



<http://ecopri.ru>

<http://petsu.ru>

**Издатель**

ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет»  
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

**ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ**

<http://ecopri.ru>

**Т. X. № X(X). XXXXXXX, XXXX**

**Главный редактор**

А. В. Коросов

**Редакционный совет**

В. Н. Большаков  
А. В. Воронин  
Э. К. Зильбер  
Э. В. Ивантер  
Н. Н. Немова  
Г. С. Розенберг  
А. Ф. Титов

**Редакционная коллегия**

Г. С. Антипина  
В. В. Вапиров  
А. Е. Веселов  
Т. О. Волкова  
В. А. Илюха  
Н. М. Калинкина  
А. М. Макаров  
А. Ю. Мейгал

**Службы поддержки**

А. Г. Марахтанов  
А. А. Кухарская  
О. В. Обарчук  
Н. Д. Чернышева  
Т. В. Климяк  
А. Б. Соболева

**ISSN 2304-6465**

**Адрес редакции**

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Красноармейская, 31. Каб. 343.

E-mail: [ecopri@psu.karelia.ru](mailto:ecopri@psu.karelia.ru)

<http://ecopri.ru>



УДК 574:591.9

## Экология и биогеография (некоторые соображения)

**РАВКИН**  
**Юрий Соломонович**

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
zm@eco.nsc.ru*

**Ключевые слова:**

методология  
понятия и методы зоогеографии  
флора  
фауна  
растительность  
животное население  
системы  
кластерный анализ  
разнообразие  
зональность  
факторы  
режимы

**Аннотация:**

Рассмотрены методы и подходы к выявлению и оценке связи факторов среды и изменчивости суммарных показателей и облика флоры, фауны, растительности и животного населения по заданным градиентам среды и поиска трендов имманентной неоднородности сообществ. Обращено внимание на целесообразность оценок связи не только с отдельными факторами, но их неразделимыми сочетаниями – природно-антропогенными режимами. Показаны различия целевой и ценностной устремлённости в исследованиях и связанной с этим их большей «географичности» или «экологичности».

© Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 07 сентября 2013 года

*Памяти Юрия Ивановича Чернова*

К 75-летию Ю. И. Чернова вышла книга его избранных трудов – «Экология и биогеография» (2008). Когда я перечитывал её, у меня возникло желание высказать ряд соображений, взяв за основу структуру этой работы. В статье сохранены заголовки, подзаголовки и номера разделов упоминаемой монографии.

### 1. Понятия, методы, методология

#### 1.1. Флора и фауна, растительность и животное население

В первой фразе этого раздела утверждается, что разграничение аспектов изучения композиций видов (флоры, фауны) и совокупностей особей разных видов (растительности и животного населения) – важнейший принцип исследования растительного и животного мира. Мне кажется, что дело не в принципиальных отличиях в научных подходах и задачах, а в объёме и детальности анализируемого материала и в большей сложности, трудоёмкости сбора данных о растительности и населении. Поэтому до сих пор чаще анализируют флору и фауну, т. е. списки видов, а не растительность и население животных, особенно вместе взятые. В первом варианте обследованность территории выше и полнее. Сбор количественных данных, особенно о животном населении, начат позднее, требует стационарных работ и больших затрат времени и сил. Если надеяться, что вся поверхность Земли будет обследована достаточно полно в рамках этого подхода, то оба подхода сольются в единый методологический и ценностный комплекс, и разделение их не будет иметь смысла. Но если это и случится, то не скоро, и разделение – вынужденное и непринципиальное – сохранится ещё долго. Хотя уже есть примеры одновременного описания и анализа фаунистического состава сообществ по числу видов и количеству особей, отнесённых к разным типам фауны, и использования населенческих подходов и методов обработки данных при фаунистическом районировании (Равкин, 1973; Блинова, Равкин, 2008 и др.). Все классические задачи изучения флоры и фауны можно решать с использованием количественных характеристик видов или иных таксонов систематики. Скорее всего, это только увеличило бы

информативность представлений. Причины или корреляции с факторами группирования видов в сообщества как в прошлом, так и в настоящем связаны с ранее существовавшим и современным флоро-фаунистическим составом. Поэтому размежевание подходов и объектов анализа связано с ограничением задачи по обеспеченности имеющимися материалами, чтобы её решение стало выполнимым в обозримый отрезок времени.

Различия во флоро-фаунистических представлениях связаны в данном случае с разным объёмом используемой информации, а не с принципами анализа и получения результатов. Представления, формируемые на данных разных объёмов, отличаются лишь по полноте. При этом полного охвата быть не может по определению, т. к. анализ и описание всегда ограничены своей задачей. Но это вовсе не значит, что закономерности, выявленные, например, при фаунистическом и населенческом анализе, вступают в противоречие между собой. Они дополняют друг друга. Биота может быть рассмотрена как статистический ансамбль с внешним ограничением, в котором отдельные естественные или гносеологические части (блоки) в значительной степени независимы и лишь за счёт эмерджентности образуют единое целое. Возможно и иное рассмотрение населения как системы, организованной иерархически. Все выявленные закономерности входят в единую систему формирования (организации) биоты, в том числе её пространственной неоднородности. Разные подходы и методы лишь способствуют в большей или меньшей степени выявлению, описанию и демонстрации закономерностей формирования составляющих биоту блоков или выделенных в ней частей при ограничении исследовательских задач.

Доминирование в зоогеографии ландшафтно-зональных аспектов изучения сообществ происходит не от смешения экологии и биогеографии, а от навязывания зонально-ландшафтных границ животному населению, в то время как методологически корректно проведение их исключительно по признакам изучаемых или классифицируемых объектов. Совпадения и несовпадения с различиями в условиях правомерно использовать лишь для объяснения неоднородности животного населения и растительности, а также выявления факторов среды, её определяющих. Однако рассмотрение и описание отличий флоры и фауны, растительности и животного населения по зональному градиенту вполне допустимо.

Различия в биогеографии и экологии, с моей точки зрения, подобны разнице в изучении функционирования и морфологии, в данном случае пространственной неоднородности растительности, животного населения и биоценозов в целом. При этом изучение территориальной неоднородности сообществ, в том числе пространственной изменчивости в функционировании, следует относить к географии, а принципиальную (локальную, типологическую) изменчивость в функционировании – к экологии. Причём одни и те же данные, выводы, результаты и публикации могут быть одновременно отнесены к обеим наукам. В каждом конкретном случае их деление правомерно по целевому использованию и устремлённости в обобщении. То же относится и к различию зоогеографии и геозоологии. Материал нередко собирают и обобщают, объединяя его с зоологическими данными и сведениями по морфологии, экологии и другим зоологическим направлениям, для углубления знаний в рамках этой науки. Такие работы и публикации следует считать зоологическими, экологическими, биологическими. В случае когда обобщение, сопоставление и т. п. идёт в общем географическом плане, исследования надо считать зоогеографическими и, соответственно, географическими (Равкин, Лукьянова, 1976). При этом граница исследования и использования его результатов может быть смещена как угодно далеко в сферу влияния или область познания соседней науки или направления. Единственным основанием для соответствующих ограничений служит лишь целесообразность в решении поставленной задачи.

