

Оригинальная статья

УДК 591.9:(599+598.1+598.2+597.6)(470)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-481-497>

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И РЕГИОНЫ ВЫСОКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ РОССИИ

Л. А. Хляп ^{1✉}, Е. А. Коблик ², В. В. Бобров ¹, А. А. Варшавский ¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

² Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова
Россия, 125009, г. Москва, Б. Никитская ул., д. 2

Поступила в редакцию 27.07.2025 г., после доработки 20.08.2025 г., принята 20.08.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. Проведена ревизия видового богатства позвоночных четырех классов (млекопитающих, птиц, пресмыкающихся и земноводных) на территории России. За территориальную единицу принят биом регионального уровня. Для всех классов характерен рост видового богатства к югу с различиями, специфическими для каждого класса, которые отражены на созданных картах. Зоны повышенного разнообразия частично перекрываются, однако биомы с максимальными значениями не совпадают. У млекопитающих это степные биомы Причерноморско-Предкавказский (113 видов) и Заволжско-Кулундинский (114 видов), у птиц — оробиомы Тувино-Южнобайкальский (262 вида) и Алтае-Саянский (275 видов), у пресмыкающихся — Дагестанский оробиом (31 вид) и пустынно-степной биом Прикаспия (37 видов), у земноводных — Днепровско-Приволжский биом, включающий Калининградскую область (13 видов).

Ключевые слова: млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся, земноводные, биоразнообразие, биомы

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН «Фундаментальные основы охраны живой природы и рационального природопользования» (проект № FFER-2024-0022), «Таксономический и биохорологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического разнообразия» (раздел 0110, номер 18-1-21, номер ЦИТИС 121032300105-0).

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют лабораторные и полевые исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Лаборатория сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Хляп Людмила Айзиковна: <https://orcid.org/0000-0001-7698-5887>, khlyap@mail.ru; Коблик Евгений Александрович: <https://orcid.org/0000-0002-3298-6578>, koblik@zmmu.msu.ru; Бобров Владимир Владимирович: <https://orcid.org/0000-0001-6756-516X>, vladimir.v.bobrov@gmail.com; Варшавский Александр Андреевич: <https://orcid.org/0000-0001-9202-0188>, ulvhare@sev-in.ru.

Для цитирования. Хляп Л. А., Коблик Е. А., Бобров В. В., Варшавский А. А. Видовое богатство и регионы высокого разнообразия наземных позвоночных России // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 481 – 497. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-481-497>

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия – одна из ключевых задач современности, требующая всестороннего анализа на разных территориальных уровнях, включая национальный, который представлен в меньшей степени. В фокусе данной работы находится видовое богатство – основополагающая метрика биоразнообразия – применительно к четырем классам наземных позвоночных: млекопитающим (Mammalia), птицам (Aves), пресмыкающимся (Reptilia) и земноводным (Amphibia) на территории России.

География видового богатства подчиняется глобальным закономерностям, в первую очередь – росту числа видов от высоких широт к низким, что обусловлено, прежде всего, климатическими факторами (Pianka, 1966; Currie, 1991; Hawkins et al., 2012 и др.). Для территории СССР было математически показано падение разнообразия с юга на север и с запада на восток, а также зависимость разнообразия позвоночных от средней температуры самого теплого месяца — июля (Terent'ev, 1963). Однако закономерности размещения различных групп позвоночных в Северной Евразии остаются недостаточно изученными. Публикации по этим вопросам единичны. Так, Е. А. Шварц с коллегами (Shvarts et al., 1995) путем наложения ареалов млекопитающих получили, что в пределах бывшего СССР пики видового богатства приурочены к Алтае-Саянской горной стране и к югу Дальнего Востока. Современный анализ для европейской части России количества видов млекопитающих, обнаруженных в квадратах 50×50 км, показал, что результат скорее отражал уровень изученности регионов, чем реальную картину; однако использование 5-градусных широтных полос подтверждало линейный рост разнообразия от 1 до 149 видов с севера на юг (Lisovsky, 2025). Аналогичное обобщение выполнено для 415 видов птиц по данным специальных учетов в квадратах 50×50 км (Kalyakin, Voltzit, 2020). Очаг максимального разнообразия пресмыкающихся (24 вида) приурочен к югу Дагестана, а земноводных (11 – 12 видов) – к зоне широколиственных лесов европейской части России (Bobrov, Warshavsky, 2007; 2011).

