

Районирование Северной Евразии по фауне короедов (Scolytidae)

Zoning of Northern Eurasia on the fauna of bark beetles (Scolytidae)

Ю.С. Равкин^{*,**}, И.Н. Богомолова^{*}, С.М. Цыбулин^{*}, А.А. Легалов^{*}
Yu.S. Ravkin^{*,**}, I.N. Bogomolova^{*}, S.M. Tsybulin^{*}, A.A. Legalov^{*}

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

* Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

** Томский государственный университет, пр. Ленина 36, Томск 634050 Россия.

** Tomsk State University, Prosp. Lenina 36, Tomsk 634050 Russia.

Ключевые слова: районирование, короеды, Палеарктика, Северная Евразия, кластерный анализ, факторы, корреляция.

Key words: zoning, Scolytidae, the Palearctic, North Eurasia, cluster analysis, factors, correlation.

Резюме. По сведениям об ареалах короедов, приведённым в базе данных Биодат, с помощью кластерного анализа составлена фаунистическая классификация, представленная пятью регионами, которые разделены в сумме на 9 подобластей, 19 провинций и 4 округа. Прослежена диагональная граница с северо-запада на юго-восток почти от Прибалтики до Алтая. Её можно объяснить незавершённым послеледниковым восстановлением ареалов животных и различиями в современном гидротермическом режиме. Отмечено значительное сходство расположения этой границы, проведённой по древесным растениям, рыбам и круглоротым. По ареалам наземных позвоночных она проходит севернее — от Кольского полуострова до Байкала. Эти различия связаны с разницей в толерантности их к дефициту тепла. Относительная независимость значительной части наземных позвоночных к снижению теплообеспеченности сформирована за счёт теплокровности и сезонных миграций. Последние позволяют птицам и части млекопитающих использовать северные территории только летом в наиболее комфортное время. Однако ранг такого разделения по наземным позвоночным и короедам меньше, чем по древесным растениям, рыбам и круглоротым (соответственно, региональный и подобластной). Общая информативность полученных представлений равна 93 % дисперсии матрицы коэффициентов сходства конкретных фаун (коэффициент корреляции 0,96).

Abstract. Faunistic Scolytidae classification beetles using cluster analysis was presented. Five regions were delimited into 9 subareas, 19 provinces and 4 districts. Diagonal border from north-west to south-east from the Baltic to Altai was detected. This is explicable by unfinished postglacial recovery of animal habitats and differences of the modern hydrothermal regime. The resemblance of these borders of woody plants, fish and cyclostomes was recorded. This border for terrestrial vertebrates was located to the north — from the Kola Peninsula to Lake Baikal. These differences are related

to active resettlement of animals (speed and greater tolerance of them to deficiency of heat). Rank of separation of terrestrial vertebrates and bark beetles are less than it in woody plants, fish and cyclostomes. The informative presentation of the classification is equal to 93 % of the variance (correlation coefficient is 0.96).

Жуки-короеды (Scolytidae) — монофилетическое компактное семейство долгоносикообразных жуков, произошедшее в начале мела [Kirejtshuk et al., 2009] от ложнослоников [Legalov, 2014] эти жуки приспособились к развитию внутри растительных тканей, что позволило им заселить практически все регионы мира.

Цель анализа, приведённого ниже, не столько в районировании Северной Евразии по фауне короедов, сколько в сопоставлении его результатов с полученными теми же методами и по той же территории по флоре древесных растений и позвоночным животным [Равкин и др., 2014]. При этом должны быть получены не только представления о специфике и сходстве флористической и фаунистической неоднородности, но и, со временем, единое флоро-фаунистическое районирование указанной территории.

Материалы и методы

Сведения об ареалах 298 видов короедов взяты из базы данных Биодат [Масляков, <http://www.biodat.ru>] и уточнены по публикациям [Старк, 1952; Криволюцкая, 1983, 1996; Pfeffer, 1994; Мандельштам, Поповичев, 2000; Mandelshtam, 2001; Мандельштам и др., 2005] и коллекции Института систематики и экологии животных СО РАН. Методы и подходы, ис-

пользованные при подготовке статьи, изложены ранее [Блинова, Равкин, 2008; Равкин, Ливанов, 2008; Равкин и др., 2010а,б; 2013, 2014; Ravkin et al., 2010a,b, 2013, 2014]. Вкратце они сводятся к следующему. Сначала картографические материалы по встречаемости видов короедов на 597 участках указанной базы переведены в табличную ноль-единичную форму (вид встречен на участке — 1; нет — ноль). При этом, если ареал вида занимал меньше половины площади участка, считалось, что на нём данного вида нет. Затем для каждой пары участков по всем видам рассчитаны коэффициенты сходства Жаккара [Jaccard, 1902]. На основе этой матрицы проведён кластерный анализ по программе факторной классификации [Трофимов, Равкин, 1980]. Территории, занятые выделенными при этом кластерами, мы считали подобластями Палеарктической области, Северная Евразия ограничена границами СССР 1991 г. Представительные кластеры ранга подобласти дважды доразбивали с помощью той же программы. Результаты первой доразбивки считали уровнем провинции, второй — округа. В итоге получена иерархическая классификация. Кроме того, на матрице межкластерного сходства результатов разделения на подобласти, с помощью той же программы, проведено дополнительное их агрегирование. Результат его принят в качестве деления на регионы. Такая процедура объединяет кластеры по слабым, но наиболее общим связям. Это фактически второй слой классификации.

