сходства вариантов населения, матрица которых отражает следовое влияние всех факторов среды и взаимоотношений животных между собой. Однако при расчетах силы и общности связи неоднородности сообществ с отдельными факторами среды можно говорить лишь о формальных корреляциях при допущении, что исследователю неизвестно никаких других зависимостей, кроме анализируемых [Равкин, 1978], поэтому основной задачей факторной зоогеографии следует считать выявление доминирующих трендов в неоднородности сообществ, а также объясняющих их (коррелирующих с ними) факторов (режимов) среды и взаимоотношений животных, которые, по предметным соображениям, значимо определяют эти изменения в пространстве.

Особенности факторного направления в зоогеографии заключаются в абстрагировании от реальной территории, в переходе к анализу в факторном (виртуальном) пространстве и к типологическому отображению результатов работы, поэтому иллюстрации и результаты исследований в факторной зоогеографии представимы в виде классификаций и графов (построений в многомерном факторном пространстве), а также в виде карт животного населения и составляющих его видов. Они так же, как иерархические классификации и

графы, выявляют и показывают причинные и коррелятивные зависимости изменчивости населения от среды и представляют собой обобщенное объяснение распределения животных.

1.4. Системный подход к анализу населения

В разных исследованиях не все подходы могут быть реализованы в связи со спецификой интересов, задач или реальными возможностями. Так, в нашей работе принята следующая схема сбора и описания (рис. 4).

Процесс исследования можно разделить на четыре этапа. **Первый этап** – *теоретическое конструирование исходных допущений*, предшествующих планированию работ. Допущение сводится к тому, что связь животного населения и географической среды системна, т.е. некоторым образом упорядочена, и не является только топической. Далее эта гностическая (познавательная) система подразделяется на две самостоятельно рассматриваемые подсистемы – животного населения и географической среды. При этом условно, исходя из возможностей и целесообразности, определяется ранг рассмотрения, его масштаб. Так, наименьшей территориальной единицей рассмотрения обычно принимается ландшафтное урочище, выделяемое типологически.

Животное население ландшафтного урочища тоже рассматривается как система (подсистема), т.е. некоторая упорядоченная совокупность взаимосвязанных элементов, в качестве которых выступают особи всех зарегистрированных видов.

Упорядоченность системы диктуется набором географических условий территории. Эта система относится к самому простому классу агрегатов или статистических ансамблей с внешним ограничением [Сержантов, 1972]. Системная природа такого ансамбля при всей независимости составляющих его членов несомненна. Она выражается в наличии структурных отношений напряженности из-за ограниченности ресурсов и предопределенности, создаваемых внешними условиями (факторами среды). Структурированность такой системы выражается в суммарных эффектах, у животных, например, в плотности населения, видовом разнообразии, наборе видов и соотношениях обилия.

В.Д. Александрова [1961], А.А. Ляпунов [1963], К.М. Завадский [1968] подобные системы считают наиболее примитивными по степени целостности, так как они характеризуются отсутствием цен-

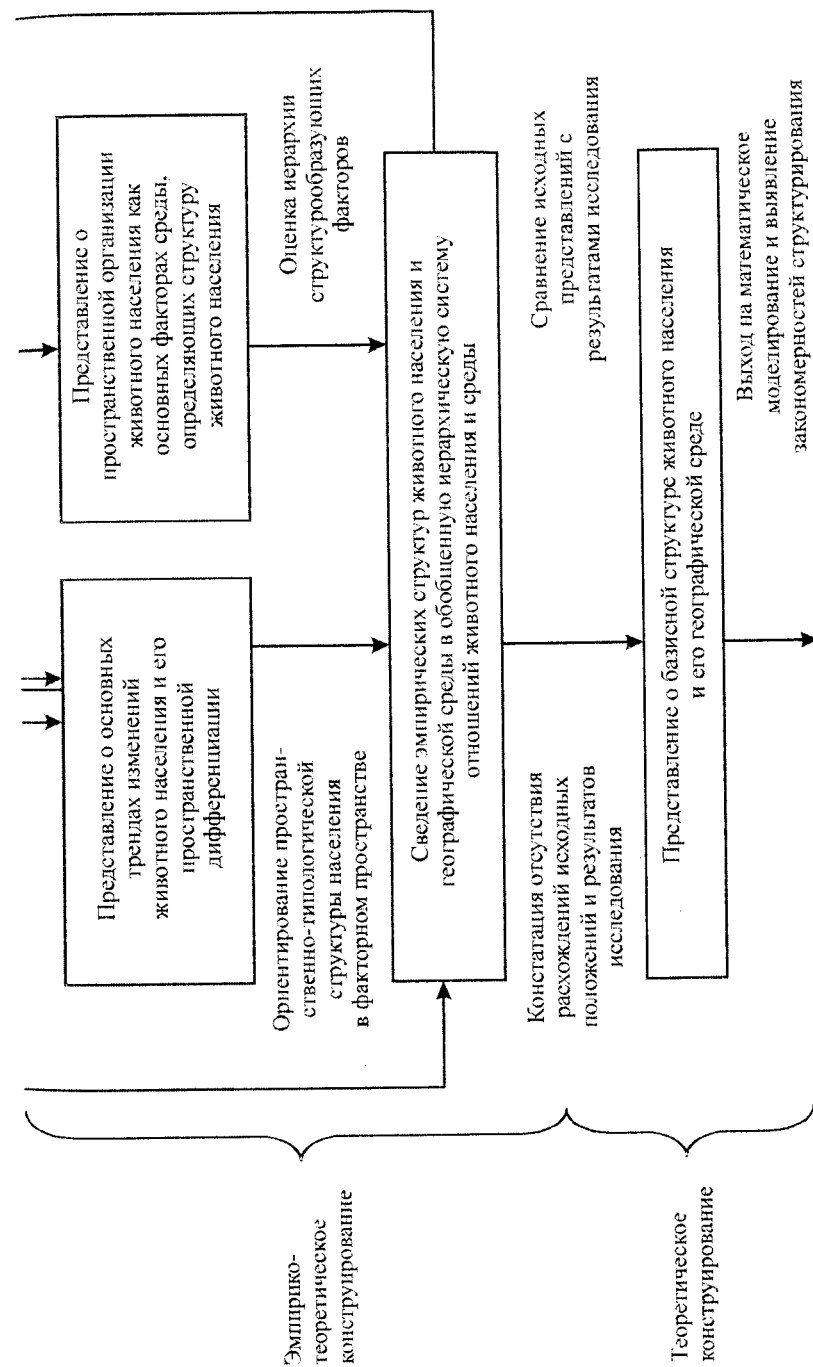
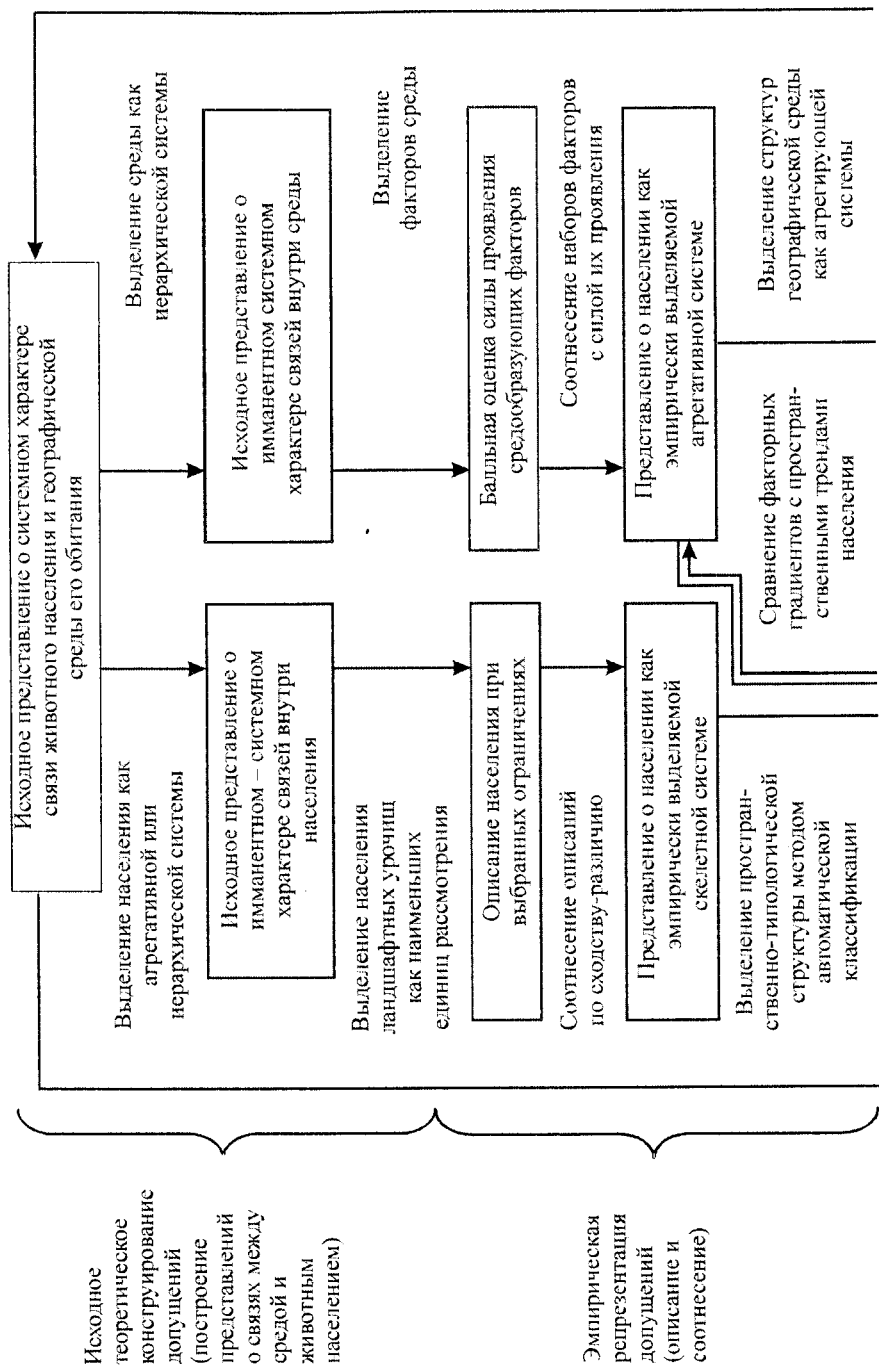


Рис. 4. Алгоритм описания и анализа связей животного населения и географической среды.

трализованных аппаратов управления, осуществлением интеграции стохастическим, т.е. вероятностным, путем прямых взаимодействий между элементами и слабой связью между ними. Структура таких систем основана не на соподчинении и разделении функций, а на большем или меньшем сходстве экологических потребностей и возможностей видов, а также на отношениях особей между собой. Их совокупные характеристики (соотношение обилия, суммарная плотность и т.п.) определяются биогеоценозом и экологической спецификой животных.

При этом следует допускать возможность иной внутренней имманентной (собственной) организации, которая складывается, когда численность и распределение одних видов определяется другими видами. Если значимость такого блока велика, то система будет более сложной – иерархической, т.е. с различиями в уровнях субординации [Сержантов, 1972; Petersen, 1918].

Географическая среда тоже рассматривается нами как система, но упорядоченность ее значительно выше. Зная, что одни факторы среды определяют другие (например, климат – растительность), ее следует считать иерархической, имеющей различные уровни субординации. Однако оперировать с понятием среды как с целым трудно, и она всегда фигурирует в виде отдельных факторов или их неразделимых сочетаний – природных или природно-антропогенных режимов.

Второй этап предполагает *эмпирическую репрезентацию сделанных допущений*, т.е. переход к их реализации – непосредственно к сбору материала: к характеристике населения, обработке данных и балльной оценке силы проявления факторов среды. После этого соотнося варианты населения ландшафтных урочищ между собой, мы получаем новую познавательную систему, где элементами выступают варианты населения, а связью между ними – их соотношение, выраженное в виде отношения сходства и различия. Эта система уже более высокого по сложности уровня. В.Ф. Сержантов [1972] называет такие системы скелетными, считая, что в них “наряду с общим, присущим им, единым полем объекта можно констатировать и почленные взаимосвязи между элементами, но без какого-либо существенного выделения системной роли одних элементов по отношению к другим” (с. 156).

Факторы среды тоже соотносятся с силой их проявления на данной территории и выявляются их пространственные градиенты. Набор их можно интерпретировать как агрегативную систему. Агре-

гативной она стала потому, что мы абстрагируемся от естественной иерархии факторов, считая ее незначимой, поскольку в дальнейшем будет установлена иная субординация – по значимости факторов для формирования пространственной структуры животного населения.

Третий этап включает в себя выявление методом автоматической классификации (кластерного анализа) из скелетной системы животного населения его структуры, т.е. представления об основных трендах или направлениях изменений животного населения и его пространственной дифференциации. При сравнении трендов населения и градиентов среды отбирают лишь те факторы, изменения которых коррелируют с основными изменениями населения и получают представление о среде как агрегирующей системе, т.е. определяющей структуру животного населения. Ее можно считать системой пространственной организации животного населения.

Близость понятий структуры и организации [Сетров, 1971], когда вторая – основная, главная (инвариантная), часть первой и потому тоже представляет собой систему с присущей ей структурой, требует конкретизировать эти представления на географических положениях. Пространственными можно считать хронологическую, типолого-хронологическую или типологическую структуры. При этом выделяют ее организующую структуру – пространственную организацию. Для удобства анализа и отображения они могут рассматриваться отдельно. В ландшафтоведении этот подход менее важен, чем в зоо- или биогеографии, так как описывается весь комплекс географических явлений и выделение понятия географическая среда правомерно лишь при наличии объекта изучения и его среды, рассматриваемых как части и целое при наличии прямых и обратных связей. В той или иной мере каждый из этих компонентов ландшафта является структурообразующим, но весь их набор может не быть средой при отсутствии особо выделенного объекта, который он окружает.

Иерархия структурообразующих факторов оценивается не по степени влияния факторов среды друг на друга, а по силе и общности влияния их на распределение животных. Главные по этому принципу факторы среды образуют факторное пространство, в котором ориентируется имманентная (собственная) структура животного населения. До того она рассматривалась вне системы координат. В том случае, когда внутренняя организация будет столь же значима, как внешняя, факторы ее отражаются так же, как и условия среды. В результате получается обобщенная иерархическая система зависи-

мости животного населения от среды. Иерархия ее определяется подчиненностью населения среде. Полученные представления сравниваются с исходными положениями и в случае их непротиворечивости можно переходить к следующему этапу.

Четвертый этап – теоретическое конструирование, первым уровнем которого следует считать логическое моделирование, формирующее представление о базисной (основной) структуре животного населения. Базисная структура конструируется из набора частных структур по отдельным группам животных и отдельным территориям, отбором повторяющихся основных особенностей структур. Логическим продолжением этих построений будет математическое моделирование и выявление общих закономерностей структурирования животного населения.

1.5. Временной аспект зоогеографии и ее субъектные подразделения

Пространственная неоднородность животного населения динамична. Состав видов, их обилие и соотношение, безусловно, изменяются во времени. По изучаемым аспектам предложено подразделить зоогеографию на экологическую и историческую [Гептнер, 1936; Энциклопедический словарь..., 1968]. При этом предполагалось, что экологическая зоогеография изучает современное распределение животных, а историческая – прошлое распределение, пути их распространения и выявляет исторические корни формирования современных территориальных комплексов животных. Однако историческая зоогеография тоже экологическая, только ретроспективная, а выделение экологической зоогеографии отражает дифференциацию зоогеографии по субъектным задачам изучения, а не во временном аспекте.

С нашей точки зрения, по доминированию подходов или ограничению задачи сообразно с возможностями, интересами или нуждами следует подразделять зоогеографию на *статическую, динамическую, историческую и прогностическую*. **Статическая зоогеография** изучает пространственную структуру в тот или иной отрезок времени, которая условно считается в обследуемый период неизменной. Современную временную динамику распределения (но не само распределение), как необратимую, так и циклическую (сезонную, многолетнюю в связи с природными циклами и природно-антропогенными сукцессия-

ми), изучает **динамическая зоогеография**. **Историческая зоогеография** должна изучать изменение распределений (распространения) в прошлом, что используется и для познания закономерностей современного распространения. В ряде случаев исторический подход дает единственную возможность объяснения современных различий [Назаренко, 1971; Матюшкин, 1972]. Динамическое и историческое направления в зоогеографии служат в качестве основы для построения прогнозов временных изменений распределения в будущем, что входит в сферу изучения прогностической зоогеографии.

При изучении временных изменений распределения животных так же, как при исследовании статической пространственной структуры, могут применяться два подхода. Один из них связан с обязательным соблюдением правила сопряженности, теперь уже временной, т.е. возможен хронологический подход. Игнорировать этот принцип можно при типологическом подходе. При синтезе так же, как и при изучении пространственных изменений, должно быть обобщение информации с учетом данных, полученных с помощью каждого из подходов. В реальности тоже должно проследиваться как совместное использование этих подходов, так и преднамеренное их чередование для оптимизации исследований по временным и материальным затратам.

При решении гносеологических задач принято выделять объект и субъект исследования, т.е. познаваемую реальность и познающее начало. Собственно зоогеографические проблемы должны решать зоогеографы, но нередко сбор зоогеографической информации ведется специалистами-смежниками в качестве дополнительной задачи. Так, специалист по экологии может изучать пространственные изменения экологических параметров животных в связи с географической средой для углубления своих экологических представлений. Эти данные можно использовать и в геоэкологии (геозоологии) животных и в экологической зоогеографии. Причем критерием различения следует считать целевую направленность сбора или использования получаемой информации. Сходная работа может проводиться в охотоведении при изучении распределения охотничье-промысловых видов, тогда это – география охотничье-промысловых видов животных т.д. Подобное разделение не означает противопоставления, а отражает лишь разработку понятия предметного объекта зоогеографии, его дифференциацию в связи с частными, специфическими задачами или ограничениями сообразно с возможностями исследования.

Одни и те же исследования – сбор фактов и их интерпретация – могут проводиться с разными целями для решений зоологических, географических и других задач. В первом случае зоолог, изучая зоологические объекты (животных), привлекает географический метод (подход) для выявления их территориальной изменчивости. При этом исследования следует считать зоологическими с привлечением географических методов, т.е. геоэкологическими. В то же время главной задачей исследований может быть не всестороннее углубление знаний о зоологическом объекте, а изучение его распределения по поверхности Земли. Обобщение в этом случае устремлено, направлено в географию, т.е. сводится к накоплению данных о закономерностях изменений по поверхности Земли тех или иных групп животных в сравнении с другими (не зоологическими) объектами. Эти исследования следует считать зоогеографическими.

Возвращаясь к вопросам о соотношении дисциплин, повторим, что зоогеографические и геоэкологические исследования можно разделять лишь по целевой устремленности. “Водораздела” между зоологией и географией здесь можно и не усматривать, скорее это “территории с двойным подданством” или с двумя возможностями развития – в сторону географии или зоологии. Поскольку одни и те же факты и представления могут быть использованы в обоих направлениях, подобное деление не принципиально в частных работах, но имеет огромное методологическое значение в более общих, широких исследованиях, так как четкие представления о цели – один из залогов ее успешного достижения. Так как цель определяется субъектом исследования, это деление следует относить к разряду субъектных расчленений. Здесь возможны самые разнообразные сочетания и пути вхождения в разные научные направления более высокого ранга.

Многомерность системы наук о земной поверхности позволяет реально существовать этой множественности. Так, география охотничье-промысловых животных может развиваться для нужд охотования или общего природопользования (биогеоэкономики – Е.Е. Сыроечковский [1974]). Та же работа может вестись в связи с удобством анализа выбранной группы (наличие готовых сведений или простоты сбора) зоогеографом и не быть связанной с вышеупомянутыми задачами. Цель ее может заключаться в разработке, подтверждении, проверке теоретических положений в зоогеографии в целом или даже для решения ландшафтоведческих задач физической географии.

Все та же работа может проводиться для углубления представлений о данных видах, поэтому один и тот же раздел зоогеографии может разрабатываться для географии и “уходить” в нее или для экологии и нужд охотоведения и, отходя от интересов собственно зоогеографии, объединяться со сведениями по экологии или об экономических ресурсах территории. Отсюда одну и ту же работу (материал, статью, карту) можно считать или называть зоогеографической или геоэкологической, в зависимости от того, для чего она сделана и как используется, а споры о названии ее беспредметны, если таких сведений нет. Тем не менее разграничение исследований по целевой направленности имеет важное методологическое значение, так как позволяет соизмерять конкретные работы с их перспективой, что значительно улучшает сравнимость и преемственность изучения, способствует большей определенности задач.

Внутренняя дифференциация зоогеографии на этом не исчерпывается. Возможно разделение ее на эмпирическую и теоретическую части, естественно, без четкого разграничения этих подразделений, которые взаимно влияют друг на друга и изменяются в процессе познания. В наиболее общей форме первая представляется как описание (описательная зоогеография – И.И. Пузанов [1938] и др.), вторая – как обобщение, объяснение (каузальная зоогеография). Однако трудно себе представить эти разделы оторванными друг от друга. Это, скорее, полюса, идеальные представления, реальная работа непременно включает в себя оба раздела и преобладание одного из них, обычно первого, определяется уровнем развития знания как предмета данной отрасли, так и общим уровнем развития науки.

1.6. Пространственно-временной континуум населения

В работе нередко исходят из представлений о животном населении как пространственно-временном континууме [Назаренко, 1965, 1968; Равкин, 1967б, 1973], хотя и не абсолютном, не исключающем более или менее выраженной дискретности, которая, тем не менее, имеет подчиненное значение по отношению к непрерывности, преобладающей на значительных площадях. Причина этого – не только в постепенности изменений в среде и экологической пластичности животных, но и в различиях их ярусного распределения [Кулешова, 1968, 1972]. В общем правильнее говорить о диалектическом единстве непрерывности и дискретности [Кафанов, 2005], но укоренив-

шие представления о доминировании дискретности требуют особого внимания к обратной стороне явления. Так, С.В. Мейен [1989] считает, что "...понятия дискретности и континуума – дополнительные, и общее решение антиномии будет таким: в зависимости от выбора таксономических (мерономических) признаков мы можем получить различные ступени дискретности и континуальности, но абсолютная дискретность и абсолютный континуум не существуют" (с. 100).

Концепция непрерывности используется в ландшафтоведении [Нееф, 1974] и достаточно хорошо разработана в геоботанике [Александрова, 1969; Воронов, 1973]. Фитоценозы как биологические системы характеризуются низким уровнем целостности, что позволяет разным признакам меняться в большей или меньшей степени независимо. Это свойство независимого изменения отдельных признаков, усугубленное экологической и биологической индивидуальностью каждого вида, входящего в фитоценоз, делает четкие границы между отдельными растительными сообществами крайне редкими и приводит к появлению непрерывных изменений признаков растительности по градиентам среды. Признание континуума делает условной любую границу между фитоценозами, как и сам объем понятия фитоценоза [Миркин, 1974, 2005] и всех ландшафтных подразделений [Нееф, 1974].

Для животного населения эти воззрения так же, как некогда в геоботанике, еще не получили широкого распространения и доминируют представления о населении как о дискретной системе. Методологически это едва ли оправдано. Так, В.Ф. Сержантов [1972] считает, что всегда следует исходить из допущения наличия континуальных компонентов в структуре сложного объекта, обусловленного совокупным взаимодействием элементов объекта и глобальными полями окружающей среды. Однако наивная вера в безграничную истинность принципа "сведения" (сложного к простому – дополнение наше) является широко распространенной. Вероятно, она объясняется безусловными успехами этой познавательной процедуры в условиях, когда оптимизм, порожаемый такими успехами, не подвергается рациональному ограничению, которое должно было бы исходить из строгого аналитического обоснования условий правомерности и истинности познавательной процедуры "сведения" (с. 166).

МОНИТОРИНГ РАЗНООБРАЗИЯ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ КАК ОСНОВА ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ

2.1. Концепция и основные подходы

Любой мониторинг включает в себя, как минимум, две составляющие: слежение и оценку. Обязательным условием его проведения считается строго периодическая оценка состояния во времени и представительность ее в пространстве.

Этим требованиям, к примеру, соответствует мониторинг популяций птиц, проводимый за рубежом. Он основан на привлечении к периодическим учетам птиц большого количества любителей и организован по растровому принципу, т.е. проводится по квадратам, независимо от ландшафтной принадлежности мест учета. Последующий анализ сводится к выявлению общего числа встреченных птиц и в последние годы – к дополнительной оценке связи их распределения со средними по квадрату условиями среды. При значительном количестве наблюдателей такой подход дает ответ на один из главных вопросов: как меняется численность птиц на больших площадях.

Наша страна не имеет достаточного количества учетчиков-любителей и в ближайшие десятилетия едва ли оно резко возрастет. У нас проблема учета может быть решена (и решается) за счет относительно небольших групп профессионалов. Вполне понятно, что в этом случае нельзя посчитать всех животных поголовно или сделать представительную выборку, отражающую изменение их общей численности, поэтому необходим поиск связей между обилием животных и факторами среды, а также прогнозирование численности на этой основе. Реализовать этот подход можно, используя географические методы мониторинга [Равкин и др., 1997; Равкин, Ливанов, Покровская, 1999; Ливанов, Равкин, 2001]. В стабильных условиях изменения могут быть незначительными и носить естественный циклический или сукцессионный характер. Основные кумулятивные изменения в настоящее время происходят за счет динамики площадей местообитаний при хозяйственной трансформации ландшафтов,

поэтому мониторинг животного мира обязательно должен включать слежение за изменениями площадей местообитаний и их фрагментацией. Его следует проводить не только во времени в постоянных местах, но и в типологическом пространстве, т.е. в пределах определенных типов местообитаний, в разные годы последовательно охватывая современное разнообразие природных и антропогенных ландшафтов. В этом суть географического подхода к мониторингу биоразнообразия. Этот подход уменьшает затраты на сбор данных, поскольку позволяет утилизировать и неоднократно использовать материалы по учету животных, выполненному ранее для других целей.

Однако применению географического подхода могут препятствовать естественная межгодовая циклика и периодические изменения, связанные с климатическими отклонениями в местах проведения наблюдений или на путях миграции животных, хотя годовые отличия сообществ, например птиц в лесной зоне, значительно меньше, чем пространственная изменчивость населения, и существенны лишь тогда, когда происходит коренная трансформация местообитаний. Отсюда многолетнее слежение за сообществами птиц только на постоянных маршрутах хотя и необходимо, но недостаточно эффективно, так как для оценки динамики требуются длительные ряды наблюдений. В этом случае особенно уместно использовать географические методы, когда оценка состояния населения проводится в различных стадиях сукцессий и необратимой трансформации местообитаний. Эти пространственные градиенты интерпретируются в дальнейшем как временные ряды, что позволяет оценить суммарное влияние нарушения ландшафтов на население животных по изменению площадей, занимаемых различными местообитаниями. Сведения о данных изменениях могут быть считаны с природно-географических карт и аэрокосмических снимков. Это позволяет выявить общие тенденции динамики населения животных, сделать выводы о его будущем по географическим прогнозам изменений среды, оценить ресурсы охотничьих видов и численность редких и исчезающих животных, а также общие ресурсы в кадастровом плане. Результаты таких работ могут использоваться в практических целях, в частности при эколого-экономических экспертизах проектов и оценке последствий их реализации.

Не меньшее значение подобные исследования имеют для выявления закономерностей пространственно-временной изменчивости животного населения и причин, ее определяющих, поскольку мы

должны отдавать себе отчет в том, что никогда не сможем пересчитать всех животных “по головам” и следить за изменением их численности тем же способом. Именно поэтому мониторинг должен включать в себя анализ, моделирование и прогнозирование, а не только слежение и бесконечную оценку состояния. Результаты научного анализа собираемых данных должны минимизировать их сбор и давать возможность предсказывать изменения по минимальным эмпирическим материалам.

Для групп животных со значительными межгодовыми различиями в численности, например мелких млекопитающих, использование географических подходов при слежении тоже возможно. В принципе это лишь увеличивает объем необходимых для оценки данных и требует работы с усредненными за ряд лет материалами (в идеале – за полный цикл изменений). Это, конечно, “лобовое” решение, и лучшим следует признать выявление закономерностей динамики численности, чтобы по фрагментам ряда и каким-либо параметрам можно было восстановить динамику в целом для того или иного отрезка времени или включения этих расчетных значений в общую модель изменений.

Таким образом, первый этап мониторинга – оценка численности и распределения животных в основных ландшафтах выбранной территории. Второй этап сводится к выявлению по собранным данным основных закономерностей пространственной структуры и организации животного населения. На этой основе может быть осуществлен прогноз пространственно-временных изменений сообществ на обследованных территориях по известным для них факторам среды и во времени по прогнозам ее трансформации. Третий этап включает в себя повторение учетов и использование накопленной ранее информации в качестве точки отсчета для оценки изменений населения.

В качестве модельных групп для пространственного мониторинга наиболее удобны птицы, мелкие млекопитающие, амфибии и рептилии, расположенные в порядке убывания оптимальности (хотя имеется опыт мониторинга и по ряду различных таксономических групп беспозвоночных, в частности коллембол, дневных бабочек, жуужелиц и муравьев). В силу специфики биологии, включение в анализ охотничьих млекопитающих для сохранения сопоставимости результатов предполагает резкое увеличение объемов сбора данных, явно несоизмеримое с приращением информации (это, безусловно, не исключает ведение автономного слежения за состоянием популяций такой хозяйственно-важной группы животных).

Следует обратить внимание на то, что предлагаемая совокупность методов дает возможность выявления пространственной и временной изменчивости вариантов населения (комплексов) животных и иерархию природно-антропогенных факторов, ее определяющих. В итоге это создает общую “пейзажную” характеристику пространственно-временной динамики животных и вызывающих ее причин, которая, с нашей точки зрения, является основой для проведения, в случае необходимости, частных или более детальных исследований в области биологии отдельных видов, их индикационной значимости, геоэкологических, син- и аутоэкологических исследований.

Реализация подхода дает возможность:

- выявить территориальную неоднородность животных комплексов и распределения видов, их составляющих;
- классифицировать формализованными методами по степени сходства варианты населения различных местообитаний;
- выявлять факторы среды и взаимоотношения животных, определяющих эту неоднородность;
- количественно оценить связи изменчивости населения и среды, а также полноту объяснения неоднородности сообществ.

На этой основе достигается большая обоснованность картографирования животного населения и распределения отдельных видов. В сочетании со сведениями по другим компонентам биогеоценозов возможен выход на оценку биотической значимости территории, степени и форм уязвимости ее разных участков. Обследование территории, в различной степени и формах подверженной хозяйственному освоению, пополнит знание о региональных особенностях пространственной организации населения позвоночных и вызывающих ее причин. В прикладном аспекте это дает возможность активно участвовать в региональных прогнозах возможных изменений численности животных и оценке ущерба животному миру при реализации хозяйственных проектов.

Отсутствие сведений о пространственно-временной динамике населения наземных позвоночных и анализа причин, ее вызывающих, с нашей точки зрения, не только делает неполной оценку биоразнообразия, но и резко снижает эффективность выявления современного состояния экосистем в целом, а также прогноза их возможных изменений. Образно говоря, лес как система отличается от группы близко стоящих друг к другу деревьев не столько определенным их количеством, сколько иным обликом растительности и населения животных. Последние как высокореактивная и высокоор-

ганизованная компонента биосистем служат надежными индикаторами изменений среды.

Современный уровень развития техники позволяет вести дистанционный контроль целого ряда параметров и характеристик среды. Можно установить автоматические метеостанции или станции фонового мониторинга, получать с заданной периодичностью целый ряд климатических показателей и отслеживать уровень загрязнения; с помощью аэрокосмических снимков, заказываемых через заданные периоды времени, контролировать временную динамику состояния ландшафтов. Такие методы апробированы, используются и финансово относительно доступны. В отличие от вышеназванных возможностей слежения зоологический мониторинг затратен, в первую очередь по человеческим ресурсам, поскольку обязательно требует достаточно длительных полевых исследований и высокой квалификации исполнителей. При организации зоологического мониторинга всегда приходится балансировать между максимально большим охватом видов и территории, сохранением методической сопоставимости, минимизацией трудозатрат и достоверностью данных.

Таким образом, долговременный и периодический пространственно-временной мониторинг на эталонных участках должен сочетаться с пространственным (географическим) мониторингом. При этом основу факторной зоогеографии составляют поставленным задачам составляет последний из перечисленных вариантов.

2.2. Методы сбора материала и его первичной обработки

Предваряя описание, следует подчеркнуть, что при выборе методов исследователь должен в первую очередь оценить их соответствие поставленным задачам как по разрешающей способности, так и по трудозатратам.

2.2.1. Учет птиц

2.2.1.1. Выбор и описание метода

Учеты птиц можно подразделить на относительные, когда результаты пересчитываются либо на километр маршрута, либо на час хода (и т.п.), и абсолютные, когда расчет ведется на единицу площади. Для оценки ущерба используются только абсолютные показатели.

Из абсолютных методов применяются учеты на маршрутах и площадках. Маршрутные учеты менее трудоемки, чем площадочные, меньше зависят от случайностей выбора места и поэтому более пригодны для работы на больших площадях [Наумов, 1963]. Методы точечного [Шапошников, 1938; Palmgren, 1930] и сплошного картирования [Компаниец, 1940] весьма трудоемки и применимы лишь в гнездовой период, т.е. 2–2,5 мес в году. Они дают представление лишь о численности гнездящейся части популяции без учета неразмножающихся особей пролетных и уже отгнездившихся. Послегнездовые кочевки существенно изменяют численность и распределение птиц, и для определения их обилия в этот период необходимо продолжать учеты. Желательность учетов птиц во внегнездовое время отмечалось неоднократно [Новиков, 1949; Рогачева, 1965].

Для птиц характерны высокая подвижность и резкие сезонные изменения численности, которые отражаются динамической плотностью их населения. Для ее определения применяется подсчет птиц на маршрутах в ограниченной учетной полосе. Однако проведение его на единой полосе занижает показатели обилия, результаты существенно зависят от заметности птиц и протяженности маршрута [Лаптев, 1930; Доброхотов, Равкин, 1961; Merikallio, 1946]. Учет одновременно на полосах разной ширины [Лаптев, 1930] значительно усложняет работу. Узкие полосы, дающие сравнительно полное обнаружение птиц, требуют значительно увеличивать протяженность маршрута для устранения случайностей. Регистрация всех встреченных птиц, независимо от расстояния до линии хода учетчика с последующим раздельным пересчетом по дальности обнаружения, позволяет снизить норму учета и упрощает его. В гнездовой период при подсчете воробьиных птиц нередко пользуются дальностью слышимости пения самцов [Кузякин, Рогачева, Ермолова, 1958]. Ч. Кенди [Kendeigh, 1944] предложил определять дальность обнаружения, вычисляя среднее из расстояний до птиц в тот момент, когда они впервые привлекли внимание наблюдателя.

Пользуясь этим принципом, необходимо глазомерно отмечать расстояние до каждой встреченной птицы (или группы птиц) в проекции на учитываемую поверхность. Во внегнездовое время численность птиц, определенная с использованием средних из этих расстояний, обычно на 20–40 % превышает результаты учета на оптимальной для данного вида полосе [Равкин, Доброхотов, 1963]. Если же разница в дальности обнаружения значительна, например у поющих и непоющих особей, лучше заметные особи регистрируются

на большей площади, поэтому происходит завышение средней дальности обнаружения вида. В период пения самцов это приводит к занижению показателей в 1,5–3 раза по отношению к результатам, полученным при раздельном пересчете лучше и хуже заметных особей. Д. Хейн [Haune, 1949] при учете куропаток предложил пересчитывать на площадь отдельно каждую из встреченных особей по расстоянию до нее в момент обнаружения. Метод Д. Хейна применим не только к куриным. В 60-х годах предложен интервальный способ пересчета птиц по группам заметности [Равкин, 1967а]. Непосредственно на учетах и при обработке их результатов, эмпирически птицы были разделены по дальностям их фактического обнаружения на пять групп: 1) обнаруженные близко – до 25 м от учетчика; 2) недалеко – в 26–100 м; 3) далеко – от 101 до 300 м от учетчика; 4) очень далеко – от 301 до 1000 м; 5) чрезвычайно далеко – > 1000 м от учетчика. Расстояния определяются глазомерно и приблизительно. Возможные ошибки отнесения части птиц не в те группы выравниваются массовостью материала.

Обработка собранного материала показала, что максимальные расстояния в каждой группе близки к удвоенной средней дальности обнаружения птиц той же группы. Это объясняется тем, что средние из расстояний от учетчика до каждой птицы составляли при подсчете около половины максимального расстояния, указанного для данной группы. Для близко заметных средняя дальность обнаружения равна примерно 12,5 м, для второй группы – около 50 м и для далеко заметных – около 150–180 м. Зная соотношение близко, недалеко и далеко обнаруживающихся особей, можно сравнительно точно вычислить среднюю гармоническую дальность обнаружения вида [Равкин, 1961].

Чтобы избежать занижения показателей обилия птиц со значительной разницей в дальности обнаружения отдельных особей, следует раздельно пересчитывать на площадь число птиц каждой группы. Сумма показателей правильнее отобразит истинное обилие вида. Для упрощения подсчета можно ввести постоянные множители, подобно номерам групп дальностей обнаружения, предлагаемых А.П. Кузякиным [1961]. Постоянный множитель показывает, во сколько раз нужно увеличить число особей, встреченных на 1 км маршрута, чтобы вычислить количество их на 1 км². Иными словами, постоянный множитель – это число раз, в которое площадь километрового трансекта, в данном случае полосы пересчета особей группы, меньше 1 км². Постоянный множитель равен: для обнару-

живающихся близко особей – 40, замеченных недалеко – 10, встреченных далеко – 3, очень далеко – 1, чрезвычайно далеко – 0,5. Проще пользоваться формулой

$$K = \frac{40b + 10н + 3д + 1 \text{ оч. д.} + 0,5 \text{ ч. д.}}{\text{км}}, \quad (1)$$

где К – количество особей на 1 км²; б – число птиц, замеченных в момент обнаружения близко; н – недалеко; д – далеко; оч. д. – очень далеко; ч. д. – чрезвычайно далеко; км – пройденное расстояние в километрах. Е.С. Равкин и Н.Г. Челинцев [1990] считают целесообразным увеличить число интервалов, но в целом результаты пересчета по предлагаемой ими формуле и указанной здесь существенно не различаются.

Птиц, встреченных летящими, следует пересчитывать с поправкой на скорость перемещения [Равкин, 1961; Равкин, Доброхотов, 1963; Жарр, 1956]. Для перевода данных линейного учета на площадь в подобных случаях В. Джепп [Жарр, 1956] предлагает пересчетную формулу, учитывающую скорость перемещения. Скорость спокойного полета большинства птиц колеблется от 20 до 50 км/ч [Гладков, 1952; и др.]. Если условно считать, что она равна 30 км/ч, и в учеты вносить поправку согласно формуле, рекомендуемой В. Джеппом, то вычисленная плотность населения птиц ближе к действительной, чем определенная без этой поправки. Таким образом, для пересчета на площадь летящих птиц формула (1) принимает вид

$$K = \frac{40b + 10н + 3д + 1 \text{ оч. д.} + 0,5 \text{ ч. д.}}{30(\text{км/ч}) \cdot \text{время (ч)}}. \quad (2)$$

Способ отдельного пересчета по средним дальностям обнаружения всех встреченных птиц, по сравнению с другими методиками, отличается следующими достоинствами:

- 1 – результаты сравнимы по сезонам;
- 2 – для всех видов птиц лесных и открытых ландшафтов, певчих и не поющих, хорошо и плохо заметных, учет единообразен;
- 3 – не требуется предварительной разметки маршрута;
- 4 – в подсчетах участвует 100 % встреч птиц, благодаря чему можно пользоваться минимальным объемом материала;
- 5 – не требуется специального вычисления средней дальности обнаружения и полноты учета, в то время как показатели обилия постоянно включают в себя поправку на них.

В случае, если ширина местообитания меньше удвоенного максимального расстояния обнаружения наиболее заметных птиц, их можно считать на одну сторону от линии хода учетчика по краю местообитания (километраж делится пополам). Однако предпочтительнее считать птиц, двигаясь посередине выдела. Тогда при пересчете расстояния до птиц, превышающие половину ширины местообитания, принимаются равными ей. При этом важно не включить в расчеты особей, которые держались вне обследуемого выдела.

Учет птиц на водоемах и реках имеет свои особенности. Если учет проводится с лодки, катера и т.п. посередине обследованного водного местообитания и нет возможности посчитать всех находящихся в нем птиц (вследствие больших размеров водоема, значительной ширины реки или ограниченности обзора из-за водной растительности), то можно учитывать птиц по вышеописанной методике без изменений и корректив.

Если учет проводится с берега в заросших растительностью водных местообитаниях, то птицы учитываются также по предложенной выше методике, но пройденный учетчиком километраж делится пополам, так как учет проводился лишь на одну сторону от линии хода учетчика.

Если учет проводится с берега по не заросшим растительностью водным местообитаниям больших размеров (полностью не просматриваемых), то регистрируются все встреченные птицы с записью дальности их обнаружения. Расчет на 1 км² проводится исходя из ширины полосы, исчисляемой для каждого вида отдельно, и длины пройденного пути. Ширина учетной полосы определяется по максимально устойчивой дальности обнаружения вида.

Если необходимо обследовать полностью просматриваемый водоем или участок реки, то подсчитываются все встреченные в данном местообитании птицы без учета дальности обнаружения. Для расчета на 1 км² число встреченных особей каждого вида делится на площадь обследуемого водоема (или участка реки).

2.2.1.2. Техника проведения учета

Учет проводится во время наибольшей активности подавляющего числа видов птиц, т.е. со второй половины апреля до середины августа, через час после рассвета, до 8–10 ч утра и до 10–12 – с середины августа до середины октября. В остальное время года можно проводить учет в течение всего светлого времени суток, хотя предпочтительнее все-таки – в первую половину дня. Следует пони-

мать, что это лишь общие рекомендации и надо внимательно отслеживать уровень активности птиц во время учета. В горах весной и в первую половину лета птицы часто активны до середины дня, особенно в нежаркую погоду. Принимая во внимание экспозицию (следуя «за тенью»), можно эффективно проводить учеты до 13–14 ч. В то же время резкое наступление жары может сразу снизить активность почти до нуля, особенно в середине лета и во вторую его половину.

Учетчик должен быть одет в защитную (неяркую) одежду и иметь при себе полевой дневник (записную книжку), карандаш с ластиком, 7–8-кратный бинокль. Для отстрела птиц, видовую принадлежность которых на слух и визуально установить не удастся, необходимо иметь двуствольное ружье 20–12-го калибра (в одном стволе полузаряд мелкой дроби № 8–10 для отстрела мелких воробьиных, в другом – полный заряд более крупной дроби для отстрела крупных воробьиных и неворобьиных). Естественно, что для этого учетчик должен иметь охотничий билет, разрешение на хранение и ношение оружия; разрешение на отстрел птиц, выданное соответствующими ведомствами. Отстреливать птиц на учетном маршруте, особенно в первую половину лета, крайне нежелательно. Обычно неопределенные виды запоминаются, подробно описываются и добываются вне учетного маршрута. В ряде случаев отстрел можно заменить съемкой цифровым фотоаппаратом.

Форма записи должна быть лаконичной и одновременно заключать в себе максимум необходимой информации. Целесообразна следующая форма записи и символы: ♂ – самец; ♀ – самка; j – молодой. Если пол и возраст не определены, то ставится просто цифра, обозначающая количество встреченных птиц (1, 2, 3, ...); с – сидел (-а, -и); п – перелетал (-а, -и); л – летел (-а, -и). Записи лучше делать на одной стороне листа, оставляя вторую чистой, так как опыт показывает, что при хранении каждая из сторон отпечатывается на противоположной и сильно затрудняет обработку данных.