От неправомерного навязывания границ зон, подзон и биогеоценозов флоре, фауне, растительности или животному населению может избавить использование кластерного или факторного анализа по сходству в признаках, характеризующих только классифицируемые объекты. Так, для животного населения это видовой состав, соотношение видов по численности, биомассе, трансформируемой энергии и т. п., но не заданная принадлежность к зонам, подзонам, ландшафтам, провинциям и другим параметрам среды. Заданность границ среды правомерна лишь на начальном этапе разделения животного населения и/или фауны при сборе данных, когда проводят учёты животных или выявляют виды, встречающиеся на исследуемой территории. В этом случае выявленные в процессе анализа границы таксонов классификации сообществ справедливы лишь в более мелком масштабе (более крупном иерархически территориальном ранге). При изучении растительности такой необходимости нет, т. к. размер пробных площадок невелик и их заведомо закладывают на условно однородных участках растительности. Далее по сходству фауны или населения выделяют кластеры проб, похожие по условиям выбранного алгоритма агрегации (классифицирования), которые отличны от

всех остальных групп. В этом случае есть возможность сопоставлять выявленные границы этих групп с географическими, климатическими, экологическими и другими границами среды и объяснять по предметным соображениям совпадение их коррелятивными или причинными связями.

О физико-географической, ландшафтной предопределённости, вопреки трактовке свойств фауны у сторонников ландшафтно-зональной концепции фаунистического комплекса, Ю. И. Чернов пишет достаточно определённо. Путаницу иногда вносит смешение двух разных задач в пределах одной и той же проблемы. С одной стороны, классификации видов по сходству распространения (выявление типов фауны по Б. К. Штегману, 1938) или распределения (с учётом их обилия), с другой – фаун или вариантов населения. В первом случае по результатам кластерного анализа выделяют типы, подтипы, классы населения, во втором, при фаунистическом районировании, – районы, округа, провинции, подобласти, регионы и ряды (Равкин и др., 2010а, б; 2011). Таким образом, классификацию видов осуществляют по сходству их распространения, а населения или фауны – по сходству их облика.

При фаунистическом анализе используют индексы общности по присутствию и отсутствию видов, а при классификации населения – по его сходству с учётом обилия (индексы для количественных признаков). При фаунистическом районировании возможно использование количественных признаков с учётом частоты встречаемости вида не в отдельно взятых участках исходного разделения, а по отношению суммы числа встреч вида в том или ином выбранном таксоне классификации к числу вошедших в него участков. Этот приём использован для повторной агрегации, т. к. на исходных ноль-единичных показателях классификация видов очень неопределённа из-за трудности выявления сгущений по сходству в многомерном пространстве признаков.

Мои представления о флоре и фауне имеют нечто общее со взглядами Б. А. Юрцева (1982, по Чернову, 2008). Только Б. А. Юрцев считал растительность частью флоры (соответственно, животное население – частью фауны), а я, напротив, флору рассматриваю как часть характеристики растительности. При этом он считал флорой и фауной списки видов, встреченных на той или иной территории, в случае достаточно полного выявления. Видовой состав растительности и животного населения – это, с моей точки зрения, часть фауны того или иного местообитания при крупномасштабном рассмотрении или обусловленная неполнотой выявления.

Эти представления, так же как и высказанные Б. А. Юрцевым, вовсе не исключают отдельного анализа флоры и растительности, фауны и населения. Они провозглашают допустимость флористического и фаунистического анализа растительности и животного населения. Такой анализ возможен как минимум в двух аспектах. Первый из них – анализ флористического состава растительности (фаунистического анализа животного населения) и, соответственно, видового состава (при неполноте выявления флоры и фауны). Во втором аспекте анализ ведут при помощи подходов и методов, принятых при изучении растительности и населения, но по спискам встреченных видов (Блинова, Равкин, 2008, 2009).

В общем, похоже, что нет чёткого разграничения флоро-фаунистического, синэкологического, популяционного и иных аспектов изучения биоты. Видимо, допустимо любое смешение подходов, так же как и исследование этих аспектов в чистом виде. Важен лишь результат: при любом подходе и любой их совокупности должны быть получены новая информация, новые представления, дополняющие ранее существующие, или хотя бы подтверждающие уже известное, или опровергающие прежние взгляды. Возможны ошибочные решения, методические и методологические просчёты. Они могут быть выявлены при продолжении работ иными средствами. Как правило, имеет место смещение акцентов, иная иерархия границ таксонов и взаимное дополнение различных представлений.

#### 1.2. Понятие «животное население» и принципы геоэкологических исследований

Прежде всего, следует заметить, что речь должна идти не о двух подходах – геоэкологическом и зоогеографическом, а скорее о четырёх. Кроме первых двух, надо разобраться, видимо, ещё и с геоэкологическим и эколого-географическим подходами. Специфика моих представлений заключена в том, что на характер, объём и направленность исследований существенно влияют целевая установка и система ценностей исследователя. В связи с невозможностью полного охвата биоценоза в конкретных исследованиях, обычно пытаются осознанно сократить объём задачи. Можно выделить из биоценотического (синэкологического) направления его зоологический аспект. Это приводит к ослаблению комплексности работ и отходу от биоценологии к исследованию животного населения как такового, отодвигает на будущее синтез представлений о взаимоотношении и взаимовлиянии растительности, микробного и животного населения в полном объёме. В результате животное население остаётся центральным объектом исследования, а всё остальное считают средой, отличиями которой объясняют неоднородность сообществ.

Подобную дифференциацию целей и задач можно продолжить, отчлняя изучение только географических изменений животного населения. Однако в этом случае поставленную задачу следует относить не к зоологии и синэкологии, а к географии, вернее, к её экологической или морфологической части. При этом так же, как при выделении геоэкологии видов из синэкологии, основными причинами разъединения служат, с одной стороны, необходимость сокращения объёма работ настолько, чтобы они были реально выполнимы в обозримое время, а с другой – ограничение, накладываемое профессиональной подготовкой исполнителя, его интересами и системой ценностей. Это, в свою очередь, диктует направленность работ и приоритеты. Экологи и зоологи, упрощая представления, устремлены в своих исследованиях вглубь, а географы – вширь. Первые вынуждены жертвовать подробностью анализа в пространстве, решать задачу выявления принципов функционирования, а вторые игнорируют или нивелируют временные и локальные отличия в функционировании, ибо невозможно одновременно быть во всех точках пространства.

Обычно не выделяют географический аспект симфизиологии (в понимании В. Н. Беклемишева, 1970) хотя одновременное проведение исследований локально с принципиальной стороны и в пространстве на больших площадях почти невозможно. Конкретное исследование и публикацию можно отнести к геоэкологии, зоогеографии, геоэкологии или экогеографии лишь по целевой направленности работ или по их использованию. Одни и те же исследования и визуализацию их результатов при обобщении с объектами экологического или географического изучения можно отнести при необходимости к разным направлениям и наукам. Поэтому заранее монополизировать понятие «животное население» для применения только в рамках геоэкологических исследований, едва ли целесообразно. То же самое может быть отнесено и к структурным представлениям. Использование их, естественно, геоэкологическое направление не исчерпывает. Системный подход применяют в самых различных науках. При этом объекты изучения рассматривают как системы. В этом случае термин «структура» (инвариант системы), можно употреблять при исследовании самых разнообразных объектов. В геоэкологии это порядок сочетания животного населения отдельных ярусов (страт, слоёв), в зоогеографии – порядок территориальных изменений животного населения. Поэтому отнесение тех или иных работ и их результатов к определённым направлениям хотя и имеет некоторое значение, особенно при их планировании, но не может быть однозначным. Как я уже говорил, оно связано с их целью или использованием.