Так, если представить матрицу коэффициентов сходства как рельеф местности, то результаты первых двух разбиений отражают поверхностные отличия, а результаты повторной агрегации — подстилающие, погребённые поверхности. Их видно только после снятия, тем или иным способом, сильных отличий. Объединение этих двух классификаций лишь внешне соответствует иерархическому отображению потому, что ранг региона соответствует слабому, но более общему, сходству, а второй уровень (подобласти) — сильному, но более частному его проявлению. Поэтому деление на регионы отражает изменение фауны в рядах отличий подобно геоботаническим сериям. Они состоят из мало похожих, но сопряжённых, групп, сменяющих друг друга в пространстве. Ряды подобластей, тем не менее, имеют большее сходство внутри, чем между рядами, хотя разница может быть и невелика.

Использованный нами алгоритм агрегации объединяет классифицируемые объекты в незаданное число групп так, чтобы учитываемая дисперсия матрицы сходства была максимальной. Снятие дисперсии производят за счёт вычитания средней по всем внутриклассовым связям и прибавления этого значения к межклассовым коэффициентам сходства. Для выявления иерархии таксонов использована информация об очерёдности (шаге) проявления таксона при разделении совокупности участков по их фауне,

а также представительность по числу входящих в него участков или таксонов меньшего уровня. Полученная иерархическая классификация представлена четырьмя уровнями таксонов.

1. Регионы — территории, выделенные в результате повторной агрегации кластеров первого разбиения. Принято, что каждый регион должен состоять не менее чем из двух подобластей.

2. Подобласти — результат первого деления территории. Принято, что в каждой из подобластей должно быть не менее девяти участков. Различают подобласти анклавные, состоящие из изолированных выделов со сходными условиями среды, например островов, и неанклавные — из прилежащих друг к другу участков.

3. Провинции — территории, выделенные в результате повторного разбиения подобластей представительных по числу участков. Принято, что каждая провинция состоит из трёх и более участков и может быть анклавной. Автономными считали провинции, которые имеют ранг подобласти, поскольку тоже выделены при первом разбиении, но включают менее девяти участков, то есть они менее представительны по площади, чем подобласть.

4. Округа — территории, выделенные в результате повторного разделения провинций.

В описании подобластей и провинций слова «неанклавная» и «неавтономная» опущены. Подобласти имеют сквозную нумерацию (от 1 до 9), провинции — двузначный код, состоящий из номера подобласти и провинции (например, 5.1). Округам присвоен трёхзначный цифровой код. Первая цифра в нём означает номер подобласти, вторая — провинции, к которым он относится, третья — номер округа (например, 5.1.1).

Связь неоднородности фауны короедов с основными структурообразующими факторами среды и природными режимами отражают иерархическая классификация и структурный граф. Граф построен по оценкам межклассовых связей на уровне подобласти. Оценка силы связи факторов среды и фаунистической неоднородности территории проведена по алгоритму линейной качественной аппроксимации (качественного аналога регрессионной модели). Степень проявления факторов среды задана в виде выделенных градаций (например, — «много»–«средне»–«мало», или — «западная»–«срединная»–«восточная» части). Следует учитывать, что классификация и карта, построенная на её основе, отражают лишь самые общие представления о неоднородности фауны короедов в пространстве и иллюстрируют концепцию, а не детали распространения отдельных видов и состава фаун.

Граф сходства построен методом корреляционных плеяд [Терентьев, 1959]. На уровне подобласти он иллюстрирует основные тренды изменчивости фауны короедов и некоторое преобладание сходства внутри регионов и меньшее между ними.

Результаты и обсуждение

РАЙОНИРОВАНИЕ

На территории Северной Евразии с помощью кластерного анализа выделено пять фаунистических регионов: Полярный, Тундрово-редколесный, Курильско-Камчатско-Охотский, Срединный и Среднеазиатский. Регионы, в свою очередь, разделены на девять подобластей. Названия их, как правило, включают характеристики зонально-подзональной принадлежности преобладающего числа участков, число которых указано в конце описания таксона, начиная с подобласти (рис. 1).

Полученная в итоге классификация приведена ниже.

I. Полярный регион

1 — Полярная пустынно-тундровая анклавная подобласть (короедов нет; участков — полярно-пустынных 7, тундровых 63, редколесных 8).

II. Тундрово-редколесный регион

Подобласти:

2 — Западная редколесная¹: *Pityophthorus traegardhi* Spessivtsev, 1921, *Xylechinus pilosus* (Ratzeburg, 1837), *Pityogenes bidentatus* (Herbst, 1784), *Polygraphus poligraphus* (Linnaeus, 1758), *Hylastes brunneus* Erichson, 1836; отмечено видов — 13; средняя суммарная встречаемость — 6; участков — редколесных 8, северной тайги 1);

3 — Восточная редколесная *Xylechinus pilosus*, *Dryocoetes baikalicus* Reitter, 1899, *Scolytus morawitzi* Semenov, 1902, *Hylurgops longipillus* Reitter, 1895 и *Hylesinus cholodkovskiyi* Berger, 1917; 30; 7; редколесных 49, северной и средней тайги 2 и 3).