К настоящему времени сложились предпосылки для проведения комплексной ревизии, обобщающей данные по наземным позвоночным в рамках единой и сопоставимой методологической основы. Пересмотрена таксономия многих групп, и накоплены материалы по распространению видов, в том числе за счет развития цифровых ресурсов (Vertebrates..., 2009; Kuzmin, 2012; Koblik, Arkhipov, 2014; Dunayev, Orlova, 2017; GBIF, 2025; IUCN, 2025; Portal..., 2025). Ключевым фактором стала разработка для территории России иерархической системы биомов (The Biomes..., 2018; Ogureeva, 2020, 2025), основанной на концепции биомной организации биосферы (Walter, Breckle, 1991). За базовый принят региональный уровень, на котором в пределах России выделено 66 биомов (Ogureeva, Bocharnikov, 2017). Этот уровень мы использовали для анализа видового богатства позвоночных.

Крупные размеры региональных биомов позволяют сгладить неравномерность фаунистической изученности и различия в подходах при проведении границ видовых ареалов, а использование единой сети территориальных единиц, выделенных по сходству биоты, обеспечивает сопоставимость результатов для всех исследуемых классов.

Цель работы – изучить пространственные изменения видового богатства позвоночных (млекопитающих, птиц, пресмыкающихся и земноводных) на территории России и выявить регионы их максимального разнообразия, используя биомный подход.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территориальные единицы анализа: региональные биомы. Анализ проведен на основе выделенных 66 региональных биомов: 35 равнинных и 31 горный (The Biomes..., 2018). Биомы сгруппированы в широтные полосы, включающие равнинные одной природной зоны, и горные, нижние пояса которых соответствуют этой же зоне (табл. 1). На карте (рис. 1) они показаны одним цветом, но различаются номерами (1 – 35 – равнинные, 36 – 66 – горные). При анализе и на рис. 1 биомы гемибореальных (подтаежных) и неморальных лесов объединены из-за значимой роли в них широколиственных древесных пород. Важно отметить, что границы широтных полос не строго соответствуют географической широте, смещаясь к югу на востоке страны, а Крымско-Кавказские оробиомы входят в полосу неморальных лесов, хотя лежат южнее степных (см. рис. 1).

Таблица 1. Биомы России (по: The Biomes..., 2018 с изменениями)

Table 1. Biomes of Russia (after: The Biomes..., 2018 with changes)

№ биома / Biome num	Биомы равнин / Biomes of plains	№ биома / Biome num	Биомы гор (оробиомы) / Mountain biomes (orobiomes)
1	2	3	4
Высокоарктические тундровые / High Arctic Tundra			
1	Высокоарктический островной / Arctic islands (polar deserts)	36	Горных тундр высокоарктических островов / Mountain tundra of High Arctic Islands
Арктические и гипоарктические тундровые / Arctic and Hypoarctic tundra			
2	Новоземельско-Ямало- Гыданский / Novozemelsko-Yamalo-Gydan	37	Острова Врангеля / Wrangel Island
3	Таймыро-Восточносибирский / Taimyr-East Siberian	38	Урало-Сибирский / Middle Siberian
4	Чукотский / Chukchi	39	Чукотский / Chukchi
5	Кольско-Большеземельско-Тазовский / Kola-Bolshezemel'sko-Taz	40	Корякский / Koryak
6	Таймыро-Среднесибирский / Taimyr-Central Siberian		
7	Лено-Колымский / Lena-Kolyma		
8	Анадыро-Пенжинский Anadyr-Penzhin		