Понятие «типология животного населения» тоже неоднозначно. Нередко этот термин применяют как синоним классификации, хотя есть ещё одна трактовка. Типологию можно понимать как формирование представлений об идеальных типах, подобных идеальному газу. Его не существует в реальности, но использование представлений о нём наилучшим образом отражает общие свойства газов, без искажений и отклонений, связанных с сочетанием условий и индивидуальной специфики конкретного вещества. В географии типологию противопоставляют хорологии и топологии. В первом случае в типологии игнорируют так называемую хорологическую аксиому, т. е. территориальную смежность географических выделов. При этом каждый индивидуальный территориальный выдел рассматривают как представителя типа сходных участков и не принимают во внимание его индивидуальные свойства (Нееф, 1974). Топологию отличает запрет на навязывание каких-либо априорных границ при крупномасштабном географическом исследовании и обязательность выявления «естественных» границ после изучения реальной неоднородности.

### 1.3. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы

Едва ли можно согласиться с утверждением, что организмы и клетки имеют статистическое содержание, а сообщества – структурно-типологическое, и что оценка их разнообразия полярна количественным показателям. Скорее наоборот, степень системности у клеток и организмов выше, чем у сообществ. С моей точки зрения, число особей и число видов – количественные показатели, а показатель качества – то, какие именно виды образуют это число. В понятие разнообразия входят как количественные, так и качественные характеристики. Сообщества в целом, и особенно население отдельных систематических групп, вполне можно рассматривать как наиболее примитивные системы с наименьшей внутренней интеграцией – статистические ансамбли с внешним ограничением (Сержантов, 1972). То есть было бы болото, а лягушки напрыгают, и ровно столько, сколько может прокормиться и жить на данной территории.

### 1.4. Экология – задачи и перспективы

Экологию определяют как систему научных дисциплин, изучающих жизнь на надорганизменном уровне организации. Такое определение лишено информации о специфике экологии, т. к. значительная часть зоологии и ряда других биологических наук не входит в экологию, но исследует жизнь на

надорганизменном уровне, например систематика или эволюционное учение. С моей точки зрения, в самом общем представлении экология – это наука о функционировании надвидовых сообществ. Частные экологические дисциплины (экология видов) входят в соответствующие науки – ботанику, зоологию и т. п., а дисциплины, изучающие пространственную неоднородность (горизонтальную изменчивость или морфологию сообществ), должны входить в состав географии в соответствии с целевой направленностью работ, публикаций, а также использования результатов исследования и собранных данных. Естественно, что без знания закономерностей взаимосвязей и взаимоотношений особей вида и популяций нельзя говорить о функционировании сообществ, поэтому, как я писал раньше, речь идёт о цели, для достижения которой проводят исследования или о направленности анализа и обобщения собранных материалов. Ю. И. Чернов (2008) общей задачей экологии считал раскрытие механизмов функционирования природных комплексов.

#### 1.5. Проблема эволюции на биоценотическом уровне организации жизни в отечественной биологии

##### Флоро-фауногенез и филоценогенез

Главным критерием при флористическом и фаунистическом районировании Ю. И. Чернов (2008) считал эндемизм. Это справедливо в исторической зоогеографии. При районировании по современной флоре или фауне все виды равноценны, и больший вес в районировании должны иметь чаще встречающиеся виды. Только в этом случае можно надеяться на оценку иерархии влияния факторов прошлой и современной среды на формирование рецентных флор и фаун. Тождества нет не только в результатах районирования по флоре и фауне, но даже по отдельным классам наземных позвоночных, несмотря на определяющее влияние одних и тех же факторов среды (Равкин, Богомолова, Николаева, 2013). Различия связаны с разной степенью толерантности отдельных классов позвоночных, и тем более растений и животных, так же, как с разной реакцией видов на одни и те же факторы при равной силе их проявления на местности. Однако это вовсе не препятствует единому флоро-фаунистическому районированию, если при анализе считать равным вес каждого вида. При желании не потерять информацию о малопредставительных группах возможно районирование их с равным весом, например, отдельно по фауне или населению беспозвоночных и позвоночных (Равкин и др., 2011).

#### 1.7. Комплекс беспозвоночных – обитателей травостоя как ярус животного населения

Возможна и иная трактовка понятия яруса животного населения. Мне кажется, лучше говорить о распределении животных по ярусам среды. Суточные миграции беспозвоночных из почвы в травостой и обратно при рассмотрении видов как ярусных групп (ярусов населения) или одновременное/поочерёдное использование разных ярусов растительности, почв или биогеоценоза в целом позвоночными неизбежно создадут трудности разделения населения на ярусы. В то же время оценка динамического обилия разных видов (с учётом времени пребывания) вполне соответствует задаче дифференцированного рассмотрения населения. При этом ряд проблем будет снят, но возникнут иные трудности, связанные с необходимостью отдельного учёта по ярусам. Правда, грубое, априорное разделение возможно и по имеющимся данным.

#### 1.8. Синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа\*

Всё многообразие показателей, используемых при анализе структуры сообществ, по мнению Ю. И. Чернова, можно разделить на три категории: 1 – показатели качественного состава (видов и других систематических категорий); 2 – количественные характеристики населения (обилие, встречаемость и др.); 3 – трофо-энергетические характеристики. Возможен и иной взгляд. Во-первых, трофо-энергетические характеристики – тоже количественные, поэтому, видимо, стоит проводить первое разделение показателей на качественные и количественные или на первичные (исходные) и вторичные (рассчитанные по первичным). В первом случае группу 2 и 3 сначала следует рассматривать вместе. Во втором варианте часть первой и второй групп (только видовой состав, обилие по видам и, видимо, биомассу по размерным группам) следует считать первичными, а все остальные – вторичными, т. е. рассчитанными по первичной информации. Ко второй группе следует отнести и облик населения (его «физиономию»). Составными частями его служат все показатели как отдельно взятые, так и сводные – в виде индексов, простых или парных, которые могут служить основой для самых разнообразных классификаций. Последние могут быть методом и итогом анализа, его результатом или основанием для дальнейшего исследования, в частности для выявления факторов среды и внутринаселенческих отношений, определяющих пространственно-типологическую неоднородность сообществ. Классификации могут быть иерархическими без оценки межгрупповых связей или с расчётом и использованием последних для построения графов, на одном или нескольких уровнях классификации (том или ином ранге её таксона).

---

\* Этот раздел включает подходы, методы и результаты исследований по наземным беспозвоночным и позвоночным.