Провинции:

3.1 — Западная (*Dryocoetes baikalicus*, *Hylastes cunicularius* Erichson, 1836, *Hylastes brunneus*, *Xylechinus pilosus*, *Phloeotribus spinulosus* (Rey, 1883); 9; 7; редколесных 3);

3.2 — Срединная (*Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1760), *Xylechinus pilosus*, *Phloeotribus spinulosus*; *Dryocoetes baikalicus*, *Scolytus morawitzi*; 20; 10; редколесных 14, северной тайги 2);

3.3 — Северо-Восточная (*Xylechinus pilosus*, *Scolytus morawitzi*, *Dryocoetes baikalicus*, *Hylurgops longipillus* и *Hylesinus cholodkovskiyi*; 10; 4; редколесных 22);

3.4 — Юго-Восточная (*Dryocoetes baikalicus*, *Xylechinus pilosus*, *Scolytus morawitzi*, *Orthotomicus suturalis* (Gyllenhal, 1827), *Trypodendron lineatum* (Olivier, 1795); 23; 11; редколесных 10, средней тайги 3).

III. Курильско-Камчатско-Охотский регион

4 — Курильско-Камчатско-Охотская редколесно-тундровая анклавная подобласть (с проникновением в леса; *Trypodendron lineatum*, *Pityogenes foveolatus* Eggers, 1926, *Pityogenes chalcographus*; *Polygraphus subopacus* C.G. Thomson, 1871 и *P. poligraphus* (Linnaeus, 1758); 70; 21; тундровых

субарктических 12, редколесных 9, средней и южной тайги по 3).

Провинции:

4.1 — Приохотская материковая редколесно-тундровая (*Ips subelongatus*, *Pityogenes foveolatus*, *Pityogenes conjunctus* (Reitter, 1887); *Cryphalus longus* (Eggers, 1926), *Trypodendron granulatum* Eggers, 1933; 27; 19; тундровых субарктических 12, редколесных 5, средней тайги 1);

4.2 — Камчатская полуостровная редколесная (*Pityogenes chalcographus*, *Trypodendron lineatum*, *Dryocoetes baikalicus*, *Ips subelongatus* (Motschulsky, 1860), *Pityogenes foveolatus*; 31; 21; редколесных 4, средней тайги 1);

4.3 — Курильская островная таёжная автономная (*Dryocoetes rugicollis* Eggers, 1926, *Pityogenes foveolatus*, *Pityogenes chalcographus*; *Indocryphalus pubipennis* (Blandford, 1894), *Ips typographus* (Linnaeus, 1758); 55; 27; средне- и южнотаёжных 4).

IV. Срединный регион

5 — Срединная лесная подобласть (с проникновением в лесостепь и степную зону; *Pityogenes chalcographus*, *Ips sexdentatus* (Boerner, 1766), *Hylurgops palliatus* (Gyllenhal, 1813), *Trypodendron lineatum*, *Hylastes cunicularius*; 225; 58; таёжных 166, подтаёжных и широколиственно-лесных 37, горнолесных и редколесных по 3, лесостепных 19, степных 56).

5.1 — Северная провинция (*Ips acuminatus* (Gyllenhal, 1827), *I. typographus*, *Orthotomicus suturalis* (Gyllenhal, 1827), *O. laricis* (Fabricius, 1792), *Pityogenes chalcographus*; 123; 56; таёжных 144, подтаёжных и широколиственно-лесных 17, редколесных 3, лесостепных 4, степных 11).

Округа:

5.1.1 — Северо-Западный (*Orthotomicus proximus* (Eichhoff, 1868), *O. suturalis*, *Ips acuminatus*, *I. typographus*, *Tomicus minor* (Hartig, 1834); 98; 56; таёжных 89, подтаёжных и широколиственно-лесных 17, лесостепных 4, степных 5)

5.1.2 — Северо-Восточный (*Dryocoetes baikalicus*, *Ips subelongatus*, *Ips acuminatus*; *Hylastes cunicularius*, *Scolytus morawitzi*; 91; 56; таёжных 55; редколесных 2, степных 6).

Провинции:

5.2 — Юго-Восточная лесная (*Dryocoetes baikalicus*, *Scolytus ratzeburgi* Janson, 1856, *Dryocoetes rugicollis*, *Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758) и *Ips subelongatus*; 106; 79; таёжных 20, подтаёжных 5);

5.3 — Юго-Западная таёжно-степная (*Scolytus ratzeburgi*, *S. scolytus* (Fabricius, 1775)), *Ips acuminatus*, *Hylurgus ligniperda* (Fabricius, 1787), *Pityogenes bidentatus*; 127; 60; степных 35, подтаёжных и широколиственно-лесных 15, лесостепных 13, горнолесных 1).

Округа:

5.3.1 — Северный широколиственно-степной (*Scolytus ratzeburgi*, *Scolytus scolytus*, *Tomicus*

¹ Далее эти показатели приводятся в том же порядке, но без наименования, лидеры перечислены в порядке встречаемости, при равных значениях — по алфавиту.