Продолжение табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4
Бореальные гипоарктические лесотундровые и северотаёжные лесные / Boreal hypoarctic forest-tundra and northern taiga			
9	Кольско-Карельский / Kola-Karelian	41	Хибино-Североуральский / Khibiny-Northern Ural
10	Мезено-Печорский / Mezen'-Pechersky	42	Путорано-Анабарский / Putorana-Anabar
11	Западносибирский северный / Northern West Siberian	43	Верхояно-Колымский / Verkhoyano-Kolyma
12	Котуйско-Ленский / Kotui-Lena	44	Североохотский / Northern Okhotsk
13	Нижнеколымский / Nizhnekolymsky		
14	Западнокамчатский субокеанический / West Kamchatka sub-oceanic		
Бореальные средне- и южнотаежные лесные / Boreal middle and southern taiga			
15	Ладожско-Вычегодский / Ladoga-Vychegodsky	45	Среднеуральский / Middle Ural
16	Приуральский / Priural'sky	46	Енисейского кряжа / Yenisei ridge
17	Обь-Иртышский / Ob'-Irtysk	47	Алтае-Саянский / Altai-Sayan
18	Верхневилуйский / Verkhnevilyuysky	48	Восточносаяно-Прибайкальский / Eastern Sayan-Baikal
19	Центральнаякутский / Central Yakutian	49	Тувино-Южнозбайкальский / Sayan-Southern Transbaikal
20	Северосахалинский / Northern Sakhalin	50	Прибайкальско-Момский / Baikal-Moma
21	Ангарский / Angarsk	51	Северовостоно-Забайкальский / North-Eastern-Transbaikal
22	Амуро-Зейский / Amur-Zeya	52	Южнозбайкальский / Southern Transbaikal
		53	Алдано-Майский / Aldan-Maisky
		54	Янкано-Джагдинский / Yankano-Dzhagdinsky
		55	Южноохотский / Southern Okhotsk
		56	Камчатско-Курильский / Kamchatka-Kuril
Гемибореальные широколиственно-хвойные и мелколиственные лесные (подтаежные) / Hemiboreal broad-leaved, coniferous and small-leaved forests (subtaiga)			
23	Смоленско-Приволжский / Smolensk-Volga		
24	Вятско-Камский / Vyatka-Kama		
25	Западносибирский южный / Southern West Siberian		
26	Амуро-Уссурийский / Amur-Ussuri		
Неморальные хвойно-широколиственные, широколиственнолесные и лесостепные / Nemoral coniferous, broad-leaf forests and forest-steppe			
27	Днепровско-Приволжский / Dnieper-Volga	57	Северо-Западнокавказский / Northern Western-Caucasus
28	Заволжский / Zavolzhsky	58	Эльбрусский / Elbrus
29	Крымско-Кавказский / Crimean-Caucasian	59	Дагестанский / Dagestan
30	Тоболо-Приобский / Tobolo-Priobsky	60	Крымско-Новороссийский / Crimean-Novorossiysk

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4
31	Зее-Буреинский / Zeya-Bureinsky	61	Западнокавказский (Сочинский) / Sochi (subtropical)
		62	Южноуральский / Southern Ural
		63	Сахалино-Сихотэ-Алиньский / Sakhalin-Sikhote-Alin
		64	Сихотэ-Алиньский южный / Southern Sikhote-Alin
		65	Южный Дальневосточный островной / Southern Far East of Islands
Степные и пустынно-степные / Steppe and desert-steppe			
32	Причерноморско-Предкавказский / Black Sea-Ciscaucasian	66	Юго-Восточноалтайско-Тувинский / South-Eastern Altai-Tuva
33	Заволжско-Кулундинский / Zavolzhsky-Kulunda		
34	Даурский / Daurian		
35	Прикаспийский пустынно-степной / Caspian desert-steppe		

Оценка видового богатства. Для каждого биома был составлен и верифицирован список видов наземных позвоночных. Работа включала несколько этапов.

1. Составление первичных списков. Проведена ревизия опубликованных ранее данных (Ogureeva, 2020, 2025). Новые первичные списки видов для каждого биома были сформированы путем наложения цифровых карт биомов и ареалов наземных позвоночных по (Vertebrates..., 2009; Kuzmin, 2012; Kalyakin, Voltzit, 2020; IUCN, 2025), а для птиц по Картографической базе данных Зоологического музея МГУ.