Графы служат для выявления трендов (градиентов), широко, а не локально в пространстве действующего влияния факторов или их неразделимых сочетаний (природно-антропогенных режимов), а также для качественной оценки их связи с неоднородностью населения. В качестве примера использования графа рассмотрим изменчивость летнего населения птиц Северо-Восточного Алтая. Предположим, что все пробы (варианты населения без сообществ посёлков, рек и озёр) по результатам кластерного анализа разделены на пять групп, совпадающих с высотно-поясным делением этой провинции на части: предгорно-лесостепную, предгорно-низкогорную лесную, среднегорно-таёжную, среднегорно-редколесную (подгольцовую) и высокогорно-тундровую (гольцовую). В этом случае ясно, что неоднородность населения связана с высотной поясностью, которую, в свою очередь, формирует гидротермический режим (соотношение тепла и влаги). Его определяют абсолютные высоты местности и направленность хребтов. Кроме того, высотная поясность связана с характером растительности, в частности с облесённостью. Их тоже определяет гидротермический режим. При этом, если не рассчитано и не указано значимое сходство кластеров между собой, мы не можем сказать, какие тенденции (тренды) преобладают в этой совокупности. Возможны два варианта: максимальные (или значимые) связи объединяют группы сообществ последовательно в ряд от предгорных, через низкогорные, к среднегорным и, наконец, к высокогорным. В этом случае доминирование влияния высотной поясности очевидно. Возможна и иная последовательность смены сообществ: от темнохвойно-таёжных среднегорных лесов к низкогорным хвойно-лиственным, затем к мозаичным участкам (среднегорным редколесным и предгорным лесостепным) и далее – к открытым и закустаренным местообитаниям предгорий и высокогорий. В этом случае мы должны констатировать преобладание влияния облесенности. При первом рассмотрении доминирующей тенденцией была высотная поясность. Этот ряд, хотя и построен по матрице коэффициентов сходства, в одномерном пространстве отражает лишь одну тенденцию. На самом деле в населении птиц, как в статистическом ансамбле с внешним ограничением, число значимых структурообразующих факторов гораздо больше, т. к. блоки или виды имеют разные закономерности распределения. Так, можно выделить виды птиц лесных и открытых пространств; предгорных, низкогорных и высокогорных и т. д. От соотношения их встречаемости и зависит основной тренд.

Для выявления этих направлений изменчивости служат методы многомерного шкалирования. Их использование показывает, что ряд изменений по высоте не одномерен, поэтому граф изогнут и имеет вид полумесяца, в середине которого расположено население птиц лесов, а в «рогах» полумесяца – сообщества сначала мозаичных местообитаний, а потом – открытых. Изгиб ряда связан со степенью облесённости территории, поскольку за счёт сходства в составе птиц открытых пространств «рога» полумесяца сближаются, и можно говорить о влиянии как поясности, так и облесённости (Равкин, 1984). Факторное пространство в данном случае уже двухмерно.

На самом деле количество факторов, определяющих пространственно-типологическую изменчивость населения птиц, значительно больше. Оценку их влияния и иерархии значимости следует относить к задачам факторной зоогеографии (Равкин, Ливанов, 2008), которая вообще-то входит в географию, а не в зоологию и экологию, поскольку её цель – изучение географической (горизонтальной) морфологии сообществ (населения). При этом в качестве основы для расчёта коэффициентов сходства можно использовать как видовые показатели обилия, встречаемости, биомассы, трансформируемой энергии, так и показатели любых экологических или систематических групп (вместо видов). Каждый из этих показателей «акцентирует» внимание исследователя на облике населения по числу особей встреченных видов, по их доле в сообществе, а также по иным видовым показателям или по группам видов. Так, для выявления неоднородности населения вполне удовлетворительный результат даёт обычно анализ обилия, а при существенных годовых колебаниях, как, например, у мелких млекопитающих, – встречаемость (доля от суммарного обилия). Использование встречаемости сглаживает разницу, но не учитывает различий в обилии при одинаковом соотношении. Так, скажем, при плотности населения в 100 и 10000 особей/км<sup>2</sup>, при одинаковом соотношении видов, сходство будет 100-процентным, а по обилию – очень низким (разница в 100 раз).

Однако иногда оценка по числу особей также не соответствует нашим представлениям о сходстве. Например, если велика разница в массе и, соответственно, в биоценотической значимости как у крупных и мелких млекопитающих. Как правило, чем крупнее животное, тем реже его встречают, и ошибка оценки обилия больше. Поэтому нередко переход на биомассу приводит к артефактам из-за низкой надёжности оценок обилия редких видов, которые по биомассе выходят в преобладающие и

определяют сходство сообществ по этому признаку. В этом отношении более сбалансированную оценку дают показатели количества трансформируемой энергии по видам. И все эти и остальные показатели можно использовать как в морфологическом анализе неоднородности (горизонтальной, пространственно-географической), так и в оценке вертикальной неоднородности по ярусам и трофическим соотношениям во времени или на локальном уровне для выявления принципов функционирования сообществ (синэкологической, биоценотической). В реальности эти подходы зачастую используют как при временном, так и пространственном, и в итоге - в пространственно-временном и локальном анализе. Поэтому, как я уже неоднократно писал, одни и те же данные и итоги их анализа можно использовать при разных подходах, и дело лишь в системе ценностей исследователя, т. е. в том, что его больше интересует: изменения во времени, пространстве или в принципе, без учёта пространственно-временных отличий. Последнее очень трудно выдержать в чистом виде, и постоянно выявляют пространственно-временные отличия, а не чисто локальные. Поэтому и нередки споры: что есть зоогеография и геоэкология, география и экология и т. д. Поскольку мир един и многогранен, то такое разделение имеет смысл лишь при ограничении задачи для решения её в обозримые сроки. Дело в возможностях, вкусах и профессиональной подготовке исследователя - какую часть объективной реальности выбирает он в качестве объекта изучения. Однако система ценностей исследователя определяет то, чем он в большей степени готов пренебречь или пожертвовать при невозможности объять необъятное. Поэтому при неизбежности ограничения «экологи» жертвуют пространством и временем, оставляя функционирование, а «географы» - временем и функционированием, отдавая приоритет пространственной изменчивости.

Исходя из всего этого, деление одних и тех же показателей следует проводить по сфере их использования, т. е. применения в симфизиологическом (функциональном) или симморфологическом анализе, каждый из которых можно делить на анализ локальной, пространственной и временной направленности.

#### Систематический состав

Как мне кажется, понятия «фауна», «фаунистический состав», «видовое богатство», «разнообразие» и «фаунистический комплекс» (тип фауны) - т. е. всё, что связано с видами без количественных показателей обилия, встречаемости и т. п., - образуют одну группу признаков сообществ (населения). Фауна - это список видов, встреченных на той или иной территории. Конкретная (локальная) фауна - это тоже фауна, но меньшей территории, хотя чётких границ по площади или особенностям границ (ландшафтным, административным, формальным) нет. Поэтому можно говорить о крайних состояниях на экспертном уровне (большие или малые по территории участки). Понятие фауны включает дополнительные характеристики и ограничения (полная-неполная, ископаемая-рецентная, сезонная-годовая). Полная фауна - чисто умозрительное понятие, поскольку фауна постоянно меняется в результате проникновения одних видов или вымирания других. Поэтому фауна всегда неполна вследствие неполноты обследования и всегда отнесена к тому или иному времени и территории. Дополнительную изменчивость порождают постоянные уточнения в систематике. Видовой состав населения - это тоже фауна, но уже не все встреченные когда-либо виды, а зарегистрированные в приводимых или используемых материалах количественных учётов животных. Не следует отождествлять видовой состав с видовым богатством и разнообразием. Первый - это число видов в фауне (любых территорий и временных отрезков), второе - оценка его в виде любого коэффициента, в первую очередь как соотношение числа видов и выравненности по любому параметру - обилию, биомассе и т. д.