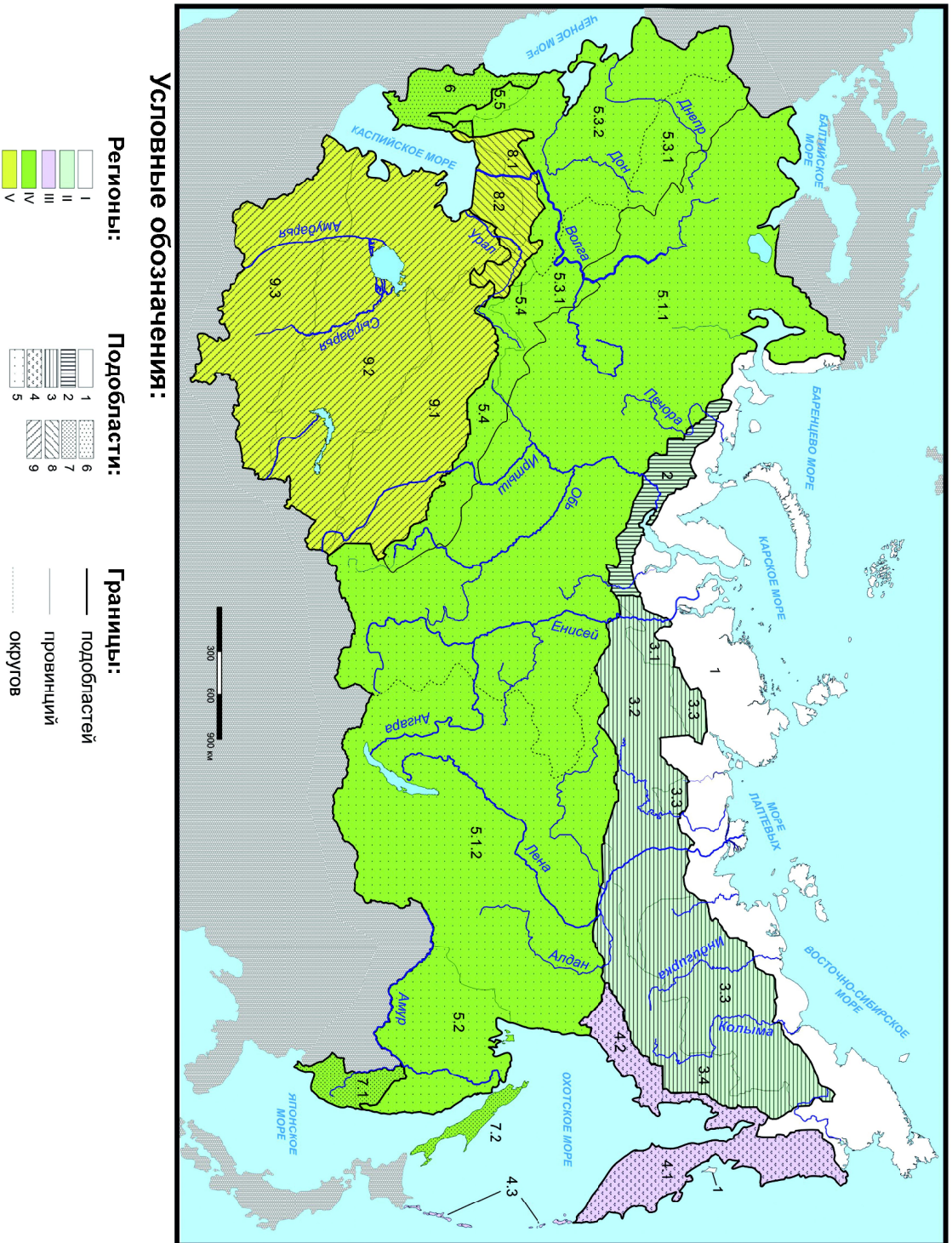


Рис. 1. Районирование Северной Евразии по фауне короедов (характеристики таксонов см. в классификации).
 Fig. 1. Zoning of Northern Eurasia by the fauna of Scolytidae (for description of taxa see classification).

piniperda, *Ips acuminatus*, *Hylurgus ligniperda*; 84; 55; широколиственно-лесных и лесостепных по 10; южнотаёжных и степных 2 и 1);

5.3.2 – Южный степной с проникновением в леса (*Scolytus ratzeburgi*, *S. scolytus*, *Ips acuminatus*, *Hylurgus ligniperda*, *Pityogenes bidentatus*, 113; 63; степных 34, подтаёжных и широколиственно-лесных 5, лесостепных 3, горнолесных 1).

Провинции:

5.4 – Срединная степная (*Scolytus ratzeburgi*, *S. scolytus*, *Tomicus piniperda*, *Hylurgus ligniperda*, *Hylastes cunicularius*; 56; 33; степных 9, лесостепных 2);

5.5 – Предкавказская горнолесная (*Scolytus kirschii* Skalitzky, 1876, *S. ratzeburgi*, *S. laevis* Chapuis, 1869, *S. scolytus*, *Tomicus piniperda*; 92; 89; горнолесных 2, степных 1).