2. Корректировка и верификация. Полученные списки корректировали по литературным источникам (включая данные по ООПТ), открытым базам данных (GBIF, 2025; Portal..., 2025) и собственным наблюдениям авторов.

3. Критерии включения. В итоговый состав фауны биома включали автохтонные, интродуцированные и самостоятельно расселившиеся виды. Исключали виды, достоверно исчезнувшие, а также те, что заходят в биом лишь краем ареала по нетипичным для биома местообитаниям. Для птиц использованы гнездовые ареалы.

Картографический анализ и классификация. Пространственный анализ видового богатства выполнен в программе QGIS. Использована единая для всех классов шкала из семи градаций уровня богатства: полное отсутствие, очень низкое, низкое, умеренное, значительное, высокое и очень высокое. На картах (рис. 2 – 5) две градации («очень низкое» и «низкое») объединены. Количественные показатели каждой градации приведены в легендах к картам.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Млекопитающие. Видовое богатство териофауны в биомех России варьирует от 7 до 114 видов, демонстрируя общий рост с севера на юг (рис. 2, табл. 2). Мини-

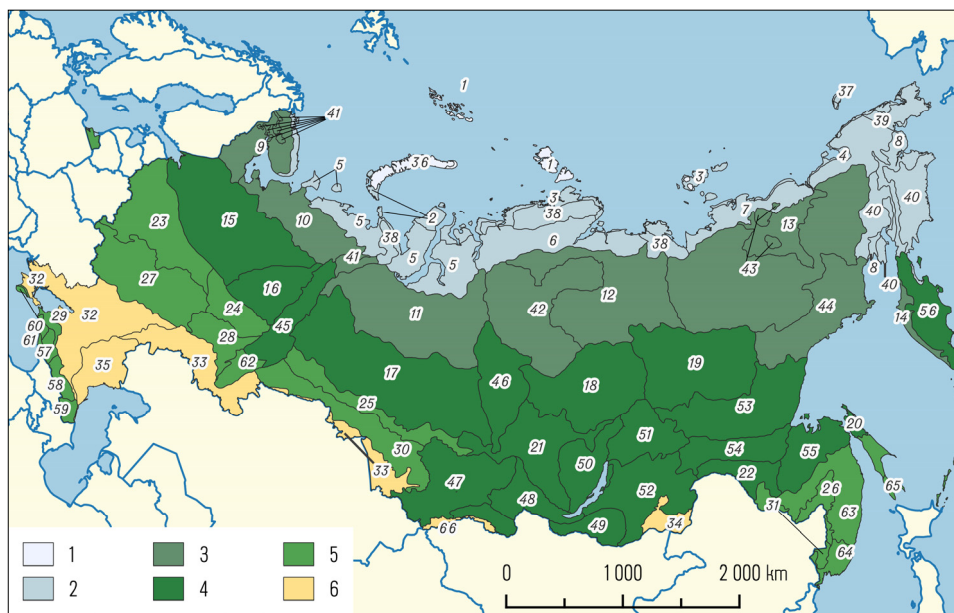


Рис. 1. Биомы России: 1 – высокоарктические тундровые; 2 – арктические и гипоарктические тундровые; 3 – бореальные гипоарктические лесотундровые и северотаёжные; 4 – бореальные средне- и южнотаёжные; 5 – гемибореальные (подтаёжные) и неморальные хвойно-широколиственные, широколиственнолесные и лесостепные; 6 – степные и пустынно-степные. Цифры на карте – номера биомов: 1 – 35 равнинных, 36 – 66 горных. Названия биомов см. табл. 1

Fig. 1. Biomes of Russia: 1 – High Arctic; 2 – Arctic and Hypoarctic tundra; 3 – Boreal Hypoarctic forest-tundra and northern taiga; 4 – Boreal taiga; 5 – Hemiboreal (subtaiga) and Nemoral broad-leaf forests and forest-steppe; 6 – Steppe and desert-steppe. The figures on the map are biome numbers: 1–35 plains, 36–66 mountainous. See Table 1 for biome names

мальные показатели (7 и 8 видов) характерны для островных высокоарктических тундр; на о. Врангеля отмечено 9 видов. Низкое видовое богатство – в 13 биомов, умеренное – в 15, значительное – в 16.