К этой же группе следует отнести понятия «тип фауны» и «фаунистический комплекс». Нередко для одного и того же понятия используют или тот, или другой термин. Для видов, встреченных на определённой территории, чаще используют слово «комплекс», а типом фауны, вслед за Б. К. Штегманом (1938), считают группу видов с гипотетически единым генезисом, но фактически - с похожими ареалами. Следует отметить, что слово «комплекс» очень неопределённо, а «тип» плох тем, что при классификации это, как правило, универсальное название таксона, причём сравнительно высокого ранга. Противоречие состоит в том, что у Б. К. Штегмана это тип не фауны, а распространения и происхождения оцененных по зрительному сходству ареалов и частоты встречаемости видов, отнесённых к одному роду, семейству, а для подвидов - к виду. При классификации фаун типом фауны следует считать ранг таксона (группы фаун участков со сходным по тем или иным признакам и алгоритмам объединения, очередности проявления в процессе классифицирования и т. д.). Поэтому каждый раз следует оговаривать, что подразумевается под использованным термином.

Фаунистическим составом я считаю соотношение (долю) видов или особей разных типов фауны

(комплексов видов, если считать их синонимами) в населении той или иной территории. Исходя из этих соображений, следует принять, что фауна – это одна из характеристик населения (состав и соотношение видов с учётом обилия) или, с равной правомочностью, что население – это фауна с характеристикой обилия. А посему нет принципиальных отличий и тем более необходимости противопоставления фауны и населения – так же, как исторического и рецентного рассмотрения их неоднородности. Это всё об одном и том же – о животном мире – при разной полноте имеющейся или использованной информации, подходах и вынужденных ограничениях объёма решаемых задач.

Я не могу согласиться с мнением, что нужно стремиться не к единому объёму собираемых данных, а выявлять статистическими методами размер выборки, ориентируясь на полноту выявления фауны и обилия каждого встреченного вида. Конечно, это было бы здорово, но не реализуемо в конкретных исследованиях из-за бесконечного увеличения трудоёмкости работ, а также избыточности затрат по многочисленным видам и недостатком (в любом варианте) – по редким. Поэтому специфичной задачей можно считать анализ видового состава и богатства в географическом плане. При этом используют так называемый типологический подход, когда сначала определяют по физиономическим признакам среды наименьшую единицу рассмотрения, одного ранга ландшафтной или геоботанической классификации, т. е. однотипное местообитание из числа характерных и представительных. Конечно, похожесть населения при сходных типологических условиях не стопроцентна, но, как правило, указанное допущение оправдывает уменьшение трудозатрат при мелком и среднем масштабе рассмотрения. Однотипность и единый ранг исключает сбор материала для одной и той же задачи в таких разных по рангу выделах, как плакорная дубрава и центральная часть поляны среди дубравы или край поляны, днище оврага в лесу и облесённый лог в степи. Или надо рассматривать всё в более мелком ранге: центр дубравы, край дубравы; днище оврага в лесу; склоны оврага в лесу; или облесённый лог в степи; облесённый лог в дубраве и т. п. или степь косимая и некосимая, дубрава плакорная, облесённый лог в степи, овраг в лесу. При этом единый ранг наименьшей единицы рассмотрения исследователь выбирает по принципу: подробнее исследовать выбранную территорию я не могу или не хочу (Беклемишев, 1970; Харвей, 1974). Этот подход приемлем при изучении морфологии сообществ и в общем может быть использован для любой группы животных, исходя из представлений, что выбранный индивидуальный участок, если он достаточно репрезентативен по отношению к выделу, как представитель определённого типа местообитания, будет иметь, как правило, более сходное население внутри определённого типа, чем любой участок другого типа. При сборе материала для каждого выдела необходимо записывать экспертные оценки среды (рельеф, тип растительности, увлажнение, антропогенная нарушенность и использование и т. п.). Если выделы достаточно велики по площади или рангу, то такие оценки вполне надёжны и «по воспоминаниям» в грубом, естественно, виде: рельеф (междуречья, надпойменные местообитания, пойма – на равнине; высотный уровень – предгорье, низкогорье, среднегорье, высокогорье – в горах), увлажнение (суходол, влажные, полузаболоченные и заболоченные участки) и т. д. и т. п. При изучении функционирования экосистем, наверное допустим и разный ранг расчленения территории, но не произвольный, а выбранный по определённой схеме в соответствии с поставленной задачей.

Норма учёта в наименьшей единице рассмотрения должна быть одинаковой или приведённой к ней при разном объёме собранного материала. Что касается иного уровня систематической принадлежности в исследуемой группе (над- или подвидового), а также различных экологических или фаунистических групп, то в географическом плане любое такое объединение видов приводит к потере информации, хотя и может рельефнее показать какую-либо сторону сообществ или их неоднородность. Исходя из своего опыта, я считаю допустимым такое огрубление лишь в случае резкого возрастания трудоёмкости или невозможности дифференцированного рассмотрения.

Встречаемость – это сугубо количественный показатель, который может быть использован как самостоятельно, так и для выравнивания сильно флюктуирующих значений или как имитация обилия при классификации видов по сходству распространения (Блинова, Равкин, 2009; Равкин, Богомолова, Николаева, 2013).

Сравнительный анализ многовидовых группировок почвенных беспозвоночных

Стандартные программы статистической обработки требуют случайного распределения проб при сборе и нормального распределения исследуемых объектов и в основном ориентированы на оценки сходства с помощью евклидова расстояния. В. И. Шадрина (1987) показала, что этот коэффициент даёт очень расплывчатое облако сходства в факторном пространстве, что препятствует агрегации проб в интерпретируемые группы при их классификации. Однако после нормировки по максимальному значению связи анализ матрицы евклидовых расстояний даёт классификацию, очень близкую к

выполненной по коэффициентам сходства Жаккара – Наумова. Метрика этих коэффициентов почти одинакова (Levandowsky, Winter, 1971). Классификации на их основе, с предметной точки зрения, даже при использовании различных алгоритмов классификации дают сходный результат. Отличия прослежены в дробности разбиения по типологической неоднородности, а факторы среды, их определяющие, одинаковы. Современные вычислительные возможности снимают проблему выбора коэффициента сходства. Используя стандартное математическое обеспечение, можно рассчитать евклидовы расстояния матриц любых коэффициентов сходства. Дальнейшее использование стандартных программ позволяет проводить анализ с сохранением специфики избранных мер связи. Для морфологического анализа пространственной неоднородности сообществ вполне удовлетворительные по интерпретируемости результаты получены по коэффициентам Жаккара – Наумова.

Задачи, которые решают с помощью кластерного анализа и неметрического шкалирования, используют не только для сжатия (обобщения) информации по изменчивости сообществ, но и для выявления основных факторов среды и их неразделимых сочетаний (режимов). Построенные при этом графы сходства позволяют выявить структуру (тренды) и организацию (факторы и режимы среды и внутринаселенческих отношений) пространственно-типологической неоднородности сообществ. При этом разными классификациями и алгоритмами получают, как правило, похожие результаты, хотя и с различной дробностью и местом проведения границ между кластерами. Использование разных коэффициентов и алгоритмов даёт непротиворечивые результаты и дополняющие друг друга представления с различным акцентом (упором) на разные особенности изменчивости сообществ в пространстве. Поэтому не приходится надеяться на создание одной единственной и определённо лучшей классификации. Все классификации могут быть сведены в одну многомерную ретикулярную (сетчатую), подобно кубу Рубика, или в одну классификацию, выполненную на усреднённой матрице из матриц по всем коэффициентам (Равкин, Богомолова, Николаева, 2013). Классификации, полученные при помощи разных алгоритмов, можно тоже привести к усреднённому виду, считая за сходство всех проб внутри каждого класса среднее по нему значение или объединяя все признаки в один ряд перед расчётом коэффициентов сходства.