Перед началом учета записываются дата, название местообитания, время начала учета, погодные условия – облачность (в % занятого облаками небосвода по 10-балльной шкале), температура (в °C), сила ветра (т.е. сильный, слабый, отсутствует) и наличие-отсутствие осадков. В течение учета фиксируется пройденное расстояние, затем время окончания учета в данном местообитании и, если это было необходимо, время, на которое учет прерывался (в минутах). Если маршрут нефиксированный и длина его неизвестна, то надежнее всего

измерять ее с помощью GPS или шагами. При измерении пройденного расстояния шагами необходимо заранее определить среднюю длину шага. Для этого на вымеренном 1000-метровом отрезке считается число шагов и вычисляется средняя длина шага. В дневнике во избежание путаницы при подсчете пройденного километража регистрируются каждые 25 пар шагов, подсчитываемых непосредственно во время учета. Пары шагов считаются по их количеству, сделанных одной ногой.

В исходной точке маршрута перед началом движения лучше предварительно записать всех птиц, обнаруженных с места. При прохождении маршрута необходимо останавливаться через каждые 50–100 м, оглядываться и прислушиваться. Следует помнить, что при начале и окончании учета птицы, находящиеся соответственно сзади или впереди учетчика, в учет не включаются, даже если находятся в том же местообитании.

Во время движения по маршруту учетчик регистрирует всех птиц, замеченных на слух и визуально, записывая их количество, пол, возраст (по возможности), характер перемещения (сидел, перелетал, летел), расстояние от учетчика до птицы в проекции на учитываемую поверхность в числителе и через косую черту – до линии хода по перпендикуляру (если птица находится на линии хода, то второе расстояние равно 0, если обнаружена сзади учетчика под любым углом к маршруту, вместо второго расстояния ставится прочерк). Также отмечают птиц, встреченных далеко впереди, если их уже не было, когда учетчик поравнялся с тем местом, где была отмеченная особь.

Не следует сходить с маршрута для уточнения количества особей в стае (это делается на слух или визуально с линии хода). Вообще сходить с маршрута можно лишь для уточнения видовой принадлежности птиц, и если расстояние и время, необходимые для этого, велики, то учет прерывается. Когда стайка обнаружена достаточно далеко от учетчика, но близко от маршрута движения, тогда особи в ней регистрируются дифференцированно по расстояниям. Например, за 150 м обнаружены по голосу 2 птицы, за 80 м уточнено, что в стае есть еще 4 особи, и с 15 м посчитана вся стая: оказалось, что в ней 8 птиц. Запись выглядит таким образом: 2с 150/40, 4с 80/40, 2с 15/10. Подчеркивание показывает, что птицы встречены вместе (одна встреча).

Если маршрут учета не прямой, а например, часть его находится под перпендикуляром к предыдущей части, отмечаемые вторично после поворота птицы учитываются только один раз (до поворота).

Летающими считаются птицы, которые в момент обнаружения летели транзитом и исчезли в полете из поля зрения наблюдателя. Высоколетающие транзитные особи отмечаются дополнительно и включаются в учет лишь в том случае, если учетчик уверен, что они могут сесть в данной группе ландшафтов. Стрижи и ласточки, которые кружатся на одном месте, считаются летающими в случае невозможности сосчитать их однократно, из-за ограниченности обзора (из-за домов, деревьев и пр.). При этом они считаются каждый раз при пересечении маршрута или при появлении в секторе учета, так как нет гарантии, что это не одни и те же особи. Если есть уверенность, что многократно появляющиеся птицы – это одни и те же особи, они считаются один раз и перелетающими. Кроме того, *перелетающими считаются* птицы, направленно, но медленно и поступательно перемещающиеся (со скоростью идущего человека) по местообитанию (например, передвигающиеся кормящиеся стайки мелких птиц, парящий кругами на одном месте и в пределах учитываемого местообитания охотящийся хищник, токующие бекасы или лесные дупели). Все птицы, сидевшие в момент обнаружения или обнаруженные в полете после того, как их спугнул учетчик, *считаются сидящими*.

Рассмотрим несколько вариантов, при которых некоторые особи не определены до вида.

Плохо различимые или неразличимые по песне птицы, которых учетчик не смог увидеть, например обыкновенный и пятнистый сверчки или обыкновенная и белошапочная овсянки. В этом случае поющие самцы записываются через косую черту: обыкновенный/пятнистый сверчок; обыкновенная/белошапочная овсянка. Самцы вышеуказанных видов, определенные до вида, регистрируются отдельно. При обработке совокупная плотность двух видов, записанных через косую черту и для каждого, рассчитывается отдельно. Затем, полученное обилие для обыкновенной/белошапочной овсянки (обыкновенного/пятнистого сверчка) пропорционально показателям учета точно определенных особей добавляется по видам в соответствующие строки.

Визуально плохо различимые виды, например не поющие во внегнездовое время зеленый и лесной коньки. Во время учета они также записываются через косую черту (зеленый/лесной конек). Затем, на основе дополнительных визуальных наблюдений или отстрела, определяется процентное соотношение таких видов в местообитании, и суммарный расчетный показатель при камеральной обработке пропорционально делится и разносится в отдельные строки для каждого вида.

Поливидовые стаи или стаи с группоспецифичными позывками, в которых невозможно определить соотношения видов или вид. В этом случае желательно перечислить через косую черту все вероятные виды. Если это невозможно, то делается запись, например синица sp. или выюрковые sp. В расчетной таблице также отводится отдельная строка, и полученное обилие для этой группы видов пропорционально добавляется к обилию вероятных представителей.

Примерная форма записи при проведении учета в дневнике выглядит следующим образом:

☐ *	12.06.2000 г. Осиново-березовый лес, облачность 10 баллов, ветер слабый, $T = 5-7^{\circ}\text{C}$, обильная роса. Время начала учета – 5 ¹⁰ ; окончания учета – 7 ⁴⁰ (учет прерывался на 10, 20 мин)
375 пар шагов	
Время учета	
160 мин	
Пухляк	3с15/10**, ♂ с 90/25, 4с15/2, 2с5/0.5***
Весничка	♂ с250/150, ♂ с300/300, ♀ с50/20, 1с20/15
Канюк	1п70/40
Клест-еловик	15л90/0, 3л120/120
Белобровик	1с10/2, 1с15/–

* Каждые 25 пар шагов отмечается точкой и так до четырех отрезков (: :), пятый отрезок отмечается соединяющей две точки черточкой и так до восьми отрезков (□), следующие два отрезка пути отмечаются диагональными черточками (⊠), затем начинается следующий “квадратик”.

** Первая цифра – число встреченных особей данного вида; буквой (с, п, л) отмечается характер передвижения зарегистрированных особей (сидели, перелетали и летели); перед косой чертой указывается расстояние от учетчика до птицы в проекции на поверхность земли в момент ее обнаружения (это расстояние используется в расчетах), после черты – до птицы от линии хода по перпендикуляру (этот замер позволит в случае необходимости пересчитать данные по любой из существующих методик маршрутного учета с ограниченной шириной трансекта).

*** Подчеркивание различным способом показывает, что эти птицы относятся к одной стае и при подсчете числа встреч (см. ниже), все, что подчеркнуто, считается как одна встреча.

Учет на водоемах и водотоках в достаточной мере специфичен. При его проведении учитываются только те особи, которые, во-первых, находятся *на воде*; во-вторых, кормятся у *уреза воды*, в-третьих, *кормятся в воздухе над водой*, в-четвертых, *летают над водой в поисках пищи*; в-пятых, находятся *среди и на водной растительности*. Птицы, находящиеся в пойме реки (водоема) на прибрежной растительности, но не связанные с водой, в учет **не включаются**.

Выбор способа учета (пешком по берегу, с моторной или надувной лодки, с байдарки) зависит от типа водоема (водотока), степени пересеченности прибрежной части местности и определяется удобством для учетчика. Если водоем (водоток) занимает значительную площадь или широк и морфологически неоднороден (заросшая прибрежная часть, большие по площади мелководья, открытая гладь по середине реки и т.п.), то лучше каждый однородный участок обследовать отдельно.

Пройденное расстояние при учете с берега измеряется аналогично описанному выше, а при учете с лодки – по карте или при отсутствии таковой – по времени учета. Для этого на эталонном участке замеряется средняя скорость движения лодки.

При учете в водных местообитаниях запись дальности обнаружения птиц в дневнике такая же, как и в местообитаниях суши. При учете без регистрации дальности обнаружения запись выглядит следующим образом:

☒☒☒☒☒	12.06.2000 г. Малая река. Облачность 3 балла, ветер отсутствует, легкий туман, $T = +2^\circ\text{C}$. Время начала учета – 6 ⁰⁰ ; окончания – 10 ⁰⁰
1250 пар шагов	
Время учета – 204 мин	
Перевозчик	1с, 2с, 1с, 1с
Горная трясогузка	♂с + ♀с, 1с
Черный коршун	1п

2.2.1.3. Норма сбора

С середины апреля до середины октября в каждом местообитании суши суммарная норма учета обычно составляет 5 км за каждые полмесяца наблюдений. При этом минимальная длина выдела, выделенного в качестве отдельного местообитания, должна быть не ме-

нее нескольких сотен метров. На водоемах и водотоках необходимо обследовать не менее 10 км береговой линии за этот же период времени, т.е. если на реке хорошо просматриваются оба берега, то это 5 км хода, если один – 10 км. Небольшие или средних размеров водоемы обходятся при каждом учете полностью по периметру, при этом повторно встреченные особи не учитываются.

Зимой водные местообитания (за исключением незамерзающих) не обследуются. В местообитаниях суши с середины октября по середину апреля достаточно пройти по 10 км с учетом в каждом из местообитаний в течение февраля, хотя дробное исследование зимнего населения следует проводить по 2-недельным отрезкам с той же суммарной протяженностью маршрутов за каждый период времени.

Птицы, не встреченные во время основных маршрутных учетов, регистрируются во время частичного учета при подходах, отходах от основного маршрута и во время передвижений по исследуемой территории с другими целями. При оформлении частичного учета суммируются весь километраж и все время пребывания в этом (или таком же) местообитании, когда данная птица могла быть встречена, но не встречалась. Отсюда следует фиксировать длину маршрута при всех проходах по всем участкам конкретных местообитаний без учета.

2.2.1.4. Камеральная обработка данных

Для удобства хранения и дальнейшей обработки результаты учетов лучше переносить из дневника на чистые библиографические карточки, заполняя их с обеих сторон. На карточке необходимо писать область, район и ближайший населенный пункт, где проводился учет.

Примерный образец заполнения карточки

10.06.2000 г.	Республика Алтай, Усть-Коксинский р-н,
5 ⁰⁰ -9 ⁰⁰ ; 240 мин	с. Усть-Кокса,
2,5 км*	$T = 10^\circ\text{C}$, облачность 0 баллов, ветер отсутствует, ясно

Лиственничные леса

Пухляк	3с70/30, 2с50/20, 4с120/120
Серая мухоловка	2с15/0
Глухая кукушка	♂ 60/10

* Пройденное расстояние исчисляется исходя из средней длины шага учетчика и числа зафиксированных во время учета пар шагов (см. выше) или любым другим способом.

Для пересчета данных учетов на 1 км² они переносятся в следующие таблицы (лучше для этого расчерчивать общие тетради):

Республика Алтай, Усть-Коксинский район, Центральный Алтай, лесостепной пояс, горно-долинный ландшафт, I половина июня, 5,1 км учета, 180 мин										
Лиственничные леса										
Вид	Пол, возраст	Расстояние до птицы в момент обнаружения, м					На 5,1 км ²	На 1 км ²	Число встреч	Ошибки, %
		0-25	26-100	101-300	301-1000	>1000				
Пухляк	♂		::				30. } 290 260 }	57	$\frac{3}{8} \cdot 11$	37
	♀, 0	::	::	☒						
Зяблик	♂	.	::				70 × 2 = 140 30*	27	$\frac{4}{3} \cdot 14$ $\frac{1}{3}$	60
	♀, 0		::							
Клест-еловик	♂	.	.				50 } 170 120 }	33,3+1,3= =34,6 ~ 35	$\frac{2}{2} \cdot 5$ $\frac{2}{2} \cdot 5$ $\times / 1$	54
	♀, 0	::	xx				120x			

* В расчетах не участвуют, так как обилие рассчитано как удвоенное количество ♂.

Примечание. Ранее не употребляемые условные обозначения: о – пол и возраст не определены; ::, ::, :: и т.п. – число особей, аналогичное способу фиксации количества пар шагов, описанное ранее, но каждая точка или черточка в зависимости от графы обозначает или одну особь данного вида, или одну встречу; × – летящие птицы, отмечаемые в таблице отдельно (аналогично указанному выше способу: × или черточка – одна особь или одна встреча), для пересчета с учетом скорости передвижения.

Выписанные на карточки данные основных и частичных учетов за каждые полмесяца наблюдений группируются по местообитаниям.

Расчет обилия вида

1. Если при учете встречены самцы, самки и/или особи с неопределенным полом, при этом самцов в пересчете меньше, чем остальных, то расчет на 1 км² проводится по сумме всех встреченных особей, как сидящих и перелетающих, так и летящих. При этом значения для летящих и сидящих с перелетающими суммируются после всех предварительных расчетов в графе “на 1 км²” (здесь и далее см. графы “на 5,1 км²” и “на 1 км²”).

2. Если в пересчете в предгнездовой и гнездовой периоды самцов оказывается больше, чем остальных особей, то расчет ведется по удвоенному числу самцов. Кроме того, удваиваются самцы в любое время года, если их больше в пересчете, чем самок, молодых и особей неопределенного пола. В этих случаях сидящие и летящие “не самцы” в расчет не принимаются.

3. Не удваиваются во внегнездовое время значения для самцов видов, для которых достоверно известно, что сроки пролета самцов и самок, а осенью и молодых, сильно различаются (т.е. точно известно, что в период учета в данном местообитании находятся только самцы). Тогда расчет ведется как в п. 1.

4. Если при учете встречены только самки и/или особи с неопределенным полом, то расчет проводится по всем отмеченным особям без удвоения.

5. Встреченные одиножды за полмесяца наблюдений (или иной принятый минимальный отрезок времени) одиночные особи при пересчете на площадь не удваиваются (кроме поющих/токующих самцов, см. п. 2 и 3).

6. Если по результатам учета в выборке часть птиц не определена до вида, то в таблицах расчетов плотности исходно для каждой из неопределенных групп отводится отдельная строка, т.е. перечисляются все точно определенные виды и затем отводится строка, скажем, для белошапочной/обыкновенной овсянок, овсянки sp. и т.д. Последовательность операций такова. Сначала для каждой строки рассчитывается обилие до графы, помеченной “на 5,1 км²” (на 5 км², на 10 км² и т.п.). Затем, исходя из расчетного обилия (по графе “на 5,1 км²”) определенных до вида белошапочных и обыкновенных овсянок, пропорционально разносится обилие строки белошапоч-

ная/обыкновенная овсянка и сама эта строка вычеркивается. Далее, пропорционально обилию всех присутствующих в таблице видов овсянок, разносится обилие в строке "овсянка sp." (строка после этого также вычеркивается). При этом доли обыкновенной и белошапочной овсянок рассчитываются уже с учетом ранее приплюсованных частей из строки "белошапочная/обыкновенная овсянка". Только после этих предварительных процедур проводится расчет, в данном случае всех овсянок, на 1 км². Следует подчеркнуть, что если не определенная до вида птица заведомо не относится ни к одному из учтенных видов, то для нее также заводится отдельная строка (т.е. помимо строки "овсянка sp." еще и "овсянка sp. 1"). Полученное расчетное обилие при этом не разносится по другим видам, а сохраняется отдельной строкой (в идеале вплоть до определения вида).

Поскольку ошибка выборочности при расчете обилия особей на 1 км², как правило, значительна, лучше округлять конечные (после всех расчетов) цифры, которые больше 1, до целых; те, которые меньше 1, до первого ненулевого знака (т.е. 1,49 = 1; 1,51 = 2, а 0,54 = 0,5, 0,56 = 0,6 и т.п.) с целью упрощения дальнейшей обработки и восприятия.

При выборке данных учета следует для расчета ошибки подсчитывать число встреч (одна группа вместе держащихся птиц так же, как и одиночная особь, считаются за одну встречу). В подсчет ошибок входят только встречи, использованные в определении обилия (отбрасываемые **не считать**), поэтому подсчет числа встреч надо вести дифференцированно для самцов и группы самок, вместе с особями, пол которых не определен, а также отдельно для летящих и нелетящих.

Для расчета статистической ошибки используется формула, предложенная Н.Г. Челинцевым [Равкин Е., Челинцев, 1990]:

$$e(d) = 1,2 / \sqrt{K} \cdot 100\%,$$

где $e(d)$ – статистическая ошибка; K – число встреч.

Таким образом, при вариантах расчета плотности по одной из групп (либо самцы, либо не самцы), общая ошибка $e(D) = e(d)$. Если расчет особей проводился по сумме самцов и не самцов, то расчет ошибки $e(D)$ (в %) проводится по следующим формулам:

а) в случае регистрации только сидящих и перелетающих особей:

$$e(D) = \frac{1}{D} \sqrt{[e(d_n) \cdot d_n]^2 + [e(d_{\text{ост}}) \cdot d_{\text{ост}}]^2} \cdot 100\%,$$

где D – плотность населения вида; $e(d_n)$ – ошибка, рассчитанная для самцов; d_n – плотность населения самцов; $e(d_{\text{ост}})$ и $d_{\text{ост}}$ – ошибка и плотность населения не самцов (ошибки $e(d_n)$, $e(d_{\text{ост}})$ рассчитываются в долях единицы);

б) в случае регистрации летящих (транзитных) особей сначала рассчитывается ошибка для сидящих по предыдущей формуле, а затем общая ошибка (в %)

$$e(D) = \frac{1}{D} \sqrt{[e(d_c) \cdot d_c]^2 + [e(d_l) \cdot d_l]^2} \cdot 100\%,$$

где d_c и $e(d_c)$ – обилие и ошибка сидящих птиц (в долях единицы); d_l и $e(d_l)$ – обилие и ошибка летящих птиц (в долях единицы).

Ошибку суммарного обилия можно примерно рассчитать по формуле

$$e(D_o) \approx 1,3 / \sqrt{K_o} \cdot 100\%,$$

где $e(D_o)$ – ошибка суммарного обилия; K_o – общее число встреч птиц.

Нижний и верхний доверительные пределы рассчитываются по формулам (при уровне доверия 95 %)

$$D_{\text{верх}} = D [1 + 1,64 e(D)];$$

$$D_{\text{ниж}} = D / [1 + 1,64 e(D)]$$

где D – обилие; $e(D)$ – ошибка (в долях единицы).

Обработанные таким образом данные по учетам готовы для расчетов оценки изменения населения птиц и стоимостной компенсации в случае нанесения ему ущерба.

2.2.1. 5. О некоторых ошибках использования метода учета птиц

Для пересчета результатов маршрутного учета птиц на площадь Д. Хейн [Haune, 1949] предложил использовать расстояние до птицы в тот момент, когда она в первый раз привлекла внимание учетчика, т.е. индивидуально пересчитывать каждую встреченную особь по этому расстоянию. Логика подобного подхода сводится к утверждению, что если данный учетчик в данных условиях не обнаружил данную особь, то она была за пределами возможности ее обнаружения, а расстояние, на котором ее заметили, и есть дальность обнаружения этой особи. Расстояние от учетчика до птицы называется радиаль-



Рис. 5. Схематическая иллюстрация радиального расстояния от учетчика до птицы и расстояния от птицы до линии хода учетчика по перпендикуляру.

ным в отличие от расстояния от птицы до линии хода учетчика по перпендикуляру (рис. 5). Последнее называется перпендикулярным расстоянием.

Поскольку такой расчет был достаточно сложен (до появления программируемых калькуляторов и персональных компьютеров), предложен интервальный метод пересчета [Равкин, 1967а], где по расстоянию от учетчика до птицы в момент ее обнаружения все особи делятся, как уже было показано выше, на близко, недалеко, далеко и очень далеко обнаруживаемых. Помимо упрощения расчета этот способ обладает выравнивающим эффектом, что немаловажно, поскольку оценка расстояния до птицы от учетчика определяется им экспертно (визуально или на слух), поэтому ошибки в определении расстояния внутри этих интервалов (градаций заметности) не искажают результат. Кроме того, расстояния до птицы, близкие к нулю (напри-

мер, при вспугивании), не приближают результат к бесконечности.

В индивидуальном (Хейн) или интервальном (Равкин) способе пересчета следует различать понятия полосы учета и полосы пересчета. Полосой учета фактически является площадь, полученная как произведение длины учетного маршрута на максимальную заметность вида (ширина учетного трансекта отдельно для каждого вида). Полоса пересчета, по сути, представляет собой площадь, полученную от произведения длины маршрута на средневзвешенную гармоническую дальность обнаружения вида. Таким образом, учитываются все встреченные виды без ограничения расстояния до обнаруженной особи, а пересчитываются они не по этой максимальной площади учетного трансекта, а по средневзвешенной площади обнаружения. За счет этого и компенсируются различия в заметно-

сти разных особей, их подвижности и активности пения в течение суток, сезонов и при разных погодных условиях, а также различия в подготовке и индивидуальных особенностях учетчиков (их слуха, зрения, навыков обнаружения птиц). Естественно, что это не абсолютная компенсация для всех случаев. Например, учитывать ночью птиц с дневной активностью, естественно, нельзя, хотя ночные виды при высокой численности нередко обнаруживаются во время утренних учетов (выпугиваются) на близких расстояниях и в среднем оцениваются вполне удовлетворительно.

Однако предлагаемый способ дает занижение результатов для особей, встречающихся, как правило, ближе, чем среднее по градации расстояние и завышение при превышении средних значений [Челинцев, 1985]. Эта ошибка тем меньше, чем большее число градаций используется [Равкин Е., Челинцев, 1990]. Однако чем больше градаций, тем меньше выравнивающий эффект.

Н.Г. Челинцев [2000] считает, что среднюю дальность обнаружения по градации следует рассчитывать по расстояниям, замеренным от ближнего края градации, а не от учетчика. Например, для недалеко обнаруживаемых птиц, т.е. от 26 до 100 м, средняя дальность обнаружения равна 63 м, а не 50 м, как мы считаем. Так как заметность измеряется от учетчика, то и среднее должно рассчитываться по этим расстояниям. При этом полосы пересчета накладываются друг на друга для особей с разной заметностью и вошедших в разные градации. Скажем, поющий самец зяблика в момент обнаружения находился впереди в 150 м от учетчика, но в 5 м от линии его хода. Поскольку учетчик не видел и не слышал его раньше, заметность особи по подвижности, окраске, частоте пения и его громкости равна этому расстоянию (150 м). Теоретически на данном расстоянии как впереди, так и влево и вправо от линии хода все близкие по заметности особи будут отмечены учетчиком. Тем не менее вероятность обнаружения уменьшается с увеличением расстояния до птицы от линии хода и с увеличением интервала между песнями. Чем реже поет или кричит птица, тем в среднем ближе успевает подойти к ней учетчик, прежде чем особь будет обнаружена. Соответственно уменьшается средняя дальность обнаружения и этим компенсируется пропуск тех особей, которые остались незамеченными, так как учетчик успевает пройти их прежде, чем птица запоеет. Минимальная вероятность обнаружения – у особи, находящейся на пределе слышимости пения. Ее учетчик может обнаружить только, если поравняется с ней в момент пения. Вероятность пропуска птиц, близких к

такому положению, компенсируется за счет гармонического (взвешенного по грациям) усреднения расстояний до птиц в момент обнаружения.

Все модификации метода Д. Хейна так же, как и исходный ее вариант, непригодны или дают существенное занижение для видов, скрытно уходящих от учетчика (не обнаруживающихся или затаивающихся). В этих случаях очень редко и случайно обнаруживающиеся особи дают в пересчете на площадь локально очень завышенные показатели, а там, где такие встречи не произошли, приводят (так же, как и в других методиках) к констатации отсутствия вида. Особенно велики отклонения от действительного обилия при пересчете результатов, полученных на ограниченных по протяженности маршрутах, и для видов, редких по численности или встречаемости, поэтому собираемые материалы по численности птиц должны быть представительными как во времени, так и в пространстве. Наш опыт убеждает, что в среднем удовлетворительные показатели по массовым и хорошо заметным обычным, а иногда и редким нестайным и неколонизальным видам удается получить при 15–20 км маршрута. Повторять учеты следует не менее чем через 2 нед, вернее маршрут этой протяженностью следует проходить за каждые 2 нед наблюдений. Однако при массовых учтах трудно выдержать такую норму ограниченным числом учетчиков. Более того, в дальнейшем анализ полученных данных проводится по материалам, усредненным за те или иные сезоны или по группам местообитаний (ландшафтам, поясам, подзонам или ключевым участкам). Это позволяет уменьшить минимальную норму учета в теплое время года до 5 км в каждом местообитании за каждые 2 нед (что и было рекомендовано выше). Тогда нужные 15–20 км маршрута набираются за рассматриваемый сезон или на достаточно обширной территории при расчете показателей на 1 км², объединенный по соотношению площадей, занимаемых разными местообитаниями.

Орнитологи, применявшие описанные методы или слышавшие об их использовании от других, нередко утверждают, что эти способы значительно завышают показатели обилия. Как правило, это связано с незначительной протяженностью маршрутов. Такие искажения характерны для всех методов учета: чем меньше объем собранного материала, тем выше, как правило, значения для зарегистрированных видов. В то же время обилие неотмеченных видов, если они обитают в данном местообитании, занижено до нуля.

Другой источник завышения заключается в характерной и весьма распространенной ошибке: использовании для пересчета по Д. Хейну или по Ю.С. Равкину не радиальных, а перпендикулярных расстояний. Это приводит к завышению значений в 6–8 раз. Хорошо, если это отклонение от методики оговаривается, как у Г. Аммана и Р. Болдуина [Amman, Baldwin, 1960]. Чаще авторы сообщают, что пересчитывали по Ю.С. Равкину, уверены в этом и не подозревают об ошибочности своих пересчетов. Отсюда и возникает убеждение в порочности подхода.

Еще одним источником завышения (в 10–12 раз) служит невнесение поправок на скорость перемещения летящих особей. Повторим, что летящими считаются птицы, которые в момент обнаружения летели транзитом и исчезли в полете из поля зрения наблюдателя. Высоко летящие транзитные особи в учет не включаются, когда учетчик уверен, что они не снижаются для посадки.

При учете летящих или высоко сидящих птиц дальностью их обнаружения считается расстояние не до птицы вверх от учетчика, а от него до точки проекции летящей или высоко сидящей особи на поверхность земли (рис. 6). По сути, это же расстояние замеряется и во всех остальных случаях, когда птица находится над землей (в кустарниках, кронах), но лишь для высоко сидящих или летящих птиц несоблюдение этого правила может привести к существенному занижению результатов.



Рис. 6. Схема измерений расстояния от учетчика до птицы (дальности обнаружения).

При учете на склоне расстояние до птицы оценивается в проекции на учитываемую поверхность, а не в проекции на условную горизонтальную поверхность Земли. Лишь для склонов, близких к 90° (обрывы, отвесные скалы), расстояние измеряется в проекции на их основание, если они входят в состав обследуемого местообитания как включения, а не изучаются отдельно (рис. 7). В проекции на горизонтальную поверхность оценивается расстояние до птицы, если она находится на противоположном склоне в том случае, если вся расположенная ниже часть склона не просматривается или не прослушивается учетчиком при данной дальности обнаружения вида. В обоих случаях учетчик должен быть уверен, что не записывает особей, находящихся в соседнем выделе.

При выборе методики учета всегда приходится искать компромисс между ее точностью и возможностями реализации сбора по трудозатратам, поэтому лучшей следует считать методику, дающую точность, достаточную для решения основной из поставленных задач, т.е. допустимую статистическую ошибку выборочности и скоса данных (систематическую ошибку). Так, для выявления тенденций изменения (трендов) во времени или в пространстве достаточно даже относительных, но сравнимых данных, в то время как при оценке запаса для принятия конкретных решений методика должна давать результат, максимально близкий к действительному количеству. Но едва ли стоит гнаться за таким результатом, скажем, на многократно обследованных или картируемых площадках, если потом



Рис. 7. Схематическая иллюстрация измерений проекции расстояний от учетчика до птицы (дальности обнаружения) на горизонтальной поверхности и на склонах.

при экстраполяции или усреднении высокая точность снижается из-за недостаточного их количества.

Методика нередко выбирается не только из соображения ее оптимальности, но и по традициям или наличию ранее собранных массивов данных, для удобства сравнения их со вновь собираемыми материалами. Так, часто рекомендуется метод финского трансекта, имеющий почти все недостатки учета на ограниченной полосе [Приедниекс и др., 1986; Jarvinen, Vaisanen, 1977]. Однако он прост и пригоден для непрофессионалов. Устойчивых видовых коэффициентов перевода данных, посчитанных разными методами, не существует и их лучше рассчитывать каждый раз при необходимости, что равнозначно пересчету одних и тех же данных учета разными способами. Для этого при учете следует одновременно записывать информацию, необходимую для пересчета как можно большим числом методов. Так, если сначала записывать расстояние до птицы в момент обнаружения (радиальное расстояние), а потом – через дробь – расстояние, перпендикулярное к линии хода учетчика, когда он поравнялся с птицей, то эти данные можно пересчитать:

по перпендикулярным расстояниям:

1 – по любой ограниченной полосе, в том числе дифференцированно по видам,

2 – по методу финского трансекта,

3 – по специальным формулам для перпендикулярных расстояний [Челинцев, 1985];

по радиальным расстояниям:

4 – по Д. Хейну [Наупе, 1949],

5 – по Ю.С. Равкину [1967a],

6 – по Е.С. Равкину, Н.Г. Челинцеву [1990],

7 – по любому числу интервалов.

Нередко учетчики, стремясь сократить объем записей на учете, отказываются от глазомерных оценок расстояния до птицы в метрах, заменяя их буквой, обозначающей градацию заметности. В этом случае возможность расчета по разным методикам исключается, что не оправдывает экономии на записи.

Если одновременно с записью радиальных и перпендикулярных расстояний пометать на схеме конкретное место встречи особи, тогда возможен и восьмой способ пересчета – с картированием при многократном прохождении. Запись двух расстояний – радиального и перпендикулярного – практически не увеличивает трудоемкости учета и позволяет получить, когда это нужно, результаты,

сравнимые с показателями исследователей, использующих другие способы обработки.

Иногда попытки сопоставить результаты учетов, выполненных различными методами, недостаточно корректны. Часто априори считается, что учет на площадках, в том числе с поиском гнезд, более точен, чем на маршрутах, и потому расхождение результатов трактуется обычно как недостаток последнего. При этом не принимается во внимание, что учет гнезд или картирование поющих самцов дает статичное представление о числе гнездящихся пар, в то время как на маршруте учитывается динамическая плотность при сборе корма во время пения или перемещений. В это количество входят и неразмножающиеся особи (неполовозрелые, пролетные, отгнздившиеся, вылетевшие из гнезд или потерявшие кладку). Кроме того, в зависимости от ширины трансекта или размера площадок учеты проводятся фактически всегда на разных территориях и нередко в разные дни, т.е. мы всегда имеем дело не с генеральной совокупностью, а с выборкой, имеющей ту или иную ошибку репрезентативности, поэтому нельзя сравнивать результаты, полученные на одной, даже относительно большой площадке, и на маршрутах, даже в ее пределах. Следует иметь достаточное для статистической обработки число площадок, заложенных равномерно случайно на некоторой территории, и маршрут, разбитый на отрезки, используемые в качестве основы для вариационного ряда. После расчетов необходима оценка достоверности отличий в показателях обилия, полученных разными способами и, главное, оба сравниваемых метода должны оценивать одну и ту же, а не разные характеристики сообщества, например число отгнздившихся пар и количество кормящихся птиц независимо от участия в гнездовании на данной территории.

Некоторые авторы считают, что они учитывают птиц "по методике Ю. Равкина" с дополнениями, которые сводятся к подсчету птиц без ограничения полосы учета, с последующим пересчетом на единицу длины без поправок на дальность обнаружения. Эта модификация не имеет никакого отношения к нашей методике и применялась задолго до нее.

В заключение следует отметить, что метод Д. Хейна применим не только при учете птиц, но и других хорошо заметных животных, имеющих существенные внутри- или межвидовые различия в дальности обнаружения (бурундук, белка, суслики, сурки, пищухи, косули, дневные бабочки), хотя нередко приходится дополнять этот

способ поправочными коэффициентами [Смирнов, 1967; Смирнов, Равкин, 1967]. Однако эту методику следует использовать в тех случаях, когда ограниченным числом учетчиков необходимо собрать представительный на больших площадях или во времени материал. Это задачи, связанные в первую очередь с изучением пространственной и/или временной неоднородности населения. Те же данные с успехом могут быть использованы при описании распределения многих видов и изменений их численности (запаса) во времени. Однако для оценки запаса они могут использоваться при соответствующих поправках (в основном на занижение значений, а отнюдь не на завышение их при правильном использовании способа пересчета). Возможность завышения, как и занижения, связана с правильностью использования не только метода пересчета, но и способов экстраполяции.

2.2.2. Учет мелких млекопитающих и амфибий

2.2.2.1. Выбор и описание методов

Методы учета мелких млекопитающих – группы, включающей в себя представителей отряда грызунов (семейства тушканчиковых, мышиных, полевоочьих и представителей некоторых других семейств) и отряда насекомоядных (семейств землеройковых и кротовых) к настоящему моменту не менее разнообразны, чем методы учета птиц. Существует ряд способов относительного косвенного учета: по биологическим индикаторам [Формозов, 1934; Варшавский, 1959, 1961; и др.], по следам деятельности мелких млекопитающих [Ротшильд, 1956; Чельцов-Бебутов, 1959; и др.]. Группа способов прямого относительного учета еще более разнообразна и включает в себя: учет численности мелких млекопитающих на ловушко-линиях [Шнитников, 1929; Юргенсон, 1934, 1939, Elton et al., 1931], площадочно-капканный облов [Ралль, 1936, 1945, 1947], учет с помощью ловчих канавок [Снигиревская, 1939; Формозов, 1948; Наумов, 1955] и ряд других методов. Разработаны и способы абсолютного учета численности: мечение зверьков с целью изучения их индивидуальных участков и определения плотности населения [Карасева, 1956; Кучерук, 1963; и др.]; полный вылов зверьков на изолированных площадках [Орлов и др., 1939; и др.]; визуальный подсчет активных зверьков [Айзин, 1943; Бибилов, Хрустцелевский, 1959; Бибилов, 1963; и др.]. Применяется и целый ряд других мето-

дов, в основном для учетов отдельных видов или небольшой группы видов.

Разнообразие способов учета амфибий гораздо ниже. Простейший из них, требующий минимальных подготовительных работ – учет животных на маршрутах [Залежский, 1938; Терентьев, 1938; Гумилевский, 1932, 1936; Динесман, Калецкая, 1952; Щербак, 1966; и др.]. Существует метод учета амфибий на пробных площадках [Идельсон, Воноков, 1938]. Однако для выяснения полного состава обитающих в данном биотопе амфибий применяют ловчие ямки или траншеи (канавки с цилиндрами, банками). Учет с помощью ловчих ямок [Птушенко, 1934] не получил широкого распространения. Более употребителен учет с помощью ловчих траншей (канавок) различных модификаций [Калецкая, 1953; и др.]. Помимо вышеперечисленных учетов существуют ряд способов подсчета отдельных видов в местах скоплений и учеты икры и головастиков.

Для получения количественных оценок по населению представителей данных групп, при необходимости иметь показатели обилия для всех видов (или подавляющего большинства), населяющих исследуемый регион, методы сбора должны соответствовать ряду требований. Во-первых, лучше всего пользоваться универсальной методикой, позволяющей учитывать всех представителей исследуемых групп. Во-вторых, методы должны быть как можно менее трудоемкими, требующими минимума специального оборудования. В-третьих, показатели учета должны максимально приближаться к абсолютному обилию населения. Однако методы абсолютного учета разработаны лишь для отдельных представителей амфибий и мелких млекопитающих, и уже только поэтому использоваться в качестве основной методики не могут. Из относительных методов учета наиболее универсальным, позволяющим получить количественные оценки по населению практически всех представителей мелких млекопитающих и амфибий, является способ учета ловчими канавками (или его аналог – ловчие заборчики). Наиболее распространенный из вариантов этого способа учета – 50-метровые канавки (заборчики) с 5 цилиндрами (конусами). Он хорош еще и тем, что подобным способом собрано очень много материалов по учетам обеих групп и есть возможность сравнительного анализа оригинальных материалов с литературными данными.

Ловчие канавки роются на суходолах при наличии достаточно мощного слоя почвы. Для этого рулеткой отмеряется 50 м и штыком лопаты отбивается направляющая линия. Затем роется канавка ши-

риной 20–25 см и глубиной 25–35 см (в качестве меры ширины и глубины можно использовать штыковую лопату: на ширину и глубину штыка). Стенки канавки должны быть вертикальными (рис. 8). Дно ее зачищается: оно должно представлять собой ровную дорожку по ширине канавки, без каких-либо препятствий для передвижения животных, и иметь небольшой уклон от цилиндров к середине расстояния между ними или к концам канавки для того, чтобы дождевая вода не стекала в цилиндры. В дно канавки вкапывают 5 цилиндров на расстоянии по 5 м от концов канавки и по 10 м между собой. Верхние концы цилиндров должны быть вровень с дном канавки, без каких-либо выступов и либо быть точно по ширине канавки, либо иметь преграды (камни, фанерки и другой подручный материал) со стороны стенок канавки, чтобы исключить возможность зверькам обегать цилиндр по дну канавки. Высота цилиндра 50–70 см, диаметр 20–25 см (рис. 9). Нижний конец должен иметь дно. Изготавливать цилиндр лучше из оцинкованного железа или белой жести. Боковые пазы и пазы в дне должны быть пропаяны или промазаны пластилином, если в дальнейшем предполагается заливать их формалином. Можно для этих же целей использовать сделанные из такой же жести и пропаянные конуса той же высоты. Однако лучше всего использовать промежуточный вариант: усеченный конус с верхним диаметром 25 см и нижним – 20 см. По вместимости он очень близок цилиндру, что немаловажно при высоком обилии зверьков, и удобен при перевозке (можно вставлять один в другой, как конус).

Появление в последние десятилетия различных пластиковых емкостей (например, бутылей из-под жидкости, разных размеров и формы пластмассовых ведер и т.п.) во многом упростило проблему

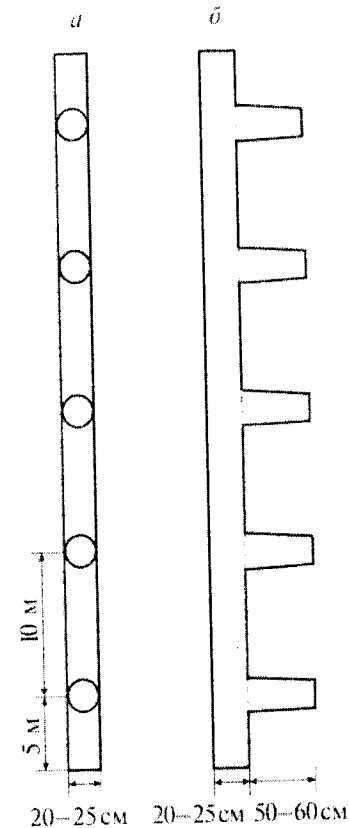


Рис. 8. Схематическое изображение канавки.

Вид: а – сверху; б – сбоку.

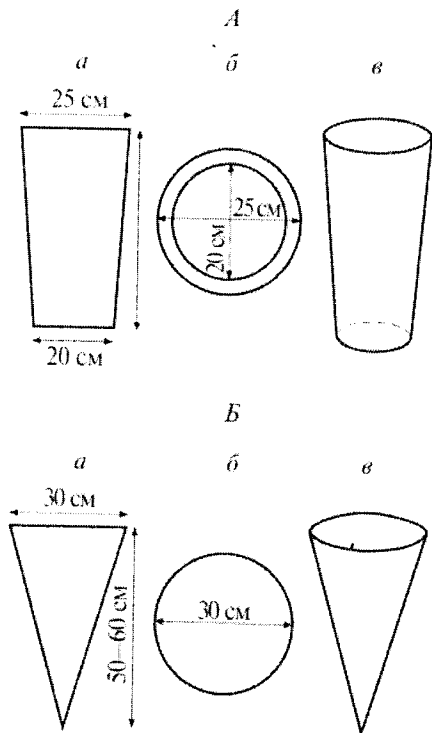


Рис. 9. Схематическое изображение цилиндра (А) и конуса (Б).

Вид: а – сбоку, б – сверху; в – рисунок.

концов линий так, чтобы половина горловины цилиндра (конуса) была по одну сторону, половина – по другую. Если заборчик установлен на болоте, то цилиндр лучше вкапывать, оставляя верхний его край в 5 см от поверхности, и делать пологую ровную насыпь по окружности цилиндра вровень с его краями. В противном случае в цилиндры обычно заливается вода.

Полиэтиленовая пленка, из которой изготавливается заборчик, режется на ленты шириной 50–60 см: 4 ленты длиной по 10 м, 2 – по 5 м и 10 – по 3 м (если куски полиэтилена короткие, то их предварительно сшивают или сплавляют). Заранее заготовленные колышки длиной по 50–60 см вбиваются перпендикулярно поверхности почвы в отбитую щель: по одному колышку с каждого края линии, по одному колышку с каждой стороны цилиндра и равномерно, через каж-

поиска/изготовления цилиндров/конусов. В случае использования таких импровизированных ловушек сухими необходимо учитывать размерные характеристики (не менее вышеприведенных), а при заливке формалином – сопоставимость диаметров (близкую к указанным) и частоту выемки животных (чем меньше объем – тем чаще проверки).

Цилиндры в канавке до начала учетов плотно закрываются подручным материалом (дерн, фанерки, доски) во избежание преждевременного попадания в них зверьков.

Ловчие заборчики (вариант М.В. Охотиной и В.А. Костенко, [1974]). В почве отбивается и несколько расширяется штыком лопаты 50-метровая линия (щель) на максимально возможную глубину. По ней вкапываются 5 цилиндров на расстоянии по 10 м друг от друга и по 5 м от

дые 1–2 м (в зависимости от специфики местообитания), по всей длине линии. Над поверхностью почвы длина колышка должна составлять 35–40 см. Затем берется 5-метровая лента, один ее конец обматывается и привязывается к крайнему колышку линии. Нижняя сторона ленты вправляется на 10–15 см в щель так, чтобы над поверхностью почвы ширина ленты составляла 40 см. Одновременно с этим лента пропускается между колышками так, чтобы один колышек был по одну сторону ленты, а следующий – по другую. К верхнему концу каждого колышка, аккуратно обжимая верхний конец сверху и с боков (лучше отверстий не делать: заборчик может начать рваться дальше), привязывают верхнюю сторону ленты крепкой, но не толстой веревкой. Другой конец 5-метровой ленты привязывают к первому по ходу колышку, стоящему вплотную к цилиндру. К следующему колышку, стоящему вплотную к цилиндру, привязывают один конец 10-метровой ленты, обматывая его лентой и привязывая веревкой. Далее все аналогично установке 5-метровой ленты. Установив все 10-метровые ленты, вторую 5-метровую ленту подвязывают на другом конце после последнего цилиндра/конуса, т.е. установив соответственно заборчик, нижнюю сторону присыпают землей и утрамбовывают так, чтобы засыпать щель без провалов и выступов над поверхностью.