Высокий уровень разнообразия (74 – 97 видов) характерен для 17 биомов. Они формируют пояс, включающий равнинные биомы неморальных лесов, Южный Урал, примыкающие с востока бореальные биомы (Алтае-Саянский и, изолированно, Тувино-Южнобайкальский), а также пустынно-степной биом Прикаспия и Крымско-Кавказские оробиомы. Последние нарушают строгий широтный градиент, поскольку лежат южнее очага с более высокими (максимальными) показателями богатства. Отдельный очаг высокого разнообразия находится в неморальных лесах юга Дальнего Востока.

Максимальное видовое богатство (113 и 114 видов) приурочено к степной зоне, протянувшейся от Причерноморья до Алтая и сужающейся за Уралом (биомы 32 и 33).

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И РЕГИОНЫ ВЫСОКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

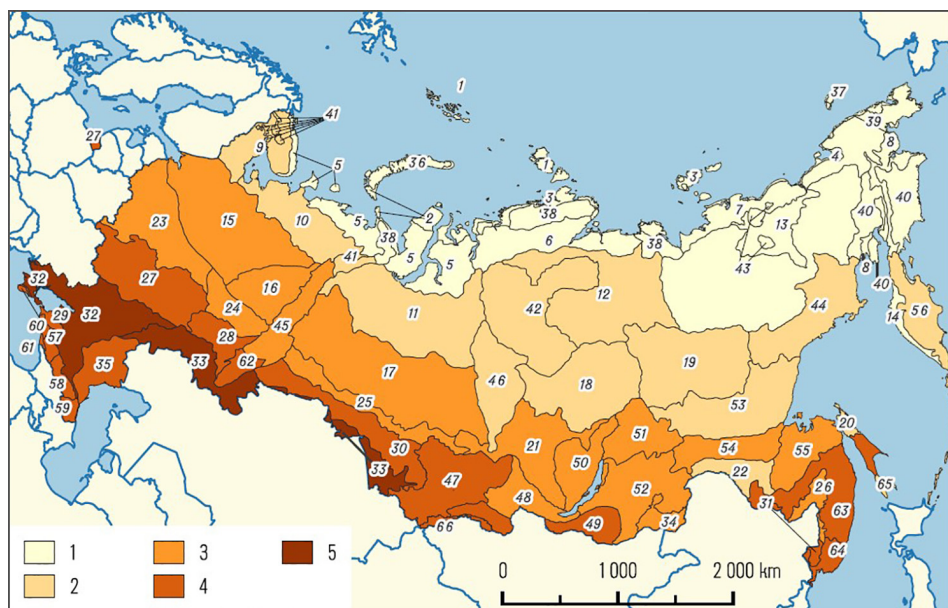


Рис. 2. Видовое богатство млекопитающих в биомех России. Количество видов: 1 – 7–31, 2 – 34–51, 3 – 56–71, 4 – 74–97, 5 – 113–114

Fig. 2. Species richness of mammals in the biomes of Russia. Number of species: 1 – 7–31, 2 – 34–51, 3 – 56–71, 4 – 74–97, 5 – 113–114

Таблица 2. Средние показатели видового богатства наземных позвоночных по широтным полосам в равнинных и горных биомех

Table 2. Average species richness of terrestrial vertebrates across latitudinal bands in plain and mountain biomes

Широтная полоса / Latitudinal band	Млекопитающие / Mammals		Птицы / Birds		Пресмыкающиеся / Reptiles		Земноводные / Amphibians	
	Равнины / Plains	Горы / Mountains	Равнины / Plains	Горы / Mountains	Равнины / Plains	Горы / Mountains	Равнины / Plains	Горы / Mountains
Высокоарктические тундры / High Arctic tundra	8	7	21	43	0	0	0	0
Арктические и гипоарктические тундры / Arctic and Hypoarctic tundra	24	23	102	88	0.1	0.3	1.0	1.3
Гипоарктическая лесотундра и северотаёжная / Hypoarctic forest- tundra and northern taiga	37	35	154	134	1.0	1.3	3.2	3.0
Средне- и южнотаёжная / Middle and southern taiga	50	63	190	203	3.6	3.9	5.6	4.5
Подтаёжные и неморальные леса, лесостепь / Subtaiga and nemoral forest, forest-steppe	73	78	205	170	8.4	16.6	10.3	9.2
Степная и пустынная / Steppe and desert	94	90	200	199	17.3	9.0	7.3	5.0