Некоторые показатели видовой структуры животного населения почв

Несовпадение оценки сходства по видовому составу сообществ с результатами оценки сходства облика населения по видам с учётом обилия, представляет собой отдельную тему для обсуждения. Я не усматриваю здесь никакого противоречия. Просто это разные задачи, выявление разных сторон сообществ, в значительной степени не перекрывающихся, хотя желательность разностороннего анализа не вызывает сомнений. Проблема заключена в неясности объединения разных классификаций в обобщённую концепцию пространственной, временной или функциональной структуры изменчивости животного населения, т. е. в системе представлений, полученных разными подходами, методами и по различным признакам для классификаций.

1.10. Природная зональность распределения видов биоты Арктики

1.13. Животный мир России

Ряд отечественных зоогеографов считали, что важнейшая зоогеографическая граница на территории России проходит по Енисею (Сушкин, 1914, 1925; Тугаринов, 1925, 1927; Johansen, 1955; Чернов, 2008). М. А. Мензбир (1934), А. П. Семёнов-Тян-Шанский (1936) такой границы не проводили. Нет основания для её проведения и согласно карте Б. К. Штегмана (1938). Э. В. Рогачёва (1988) считает, что по Енисею проходит важнейшая меридиональная зоогеографическая граница, однако она имеет разрывы и разный ранг на различных участках. Формализованный анализ фауны всех классов наземных позвоночных по отдельности и вместе показал, что такую границу можно провести лишь для фауны птиц, пресмыкающихся и всех наземных позвоночных вместе взятых на участке от впадения реки Нижней Тунгуски, а для земноводных и фауны всех наземных позвоночных – от Подкаменной Тунгуски до Ангары. Для фауны млекопитающих это границы третьего-четвёртого порядка. Такие границы хотя и прослежены индивидуально для фауны земноводных и пресмыкающихся, но не могут быть проведены в этом же ранге для этих классов, рассмотренных вместе. Эти и другие границы не вдалеке от Енисея проходят не западнее него, как считали И. И. Пузанов (1938) и Б. А. Кузнецов (1950), а восточнее, и определяет их не Енисей, который не служит абсолютной преградой в распространении животных, а изменение условий, связанных с высотами местности на Енисейском кряже и плато Путорана (Блинова, Равкин, 2008; Равкин и др., 2010а, б). В итоге, важнейшими границами можно считать не только проходящие широтно, обусловленные соответствующими изменениями гидротермического режима. Они лишь в общих чертах совпадают с зональными и проходят примерно между полярными пустынями и

тундрами, тундрами и срединной температурной или температурными полосами, а также южной температурной полосой и пустынно-степной частью. Столь же значимых меридиональных границ по наземным позвоночным нет. Они менее выражены, имеют диагональное смещение с северо-запада на юго-восток и лишь иногда на отдельных участках имеют меридиональную направленность. Это связано, как правило, не с историческими, а современными экологическими причинами из-за разницы в абсолютных высотах местности в горах или при формализованном анализе – из-за деления территории строго по 10° широты. Эти границы сугубо условны и служат лишь для выявления трендов. Диагональное смещение «меридиональных» границ связано с дифференциальностью, т. е. различным углом наклона изменений в результате интегрального воздействия зональности и континентальности климата и различий в толерантности растений и животных, как различных видов, так и классов в целом (Равкин, Богомолова, Николаева, 2010; Holt et al., 2013).

#### 1.14. Направления, состояние и перспективы отечественных исследований биологического разнообразия Арктики

В этом разделе Ю. И. Чернов пишет об увлечении компьютерными технологиями в сфере инвентаризации, создания баз данных, технологии и классификации, а также картографирования явно в ущерб глубокому концептуальному осмыслению материала. Я считаю, что глубокому концептуальному осмыслению такого рода увлечения не только не препятствуют, а даже способствуют. Хотя, конечно, они требуют дополнительных затрат времени, сил и средств. Гораздо чаще имеет место увлечение сбором материала при каждой возможности, без предварительного осмысления, планирования и понимания задач, без соблюдения достаточной нормы сбора. Сплошь и рядом материал собирают "на всякий случай", где и сколько возможно, а не нужно. В какой-то мере это оправдано при коллектировании и выявлении фауны той или иной группы животных. В синэкологическом и населенческом плане такие сборы, как правило, в дальнейшем не обрабатывают и не используют. Но даже и в подобном случае накопление такой информации в базах данных делает их потенциально доступными для последующего использования. Поэтому создание компьютерных баз – явление положительное, способствующее выработке концепций, а не наоборот. При обработке больших массивов данных компьютерные технологии совершенно необходимы. Так же, как при картографировании, они открывают ряд дополнительных возможностей. Типологии и классификации тоже в нынешнее время совершенно необходимы и служат не только методом упорядочения материала и анализа, но и их результатом. До появления компьютерных технологий из-за ограниченности возможностей исследователя доминировал мозаичный подход к анализу данных: из них делали нужную подвыборку, подтверждающую догадку или гипотезу исследователя, а всё остальное, в том числе противоречащее выдвинутой гипотезе, обычно не рассматривали. Такой подход, часто вынужденный, из-за трудоёмкости анализа всех данных одновременно, создаёт иллюзию подтверждения гипотезы, хотя любое априорное утверждение должно быть «взвешено» по всей совокупности имеющихся материалов. Такой подход зачастую отсекает целый ряд «красивых» концепций, сокращая их количество «на выходе». Это особенно заметно при вероятностном формировании объектов, когда при исследовании любое утверждение в какой-то степени соответствует представлению: «Это действительно так, но одновременно и совсем не так».

Кстати, концептуальное осмысление не всех привлекает и не каждому дано, тем более в экологии и географии, в которых исторически сбор материала (и впечатлений) ценен и привлекателен сам по себе, в то время как кабинетное «мудрствование» считают чуть ли не профессиональным недостатком. Правда компьютерные технологии иногда могут быть предметом пагубной зависимости и в этом случае препятствовать осмыслению результатов анализа, но это очень редкий случай.

#### 2.2. Биологическое разнообразие и климат

Этот раздел начинается фразой «Связи органического мира с климатическими факторами – важнейшая проблема современной биогеографии, приобретающая всё большее значение при возрастающей актуальности оценки процессов глобальных изменений климатических условий» (Чернов, 2008, с. 308). Сказанное не вызывает никаких сомнений в том, что к биогеографии автор относит не только историческое направление как прежде, но и изучение современной неоднородности сообществ. Раньше это было отнесено им к географической зоологии, по крайней мере, в географической части проблемы. Это ещё раз подтверждено на следующей странице фразой: «Региональные изменения разнообразия обусловлены в значительной мере историческими причинами (изоляция, барьеры расселения, мосты миграций и т. д.), хотя на них, безусловно, влияют и современные экологические условия» (там же). Непонятно только, почему прошлые экологические условия не упомянуты в числе исторических причин формирования современной неоднородности сообществ, хотя, конечно, можно

предположить, что они подразумеваются в «... и т. д.» Кстати, изоляции, барьеры, мосты влияли не только в прошлом, но могут влиять и в настоящее время. Кроме того, как в прошлом, так и сейчас они влияют не только при наличии мостов, но и при благоприятных экологических условиях на местах эмиграции и иммиграции или территориях, по которым животные могут огибать барьеры и т. п. изолирующие преграды.