После того как основной заборчик установлен, к цилиндрам из 3-метровых лент сооружаются направляющие заборчики – “усы”, во избежание обхода животными цилиндров. Делается это следующим образом. Под углом примерно в 45° по отношению к заборчику по линии хода и против него к середине каждой из выступающей по сторонам заборчика боков цилиндра штыковой лопатой отбивается по две линии (щели). В месте схождения линий к цилиндру вплотную вбивается колышек, а также по колышку на каждом из концов 1,5-метровых линий. Трехметровая лента сгибается по ширине пополам и зацепляется за колышек со стороны цилиндра. Техника исполнения аналогична установке основного заборчика. Таким образом, в результате с каждого из выступающих боков цилиндра установлены по две V-образных направляющих, с длиной каждого из “усов” по 1,5 м (рис. 10). Допустимо установление по одному дополнительному “усу” с каждой стороны цилиндра/конуса (рис. 11).

До начала учета цилиндры (аналогично с ловчими канавками) плотно закрываются из подручного (или специально изготовленного) материала.

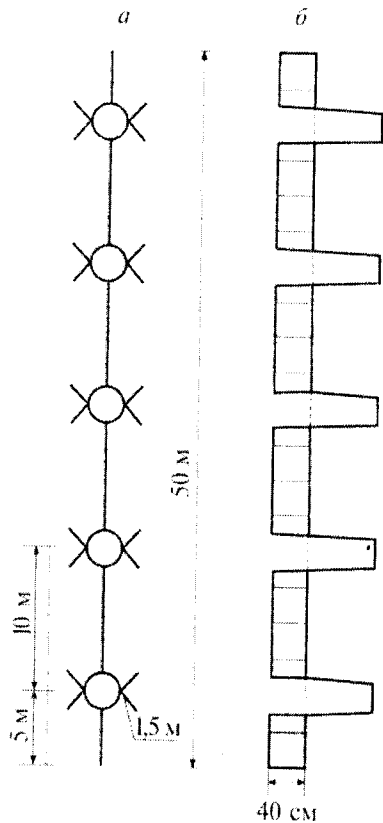


Рис. 10. Схематическое изображение ловчего заборчика с V-образными 'усами'.

Вид: а – сверху; б – сбоку.

В ряде местообитаний цилиндры и конуса нередко выпирает водой. В этих случаях их необходимо закрепить. Для этого над краями цилиндра в стенки канавки забивают колышки, оставляя 1–2 см колышка над краем цилиндра.

При установке заборчиков цилиндры закрепляют либо вбивая гвозди в колышки над краем цилиндра (конуса), либо распоркой (колышком, рогулькой, металлическим штырем), втыкая ее наклонно в грунт или сплавину над краем цилиндра. Чтобы не мешать проходу животных, лучше это делать со стороны колышков или использовать их и для закрепления цилиндров.

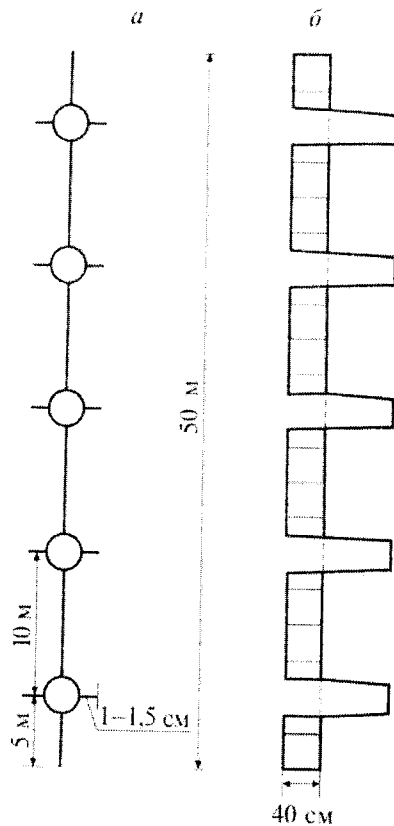


Рис. 11. Схематическое изображение ловчего заборчика с перпендикулярными 'усами'.

Вид: а – сверху; б – сбоку.

Иногда нет возможности установить заборчик или сделать канавку по всем правилам из-за специфики местообитания, например очень тонкий слой почвы, а под ним каменная коренная порода. В подобных ситуациях цилиндры (или конуса) в заранее сделанные (в данном случае выбитые ломом) ямки устанавливаются как при использовании заборчика. Если имеется хотя бы небольшой слой почвы, то направляющая линия от цилиндра к цилиндру и по 5 м за пределы каждого из двух крайних делается путем снятия штыковой лопатой этого слоя почвы на полную глубину и ширину штыка. Дно этой канавкоподобной направляющей тщательно разравнивается. Края цилиндров должны быть вровень с дном направляющей (если это сделать невозможно, то сооружается пологая насыпь на дне направляющей к цилиндру). Помимо основной направляющей к каждому цилиндру с обеих сторон, перпендикулярно им проводятся дополнительные направляющие метровой длины. Если же и такие направляющие сделать невозможно, то создается преграда для движения из стволов поваленных деревьев (и тому подобного материала), как и в предыдущем варианте (основная и дополнительные направляющие). При этом щели между поверхностью субстрата и бревном аккуратно (без выступов) забиваются землей, мхом и т.п.

Общее для всех этих вышеперечисленных вариантов ловчих канавок, заборчиков и т.д. правило: землю, не использованную при изготовлении, необходимо отбрасывать подальше.

2.2.2.2. Техника проведения учетов

В день начала учета цилиндры всех канавок и заборчиков открываются. Цилиндры и конуса на 1/4 заливаются 4%-м раствором формальдегида. Это позволит проверять их не каждый день. Частоту сборов необходимо устанавливать эмпирически в зависимости от погодных условий и обилия животных. Если сезон дождливый, то вода может заливать цилиндры почти или до самых краев, и тогда линии работать не будут. Если обилие зверьков очень высокое, то они могут забивать цилиндры (а особенно конуса) и падающие вслед за ними животные могут выпрыгивать из цилиндров. Во всех других случаях проверки можно проводить достаточно редко: животные хорошо сохраняются в формалине долгое время. Однако канавку (заборчик) следует посещать, как минимум, раз в неделю (лучше чаще), так как ее нередко повреждают домашние и дикие животные и люди. Для вычерпывания накопившейся в цилиндрах воды около каждой канавки (заборчика) надо оставить на весь срок учетов пустую консервную банку.

Порядок проверки ловчих канавок и заборчиков. Проверяющий должен иметь при себе: емкость с формалином для доливки в случае необходимости; матерчатые (шлямовые) мешочки размером примерно 20 × 20 см с пришитыми сбоку завязками; корнцанги и резиновые перчатки для вытаскивания животных; белую бумагу для этикетирования, простой карандаш с ластиком. Выбрав из всех цилиндров одной канавки (заборчика) всех амфибий и мелких млекопитающих, проверяющий складывает их в один мешочек, а если не помещаются, то в несколько, затем подписывает этикетку простым карандашом, складывает ее в несколько раз и кладет в мешочки. Если улов из одной канавки (заборчика) разложен в нескольких мешочках, то в каждый вкладывается по отдельной этикетке с указанием, в скольких мешочках находится улов с этой канавки (заборчика), сколько экземпляров лежит в этом мешочке и сколько всего отловлено. При переноске (и, в случае необходимости, дальнейшем хранении, см. ниже) их можно еще связать между собой, предварительно завязав горловину каждого. Помимо вышеперечисленного на этикетке пишется сколько цилиндров (конусов) было в рабочем состоянии к моменту прихода проверяющего. Цилиндр (конус) считается нерабочим, если залит водой до краев, полностью забит зверьками, вокруг цилиндра обвалилась земля и края выступают над поверхностью или между краями цилиндра и дна канавки есть преграды, он засыпан землей и т.д. Сборы из дефектных цилиндров помещают в отдельные мешочки. Перед уходом проверяющий приводит канавку (заборчик) в рабочее состояние: вычерпывает воду, если цилиндры залиты, и доликает формалин; расчищает и выравнивает дно канавки; поправляет заборчик и т.д. (см. выше описание установки канавки и заборчика).

В зависимости от того, будут пойманные мелкие млекопитающие и амфибии обрабатываться сразу по приходу в лагерь/стационар или храниться до окончания работ, пишутся разные этикетки.

Образец этикетки для переноса уловов в лагерь

Дата – 16.07.2001

Местообитание – верховое болото

Число отловленных животных, экз.

мелких млекопитающих – 5

амфибий – 3

Число рабочих цилиндров – 5

Число мешков с уловом – 1

Образец этикетки для последующего хранения в формалине

Республика Алтай, район – Усть-Коксинский,

Мультигинский участок заповедника,

подгольцовый пояс, погольцовые редколесья.

Дата – 16.07.1990

Местообитание – лиственнично-еловые редколесья

Число отловленных животных, экз.

землероек – 3

грызунов – 5

лягушек – 3

жаб – 2

Число рабочих цилиндров – 5

Число мешков с уловом – 1

По возвращении проверяющий (или отвечающий за этот раздел работ) фиксирует результаты отлова в специальном журнале. Его можно сделать из общей тетради, амбарной книги и т.п. На первой странице журнала пишется год и сроки работ, область, район, ближайшие населенные пункты, природные характеристики (провинция, пояс, подпояс, принадлежность к ландшафту, регион). Последующие страницы разлиновываются на графы.

Если сборы проводит квалифицированный специалист по амфибиям и мелким млекопитающим, то обработка результатов отловов производится сразу по возвращении в лагерь. Для этого необходимо иметь кювету, набор глазных ножниц и пинцетов, скальпели, лупы 4- и 10-кратные или бинокляр.

Нумерация отловленных зверьков в журнале сквозная (пример 1). Представителей одного вида, относящихся к одному местообитанию, лучше записать одного за другим – это облегчит дальнейшую обработку. Обычно обработку материала и запись данных в журнал ведут два человека. Пока первый раскладывает зверьков и занимается их определением, второй делает предварительные записи. Информация по каждому отлову в каждом местообитании отделяется разделительной чертой (во избежание путаницы). Итак, в журнале фиксируется порядковый номер отловленного экземпляра, его видовая принадлежность, пол и возраст особи, дата проверки, местообитание. Графа “Примечание” включает всю необходимую дополнительную информацию, помогающую при расчете объемов учетов или касающуюся каких-либо сведений об отловленных экземплярах.

Образец рубрики и ведения журнала (пример 1)

№ п.п.	Вид	Пол, возраст / для эмбрионов - длина тела без хвоста	Даты отлова (работы канавки)	Количество отработанных цилиндров(конусо-) -суток (ц/с или к/с)	Местообитание	Примечание
1	Полевка-экономка	♂ ad	16.07-20.07	20	Лиственнично-кел- товое редколесье	test 10 × 7 мм
2	»	♂ ad	16.07-20.07	20	То же	
3	»	♀ ad	16.07-20.07	20	»	4+3 эмбриона
4	Обыкновенная бурозубка	♀ ad	16.07-20.07	20	»	
5	Остромордая лягушка	juv	16.07-20.07	20	»	
6	Серая жаба	ad	16.07-20.07	20	»	
7	Серая полевка	♂ sad	16.07-21.07	24 к/с	Верховое болото	Один конус залит водой. Дождь прошел 20.07
8	Лесной лемминг	♂ ad	16.07-21.07	24	»	То же
9	Обыкновенная бурозубка	♂ sad	16.07-21.07	24	»	»
10	То же	♀ sad	16.07-21.07	24	»	»
11	Серая жаба	20 мм	16.07-21.07	24	»	»
12	»	20 мм	16.07-21.07	24	»	»
13	»	20 мм	16.07-21.07	24	»	»

Примечание. ♂ - самец; ♀ - самка; ad - взрослый; juv - молодой; sad - семеняки; test - семеняки.

Расчет цилиндра(конусо-) -суток проводится следующим образом. На каждую канавку (заборчик) приходится по 5 цилиндров (конусов). Значит, если канавка (заборчик) открыта сутки, то отработано 5 цилиндров × 1 сут = 5 ц/с (или к/с аналогично). Таким образом, при расчетах число суток учетов умножается на 5. После каждой проверки в соответствующей графе для каждого местообитания фиксируется количество отработанных цилиндра-суток (конусо-суток) со дня предыдущей проверки, а после первой проверки - со дня открытия цилиндров (конусов). Однако иногда на момент проверки часть цилиндров в линии оказывается в нерабочем состоянии.

В этом случае, если точную дату выхода цилиндров из строя установить нельзя, расчет от даты последней проверки ведут на число действующих цилиндров, при этом животных, пойманных вышедшими из строя цилиндрами, исключают из расчетов. Если же точную дату установить можно, например накануне в этом месте был ливень, то рассчитывают объем отработанных цилиндра-суток следующим образом. Число отработанных суток от даты предыдущей проверки до даты ливня умножается на 5, а от даты ливня до даты нынешней проверки на количество действующих к моменту проверки цилиндров и результат суммируется. Животных, пойманных забракованным цилиндром, не включают в расчет.

Если сбор ведет не специалист, то по приходу в место полевого базирования проводится предварительная обработка результатов отловов. Рубрикация журнала - как и в предыдущем случае (пример 2). Пересчитывается количество экземпляров, отловленных в данном местообитании зверьков, под них отводится необходимое число регистрационных номеров и отчеркивается разделительной линией. В журнал пишется название местообитания, дата проверки, рассчитывается и записывается количество отработанных цилиндра(конусо-) -суток и количество пойманных мелких млекопитающих и амфибий.

Животные складываются обратно в мешочки вместе с этикетками, написанными при проверке учетной линии, и хранятся в емкостях с 4%-м раствором формальдегида (лучше для этих целей использовать молочные фляги). Дальнейшая обработка материалов проводится после передачи сборов соответствующим специалистам.

Образец рубрикации и ведения журнала (пример 2)

№ п.п.	Вид	Пол, возраст	Даты отлова (работы канавки)	Количество отработанных ц/с (к/с)	Местообитание	Примечание
1	Мелкие млекопитающие		16.07-20.07	20 к/с	Верховое болото	
2	То же		16.07-20.07	20	То же	
3	Амфибии		16.07-20.07	20	»	
4	»		16.07-20.07	20	»	
5	»		16.07-20.07	20	»	
6	Мелкие млекопитающие		22.07	30 ц/с	Елово-кедровые леса	
7	То же		22.07	30	То же	
8	»		22.07	30	»	
9	»		22.07	30	»	
10	Амфибии		22.07	30	»	
11	»		22.07	30	»	

2.2.2.3. Сроки работ и норма сбора

Поскольку данный метод учета связан с изъятием отловленных зверьков из местообитаний, его лучше проводить во II половине лета (с 16 июля по 31 августа), чтобы не подорвать численность взрослых особей до периода размножения. Это позволит оценить обилие и видовой состав животных, населяющих исследуемую территорию полнее. В каждом местообитании, выделенном для обследования населения птиц, устанавливается, как минимум, одна учетная канавка или заборчик.

2.2.2.4. Камеральная обработка данных

После окончания учетов, определения (уточнения) видовой принадлежности отловленных земноводных и зверьков и полного оформления данных в журнале первичной обработки результаты сводятся в следующей таблице:

Республика Алтай, Усть-Коксинский район,
Мультигинский участок,
подгольцовый пояс, лиственнично-кедровое среднегорье.
Материалы учетов амфибий и мелких млекопитающих.
Учеты проведены с 16.07 по 31.08.2001 г. Метод учета: отлов в ловчие канавки и заборчики. Учетчики: И.И. Иванов,
П.П. Петров, С.С. Сидоров

Вид	Местообитание					
	Лиственнично-кедровое ред-колосье		Верховое болото		Елово-кедровые леса	
	Всего отловлено за 230 ц/с	В пересчете на 100 ц/с	Всего отловлено за 225 ц/с	В пересчете на 100 ц/с	Всего отловлено за 230 ц/с	В пересчете на 100 ц/с
Серая полевка	☒ : *	6**	:	0,8	::	2
Обыкновенная бурозубка	::	1	::	2	.	0,4
Серая жаба***:						
juv	☒	4	☒☒	9	☒ ::	6
sad	::	2	☒	4	::	2
ad	::	1	::	2	::	2
Всех возрастных групп и так далее	17	7	35	16	29	13

* Одной точке или черточке между ними соответствует 1 экз. отловленного зверька. Более подробное объяснение системы подсчета с помощью данных обозначений см. выше, в разделе 2.2.1.4.

** Принципы округления идентичны изложенным в разделе 2.2.1.4.

*** Эти обозначения соответствуют размерно-возрастным группам.

Как видно из приведенной таблицы, для мелких млекопитающих достаточно сведений об общем количестве отловленных зверьков и числе отработанных цилиндро-суток, чтобы получить показатели учета в стандартном пересчете на 100 ц/с, необходимые для дальнейших расчетов. Для амфибий помимо суммарных показате-

телей необходимы значения по каждой возрастной группе ибо расчет биомассы и энергии, трансформируемой этой группой животных, проводится с учетом их размеров (см. табл. 1).

Таким образом, мы получаем информацию об обилии мелких млекопитающих и амфибий в относительных показателях учета. Для перевода относительных показателей в абсолютные (на 1 км²) по способу, предложенному Л.П. Никифоровым [1963] для мелких млекопитающих, и по способу, предложенному Ю.С. Равкиным и Н.В. Лукьяновой [1976] для земноводных, в лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН на основе большого фактического материала рассчитаны средние пересчетные коэффициенты:

Коэффициенты для перевода относительных значений обилия мелких млекопитающих и земноводных в абсолютные показатели (на 1 км²)

Группа животных, относительная единица пересчета	Коэффициент умножения
Грызуны:	
100 д/с*	400
100 ц/с или к/с с жидкостью в конусах	145
100 к/с без жидкости в конусах	246,5
Насекомоядные:	
100 ц/с и 100 к/с с жидкостью в конусах	115
100 к/с без жидкости в конусах	195
Земноводные:	
100 ц/с	300

*Давилко/суток.

Умножая показатели учетов обилия видов в пересчете на 100 ц/с на соответствующий этой группе коэффициент, получаем примерные показатели в пересчете на 1 км². Расчет показателей для конусо-суток при условии заливания конусов формалином, идентичен. Расчет статистической ошибки нижнего и верхнего пределов доверительного интервала проводится по формулам, приведенным в разделе 2.2.1. 4. При этом предполагается, что одна особь амфибии или мелкого млекопитающего соответствует одной встрече.

Длина тела и разделение на размерно-возрастные группы приводятся по С.С. Шварцу, В.Г. Ищенко [1971] и Ю.С. Равкину, И.В. Лукьяновой [1976] (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Показатели длины тела (мм) размерно-возрастных групп земноводных

Вид	Сеголетки (0+)	Молодые (1+, 2+)	Взрослые (> 3)
Остромордая, травяная и сибирская лягушки	До 28	30–42	42
Серая и зеленая жабы	До 27	28–54	54
Сибирский углозуб	До 30	30–50	50
Обыкновенный тритон	До 22	23–32	> 32

2.2.3. Учет рептилий

Представителей этой группы можно учитывать в те же календарные сроки, что и птиц. Ограничением для учетов рептилий могут быть лишь низкая температура или очень высокий и густой травостой, резко занижающие показатели учетов. В этом случае учеты рептилий начинают в более поздние сроки, с момента повышения суточных температур, и заканчивают после поднятия травостоя, в случае участвовавших пропусков или ухода от учетчика неопределенных рептилий.

После наработки достаточного опыта в бедных по населению птиц и рептилий местообитаниях учет тех и других можно вести одновременно, при условии, что во время учета температура для рептилий близка к оптимальной. Если учеты птиц проводятся при пессимальной для рептилий температуре и/или в богатом птицами местообитании, то учетчик, закончив учет птиц, может возвращаться назад по учетному маршруту, подсчитывая рептилий. Как и при учете птиц, перед косой чертой записывается расстояние от учетчика до рептилии и после черты – по перпендикуляру от линии хода до рептилии (только не в метрах, а в сантиметрах). Такая форма записи позволит по перпендикулярному расстоянию рассчитывать оптимальную ширину учетной полосы или, используя рас-

стояния от учетчика до особи, среднемаксимальную дальность обнаружения [Равкин, 1969]. По тем же самым, что и для птиц, причинам (см. раздел 2.2.1.5) при учете рептилий мы рекомендуем использовать расстояние от учетчика до особи. Ведение дневниковых записей и оформление карточек учетов аналогичны таковым для птиц.

При низкой частоте встречаемости рептилий расчет обилия на 1 км^2 проводится следующим образом.

Результаты полевых исследований делятся на два сезонных периода: до и после поднятия травостоя. Сначала рассчитывается средневзвешенная дальность обнаружения по всем местообитаниям для каждого вида отдельно в период до поднятия травостоя. Например, рассчитаем среднюю дальность обнаружения живородящей ящерицы в период до поднятия травостоя.

Во всех местообитаниях за указанный период встречено: 3 особи $15 \text{ см}/10 \text{ см}$, 1 особь $10 \text{ см}/5 \text{ см}$, 2 особи $25 \text{ см}/15 \text{ см}$. Средневзвешенная дальность будет равна $(3 \times 15 + 10 + 2 \times 25)/6 = 17,5 \text{ см}$. Удваивая это расстояние ($17,5 \times 2 = 35 \text{ см}$), получаем среднюю полосу обнаружения.

Обилие рассчитывается так: берется число встреченных ящериц в одном местообитании за отдельный отрезок времени (в данном случае за полмесяца), пусть их будет 5 особей, и делится на произведение средней полосы, переведенной по размерности в километры, и протяженности маршрута в данном местообитании за данный отрезок времени, к примеру 5 км , т.е.

$$\text{обилие} = 5 \text{ особей} / 0,00035 \text{ км} \cdot 5 \text{ км} = 2857 \text{ особей/км}^2.$$

После поднятия травостоя местообитания условно делятся на две группы – низко- и высокотравные. Сначала средние полосы учета рассчитываются для этих двух групп раздельно. Если в высокотравных местообитаниях полоса значимо уже, то расчет для них ведется раздельно. Если различия невелики или отсутствуют, то заново рассчитывается уже общая полоса для всех местообитаний в период после поднятия травостоя.

Частота проведения учетов и протяженность маршрутов должны быть не менее представительны, чем для птиц. Для расчетов статистической ошибки и доверительных интервалов можно использовать вышеприведенные методы.

2.3. Организация и ведение мониторинга разнообразия наземных позвоночных

Рекомендации по организации *пространственно-временного* и *долговременного* мониторингов ситуативны, поэтому ниже мы остановимся на рекомендациях по организации и ведению собственно географического мониторинга.

2.3.1. Подходы и принципы организации

В выбранной части достаточно большого естественного участка в пределах зоны, подзоны, региона, провинции следует стремиться к обследованию преобладающего типологического разнообразия природных и трансформированных местообитаний или к максимально возможному охвату неоднородности местообитаний выбранной территории. Для минимизации объема сбора используется типологический подход. На практике это означает, что достаточным считается проведение учетов в каком-либо одном из сходных местообитаний, независимо от их количества в пределах ключевого участка. Полученные в них сведения характеризуют соответствующий тип местообитаний.

Деление территории на местообитания проводится на геоботанической основе с учетом ландшафтных особенностей: геоморфологического положения и рельефа, состава и структуры растительности, увлажненности, характера обводненности, а также степени и форм антропогенных преобразований. Необходимым условием выделения местообитания являются его типичность для региона и размеры, которые должны быть достаточными для проведения в нем учетов используемыми методами. Таким образом, предварительную оценку неоднородности среды исследуемой территории следует проводить по ландшафтным, геоботаническим и лесотипологическим картам, по возможности наиболее крупного масштаба.

Достаточно проработанной классификации по формам и степени трансформации территории пока нет. По результатам лесохозяйственного использования изучается ряд, аналогичный послепожарным сукцессиям (свежие и зарастающие гари, вырубki, молодняки, жердняки ... и климаксные леса). Сельскохозяйственные ландшафты обследуются по вариантам и способам эксплуатации земель (посевы разных культур, озимые или яровые, луга-покосы, выпасы, выгоны и т.п.). По форме и степени промышленного воздействия на территории выделяются, например, такие местообитания, как участки промышленной за-

стройки разного типа, карьеры, дражные отвалы, гидрозолоотвалы, рудеральные зоны и т.д. Селитебные ландшафты подразделяются по размерам (от малых поселков до крупных городов) и по типу, характеру застройки (одноэтажная и многоэтажная и их различные варианты) и характеру рекреационного использования (парки, скверы и т.п.).

В ряду приоритетов, при ограничении объемов сбора, следует идти от преобладающих по площади, типичности и значимости природных и антропогенных ландшафтов к менее представительным и значимым. Если полное обследование невозможно провести в один год, допустимо последовательное изучение отдельных участков в течение нескольких лет. Сопоставление результатов учета в различных местообитаниях за разные годы хотя и нельзя назвать идеальным, но может считаться удовлетворительным для реализации географического мониторинга при значительных объемах данных.

2.3.2. Сроки полевых работ, периодичность, объемы и нормы сбора

Птицы и рептилии обычно учитываются с 16 мая по 31 августа. В каждом из выделенных на ключевом участке местообитании за каждые полмесяца по совокупности проходится не менее 5 км. В зимний период птицы учитываются на тех же маршрутах в течение февраля или весь зимний сезон. В каждом местообитании целесообразно в совокупности пройти не менее 10 км (в идеале за каждые 2 нед). Учеты проводятся на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах.

Мелкие млекопитающие и амфибии учитываются с 16 июля по 31 августа. В каждом местообитании отывается 50-метровая канавка (или устанавливается заборчик той же протяженности) с постоянно открытыми ("работающими") 5 цилиндрами (конусами) в каждой/каждом.

При корректно подобранном наборе местообитаний, учитывающем ландшафтную специфику и основные формы антропогенной трансформации, для оценки пространственной неоднородности населения наземных позвоночных и выявления иерархии ее структурообразующих природно-антропогенных режимов, необходимо обследовать около 25 местообитаний. Хотя, безусловно, следует стремиться к полному типологическому охвату территории.

Целесообразность повторных учетов определяется степенью трансформации территории, оцениваемой экспертно и по результатам периодического пространственно-временного и временного мониторингов.

ПРИНЦИПЫ, МЕТОДЫ И СПОСОБЫ УПОРЯДОЧИВАНИЯ ПЕРВИЧНОГО МАТЕРИАЛА

3.1. Классификации животного населения

Проблему классификации животного населения еще нельзя считать решенной. Нередко упорядочение зоогеографических материалов проводится по сходству условий местообитаний, т.е. по признакам среды, а не животного населения. На недостаточную эффективность такого подхода указывали Н.В.Тупикова [1969], Н.Б. Бируля [1974] и др. При сборе материала и планировании работ этот подход в ряде случаев, безусловно, правомерен, а при среднем и мелком масштабе, видимо, является единственно возможным. Однако после сбора материала в пределах выбранной наименьшей территориальной единицы последующая систематизация результатов проводится несколькими путями.

Самый простой подход сводится к последовательным усреднениям на выбранной основе (последовательно хорологический принцип). Нередко он базируется на убеждении (обычно не доказанном), что все границы выбранной основы (ландшафтной, геоботанической и т.д.), как иерархически более низкие, так и высокие, обязательны для объекта изучения. При этом постулируется совпадение классификации основы и объекта, т.е. дискретности ландшафта или растительности и имманентной (собственной) дискретности населения животных или отдельных таксоценов. Подобный подход неоправданно аксиоматичен и не может быть признан удовлетворительным без доказательства совпадения структур среды и населения. Следовательно, для такого сравнения сообщества следует классифицировать по признакам населения, если не для фактологического отображения, то хотя бы для решения чисто исследовательских задач, поскольку априорное навязывание каких-либо границ всегда оставляет место для сомнений в правомерности этого подхода.

Для выявления пространственной структуры животного населения, как и в ландшафтоведении, могут применяться хорологический

и типологический подходы. Правомерность первого определяет взаимное влияние пространственно сопряженных территорий, которое может сводиться не только к временным заходам животных через условные границы среды, но и к использованию животными различных пространственных подразделений в разное время и для удовлетворения разнообразных жизненных потребностей. Это побудило к разработке экологических и эколого-географических классификаций животных по предпочитаемости тех или иных условий, по степени широты арены жизнедеятельности различных жизненных форм [Дементьев, 1962; Рустамов 1962; Успенский 1962; Злотин, Пузаченко, 1964].

Подвижность животных, а также растений за счет пассивного переноса семян нередко делает пространственную сопряженность не главным фактором. Активно или пассивно перераспределяясь в пространстве, они остаются в местах, сходных по условиям, независимо или почти независимо от пространственной сопряженности или разобщенности, поэтому в отличие от косных, более постоянных, менее изменчивых компонентов ландшафта (рельеф, климат, водный режим) растительность и животные при крупно- и среднемасштабном рассмотрении меньше зависят от общности генезиса ландшафта и пространственной смежности. В ряде случаев прослеживается пространственно-временное несовпадение изменений растительности и животного населения, а также других компонентов ландшафта, объясняемое относительной автономностью видовых популяций от факторов ценотической и географической среды [Назаренко, 1971]. Отсюда при обобщении материалов, собранных на любой основе, не следует допускать априорное навязывание границ в условиях среды до тех пор, пока не будет определена степень корреляции с изменчивостью населения. При высокой корреляции проведение таких границ вполне оправдано. Так это сделано, например, Ю.Г. Пузаченко [1967].

Классификация, проводимая по обобщающим характеристикам (плотности, разнообразию, биомассе), не соответствует зоогеографическим задачам, поскольку в единые группы могут объединяться варианты населения с весьма различным составом. Трансгрессия в распределении отдельных, особенно многочисленных и доминирующих видов, препятствует проведению границ на основании изменений в показателях обилия. Тем не менее доминирующие виды в качестве основного признака классификации используются сравнительно широко как в геоботанике, так и в зоогеографии [Тупикова, 1969].

Лучший результат, чем классификация по доминантным или детерминантным видам, дает использование максимальных или значимых индексов сходства по обилию. Использование индексов сходства при классификации сообществ не является принципиально новым методом. Сравнительно широко различные индексы сходства используются в геоботанике [Александрова, 1969; Василевич 1969; Фрей, 1971]. В геоботанике классификацией растительности занимаются уже многие десятилетия. Тем не менее этот раздел ее считается самым сложным и служит причиной существования различных школ и направлений [Миркин, 1974]. Позднее, чем в геоботанике, индексы сходства видового состава стали использоваться в исторической зоогеографии для выявления границ фаунистических районов и для оценки близости фаун различных участков [Ларина, Гурылева, 1972; Шиленков, Воронов, 1973; Hollowey, Jardine, 1968]. Значительно реже используются индексы сходства по обилию, которые учитывают общность и различие видового состава и одновременно эти же соотношения по обилию особей [Чернов, 1971б].

Ландшафтно-типологический подход к классификации тоже основан на объединении по сходству [Родоман 1956; Анненская и др., 1963]. Ф.Н. Мильков [1970] считает, что типология (типологическая классификация) территориальных комплексов образует особую таксономическую систему, независимую от индивидуально-хорологической классификации, и не сводится к ней. Она раскрывает внутреннее содержание и принципы структурирования региональных комплексов. Правомерность классификации биоценозов по сходству помимо ландшафтно-хорологического подхода оговорена им особо [Мильков, 1956, 1970]. Таксоны типологической классификации образуют параллельные классификационные ряды, которые имеют различные наименьшие единицы классификации (фаии, урочища, ландшафты и т.д. или их население). Отдельные таксоны в этих рядах и в рядах ландшафтно-хорологической классификации могут совпадать, например в ранге ландшафтов, зон, природных стран или материков в том случае, если сходство внутри данных подразделений больше, чем между отдельными компонентами разных таксонов этого ранга.

Типологический подход при классификации животного населения по сходству дает большую степень неформального упорядочения представлений. Такая классификация выявляет собственную, имманентную дискретность объекта изучения, чем бы она ни определялась: одним лимитирующим фактором, их сочетанием, рангом рассмотрения, сопряженностью или сходством условий, местополо-

жением, генезисом населения и т.д. Полученные таким образом схемы потенциально несут в себе огромную информацию, но требуют расшифровки, так как не связаны заранее с признаком, допускающим априорную экстраполяцию.

Известно, что результат формализованной классификации зависит от представительности имеющегося материала. При разной полноте данных классификация может приводить к различным результатам. Так, показано (рис. 12), что если анализируются пробы с 1-й по 4-ю, то 2-я и 3-я ближе друг к другу, чем 1-я и 4-я, и будут относиться по сходству к одному таксону. Пробы 1–4 менее сходны и образуют другие таксоны. При большем объеме (1–6) пробы 2 и 3 последовательно ближе к пробам 5 и 6 и должны быть отнесены к разным таксонам. При еще большем объеме данных (1–7) они снова разойдутся в разные таксоны, поскольку сходство проб 1–4 больше между собой, чем с пробам 5–7. Последние, в свою очередь, ближе друг к другу, и основная разделительная линия идет ниже их, отличая эти подсовокупности.

В более общем виде классификацию объектов можно рассматривать, с одной стороны, как метод упорядочения имеющихся знаний, с другой – как способ получения нового знания, в частности для выявления факторов, определяющих изменение свойств объектов. Так, Д. Харвей [1974] считает, что “понять взаимосвязи между признаками – одна из основных целей любого исследования. Значение классификации как поисковой процедуры проистекает из того факта, что

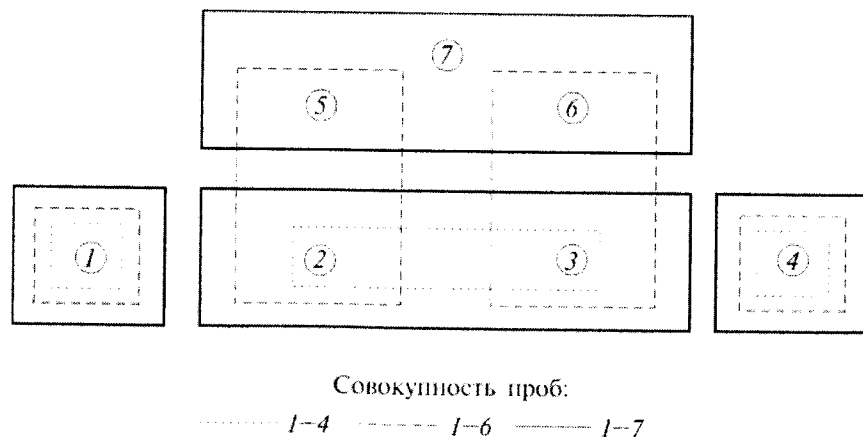


Рис. 12. Зависимость результата классификации от представительности имеющихся материалов.

она ставит эту самую основную проблему. По сути, можно сказать, что решение этой одной методической трудности, фактически означающее построение теории взаимосвязей, гораздо более важно, чем конечный продукт – сама классификационная система” (с. 329).

Используя имеющиеся представления о свойствах объектов, можно классифицировать их по заранее принятым признакам. Этот подход зачастую не удовлетворяет исследователя при классификации сложных объектов по достаточно большому числу признаков, особенно в том случае, когда совокупность представлена разнородными объектами, причем в одной из групп значимыми следует считать одни свойства, в другой – другие. Положение осложняется, если значимость признаков не определена или количество их настолько велико и изменчиво, что возникает проблема выделения доминирующих из них для всей совокупности или отдельных ее частей. Классификация может проводиться по факторам, определяющим признаки объектов, если выявлена их иерархия. В этом случае имманентная неоднородность совокупности и различия определяющих ее условий имеют сходные структуры.

Значимость факторов можно оценить отработанными в статистике методами прямого корреляционного, регрессионного, логико-информационного и факторного анализа. Подобному решению нередко препятствует необходимость значительного перебора характеристик и, самое главное, вуалирующее действие одних факторов на другие. Задача может усложняться появлением компенсации или подавления одних факторов другими, или совокупным их действием, когда не удастся вычленить индивидуальное действие. Причем, влияние их может быть более сильным в одних частях выборки и слабым в других, что приводит к возможности выявления корреляций лишь в части проб. При формальном анализе подобное может препятствовать оценке степени корреляции и приводить к необходимости дробления выборки с последующей отдельной обработкой. Это вносит элемент субъективизма, а уменьшение объема выборки зачастую приводит к недостоверности получаемых сведений. Возможна ситуация, когда известные факторы не исчерпывают их набора, и исследователь не подозревает о существовании некоторых из них или, наконец, ошибочно убежден в их незначимости.

Возможность подобной ошибки прослеживается на примере, приведенном К.Н. Дьяконовым [1975]. Методом логико-информационного анализа автор определил удельную значимость четырех

выбранных им параметров среды на дифференциацию растительности Западной Сибири. При этом он оговорил неполноту приводимого списка и возможность изменений весомости признаков. В числе исследованных и намеченных к изучению факторов отсутствует увлажненность – одно из наиболее значимых условий среды на территории Западно-Сибирской равнины. Отсутствие этого фактора при анализе может существенно исказить представления о структуре растительности и привести к различиям в классификационных схемах, построенных сообразно с иерархией исследованных признаков. Гарантировать полноту исследования всех возможных сочетаний параметров трудно. К тому же растительность и животные реагируют не на отдельные факторы, а на их совокупность. Объем расчетов при выявлении таких корреляций существенно возрастает.

Положение еще больше осложняется при континуальности исследуемых систем, где дискретность или слабо выражена, или погребена доминированием континуальных компонентов. В таких случаях целесообразно применять кластерный анализ (автоматическую классификацию), т.е. строго формализованное разбиение совокупности вариантов населения, не связанное заранее с выбором отдельных признаков объектов или факторов среды, определяющих неоднородность совокупности. Она проводится по интегральному следовому влиянию всех таких факторов, вместе взятых, даже если они не известны исследователю. Отражением такого влияния принимается соотношение сходства-различия между объектами классификации, и проблема выявления факторов, определяющих это соотношение, на первом этапе снимается.

Математические проблемы такой классификации описаны А.Г. Аркадьевым и Э.М. Браверманом [1971]. В общих чертах задача заключается в разделении больших совокупностей на отдельные группы похожих объектов. Интерпретация полученного разбиения сводится к поиску факторов, коррелирующих с выявленной неоднородностью, присущей данному множеству.

Подобные задачи неоднократно решались в геоботанике и зоогеографии при разделении территориальных проб по сходству видового состава, а в последнее время – по сходству населения, т.е. с учетом обилия особей различных видов. При этом многопричинность связи животного населения и среды, которую мы вынуждены принимать как стохастическую (вероятностную), исключает возможность отыскания метода, который даже весьма крупные градации населения будет оценивать абсолютно однозначно.

Самым простым способом выявления более или менее однородных групп следует признать графический способ соотнесения проб по сходству непосредственно между собой. Этот подход обеспечивает надежное выявление сгущений (компактных групп) при относительно четко выраженной дискретности. Использование этого подхода в условиях значительной постепенности изменений часто не приводит к успешному решению. Лучший результат дает оценка соотношения по отношению к центрам тяжести выделенных групп, т.е. гипотетическим вариантам населения с показателями, средними от проб, входящих в данную группу. Объединение в группы проводится так, чтобы среднее сходство внутри каждой группы было максимальным [Браверман, 1970; Лумельский, 1970].

Поскольку число групп определяется условно и не всегда совпадает с их количеством, действительно существующим в природе, часть разбиений объяснить не удастся и их приходится исключать из рассмотрения. Нередко факторы влияют на отдельные группы видов животных независимо друг от друга или с различной степенью зависимости в разных частях выборки. Это при формальном подходе приводит к противоречию принципам иерархии в классификации факторов. Из-за некоторых условий алгоритма невозможно выделить в отдельные группы варианты населения, сильно отличающиеся от общего фона, но не представленные в природе или выборке достаточно большим набором вариантов, поэтому выявляемый порядок значимости факторов коррелирует не только с силой проявления, но и степенью общности их влияния. Все это приводит к тому, что на основании расчета выявляется неполная, скрытая, во многом противоречивая дискретность системы и на этой основе составляется идеализированная классификационная схема.

Сама постановка такой задачи традиционна для автоматической классификации. При этом предполагается, что исследуемое множество объектов представимо в виде “далеких друг от друга” групп, состоящих из “похожих” между собой объектов. Все эти алгоритмы в том или ином виде реализуют идею выявления таких компактных групп [Дорофеюк, 1971]. Однако при конкретных исследованиях гипотеза о том, что рассматриваемое множество представимо в виде дискретных компактных групп, часто не только недоказуема, но и неверна. Отсюда применение алгоритма автоматической классификации, основанного на идее компактности, может привести к искусственному усилению, подчеркиванию дискретности системы или вообще привнести ее туда, где имеется четко выраженный контину-

ум. Этим может существенно исказиться реальная картина организации изучаемых объектов. Другой недостаток проявляется в случае, когда по полученному разбиению мы хотим выявить определяющие его факторы. Для этого часто приходится привлекать информацию о степени сходства (различия) между полученными группами. Однако деление на дискретные группы не предусматривает этого. Более того, объединение в группы по максимальным, значимым, индексам сходства предопределяет неправомерность оценки сходства групп между собой, так как в составе одной группы могут быть объекты с существенно различным сходством по отношению к объектам, входящим в другую группу. Тем самым интересующая нас информация о сходстве или различии между полученными группами либо отсутствует, либо упорядочение, соотнесение групп проводится по интуитивным соображениям, знанию конкретного материала или здравому смыслу. Такая “экспертная” группировка, естественно, может вызывать сомнения в правомерности соотнесения.

Для устранения отмеченных недостатков В.Л. Куперштох и В.А. Трофимов [1975] считают целесообразным проводить объединение объектов в одну группу не по сходству между собой, а по степени сходства со всеми остальными объектами рассматриваемого множества. При такой классификации мы избавляемся от привнесения навязанной дискретности и с большей степенью достоверности можем говорить о сходстве объектов на уровне групп.

Приемлемость подобных подходов к классификации не общепризнанна. Считается, что полученная таким путем иерархия факторов вовсе не обязательно соответствует естественной значимости и представляет ретикулярную (комбинативную) схему, которая искусственно может быть выражена в виде иерархии [Любищев 1972; Cattell, 1965]. По отношению к классификации животного населения эти упреки не обоснованы. Дело в том, что в животном населении, как в агрегате с внешним ограничением, внутренняя связь входящих в него особей может быть очень слабой или отсутствовать совсем. Набор видов и их численность в территориальных комплексах зависят от внешних причин и формируются по комбинативному принципу. Так, в частности, наиболее устойчивыми ценозами являются сбалансированные комплексы разных видов животных и растений и соотношений их численности. Тот же принцип используется при автоматической классификации и факторном анализе, поэтому комбинативность здесь не недостаток, а скорее, достоинство, так как формирование системы и классификация ее компонентов основаны на одном и том же принципе.

Кроме того, иерархия может не отражаться в классификационной схеме, а использоваться лишь для объяснения выявленной структуры влиянием главных (основных) факторов. Схема, построенная этим способом, комбинативна и представляет собой частный случай параметрической системы. А.Л. Любищев [1972] считает возможным “предположить, что комбинативный подход к классификации любого рода явлений в любой области является тем первичным и основным, с которого надо начинать при попытках систематизации любого разнообразия” (с. 60).

Правда, следует еще раз оговориться, машинное разбиение не следует рассматривать как готовую классификацию, оно лишь помогает выявить скрытую дискретность, т.е. усиливает интуицию исследователя, а не подменяет его. В геоботанике автоматическая классификация применена сравнительно недавно [Розенберг и др., 1972]. Тем не менее считается, что главная точка роста количественных методов фитоценологии, касающихся задач классификации растительности и выявления ее связи со средой, меняющейся в пространстве и во времени, лежит в этой области [Миркин, 1974].