Подобласти:

6 – Кавказская (*Scolytus ratzeburgi*, *S. laevis*, *S. scolytus*, *S. kirschii*, *Tomicus piniperda*; 122; 84; горно- и широколиственно-лесных 8 и 2, степных и полупустынных 2 и 3);

7 – Сахалино-Уссурийская (*Dryocoetes baikalicus*, *Scolytus ratzeburgi*, *Dryocoetes rugicollis*, *Dendroctonus micans* (Kugelann, 1794) и *Ips subelongatus*; 142; 109; средне- и южнотаёжных 1 и 3, подтаёжных и широколиственно-лесных по 2).

Провинции:

7.1 – Уссурийская (*Dryocoetes baikalicus*, *Trypodendron suturale* Eggers, 1933 и *Scolytus ratzeburgi*, *Allernoporus euonymi* Kurentsov, 1941, *Dryocoetes rugicollis*; 131; 131; подтаёжных и широколиственно-лесных по 2, южнотаёжных 1);

7.2 – Сахалинская (*Dryocoetes baikalicus*, *Scolytus ratzeburgi*, *Dryocoetes rugicollis*, *Dendroctonus micans* и *Ips subelongatus*; 73; 72; южно- и среднетаёжных 2 и 1).

V. Полупустынно-пустынный регион

8 – Прикаспийская северо-западная полупустынно-степная подобласть (*Scolytus scolytus*, *S. mali* (Bechstein, 1805), *S. rugulosus* (Mueller, 1818); *Hylurgops palliatus*, *Lymanator coryli* (Perris, 1853); 44; 15; полупустынных и степных 8 и 5, лесостепных и пустынных 2 и 1).

Провинции:

8.1 – Урало-Донская полупустынно-степная (*Scolytus ratzeburgi*, *S. scolytus*, *Dryocoetes villosus* (Fabricius, 1792), *Ernoporus tiliae* (Panzer, 1793), *Hylurgops palliatus*; 43; 24; степных 5, полупустынных и лесостепных 2 и 1);

8.2 – Урало-Терская полупустынно-пустынная (*Scolytus scolytus*, *S. rugulosus*, *S. mali*, *Lymanator coryli*, *Hylurgops palliatus*; 14; 6; полупустынных и пустынных 6 и 2);

9 – Среднеазиатская полупустынно-пустынно-степная подобласть (*Scolytus scolytus*, *S. rugulosus*, *S. schevyrewi* Semenov, 1902, *Xyleborinus saxesenii* (Ratzeburg, 1837), *Trypodendron lineatum*; 53; 8; пустынных 49, полупустынных 26, степных 31).

Провинции:

9.1 – Северная степная (*Scolytus ratzeburgi*, *S. scolytus*, *S. rugulosus*, *S. schevyrewi*, *Xyleborinus saxesenii*; 33; 14; степных 18);

9.2 – Срединная полупустынно-степная (*S. scolytus*, *S. rugulosus*, *S. schevyrewi*; *Xyleborinus saxesenii*, *Trypodendron lineatum*; 10; 5; пустынных 34, полупустынных 20);

9.3 – Южная пустынно-степная (*Scolytus kirschii*, *S. scolytus*, *S. schevyrewi*, *S. rugulosus*; *Xyleborinus saxesenii*; 26; 10; пустынных 15, горностепных 13, полупустынных 6).

Судя по приведённой классификации, полного совпадения границ зон подзон и выделенных фаунистических таксонов нет. Это, видимо, связано со значительным распространением ряда видов за пределы характерных для них зон и подзон. Кроме того, различия определяет разница в подходах к выделению зон и подзон (по доминированию характерных видов растений, а также облику растительности) и формально только по коэффициентам сходства при зоогеографическом районировании. Естественно сказывается степень идеализации. На долю участков, разных по принадлежности к зонам и подзонам, приходится от 67 до 100 % (в среднем 75 %). Подобласти обычно включают участки, отнесённые к 2–3 соседним зонам или подзонам или большему их числу.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ФАУНЫ КОРОЕДОВ

Пространственную изменчивость сходства выделенных в результате классификации таксонов отображает структурный граф, построенный по матрице средне-подобластных коэффициентов Жаккара (рис. 2). Основной вертикальный тренд совпадает с увеличением теплообеспеченности и уменьшением влагообеспеченности по направлению с севера на юг. Он иллюстрирует постепенную смену в фауне короедов от полярных пустынь, части тундр и редколесий, где короеды отсутствуют, через лесные и лесостепные участки к степям и пустыням. Горизонтальные ряды слева направо демонстрирует провинциальные изменения в восточном направлении, в пределах срединных температурных территорий. Кроме того, на юго-востоке влияет муссонный климат.

Судя по графу, общее число видов короедов и средняя суммарная встречаемость их уменьшаются к северу и югу от срединных таксонов и, как правило, с запада на восток, хотя это связано и с увеличением занимаемой таксонами площади. Сходство фауны короедов между подобластями сначала увеличивается с севера до середины, а потом южнее уменьшается, а внутри них возрастает к югу.

Информативность иерархической классификации и структурного графа и сила связи с факторами среды, а также с их сочетаниями (природными режима-

ми) оценена по учитываемой ими дисперсии матрицы коэффициентов сходства. При этом использован метод линейной качественной аппроксимации выделенными градациями [Равкин и др., 1978]. Этот метод представляет собой качественный аналог регрессионной модели и позволяет количественно сопоставить классификации, положенные в основу районирования нашими предшественниками, а также

полноту объяснения неоднородности различных флористических и фаунистических построений.