Следует отметить, что изучение этих проблем Ю. И. Чернов относит к современной экологической биогеографии и одновременно к «факториальной экологии» (с. 312, 316). Экологию, в данном случае, следует называть факторной (Новые идеи в географии, 1979). Использованное название, видимо, – калька с английского (Rees, 1971), поскольку факториалом называют произведение натуральных чисел (Советский энциклопедический словарь, 1987).

Ю. И. Чернов (2008) писал, что «применение современных методов факториальной экологии весьма затруднено..., поскольку... климат (как и все факторы среды) на больших территориях сильно варьирует и «нереальность» усреднённых характеристик растёт пропорционально увеличению площади» (с. 312). Использование метода главных компонент и линейной качественной аппроксимации матриц связи (качественного аналога регрессионной модели) снимает эти трудности, т. к. в расчётах используют не конкретные показатели проявления факторов среды, а качественную оценку территории, где проявляется сходная, судя по коэффициентам общности, реакция населения изучаемой группы животных. Все расчёты проводят по силе и общности этой реакции (изменчивости сообществ). Границы территории со сходной реакцией на ней и отличиями с остальной частью, выявляют при кластерном и факторном анализе (Куперштох, Трофимов, Равкин, 1978).

Не совсем ясна для меня фраза «... увеличение тепла компенсируется уменьшением влажности...» (с. 323). Едва ли можно говорить о компенсации положительного фактора (достаточная теплообеспеченность) отрицательным действием дефицита влаги (аридность). Даже, если речь идёт о невозможности косвенного использования животными тепла при нехватке влаги или растениями – влаги при недостатке тепла. Это лимитирование, а не компенсация (возмещение). Неясна и трактовка термина «стратегия» развития в использовании ресурсов. Корректнее, наверное, в данном случае термин «способ», как считает Б. М. Миркин с соавторами (1989), поскольку стратегия – осознанный выбор способа, в то время как способ может быть реализован стохастически, «естественным отбором более приспособленных форм» (с. 174). Это не стилистические различия, а скорее, концептуальный характер оценки сообщества, как саморегулирующейся или стохастической системы.

Ю. И. Чернов считал необходимым «тестирование как можно большего числа климатических факторов с целью выявления наиболее информативных из них» (с. 324). Наверное, это не самый рациональный подход в связи с тем, что действие факторов обычно не ортогонально, т. е. зависит от других факторов, проявляющихся на исследуемой территории. Вся совокупность значимых факторов образует их неразделимую совокупность – природно-антропогенный режим. Полный перебор всех, даже простых, факторов, не даст полной картины, а перебрать все возможные сочетания из-за их огромного количества – весьма трудоёмкое занятие. Проще и быстрее применять предварительный кластерный или факторный анализ, а потом просчитывать связь с выявленными по сходству-отличию факторами и их сочетаниями, а не перебирать все возможные сочетания.

Что касается понятия компенсации (возмещения), то, наверное, лучше использовать для названия принципа слова: «смена в формировании», поскольку «продвинутых» видов в Арктике никогда не было и «примитивные формы» не заменяют их во времени, возмещая (кому – сообществу?) число потерянных особей, а просто арктические сообщества формируют в основном иные, чем в тропиках, виды, имеющие иной набор способов и возможностей удовлетворения энергетических потребностей. Одновременно с этим на свободных территориях численность этих видов возрастает за счёт освоения бóльшего ресурса, при отсутствии конкурентов.

Видимо, Ю. И. Чернов понимал или ощущал неполную адекватность термина «компенсация» для случаев увеличения обилия при уменьшении разнообразия. В толковании этого термина по И. С. Ожегову (1984) первые три слова (компенсация, возмещение, восполнение) вообще не применимы, как мне кажется, в рассматриваемом случае и можно применять лишь термин «уравновешение», да и то если опустить имеющееся в словаре дополнение «чего-нибудь нарушенного». Арктические экосистемы нельзя считать нарушенными, они такими сформировались при меньшем числе видов. То же примерно можно говорить и про большинство относительно мелких островов вулканического происхождения. Что касается антропогенных сообществ, то они, конечно, возникли после уничтожения естественных экосистем, но не по принципу компенсации (репарации), а в основном за счёт отдельных видов, преадаптированных к сложившимся условиям, при использовании избыточного ресурса в отсутствие

конкурирующих видов. Это наглядно демонстрирует известная многим фотография мёртвой собаки, которую клюют сизые голуби.

Последний раздел монографии «Проблема экологической целостности надвидовых таксонов» один из наиболее интересных и одновременно непонятных для меня. В более ранних работах мысль о целостности, системности, блоковости биоты и конкретных фаун Ю. И. Чернов высказывал неоднократно. Блоковость он противопоставлял стохастичности в формировании биоты.

Сходство в распространении биотических блоков доказательством системности, по-моему, служить не может, т. к. равнозначным объяснением его будет сходство экологических требований к среде. Принятие трактовки биоты как статистического ансамбля с внешним ограничением, всё упрощает и вовсе не отрицает блоковости, хотя и низводит её до чисто описательного приёма. Так, биотический блок, по такой трактовке, может сформироваться из видов, разных по месту происхождения и, соответственно, пришедших из разных совокупностей с различным набором преадаптаций, часть из которых из-за различий в толерантности к среде, скажем арктической, не могли сформировать здесь единого блока. Точно так же блок, сформировавшийся из разных источников, из-за низкой степени целостности, может разделиться при дальнейшем освоении пространства и образовать иной блок, состоящий из другого набора видов. Ю. И. Чернов (2008) пишет: «Каждый таксон реагирует на климатический градиент не стохастически на видовом уровне, но вполне закономерно и индивидуально, как целостная система с высокими показателями корреляции с тем или иным фактором» (с. 565). Даже высокая степень корреляции не исключает стохастичности связи и не служит доказательством причинности и абсолютной целостности блока. Последнее можно утверждать только в случае, если части блока настолько связаны друг с другом, что исключение какой-либо неизбежно приводит к разрушению системы. В рассматриваемом случае виды, составляющие блоки, в достаточной степени автономны и независимы друг от друга и зачастую связаны только одинаковой толерантностью к среде или даже потреблением разных ресурсов в одних и тех же границах, т. е. внешним ограничением.

Что касается надвидовых таксонов, то их целостность тоже невелика и её нельзя считать незыблемой. Несомненна только та часть их общности, которая связана с их филогенетическим родством. Возможно, сходство условий среды «проживания» за счёт конвергенции увеличивает сходство в распределении, консолидируя блок. Различия в миграционных потенциях, степень экологической лабильности и открытость экосистем приводит к его дестабилизации. Это подобно противоположным по направленности действия центробежным и центростремительным силам «в одном флаконе». Те же соображения могут быть высказаны и в отношении надвидовых таксонов. Поэтому утверждение, что «флоро- и фауногенез это отнюдь не совокупность случайных актов, обусловленных расселительными, миграционными и эволюционными явлениями, совершающимися на видовом уровне, но процесс весьма строго детерминированный экологической спецификой, адаптивными потенциалами крупных систематических групп» (Чернов, 2008, с. 571) не кажется мне очевидным. В определении отсутствует самая важная сторона – ограничивающее влияние внешней среды и стохастичности заполнения пространства со сходными условиями. При этом процесс протекает как на видовом, так и групповом уровне. Группа одинаково реагирующих на среду видов может как совпадать, так и не совпадать с тем или иным систематическим таксоном.