В настоящее время существует достаточно большое количество классификационных программ, которые можно использовать при изучении неоднородности животного населения [Шадрина, 1980]. Наибольшее распространение в статистических пакетах получил метод дендрограмм. Однако полученные с его помощью результаты недостаточно информативны. Поскольку по этому алгоритму используется меньшая часть матриц сходства, даже в случае их существенного различия, может быть получен сходный результат. Главный из недостатков метода заключается в потере информации о сходстве выделяемых групп между собой, т.е. алгоритм не дает представлений о взаимном расположении выделяемых групп и составляющих их проб. Он может быть компенсирован шкалированием или с помощью предметно обоснованных, ориентированных в факторном пространстве графов. Правильность их ориентации может быть проверена все тем же шкалированием, о котором речь пойдет позднее.

В факторной зоогеографии чаще используется качественный аналог факторного анализа – программа факторной классификации, которая отличается рядом достоинств. Во-первых, объем классифицируемых проб при ее применении практически неограничен. Во-вторых, она делит их совокупность на незаданное заранее число проб. В-третьих, в автоматическом режиме предусмотрено снятие влияния сильных факторов и последующая классификация на оста-

точных матрицах для выявления слабых связей. С помощью такой доработки крупных агрегаций возможно так же, как в методике дендрограмм, построение иерархических классификаций. Одновременно с выдачей состава групп приводятся результаты расчета внутри- и межгруппового сходства. По этой матрице возможно построение структурных графов, т.е. классификаций с учетом значимых связей между группами.

Кроме того, проводятся оценки информативности предлагаемой классификации – доли учитываемой ею дисперсии матрицы коэффициентов сходства и коэффициент регрессии. В отличие от общепринятых методов оценки связи, основанных на автоматической классификации и предметной интерпретации получаемых результатов, предлагаемый способ факторной классификации позволяет учесть при содержательном анализе не одну, а сразу несколько классификаций. Информация о классифицируемых объектах представляется в виде матрицы коэффициентов сходства между вариантами населения. В качестве характеристики “разброса” значений коэффициентов принят средний квадрат отклонения от среднего по всей матрице (дисперсия).

Алгоритм факторной классификации вкратце заключается в следующем. Сначала по исходной матрице коэффициентов сходства варианты классифицируются так, чтобы доля дисперсии, учитываемой этой классификацией, была наибольшей. Для этого из коэффициентов сходства вычитается среднее по их матрице значение. В результате все коэффициенты меньше среднего становятся отрицательными. Затем выбирается пара вариантов, объединение которых в один класс уменьшает начальную дисперсию на максимально возможную величину, т.е. пробы имеют наибольшее сходство. После этого столбцы и строки коэффициентов, соответствующие найденной паре вариантов, поэлементно суммируются. На агрегированной так матрице процедура объединения повторяется. Такой поиск и агрегация продолжаются до тех пор, пока доля учитываемой дисперсии увеличивается. Это происходит, если объединяются варианты с положительными коэффициентами. В результате получается некоторая классификация – объединение вариантов населения по их максимальному сходству в заданное число классов. При этом коэффициенты проб внутри классов в основном положительны, а между классами – отрицательны.

Далее проводится оценка дисперсии коэффициентов сходства, учтенной этой классификацией. Для этого все коэффициенты внутри найденных классов уменьшаются на их среднее, а коэффициенты

сходства между классами увеличиваются на абсолютную величину их среднего. В результате получается остаточная матрица коэффициентов, дисперсия которой меньше, чем у исходной. Разница этих дисперсий, отнесенная к начальной, составляет долю уменьшения.

Предусмотрена возможность последовательного поиска по остаточным матрицам сразу 4–5 классификаций и расчетов по ним. Первые 2–3 из них обычно хорошо интерпретируются в терминах условий среды и экологических особенностей видов. Выявленный экологический фактор (или их сочетание) должен отражать сходство проб, вошедших в данный класс. Если каждому из классов более или менее четко соответствует какой-либо фактор (сочетание), то их набором можно объяснить изменчивость населения. Множественной мерой связи набора факторов среды и неоднородности населения служит доля дисперсии, учтенной всеми объясненными классификациями.

3.2. Выявление пространственно-типологической структуры и построение графа сходства

Граф сходства составляется по нижней от диагональной части квадратной матрицы межгрупповых коэффициентов сходства. Диагональ ее составляют коэффициенты сходства вариантов населения, вошедших в группу, между собой. На части матрицы ниже диагонали экспертно выбирается порог значимости коэффициентов так, чтобы в каждом столбце полной матрицы значимой оказалось не меньше одной связи. Иногда в отдельных столбцах значимых связей может и не быть. Далее группы, обозначенные их номером в кружке, начиная с первой, соединяют линией с теми группами, которые имеют с ним значимые связи. То же делают со всеми оставшимися группами. Если таких связей очень много и граф выглядит как спутанный моток ниток с узелками, то надо поднять порог значимости связей. Это уменьшает их количество. В том случае, если граф распадается на отдельные, не связанные друг с другом, цепочки и их сгущения, порог следует понизить так, чтобы все или почти все группы имели непосредственные или опосредованные связи между собой. Если понижение порога приводит к избытку числа связей и возникновению клубка, следует остановиться на оптимальном пороге и соответственно числу связей, чтобы связать все группы в единый граф. Группы, оставшиеся несвязанными с основным графом, следует “привязать” к нему,

взяв максимальные из запороговых связей и использовать их так же, как значимые.

После этого на бумаге следует перерисовать граф, растянув его во все стороны как можно свободнее и с минимальным числом пересечений линий, связывающих группы друг с другом. Это будет неориентированный и неинтерпретированный граф. Для его интерпретации надо кратко, с сокращениями, подписать у значка каждого класса названия вариантов, вошедших в него. На основании этих списков следует найти факторы среды или их сочетания, свойственные каждой группе и несвойственные всем остальным, т.е. должно быть соблюдено логическое правило неперекрывания понятий, используемых для объяснения.

Например, вся совокупность вариантов населения птиц была разделена с использованием определенной классификационной программы на три группы. При анализе списка местообитаний вошедших в них вариантов населения оказалось, что в первой группе все они относятся к лесным сообществам. Вторую группу составляет население открытых участков (полей, лугов, открытых болот), а в третью вошли орнитокомплексы мозаичных местообитаний (полей, чередующихся с перелесками, лугов в сочетании с ивняками, вырубок с недорубами). В этом случае легко догадаться, что деление на три группы связано со степенью облесенности – высокой, низкой и средней.

Возможны и более сложные случаи, когда найденное объяснение совпадает с сочетаниями факторов. Так, если бы мы анализировали неоднородность орнитокомплексов лесной зоны Западной Сибири, то выделилось бы уже не 3, а 5 групп, неоднородность которых связана уже не только с облесенностью, но и подзональными отличиями населения северной тайги с ее редкостойными лесами, в отличие от более похожих друг на друга сообществ южных подзон – средней и южной тайги, а также подтаежных лесов. Совокупность вариантов населения в этом случае по сходству разделилась бы на две группы мозаичных по облесенности территорий – соответственно северной тайги и прочих подзон – и также на две группы таких же открытых местообитаний и лесов средней тайги и южных подзон. Такой же северотаежной группы нет, так как в этой подзоне нет лесов высокой полноты. Одновременно может проследиваться и еще большее число факторов, например застроенности, если в выборке будут варианты населения городов и поселков, которые выделяются в качестве отдельной группы.

Доразбивка крупных классов (обычно более 5 проб) проводится до тех пор, пока удастся объяснить теми или иными факторами отличия выделяющихся групп. Граф может строиться на любом одном (едином) уровне разбиения или можно построить несколько схем на ряде уровней.

После того, как все группы на неориентированном графе подписаны, проинтерпретированы и объяснены, начинается поиск трендов, т.е. длящихся изменений, связанных с переходом от одной группы к другой и далее к третьей и т.д. до конца тренда.

Например, в населении птиц Северо-Восточного Алтая выделилось шесть групп. В первую вошли сообщества высокогорных тундр, во вторую – подгольцовых среднегорных редколесий, далее – местообитаний темнохвойно-таежного среднегорья, потом смешанных и лиственных лесов низкогорья, лесостепных предгорий и поселков, как предгорных, так и низкогорных. При этом все указанные группы последовательно связаны в ряд значимыми связями. Это убеждает нас в том, что деление на группы можно связать с различиями двух факторов среды – поясности и застроенности. Соответственно имеются два тренда: один из них совпадает с абсолютными высотами местности, второй представлен одной группой (населением поселков), которая дает отклонение от основного графа. Итак, характер изменений представим как ряд от 1-й до 5-й группы и отстоящий в сторону 6-й группы. Лучше (нагляднее) группу тундровых сообществ поместить наверху, а предгорий и поселков – внизу, в соответствии с абсолютными высотами местности, занимаемых населением выявленных групп вариантов.

Такую ориентацию графа можно отнести к экспертной (предметной). Однако правильность ориентации по высоте и застроенности следует проверить с помощью шкалирования. Суть его сводится к переходу из многомерного пространства связей в двух- или трехмерное. Такой переход можно проиллюстрировать следующим упрощенным примером. В аквариуме на нитях разной длины подвешено некоторое количество шариков. Расстояние их друг от друга соответствует их сходству. Если опустить все шарики на дно аквариума, они из трехмерного пространства перейдут в двухмерное. Это простая проекция. Однако отношения сходства в данном случае могут быть нарушены. Например, два шарика по сходству далеки друг от друга, но второй висит почти над первым. При проекции они будут лежать на дне аквариума рядом, т.е. сходство их станет очень высоким, что не соответствует прежнему положению. Если же при про-

ещировании максимально сохранить прежние отношения сходства, “разворачивая” многомерное пространство в двухмерном, то следует разместить эти шарики на дне так, чтобы расстояние между ними на плоскости максимально соответствовало прежнему. В этом случае будет достигнута цель перехода, мы получим близкое размещение шариков на дне аквариума к их сходству в трехмерном пространстве. Это и позволяет проверить правильность экспертной ориентации графа в факторном пространстве или выполнить ее с нуля. Естественно, что полного соответствия может не быть, но основные направления, как правило, прослеживаются достаточно четко.

Так, экспертно ориентированный граф неоднородности летнего населения птиц Северо-Восточного Алтая без населения рек представляет собой один тренд (ряд), ориентированный по абсолютным высотам местности с одним отклонением, связанным с застройкой. При шкалировании основной ряд в двухмерном пространстве изгибается в виде полумесяца за счет сходства сообществ предгорных и среднегорно-высокогорных мозаичных местообитаний. При этом происходит сближение крайних групп графа, он изгибается и сообщества открытых и мозаичных местообитаний смещаются на нем влево, а облесенных – вправо. Это указывает на еще один значимый тренд по облесенности, упущенный при экспертном ориентировании [Ефимов, Равкин, 1980]. Наряду с простыми случаями могут выявляться и более сложные структуры – многорядные и с большим числом отклонений [Равкин и др., 1994].

3.3. Идеализация классификационных представлений и структурных графов

Машинное разбиение, как уже указывалось, – еще не готовая классификация. В нем нередки отклонения от объяснения, которые или непонятны для интерпретатора, или случайны, или, наконец, понятны, закономерны, но имеют частный характер и локальное распределение, поэтому исследователь не считает нужным отразить их в классификации. В этих случаях при интерпретации следует привести разбиение на группы и их состав в соответствие с общей концепцией, т.е. выполнить процедуру идеализации. Для этого следует перенести отклоняющиеся пробы в те классы, где они должны быть исходя из сформулированных представлений.

Машинное разбиение, построение исходного графа и его анализ выполняют функцию выявления трендов и факторов среды, а идеа-

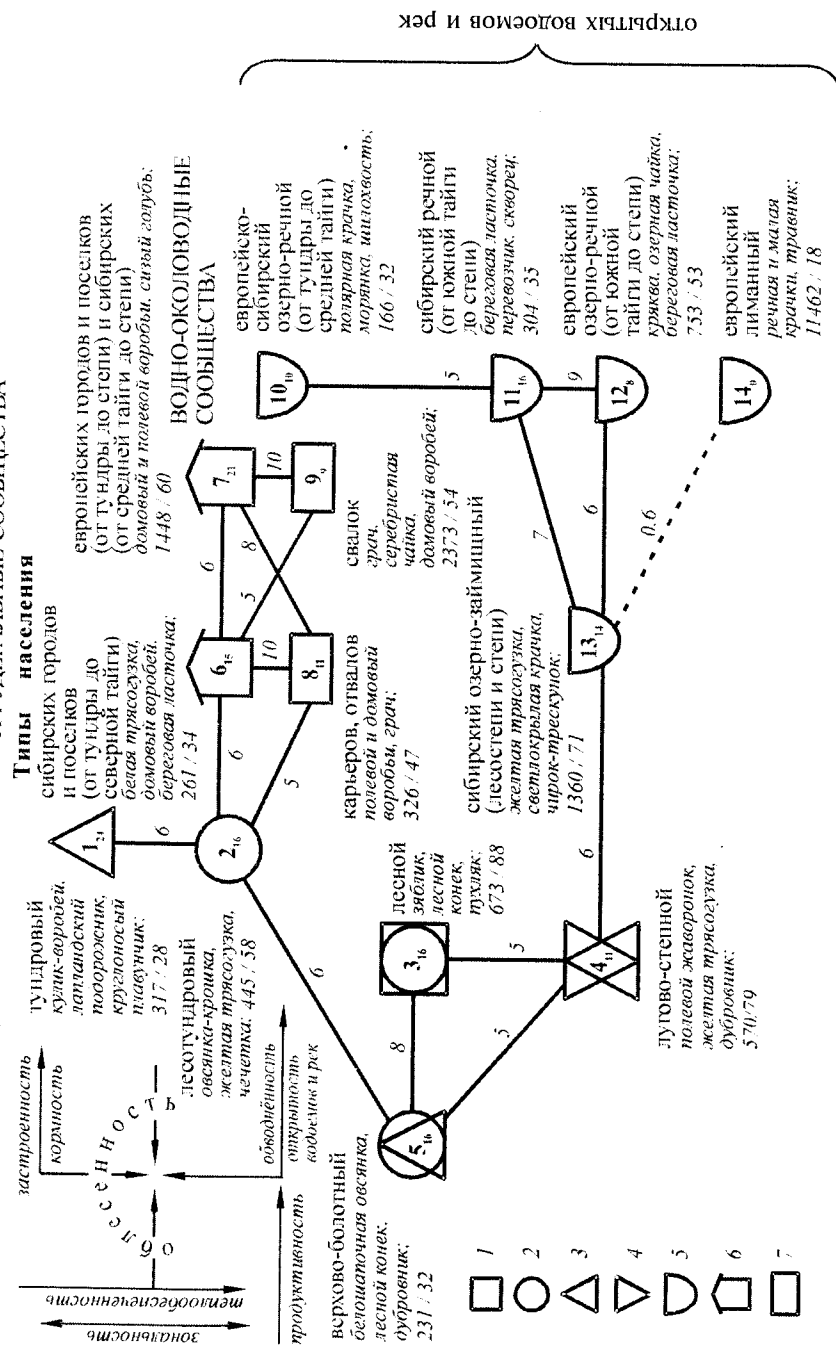
лизированные классификации и графы играют другую роль – иллюстрации выявленных трендов (рис. 13). Внешне идеализация может выглядеть как подгонка данных и разбиение под концепцию. В действительности, наоборот, данная процедура приводит граф или классификацию в соответствие с нашими реальными представлениями, уровнем понимания и объяснения выявляемой неоднородности. При этом оценки информативности представлений снижаются, т.е. доля учтенной дисперсии населения отраженных матрицей коэффициентов сходства сообществ уменьшается.

Подгонки ухудшающей оценки качества и полноты объяснения, естественно, быть не может, хотя классификация и граф выглядят гораздо “красивее”, противоречивость их уменьшается, но это делается ради простоты их понимания и отображения сути явления в идеальном виде. Таким образом, идеализированные классификации и графы – это представления, аналогичные представлениям об идеальном газе, а машинное разбиение – его реальное поведение.

3.4. Организация населения

Классификации, построение графов и шкалирование служат для выявления основных трендов в населении, определяющих их факторов среды, т.е. формирования системы структурообразующих факторов. При этом классификацию населения можно рассматривать одновременно и как классификацию территории по населению, используемому качестве признака при классификации. Неоднородность среды на конкретной территории, в свою очередь, определяет изменения животного населения, поэтому для одних и тех же территорий набор основных структурообразующих факторов или режимов, как правило, сходен для разных групп животных. За счет их экологической специфики прослеживается обычно лишь некоторое смещение границ распространения, выделяемых при классификации таксонов. Существенные отличия в организации населения прослеживаются лишь при ограниченном числе видов и их экологическом однообразии, т.е. при низкой эмерджентности сообществ. Так, в графах по Западной Сибири из позвоночных они прослеживаются только по земноводным. Однако карты населения по всем классам позвоночных весьма похожи, поскольку отражают в первую очередь влияние зональности. Однако по силе влияния и общности проявления они могут существенно различаться. Для выявления их иерархии и оценки полноты объяснения ими неодно-

ПРИРОДНЫЕ И ПОЛЕВЫЕ
СООБЩЕСТВА СУШИ



класса, то они формируются населением лесов, открытых и мозаичных урочищ отдельно с преобладанием по площади лесов или открытых участков. Следующее разбиение приводит к делению орнитокомплексов открытых местообитаний на сухолюбивые и перувлажненные.

Таким образом, различия в реакции населения птиц совпадают с четырьмя градациями облесенности – высокой, средней, низкой и очень низкой, а не тремя или пятью как может представляться предметнику. Качественная экспертная оценка неоднородности среды в лабораторных условиях после проведения учетов не является в данном случае ни недостатком, ни подгонкой. Достоинство методов кластерного анализа как раз в том и заключается, что он выводит исследователя на нужные, коррелирующие с неоднородностью сообществ факторы среды и число градаций их отображения. Без этого исследователь может и не подозревать о существенно значимых признаках среды, если будет перебирать на предмет поиска корреляций со всеми сочетаниями заранее замеренных факторов.

Следует отметить, что все методы и подходы, используемые в факторной зоогеографии, в принципе применимы и к решению фаунистических задач.

ВОЗМОЖНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ

4.1. Особенности масштаба, методики учета и системы ценностей исследователя

Выбор масштаба и методов учета зависит от цели проводимых работ, которая, как правило, определяется самим исследователем в соответствии с его системой ценностей и приоритетов. В факторной зоогеографии она заключается в выявлении пространственно-типологической структуры и организации животного населения. Работы обычно проводятся последовательно по подзонам в ранге ландшафтного урочища (в среднем масштабе) с последующим расширением сферы анализа на соседние регионы, провинции и физико-географические страны. В подобных исследованиях обычно стремятся учитывать максимально возможное количество видов и групп животных, а также обследовать все местообитания, представленные на ключевых участках в соответствующем масштабе. Количество таких участков должно быть типологически представительным, т.е. отражать зональную, подзональную, провинциальную и ландшафтную специфику территории. Подобная организация работ свойственна зоогеографическим исследованиям, которые, как правило, ориентируются на максимально возможный охват территории и групп животных, т.е. всегда направлены “вширь”. Геозоологи стремятся “вглубь”, т.е. к максимально возможной детализации видовой специфики распределения. Собранные при этом данные объединяются и сопоставляются с другими параметрами вида или видов, а в зоогеографии – с другими территориями и представлениями о пространственной неоднородности населения иных групп животных и других ландшафтных компонентов. В связи с этим зоогеографы и геозоологи при постоянном недостатке сил и средств готовы отказываться от разных, в приоритетном плане второстепенных, частей объекта исследований или числе исследуемых видов животных. Первые, например, готовы пока мириться с отсутствием сведений по годовым отличиям или с уменьше-

нием масштаба обследования, вторые – с ограниченностью анализа в пространстве или числе исследуемых видов животных. Первые менее требовательны к точности данных и могут довольствоваться выявлением основных особенностей неоднородности сообществ в целом.

Для них распределение отдельных видов представляет интерес лишь в той мере, в какой они определяют смену облика населения в пространстве, поэтому в основном значимы лишь преобладающие по обилию особей (лидирующие) виды. Для геоэкологов все задействованные в анализе виды равноценны и они готовы ограничиться небольшим числом близких видов. Отсюда генеральные направления и системы ценностей в этих подходах существенно различны и в соответствии с этим отличаются методы сбора, охват видов животных и территории. Далеко не абсолютное сходство результатов маршрутного учета, проведенного разными наблюдателями при изучении населения, не мешает анализу, за исключением явно патологических случаев. Дело в том, что учетчики, даже рядом идущие, нередко видят и слышат (пропускают) разных птиц, отвлекаясь на запись или осматривая разные стороны трансекта, поэтому два учетчика, идущих рядом, в целом отмечают в 1,5–2 раза больше птиц, чем один. При достаточном материале и особенно по усредненным данным, собранным группами учетчиков, сравнимость показателей облика населения, полученных разными наблюдателями, значительно выше.

Начинающих учетчиков, результаты которых сильно отличаются от данных опытных наблюдателей (после пересчета на 1 км² или другую единицу), приходится не допускать до самостоятельной работы. Конечно, на 100 % это не исключает индивидуальных отличий и лучший результат дает сравнение усредненных групповых результатов подсчета, где индивидуальные отличия учетчиков нивелируются. Надеяться, что весь земной шар можно обследовать силами одного лучшего в мире учетчика, не приходится, поэтому остается мириться с различиями в разрешающей способности данных, собранных разными наблюдателями и учитывать это. Точность должна соответствовать специфике поставленной задачи и получение результатов должно оптимизироваться по затратам.

Учет на площадках по массовым видам птиц не менее субъективен – известны примеры, когда данные учетчиков сильно различались, что требовало служебных разбирательств, поэтому оптимальность метода учета (маршруты, площадки и т.д.) тоже определяется необходимой и достаточной точностью его результатов для решения поставленной задачи и ее спецификой. Так, учетных площадок все-

гда не хватает и поэтому они хуже отражают территориальное разнообразие населения, а число отгнездившихся пар, учитываемых на них, намного хуже характеризует биоценотическое значение птиц, чем динамическое обилие, так как половина птиц, находящихся в местообитании, приходится на пролетных, кочующих, отгнездившихся, негнездящихся или гнездящихся не здесь особей [Равкин, 1978].

4.2. Воспроизводимость и надежность экспертных оценок неоднородности среды

Нередко экспертные (качественные) оценки неоднородности среды считают субъективными и невоспроизводимыми, что справедливо лишь в какой-то степени. Дело в том, что качественные оценки даются обычно не сами по себе, а по характеру разбиения совокупности вариантов населения с помощью методов автоматической классификации по коэффициентам сходства. Ошибки в балльной оценке облесенности в лесах и открытых местообитаниях практически исключены, хотя возможны на границах грааций мозаичных местообитаний. Однако это не может привести к значительным отличиям в оценках учтенной дисперсии, поскольку при использовании грааций проявления факторов предусмотрен механизм их сочетания. Так, фактор, отраженный четырьмя граациями, имеет кроме них еще пять сочетаний (по числу степеней свободы) по формуле

$$\frac{n(n-1)}{2} - n,$$

где n – число грааций. Из этих пяти три образованы парным сочетанием грааций (1-й и 2-й, 2-й и 3-й, 3-й и 4-й) и имеются еще два сочетания по три граации (с 1-й по 3-ю и со 2-й по 4-ю), что отражает сходство по соседним сочетаниям, вроде лесов и мозаичных территорий с преобладанием по площади лесов или лесных и мозаичных участков, или открытых и слабо облесенных. Этим до некоторой степени отражаются и учитываются различия в сходстве соседних в факторном пространстве орнитокомплексов и наряду с нелинейностью изменений в населении птиц в некоторой мере нивелируются пограничные погрешности качественных оценок. Для проверки подобных представлений в орнитокомплексах первой половины лета, обследованных в южной тайге Западной Сибири, мы поменяли половину проб в двух граациях, перебросив их из группы территорий со

средней облесенностью в группу низкой и наоборот (два и четыре варианта из 33). При этом оценка дисперсии учтенной облесенностью в связи с внесенными ошибками уменьшилась на 6 % – с 61 до 55 %, а в целом по всем факторам – на 4 % (79 и 75 %). Эти различия нельзя считать фатальными при относительной ошибке, например по Западной Сибири в целом соответственно в ± 5 и 2 %, что составляет различие в учтенной дисперсии 5 и 6 % [Равкин и др., 1994].

В оценке состава лесообразующих пород вероятность ошибки еще меньше. Негативное отношение к экспертным оценкам обычно связано с подходом априорного измерения неоднородности среды, в то время как мы выделяем структурообразующие факторы и их неоднородность по реакции животных, отраженной матрицей коэффициентов сходства и результатами автоматической классификации. Так, если разбиение совпадает с делением на сообщества хвойных и лиственных лесов, вводятся эти две градации, если – на население темно-, светлохвойных и мелколиственных насаждений, то вводятся три градации и т.д.

Априорные замеры на самом деле тоже основаны на апостериорных представлениях предыдущих исследований, а игнорирование их иногда приводит к выпадению значимых факторов. Достоинство предварительной автоматической классификации именно в том и состоит, что она “выводит” исследователя на список основных структурообразующих факторов, режимов и оптимальное число градаций их проявления. Сами балльные оценки среды даются экспертно, независимо от состава и обилия животных. Метод полного перебора сочетаний всех факторов для поиска значимых режимов не реализуем из-за значительного их числа. Зоолог, как правило, может отличить болота от суходолов и полузаболоченных местообитаний или пойму от надпойменных и междуречных местообитаний. Что касается продуктивности или кормности, то по разбиению и знанию хотя бы примерных различий (скажем, для птиц свалок, поселков), фитомассе лесов, полей, евтрофных и олиготрофных болот не составляет особого труда связать разбиение с различиями в кормности местообитаний. Отдельные пограничные ошибки находятся в пределах точности оценок значимости факторов и принципиального значения не имеют. Зато при работе в мелком и среднем масштабе, когда значимы лишь существенные и общие отличия, экономия сил и времени за счет экспертных оценок только основных структурообразующих факторов существенна по сравнению с априорными измерениями незначимых, как потом выясняется, факторов. Даже при

неточных трактовках связь изменений с обликом местообитаний информативна и может быть использована в прогнозировании. При таких грубых апостериорных оценках возможность невольной подгонки практически исключена, а существенные искажения легко выявляются при проверке и пробных прогнозах.

То же следует сказать и в отношении режимов, например лесов южно-таежных междуречий и среднетаежной долины Оби (в более общем виде крупных рек, текущих в Северном полушарии с юга на север). Причины сходства этих орнитокомплексов, например междуречных южно-таежных и долинных среднетаежных, вполне понятны. Они связаны со сходной теплообеспеченностью, хотя и не могут быть отражены этим простым фактором из-за отсутствия измерений его в ранге групп ландшафтов. Тем не менее известно [Тамфильев: по: Назаров, Шубникова, 1975], что по долинам, особенно поймам рек, текущих к северу, прослеживается их отепляющее влияние и связанное с ним интразональное проникновение сходной растительности и животных к северу, хотя уменьшение обилия, определяемое меньшей теплообеспеченностью все-таки прослеживается. Такое же обеднение населения идет и в южной тайге от долины к междуречьям. Оно связано с меньшей теплообеспеченностью междуречий по сравнению с долинами по тем же причинам и соответственно с меньшей продуктивностью фитоценозов, которая дополнительно определяется выносом минеральных веществ с междуречий в поймы. Эффект за счет этих различно направленных факторов сходен.

Нередко различия в использованных методах и подходах к анализу и оценке силы связи факторов среды не учитываются. Так, обычно с неоднородностью населения сопоставляются имеющиеся или специально собранные сведения о градиентах факторов. После этого отбираются те факторы, различия в которых значимо с нею коррелируют индивидуально или при множественном сопоставлении. Совсем иначе ведется анализ в факторной зоогеографии. О предварительной автоматической классификации, выводящей исследователя на значимые факторы и режимы, а также о градациях и их сочетаниях, учитывающих нелинейность и уровни различий, уже говорилось. Но есть еще один прием – анализ остаточных матриц сходства после снятия влияния отдельных факторных градаций. Наличие участка с высокими значениями коэффициентов на остаточной матрице свидетельствует о неучтенности имеющимся набором факторов и режимов сходства между этими пробами. В данном случае требуется найти дополнительный фактор или режим, учитываю-

ший такое остаточное сходство. Этот подход позволяет учесть проявление не только относительно слабо влияющих факторов, но и сильных, а действующих локально, например застроенности. Ее действие может проявляться в одной-двух пробах и не влиять значительно на оценку общей снятой дисперсии из-за невысокой представительности таких вариантов. В то же время при прогнозировании сходства населения подобных вариантов, например поселков, отсутствие в среднем слабого, но локально очень значимого фактора в системе приведет к ошибкам в прогнозе сходства таких вариантов населения.

Описанный подход обеспечивает не только сравнительно высокую степень аппроксимации, т.е. примерного объяснения, но и надежность прогноза и подбор достаточной по полноте системы аппроксимирующих признаков. Минимизация ее (исключение слабых или коррелирующих признаков, или отдельных градаций) проводится по двум параметрам – учтенной дисперсии и коэффициенту разложения (показателю силы связи, без учета представленности в выборке), поэтому система содержит ровно столько факторов (градаций), сколько можно и нужно связать с изменчивостью сообществ. Это позволяет добиться возможно полного объяснения. Так что судить о том, много или мало факторов, нет основания даже если их больше, чем проб. В этом нет ничего неправомерного, по крайней мере, по двум причинам. Во-первых, аппроксимируются парные коэффициенты сходства, а не одномерные значения, подобные, скажем, плотности населения. Количество же коэффициентов сходства равно

$$\frac{n(n-1)}{2},$$

где n – число вариантов населения, например для 33 вариантов их 528. Во-вторых, количество аппроксимирующих факторов зависит не только от числа обследованных сообществ, но и их разнородности. Так, если в выборке есть поселки, поля, болота, то неизбежен ввод соответствующих признаков – застроенности, распахки и увлажнения, поэтому стремление добиться малого числа аппроксимирующих факторов для разнородных выборок едва ли оправдано.

Считается, что количеством факторов, равным числу вариантов в ряду, можно учесть 100 % их дисперсии. Поскольку при анализе матриц анализируется неоднородность не проб, а их сходства между собой, количество факторов обычно во много раз меньше, чем число вариантов, в данном случае половины коэффициентов сходства. В

пользу этого утверждения свидетельствуют следующие расчеты. Если в качестве признаков среды задать отличия каждой пробы, то в нашем примере в расчеты должны попасть 33 фактора. Эта система снимает 0 % дисперсии. Это понятно и алгоритмически. Таким способом задается только сходство проб самих с собой (диагональ матрицы), которые не учитываются (зануляются) при оценке дисперсии, поскольку каждый из них равен 100 % и дисперсия потому отсутствует.

Факторы по числу проб можно задать в виде обратного признака [Равкин, 1978], т.е. как не первая проба, не вторая и т.д. (соответственно перечисляются все пробы, кроме первой, потом второй и т.д.). Такая система на исходных коэффициентах сходства орнитокомплексов южной тайги Западной Сибири (без выравнивания и прочего) снимает всего 37 % дисперсии, в то время как с облесенностью можно связать 61 %. Это доказывает, что в отличие от ординарной статистики при расчете по матрицам сходства 100 % дисперсии нельзя снять даже числом факторов, равным числу вариантов населения.

Вообще целью исследования нельзя считать минимизацию числа аппроксимирующих признаков и максимизацию учтенной дисперсии. Число факторов или режимов диктуется неоднородностью выборки и возможностью объяснения. Оно должно быть необходимым и достаточным для решения поставленных задач (объяснения или прогнозирования). Учтенная дисперсия – лишь показатель соответствия объяснения имеющейся выборке (полноты объяснения). Так, обобщающие классификационные и идеализированные представления в меньшей степени совпадают с ней, но в общем плане более информативны, чем конкретные, локальные, поскольку лучше отражают принципы организации и ближе к теоретическим представлениям, отражающим суть рассматриваемого явления.

Значительное число факторов при нашем подходе имеет не только аппроксимирующее, но и познавательное значение. Дело в том, что индивидуальные оценки из-за скоррелированности влияния факторов всегда соответствуют не отдельным факторам, а их сочетанию. Перечисленные факторы выполняют роль маркеров, т.е. градации облесенности, например, отражают совокупное влияние всех факторов среды в пределах границ, выделенных по этому признаку. Отсюда включение в систему аппроксимации, скажем облесенности и состава лесообразующих пород, иллюстрирует

сильно скоррелированное влияние этих разных факторов, поскольку отдельные градации состава растительности и особенно их сочетания, включает не только различия, связанные с породной спецификой лесов, но и учитывают противопоставление населения лесов сообществам открытых местообитаний. Поскольку облесенность, в свою очередь, зависит от увлажнения, антропогенных нарушений (вырубки), тепло- и влагообеспеченности, ее действие скоррелировано с этими и другими проявлениями неоднородности среды. В результате все оценки справедливы при условии, что, рассчитывая индивидуальную силу и общность связи неоднородности населения с градиентом изменений того или иного фактора среды, мы ничего не знаем о других факторах.

Даже случайным набором объединений можно снять какую-то дисперсию, но, как правило, небольшую. Так, матрица нецентрированных коэффициентов линейной корреляции распределения 185 видов птиц, встреченных в Западной Сибири, аппроксимированная 65 выделенными градациями случайных сочетаний, учитывает всего 0,2 % дисперсии, а 332 градации – 2 % [Равкин и др., 2003].

Упреки в том, что некоторые режимы на поверку могут оказаться “режимом” работы отдельной экспедиционной группы или годом исследований, справедливы лишь теоретически и при экстремальных условиях. Так, по птицам ни разу временные или авторские отличия никогда не превышали территориальных. Результаты учетов, проведенных разным составом учетчиков, даже через 25 и 40 лет дали те же структурные представления и зависимости неоднородности населения от факторов среды. Несмотря на то, что показатели обилия при разной по годам тепло- и влагообеспеченности могут отличаться в 2–3 раза, различия облика населения по отношению друг к другу все равно сохраняются [Шор, Равкин, 1995; Шор, 1998; Граждан и др., 2000а, б; Граждан, 2002].

Использование метода главных компонент может дать дополнительный эффект при отборе значимых факторов среды, однако выявление связей главных компонент с факторами среды и интерпретация результатов шкалирования сопряжены с рядом трудностей. Особенно это проявляется, когда в выборке имеются подсовокупности с разными закономерностями структурирования при сходной силе влияния структурообразующих факторов или режимов. В этом случае приходится предварительно дробить выборку с помощью классификационных методов.

4.3. Экологическая значимость структурообразующих факторов, выявляемых при анализе животного населения

Нельзя согласиться с утверждением, что среднемасштабное изучение животного населения не дает представления об экологической значимости параметров среды. Все зависит от задачи, которая ставится исследователями. Мы считаем, что факторное направление в зоогеографии частично пересекается с экологической биогеографией, т.е. связи неоднородности населения с факторами среды и режимами, несомненно, носят экологический характер, хотя относятся не к жизнеобеспечению организмов, а к причинам пространственной неоднородности состава и плотности населения. Так, отсутствие кислорода более 1 мин несовместимо с жизнью большинства животных, но он не определяет территориальной неоднородности сообществ, так как везде имеется его достаточное количество. Напротив, различия в гидротермическом режиме всегда прямо или косвенно определяют пространственную неоднородность животного населения, и связь эта экологически не менее значима. Только анализ ее ограничен другой проблематикой – изучением значимости в географической организации населения. Отсюда нет никакой разницы в констатационности и экологичности понятий облесенности и объема растительности, богатства почв и трофности болот, доли лиственных пород и состава лесообразующих пород и т.д. Эффективность же измеренных показателей среды и экспертных качественных оценок в среднем масштабе практически одинакова, хотя для получения последних требуется меньше усилий и затрат.

Кроме того, следует учитывать, что при оценке значимости фактора среды по матрице коэффициентов сходства максимальные значения учтенной дисперсии при прочих равных условиях могут быть получены при различии по данному признаку половины проб. Увеличение или уменьшение влияния фактора по числу проб от их половины всегда уменьшает показатель. Это противоречит традиционной логике оценки воздействия фактора на животных, например вырубки леса, – чем больше вырублено, тем сильнее влияние. Но в возможности объяснения неоднородности населения в пространстве значимость этого фактора с увеличением числа проб по рубкам сначала возрастает до половины выборки, а при 100%-й рубке падает до нуля. В последнем случае воздействие этого фактора не определяет неоднородности населения в имеющейся выборке, так как

нет отличий по данному признаку. В этом – различие понимания влияния фактора на жизнедеятельность организмов и неоднородность населения, хотя оба воздействия, несомненно, носят экологический характер.

4.4. Причины большей учетной дисперсии при аппроксимации пространственной неоднородности животного населения по меньшим выборкам

Для проведения сравнений использованы в основном наши материалы по учетам птиц южной тайги Прииртышья и Приобья, а также приенисейской средней тайги [Равкин, Лукьянова, 1976; Равкин, 1984; Бурский, 2002]. Главное, что отличает материалы по приенисейской тайге, – учет в ней велся на площадках, результаты не включают неворобьиных птиц, а также врановых, клестов и колониальных ласточек. В средней тайге на площадках отмечено 67 видов, в южной на маршрутах – 175, а после исключения врановых и т.д. – 79 видов. Исключение части видов из наших данных ухудшило аппроксимацию неоднородности населения семью факторами среды на 5 % (табл. 2). Это естественно, так как чем больше видов составляют сообщество и чем экологически разнороднее они, тем сильнее связь со средой сообществ в целом, а не с отдельными факторами.

Большая учетная дисперсия в анализе по средней тайге по сравнению с южной (при равном числе аппроксимирующих факторов) связана еще и с разницей в объемах выборок и большей удаленностью мест сбора друг от друга в южной тайге. Так, наши данные собраны на трех ключевых участках, один из которых отстоит по широте от первого на 800 км, а третий от второго – на 120, в то время как в средней тайге все материалы собраны на участке с радиусом в 25 км. Отличается и число проб – в южной тайге обследовано 33 местообитания, а в средней тайге для расчетов использована 21 средняя. Отличаются и ландшафтные условия сбора – в первом случае это две долины (Иртыша и Оби) и междуречья, во втором – одна долина и прилегающие к ней местообитания коренного берега. Разделить влияние этих отличий на имеющихся данных невозможно. Так, расчеты, проведенные отдельно по Приобью и Прииртышью, формально увеличивали учетную дисперсию на 5 и 16 % (число проб 19 и 14). При этом в Приобье материалы собраны на двух ключах, от-

Таблица 2
Результаты расчетов учетной дисперсии коэффициентов сходства населения птиц южной тайги Прииртышья и Приобья при различных подборах данных и способах выравнивания

Условия расчета и фактор	Вариант сравнения*													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Число проб	33	33	19	14	33	19	14	21	21	33	33	33	21	21
Число факторов	8	8	7	7	8	7	7	6	6	8	8	8	6	5
Облесенность	61	57	51	69	58	53	70	71	75	53	60	51	66	61 (1)
Состав лесообразующих пород	39	39	30	53	39	35	46	33	34	41	43	35	30	82 (1-4)
Кормность	34	30	34	36	33	37	40	16	17	43	38	30	13	70 (1,3)
Увлажнение	19	18	23	11	28	38	15	32	43	24	29	25	45	78 (1-3)
Застроенность	11	11	7	20	12	8	22	—	—	5	8	14	—	—
Рельеф	8	6	14	0,04	7	13	0,3	15	15	15	11	6	12	82 (1-5)
Распашка	8	2	1	9	1	0,2	10	—	—	0,2	0,7	2	—	—
Провинциальность	0,4	0,2	—	—	0,8	—	—	1	1	3	2	0,9	1	—
Все факторы...	79	75	80	91	82	88	91	84	90	79	86	78	83	82

* 1 – все виды птиц, исходные показатели обилия, Прииртышье и Приобье, 60-е годы XX в.; 2 – то же, только воробьиные без врановых, клестов и ласточек; 3 – то же, только Приобье; 4 – то же, только Прииртышье; 5 – то же, только показатели обилия выравнены извлечением квадратного корня, Прииртышье и Приобье; 6 – то же, только Приобье; 7 – то же, только Прииртышье; 8 – все виды птиц, исходные показатели обилия по местообитаниям Прииртышья и Приобья, кроме поселков, полей, чередующихся с перелесками, и верхних болот, 60-е годы XX в.; 9 – то же, только показатели обилия выравнены извлечением квадратного корня; 10 – то же, по всем местообитаниям за 90-е годы XX в.; 11 – то же, за 60-е и 90-е годы; 12 – воробьиные, кроме врановых, клестов и ласточек, все местообитания Прииртышья и Приобья за 60-е годы XX в.; показатели плотности гнездования, выравнены извлечением квадратного корня; 13 – то же, без поселков, полей, чередующихся с перелесками, и верхних болот; 14 – то же, нарастающим итогом по пяти факторам, в скобках – номера факторов.

стоящих на 120 км, а в Прииртышье – почти на такой же площади, как в приенисейской средней тайге (в радиусе примерно 40 км). Расчеты проведены по усеченному числу видов.

Различия в расстоянии между ключевыми участками (местами сбора) и в числе проб, правда по семи, а не по четырем факторам, в среднем увеличивают учетную дисперсию так же, как по средней тайге – до 86 и 87 %. Но эти оценки получены с учетом еще не всех различий в условиях сравнения.

Иногда анализируются не исходные данные, а выровненные с помощью извлечения квадратного корня. Правомочность такой процедуры, так же как выравнивания данных логарифмированием, нормированием или методом скользящей средней, сомнений не вызывает, но только для выявления связей. Окончательная оценка их силы и общности (верификация полученных представлений) должна проводиться на исходных данных, иначе отличия невыровненных значений остаются необъясненными. Несоблюдение этого принципа приводит к завышению учетной дисперсии на 8 и 7 %.

Еще одно отличие, иногда делающее сравнения некорректными, связано с разнообразием выборки. Так, в избранном примере в средней тайге не обследованы орнитокомплексы жилых поселков, полей с перелесками и верховых болот, которые существенно отличаются от лесных и луговых сообществ и населения переходных болот. Если их исключить из южно-таежной выборки, то как по исходным, так и по выровненным данным учетная дисперсия возрастает на 5 %. Однако это нельзя считать заслугой метода учета птиц или масштаба исследований. Фактическая информативность представлений меньше, так как они описывают меньшее разнообразие видов и территории, в том числе типологического спектра местообитаний. Подтверждением меньшего объема изменчивости населения является не доля учетной дисперсии, а сумма квадратов отклонений от средней, в одном случае по исходным показателям обилия для всех видов и местообитаний, в другом – усеченной по числу видов и местообитаний и выровненных извлечением квадратного корня. По южной тайге эти показатели равны соответственно 2 309 283 и 7942, так что в абсолютном выражении без учета выравнивающего значения пересчета на один вариант населения и перехода на коэффициенты сходства-различия в отклонениях достигают 291 раза. По матрицам коэффициентов сходства дисперсия соответственно равна 25 и 23, а суммы квадратов отклонений – 26 669 и 9999, т.е. в последнем случае – в 2,7 раза меньше.

Уместно рассмотреть и еще один парадокс, внешне не укладывающийся в статистические каноны. Дело в том, что использование ординарной статистики к данным по населению весьма некорректно из-за несоответствия размещения животных по биотопам случайному распределению и, главное, в связи с тем, что анализируется не единая генеральная совокупность, а сразу много видовых совокупностей. Показатели обилия закономерно (с асимметрией и эксцессом) и нередко разнонаправленно изменяются как во времени (по сезону и годам), так и в пространстве (по широтам, рельефу, увлажнению и т.д.). Причины этих изменений могут как усиливать, так и ослаблять действие друг друга, поэтому при увеличении объема собранного материала за счет возрастания пространственно-временной неоднородности выборки, дисперсия обилия животных и соответственно сходства населения, так же как ошибка репрезентативности, возрастают, поэтому учетная дисперсия на меньших выборках, как правило, выше, чем на больших.