Наиболее велика сила связи между фаунистической неоднородностью Северной Евразии по короедам с региональностью (74 %) и меньше — с теплообеспеченностью этой территории (рассчитанной как совместная оценка сходства по зональности, провинциальности и высотной поясности), а также ин-

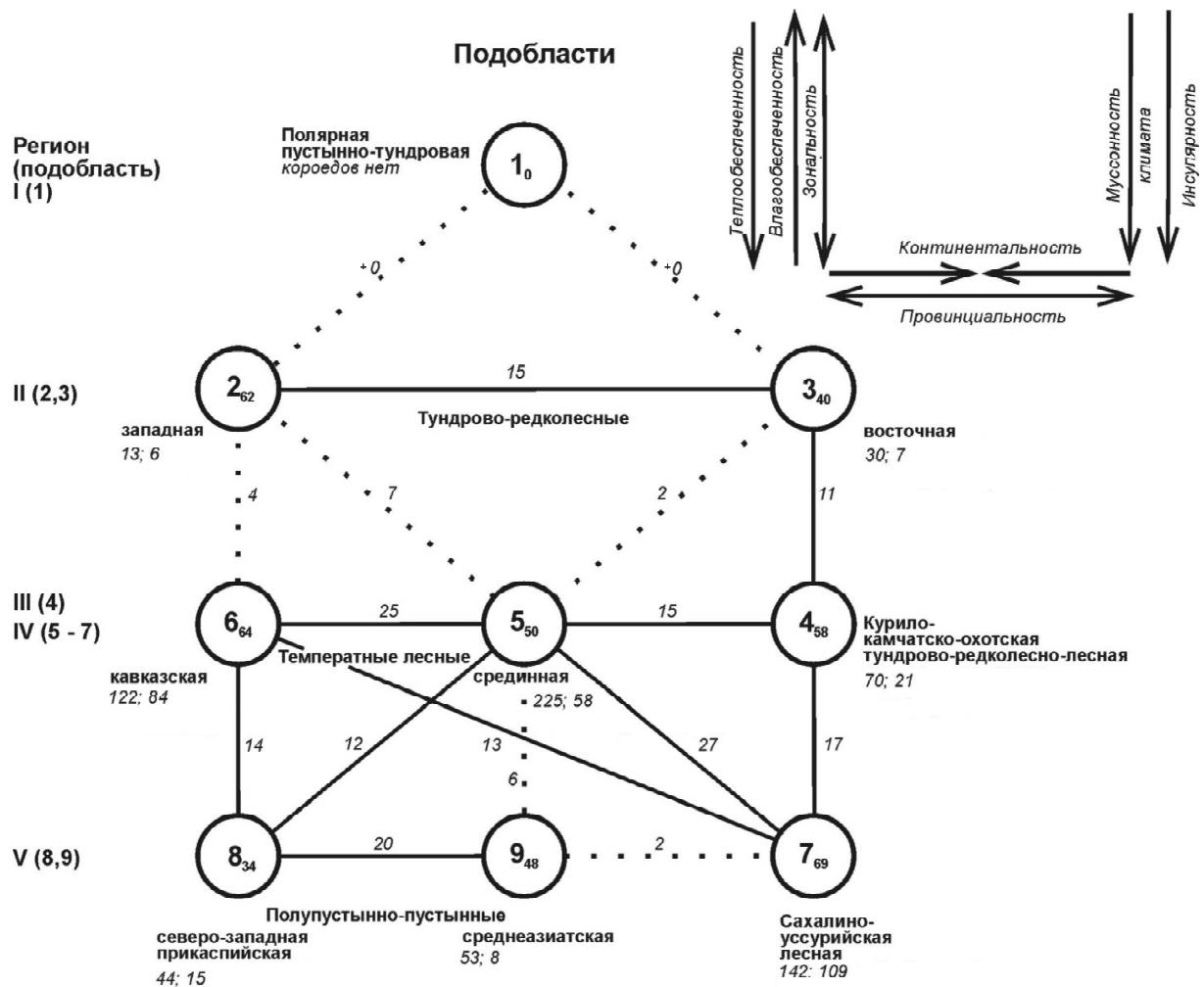


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура фауны короедов Северной Евразии на уровне подобласти.

Внутри значков приведены номера таксонов соответствующей классификации, индексом — внутригрупповое сходство. Сплошные линии между значками означают существенное сверхпороговое сходство, пунктирные линии — запороговое. Около этих линий обозначены значения межгруппового сходства. Около значков, кроме наименования подобластей, приведены названия трёх лидирующих видов короедов, общее число отмеченных видов и средняя суммарная встречаемость. Стрелки около перечня основных структурообразующих факторов среды указывают направление увеличения их влияния и фаунистические тренды.

Fig. 2. Spatial and typological structure of Scolytidae fauna of Northern Eurasia at the level of subarea.

Note. The numbers of the inside icons are numbers of taxa represented at the appropriate classification; the index indicates similarity within the group. The solid lines between the icons mean suprathreshold substantial similarity and dotted line mean supercritical similarity. The similarities between groups are presented near the lines. Three species of high frequency of occurrence, total occurrence and total number of identified species is shown near icons. Arrows located near main binding environmental factors indicate the direction of their increasing influence and faunistic trends.