#### Заключение

Выявление и оценку связи изменчивости факторов среды и суммарных показателей населения, а также их биологического разнообразия в пространстве можно считать одной из главных задач биогеографии. Не менее значима проблема изучения неоднородности облика населения в целом, которую отражает матрица парных коэффициентов сродства, рассчитанных по видовому составу сообществ и с учётом обилия или других показателей, характеризующих животное население. В настоящее время доминирует анализ изменений животного населения по заданным исследователем градиентам среды. Корректнее и информативнее выявлять основные тренды из имеющегося материала, хотя это не исключает при описании использование и первого подхода. Кроме того, обычно считают главным поиск основных структурообразующих факторов среды и их широкое тестирование для поиска наиболее значимых в изменчивости сообществ. Поскольку в природе ортогональность факторов – явление редкое, эффективным для характеристики неоднородности населения следует считать выявление природно-антропогенных режимов как неразделимых сочетаний ряда скоррелированных факторов.

Использование максимально различающихся мер сродства, алгоритмов, подходов, масштабов исследования и т. д., т. е. мозаичный анализ с устремлённостью вглубь, сближает такие

зоогеографические работы с экологическими. Использование выборочно ограниченных подходов и т. д. для единообразия анализа и сравнимости результатов на значительных территориях (предпочтение анализа вширь) больше соответствует решению географических задач. Кроме того, нередко считают необходимым соблюдать различные нормы сбора материалов, в зависимости от площади, занимаемой разными видами со сходным обилием и степени внутренней неоднородности сообществ. Рациональнее использовать единую норму учёта и ранг наименьшей единицы рассмотрения, поскольку это увеличивает возможности сопоставления собранных данных и уменьшает затраты труда на их сбор. Для получения обобщённых характеристик в последнем варианте правомерно использование расчётных показателей с учётом площадей, занимаемых местообитаниями. В общем, складывается впечатление, что зоогеографические исследования могут быть более или менее экологичными и, соответственно, отличаться разной степенью «географичности». Особенно это касается локальных исследований и в меньшей степени – обобщений по широким территориям.

## **Библиография**

- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибир. экол. журн. 2008. Т. 15. № 1. С. 101–121.
- Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Классификация птиц Северной Евразии по сходству распространения // Орнитогеография Палеарктики (современные проблемы и перспективы). Махачкала, 2009. С. 70–77.
- Кузнецов Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М. : Изд-во Моск. об-ва испытателей природы, 1950. 179 с.
- Мензбир М. А. Очерк истории фауны Европейской части СССР (от начала третичной эры). М.; Л., 1934. 223 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Т. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. С. 174.
- Новые идеи в географии. М.: Прогресс, 1976. Ч. 1. 276 с.; Ч. 2. 248 с.; Ч. 3. 317 с.; Ч. 4. 397 с.
- Пузанов И. И. Зоогеография. М., 1938. 358 с.
- Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. 375 с.
- Равкин Ю. С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск: Наука, 1984. 264 с.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Николаева О. Н. Териофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибир. экол. журн. 2013. Т. 20. № 1. С. 111–121.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Чеснокова С. В. Районирование Северной Евразии отдельно по фауне амфибий и рептилий // Сибир. экол. журн. 2008. Т. 17. № 5. С. 773–780.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Юдкин В. А. Герпетофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибир. экол. журн. 2010а. Т. 17. № 1. С. 87–103.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.

Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 360 с.

Равкин Ю. С., Седельников В. П., Сергеев М. Г., Титлянова А. А., Хмельёв В. А., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение V. Экосистемы суши // Сибир. экол. журн. 2011. Т. 18. № 6. С. 773–788.

Рогачёва Э. В. Птицы Средней Сибири. М.: Наука, 1988. 309 с.

Семёнов-Тян-Шанский А. П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жёсткокрылых насекомых. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 16 с.

Сержантов В. Ф. Введение в методологию современной биологии. М., 1972. 282 с.

Советский энциклопедический словарь. М.: Сов. энцикл., 1987. С. 1401.

Сушкин П. П. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Н. с. 1925. Т. 34. С. 7–86.

Сушкин П. П. Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли // Материалы к познанию фауны и флоры Рос. империи. Отд. зоол. М., 1914. Вып. 13. С. 1–551.

Тугаринов А. Я. Зоогеографические участки Приенисейской Сибири // ДАН. Серия А. Л., 1925. С. 115–118.

Тугаринов А. Я. Птицы Приенисейской Сибири. Список и распространение // Зап. Ср.-Сиб. отд-ния РРГО. Красноярск, 1927. Т. 1. Вып. 1. С. 1–43.

Чернов Ю. И. Экология и биогеография (избранные работы). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 580 с.

Чернов Ю. И., Пенев Л. Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113. Вып. 5. С. 515–531.

Шадрина В. И. Экспериментальное сопоставление индексов сходства, используемых в экологии и зоогеографии // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Фауна Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. С. 128–141.

Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 157 с.

Holt Ben G. Lessard., Jean-Phitippe, Borregaard Michael K., Fritz Susanne A., Araújo Miguel B., Dimitrov Dimitar, Fabre Pierre-Henri, Graham Catherine H., Graves Gary R., Jansson Knud A., Nogués-Bravo David, Wang Zhiheng, Whittaker Robert J., Fjeldsá Jon, Rahbek Carsten. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World // Science. 2013. Vol. 339. № 4. P. 74–79.

Johansen H. Die Jennissei-Faunenscheide // Zool. Jahrb. 1955. Bd. 83. № ¾. S. 237–247.

Levandowsky M. Winter D. Distance between Sets // Nature. 1971. № 234 (5323) P. 34–35.

Rees Ph. H. Factorial ecology: an extended definition, survey, and critique of the field // Econ. Geography. 1971. Vol. 47. № 2. (Supplement). P. 220–223.

## **Благодарности**

Автор искренне признателен В. В. Дубатову, Э. В. Ивантеру, А. В. Коросову, В. Г. Мордковичу, Е. С. Равкину и С. М. Цыбулину за ценные замечания по статье, высказанные при обсуждении её до

публикации.

Исследования, послужившие основой для написания настоящей статьи, поддержаны грантами Президиума РАН по подпрограмме «Биологическое разнообразие» (№ 30.20) и РФФИ (№ 13.04.00582).

## Ecology and Biogeography (some ideas)

**RAVKIN**  
**Yury**

*ISEA SB RAS, zm@eco.nsc.ru*

### **Keywords:**

methodology  
concepts and methods of zoogeography  
flora  
fauna  
vegetation  
animal populations  
systems  
cluster analysis  
diversity  
zoning factors  
modes

### **Summary:**

The article discusses methods and approaches to identify and assess the communication of environmental factors and variability of totals and the character of flora, fauna, vegetation and animal population by the given environment gradients and search of trends inherent in heterogeneity of communities. Attention is paid to the feasibility assessment of connections not only with single factors, but their inseparable combinations - natural and man-made modes. The differences are shown between targeted and value approaches in the researches and connected with this either their greater geographical or ecological bias.