4.5. Влияние межгодовых различий на надежность выявления пространственной структуры и организации населения

Еще одна причина большей полноты объяснения нередко сводится к использованию многолетних средних данных по сравнению с материалами, собранными однократно, в разные, но соседние годы и взятыми без усреднения. Казалось бы, такой сбор (в нашем примере по населению птиц отдельно в Прииртышье, на междуречьях и в долине Оби) должен усилить различия, связанные с провинциальностью (Приобье – Прииртышье) и рельефом. Однако они колеблются в пределах 0,2–1 % (в среднем 0,7 %), что равнозначно информационному шуму, а с рельефом – от 0,04 до 14 % (в среднем 9 %). Последняя оценка, конечно, значима, но по усредненным за первых 3 и вторых 2 года наблюдений (с интервалом 20 лет) связь увеличивается на 4 % по сравнению с 60-ми годами прошлого века и уменьшается по сравнению с 90-ми на 3 %. Таким образом, отклонение от средней за 2 года наблюдений колеблется в пределах 3–4 % учетной дисперсии.

Контрольные расчеты по материалам, собранным в приенисейской средней тайге [Бурский, 2002], показали, что связь с различием по годам (без сочетаний) по 22-летним учетам равна всего 0,4 % дисперсии, связь с различием по годам с высоким средним и низким годовым (с сочетаниями) – 0,5 % (вместе 0,7 %).

Значимость отличий по годам составляет 7 и 9 % дисперсии (при анализе всех материалов и при случайной подборке). При этом из-за большего соответствия действительности корректнее оценки по случайной подборке, поскольку результаты, полученные по усредненным данным, не учитывают вариабельности по годам, хотя использование средних надежнее для выявления общих закономерностей в пространственной неоднородности сообществ.

Итак, можно с уверенностью утверждать, что все вводимые иногда дополнительные ограничения и приемы дают приращение учтенной дисперсии всего на 3–4 %. Эти различия явно находятся в пределах точности оценок связи. Причем это, как правило, сопровождается фактической потерей информации за счет искусственного сокращения разнообразия выборки по числу исследованных видов и особей птиц и уменьшения охвата территории в типологическом и сугубо пространственном плане. Скорее всего, улучшение результатов связано со случайными колебаниями соотношений проб различаемых градаций признака, т.е. с изменением доли разных вариантов от среднего их числа в выборке.

Среднегодовые данные, несомненно, при кластерном анализе дают более четкий и определенный результат. Использование однолетних данных, в том числе и при случайном выборе обследованных местообитаний по годам, при идеализации дает весьма сходные результаты, хотя и информативность представлений при этом достоверно меньше. Оценки при случайной подборке адекватнее реальности и потому предпочтительнее, отсюда можно считать, что при средне- и мелкомасштабном изучении пространственной неоднородности населения птиц и, скорее всего, животного населения в целом, целесообразнее проводить однолетние учеты в разных местах, чем многие годы вести их на одном ключевом участке. После усреднения данных, собранных в разные годы в различных местах, и при идеализации получаются вполне удовлетворительные результаты за более короткий срок и с меньшими затратами. Оценки информативности в этом случае ближе к действительным, поскольку включают ошибки репрезентативности и в пространстве, и во времени.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ

5.1. Особенности картографирования населения животных

Полученные рассмотренными методами классификации, структурные графы и оценки связи с факторами и режимами могут быть использованы в зоогеографическом картографировании.

Карты животного населения публикуются нечасто. Это обусловлено не только высокой трудоемкостью сбора материала по численности и распределению животных, дороговизной полиграфических и картографических услуг, но и недостаточной востребованностью таких карт в практической деятельности. Основная сфера их приложения ограничена учебными и исследовательскими задачами, но даже в этом плане объем их публикации нельзя считать достаточным. Использование геоинформационных систем упростило производство карт, но пока не увеличило их числа. Невысока и интенсивность зоогеографических работ в области картографирования, что в какой-то мере определяется их недостаточным методологическим сопровождением, хотя имеются методические статьи и монографии, посвященные зоологическому картографированию.

Все составленные нами карты животного населения, в частности птиц, выполнены по коэффициентам сходства населения с использованием кластерного анализа. Такие карты выделяются в отдельную группу [Тупикова, 1969, 1976; Тупикова, Комарова, 1979] и, как правило, не рассматриваются при обобщениях из-за редкости реализации этого подхода. При формировании легенд таких карт возникает ряд проблем в разработке их специального содержания. Опыту в их решении и посвящен этот раздел.

Карта считается началом и концом любого географического исследования [Берг, 1947]. В зоогеографии ландшафтная или геоботаническая карты используются сначала в качестве основы для сбора материала, а в завершении карта животного населения отображает итоговые концепции, полученные в процессе работ. Таким образом, она представляет собой окончательный, хотя и не единственный ре-

зультат зоогеографического исследования, которое может ограничиваться классификационными построениями или отображаться в виде графов и ординационных схем в многомерном факторном пространстве. Нередко они информативнее карт, лучше иллюстрируют причины неоднородности сообществ или ее корреляции с факторами среды. Но графы и классификации, включающие факторное объяснение неоднородности сообществ, не несут сведений о пространственной смежности различных таксонов классификации и о площади, занимаемой ими. Картографическое отображение территориальной изменчивости населения, особенно на больших площадях, отражает эти особенности и является наиболее наглядной формой их представления.

Результаты типологической классификации животного населения нередко существенно расходятся с ландшафтными и геоботаническими построениями. Так, на выполненной нами карте орнитокомплексов Западно-Сибирской равнины в соответствии с классификацией четко видны две широтные полосы к северу и югу от границы между северной и средней тайгой [Равкин Е.С. и др., 2001а, б]. На карте растительности такие полосы соответствуют подзональным отличиям и их значительно больше, чем на карте сообществ птиц. Правда, последние отличия хорошо видны на графе (см. рис. 13) и лишь при совместном анализе орнитокомплексов Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнин отображение на карте стало совершенно необходимым. Это связано с тем, что граница северной и южной (срединной) надтиповых группировок в европейской части смещается к северу фактически еще на одну подзону из-за тепляющего влияния Северо-Атлантического течения, поэтому описание графа становится громоздким и недостаточно наглядным, в то время как на карте это смещение прослеживается без особого труда (рис. 14, см. вкладку).

Уникальность территорий и распределения видов животных создает ряд проблем при зоогеографическом картографировании. Индивидуальный и топологический подходы, отражающие эту уникальность, осуществимы лишь по отдельным видам и на ограниченных площадях [Даниленко, 1980]. Во всех остальных случаях целесообразно использовать обобщенные, в том числе типологические, представления о среде и отражать на картах неоднородность сообществ некоторых систематических групп животных или таксонов других классификаций (экологических, хозяйственных и др.). Обычно в такие таксоны входят виды с существенно различаю-

щимися экологическими требованиями к среде, что порождает необходимость отделения главных отличий сообществ от второстепенных, поскольку отразить их полный набор невозможно.

Для этого выявляются виды, характерные для определенных территорий. Сначала виды классифицируют по сходству распределения, выявляя при этом предпочитаемые ими природно-географические подзоны и/или аazonальные ландшафты [Конева, 1988; Равкин и др., 1994]. Последние и отражаются на карте с перечнем в легенде преобладающих характерных и сопутствующих видов с учетом их трофики и динамики численности. Данный подход оправдан при составлении мелкомасштабных обзорных карт по населению, представленному небольшим числом видов. Однако возможны ситуации, когда на отдельных территориях на долю характерных видов приходится меньшая часть населения и эти варианты более сходны с сообществами местообитаний, где доминируют иные характерные виды. Отсюда тип преференции, например лугово-болотный, может быть, но на территории лугов и болот из-за их частичной облесенности, преобладают виды, характерные для лесов [Равкин и др., 1996, 1997], поэтому распределение типов населения и видов может не совпадать. Априорная заданность предпочтения зон, подзон или аazonальных биоценозов может существенно исказить границы в неоднородности населения, четче выявляющиеся при более мелком ранге рассмотрения. Второй подход к сокращению отражаемого разнообразия – это классификация животного населения не по отдельным видам, а по эмерджентным свойствам сообществ, т.е. свойствам комплекса в целом, не сводимого к простой сумме его частей. Эти свойства отражаются парными коэффициентами сходства.

Оба подхода отражают глубинные различия в понимании того, что такое население. Большинство зоогеографов не сомневается в том, что население – это территориальное сообщество животных, связанных между собой непосредственно или опосредованно через другие виды и/или совместным использованием территории и ресурсов, размещенных на ней. Исследования сообществ в целом, т.е. всех животных, практически не реализуемы, поэтому всегда изучаются лишь части его. Системный подход к изучению целого и частей возможен до тех пор, пока в той или иной мере сохраняется их целостность. Естественно, что степень эмерджентности может существенно различаться в системах и подсистемах согласно их ступенчатой иерархии и последовательной встроенности друг в друга.

Тем не менее одни исследователи тяготеют к видам и могут обойтись без явного использования общих характеристик сообществ, другие оперируют комплексами (наборами, статистическими ансамблями), проводя анализ пространственных изменений таксоценов по их интегральному сходству и различиям. В первом случае важнее всего распределение видов, в другом – пространственная дифференциация сообществ, изменчивость облика населения в целом. Облик сообщества – это количество и соотношение особей всех видов, зарегистрированных в выборке по анализируемым подразделениям территории. В итоге при первом подходе виды в населении обычно признаются равноценными и равнозначными признаками. Для этого все показатели могут соотноситься с максимальным, средним или суммарным обилием по каждому виду в отдельности [Пузаченко, 1963]. Близкий результат может достигаться шкалированием эмпирических показателей обилия каждого вида по отношению к нормальному, с точки зрения исследователя, уровню его численности [Даниленко, Румянцев, 2001]. В итоге население характеризуется соотношением этих долей или балльных оценок преференции вида или по шкалам относительно нормального для данного вида уровня обилия или биомассы. Во втором случае используется соотношение в плотности населения или других суммарных показателей в данном местообитании. Дальнейшее развитие первого из этих направлений в соответствии с системой ценностей приводит ко все большему дроблению групп видов так, чтобы отразить особенности распределения как можно большего их числа [Тупикова, Комарова, 1979; Емельянова, Назырова, 1997; Тупикова и др., 2000]. Во втором направлении, наоборот, проявляется стремление к одновременному картографированию населения максимального числа видов животных [Атлас Новосибирской области, 1996].

5.2. Карты местообитаний животных

Карта местообитаний составляется по комплексу природно-географических карт (ландшафтной, геоботанической, почвенной и др.), так, чтобы на ней отразилось распределение как можно большего числа видов животных. Степень проработки карты местообитаний может варьировать от мысленного ее представления при выборе мест, где предстоит проводить учеты, до ее картографической реализации. В последнем случае она фактически превращается в карту животного населения без характеристик последнего, хотя экологиче-

ские и/или размерные показатели входящих в него видов используются при ее составлении [Вернандер и др., 1959; Воронов, Чельцов-Бебутов, 1962; Даниленко, Румянцев, 2000]. Важность такой информации несомненна, но составление самой классификации и/или легенды карты сообществ возможно лишь по сходству обилия и видового состава населения. В противном случае, когда дополнительно используются иные признаки, это уже карты не населения как такового, а пространственной изменчивости используемых при картографировании параметров сообществ.

Существует еще одна проблема: как на одной карте отразить распределение животных с разной площадью арены их жизнедеятельности – ландшафта, местности, урочища, фации и субфациальных включений [Злотин, Пузаченко, 1964]. При этом возможны два подхода. Первый из них можно считать иерархическим. В этом случае показатели обилия используются в характеристиках только соответствующих рангов ландшафтных подразделений (одних видов в фациях, других в урочищах и т.д.). Второй подход – динамический, когда используются показатели обилия в ранге наименьшей единицы рассмотрения. Для нее показатели рассчитываются фактически по времени пребывания животных на этой территории. Наименьшей единицей рассмотрения в этом случае считается территория, внутри которой мы не можем или не хотим анализировать имеющуюся неоднородность [Харвей, 1974]. Она едина для всех видов животных, хотя площадь ее не соответствует арене жизнедеятельности особи, семьи, стада или популяций всех видов. Выделить единую элементарную единицу, подобную биоценозу [Сукачев, 1944; Тимофеев-Ресовский, 1961; и др.], для группы или всех видов животных невозможно. Границы ее всегда будут “резать по живому” сходные уровни обилия тех или иных видов, поэтому любая карта местообитаний создается для оптимизации размещения площадей для учета животных или отображения неоднородности их населения. При проведении учетов проще выбрать единый для всех видов территориальный ранг в пределах таксона той или иной классификации – ландшафтной, геоботанической или почвенной, в зависимости от картографируемого таксоцена.

После проведения на этих участках учетных работ выявляется собственная (имманентная) неоднородность животного населения более высокого ранга, чем изменчивость местообитаний, отражаемая на карте. При этом часть выделов такой карты со сходным населением обычно объединяется в соответствии с таксономическим

рангом классификации сообществ. Для выявления и объяснения связей используются доступные сведения о неоднородности среды, в первую очередь – ее пейзажные (физиономические) характеристики.

Чаще всего в качестве карты местообитаний в соответствии с этим подходом используются геоботанические карты, хотя при сборе учитываются некоторые ландшафтные особенности местности, в частности рельеф, увлажнение, характер хозяйственного использования.

5.3. Классификация населения как основа для составления легенды карты

Каждая карта – это прежде всего отражение какой-либо концепции о неоднородности картографируемого объекта [Берлянт, 1986], поэтому разработка концепции – один из основных этапов картографирования. Классификация как результат, по сути, и есть итоговая концепция, правда только в том случае, когда деление на таксоны так или иначе объяснено, причинно или коррелятивно, например прослежена связь с некоторым набором внешних и внутренних структурообразующих факторов. В простейших случаях процесс классификации сводится к упорядочению по убыванию или возрастанию показателя, принятого в качестве признака классификации: плотности населения, видового богатства, разнообразия и т.д. Далее проводится поиск естественных разрывов в этом ряду значений. При отсутствии таковых границы здесь выделяются условно. Если классификация проводится последовательно по некоторым признакам, тогда менее значимый из них служит основанием для доразбивки вышестоящего таксона на более мелкие. Проблема в данном случае возникает в обосновании иерархии значимости признаков. Поскольку доказать это в вероятностных системах очень трудно, нередко принятая иерархия никак не обсуждается и не обосновывается и потому произвольна (субъективна).

Возможно построение легенд и карт, исходно концептуальных, т.е. построенных исходя из неких представлений, сформировавшихся у автора в процессе логических размышлений по поводу информации, почерпнутой из литературы, устных сообщений коллег и обсуждений с ними возникающих проблем, а также собственного опыта и имеющихся сведений. Так, составлена карта населения птиц и млекопитающих лесной и лесостепной зон Сибири [Реймерс, 1966]. В атласе “Алтайский край” первое деление на орнитогеогра-

фической карте совпадает с отличиями, с одной стороны, населения птиц равнинных территорий и Салаирского кряжа, с другой – только Горного Алтая [Брунов и др., 1978]. Если не подозревать, что это деление проведено по группам исполнителей, проводивших работы, то логичнее деление должно быть иным: на равнинные группировки и горные, хотя последние могут делиться на две подгруппы – алтайских и салаирских вариантов.

Анализ населения птиц лесной зоны Западной и Средней Сибири и Северо-Восточного Алтая по сходству показал, что прежде всего имеется три системы населения птиц – незастроенной суши, застроенной и водно-околоводных сообществ [Равкин, 1984]. Вторая система на рассматриваемой карте атласа “Алтайский край” [Брунов и др., 1978] не представлена из-за отсутствия данных, а третья включена в качестве населения основного местообитания, объединяющего долинные лесные и водно-болотные сообщества. Последнее, видимо, сделано для единообразия с ландшафтным делением территории, в то время как анализ по сходству показывает, что лесные долинные (даже пойменные) варианты населения, как горные, так и равнинные, ближе к сообществам плакорных лесов. Также сходны между собой сообщества лугов и болот пойменных, надпойменных и междуречных. Население водно-околоводных местообитаний и суши резко различается даже в пределах надпойменных террас долин крупных рек и их пойм.

Все картографические построения должны быть получены только по имеющейся выборке данных и формализованного их анализа. Кроме исходных концептуальных позиций, используемых при сборе и обработке материала, карта строится по итоговой концепции, сформулированной в результате анализа.

Следует заметить, что формализованное деление животного населения по коэффициентам сходства может существенно отличаться от экспертно-умозрительного.

При составлении карты населения птиц СССР, Нижнего Приамурья и Камчатской области [Брунов, 1978, 1984; Брунов и др., 1988, 1992] проведено разделение орнитокомплексов на уровне типа по преобладанию видов одной крупной географо-генетической или экологической группы (южнотаежно-нетаежной, северотаежно-среднетаежной или лесной, кустарниковой и т.п.) и/или по сходству видового состава в группах с разными доминантами. При отсутствии явного доминирования видов той или иной группы выделялись переходные варианты. Недостатками такого подхода следует считать

произвольность (необоснованность) иерархии признаков классификации; неоднозначность подходов к выделению типов населения; использование доли вместо обилия (сходные доли могут иметь виды с существенно различной численностью); оценку сходства по принадлежности к группе. Использование этих приемов так же, как переход на обобщенные характеристики (знаки различного "веса"), целесообразно, когда оценки обилия животных ненадежны из-за недостаточной протяженности маршрутов, имеют существенные методические или индивидуальные различия при сборе, а также при существенных годовых колебаниях обилия.

Использование коэффициента сходства для количественных признаков в качестве единственного критерия для классификации делает необязательным отражение в легенде представленности различных экологических и фауногенетических групп, в том случае, когда отражаемое ими явление значимо прослеживается в населении в виде зонально-подзональных или провинциальных таксонов классификации [Равкин и др., 1994; Равкин Е.С. и др., 2001б; Даниленко и др., 2002]. Это упрощает легенду и возможность ее восприятия, что существенно при составлении карт, выполненных в относительно крупном масштабе на значительные территории. Изменение доли экологических и географо-генетических групп может быть сюжетом отдельных карт [Штегман, 1938] или быть дополнительной характеристикой таксонов классификации населения, но не признаком для их выделения.

Следует отметить также, что все классификации составляются при недостатке информации, т.е. при больших или меньших ошибках репрезентативности, которые суммируются при вторичных классификациях, выполненных с использованием первичных умозрительных обобщений. Кроме того, всякая классификация есть получение нового знания за счет обобщения и одновременно, по причине огрубления представлений, потери индивидуальной информации, в данном случае о распределении видов. Такое огрубление может породить ошибочные суждения.

При картографировании населения лучше всего использовать наиболее дробный уровень рассмотрения (видовой) и единственный классификационный признак, отражающий следовое влияние всех факторов среды (в прошлом и настоящем), а также последствия внутринаселенческих взаимоотношений и процессов. Таким признаком может служить сходство-различие вариантов населения по любому показателю (обилию, биомассе, энергетике каждого вида).

Оценкой неоднородности облика сообществ выступает матрица парных коэффициентов сходства вариантов населения. Эта парность сравнений каждого варианта относительно других сообществ и делает матрицу многомерной. Каждое значение в ней несет информацию о данном сообществе относительно другого, а строки (столбцы) в матрице отражают сходство каждого варианта со всеми остальными. Формально любая классификация строится по сходству в признаках, принятых в качестве основания для деления. При использовании коэффициентов сходства за счет жесткого закрепления его меры и процедуры сравнения объединение в группы менее субъективно, так как выбор исследователя относится только к мере общности и способу классификации, но полностью снимает субъективизм в иерархии значимости признаков.

Классификации животного населения, выполненные, с одной стороны, по коэффициентам сходства, а с другой – сначала по общности доминантов, а потом по доминированию типов фауны, обычно дают близкие результаты. Это обусловлено тем, что в обоих случаях значимое сходство определяется преобладающими видами, но в первом случае – по абсолютным или относительным значениям обилия [Равкин, 1963], а во втором – по доле в населении. Поэтому возможны случаи, когда при оценке сходства по доле доминантов в один и тот же тип войдут варианты с одинаковым составом лидеров, но резко различающиеся по уровню обилия, как суммарного, так и преобладающих видов. По коэффициентам общности сходство этих вариантов будет незначительным.

Полученное разбиение необходимо объяснить факторами среды или особенностями внутринаселенческих отношений. Фактически эта процедура сводится к поиску корреляций неоднородности сообществ и среды. Предварительная автоматическая классификация по сходству упрощает поиск этих факторов. В дальнейшем они служат основанием для экстраполяции на необследованные выделы карты местообитаний, а также адресом для выявления границ размещения таксона на местности.

Этот подход в отличие от принципа картографирования населения вместе с его местообитанием [Чельцов-Бебутов, Чибисова, 1976] носит сугубо населенческий характер, так как условия среды служат объяснением классификации, но не ее признаком. Однако результат такого деления многим кажется простым разнесением характеристик населения по таксонам геоботанической или ландшафтной классификацией. Возможно, это связано с тем, что названия населенческих

таксонов даются обычно по коррелирующим с растительностью признакам (например, лесной, лесополевой или низинно-болотный тип сообществ). Однако лесной тип, например, отнюдь не совпадает с распространением только лесов. Так, на Западно-Сибирской равнине в него входят сообщества птиц лесов, облесенных низинных и переходных болот, зарастающих вырубков, гарей и полей, чередующихся с перелесками, если доля последних по площади больше, чем полей. Распространение этого типа ограничено пространством от степной зоны до средней тайги включительно, а аналогичные северотаежные варианты, так же как и лесотундры, имеют лесотундровое население. Таким образом, название "лесной" отражает дендрофильную специфику орнитокомплексов в пределах насаждений нормальной полноты, но не на всей занятой ими территории.

Нам кажется менее удачным названия типов животного населения по характерным видам или их группам. Дело не только в их непривычности. Названия по признакам среды богаче, так как одновременно дают адресную и экологическую (адаптационную) характеристику населения, избавляя от необходимости давать ее в качестве дополнительной информации. Название типа в виде перечня преобладающих видов с указанием распределения [Тупикова, 1996] воспринимается легче, но оно не компактно.

При построении зоогеографических карт можно использовать сопоставление животного населения соседних выделов в пределах трапеций карты-основы или соседних местообитаний [Емельянова, 1988; Даниленко, Румянцев, 2001]. Если характеристики населения сходны, выделы и характеристики их населения объединяются, если нет, то выясняются причины этих различий. Если авторы считают различия достоверными, то варианты населения оставляются в качестве самостоятельных выделов. Такие подходы вполне правомерны, но едва ли обоснованы, так как оценка достоверности различий проводилась экспертно, а не статистически. Последнее требование может быть выполнено при значительных объемах материала, которых, как правило, нет.

По границам, выявленным по коэффициентам сходства на карте, использованной в качестве основы, оконтуриваются обобщенный выдел и его подразделения, соответствующие распределению таксонов населения. Таким образом, карта животного населения представляет собой результат генерализации и экстраполяции или деления выделов карты-основы с использованием других картографических источников. Основанием для генерализации, экстраполяции и деления выделов

служат факторы среды, одинаково проявляющиеся в совокупности выделов со сходным по принятым принципам животным населением.

Типологический подход, как уже говорилось, даже при картографировании не отражает с должной полнотой хронологические связи сообществ, иерархию использования животными территории, так как при динамической оценке обилия одни и те же особи по времени нахождения могут относиться к существенно разным таксонам классификации. Хронологическое выделение минимальных территорий и объединение выделов карты местообитаний в более крупные подразделения, которые проводятся по ширине ареала жизнедеятельности животных, отражают эту иерархию, однако отсутствие жесткого алгоритма такого объединения препятствует повторяемости и однозначности решений, приближая такие работы к искусству единомышленников. Заданность границ населения субъектом исследования переносит процедуру объяснения на период работы после создания картографического продукта. При предварительном типологическом анализе карта лишь отражает, иллюстрирует, его результаты. Однако это не исключает продолжения анализа по составленным картам и получения дополнительной информации с их помощью.

5.4. Способы компенсации различий в объемах собранного материала

Случаи специального сбора данных для картографических целей очень редки. Обычно используется весь объем имеющихся материалов, как опубликованных, так и фондовых, включая собранные в разные годы, разными исполнителями, в разном объеме и с различиями в методиках. Использование таких материалов при классификации нередко сопровождается резкими незакономерными отклонениями отдельных проб от общих тенденций. При автоматической классификации эти выпадающие варианты выделяются в виде самостоятельных групп, в то время как более общие закономерные отличия на их фоне фигурируют как второстепенные и незначимые. Кроме того, на результатах нередко сказывается несбалансированность выборки. Так, большая часть учетов птиц обычно проводится в лесах, а в открытых, особенно в антропогенных местообитаниях и на болотах, — меньшая. Это связано с неинтересностью для орнитологов подобного населения или с трудностями прохождения таких ландшафтов. Подобная несбалансированность при классификации

приводит к большей детализации в подвыборках, представленных значительным числом проб.

Для устранения этих недостатков перед классификацией можно усреднить все данные по выделам карты-основы, например местообитаний или растительности. Тогда выборка будет типологически соответствовать неоднородности сообществ в ранге наименьшей единицы рассмотрения. Впервые этот прием использован Е.М. Снигиревской [1963]. Н.В. Тупилова [1976] считает, что это равнозначно априорному допущению однотипности населения внутри растительной формации. Однако это вовсе не обязательно и может сводиться к утверждению, что внутри наименьшей единицы они просто не рассматриваются, как и годовые колебания.

Достаточно полная для картографирования информация о населении обычно имеется лишь по отдельным таксоценом и нередко сведения о численности приводятся в пересчете на разные единицы: площади, расстояния, времени или орудия лова. Последнее делает невозможным прямые расчеты сходства для разных видов.

Есть несколько способов компенсации таких недостатков. Первый из них сводится к декларации равенства всех видов как признаков классификации независимо от их обилия. Это достигается нормированием показателей по их максимальному, среднему или суммарному значению. Тогда значимым оказывается только характер распределения каждого вида, а не уровень его численности по отношению к обилию остальных видов, отмеченных на исследуемой территории. Это отражает не неоднородность населения, а только предпочтительность территории видами, естественно, в пределах возможного. Построенные так классификация, легенда и карта должны называться не населенческими, а преферентными. В противном случае мы должны согласиться, что плотность населения для нас не значима, и одинаковыми следует считать сообщества на территориях со сходным соотношением в степени привлекательности их для животных, но с существенным различием в соотношении показателей обилия слагающих его видов. Например, максимальное обилие по весьма многочисленному и очень редкому виду будет иметь одинаковый вес, скажем 100 %. Использовать этот прием можно для разбивки групп на подгруппы [Равкин и др., 1999]. В данном случае деление проводится по ненормированным показателям, пока это дает интерпретируемый результат, а затем – по нормированным для дополнительного разбиения. Характеристики населения даются по исходным данным.

Это вовсе не значит, что классификации и карты, составленные по нормированным или шкалированным значениям, не нужны или их реализация порождает артефакты. Просто они отражают относительный внутривидовой уровень в распределении видов. Балльное шкалирование проводится по отношению к экологической норме видового обилия [Даниленко, Куприна, 1988; Даниленко, Румянцев, 1999]. К сожалению, выявление этой нормы и отклонений от нее возможно, как пишут и сами авторы, не по всем видам и весьма субъективно. Такой подход служит, кроме прочего, одним из эффективных способов компенсации недостатков используемых материалов и размерных отличий животных, однако он приводит к формированию иных представлений о населении, связанных не с формальным числом особей на единицу площади, а с оценкой различий территорий по степени их привлекательности для животных и возможности использования, в том числе при конкуренции.

Некоторые сомнения вызывает и утверждение, что низкая численность всегда свидетельствует о неустойчивости воспроизводства. В действительности нередки случаи, когда это связано с малой площадью благоприятных участков внутри крупного, но в целом менее благоприятного выдела. На таких вкраплениях эффективность размножения и локальное обилие столь же велики, как и на оптимальных территориях. Эффект низкой численности определяется усреднением по этим различным по привлекательности частям общего выдела. К преферентным следует отнести и карту “Биоразнообразие населения наземных позвоночных России” [Даниленко, Румянцев, 1999]. Ее лучше называть картой преферентно-видового богатства населения.

Сомнение вызывает утверждение, что такие карты информативнее, чем инвентаризационные. Данное мнение справедливо лишь для карт, не обеспеченных фактическими материалами. Сама идея введения баллов (групп) обилия по отношению не к формальным границам [Кузякин, 1962], а к уровню естественной (средней, суммарной, максимальной, нормальной) численности широко использовалась в классических эколого-фаунистических исследованиях.

Все-таки следует приводить все показатели к единой пересчетной единице, насколько это возможно. Если это удастся сделать (хотя бы примерно) по большей части картографируемого таксона, то классификацию можно выполнить по этим видам, поскольку для них имеются сопоставимые данные. Так, в Атласе Новосибирской области [2002] классификация выполнена одновременно по населе-

нию земноводных, птиц и мелких млекопитающих, для которых имелись показатели обилия в пересчете на 1 км². На долю этих групп животных приходится 88–98 % обилия всех позвоночных суши, отсюда даже если бы была сопоставимая информация по оставшимся крупным и средним млекопитающим и пресмыкающимся, классификационное разбиение населения не изменилось бы. В данном случае характеристики таксонов классификации населения приводятся дифференцированно по обеспеченной и необеспеченной части сообществ. Так, сведений по обилию промысловых млекопитающих в ландшафтных урочищах не было, но имеющейся информации достаточно для характеристики в рамках типа и подтипа населения. Можно также использовать и данные, приведенные к разным единицам пересчета, т.е. по обеспеченным материалами видам в легенде приводятся средние значения в пересчете на единицу площади, а по остальным – относительные показатели в пересчете на береговую линию, ловушки и т.п.

Тот же подход использован при составлении карты по численности животных, включенных в Красную книгу Новосибирской области [Атлас Новосибирской области, 1996]. Обычно же при картографировании исследователи предпочитают равняться на нижний уровень информационной обеспеченности или ограничивать таксоцен только теми видами, по которым имеется достаточно сведений. По предлагаемому способу на карте отражается вся имеющаяся информация.

5.5. Компенсация различий в размерности и численности животных

Известно, что численность видов животных, мелких по размерам, обычно выше, чем крупных, поэтому в случае классификации населения по обилию выявленные тренды будут свойственны в основном мелким животным, в то время как роль одной особи в биоценозах зависит от ее массы и соответственно от количества трансформируемой ею энергии. Так, в населении наземных позвоночных Новосибирской области преобладают земноводные. Однако интенсивность потока энергии, проходящего через их популяции, значительно меньше, чем более крупных теплокровных животных. Кроме того, распределение сеголеток земноводных, доля которых во второй половине лета очень велика, существенно зависит от близости канавок к водоемам с успешным выходом [Равкин и др., 1998].

Информации об этих водоемах на снимках и картах нет, поэтому распределение сеголеток вносит элемент неопределенности в распределение земноводных и в целом позвоночных суши. Это осложняет интерпретацию изменений сообществ в пространстве.

Для компенсации такой диспропорции в собранных материалах можно перед классификацией перейти на энергетические показатели. Тогда полученное разбиение на группы будет больше соответствовать биоценотической значимости животных и зависимости их от неоднородности среды, чем формальное число особей. В характеристиках населенческих таксонов, по крайней мере позвоночных, после классификации в легенде карты можно вернуться к значениям обилия как к более привычным и понятным, т.е. классификация проводится по энергетическим показателям, а выделенные таксоны характеризуются числом особей на единицу площади. Однако это не всегда приводит к сбалансированному отражению неоднородности сообществ по всем классам позвоночных, хотя желание иметь его в легенде весьма велико. Выходом из этой ситуации могут быть характеристики, приводимые отдельно по классам позвоночных и любым выделенным группам, например животным, включенным в Красные книги или охотничьим и прочим видам, по которым есть информация лишь о присутствии-отсутствии [Атлас Новосибирской области, 2002]. Информативность такой легенды гораздо выше, хотя все сведения даются в рамках единой комплексной классификации.

Особую несовместимость могут иметь данные по рыбам и наземным позвоночным. Так, по Новосибирской области для рек и водоемов имеется материал лишь по рыбопродуктивности, т.е. суммарной массе рыб в уловах. Четкая пространственная разобщенность водных экосистем и суши позволяет отразить их население на одной карте в виде несвязанных самостоятельных классификаций, отраженных в легенде. Это приводит к экономии места и более подробной характеристике населения описываемой территории на одной карте. По рыбам классификация выполнена экспертно по продуктивности и преобладающим видам, а по наземным позвоночным – формализованными методами. Фактически это совмещение в одном изображении двух разных карт.

По Новосибирской области удалось совместить в одной карте информацию о летнем и зимнем населении птиц [Атлас юного туриста и краеведа..., 1996]. Это стало возможным благодаря тому, что границы зимнего и летнего населения в ранге типа почти совпадали, а подтипы выделялись только в летний период.

5.6. Особенности характеристик населения на картах, выполненных по коэффициентам сходства

В легендах карт, построенных по одному из суммарных показателей населения, обычно выделяются неперекрывающиеся для каждого выдела пределы значений плотности, видового богатства и т.д. [Атлас биологического разнообразия..., 1996]. На картах, легенды которых сформированы по коэффициентам сходства, приводятся средние значения этих параметров, а не диапазоны. При достаточно большой выборке можно привести и пределы варибельности значений, однако они все равно будут пересекаться или будут близкими по значимости в разных выделах. Дело в том, что в разных по облику группах населения могут быть сходными плотность, биомасса или видовое богатство. Поскольку не они приняты в качестве дифференцирующих, их невозможно отразить в виде неперекрывающихся диапазонов.

Характеристики населения в легенде и соответственно по таксонам классификации рассчитаны как средние по всем вошедшим в них вариантам, поэтому и лидирующие виды относятся к территории в среднем, а не к каждому индивидуальному выделу, при этом на их территории часть средних лидеров может не встречаться вообще. Например, белошапочная овсянка в среднем является первым из лидеров верховоболотного типа населения, распространенного как в Западной Сибири, так и в Европе, хотя этот вид на территории последней не встречается [Равкин и др., 20016].

Дробность деления при автоматической классификации в разных таксонах может быть различной, так как используются только те разбиения, которые удастся объяснить, т.е. связать с неоднородностью каких-либо факторов среды.

5.7. Информативность легенд

Объем информации на карте и в легенде в первую очередь зависит от назначения карты, т.е. нужд потребителя, его возможностей восприятия. Чем больше сведений имеется в легенде карты, тем она, естественно, информативнее. В этом плане наиболее информативна, видимо, легенда карты населения птиц СССР, реализованная пока только на фрагментах [Брунов, 1984]. Она содержит отраженную на карте характеристику общей специфики кормов на уровне группы

типов материковых и морских орнитокомплексов, доминирования видов, относящихся к разным географо-генетическим группам и региональным подгруппам [Брунов, 1978, 1992]. Общая упорядоченность в перечислении типов населения дает представление о широтных рядах в населении. В дополнительные сведения включена степень преобладания птиц разных экологических групп (лесных, луговых, болотных и т.д.), а также трофическая специфика видов, информация о местах сбора корма и гнездования, доминантах (по широте встречаемости) и видовой насыщенности. Кроме того, сложные выделы карт имеют отдельную характеристику по доминирующим и второстепенным местообитаниям, в том числе и антропогенным. Часть информации, которая не может быть отражена в выбранном масштабе, приводится внемасштабными знаками. На других картах животного населения нередко представлены сведения о фоновом и общем видовом богатстве, биоразнообразии, о соотношениях размеров и массы животных.

В итоге можно констатировать, что оптимизация по информативности легенд и соответственно карт определяется следующими принципами. Прежде всего, чем она выше, в пределах возможного, тем лучше, но карта не должна включать больше того, что может быть освоено потребителем, на которого она рассчитана, т.е. легенда и карта не должны вызывать трудностей в восприятии из-за перегруженности информацией. Выбранный вариант должен соответствовать иллюстративности в отражении главного, основного, т.е. концепции, которая отображена на карте. Другими словами, второстепенным не должно затеняться главное. Первое следует рельефно выделить, а второе должно быть дано петитом, как дополнительная, необязательная информация. Примером может служить карта летнего населения птиц равнин Северной Евразии [Равкин Е.С. и др., 20016]. На ней в отличие от карт растительности, где каждая подзона равнозначна, отражена иерархия населения (рис. 14, см. вкладку). Сначала потребитель должен видеть территории северной и южной (срединной) надтиповых группировок (серая и зеленая гамма цветов), а потом – деление их на типы населения за счет интенсивности цвета и его оттенков. При этом иногда не используется возможность более детального расчленения и описания отдельных территорий, если на других участках такой возможности нет.

Обычно информативность карт оценивается лишь глазомерно и экспертно, хотя имеются формализованные методы оценки ее через

снятую дисперсию неоднородности картографируемого объекта, учитываемую легендой (классификацией, положенной в ее основу) [Равкин, 1978].

Итак, классификация и соответственно легенда карты могут быть выполнены:

- 1 – по одному или нескольким признакам;
- 2 – по одномерному (групповому) сходству в ранжированных рядах или по многомерным (парным) оценкам сходства;
- 3 – сначала по сходству в составе доминантов, потом – второстепенных и далее – третьестепенных видов; или при одинаковых преобладающих видах по функциональным группам и после того – по преобладающим типам фауны или по коэффициентам сходства сообществ с помощью кластерного анализа;
- 4 – по концептуальной широте распространения (животные ландшафта, урочища, фации, т.е. при раздельном типизировании видов), а также при картографировании одного вида или по динамической плотности в каждом местообитании при единой наименьшей единице рассмотрения;
- 5 – с большей или меньшей степенью формализации;
- 6 – по абсолютным или относительным значениям обилия и т.п., при этом соотношение может проводиться по отношению к плотности населения внутри каждого из сообществ или внутри каждого из видов относительно максимального, среднего или суммарного значения, а также с использованием шкал;
- 7 – в иерархической или ретикулярной (сетчатой) форме;
- 8 – по признакам объекта (выявляется имманентная или собственная неоднородность) или внешней среды (структура, заданная исследователем);
- 9 – по двумерной оценке обилия животных (есть-нет, много-мало) или по многомерной (три или более градаций);
- 10 – по одному или многим показателям, последовательно (дифференцированно) или интегрально (как в коэффициенте сходства);
- 11 – с дополнительными характеристиками населения (дополняющими или объясняющими) или без них;
- 12 – с топическими характеристиками в качестве дополнительного или равноправного признака классификации или только как дополнения (объясняющего или адресного);

13 – на типологической (экстраполяционной, корреляционной) основе или хорологической как экстраполяционной (корреляционной) так и индивидуальной (в виде плана).

В дополнение к ранее используемым принципам зоогеографического картографирования могут быть реализованы следующие приемы: во-первых, это совместное картографирование населения всех позвоночных на количественной основе на одной карте; во-вторых, использование энергетического подхода для снятия влияния размерности животных и географически незакономерных всплесков численности отдельных видов. В результате подразделения животного населения в целом проводится на более надежных основаниях.

Классификация и факторный анализ могут быть проведены по группам животных, наиболее обеспеченным исходными данными (например, совместно по земноводным, птицам и мелким млекопитающим, на долю которых приходится подавляющая часть населения наземных позвоночных). По остальным группам с меньшим объемом имеющихся материалов сведения разносятся по предварительно выделенным таксонам классификации сообществ. Это позволяет при составлении легенды использовать для принятия решений о границах наиболее надежную часть информации.

Легенда должна разрабатываться на основе предварительной классификации сообществ по сходству, с последующим поиском связей их неоднородности с факторами среды, в первую очередь с характером растительности и другими пейзажными признаками, оцениваемыми экспертно. Выявленные связи используются при объединении выделов карты-основы, имеющих сходное население, в выделы карты сообществ.

При совместном картографировании населения животных, существенно различающихся по численности и площади арены жизнедеятельности, в легенде можно сохранить специфику каждой из групп животных. Для этого на одной карте следует давать информацию дифференцированно, например по рыбам, земноводным, пресмыкающимся, птицам и млекопитающим. Дополнительно могут быть выделены и другие группы животных (например, по их использованию), что существенно повышает информативность легенды. Характеристики на карте в этом случае отражают привычные показатели, такие как рыбопродуктивность или плотность и видовое богатство населения (по наземным позвоночным), хотя пространственное разграничение сообществ выполнено по энергии существо-

вания животных, которая лучше отражает биоценотическое значение видов и зависимость их от среды, поэтому формирование таксонов такой классификации сообществ естественнее, чем по обилию. Кроме того, в легенде могут быть приведены лидирующие виды и другая вспомогательная информация.

При разработке легенд должна быть предусмотрена возможность разной полноты информации по различным группам животных и выделам карты. В тех случаях, когда отсутствуют сведения о численности животных некоторых классов, приведены только названия лидирующих видов, которые определяются экспертно. Это позволяет равняться не на минимальную обеспеченность во имя единообразия легенды, а, наоборот, на самый верхний из возможных уровень знаний дифференцированно по группам.

Результаты картографирования животного населения по изложенным принципам приведены в ряде публикаций [Равкин и др., 2003–2007; Атлас Ханты-Мансийского автономного округа, 2004; Цыбулин, 2004; Равкин Е.С., Равкин Ю.С., 2005; и др.].

МЕТОДИКА СТОИМОСТНОЙ И ЦЕННОСТНОЙ ОЦЕНКИ РЕСУРСОВ НАЗЕМНЫХ ЖИВОТНЫХ И РАСЧЕТА УЩЕРБА, НАНОСИМОГО ЖИВОТНОМУ МИРУ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ

Предлагаемые принципы и способы расчета разработаны в лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных (ИСиЭЖ) СО РАН (Новосибирск) и апробированы при экспертизе проектов Катунской и Туруханской ГЭС, Сургутского нефтехимического комплекса, обустройства Бованенковского и Харасавейского газоконденсатных комплексов Ямала, Ямбургского и Вынгайхинского нефтегазовых месторождений, проектов строительства мостового перехода через р. Обь в Новосибирске, автомобильной дороги Верх-Тарское – пос. Северное, при разработке торфяного месторождения “Гуськовское” и др. Расчеты ущерба и сумм компенсации при эколого-экономических экспертизах выполнялись по заказу Министерства экологии СССР, Министерства охраны окружающей среды и природных ресурсов России, Сибирского отделения РАН, Алтайского, Новосибирского и Томского государственных комитетов по охране окружающей среды, Западно-Сибирского треста инженерно-строительных изысканий, ТомскНИПИнефти, ПО “Тюменьтехнология”, АОЗТ “Роспанинтернэйшнэл”, ВНИИ охраны природы и заповедного дела Госкомэкологии России. Методика рекомендована Объединенным ученым советом по биологическим наукам СО АН СССР к временному использованию институтами СО АН СССР при проведении эколого-экономических экспертиз. На нее получены положительные экспертные заключения Московского городского и Московского областного комитетов охраны окружающей среды и природных ресурсов и ВНИИприроды Минприроды России. Подходы настоящей методики положены в основу правил оценки ущерба по животному миру в Томской области. В правительственном докладе о состоянии природной среды Российской Федерации принципы предлагаемой методики упомянуты в числе важнейших достижений РАН в области

фундаментальной экологии [Государственный доклад..., 1996]. Способы расчета по предлагаемой методике реализованы в виде комплекса программ для персональных компьютеров.

6.1. Термины и понятия

Аналоги ландшафтные – местообитания, сходные по всем ландшафтно-классификационным показателям, кроме конкретного местоположения.

Запас (численность) – общее количество животных, обитающих на той или иной территории.

Коэффициент воздействия – условное увеличение биосферного или хозяйственного ущерба на территориях повышенной значимости (в местах концентрации или на путях миграций).