дивидуально с зональностью — 56 и 51 % дисперсии (табл. 1). Индивидуальная связь с послеледниковым расселением и провинциальностью примерно в три и восемь раз меньше. Влияние инсулярности и высотной поясности невелико — в силу того, что отличающиеся по фауне короедов острова и горные системы занимают незначительную площадь.

Несколько меньшие оценки даёт аппроксимация матриц сходства результатами классификации по жесткокрылым [Семёнов-Тян-Шанский, 1936], а также биогеографического ([Udvardy, 1975], с уточнением А.Г.Воронова и В.В.Кучерука [1977]), климатического и физико-географического районирования [Атлас СССР, 1983]. Все перечисленные варианты районирования, по сравнению с предлагаемым нами, учитывают примерно в 2,5–2,8 раза меньшую часть дисперсии матрицы коэффициентов сходства фауны короедов Северной Евразии.

Итак, по короедам наиболее значима связь не с теплообеспеченностью, как у ранее рассмотренных групп животных и древесных растений, а с региональностью при уменьшении значений по провинциальности. Значительно выше по короедам оценка по всем факторам (по сравнению с древесными растениями в 1,6 раза, с рыбами и круглоротыми — в 1,3 раза, а по наземным позвоночным — в 1,2 раза).

Диагональное смещение границ природных зон по растительности прослежено давно. Значительное отклонение от них в распространении птиц и диаго-

нальность разделения лесной зоны по их распределению, хорошо видны на карте Б.К. Штегмана [1938]. Однако он, столкнувшись с существенным взаимопроникновением в распространении выделенных типов фауны, отказался от районирования и связывал эти различия с расселением птиц от центров происхождения или ледниковых рефугиумов. Мы объясняем дифферентность (разный угол наклона границ по отношению к зональности), в основном, послеледниковым восстановлением ареалов и сходством в интегральном современном влиянии теплообеспеченности при движении к северу и внутрь материка от морей и океанов, то есть сочетанием влияния зональности и континентальности. В результате диагональная граница по наземным позвоночным проходит от Кольского полуострова до Байкала, а по древесным растениям, короедам, рыбам и круглоротым — примерно от Прибалтики до Алтая, то есть смещена к югу и западу. При этом ранг её на два уровня ниже — региональный по наземным позвоночным и провинциальный — по короедам. На европейской части диагональное смещение совпадает с северной границей лиственных лесов (по С.Ф. Курнаеву [1973]), а в срединной — с южной окраиной лесостепи.

Общая информативность изложенных представлений равна 93 % дисперсии матрицы коэффициентов сходства конкретных фаун, что примерно соответствует коэффициенту корреляции, равному 0,96.

Заключение

Сопоставляя результаты районирования Северной Евразии по флоре древесных растений и фауне наземных позвоночных, следует отметить, что количество выделенных регионов по ним одинаково и равно трём, а по короедам — пяти, при этом границы их по всем группам животных и растениям не совпадают. В наименьшей степени это свойственно Северному региону. В нём отличия сведены к тому, что по древесным растениям самая северо-восточная часть отнесена к Восточному региону, а по фауне наземных позвоночных и короедов — к Северному Полярному, причём в притихоокеанской части этот регион узкой полосой проникает вплоть до Камчатки, а по короедам включает и Курильские острова. Это связано с весьма специфичным распространением пресмыкающихся, северная граница встречаемости которых, в отличие от остальных классов наземных позвоночных и короедов, существенно смещена к юго-западу [Равкин и др., 2010а].

Западная граница Восточного региона по древесным растениям проведена со значительным смещением к юго-востоку, что приводит к отделению не только южной части Северной Евразии, но и северо-западной и объединению их в единый Западный регион. Соответственно диагональная граница по древесным растениям идёт от Финского залива до Алтая, в то время как по наземным позвоночным от Кольского полуострова до Байкала. При этом по растени-

Таблица 1. Оценка связи факторов среды с неоднородностью фауны короедов Северной Евразии
Table 1. Evaluation of calculations between environmental parameters and heterogeneity of Scolytidae fauna of Northern Eurasia

Фактор, режим	Учтённая дисперсия, %
Региональность	74
Теплообеспеченность (зональность+провинциальность+поясность)	56
Зональность	51
Послеледниковое расселение	27
Провинциальность	9
Инсулярность	1
Высотная поясность	0,3
Все факторы	86
Режимы классификационные	87
структурные	78
Все режимы	88
Всего	93
Районирование	
климатическое	35
биогеографическое	31
по жесткокрылым насекомым	29
физико-географическое	18

ям, рыбам и круглоротым это граница проходит между регионами, а по наземным животным она имеет ранг подобласти или провинции. По короедам границы регионов гораздо ближе к зональным и диагональ проходит примерно от южной Прибалтики до Алтая.

Причина этих отличий мы связываем с разницей в способностях к расселению. У животных оно проходит активно, а у растений пассивно. Кроме того, несомненно, влияет большая толерантность к дефициту тепла у наземных позвоночных, особенно за счёт теплокровности. Дополнительные возможности расселения к северу и востоку связаны с сезонными миграциями, в первую очередь, у птиц и некоторых млекопитающих, которые научились использовать северные территории в летний период, улетающая или откочевывая зимой к югу в более комфортные области. Тем не менее, общая тенденция смены в направлении с юга на север для всех рассматриваемых групп однозначна.