Коэффициент использования – доля животных, которая может быть ежегодно изъята без ущерба для продуктивности популяций.

Коэффициент рыночного превышения – превышение средней цены на животных на рынках над ценой тех же видов по Прейскуранту для “Зоообъединения” [Прейскурант..., 1981].

Лег временной – число лет, в течение которых хозяйственный ущерб продолжает наноситься или сказываться (при бессрочном изъятии – условное число лет для расчета ущерба и сумм компенсации).

Продуктивность хозяйственно-возможная стоимостная – стоимость животных, которые могут быть изъяты без ущерба для продуктивности популяций (в соответствии с допустимыми нормативами добычи).

Сумма компенсации ущерба – сумма средств, выплачиваемая владельцу ресурса за нанесенный ущерб. Может быть погашена в натуральном виде (за счет строительства или финансирования объектов, компенсирующих ущерб), а также уменьшена по отношению к ущербу по договоренности с владельцем ресурса.

Стоимость запаса – сумма произведения цены одного экземпляра животных каждого вида на их запас (численность).

Стоимость ресурса биосферная – сумма произведений запасов животных на таксы для исчисления ущерба по шкале гражданских исков, предъявляемых к организациям и лицам в возмещение ущерба при незаконном добывании или уничтожении животных (цена восстановления ресурса).

Стоимость ресурса хозяйственная – сумма произведений цены всех видов животных на показатель хозяйственно-возможной продуктивности угодий по этим видам.

Ущерб животному миру биосферный – стоимостная оценка запаса животных, гибнущих или теряющих местообитания от строительства и эксплуатации объектов или от аварий в ценах восстановления (таксах возмещения ущерба).

Ущерб охотничьему хозяйству стоимостной – стоимость продукции охотничьего хозяйства, которая не будет получена после реализации проекта, хозяйственной эксплуатации или аварии в рыночных ценах (по упускаемым возможностям эксплуатации ресурса).

Ущербоемкость относительная – частное от деления суммы ущербов на доход или стоимость выпускаемой продукции в пределах временного лага.

Ущерб от хозяйственной деятельности и нерационального использования – сумма штрафа за сверхлимитное и нерациональное пользование животным миром (за превышение установленного норматива добычи, ведущего к снижению продуктивности популяции).

6.2. Принципы расчета ущерба по животному миру от хозяйственной деятельности

Ущербом по животному миру следует считать стоимостную оценку запаса животных, гибнущих или теряющих местообитания от хозяйственного воздействия или нерационального использования.

Настоящей методикой предусмотрено дифференцированно подсчитывать хозяйственную стоимость и биосферную ценность ресурсов наземных животных и соответственно суммы компенсации хозяйственного и биосферного ущерба. При этом в расчеты хозяйственной стоимости и ущерба в стоимостном и вещественном виде должны включаться не только охотничьи, но и все прочие заготавливаемые и потенциально возможные для заготовки виды, в той части популяции, изъятие которой не подрывает воспроизводства (оценка упущенной выгоды). При определении биосферной ценности в расчеты должен включаться весь запас животных.

Степень воздействия легче и точнее оценивать по реакции на него животных, и в первую очередь – по изменениям численности как одного из главных показателей состояния популяции. Один из основных принципов определения ущерба заключается в расчетах разницы в численности животных до и после хозяйственного воз-

действия. При этом оптимальный результат дает использование материалов многолетних специальных учетов животных в местах отвода земель до и после воздействия. Но, как правило, такие данные для многих групп позвоночных животных отсутствуют. Экологические экспертизы хозяйственных проектов и оценки ущербов осуществляются обычно в экспрессном режиме, что не позволяет проводить даже однолетние учеты животных на территориях предполагаемого воздействия.

Можно считать доказанным, что в сходных условиях среды формируются сходные комплексы животных [Равкин, 1991; Равкин и др., 1994], поэтому в случае отсутствия учетных данных для интересующей нас территории предлагается оценивать численность животных в ландшафтных аналогах между исходным состоянием животного мира и трансформированным после реализации проекта, аварии, эксплуатации предприятия или нарушения природоохранного законодательства. Такой подход сходен с часто применяемой в ресурсных расчетах экстраполяции данных учета животных, собранных в типичной части местообитания – на всю площадь этого местообитания. Контрольные исследования показали достаточную для практических нужд достоверность оценок численности животных по ландшафтными аналогам [Равкин Ю.С. и др., 1990; Равкин Ю.С., 1995].

Таким образом, по данной методике ущерб может быть рассчитан при наличии данных о численности на территориях воздействия или в ландшафтных аналогах – исходных и трансформированных. Подборка показателей численности животных в ландшафтных аналогах местообитаний, выделенных на территории воздействия, проводится из любых имеющихся источников (ведомственные материалы, литература, банки данных),

Ценностную оценку ресурса и ущерба по наземным позвоночным животным предлагается определять с помощью такс для исчисления размера взыскания за ущерб, причиненный незаконным добыванием или уничтожением объектов животного мира, утвержденных Приказом Минприроды РФ от 04.05.94 № 126 [Приказ..., 1994]. По видам, которые отнесены в установленном порядке к охотничьим животным, действуют таксы, утвержденные Приказом Минсельхозпрома РФ от 25 мая 1999 г. № 339. Указанные таксы, безусловно [Приказ..., 2000], не отражают реальную восстановительную стоимость каждого вида, которая неизмеримо больше таксовой оценки ущерба. Однако затраты, необходимые для восстановления большинства видов животных,

неизвестны, расчеты восстановительной стоимости каждого вида весьма трудоемки, а ее итоговая оценка для ресурсов наземных животных может быть настолько велика, что выплата компенсации такого ущерба окажется практически нереальной.

Правомерность использования перечисленных выше такс для ценностной оценки ресурсов животного мира и выплаты за нанесенный им ущерб определяется логикой их формирования и практикой применения. Таксы за ущерб отражают суммы, взыскиваемые государством в качестве компенсации за утрату животных при их несанкционированном использовании или уничтожении без использования. Таксы в определенной мере отражают платежеспособность физических и юридических лиц. На основании п. 2 Приказа Минприроды РФ от 04.05.1994 г. № 126 таксовая стоимость ущерба может быть повышена в любом субъекте федерации с учетом местных особенностей региона. В том числе размер такс может быть увеличен и с учетом восстановительной стоимости видов, поэтому таксовую ценность ресурсов животного мира условно предлагается считать биосферной ценностью, а запаса животных, гибнущих или теряющих свои местообитания от хозяйственного воздействия, – биосферным ущербом наземным животным.

Выплаты за биосферный ущерб взимаются однократно, т.е. в данном случае не принимается во внимание время, в течение которого продолжает сказываться нанесенный ущерб (временной лаг), но оплата относится к 100 % запаса гибнущих или теряющих местообитания животных.

Для расчета хозяйственного ущерба по охотничьим и заготавливаемым животным в качестве базовых используются цены по Прейскуранту № 70–82–01 [Прейскурант..., 1981] и поправочные коэффициенты на реальную стоимость продукции по среднему превышению базовых и рыночных цен. Прейскурант № 70–82–01 используется с целью расчета поправочных коэффициентов на реальную стоимость тех видов, современные рыночные цены которых неизвестны. Такой подход требует регулярного отслеживания рыночных цен на животных и расчета по ним рыночного коэффициента превышения. Для упрощения расчетов с учетом инфляции в данной методике по уровню рыночных цен и минимальной заработной платы коэффициент рыночного превышения переводится в кратности к минимальной заработной плате в Российской Федерации. Это позволяет учитывать инфляционные изменения по уровню мини-

мальной зарплаты, как это сделано для официальных такс возмещения ущерба за уничтожение животных.

При расчете хозяйственного ущерба вводятся коэффициенты временного лага, использования и воздействия. Коэффициент использования принят для всех неохотничьих видов одинаковым – 0,25, а для животных, отнесенных к объектам охоты, с учетом коэффициентов изъятия, принятых в субъектах федерации.

Коэффициенты и показатели, используемые при расчетах ущерба

Причина ущерба	Коэффициент временного лага
Отвод земель:	
бессрочный (ложе затопления ГЭС, трубо-, нефте-, пульпо- и газопроводы, освоение земель под пашню, отвод под промплощадки, коммуникации, каналы, непреодолимые животными ограждения, под населенные пункты и т.д.)	50
долгосрочный – от 15 до 25 лет и более (рубки леса главного пользования, ЛЭП, объекты производственной и социальной инфраструктуры долгосрочного пользования, карьеры, разрезы, шахты установленного срока действия, мелиорируемые земли первой категории и т.п.)	20
среднесрочный – от 5 до 15 лет (объекты производственной и социальной инфраструктуры среднесрочного пользования, промежуточные рубки леса, буровые, навигационные, сейсмические установки, установки связи и иные, обводнительно-осушительные системы и т.п.)	5
краткосрочный – до 5 лет (прочие объекты краткосрочного пользования)	2,5
Пожары, период восстановления вторичной растительности, лет:	
до 25	12,5
до 10–15	6
до 5	2,5
Выброс ядохимикатов, нефтепродуктов, вспомогательных и иных материалов и производственных отходов пролонгированного действия, гербицидов, пестицидов, инсектицидов, минеральных удобрений, бурильных и закачиваемых растворов и т.п.	25

Коэффициенты воздействия, использования и рыночного превышения

Коэффициент	Кратность
Воздействия в местах концентрации животных и на их миграционных путях	10
Использования	0,25
Рыночного превышения цен в кратности к минимальному размеру заработной платы, установленному в Российской Федерации:	
земноводные	0,289
пресмыкающиеся	1,102
птицы	0,185

Коэффициенты воздействия и временного лага частично заимствованы из “Временной методики нормативной оценки ... возмещения ущерба, наносимого охотничьему хозяйству” [Карелов, 1983]. Только при бессрочном отводе земель (под водохранилища, поселки, промышленное строительство, дороги и т.п.) в соответствии с рекомендациями Римского клуба временной лаг принят равным 50 годам [Эколого-технологическое прогнозирование..., 1981]. При этом из-за невозможности в настоящее время прогнозирования уровня инфляции в России коэффициент дисконтирования не учитывается и коэффициентом временного лага считается срок, равный половине времени максимального воздействия.

Для расчета стоимости запаса и ущерба, связанных с животным миром, следует использовать показатели численности по земноводным и мелким млекопитающим по второй половине лета, по пресмыкающимся – в весенне-летний период, по непромысловым птицам – в среднем за лето или в первую половину его, по охотничьим видам – в предпромысловый период.

Биоценотическое значение беспозвоночных суши, как правило, выше, чем позвоночных, однако лишь немногие из них непосредственно используются в хозяйстве и соответственно имеют рыночную цену. Таксы возмещения ущерба по ним официально утверждены лишь для опылителей и видов, внесенных в Красную книгу России. При наличии сведений о численности может быть рассчитана их биоценотическая ценность, но это лишь малая часть

общего запаса беспозвоночных и соответственно их численности и стоимости. Эквивалентом биоценотической работы и соответственно стоимости следует считать количество трансформируемой животными энергии.

Известно, что беспозвоночные, в том числе и микроорганизмы, трансформируют в лесах примерно в 60 раз больше энергии, чем позвоночные, в открытых ландшафтах – почти в 10 раз больше [Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989], поэтому предлагается оценивать биосферный ущерб, наносимый беспозвоночным и микроорганизмам, путем умножения на соответствующий коэффициент (60 в лесных или 10 в нелесных местообитаниях) стоимости биосферного ущерба наземным позвоночным животным.

6.3. Порядок расчета сумм компенсации и возмещения ущерба по животному миру

Ущерб по животному миру складывается из биосферного ущерба наземным позвоночным и беспозвоночным, и хозяйственного ущерба наземным позвоночным.

6.3.1. Биосферный ущерб по наземным позвоночным

Расчеты проводятся для каждого вида отдельно. Для оценки ущерба по всему населению наземных позвоночных результаты видовых оценок ущерба суммируются.

Биосферный ущерб рассчитывается для всех видов животных, включая охотничьих и заготавливаемых. Для особо охраняемых территорий вводится повышающий коэффициент статуса территории, установленный действующим законодательством. Для остальных территорий коэффициент равен 1 (сумма ущерба не увеличивается). Биосферный ущерб (для каждого вида) вычисляется по формуле

$$Y_n^6 = (Ч_1 - Ч_2) \times K_T \times T \times П, \quad (1)$$

где Y_n^6 – биосферный ущерб позвоночным; $Ч_1$ – численность животных до воздействия; $Ч_2$ – численность животных после воздействия; K_T – коэффициент статуса территории; T – такса возмещения ущерба для данного вида в кратности к минимальному размеру заработной платы на момент оценки; $П$ – размер минимальной заработной платы на момент оценки.

Следует особо отметить численность и распределение краснокнижных видов и возможный ущерб им.

Если после хозяйственного воздействия численность каких-либо видов животных увеличилась или появились новые виды, то это считается не ущербом, а приращением ресурса. Стоимость этого приращения вычитается из общей оценки биосферного ущерба наземным позвоночным.

6.3.2. Биосферный ущерб по беспозвоночным

Для беспозвоночных суши рассчитывается только биосферный ущерб. Вычисления проводятся не по каждому виду, как для позвоночных, а по всему населению беспозвоночных суши, обитающих на территории воздействия. Расчеты осуществляются для лесных и открытых местообитаний отдельно, и затем суммируются.

В лесных местообитаниях биосферный ущерб по беспозвоночным рассчитывается путем умножения значения биосферного ущерба по позвоночным той же территории на коэффициент 60. В открытых местообитаниях – путем умножения значения биосферного ущерба по позвоночным той же территории на коэффициент 10.

Вычисления проводятся по формулам

$$Y_{бп(л)}^6 = Y_{п(л)}^6 \times 60, \quad (2)$$

где $Y_{бп(л)}^6$ – биосферный ущерб по беспозвоночным на лесных территориях воздействия; $Y_{п(л)}^6$ – биосферный ущерб по населению всех наземных позвоночных на лесных территориях воздействия;

$$Y_{бп(о)}^6 = Y_{п(о)}^6 \times 10, \quad (3)$$

где $Y_{бп(о)}^6$ – биосферный ущерб по беспозвоночным на открытых территориях воздействия; $Y_{п(о)}^6$ – биосферный ущерб по населению всех наземных позвоночных на открытых территориях воздействия.

Итоговый биосферный ущерб по беспозвоночным определяется по формуле

$$Y_{бп}^6 = Y_{бп(л)}^6 + Y_{бп(о)}^6. \quad (4)$$

Если территория хозяйственного воздействия, аварии или нарушения представляет собой комплексное местообитание животных

(чередование лесных и открытых участков) и ущерб по позвоночным животным должен быть рассчитан в целом для данного комплексного местообитания, то для расчета ущерба по беспозвоночным следует высчитать объединенный взвешенный коэффициент по формуле

$$K = (60 \times S_1 + 10 \times S_2) / (S_1 + S_2), \quad (5)$$

где S_1 – площадь лесных местообитаний; S_2 – площадь открытых местообитаний.

В этом случае для расчета биосферного ущерба по беспозвоночным или ценности их запаса оценка по позвоночным животным умножается на рассчитанный так коэффициент.

6.3.3. Хозяйственный ущерб

Вычисления хозяйственного ущерба ресурсам наземных позвоночных проводятся отдельно для каждого вида, даже если в настоящий момент они не используются в хозяйстве. Затем результаты видовых оценок хозяйственного ущерба суммируются.

Расчеты (для каждого вида) проводятся по формуле

$$U^x = (Z_1 - Z_2) \times C_n \times K_p \times K_b \times K_n \times K_{\text{л}}, \quad (6)$$

где U^x – хозяйственный ущерб по виду; Z_1 – запас животных до воздействия; Z_2 – запас животных после воздействия; C_n – по Прейскуранту № 70-82-01 одной особи данного вида; K_p – коэффициент рыночного превышения для соответствующего класса животных (безразмерный или в кратности к минимальному размеру заработной платы); K_b – коэффициент воздействия; K_n – коэффициент использования; $K_{\text{л}}$ – коэффициент временного лага.

Если умножение шло на кратности к минимальному размеру заработной платы, то результат следует умножить на минимальный размер заработной платы в момент оценки.

Ущерб за сверхлимитное и нерациональное пользование животным миром рассчитывается по таксам для исчисления размера взыскания за ущерб, причиненный незаконным добыванием или уничтожением объектов животного мира и по шкале гражданских исков, предъявляемых к организациям и лицам в возмещении ущерба, причиненного государственному охотничьему фонду. Эти меры экономического регулирования охраны и использования объектов животного мира применяются к пользователям животным миром

(юридическим лицам), не соблюдающим экологических ограничений (допустимых норм добычи) при пользовании объектами животного мира.

Расчет ущерба за нерациональное и сверхлимитное использование объектов животного мира проводится по нижеследующей формуле только в том случае, когда полученное значение в скобках (разница между фактической и хозяйственно возможной продуктивностью) будет положительным. Отрицательное значение свидетельствует о соблюдении пользователями экологических ограничений (нормативов добычи) при пользовании объектами животного мира

$$U_{\text{слн}} = (\text{ФП} - \text{ХВП}) \times T(\text{Ш})_{\text{ву}}, \quad (7)$$

где $U_{\text{слн}}$ – ущерб за сверхлимитное и нерациональное использование объектов животного мира; ФП – фактическая продуктивность (количество добытых животных); ХВП – хозяйственно возможная продуктивность (возможный объем изъятия особей соответствующего вида животного в соответствии с установленными нормами добычи); $T(\text{Ш})_{\text{ву}}$ – таксы для исчисления размера взыскания за ущерб, причиненный незаконным добыванием или уничтожением объектов животного мира и шкала гражданских исков, предъявляемых к организациям и лицам в возмещение ущерба, причиненного государственному охотничьему фонду (применяются в зависимости от того, каким объектам животного мира – охотничьим или неохотничьим – нанесен ущерб).

Хозяйственно возможная продуктивность соответствующего вида (подвида) животного определяется по формуле

$$\text{ХВП} = (Ч_{\text{ос}} \times N_{\text{д}}) / 100 \%, \quad (8)$$

где $Ч_{\text{ос}}$ – численность особей; $N_{\text{д}}$ – норматив предельной добычи, %.

6.3.4. Сумма компенсации и порядок возмещения ущерба

Суммы компенсации биосферного ущерба следует использовать при расчете относительной ущербоемкости производства для выбора из числа альтернативных проектов наименее ущербоемкого при заданной производительности. При экологических авариях и нарушениях эти суммы взимаются в полном объеме. При проектировании, строительстве и эксплуатации предприятий необходимо принимать

все возможные меры для снижения ущерба. При невозможности избежать его и экономической необходимости реализации проекта сумма компенсации по договоренности с владельцем ресурса может быть уменьшена, но до размеров не менее 5 %. Эта доля соответствует части стоимости валового национального продукта, которую тратят развитые страны на возобновление природных ресурсов (от 2 до 5 %).

Следует сразу оговориться, что ущерб животному миру как части биосферы не всегда может быть компенсирован, тем не менее взыскания за биосферный ущерб имеют двойное значение. Во-первых, они должны включаться в сметы строительства, чтобы этот ущерб учитывался при определении себестоимости получаемой продукции, рентабельности и относительной ущербоемкости предприятий. Во-вторых, эти суммы должны взиматься по смете в том или ином объеме, чтобы стимулировать поиск вариантов с меньшей экологической ущербоемкостью, и тратиться на месте для оплаты компенсирующих ущерб мероприятий. При полной или частичной невозможности компенсации эти средства необходимо перечислять в государственный внебюджетный экологический фонд и тратиться на природоохранные мероприятия, развитие научных исследований в области экологии и охраны природы, в частности на финансирование центров по сохранению генофонда животных, заповедников, заказников, организацию работ по мониторингу животного мира. Последнее имеет непосредственное отношение к проблеме будущих экспертиз и разработок хозяйственных проектов, так как сейчас они основаны на крайне ограниченных материалах и проводятся в столь сжатые сроки, что дополнительный сбор данных по численности животных невозможен, поэтому необходимо организовать сбор материалов, опережающий не только строительство, но и проектирование.

Из-за несоответствия такс компенсации ущерба и экономических потерь, связанных с упущенными из-за строительства возможностями эксплуатации ресурса, особенно при долгосрочном и бессрочном отводе земель, подходы к расчету сумм компенсации могут различаться. Целесообразно придерживаться следующих правил. Если хозяйственный ущерб значительно (более чем в 5 раз) меньше биосферного, то он считается частью последнего, если он меньше биосферного в 5 раз, равен или превышает его, то оба ущерба складываются.

Ущерб пострадавшей стороне возмещается в соответствии с природоохранным законодательством добровольно либо по реше-

нию суда или арбитражного суда в соответствии с расчетами по настоящей методике, с учетом понесенных убытков, в том числе упущенной выгоды. При наличии нескольких причинителей вреда взыскание проводится в соответствии с долей каждого в причинении вреда. С согласия сторон по решению суда или арбитражного суда ущерб может быть возмещен в натуральном виде путем возложения на ответчика обязанности по восстановлению окружающей природной среды, биологической продуктивности либо отдельных объектов животного мира за счет его сил и средств.

Суммы ущерба за нанесенный животному миру сверхлимитным и нерациональным использованием вносятся в федеральный бюджет и бюджеты субъектов федерации в долях согласно установленного законодательством порядка.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОБОБЩЕНИЯ В ФАКТОРНОЙ ЗООГЕОГРАФИИ

7.1. Соотношение эмпирических и теоретических представлений

Подавляющее большинство зоогеографических обобщений носит эмпирический, описательный характер. Их теоретическое осмысление, как правило, представляет собой совокупность утверждений, лишь по смыслу имеющих теоретическое значение. Они, скорее, относятся к философии географии, чем к ее теории. Д. Харвей [1974] считает подобные утверждения недостаточно formalizованными, поэтому зоогеографам остается утешать себя тем, что “разработка формализованной теории не обязательно помогает делу и преждевременная формализация науки может в некоторых случаях оказаться бессмысленной” [Харвей, 1974, с. 86]. Отсутствие развитой теории есть показатель степени проработанности, фазы развития науки и отнюдь не исключает ее самостоятельного существования на эмпирической стадии [Швырев, 1978]. Однако нельзя не согласиться с Г. Цеттербергом [Zetterberg, 1965], который писал, что “потребность в объяснении – это потребность в теории” (с. 11).

Главное различие в эмпирической и сугубо теоретической фазах создания теории заключается в подходах к объяснению: от частного к общему или от общего к частному, т.е. в первом случае идет накопление информации и ее обобщение со все большим абстрагированием от частных и погрешностей (идеализацией). Во втором случае под влиянием эмпирического опыта сначала формулируется (конструируется) основная идея, объясняющая причины того или иного изменения. В дальнейшем она объясняет и эмпирическое знание в идеальном отражении. Отличия теоретического знания от эмпирического связываются с неполнотой теории, а также с погрешностями собранного материала или с воздействием иных закономерностей, которые ослабляют, усиливают или затушевывают влияние причин или отношений, высказанных в качестве основной гипотезы. В сложных случаях, когда изменение объекта зависит от многих причин и предшествующих состояний, обобщение идет обычно по ста-

тистическому пути, но полученные зависимости нельзя считать полностью теоретическими. В данном случае отсутствует основное, по мнению многих, положение – знание конкретных механизмов изменения. Но остается другое достоинство теории – возможность предсказания за пределами проанализированного материала, т.е. не только интерполяция или объяснение описанной неоднородности, но и успешная экстраполяция. Уместно заметить, что на практике статистические модели часто оказываются предпочтительнее вследствие своей универсальности и эффективности, возрастающей вместе с ростом вычислительных мощностей.

Неподтверждение теоретических положений эмпирическим знанием не может быть основанием для признания теории ложной или недоказанной, а свидетельствует лишь о ее неполноте или выходе за границы ее возможностей. Так, зоогеографам, как правило, удается многое объяснить в пространственной неоднородности животного населения, однако надежность (возможность прогнозирования) и полнота объяснения обычно не оцениваются, хотя для этого имеются специальные методы [Равкин, 1978, 1984].

7.2. Допущения и постулаты

Следующей составной частью описания и разработанной теории является набор аксиом – основных постулатов или исходных концепций и принципов, т.е. положений, не требующих доказательств, или допущений, принятых без доказательства [Харвей, 1974; Шальнев, 2000]. Естественно, что все последующие построения правомерны лишь в рамках сделанных допущений и определений. Часть таких концептуальных допущений, так же как и терминов, изложена ранее [Равкин, Лукьянова, 1976; Равкин, 1997; Равкин, Ефимов, 2006]. Основной набор допущений и постулатов в кратком изложении сводится к следующему.

1. Территориальная изменчивость животного населения определяется неоднородностью в прошлом и настоящем условий среды, ресурсов и взаимоотношениями животных между собой, и может быть значимо объяснена различиями в отдельных факторах среды или их совокупности.

2. Факторы среды действуют на животное население в неразделимой совокупности, т.е. в виде природно-антропогенных режимов или лимитируют распределение животных как отдельные факторы,

находящиеся в дефиците (правила Митчерлиха и Либиха [по: Гептнер, 1936]).

3. Животное население в целом и отдельные таксоны могут представлять собой статистические ансамбли с внешним ограничением и системы с жесткими связями или иметь смешанную по этим принципам организацию.

К разряду методических допущений и утверждений можно отнести следующие положения.

1. В пределах наименьшей территориальной единицы рассмотрения животное население и условия среды принимаются далее неделимыми (одинаковыми). В таксонах более высоких рангов ландшафтных, геоботанических, почвенных и т.п. классификаций границы среды и животного населения могут не совпадать. Степень совпадения неоднородности среды и населения должна быть выявлена и оценена.

2. Влияние факторов среды можно оценивать долей учтенной дисперсии матрицы коэффициентов сходства сообществ. При этом должны учитываться сила влияния фактора (коэффициент разложения, перепада) и общность его проявления (частоты встречаемости). Этим будет отражено влияние среды на неоднородность населения в пространстве, что вовсе не совпадает со значимостью факторов для существования животных как организмов. Максимум оценки по общности возможен при равном количестве различающихся по данному фактору вариантов населения. Уменьшение или увеличение представительности вариантов любой из групп однозначно уменьшает оценку независимо от увеличения значимости фактора для изменяющихся (изменяемых) сообществ.

К примерам теоретических утверждений относятся представления о зональности, провинциальности и теория центральных мест. Так, представление о природных зонах [Докучаев, 1899; Берг, 1936] и их фауне [Северцов, 1877; Мензбир, 1882] можно считать теоретическим, идеальным, поскольку зональность лежит в основе широтных изменений в растительности, которые связаны с климатическими различиями, определяемыми наклоном земной оси к плоскости эклиптики и формой Земли и соответственно с количеством тепла, поступающим на земную поверхность. Зональность четко проявляется на Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинах и на меньших площадях в Африке и Северной Америке [Рябчиков, 1972]. На остальной территории Земли зональность существенно искажается влиянием гор, атмосферной циркуляции и морских течений,

полярной асимметрией и провинциальностью (удаленностью от океана) и в том числе региональностью. Зональность и провинциальность отражены в теории идеального материка [Родоман, 1968]¹.

Примером географической теории, описывающей закономерность пространственной организации объектов, но внешне не прослеживающейся в реальности, служит теория центральных мест [Леш, 1959; Christaller, 1938]. Она сводится к утверждению, что размер городов и поселков в идеале определяется экономическими транспортными потоками, интенсивность и оптимизация которых формирует в центре город, а по вершинам окружающего его шестиугольника – крупные поселки. Вокруг последних и города располагаются малые поселки. В реальности мы нигде этого не видим, поскольку идеальное расположение искажается препятствиями в перемещении (горами, реками и т.д.). Размещение городов и поселков определяет и распределение синантропных видов и соответствующих орнитокомплексов. Так, на карте летнего населения птиц Московской области [Даниленко и др., 2002] четко видно лучеобразное расхождение синантропного населения птиц от мегаполиса Москвы вдоль транспортных магистралей, которое образует паутинообразную структуру неоднородности сообществ птиц на фоне их зональных изменений на незастроенной территории.

Приведенные географические теории обычно иллюстрируются геометрическими моделями, показывающими основные направления изменений в описываемом явлении и их причины (рис. 15–17). В факторной зоогеографии также формируются концептуальные представления о неоднородности сообществ. Иллюстрирующие их структурные графы ориентируются в факторном пространстве с использованием шкалирования или умозрительно. Графы нередко бывают сложны, поскольку, чем они подробнее, тем информативнее, хотя с увеличением сложности графа возрастают трудности его понимания. Для облегчения восприятия обычно рисуется дополнительная упрощенная схема основных градиентов среды, совпадающих с трендами населения без деления его на классы. Они имеют вид нешкалированных координат или просто векторов неоднородности. Такие иллюстративные геометрические модели можно использовать для сопоставления частных (региональных) структур

¹Б.Б. Родоман в идеальном материке рассматривает сочетание зональности и провинциальности, но нам целесообразнее проанализировать эти явления отдельно друг от друга.

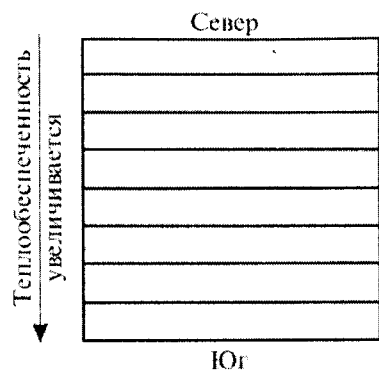


Рис. 15. Природная (широтная) зональность.

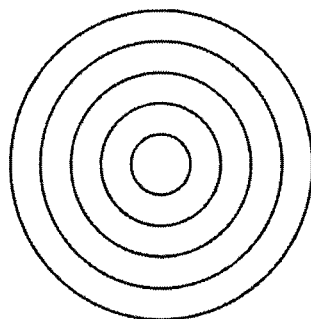


Рис. 16. Провинциальность (идеальный матрикс).

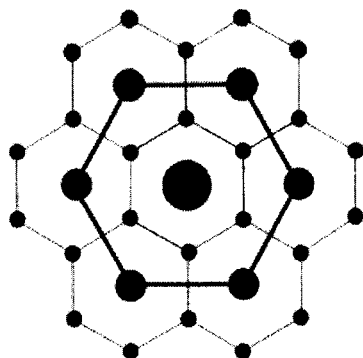


Рис. 17. Теория центральных мест.

животного населения, их организации (структурообразующих факторов) и характера динамики сообществ.

Если идеальные закономерности подобные зональности и провинциальности считать элементами теорий, пусть даже недостаточно развитых, то в зоогеографии тоже могут быть сформированы наборы утверждений теоретического плана. Обобщение и сопоставление высказанных утверждений может приблизить нас к созданию единой (синтетической) зоогеографической теории.

7.3. Принципы формирования неоднородности животного населения

Еще одним обязательным компонентом теории считается наличие ее более или менее развернутого описания, состоящего из теорем (универсалий), т.е. формулировки законов [Харвей, 1974]. В.Г. Гептнер [1936] считает, что в зоогеографии невозможна формулировка непреложных законов из-за значительной вариабельности численности и распределения животных во времени в виде многолетних, сезонных и даже дневных изменений, связанных с размножением, многолетней динамикой численности и миграциями. Кроме того, неоднородность сообществ в пространстве меняется в соответствии с сукцессионными сменами и влиянием животных на среду через изменение микрорельефа, ускорение деструкции органики и перераспределение веществ, а также через регуляцию численности одних видов другими. Он считает, что в зоогеографии большая часть обобщений представима в виде принципов и правил и приводит в качестве примера правила Митчерлиха и Либиха. Текст теории на начальном этапе может быть представлен в таком виде, но следующим логическим шагом должны быть еще большие обобщение и идеализация, т.е. сведение всех или части принципов и правил в единую систему взаимосвязанных утверждений. Попробуем реализовать эти представления.

Как уже говорилось, пространственно-типологическая структура и организация сообществ на одной и той же территории не одинаковы для различных таксономических групп животных, так как зависят не только от представленности набора факторов в данной местности, но и от специфики экологических требований видов. Сопоставление выявленных структур можно проводить по набору и значимости структурообразующих факторов, основным трендам и по инвариантным блокам, например подзональным. Это позволяет обобщать частные и формировать общие представления о пространственной неоднородности животного населения более широких систематических групп. Результатом сопоставления и анализа структурных представлений могут быть принципы и правила формирования животного населения. С одной стороны, они представляют собой способ организации материала, который соответствует анализу структур, способствуют формированию обобщенных представлений и имеют иллюстративную ценность, а с другой – характеризуют причины и последовательность территориальных изменений животного населения. Излагаемые ниже принципы и

правила сформулированы при обобщенном описании сообществ птиц, мелких млекопитающих, земноводных, дневных бабочек и муравьев Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной страны. Некоторые из принципов и правил сформулированы ранее другими исследователями вне связи с пространственно-типологической структурой животного населения. Нами лишь прослежена их роль в становлении сообществ. В этом случае известные ранее принципы перефразированы относительно их проявления в формировании населения.

Следует отметить, что все принципы при формировании неоднородности населения действуют на различные виды животных независимо друг от друга. Часть видов одновременно связана с одним принципом, другая – с другим, поэтому кажущаяся противоречивость действия некоторых принципов связана именно с их независимым влиянием на экологически разные группы видов в пределах одного таксоцена. Принципы и правила могут быть разделены на две группы относящихся к видам или населению. Принципы являются основными, а правила представляют собой следствия их проявления.

7.3.1. Видовые принципы и правила

Принцип предпочтения (толерантности) [Шелфорд, 1913, по: Э. Пианка, 1981]. Животные адаптированы к определенным условиям среды и ресурсам (рис. 18). (В лесах живут лесные животные, в лугах – луговые; площадь этих массивов определяет общее количество соответствующих животных)².

Принцип обеднения-обогащения [Либих, 1840; по: Э. Пианка, 1981]. С уменьшением лимитирующего ресурса в пространстве и во времени численность животных убывает, с увеличением – возрастает (рис. 19). [С уменьшением доли кустарников на местности уменьшается число особей кустарниковых видов.]

Принцип энергетической рентабельности. Неоднородность сообществ формируется предпочтением видами местообитаний в пределах распространения доступных ресурсов, использование которых энергетически рентабельно, в том числе в связи с уходом от конкуренции и хищников. В зонах пессимума население формируется за счет особей, находящих себе отдельные вкрапления, пригодные для

² При необходимости в качестве иллюстрации в квадратных скобках приводится пример в максимально упрощенной форме.



Рис. 18. Принцип предпочтения.

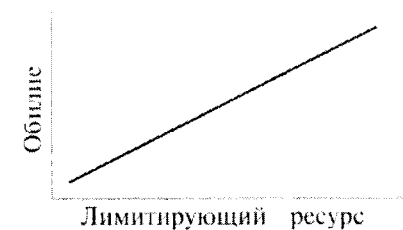


Рис. 19. Принцип обеднения-обогащения.

существования, при отсутствии видов, предпочитающих эти местообитания в целом (рис. 20). [На зернотоках с доступным зерном кормится много зерноядных птиц, если охрана их не отпугивает. Желтая трясогузка доминирует на верховых болотах, где держится близ мочажин, хотя предпочитает луга и в большом количестве встречается на них.]

Принцип неполного использования ресурсов. Ресурсы всегда недоиспользуются. Прирост доступных ресурсов, как правило, предвещает иммиграцию животных и их массовое использование (см. рис. 20). [Полностью уничтожить запасы кормов мешает нерентабельность сбора из-за их редкости перед истощением.]

Принцип миграционного выравнивания. Мигрирующие животные (кочующие в поисках локального ресурса и расселяющиеся после размножения или в период высокой численности) имеют более выравненное распределение, чем немигрирующие (рис. 21). [Имаго дневных бабочек в поисках кормовых растений равномерно распределяются в пределах территории с одинаковой теплообеспеченностью.]

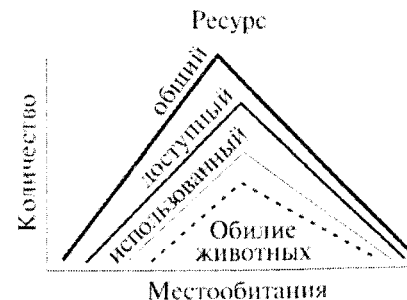


Рис. 20. Принцип энергетической рентабельности и неполного использования ресурсов.

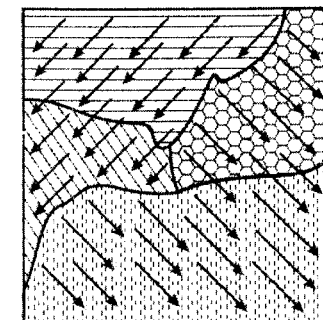


Рис. 21. Принцип миграционного выравнивания.

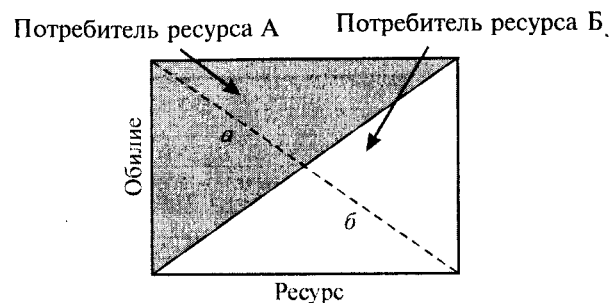


Рис. 22. Правило независимой смены и зависимого замещения.

Правило независимой смены. Животные, предпочитающие разные ресурсы, сменяют друг друга по мере смены одного ресурса другим (рис. 22). [Лес постепенно, через мозаичные местообитания, переходит в луга, при этом суммарное обилие лесных видов уменьшается, а луговых увеличивается.]

Правило зависимого замещения. Животные, предпочитающие сходные условия среды и кормовые ресурсы, замещают друг друга по мере уменьшения численности одного из них (см. рис. 22). [В годы массового размножения водяной полевки уменьшается численность полевки-экономки.]

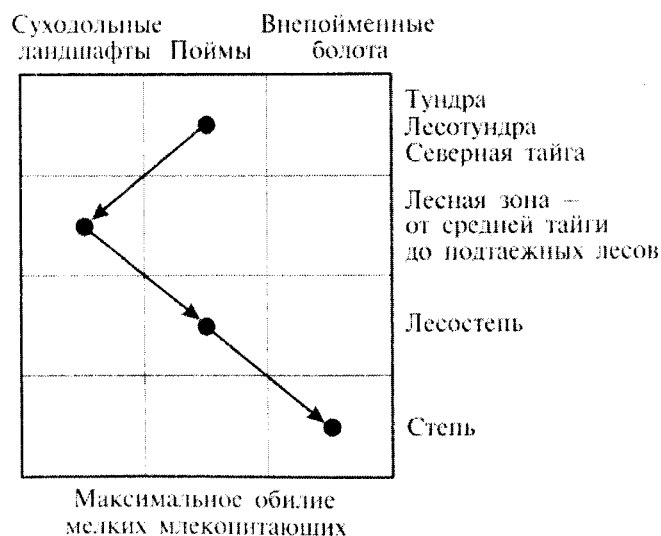


Рис. 23. Правило пространственно-временной смены местообитаний.

Правило пространственно-временной смены местообитаний [Бей-Биенко, 1966; Равкин, 2002а, б]. При изменении условий животные на разных территориях меняют местообитания по сезонам или годам, обеспечивая для себя стабильность в наиболее значимых параметрах среды (рис. 23). [В лесной зоне полевки-экономки больше в лугах, в степной – на травяных болотах; в сухие годы сезонные кочевки птиц направлены в более влажные среднегорья, а во влажные – в более сухие низкогорья.]

7.3.2. Принципы и правила формирования населения

Типологический принцип. Сходные комплексы животных формируются в сходных по их экологическим потребностям условиях среды (рис. 24).

Хорологический принцип. Население животных испытывает влияние условий среды смежных территорий, хотя сила его может быть различна (см. рис. 24). [В небольших лесных включениях среди открытых ландшафтов преобладают виды мелких млекопитающих, свойственные последним, а на полянах в лесах – лесные.]

Принцип континуальности [Раменский, 1910]. Изменения животного населения могут быть более постепенными, чем среды, поскольку она изменяется непрерывно, а распределение животных – уникально (рис. 25).

Принцип дискретности. На фоне постепенных изменений среды могут проследиваться более резкие различия животного населения (рис. 26). [Население птиц западно-сибирской северной тайги боль-

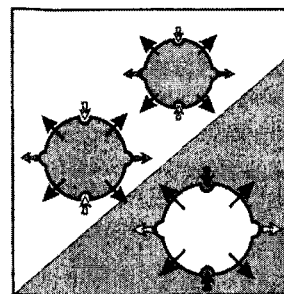


Рис. 24. Типологический и хорологический принципы.

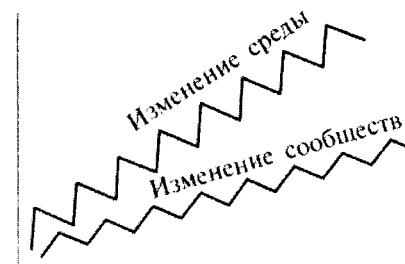


Рис. 25. Принцип континуальности.

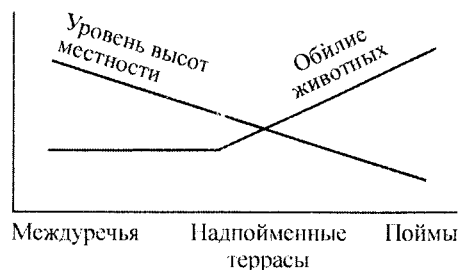


Рис. 26. Принцип дискретности.

ше отличается от орнитокомплексов средней тайги, чем последние от южно-таежных.] **Принцип взаимопроникновения** (экстразональности, опережения-запаздывания). В животном населении на отдельных участках изменения, аналогичные зональным, могут наступать раньше, чем на основной территории зоны или сохраняться при общем зональном изменении (рис. 27) (правило предвращения Вальтера – Алехина, по: Б.М. Миркину, Г.С. Розенбергу [1983]). [В пойменных лесах лесные виды могут дальше продвигаться к северу и югу, чем на плакорах.]

Правило максимальной контрастности. В проективном пространстве максимальные отличия животного населения прослеживаются между водными и наземными сообществами [Гептнер, 1936], причем на суше не менее четко видна специфика населения застроенных и незастроенных территорий.

Правило сопряженности и детерминации основных градиентов. Градиенты животного населения определяются в основном отличиями в доступной животным продукции, экологическом разнообразии и качественной специфике местообитаний. В первом случае они сопровождаются преимущественно изменением плотности населения, во втором – числа видов, в третьем – состава. В целом изменения среды приводят к отличиям в облике населения (рис. 28).



Рис. 27. Принцип взаимопроникновения.



Рис. 28. Правило сопряженности и детерминации основных градиентов.



Рис. 29. Правило локальной оптимальности.

проксимируются (примерно объясняются) сходным набором основных факторов среды или их сочетанием (например, облесенностью, увлажнением, продуктивностью).

Правило локальной оптимальности. Относительно благоприятные локальные местообитания занимаются животными с более высоким обилием, чем такие же местообитания в том случае, если они окружены более благоприятными территориями (рис. 29).

Пользуясь сформулированными принципами и результатами исследований, можно отметить, что пространственно-типологическая изменчивость облика населения птиц связана в основном с независимой сменой видов и, в меньшей степени, – с обеднением-обогащением населения и взаимопроникновением. У мелких млекопитающих формирование сообществ идет по принципу обеднения-обогащения, смены местообитаний и меньше определяется зависимым замещением и независимой сменой. У земноводных доминирует обеднение-обогащение населения и, возможно, зависимое замещение. Изменения сообществ муравьев, как правило,

связаны со сменой местообитаний, обеднением в широких, надолго и часто заливаемых поймах и в северной тайге, а также с взаимопроникновением и зависимым замещением. У дневных бабочек и, в меньшей степени, у птиц и мелких млекопитающих прослеживается влияние миграционного выравнивания. Остальные принципы и правила организации свойственны всем упомянутым группам животных. Повторяемость и влияние типологического сходства четче всего прослеживаются в населении птиц. Сообщества мелких млекопитающих испытывают большее влияние территориальной смежности.

РЕЖИМНО-РЕСУРСНАЯ ТЕОРИЯ ОРГАНИЗАЦИИ НЕОДНОРОДНОСТИ СООБЩЕСТВ

Эмпирические обобщения, принципы и правила формирования неоднородности животного населения, описанные как нашими предшественниками, так и нами, могут быть включены в единый текст, сумму предтеоретических представлений или единую теорию. Суть ее сводится к тому, что пространственная изменчивость животного населения определяется преимущественно зональными и провинциальными различиями среды, что связано в основном с продуктивностью сообществ, которая, в свою очередь, определяется зональной (поясной) и внутризональной (внутрипоясной) тепло- и влагообеспеченностью территории [Ходашова, 1966; Чернов, Ходашова, 1966; Равкин, 1967; Второв, Дроздов, 1974; Чернов, 1975; Чернов, Пенев, 1993]. С.М. Цыбулин [1999] рассчитал силу и общность связи неоднородности населения птиц и влаго- и теплообеспеченности, а также их соотношения для территории Северного Алтая и гор Южной Сибири в целом [Цыбулин и др., 2001]. Влияние провинциальности проявляется слабее и связано не только с удаленностью от океана, но и с незавершенностью расселения, в частности послеледникового, и макроклиматической спецификой провинций в горах (интразональностью).

Кроме того, изменения населения прослеживаются в пределах относительно автономных средовых рядов – незастроенной или застроенной суши, материковых водоемов и водотоков, а также таких же морских (океанических) местообитаний. Их выделение в отдельные ряды изменений связано с азональностью. Внутри рядов зональность проявляется, но уже с собственными, не совпадающими в рядах, границами. Внутри подзон и провинций чаще проявляются корреляции с отличиями в компонентах трофности (кормности) и архитектоники местообитаний (облесенности, ярусности, степени зарастания, сохранности естественной растительности), а также увлажненности (заболоченности). Меньшее значение в целом в типологическом плане имеет фрагментарность (мозаичность) местообитаний, заливание полами и приливно-нагонными водами, а также антропогенное воздей-

ствие, хотя локальное влияние этих факторов может быть очень сильным. Воздействие экстрazonальности может проявляться в качестве взаимопроникновения или предвращения будущих зональных изменений или их запаздывания, когда в пределах уже зонально изменившегося населения могут оставаться комплексы, более близкие к предшествующим или предыдущим зональным сообществам.

Зонально-поясные и провинциальные изменения среды неодинаково влияют на растительность и население животных. Таксономические представления о зонально-провинциальных отличиях в ландшафтном, геоботаническом и зоогеографическом делении, так же как и по отдельным группам животных, могут существенно не совпадать. Причины этих несовпадений связаны с различиями в толерантности видов и сформированных ими таксоценов животных и растений, их соподчиненности, возможности активного или пассивного выбора местообитаний животными, вынужденной “разумности” использования ими ресурсов через внутри- и межпопуляционную регуляцию численности. При этом различия животного населения в типолого-хорологическом плане формируются в единстве непрерывности и дискретности изменений. Их градиенты в целом определяются различиями в доступных животным ресурсах, экологическом разнообразии и качественной специфике условий среды. В первом случае они вызывают преимущественно изменения плотности населения, во втором – числа видов, в третьем – состава. В итоге это приводит к изменчивости облика населения в целом.

Итак, текст предложенной теории объединяет пять основных положений: зональности (поясности) животного населения, его провинциальности, экстра-, интра- и азональности, а также все принципы и правила формирования сообществ и их территориальной неоднородности внутри зон и поясов. Эти построения, естественно, не новы, так же как составляющие их компоненты. Они входят в более общие теории организации природной среды (зональности, провинциальности и т.д.). Попытка представить их в императивной форме и объединить воедино коррелирующие тренды в населении и среде представлена на приводимых ниже схемах (рис. 30, 31).

Таким образом, принципы и результаты организации сообществ сводятся к типолого-хорологическому формированию, смене и замещению, единству непрерывности и дискретности, контрастности, сопряженности и пространственно-временной повторяемости градиентов населения и локальной оптимальности.

Возможно и классификационно-ранговое представление режимно-ресурсной теории пространственной организации животного

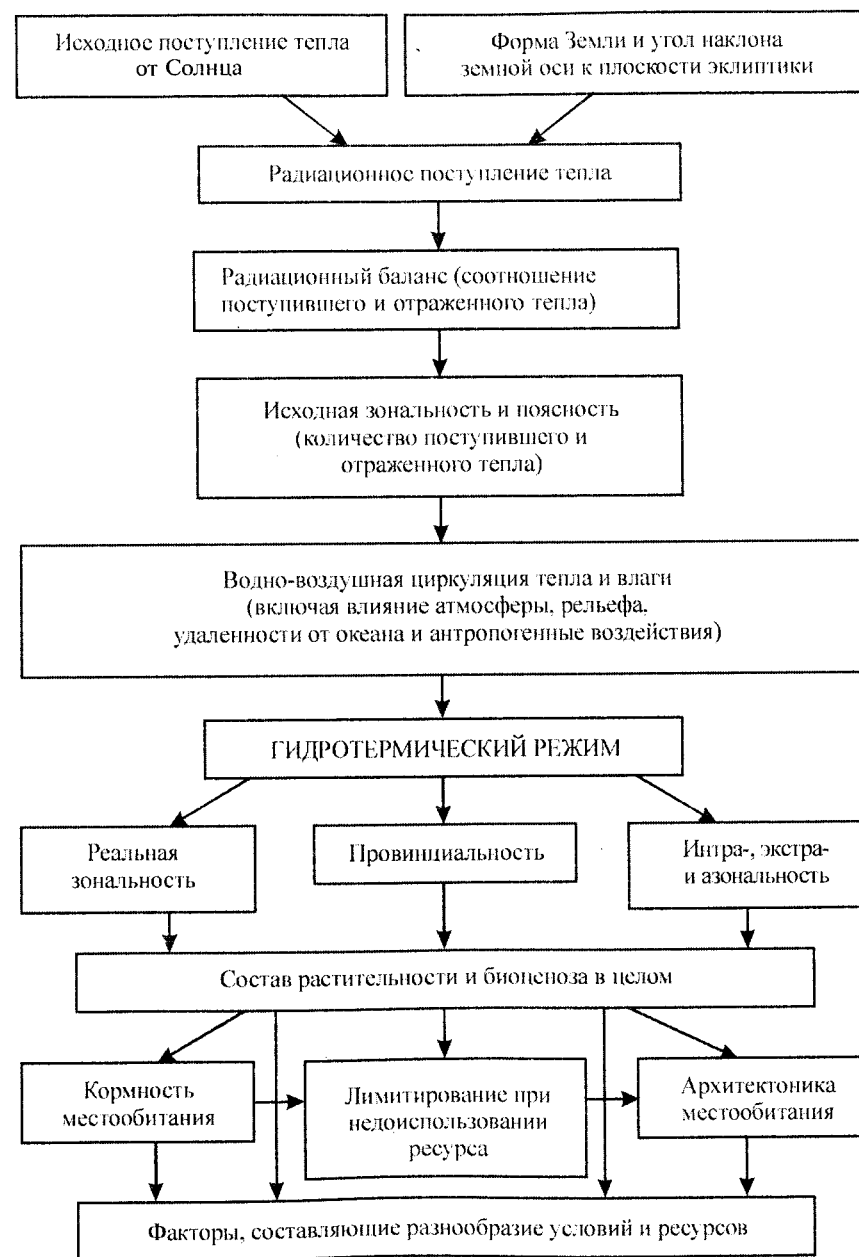


Рис. 30. Внешняя организация сообществ.

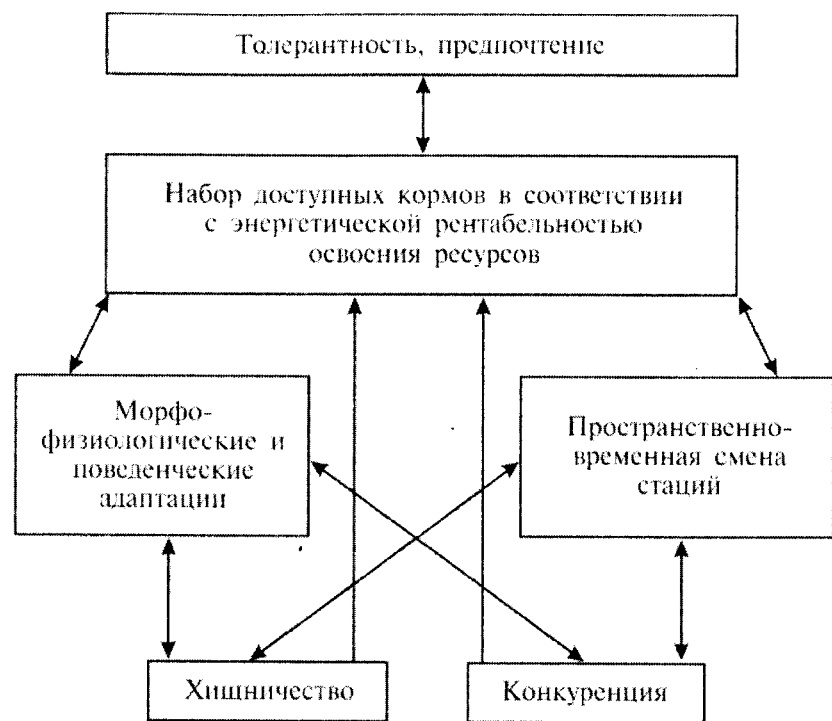


Рис. 31. Внутренняя организация сообществ.

населения. Типы организации упорядочены по силе и общности ее проявления. Каждый тип включает в себя подтипы, которые могут пересекаться, т.е. упомянутые в них факторы могут влиять на разные виды животных одновременно и по-разному.

Первый тип – антропогенно-гидротермической организации. Он состоит из подтипов: 1 – гигротермической; 2 – гидротермической и 3 – урботермической организации. Все они связаны с теплообеспеченностью. При этом первый из них касается незастроенной суши, где кроме тепла значимы различия в увлажнении. Второй подтип организации проявляется на водоемах и водотоках, т.е. там, где имеется избыток влаги и соответственно нет различий по этому фактору; третий – на застроенной суше. Здесь кроме теплообеспеченности особенно значимо количество антропогенных кормов.

Второй тип – зонально-незональной организации. В него входят подтипы: 1 – зональной, 2 – поясной, 3 – экспозиционной, 4 – азональной, 5 – интразональной, 6 – экстразональной и 7 – провинциальной организации.

Третий тип – специфично-видовой организации, включает подтипы: 1 – толерантной, 2 – лимитирующей, 3 – энергетически-рентабельной, 4 – ресурсосберегающей, 5 – независимого замещения, 6 – зависимого замещения и смены станций, 7 – миграционно-выравнивающей организации.

Четвертый тип – локально-градиентной организации, включает подтипы: 1 – типологической, 2 – хорологической, 3 – континуальной, 4 – дискретной, 5 – качественной специфики местообитаний, 6 – инвариантно-факторной, 7 – локально-оптимальной организации.

На фоне этой упорядоченности может проявляться пятый тип внутринаселенческой организации пространственной неоднородности населения в соответствии с меж- и внутрипопуляционными отношениями животных.

Эту схему в упрощенном виде можно пояснить на примере формирования неоднородности населения перелетных птиц. После зимовки прежде всего околотовные виды распределяются по водоемам и водотокам, синантропы после перелетных бросков придерживаются городов и поселков, а прочие виды – незастроенной суши (подтипковая организация первого типа). Естественно, они не встречаются в этих местообитаниях повсеместно, а распределяются в соответствии с общей тепло- и влагообеспеченностью, занимая северные или более южные территории и акватории в макроплане и в соответствии с зональной (поясной) или подзональной спецификой гидротермического режима, а также согласно с интра-, экстразональными и т.д. особенностями ландшафтов (подтипковая организация второго типа). Последующее распределение на уровне третьего типа организации определяется рамками толерантности видов к условиям среды и размещением доступных ресурсов. Распределение на уровне четвертого типа организации связано со взаимным влиянием соседних орнитокомплексов, постепенностью и/или дискретностью размещения ресурсов, их изменчивостью и т.д. Лишь после этого распределение видов и соответственно неоднородность орнитокомплексов зависит от внутри- и межвидовых отношений птиц³.

³Соответствующие представления по сообществам близких видов обобщены П. Джиллером [1988], К.А. Роговиным [1997], О.В. Бурским, В.В. Конторщиковым [2003] и др. и сводятся в целом к констатации значительной независимости распределения даже близких видов друг от друга. В.А. Юдкин [2000] использовал сведения о морфологических и поведенческих адаптациях в анализе населения птиц. Эта попытка не дала, с нашей точки зрения, существенного приращения в объяснении пространственной неоднородности сообществ [Ефимов, Равкин, 2004], хотя и формализует представления о некоторых механизмах использования ресурсов птицами.

Таким образом, можно считать, что в основном прямо или косвенно большую часть неоднородности среды и соответственно животного населения, вплоть до наименьшей единицы рассмотрения, определяет гидротермический режим, через суммарную тепло- и влагообеспеченность и их соотношение. Однако измерение соотношения тепла и влаги проводится, как правило, на уровне зон, подзон и провинций, а отнюдь не в том масштабе, в каком ведется анализ сообществ, т.е. не на уровне местообитания (биотопа). Отсюда для аппроксимации неоднородности сообществ приходится прибегать к ландшафтно-пейзажным характеристикам среды, зависящим непосредственно или опосредованно от гидротермических условий, т.е. состава растительности и других ее характеристик, таких как облебенность, закустаренность, специфика травяного покрова, а также трофности почв и водоемов, особенностей сельскохозяйственного использования земель и т.д. Эти сведения в виде экспертных оценок можно получить с природно-географических карт и аэрокосмических снимков. С помощью кластерного и факторного анализа, метода главных компонент и линейной качественной аппроксимации можно выявить и оценить силу и общность связей неоднородности сообществ и этих факторов среды, т.е. получить с большей детальностью представления о факторной организации сообществ, причем не только на уровне отдельных факторов, но и их неразделимых сочетаний (природных режимов).

ФОРМАЛИЗАЦИЯ И ВЕРИФИКАЦИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ

Последней составной частью теории Д. Харвей [1974] считает ее формализацию. Рассчитывать на четкое и простое формализованное выражение зоогеографической теории подобно закону всемирного тяготения или теории относительности пока не приходится. Такие формализации затруднены сложностью исследуемого объекта, многопричинностью его изменений, слабой связанностью составляющих элементов, возможностью их независимого изменения и функциональной взаимозаменяемостью. По этим причинам, не имея возможности распутать последовательно весь клубок взаимосвязей, мы вынуждены идти по пути редукционизма, выделения основного (главного), взвешивания его вклада, мирясь с заведомой неполнотой представлений и их некоторой ущербностью и, главное, по крайней мере на первых порах, принимать организацию как стохастическую (вероятностную). В этом случае статистические модели, использованные П.В. Терентьевым [1963], Н. Кузнецовым [Kusnezov, 1957], Ю.Г. Пузаченко [1967], Ю.С. Равкиным [1978, 1984] и другими, можно рассматривать как описательную формализацию представлений о пространственно-типологической организации животного населения. В общем виде любая статистическая модель, аппроксимирующая изменчивость отдельных параметров или облика сообществ в целом, с достаточной для прогнозирования полнотой включает в себя представления о причинах или корреляциях неоднородности животного населения и среды, иногда даже не осознанных и не выявленных, что и делает их не вполне соответствующими требованиям к теории.

9.1. Модель пространственной неоднородности населения животных

Для изучения пространственной неоднородности животного населения необходимо определить сходство вариантов населения. В наших работах традиционно используется коэффициент Жаккара – Наумова. Матрица коэффициентов сходства определяет взаимное расположение исследуемых вариантов населения в некотором

многомерном факторном пространстве. Похожие друг на друга варианты населения образуют скопления, выявляемые кластерным анализом, а кластеры – с помощью методов многомерного шкалирования или других алгоритмов проецируются на тренды – главные направления межкластерной изменчивости в этом пространстве. Интерпретация трендов представляет собой факторное объяснение пространственной неоднородности населения.

Полученные тренды можно использовать в качестве новых координатных осей. Каждый вариант населения имеет координаты в факторном и реальном (хорологическом) пространстве. Поэтому вычисленные факторы можно также положить на карту, как и численность отдельных видов или любые другие характеристики исследуемых объектов, в том числе облик сообществ в целом. Но эти факторы – интегрированное и формализованное выражение наиболее существенных причин изменчивости животного населения.

Вторая (средовая) матрица сходства между контурами, занимаемыми населением всех таксонов классификации сообществ, вычисляется по оценкам факторов среды. Так как шкала измерений номинальна, коэффициент Жаккара–Наумова для двух участков фактически сводится к отношению числа совпадающих значений факторов к общему числу факторов.

Пусть теперь имеется N исходных контуров территории (наименьших единиц рассмотрения), для каждого из которых известен вектор оценок факторов среды и, следовательно, средовая матрица сходства. Из них обследовано N_0 участков, для которых вычислена матрица сходства между вариантами населения. Требуется на основании оценок факторов среды определить коэффициенты сходства оставшихся $N_1 = N - N_0$ необследованных вариантов, как между собой, так и с обследованными вариантами. Иными словами, требуется предсказать население животных в необследованных участках, но представить его в виде коэффициентов сходства с обследованными вариантами, а не в виде векторов обилия видов или плотности населения в целом.

Исходя из принятых допущений, матрица сходства между вариантами населения является функцией средовой матрицы сходства, поэтому неизвестные коэффициенты можно вычислить с помощью линейной регрессии (линейной качественной аппроксимации). Нелинейность связи между факторами среды и населением животных, а также коэффициента Жаккара – Наумова, учитывается грациями факторов и их сочетаний [Равкин, 1978].

Если необходимо предсказать обилие отдельных видов в необследованных участках, то это можно сделать в два этапа. На первом этапе можно определить тренды изменчивости всех вариантов населения, как известных, так и предсказанных, и координаты этих вариантов в многомерном факторном пространстве. На втором этапе можно вычислить прогнозные обилие каждого отдельного вида через регрессию на тренды, например с помощью нейронных сетей. Под искусственной нейронной сетью понимается некоторое вычислительное устройство обработки информации, состоящее из большого числа параллельно работающих простых процессорных элементов – нейронов, связанных между собой линиями передачи информации – связями, или синапсами. У нейронной сети выделена группа связей, по которым она получает информацию из внешнего мира и группа выходных связей, с которых снимаются выдаваемые сетью сигналы. Нейронная сеть обучается решению задачи на основании некоторой обучающей выборки – “задачника”, состоящего из набора пар “вход – требуемый выход”, проверяется на контрольном наборе данных, имеющем ту же структуру, и далее способна решать примеры, не входящие в обучающую выборку [Горбань, Россиев, 1996]. Именно структурные аналоги с устройством реального мозга и наличие процесса адаптации к предъявляемым ситуациям (обучение) дали нейроинформатике название, основные идеи и термины, заимствованные в основном из нейробиологии и нейрофизиологии.

После формализации теории необходима ее эмпирическая верификация, т.е. сопоставление с реальными данными. Обычно это делается через прогноз, т.е. оценивается прогностическая способность формализованной модели, отражающей предложенную теорию. Наши представления о территориальной изменчивости сообществ в итоге сводятся к интегральным представлениям о пространственной неоднородности облика населения. Отсюда в качестве верификации изложенной теории могут рассматриваться результаты сопоставления прогнозирования коэффициентов сходства населения с помощью линейной качественной аппроксимации по системе балльных оценок признаков среды и обучающей выборке, тоже в виде коэффициентов сходства, на условно не обследованные территории, т.е. контрольные участки, учеты на которых не включены в обучение, а используются лишь для оценки качества прогноза [Равкин, 1984]. Эта работа выполнена по населению птиц лесной и лесостепной зон Западной Сибири и некоторых провинций Алтая. Птицы имеют относительно небольшую межгодовую изменчивость сообществ, а главное, по сравнению с

мелкими млекопитающими и особенно земноводными – высокую степень их эмерджентности, т.е. несводимости свойств целого к сумме свойств их частей. Это – экологически более разнородная группа, поэтому реакция их на среду более дифференцирована, а изменения орнитокомплексов больше совпадают с ландшафтной неоднородностью в целом, а не отдельных факторов, значимых лишь для некоторых преобладающих видов, как у мелких млекопитающих и земноводных. Тем не менее есть основания предполагать, что при наличии усредненных многолетних данных по мелким млекопитающим и при игнорировании по земноводным распределения сеголеток, которое зависит от близости ловчих канавок к водоемам выплода, такие прогнозы будут успешны и по этим группам животных, а также по другим таксоценам, в том числе включающим все эти и другие виды позвоночных и (или) беспозвоночных животных.

По орнитокомплексам получен широкий спектр показателей совпадения прогнозных и контрольных оценок – от очень хорошей до неудовлетворительной. При этом лучшие оценки получены по первой половине лета и в пределах территории, покрытой обучающей выборкой, т.е. в случае интерполяции, а неудовлетворительные, как правило, – по второй половине лета, когда четкость распределения существенно искажается миграциями, что, в свою очередь, требует сбора большего объема материала. Менее удачные прогнозы составлены для территорий за пределами обучающей выборки, т.е. при экстраполяции. Однако в целом прогноз учтенной дисперсии укладывается в 60 % и более, т.е. коэффициенты корреляции прогнозных и контрольных матриц составляют 0,66–0,77 при удовлетворительном, в нашем понимании, прогнозе и 0,79–0,84 при хорошем. Отсюда по орнитокомплексам при достаточных объемах обучающей выборки и по исследованной территории верификацию теоретических представлений о неоднородности животного населения можно считать удовлетворительной.

9.2. Модель распределения видов животных

Если рассматривать задачу прогнозирования не от населения к отдельным видам, а от видов к населению, то необходимо исследовать зависимость обилия каждого вида от факторов среды на обследованных контурах и экстраполировать ее на необследованную территорию. Совокупность прогнозных значений для всех видов образует прогнозный вариант населения [Равкин Е.С., Равкин Ю.С., 2005].

Надобность в подобных прогнозах достаточно велика. Но публикаций на эту тему в отечественной литературе очень немного, так как обычно орнитологи лишь констатируют связь обилия с теми или иными факторами среды, не оценивая ее силу. Положительные результаты по 122 видам и 816 местообитаниям с использованием регрессионной модели на оценки 28 факторов среды получил по птицам агронасаждений Литвы П. Курлавичус [1986], правда, только для суммарной плотности населения птиц. О.В. Бурский и В.В. Конторович [2003] оценили обилие 2 видов в зависимости от факторов среды для ряда местообитаний лесной зоны Средней Сибири. В.А. Юдкин [2000] разработал модель, конкретизирующую понятие экологической ниши (многомерный параллелепипед в пространстве факторов [Hutchinson, 1965]). За оси ниши приняты: средняя масса одной особи вида, топоархитектура (архитектоника) местообитания, субстрат, широтно-климатические и долготные факторы. Для оценки параметров использовались сведения об обилии 37 видов птиц в 164 местообитаниях лесной зоны Западной Сибири, для верификации – 186 видов в тех же местообитаниях.

На западе регрессионные модели для оценки обилия отдельных видов и их разнообразия по ландшафтным характеристикам использовали многие. В частности, Н.Дж. Тильгман [Tilghman, 1987] проанализировал обилие 77 видов в 32 изолированных лесных островах среди урбанизированных территорий штата Массачусетс (193 учетных точки). Из 10 характеристик среды наиболее значимым оказался размер острова, определяющий 75 % видов птиц и 79 % видового разнообразия (индекс Шеннона – Уивера). С. Ферье с соавт. [Ferrier et al., 2002] применили обобщенный нелинейный регрессионный алгоритм для моделирования пространственного распределения 2300 видов растений и животных Нового Южного Уэльса (включая птиц) на основе объединения статистической и географической информационных систем (около 300 000 квадратов). Наилучшим предиктором оказалась среднегодовая температура. Однако еще большими преимуществами перед регрессионными методами обладает подход на основе нейронных сетей [Özesmi, Özesmi, 1999], по мнению авторов, позволяющий глубже проникнуть в экологическую суть изучаемых зависимостей, включая взаимодействие между видами. В одной из работ [Balent, Courtiade, 1992] проанализирована динамика обилия 45 видов воробьиных сельских ландшафтов Юго-Западной Франции (40 характеристик среды, 234 учетных точки) с помощью многомерного анализа соответствий [Benzecri, 1973]. Этот анализ эквивалент-

тен методу главных компонент [Жамбю, 1988]. С его помощью вычислены первая главная ось изменчивости местообитаний по характеристикам среды, основной вклад в которую внесли площадь, покрытая лесной растительностью, и суммарная длина живых изгородей, а также первая главная ось изменчивости местообитаний по населению воробьиных. Высокая корреляция между этими осями обусловлена общим экологическим градиентом “лес – поле”.

При большом числе факторов среды обычная линейная регрессионная модель становится крайне неустойчивой вследствие возрастания суммарного числа градаций (категорий) факторов при любых объемах материала и асимметричного распределения численности видов, поэтому нами применялось логарифмическое преобразование $y = \ln(x + 0,01)$ плотности видов [Ефимов, Равкин, 2004]. Далее задача решалась в два этапа. На первом этапе каждый фактор представляли 0–1-й матрицей, в которой строками были контуры, а столбцами – градации фактора: единицу ставили в градации, совпадающей со значением фактора, ноль – в остальных случаях. Для каждого вида по обучающей выборке с помощью множественной регрессии вычисляли аппроксимацию его обилия по каждому фактору среды, которая фактически совпадает со средним обилием вида по отдельной градации фактора [Кульбак, 1967]. Среднее обилие вида по градации фактора в обучающей выборке использовали в качестве прогноза обилия вида в контрольной выборке по этому фактору. В случае отсутствия соответствующей градации в обучающей выборке за прогнозное значение принималось среднее значение обилия вида по всей обучающей выборке. Таким образом, в обследованной выборке для каждого контура получен набор аппроксимаций обилия вида с размерностью, равной числу факторов среды, а в не обследованной – набор прогнозных оценок.

Матрицу аппроксимаций обилия по всем факторам после центрирования, но без нормировки обрабатывали методом главных компонент [Кендалл, Стюарт, 1976]. Матрица прогнозных оценок центрирована теми же средними и умножена на первый собственный вектор ковариационной матрицы, соответствующей матрице аппроксимаций. После прибавления общего среднего и экспоненциального (обратного к логарифмическому) преобразования $x = \exp(y) - 0,01$ получен прогноз обилия каждого вида для всех не обследованных контуров.

Предложенная модель верифицирована на материалах по численности 335 видов птиц в 1163 местообитаниях незастроенной суши За-

падно-Сибирской равнины в первой половине лета. Для каждого местообитания учитывали девять характеристик среды. Вся выборка была разбита на две части: обучающую (863) и контрольную (300 вариантов населения, выбранные случайным образом). Для 50 наиболее часто встречающихся видов, на которые приходится более 80 % суммарного обилия, учтенная дисперсия аппроксимации в среднем составила 54 % ($r = 0.73$), прогноза – 47 % ($r = 0.68$), что можно считать вполне приемлемым результатом.

9.3. Простейшая модель животного населения

Пусть M – число видов, обитающих на определенной территории, N – число контуров и z_{ij} – плотность j -го вида в i -м контуре. Контуры образуют мозаику, полностью покрывающую территорию при выбранном ранге наименьшей территориальной единицы рассмотрения. В пределах контура все характеристики среды считаются одинаковыми.

Факторы делятся на две группы – ресурсы и условия. Обозначим через L общее число ресурсов, через P – число условий. Каждый вид может существовать в некотором диапазоне значений каждого условия. Набор диапазонов образует экологическую нишу вида [Hutchinson, 1965]. Пусть для j -го вида u_{kj} – оптимальное значение k -го условия и w_{kj} – ширина экологической ниши, т.е. вид может существовать в диапазоне $u_{kj} \pm w_{kj} / 2$. Если i -й контур попадает одновременно во все допустимые диапазоны условий j -го вида, то вид может существовать на территории этого контура. Тем самым определена характеристическая матрица Q размера $N \times M$, где $q_{ij} = 1$, если j -й вид может существовать на территории i -го контура, и $q_{ij} = 0$, иначе. Если $q_{ij} = 0$, то, очевидно, $z_{ij} = 0$.

Ресурсы, в первом приближении, считаются незаменимыми. Пусть на i -й контур приходится Y_{il} единиц l -го ресурса. Один и тот же ресурс может использоваться разными видами, и каждому виду требуется определенный набор ресурсов. Пусть на единицу плотности j -го вида за некоторое характерное время, например сезон, потребляется набор ресурсов $\{a_{ij}\}$. Следовательно, все виды в i -м контуре потребляют $\sum_j z_{ij} a_{ij} = y_{il}$ – единиц l -го ресурса. Очевидно, $y_{il} \leq Y_{il}$. Набор неравенств ограничивает возможные значения плотностей всех видов на каждом участке, но не определяет их полностью.

Таким образом, в модели задаются матрицы условий $X_{N \times P}$, ресурсов $Y_{N \times L}$, оптимальных видовых условий $U_{M \times P}$, ширины экологических ниш $W_{M \times P}$ и потребляемых ресурсов $A_{M \times L}$. Матрицы X и Y

характеризуют контуры, U , W , A – виды. По матрицам X , U , W однозначно определяется матрица присутствия-отсутствия вида $Q_{N \times M}$. По матрицам Q , Y и A определяется набор матриц населения $Z_{N \times M}$. Выбор конкретной матрицы осуществляется методами Монте-Карло (метод статистических испытаний) – численном методе, основанном на моделировании случайных величин и построении статистических оценок для искомых величин. Принято считать, что данный метод возник в 1949 г., в связи с работами по созданию атомных реакторов, когда Дж. Нейман и С. Улам предложили использовать аппарат теории вероятностей для решения прикладных задач с помощью электронно-вычислительных машин. Название метод получил по имени города, известного своими игорными заведениями [Ермаков, 1975; Математическая энциклопедия, 1982].

Верификация подобных моделей – дело будущего.

Тем не менее результаты многолетних исследований позволяют утверждать, что на территории, охватывающей несколько природных зон, и при представительном наборе местообитаний внутри них, факторы внутренней организации населения птиц (конкуренция и т.д.) играют подчиненную и малозаметную роль по сравнению с прямым влиянием внешней среды на неоднородность населения птиц в целом. Представление о том, что каждый вид имеет свою экологическую нишу в многомерном факторном пространстве, подтверждается расчетами связи неоднородности распределения птиц с факторами среды и возможностью успешного прогноза на необследованные местообитания. Так как население складывается из обилия отдельных видов, тем самым возможен прогноз и населения в целом.

Однако необходимо учитывать, что небольшие изменения обилия многочисленных видов или замещение одних редких видов другими практически не изменяют сходства населения с другими вариантами. В то же время все варианты населения разбиваются на сгущения (области в многомерном факторном пространстве), выявляемые кластерным анализом. Это дает основание для постановки вопроса о формулировке, аналогичной понятию “экологическая ниша кластера сходных вариантов населения”. Для каждого кластера имеется набор условий и ресурсов, при которых могут формироваться входящие в него варианты населения и при отсутствии или изменении которых реализуются варианты населения, принадлежащие другим кластерам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Факторная зоогеография не представляет собой абсолютно нового направления. В ней лишь провозглашено, что выявление основных факторов, определяющих пространственную структуру животного населения, оценка силы и общности связи их с неоднородностью сообществ – одна из главных и неперенных задач. Это направление отличается сужением и конкретизацией последних, характеризуется специфичностью исследовательских подходов и приемов. В частности, использование типологического подхода делает задачу изучения территориальной неоднородности и ее объяснение решаемой при сравнительно небольших затратах времени и ресурсов на относительно больших площадях в среднем масштабе. Суть этого подхода сводится к игнорированию хорологической аксиомы (неперенного учета территориальной смежности описываемых выделов). Такое допущение позволяет считать население участков, сходных по условиям среды, однотипным, поэтому выявление закономерностей смены состава и плотности населения, а также соотношения видов животных (облика сообществ) можно проводить на уровне типа населения, игнорируя индивидуальные особенности конкретных мест проведения работ, различия, связанные со спецификой учетчиков, методические и, в какой-то степени, годовые различия. Тем не менее такой подход требует нормированного сбора данных, а при неравномерном сборе – приведения их к одинаковой пересчетной единице и усреднению по одному из выделов карты, принятой в качестве основы.

Основными допущениями в подобных исследованиях следует считать, что территориальная изменчивость животного населения определяется неоднородностью (в прошлом или настоящем) условий среды, ресурсов и взаимоотношениями животных между собой и может быть значимо объяснена различиями отдельных факторов или их сочетаний. Животное население в целом и отдельные таксоны могут быть описаны как статистические ансамбли с внешним ограничением и системы с жесткими связями или иметь смешанную по этим принципам характеристику организации. В пределах наименьшей территориальной единицы рассмотрения животное население и условия среды принимаются далее неделимыми (одинаковыми). В таксонах более высоких рангов ландшафтных, геоботанических и поч-

венных классификаций границы среды и животного населения могут не совпадать. Степень совпадения (несовпадения) неоднородности среды и изменчивости населения в целом или разных групп животных в отдельности должна быть выявлена и оценена. При этом значительных успехов можно добиться, используя методы непараметрической статистики, в частности кластерного и факторного анализа, метода главных компонент, шкалирования и линейной качественной аппроксимации (одного из аналогов регрессионной модели).

Существенную дополнительную информацию можно получить построением и анализом графов, ориентированных в пространстве основных структурообразующих факторов, которые дают представления о трендах в населении, т.е. об основных его изменениях в пространстве, позволяют связать их с неоднородностью среды, выявить набор факторов, определяющих неоднородность сообществ. Использование качественных (балльных) оценок среды существенно сокращает затраты на сбор информации и позволяет получать вполне удовлетворительные прогнозы обилия животных.

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

Практическим использованием сведений и представлений, полученных в рамках факторной зоогеографии, можно считать географический мониторинг состояния животного мира, оценку и прогнозирование его изменений во времени и в пространстве, в первую очередь охотничьих животных, редких и исчезающих видов, включенных в Красные книги. Сведения и наработки, полученные в процессе исследования животного населения, могут быть с успехом использованы при проектировании крупных хозяйственных объектов, экспертизе проектов, прогнозировании ущерба животному населению и оценке последствий реализации проектов.

Результаты наших многолетних исследований позволяют утверждать, что на территории, охватывающей несколько природных зон и при представительном наборе местообитаний внутри них, факторы внутренней организации населения (конкуренция и т.д.), как правило, играют второстепенную роль по сравнению с прямым влиянием внешней среды на неоднородность сообществ в целом. Представле-

ние о том, что каждый вид имеет свою экологическую нишу в многомерном факторном пространстве, подтверждается расчетами связи неоднородности распределения птиц с факторами среды и возможностью успешного прогноза на необследованные местообитания. Так как население складывается из обилия отдельных видов, возможен прогноз и населения в целом. Однако необходимо учитывать, что небольшие изменения обилия многочисленных видов или замещение одних редких видов другими, практически не изменяют сходства населения с другими вариантами. В то же время все варианты населения разбиваются на сгущения (области в многомерном факторном пространстве), выявляемые кластерным анализом. Это дает основание для постановки вопроса о формулировке, аналогичной понятию “экологическая ниша кластера сходных вариантов населения”. Для каждого кластера имеется набор условий и ресурсов, при которых могут формироваться входящие в него варианты населения и при отсутствии или изменении которых реализуются сообщества, принадлежащие другим кластерам.

Таким образом, можно констатировать, что в наших представлениях в области факторной зоогеографии формально имеются все составные части теории. Эмпирический анализ животного населения и сформулированные теоретические положения в основном подтверждают ранее отмеченные закономерности, принципы и правила экологического и традиционного зоогеографического (фаунистического) направлений. Тем не менее проведенные исследования и полученные представления о неоднородности сообществ, позволили проследить пространственные изменения животного мира в более крупном масштабе (более мелком территориальном ранге). Кроме того, стало возможным отобрать те из ранее выявленных правил и принципов, которые определяют неоднородность не только фауны и распределения отдельных видов, но и таксоценов в целом. Часть принципов формирования относится только к населению, но они хорошо вписываются в представления, ранее сформулированные для фауны или ландшафтов в целом. Одновременно показано своеобразие границ животного населения, в том числе отдельных таксоценов, и существенные несовпадения этих границ с ландшафтными и геоботаническими рубежами, хотя определяют их одинаковые факторы среды. Различия связаны с экологическими особенностями требований к среде у растений и животных, в том числе и разных таксономических групп. В итоге можно считать сформулированной теорию режимно-ресурсной организации животного населения.

Айзин Б.М. Экология алтайско-тяньшанского сурка *Marmota baibacina centralis* Thos. в условиях севера Киргизии // Тр. КиргизФАН СССР. – 1943. – Т. 1, вып. 1. – С. 39–40.

Александрова В.Д. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 66, вып. 3. – С. 101–113.

Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. – Л.: Наука, 1969. – 275 с.

Анненская Г.Н., Видина А.А., Жучкова В.К. и др. Морфологическое изучение географических ландшафтов // Ландшафтоведение. – М., 1963. – С. 5–28.

Аркадьев А.Г., Браверман Э.М. Обучение машины классификации объектов. – М., 1971. – 192 с.

Астафьев А.К., Зобов Р.А. О понятии функциональной структуры // Методологические вопросы системно-структурного исследования. – М., 1967. – С. 39–41.

Атлас юного туриста-краеоведа Новосибирской области. – М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 1996. – С. 15.

Атлас биологического разнообразия лесов Европейской России и сопредельных территорий. – М.: ПАИМС, 1996. – 144 с.

Атлас Новосибирской области. – М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 1996. – С. 15.

Атлас Новосибирской области. – М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 2002. – С. 24–27.

Атлас Ханты-Мансийского автономного округа. Природа. – Экология. – Ханты-Мансийск; М., 2004. – Т. 2.

Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журн. общ. биологии. – 1966. – Т. 27, вып. 1. – С. 5–21.

Беклемишев В.Н. Термины и понятия, необходимые при количественном учете популяций эктопаразитов и нидиколов // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40, вып. 2. – С. 148–158.

Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Биоценологические основы паразитологии. – М.: Наука, 1970. – С. 90–138.

Берг Л.С. Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР. – М.; Л., 1936. – Ч. 1. – С. 5–28.

Берг Л.С. Фации, географические аспекты и географические зоны // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. – 1945. – Т. 77, вып. 3. – С. 162–164.

Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. – М.: Географиз, 1947. – Т. 1. – 397 с.

Берлянт А.М. Образ пространства: карта и информация. – М.: Мысль, 1986. – 240 с.

Бибииков Д.И. Методика учета численности сурков и опыт ее применения // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 192–198.

Бибииков Д.И., Хрустелевский В.П. Организация и методика зоологической работы в противочумных учреждениях Тянь-Шаня и Памиро-Алая. – Алма-Ата, 1959.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. – В 2-х т. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.; т. 2. – 477 с.

Бируля Н.Б. О необходимости уточнения взаимосвязанных понятий сообщество и биотоп // Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – С. 23.

Браверман Э.М. Методы экстремальной группировки параметров и задача выделения существенных факторов // Автоматика и телемеханика. – 1970. – № 1. – С. 123–132.

Брунов В.В. Опыт анализа фаунистических групп птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83, вып. 5. – С. 5–16.

Брунов В.В. Принципы и методы создания «Карты населения птиц СССР» для высшей школы // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. – 1984. – № 3. – С. 30–37.

Брунов В.В. Экологическая классификация птиц территории бывшего СССР (для гнездового периода) / МГУ, редколлегия журн. «Вестн. МГУ». Сер. 5. География. – М., 1992. – Деп. в ВИНТИ, № 1635-В92.

Брунов В.В., Бабенко В.Г., Азаров Н.И. Население и фауна птиц Нижнего Приамурья // Птицы осваиваемых территорий. Исследования по фауне Советского Союза: – М., 1988. – С. 78–109. – (Сб. тр. Зоол. музея МГУ; Т. 26).

Брунов В.В., Даниленко А.К., Каплин В.Г., Чельцов-Бебутов А.М. Орнитогеографическая карта // Алтайский край: Атлас. – М.; Барнаул, 1978. – С. 128–131.

Брунов В.В., Лобков Е.Г., Баловнев В.Ю. и др. Опыт составления карты населения птиц Камчатской области в гнездовой период // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1992. – Т. 97, вып. 5. – С. 14–26.

Бурский О.В. Структура сообщества воробьиных птиц Центральной Сибири // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте (животный мир). – М., 2002. – С. 218–307.

Бурский О.В., Конторщиков В.В. Гнездовые местообитания таловки и зарнички в Центральной Сибири в связи с особенностями их морфологии и кормового поведения // Орнитология. – М.: Изд-во МГУ, 2003. – С. 59–74.

Бутьев В.Т. Географический аспект структуры населения птиц смешанных лесов европейского центра СССР // Материалы 3-й зоологической конференции педагогических институтов РСФСР. – Волгоград, 1967. – С. 402–405.

Быков Б.А. Геоботанический словарь. – 2-е изд. – Алма-Ата: Наука, 1973. – 216 с.

Варшавский С.Н. О географической изменчивости песни каменки-плясуны и желчной овсянки в связи с гнездовым консерватизмом у птиц // Вторая Всесоюзная орнитологическая конференция: Тез. докл. – М., 1959. – Вып. 1. – С. 12–13.

Варшавский С.Н. Опыт маршрутной биосъемки ландшафтного распределения и численности обыкновенной каменки и каменки-плясуны и выяснения связей этих видов с поселениями сусликов и больших песчанок // Совещание по вопросам организации и методам учета ресурсов фауны наземных позвоночных: Тез. докл. – М., 1961. – С. 142–143.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. – Л., 1969. – 232 с.

Вебер М. Избранное. Образ общества. – М.: Юрист, 1994. – С. 7–38.

Вернадский Т.Б., Викторов С.В., Воронов А.Г. и др. Опыт среднемасштабного биогеографического картирования // География населения наземных животных и методы его изучения. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – С. 33–44.

Владышевский Д.В., Шапарев Ю.П. Закономерности географического и биотопического распределения лесных птиц // Экология популяций лесных животных Сибири. – Новосибирск, 1974. – С. 37–63.

Воронов А.Г. Биогеография. – М., 1963. – 240 с.

Воронов А.Г. Геоботаника. – М., 1973. – 384 с.

Воронов А.Г., Соболев Л.Н. Содержание и задачи биогеографии // Вопросы географии. – М.: Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1960. – Сб. 48. – С. 5–13.

Воронов А.Г., Чельцов-Бебутов А.М. К методике биогеографического картографирования открытых ландшафтов // Принципы и методы геоботанического картографирования. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 186–193.

Временная методика нормативной оценки эффективности плана (проекта, прогноза, программы, схемы) природоохранных мероприятий и возмещения ущерба, наносимого охотничьему хозяйству // Методические рекомендации / А.М. Карелов. – М., 1983.

Второв П.П. Биоэнергетика и биогеография некоторых ландшафтов Терской Ала-Тоо. – Фрунзе, 1968. – 167 с.

Второв П.П. Птицы в экосистемах горных стран // Орнитология. – М.: Изд-во МГУ, 1976. – Вып. 12. – С. 55–60.

Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биогеография материков. – М.: Просвещение, 1974. – 224 с.

Гарнер Б.Дж. Модели географии городов и размещения населенных пунктов // Модели в географии. – М., 1971. – С. 29–86.