Оценки связи отдельных факторов среды сходны, но обычно по наземным позвоночным несколько выше, кроме провинциальности (35 и 19 % дисперсии). Это свидетельствует о более чёткой в целом реакции животных на различия в среде. Исключение по провинциальности связано с большим совпадением с принятыми грациями её по растениям (Европейская, Западно- и Восточно-Сибирские провинции). Это подтверждают оценки связи с региональностью — делением на группы подобластей (регионы), которые ближе соответствуют выделенным по фауне позвоночных и флоре древесных растений (29 и 38 %). Различия максимальных и минимальных значений по провинциальности достигают 1,8 раза, а по региональности — 1,3.

Режимное объяснение неоднородности флоры, наоборот, несколько выше, чем по фауне (73 и 64 %), хотя обобщённые представления одинаковы (80 и 81 % дисперсии). Дисперсия соответствующих матриц сходства, учитываемая биогеографическим и климатическим районированием несколько больше по фауне, а учитываемая физико-географическим, наоборот, меньше. Это, скорее всего, определено значительной субъективностью проведения границ разными авторами.

Благодарности

Исследования, послужившие основой для настоящей статьи, выполнены по программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. Проект № VI.51.1.8.

Литература

Атлас СССР. 1983. М.: ГУГК. 260с.
Блинова Т.К., Равкин Ю.С. 2008. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. Т.15. С.101–121.
Воронов А.Г., Кучерук В.В. 1977. Биотическое разнообразие Палеарктики: проблемы изучения и охраны // Биосфер-

ные заповедники. Труды I советско-американского симпозиума. СССР, 5–17 мая 1976 г. Л.: Гидрометеоздат. С.7–20.
Кривоуцкая Г.О. 1983. Эколого-географическая характеристика фауны короедов (Coleoptera, Scolytidae) Северной Азии // Энтомологическое обозрение. Т.62. Вып.2. С.287–301.
Кривоуцкая Г.О. 1996. Сем. Scolytidae — Короеды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т.3. Ч.3. Владивосток: Дальнаука. С.312–317.
Курнаев С.Ф. 1973. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука. 203 с.
Мандельштам М.Ю., Никитский Н.Б., Бибин А.Р. 2005. Жуки-короеды триб Xyleborini, Cryphalini и Corthylini (Coleoptera: Scolytidae, Scolytinae) Западного Кавказа (с замечаниями о некоторых видах из других триб семейства) // Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отдел биологический. Т.110. Вып.3. С.21–28.
Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г. 2000. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области // Энтомологическое обозрение. Т.79. No.3. С.599–618.
Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.
Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Николаева О.Н. 2013. Териофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. Т.20. No.1. С.111–121.
Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Николаева О.Н. 2014. Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных и классификация их по сходству распространения // Сибирский экологический журнал. Т.21. No.2. С.163–181.
Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Чеснокова С.В. 2010а. Районирование Северной Евразии раздельно по фауне амфибий и рептилий // Сибирский экологический журнал. Т.17. No.5. С.773–780.
Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Юдкин В.А. 2010. Герпетофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. Т.17. No.1. С.87–103.
Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А. 1978. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. С.253–269.
Семёнов-Тян-Шанский А. 1936. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 16 с.
Старк В.Н. 1952. Жесткокрылые. Короеды. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 462с.
Терентьев П.В. 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестник ЛГУ. Биология. No.9. С.137–141.
Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 158 с.
Jaccard P. 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles. Vol.38. P.69–130.
Kirejtshuk A.G., Azar D., Beaver R.A., Mandelshtam M.Yu., Nel A. 2009. The most ancient bark beetle known: a new tribe, genus and species from Lebanese amber (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) // Journal of Systematic Entomology. Vol.34. P.101–112.
Legalov A.A. 2014. Phylogeny of Nemonychidae. In: Gratshev V.G., Legalov A.A. The Mesozoic stage of evolution of the family Nemonychidae (Coleoptera, Curculionoidea) // Paleontological Journal. Vol.48. No.8. P.851–944.
Mandelshtam M.Yu. 2001. A new species of bark-beetles (Coleoptera: Scolytidae) from Russian Far East // Far Eastern Entomologist. No.105. P.11–12.
Pfeffer A. 1994. Zentral- und Westpalaearktische Borken- und Kernkaefer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae) // Entomologica Basiliensia. Vol.17. P.5–310.

- Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Nikolaeva O.N. 2013. The theriofaunistic zoning of Northern Eurasia // Contemporary Problems of Ecology. No.1. P.85–93.
- Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Chesnokova S.V. 2010a. Amphibian and reptile biogeographic regions of Northern Eurasia, mapped separately // Contemporary Problems of Ecology. Vol.3. No.5. P.562–571.
- Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Yudkin V.A. 2010b. Herpetofaunistic Zonation of Northern Eurasia // Contemporary Problems of Ecology. Vol.3. No.1. P.63–75.
- Udvardy M.D.F. 1975. A classification of the biogeographic provinces of the World // Occasional No.18 International Union for Conservation of Nature, Morges. Switzerland. P.1–48.

Поступила в редакцию 7.2.2014