Гейтнер В.Г. Общая зоогеография. – М.; Л.: Биомедгиз, 1936. – 548 с.

Гёте И. Избранные сочинения по естествознанию. – М.: Изд-во АН СССР, 1957.

Гладков Н.А. Как летают птицы. – М.: Сов. наука, 1952. – 112 с.

Гладков Н.А. О географической изменчивости числа видов и численности особей // Проблемы зоогеографии суши. – Львов, 1958. – С. 57–63.

Горбань А.Н., Россиев Д.А. Нейронные сети на персональном компьютере. – Новосибирск: Наука, 1996. – 276 с.

Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1994 году» // Зеленый мир. – 1996. – № 16 (Спецвыпуск). – С. 8–10.

Граждан К.В. Межгодовые отличия населения птиц Северо-Восточного Алтая (в начале 60-х и конце 90-х гг. XX века): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2002. – 23 с.

Граждан К.В., Равкин Ю.С., Торопов К.В., Митрофанов О.Б. Многолетние изменения населения птиц Северо-Восточного Алтая // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков: итоги и перспективы. – Томск, 2000а. – Т. 2. – С. 41–43.

Граждан К.В., Равкин Ю.С., Торопов К.В., Митрофанов О.Б. Межгодовые изменения пространственно-типологической структуры и организации населения птиц Северо-Восточного Алтая // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии. – Улан-Удэ, 2000б. – С. 47–50.

Гумбольдт А. Идеи о географии растений. – М., Л.: ОГИЗ; СельхозГИЗ, 1936. – С. 49–70.

Гумилевский Б.А. К фауне амфибий Байкала и Забайкалья // Докл. АН СССР. – 1932. – № 15. – С. 374–392.

Гумилевский Б.А. Заметки о некоторых представителях восточно-палеарктической батрахофауны. // Тр. ЗИН АН СССР. – 1936. – № 4. – С. 167–171.

Даниленко А.К. Картографический анализ структуры ареала птиц открытых ландшафтов (на примере черного жаворонка в Северном Казахстане и равнинной части Алтайского края) // Современные проблемы зоогеографии. – М.: Наука, 1980. – С. 180–217.

Даниленко А.К., Даниленко Е.А., Маркелов А.В. и др. Компьютерная карта населения птиц Московской области // Материалы Пятого международного симпозиума «Проблемы экоинформатики». – М., 2002. – С. 43–47.

Даниленко А.К., Куприна А.В. Принципы разработки и построения карты «Население млекопитающих бассейна р. Алей» // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. – 1988. – С. 46–54.

Даниленко А.К., Румянцев В.Ю. Биологическое разнообразие населения позвоночных и его отражение на карте // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. – 1999. – № 5. – С. 20–24.

Даниленко А.К., Румянцев В.Ю. Принципы создания специализированной картографической основы для карт населения наземных позвоночных // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. – 2000. – № 3. – С. 9–14.

Даниленко А.К., Румянцев В.Ю. Унификация показателей обилия наземных позвоночных России для целей картографирования // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. – 2001. – № 2. – С. 15–20.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. – М., 1966. – 518 с.

Дементьев Г.П. Понятие о жизненных формах и задачи экологической классификации // Материалы 3-й Всесоюзной орнитологической конференции. – Львов, 1962. – Кн. 1. – С. 121–123.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.

Динесман Л.Г., Калецкая М.Л. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – С. 329–340.

Дроздов Н.Н. К характеристике населения птиц в различных ландшафтах Азербайджана // Зоогеография суши. – Ташкент, 1963. – С. 87–88.

Дроздов Н.Н. География летнего населения в избранных ландшафтах Азербайджана // Орнитология. – 1965. – Вып. 7. – С. 166–198.

Доброхотов Б.П., Равкин Ю.С. Изучение численности птиц в послегнездовой период с помощью линейных маршрутов с различной шириной учетной полосы // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. – М., 1961. – С. 122–124.

Докучаев В.В. К учению о зонах природы. Горизонтальные и вертикальные почвенные зоны. – СПб., 1899.

Дорофеев А.А. Алгоритм автоматической классификации // Проблемы расширения возможностей автоматов. – М., 1971. – С. 5–41.

Дубинин Н.П., Торопанова Г.А. Некоторые закономерности распространения птиц лесной зоны // Орнитология. – 1960. – Вып. 3. – С. 114–121.

Дьяконов К.Н. Методологические проблемы изучения физико-географической дифференциации // Количественные методы изучения природы. – М., 1975. – С. 28–51. – (Вопросы географии; Сб. 98).

Емельянова Л.Г., Назырова Р.И. Кадастрово-справочная карта распространения русской выхухоли (*Desmana moschata* L., 1758) // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий: Материалы междунар. совещ. – М., 1997. – С. 102.

Емельянова Л.Г. Принципы и основные этапы создания карты населения мелких млекопитающих СССР // Общая и региональная териография. – М.: Наука, 1988. – С. 310–342.

Ефимов В.М., Равкин Ю.С. Еще раз о пространственной структуре населения птиц Северо-Восточного Алтая // Проблемы зоогеографии и истории фауны. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 59–63.

Ефимов В.М., Равкин Ю.С. Оценка связи неоднородности среды и распределения птиц Западной Сибири // Экология. – 2004. – № 5. – С. 1–5.

Ермаков С.М. Метод Монте-Карло и смежные вопросы. – М.: Наука, 1975. – 471 с.

Жамбю М. Иерархический анализ данных и соответствия. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 342 с.

Животное населения почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. – Новосибирск, 1968. – 254 с.

Завадский К.М. Вид и видообразование. – Л., 1968. – 404 с.

Залежский Г.В. К динамике численности некоторых видов амфибий // Сборник работ научных студенческих кружков МГУ. Биология. – М., 1938. – Вып. 2. – С. 3–28.

Заргаров В.А., Равкин Ю.С. К проблеме различения классификации и типологии // Краткое содержание докладов к 28-й научно-технической конференции. – Новосибирск, 1971. – С. 18–19.

Злотин Р.И., Пузаченко Ю.Г. О принципах типологии индивидуальных единиц зоогеографии // Вестн. МГУ. Сер. География. – 1964. – № 4. – С. 57–65.

Идельсон М.С., Воноков И.К. Питание озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) на пойменных водоемах дельты р. Волги и ее значение в истреблении молоди рыб // Тр. Волго-Каспийской научн. рыбохоз. ст. – 1938. – Т. 8, вып. 1. – С. 3–29.

Измайлов И.В. Птицы Витимского плоскогорья. – Улан-Удэ, 1967. – 305 с.

Измайлов И.В., Боровицкая Г.К. Птицы Юго-Западного Забайкалья. – Владимир, 1973. – 315 с.

Калецкая М.Л. Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. – М.: Изд-во МОИП, 1953. – Ч. 1. – С. 171–186.

Карасева Е.В. Некоторые особенности развития эпизоотии лептоспироза у полевок-экономок, изученные методом мечения зверьков // Зоол. журн. – 1956. – Т. 35, вып. 9. – С. 1384–1389.

Карелов А.М. Временная методика нормативной оценки эффективности плана (проекта, прогноза, схемы) природоохранных мероприятий и возмещение ущерба, наносимого охотничьему хозяйству: Метод. рекомендации. – М., 1983.

Кафанов А.И. Континуальность и дискретность геомериды: биологический и биотический аспекты // Журн. общ. биол. – 2005. – Т. 66, № 1. – С. 28–54.

Кендалл М., Стюарт М. Многомерный статистический анализ и временные ряды. – М.: Наука, 1976. – 736 с.

Компаниец А.Г. Опыт учета гнездовой орнитофауны методом пробных площадей // Зоол. журн. – 1940. – Т. 19, вып. 3. – С. 491–498.

Конева И.В. Разработка специального содержания карты населения грызунов и зайцеобразных Азиатской России // Картографирование населения грызунов и зайцеобразных Азиатской России (материалы к карте). – Иркутск, 1988. – С. 4–39.

Крауклис А.А. Опыт стационарного исследования ландшафтной структуры (на примере Нижнего Приангарья) // Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР. – 1967. – Вып. 16. – С. 32–41.

Крауклис А.А. Структурно-динамический фациальный анализ южно-таежного ландшафта Нижнего Приангарья // Южная тайга Приангарья. – Л., 1969а. – С. 32–119.

Крауклис А.А. Факторно-динамические ряды таежных геосистем и принципы их построения // Доклады Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР. – Иркутск, 1969б. – Вып. 22. – С. 15–25.

Крауклис А.А. Особенности географической градации топического порядка // Топологические аспекты учения о геосистемах. – Новосибирск, 1974. – С. 87–137.

Кузякин А.П. О характеристиках распространения наземных животных // Тезисы II экологической конференции. – Киев, 1950. – Ч. 2. – С. 34–38.

Кузякин А.П. О методе учета лесных птиц по времени учетного хода // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. – М., 1961. – С. 122–124.

Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Учен. зап. МОПИ им. Н.К. Крупской. – 1962. – Т. 59. – С. 3–182. – (Биогеография; Вып. 1).

Кузякин А.П., Рогачева Э.В., Ермолова Т.В. Метод учета птиц в лесу для зоогеографических целей // Учен. зап. МОПИ им. Н.К. Крупской (Труды кафедры зоологии). – М., 1958. – Т. 65, вып. 3. – С. 99–117.

Кузякин В.А. Основные принципы ландшафтной классификации охотничьих угодий // Охотоведение. – М., 1972. – С. 235–257.

Кулешова Л.В. Анализ структуры птичьего населения в связи с ярусностью населения // Орнитология. – М., 1968. – Вып. 9. – С. 108–120.

Кулешова Л.В. Типы населения птиц как отражение ярусной структуры растительных сообществ в лесах восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1972. – 23 с.

Кульбак С. Теория информации и статистика. – М.: Наука, 1967. – 408 с.

Куперштох В.Л., Трофимов В.А. Автоматическое выявление макроструктуры системы // Проблемы анализа дискретной информации. – Новосибирск, 1975. – Ч. I. – С. 67–83.

Курлавицус П. Биотопическое распределение птиц в агронасаждениях. – Вильнюс: Мокслас, 1986. – 108 с.

Кучерук В.В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 159–183.

Лангев М.К. Учет наземной фауны позвоночных методом маршрутного подсчета (метод площадей вида) // Тр. САГУ. Сер. VIII-а. – Ташкент, 1930. – Вып. 2. – С. 1–15.

Ларина Н.И., Гурылева Н.М. Некоторые методические вопросы зоогеографического районирования // Териология. – 1972. – С. 186–191.

Лепёхин И.И. Размышления о нужде испытывать лекарственную силу собственных произрастений. – М.: Имп. Акад. наук, 1783. – 30 с.

Лёш А. Географическое размещение хозяйства. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1959. – 455 с.

Ливанов С.Г., Равкин Ю.С. Мониторинг разнообразия наземных позвоночных государственного биосферного заповедника «Катунский» (концепция, методы и вариант реализации) // Тр. гос. природ. биосферного заповедника «Катунский». – 2001. – Вып. 1. – С. 55–110.

Лиховид А.А. Геозоология: истоки и современность. – М.; Ставрополь: Изд-во Ставроп. ун-та, 2001. – 294 с.

Лумельский В.Я. Группировка параметров на основе квадратной матрицы связи // Автоматика и телемеханика. – 1970. – № 1. – С. 133–143.

Любищев А.А. К логике систематики // Проблемы эволюции. – Новосибирск, 1972. – Т. 2. – С. 45–68.

Лянунов А.А. Об управляющих системах живой природы в общем понимании жизненных процессов // Проблемы кибернетики. – М., 1963. – Вып. 10. – С. 179–193.

Математическая энциклопедия. – М.: Сов. энциклоп., 1982. – Т. 3. – 1184 стб.

Матюшкин Е.Н. Смешанность териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня // Исследования по фауне Советского Союза. – М., 1972. – С. 86–143.

Мейен С.В. Введение в теорию стратиграфии. – М.: Наука, 1989. – 216 с.

Мензбир М.А. Орнитологическая география Европейской России // Учен. зап. Моск. ун-та. Отд-ние естеств.-историч. – 1882. – Вып. 2, 3. – С. 1–524.

Милюков Ф.Н. О некоторых дискуссионных вопросах ландшафтной географии // Вopr. географии. – М., 1956. – Вып. 39. – С. 80–89.

Милюков Ф.Н. Ландшафтная сфера Земли. – М., 1970. – 208 с.

Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. – М., 1974.

Миркин Б.М. Проблема соотношения непрерывности и дискретности и современная экология // Журн. общ. биол. – 2005. – Т. 66, № 6. – С. 522–526.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 134 с.

Назаренко А.А. Типы ценологических реликтов и ландшафтная структура неморальной орнитофауны юга материкового Дальнего Востока // Новости орнитологии. – Алма-Ата, 1965. – С. 256–258.

Назаренко А.А. Ценологические реликты и ландшафтная приуроченность неморальной орнитофауны юга Дальнего Востока // Орнитология. – 1968. – Вып. 9. – С. 121–129.

Назаренко А.А. Птицы вторичных широколиственных лесов Южного Приморья и некоторые аспекты формирования природных сообществ //

Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. – Владивосток, 1971. – С. 79–97.

Назаров А.А., Шубникова О.Н. Северная тайга // Тетеревиные птицы. Размещение запасов, экология, использование и охрана. Промысловые животные СССР и среда их обитания. – М.: Наука, 1975. – С. 31–40.

Наумов Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – М., 1955. – Т. 9. – С. 179–202.

Наумов С.П., Гибет Л.А. Закономерность структуры и распределения популяций мелких млекопитающих в южной части лесной зоны // Материалы 3-й зоологической конференции педагогических институтов РСФСР. – Волгоград, 1967. – С. 508–509.

Наумов Р.Л. Опыт абсолютного учета лесных певчих птиц в гнездовой период // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М., 1963. – С. 137–147.

Нееф Э. Теоретические основы ландшафтоведения. – М.: Прогресс, 1974. – 220 с.

Никифоров Л.П. Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих в лесу // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 237–243.

Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. – М.: Сов. наука, 1949. – 602 с.

Новиков Г.А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. – Л., 1959. – 352 с.

Новиков Г.А. Географическая изменчивость плотности населения лесных птиц в Европейской части СССР и в сопредельных странах // Зоол. журн. – 1960 – Т. 39, вып. 3. – С. 433–447.

Новые идеи в географии. – М.: Прогресс, 1979. – Вып. 4. – 396 с.

Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 741 с.

Орлов Е.И., Лысенко С.Е., Лозингер Г.Г. К методике изучения численности и размещения лесных *Microtammalia* на изолированных площадках // Вопросы экологии и биоценологии. – 1939. – № 5–6. – С. 295–318.

Охотина М.В., Костенко В.А. Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. – Владивосток, 1974. – С. 193–196.

Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.

Прейскурант № 70–82–01 «Оптовые цены на диких, декоративных, лабораторных животных и птиц, аквариумных рыб, земноводных, пресмыкающихся, реализуемых организациями Объединения производственных и торговых зоологических предприятий «Зоообъединения» Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР». – М., 1981.

Приедниекс Я., Страдс М., Петерхофс Э. и др. Перспективы применения метода финских линейных трансектов (ФЛТ) в учетах гнездящихся птиц для мониторинга их численности // Орнитология. – 1986. – Вып. 21. – С. 118–125.

Приказ Министерства охраны окружающей среды и природных ресурсов Российской Федерации № 126 от 04.05.1994 г. // Рос. вестн. – 1994. – № 118(542).

Приказ Минсельхозпрома РФ от 25 мая 1999 г. № 399 «Об утверждении такс для исчисления размера взыскания за ущерб, причиненный юридическими и физическими лицами незаконным добыванием или уничтожением объектов животного мира, отнесенных к объектам охоты». Гарантсправочно-правовая система. – 2000.

Птушенко Е.С. Наземные позвоночные Курского края 1. Амфибии и рептилии // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1934. – Т. 43, вып. 1. – С. 35–51.

Пузанов И.И. Зоогеография. – М., 1938. – 359 с.

Пузаченко Ю.Г. Некоторые методические вопросы составления мелко-масштабной карты населения млекопитающих равнин Средней Азии // Вопросы зоологической картографии. – М., 1963. – С. 126–128.

Пузаченко Ю.Г. Географическая изменчивость обилия и структуры населения птиц лесных биоценозов // Орнитология. – 1967. – Вып. 8. – С. 109–122.

Равкин Е.С. Ящерицы как прокормители *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Северо-Восточном Алтае // Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов. – Новосибирск: Наука, 1969. – С. 170–173.

Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии: Численность, распределение и пространственная организация сообществ. – Новосибирск: Наука, 2005. – 304 с.

Равкин Е.С., Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г. и др. Классификация птиц по сходству летнего распределения на равнинах Северной Евразии // Бюл. МОИП. – 2003. – С. 26–33.

Равкин Е.С., Бышнев И.И., Кочанов С.К. и др. Пространственное разнообразие населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: Тр. междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». – Казань: Магариф, 2001а. – С. 212–236.

Равкин Е.С., Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г. и др. Классификация летнего населения птиц равнин Северной Евразии // Сиб. эколог. журн. – Новосибирск, 2001б. – Т. 8, № 6. – С. 741–766.

Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Инструкция по комплексному учету птиц на территории СССР. – М.: ВНИИприрода, 1990. – 33 с.

Равкин Ю.С. Опыт количественного учета птиц в лесных ландшафтах в зимний и весенний периоды // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. – М., 1961. – С. 128–131.

Равкин Ю.С. Опыт картографирования зимнего населения птиц Северо-Восточного Алтая // Вопросы зоологической картографии. – М., 1963. – С. 129–130.

Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. – Новосибирск, 1967а. – С. 66–75.

Равкин Ю.С. Структурные особенности населения птиц Северо-Восточного Алтая // Орнитология. – 1967б. – Вып. 8. – С. 175–191.

Равкин Ю.С. Птицы Северо-Восточного Алтая. – Новосибирск: Наука, 1973. – 375 с.

Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. – Новосибирск: Наука, 1978. – 288 с.

Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). – Новосибирск: Наука, 1984. – 264 с.

Равкин Ю.С. Реализация и развитие зоогеографических представлений А.П. Кузякина в Западной Сибири // Систематика животных, практическая зоология и ландшафтная зоогеография: Чтения памяти А.П. Кузякина. – М.: Наука, 1991. – С. 47–58.

Равкин Ю.С. Опыт оценки ущерба животному миру при экологической экспертизе проектов // Экономика сохранения биоразнообразия. – М., 1995. – С. 214–222.

Равкин Ю.С. Особенности морфологического изучения животного населения на зональных трансектах (исходные концепции и допущения) // Изв. АН. Сер. биол. – 1997. – № 5. – С. 603–612.

Равкин Ю.С. Пространственно-типологическая организация животного населения Западно-Сибирской равнины (на примере птиц, мелких млекопитающих и земноводных) // Зоол. журн. – 2002а. – Т. 81, № 9. – С. 1166–1184.

Равкин Ю.С. Птицы, пространство и климат // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата. – Казань: ЗАО «Новое знание», 2002б. – С. 47–50.

Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Ермаков Л.Н. и др. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. журн. – 1996. – № 3–4. – С. 307–317.

Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А. и др. Пространственно-типологическая структура и организация летнего населения птиц Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. журн. – 1994. – Т. 1, № 4. – С. 303–320.

Равкин Ю.С., Грабовский М.А., Бобков Ю.В. и др. Географический мониторинг разнообразия животного мира (основные концепции и опыт реализации) // Мониторинг биоразнообразия. – М., 1997. – С. 149–152.

Равкин Ю.С., Доброхотов Б.П. К методике учета птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 130–136.

Равкин Ю.С., Ефимов В.М. Пространственная организация животного населения: эмпирические и теоретические представления // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85, № 3. – С. 418–432.

Равкин Ю.С., Куранова В.Н., Цыбулин С.М. и др. Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях // Амфибии и рептилии в Западной Сибири. Сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования. – Новосибирск: изд. Новосиб. гос. пед. ун-та, 2003. – С. 20–23.

Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., Покровская И.В. Мониторинг разнообразия позвоночных на особо охраняемых природных территориях (информационно-методические материалы) // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. – М., 1999. – С. 103–142.

Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1976. – 360 с.

Равкин Ю.С., Панов В.В., Вартапетов Л.Г. и др. Особенности распределения земноводных на Западно-Сибирской равнине // Вопросы экологии и охраны позвоночных животных. – Киев; Львов, 1998. – Вып. 2. – С. 49–77.

Равкин Ю.С., Равкин Е.С. Опыт картографирования населения животных // Изв. АН. Сер. география. – М., 2004. – № 1. – С. 88–97.

Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г. и др. Оценка ущерба населению наземных животных от строительства Катунской и Чемальской ГЭС // Катунский проект: проблемы экспертизы: Тез. докл. к общественно-науч. конф. 13–15 апреля 1990 г. – Новосибирск, 1990. – Ч. 2. – С. 88–91.

Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г. и др. Особенности биоразнообразия Российского Алтая на примере модельных групп животных // Успехи современ. биологии. – 2003. – Т. 123, № 4. – С. 409–420.

Равкин Ю.С., Чеснокова С.В., Юдкин В.А. и др. Сравнительная характеристика распределения и пространственной неоднородности населения муравьев и млекопитающих Северо-Восточного Алтая (картографический анализ) // Сиб. экол. журн. – 2005б. – № 6. – С. 955–972.

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г. и др. Многомерный анализ животного населения (на примере земноводных, птиц и мелких млекопитающих) равнинной части Ханты-Мансийского автономного округа // Сиб. экол. журн. – 2004. – № 5. – С. 671–686.

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В. и др. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Сиб. экол. журн. – 2005а. – № 3. – С. 427–433.

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В. и др. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической 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.

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Цыбулин С.М. и др. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сиб. экол. журн. – 2007. – Т. 14, № 4. – С. 557–565.

Ралль Ю.М. Некоторые методы экологического учета грызунов // Вопросы экологии и биоценологии. – Л., 1936. – Вып. 3. – С. 140–157.

Ралль Ю.М. Динамическая плотность грызунов и некоторые методы ее изучения // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1945. – Т. I, вып. 5–6. – С. 62–64.

Ралль Ю.М. Методика полевого изучения грызунов и борьбы с ними. – Ростов н/Д.: Обл. книгоиздат, 1947. – 160 с.

Раменский Л.Г. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей. Отд-ние 2. – СПб., 1910. – Вып. 9. – С. 389–390.

Реймерс Н.Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. – М.; Л.: Наука, 1966. – 418 с.

Ретеюм А.Ю. Физико-географическое районирование и выделение геосистем // Количественные методы изучения природы. Вопросы географии. – М., 1975. – Сб. 98. – С. 5–27.

Рогачева Э.В. Зональные особенности населения птиц Енисейской лесотундры и тайги // Новости орнитологии. – Алма-Ата, 1965. – С. 320–322.

Роговин К.А. Эколого-географические аспекты организации сообществ мелких млекопитающих пустынь: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1997. – 45 с.

Родоман Б.Б. Способы индивидуального и типологического районирования и их изображение на карте // Вопр. географии. – М., 1956. – Вып. 39. – С. 28–69.

Родоман Б.Б. Зональность и географические зоны // Вестн. МГУ. – 1968. – № 5. – С. 33–40.

Розенберг Г.С., Миркин Б.М., Рудерман С.Ю. Опыт приложения теории распознавания образов к оценке засоления почв по растительности // Экология. – 1972. – № 6. – С. 31–34.

Российский энциклопедический словарь: В 2 т. – М.: Бол. рос. энцикл., 2001. – 2016 с.

Ротшильд Е.В. Зимние передвижения мелких лесных зверьков // Зоол. журн. – 1956. – Т. 35, вып. 5. – С. 758–769.

Рустамов А.К. Эколого-географический изоморфизм – основа формирования «жизненных форм» у животных // Материалы 3-й Всесоюзной конференции. – Львов, 1962. – Кн. 2. – С. 167–169.

Рябчиков А.М. Структура и динамика геосферы, ее естественное развитие и изменение человеком. – М., 1972. – 222 с.

Северцов Н.А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внутропических частей нашего материка // Изв. Рус. геогр. об-ва. – 1877. – Т. 13, вып. 3. – С. 125–155.

Сержантов В.Ф. Введение в методологию современной биологии. – Л., 1972. – 282 с.

Сетров М.И. Организация биосистем. – Л., 1971. – 275 с.

Смирнов В.М. Численность и распределение алтайской пищухи (*Ochotona alpina* Pall.) в Северо-Восточном Алтае // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. – Новосибирск: Наука, 1967. – С. 60–75.

Смирнов В.М., Равкин Ю.С. О значении бурундука в очагах клещевого энцефалита Северо-Восточного Алтая // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. – Новосибирск: Наука, 1967. – С. 126–133.

Снигиревская Е.М. Новое в методике количественного учета мелких млекопитающих // Природа. – 1939. – № 2. – С. 100–102.

Снигиревская Е.М. Опыт крупномасштабного картографирования населения грызунов // Докл. АН СССР, 1963. – Т. 152, № 1. – С. 208–211.

Солицев Н.А. О морфологии природного географического ландшафта // Вопросы географии. – М., 1949. – Сб. 16. – С. 14–23.

Сочава В.Б. Исходные положения типизации таежных земель на ландшафтно-географической основе // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР. – 1962. – № 2. – С. 14–23.

Сочава В.Б. Структурно-динамическое ландшафтоведение и географические проблемы будущего // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР. – 1967. – Вып. 16. – С. 18–31.

Сочава В.Б. Тайга как тип природной среды // Южная тайга Приангарья. – Л., 1969. – С. 4–31.

Сочава В.Б. Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. – Новосибирск, 1974. – С. 3–86.

Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол. – 1944. – Т. 5, вып. 4. – С. 213–227.

Сыроечковский Е.Е. Биогеоэкономика и природопользование (о разработке синтетической методологии изучения ресурсов биосферы) // Охотоведение. – М., 1974. – С. 105–117.

Темботов А.К. География мелких млекопитающих Северного Кавказа. – Нальчик, 1972. – 245 с.

Терентьев П.В. Суточный цикл активности *Rana temporaria temporaria* L. // Зоол. журн. – 1938. – Т. 17, вып. 3. – С. 549–553.

Терентьев П.В. Опыт применения математической статистики к зоогеографии // Вестн. ЛГУ. – 1946. – № 2. – С. 105–110.

Терентьев П.В. Опыт применения анализа варьансы к качественному богатству фауны наземных позвоночных СССР // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. – 1963. – № 21. – С. 17–26.

Тимофеев-Ресовский Н.В. О некоторых принципах классификации биохорологических единиц // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. – 1961. – Вып. 27. – С. 23–28.

Топологические аспекты учения о геосистемах. – Новосибирск, 1974. – 291 с.

- Тупикова Н.В.** Зоологическое картографирование. – М., 1969. – 250 с.
- Тупикова Н.В.** Картографирование животного населения // Итоги науки и техники. Сер. биогеограф. – М., 1976. – Т. 1. – С. 98–218.
- Тупикова Н.В.** Опыт создания карты населения грызунов (*Rodentia*) и пищух (*Ochotona*) территории бывшего СССР: содержание и принципы построения легенды // Успехи соврем. биологии. – 1996. – Т. 116, вып. 2. – С. 243–254.
- Тупикова Н.В., Комарова Л.В.** Принципы и методы зоологического картографирования. – М.: Изд-во МГУ, 1979 – 191 с.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский В.В.** Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79, № 4. – С. 480–494.
- Успенский С.М.** Экологический анализ и характеристика авифауны Арктики // Материалы 3-й Всесоюз. конф. – Львов, 1962. – Кн. 2. – С. 220–222.
- Формозов А.Н.** Хищные птицы и грызуны // Зоол. журн. – 1934. – Т. 13, вып. 4. – С. 664–700.
- Формозов А.Н.** Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Фауна и экология грызунов (материалы к познанию фауны и флоры СССР). Нов. сер., отд. зоол. – М.: Изд-во МГУ, 1948. – Вып. 17 (32). – С. 3–110.
- Формозов А.Н.** Количественный метод в зоогеографии наземных позвоночных и задачи преобразования природы СССР // Изв. АН СССР. Сер. география. – 1951. – № 2. – С. 62–70.
- Фрей Т. Э.-А.** Обработка геоботанических описаний методом анализа скоплений с применением критерия К и фенограммы // Методы выделения растительных ассоциаций. – Л., 1971. – С. 226–250.
- Хаггет П.** География: синтез современных знаний. – М.: Прогресс, 1979. – 684 с.
- Харвей Д.** Научное объяснение в географии. – М.: Прогресс, 1974. – 503 с.
- Ходашова К.С.** О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. – М., 1966. – С. 7–32.
- Цыбулин С.М.** Птицы Северного Алтая. – Новосибирск: Наука, 1999. – 519 с.
- Цыбулин С.М.** Картографические аспекты исследования территориальной изменчивости населения птиц Алтая // Сиб. экол. журн. – 2004. – Т. 11, № 4. – С. 521–526.
- Цыбулин С.М., Митрофанов О.Б., Равкин Ю.С. и др.** Пространственная дифференциация зимнего населения птиц гор Южной Сибири: основные направления и факторы // Сиб. экол. журн. – 2001. – Т. 8, № 1. – С. 35–52.
- Челинцев Н.Г.** Методы расчета плотности населения животных по данным маршрутных учетов // Пространственно-временная динамика животного населения. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 5–14.

- Челинцев Н.Г.** Математические основы учета животных. – М.: Центр-охотконтроль, 2000. – 431 с.
- Чельцов-Бebutov А.М.** Изменения численности водяной крысы в условиях периодически высыхающих водоемов // Учен. зап. МГУ. Биогеография. – 1959. – Вып. 189. – С. 99–113.
- Чельцов-Бebutov А.М.** Зоогеографическое картографирование и ландшафтоведение // Ландшафтный сборник. – М., 1970. – С. 49–94.
- Чельцов-Бebutov А.М., Чибисова В.В.** Животный мир и его ресурсы // Комплексные региональные атласы. – М.: Изд-во МГУ, 1976. – С. 326–341.
- Чернов Ю.И.** Понятие «животное население» и принципы геоэкологических исследований // Журн. общ. биол. – 1971а. – Т. 32, № 4. – С. 425–438.
- Чернов Ю.И.** О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши // Зоол. журн. – 1971б. – Т. 50, вып. 7. – С. 1079–1092.
- Чернов Ю.И.** Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975. – 225 с.
- Чернов Ю.И., Пенев Л.Д.** Биологическое разнообразие и климат // Успехи соврем. биологии. – 1993. – Т. 113, вып. 5. – С. 515–531.
- Чернов Ю.И., Ходашова К.С.** Некоторые закономерности изменения структуры животного населения в зональном аспекте // IV Межвузовская зоогеографическая конференция. – Одесса, 1966. – С. 306.
- Чернов Ю.И., Ходашова К.С., Злотин Р.И.** Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения // Журн. общ. биологии. – 1967. – Т. 28, № 2. – С. 188–197.
- Шадрина В.И.** Автоматическая классификация в зоогеографических исследованиях // Проблемы зоогеографии и истории фауны. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 13–14.
- Шальнев В.А.** История и методология общей географии. – Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2000. – 155 с.
- Шапошников Ф.Д.** Опыт количественного учета орнитофауны в лесном заповеднике Пустынной биологической станции ГГУ (лето 1935 и 1936 гг.) // Учен. зап. Горьк. ун-та. – 1938. – Вып. 8. – С. 118–141.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г.** Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике // Земноводные. – Свердловск, 1971. – Т. 3. – 60 с.
- Швырев В.С.** Теоретическое и эмпирическое в научном познании. – М.: Наука, 1978. – 383 с.
- Щербак Н.Н.** Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. – Киев: Наук. думка, 1966. – 240 с.
- Шиленьков В.Г., Воронов Г.А.** Эколого-фаунистическая характеристика населения жуелиц южной тайги Камского Приуралья // Вопросы экологии и териологии. – Пермь, 1973. – С. 105–109. – (Учен. зап. Перм. пед. ин-та; Т. 109).

Шнитников В.Н. Постановка работ по изучению экологии млекопитающих // Краеведение. – 1929. – Т. 6, № 4. – С. 193–220.

Шор Е.Л. Птицы южной тайги Западной Сибири (межгодовые отличия численности и пространственная организация населения): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1998. – 26 с.

Шор Е.Л., Равкин Ю.С. Численность птиц южной тайги Западной Сибири в конце 60-х и в начале 90-х гг. // Фауна и экология животных Южного Зауралья и сопредельных территорий. – Екатеринбург; Курган, 1995. – С. 107–115.

Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. – М.; Л., 1938. – Т. 1, вып. 2. – 156 с.

Эколого-технологическое прогнозирование. Научный доклад Римского клуба (программа МАБ). Препринт. – Женева, 1981. – С. 89–91.

Энциклопедический словарь географических терминов. – М., 1968. – 437 с.

Юдкин В.А. Организация пространственного распределения птиц в репродуктивный период. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, Филиал «Гео», 2000. – 105 с.

Юргенсон П.Д. К методике бонитировки угодий для пушных зверей из семейства Mustelidae // Зоол. журн. – 1934. – Т. 13, вып. 1. – С. 117–127.

Юргенсон П.Д. К методике учета мышевидных грызунов в лесах // Науч.-метод. зап. Главн. упр. по заповедн. – 1939. – Вып. 4. – С. 33–38.

Amman Gene D., Baldwin P.H. A comparison of methods for censuring woodpeckers in spruce-fir forest of Colorado // Ecology. – 1960. – Vol. 41, N 4. – P. 699–706.

Balent G., Courtiade B. Modeling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France // Landscape Ecology. – 1992. – Vol. 6, N 3. – P. 195–221.

Benzecri J.P. L'analyse des donnees. II. L'analyse des correspondences. – Paris: Dunod, 1973. – 352 p.

Cattell R. Factor Analysis: an introduction to essentials. Part I and II // Biometrics. – 1965. – N 21. – P. 190–215.

Christaller W. Rapports fonctionnels entre les agglomerations urbaines et les campagnes // Congres International de Geographie, Comptes Rendus. – 1938. – N 2. – P. 123–138.

Elton Ch., Ford E.B., Baker J.R., Gardner A.D. The health and parasites of a wild mouse population // Proceedings of the Zoological Society of London. – L., 1931. – Pt. 3. – P. 657–721.

Ferrier S., Watson G., Pearce J., Drielsma M. Extended statistical approaches to modeling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modeling // Biodiversity and Conservation. – 2002. – N 11. – P. 2275–2307.

Göthe J.W., von. Hohen der alten und neuen Welt bildlich vergleichen // Allgem. geogr. Ephemeriden. – 1813. – Bd 41, N 1. – Stück. – S. 1–8.

Hayne Don W. An examination of the strip census method for estimating animal populations // J. Wildlife Manag. – 1949. – Vol. 13, N 2. – P. 145–147.

Hengeveld R. Dynamic Biogeography. – Cambridge University Press, 1990. – 345 p.

Holloway J.D., Jardine N. Two approaches to zoogeography: a study based on the distributions of butterflies, birds and bats in the Indo-Australian area // Proc. Linn. Soc. Lond. – 1968. – Vol. 179, N 2. – P. 153–188.

Humboldt A., von. Ideen zu einer Physionomie der Gewächse. – Tübingen: J.G. Cotta, 1806. – 28 S.

Hutchinson G.F. The niche: an abstractly inhibited hyper volume // The Ecological theatre and the Evolutionary play. – New Haven, Conn.: Yale University Press, 1965. – P. 26–78.

Japp W.B. The theory of line transects // Bird study. – 1956. – Vol. 3, N 2. – P. 93–104.

Järvinen O., Vaisanen R.A. Line transect method: a standard for field-work // Pol. Ecol. Stud. – 1977. – Vol. 3, N 4. – P. 7–17.

Kendeigh S.C. Measurement of bird populations // Ecol. Monographs. – 1944. – Vol. 14, N 1. – P. 67–106.

Kusnezov N. Numbers of species of ants in fauna of different latitudes // Evolution. – 1957. – Vol. 11, N 3. – P. 298–299.

MacArthur R.H. Pattern of species diversity // Biol. Rev. – 1965. – Vol. 40. – P. 510–533.

MacArthur R.H., MacArthur J.W. On bird species diversity // Ecology. – 1961. – Vol. 42, N 3. – P. 594–598.

Merikallio E. Über regional verbreitung der Land vogel in sud-und Mittelfinland, besonders in deren ostlichen Teilen, im Lichte quantitativen untersuchungen // Ann. Zool.-Bot. Fenn. Vanama. – 1946. – Bd 12, N 1. – S. 1–143; N 2. – S. 1–119.

Özesmi S.L., Özesmi U. An artificial neural network approach to spatial habitat modeling with interspecific interaction // Ecol. Modelling. – 1999. – N 116. – P. 15–31.

Palmgren P. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den waldern sudfinnlands // Acta Zool. Fennica. – Helsingforsiae, 1930. – S. 1–218.

Petersen C.G.J. The sea bottom and its production of fish-food: A survey of the work done in connection with the valuation of the Danish waters from 1883–1917 // Repts. Dan. Biol. Stat. – 1918. – N 25. – P. 1–62.

Rees Ph.H. Factorial ecology: an extended definition, survey, and critique // Econ. Geography. – 1971. – Vol. 47, N 2 (Supplement). – P. 220–223.

Tilghman N.G. Characteristics of urban woodlands affecting breeding bird diversity and abundance // Landscape and Urban Planning. – 1987. – N 14. – P. 481–495.

Zetterberg H. On theory and verification in sociology. – N.Y.: Totawa, 1965. – 177 p.

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
Глава 1	
ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ	7
1.1. Объект и проблемы зоогеографии	7
1.2. Место зоогеографии в системе наук	8
1.3. Введение в факторную зоогеографию	13
1.3.1. Исходные понятия и допущения	13
1.3.2. Подходы к анализу материала	19
1.3.3. Соотношение классификации, типологии и хорологии	24
1.3.4. Автоматическая классификация (кластерный анализ)	25
1.3.5. Представления о типах населения животных	28
1.3.6. Особенности факторного направления исследований	32
1.4. Системный подход к анализу населения	35
1.5. Временной аспект зоогеографии и ее субъектные подразделения	40
1.6. Пространственно-временной континуум населения	43
Глава 2	
МОНИТОРИНГ РАЗНООБРАЗИЯ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ КАК ОСНОВА ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ	45
2.1. Концепция и основные подходы	45
2.2. Методы сбора материала и его первичной обработки	49
2.2.1. Учет птиц	49
2.2.2. Учет мелких млекопитающих и амфибий	71
2.2.3. Учета рептилий	85
2.3. Организация и ведение мониторинга разнообразия наземных позвоночных	87
2.3.1. Подходы и принципы организации	87
2.3.2. Сроки полевых работ, периодичность, объемы и нормы сбора	88

Глава 3

ПРИНЦИПЫ, МЕТОДЫ И СПОСОБЫ УПОРЯДОЧИВАНИЯ ПЕРВИЧНОГО МАТЕРИАЛА	89
3.1. Классификации животного населения	89
3.2. Выявление пространственно-типологической структуры и построение графа сходства	99
3.3. Идеализация классификационных представлений и структурных графов	102
3.4. Организация населения	103

Глава 4

ВОЗМОЖНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ	107
4.1. Особенности масштаба, методики учета и системы ценностей исследователя	107
4.2. Воспроизводимость и надежность экспертных оценок неоднородности среды	109
4.3. Экологическая значимость структурообразующих факторов, выявляемых при анализе животного населения	115
4.4. Причины большей учтенной дисперсии при аппроксимации пространственной неоднородности животного населения по меньшим выборкам	116
4.5. Влияние годовых различий на надёжность выявления пространственной структуры и организации населения	119

Глава 5

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ	121
5.1. Особенности картографирования населения животных	121
5.2. Карты местообитаний животных	124
5.3. Классификация населения как основа для составления легенды карты	126
5.4. Способы компенсации различий в объемах собранного материала	131
5.5. Компенсация различий в размерности и численности животных	134
5.6. Особенности характеристик населения на картах, выполненных по коэффициентам сходства	136
5.7. Информативность легенд	136

Глава 6

МЕТОДИКА СТОИМОСТНОЙ И ЦЕННОСТНОЙ ОЦЕНКИ РЕСУРСОВ НАЗЕМНЫХ ЖИВОТНЫХ И РАСЧЕТА УЩЕРБА, НАНОСИМОГО ЖИВОТНОМУ МИРУ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ	141
6.1. Термины и понятия.	142
6.2. Принципы расчета ущерба по животному миру от хозяйствен- ной деятельности	143
6.3. Порядок расчета сумм компенсации и возмещения ущерба по животному миру	148
6.3.1. Биосферный ущерб по наземным позвоночным	148
6.3.2. Биосферный ущерб по беспозвоночным	149
6.3.3. Хозяйственный ущерб	150
6.3.4. Сумма компенсации и порядок возмещения ущерба	151

Глава 7

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОБОБЩЕНИЯ В ФАКТОРНОЙ ЗООГЕОГРАФИИ	154
7.1. Соотношение эмпирических и теоретических представлений	154
7.2. Допущения и постулаты	155
7.3. Принципы формирования неоднородности животного населения	159
7.3.1. Видовые принципы и правила	160
7.3.2. Принципы и правила формирования населения.	163

Глава 8

РЕЖИМНО-РЕСУРСНАЯ ТЕОРИЯ ОРГАНИЗАЦИИ НЕОДНОРОДНОСТИ СООБЩЕСТВ	167
--	-----

Глава 9

ФОРМАЛИЗАЦИЯ И ВЕРИФИКАЦИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ	173
9.1. Модель пространственной неоднородности населения животных	173
9.2. Модель распределения видов животных	176
9.3. Простейшая модель животного населения	179
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	181
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	184

Научное издание

Равкин Юрий Соломонович,
Ливанов Станислав Генрихович

ФАКТОРНАЯ ЗООГЕОГРАФИЯ

Принципы, методы и теоретические представления

Редактор Т.А. Никитина

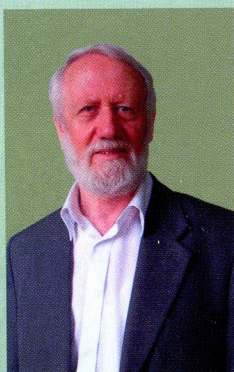
Художник К. Сафонова

Корректор Е.В. Литвиненко

Оператор электронной верстки В.Е. Постникова

Изд. лиц. 020297 от 23.06.97. Сдано в набор 24.09.07. Подписано в печать.
25.12.07. Формат 60 × 90 1/16. Усл. печ. л. 12,8. Уч.-изд. л. 12,3 + 0,2 цв. вкл.
Тираж 1000 экз. Заказ № 956.

Сибирская издательская фирма "Наука" РАН. 630099,
ул. Советская, 18.



РАВКИН ЮРИЙ СОЛОМОНОВИЧ

Доктор биологических наук, профессор, Заслуженный деятель науки Российской Федерации. Автор и соавтор 262 публикаций, в том числе десяти монографий. Один из организаторов первого в стране банка данных коллективного пользования по численности наземных позвоночных. Разработал и реализовал методики географического мониторинга наземных позвоночных, стоимостной и ценностной оценки ущерба, наносимого животному миру при реализации крупных хозяйственных проектов, а также систему статистического прогноза изменений животного населения во времени и пространстве. Заведует лабораторией зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН в Новосибирске.



ЛИВАНОВ СТАНИСЛАВ ГЕНРИХОВИЧ

Кандидат биологических наук. Автор и соавтор более 100 научных публикаций, в том числе трех монографий. Основные научные интересы связаны с выявлением пространственно-временной организации населения наземных позвоночных, разработкой концепции и реализацией мониторинга разнообразия животного мира. В настоящее время — ведущий научный сотрудник лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН в Новосибирске.

ISBN 978-5-02-023185-6



9 785020 231856