Птицы. Богатство гнездовой авифауны варьирует от 21 до 275 видов. Оно минимально в высокоарктическом островном биоме (21 вид) и на острове Врангеля (34 вида). Бедность видового состава (до 75 видов) характерна еще для пяти биомов, в том числе для Урало-Сибирского и Лено-Колымского гипоарктическо-тундровых. В других шести гипоарктических тундровых биомов гнездится 100 – 103 вида. Южнее: в гипоарктическо-таежных, северотаежных лесах, а также в трех несходных биомов (Сверсасхалинском среднетаежном, Даурском степном и Сочинском неморальном), – показатели растут, но остаются низкими (113 – 139 видов) (см. рис. 3).

Биомы с умеренным богатством авифауны (13 биомов) в европейской части России и Западной Сибири расположены севернее, чем в Средней Сибири и на востоке страны; они также отмечены на Южном Урале и в Крымско-Кавказском регионе. Значительные показатели (18 биомов) встречаются от гипоарктическо-таежных лесов до Юго-Восточноалтайско-Тувинских степей и пустынь Прикаспия, заметно проникая на юг в Предуралье и по Уралу.

Высокое богатство (216 – 249 видов) отмечено в 14 биомов, образующих два очага. Один простирается от полосы средне- и южнотаежных лесов (биомы Ладожско-Вычегодский, Обь-Иртышский и Ангарский) до степей включительно, на восток – до юго-восточного Забайкалья. Другой очаг находится на Дальнем Востоке, где в Сахалино-Сихотэ-Алиньском биоме отмечены наибольшие показатели в этой группе.

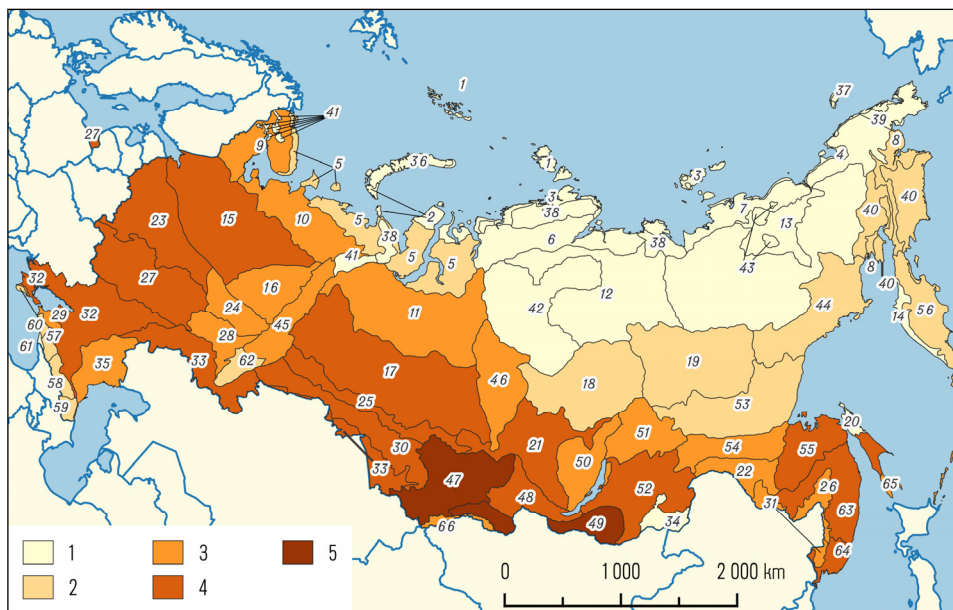


Рис. 3. Видовое богатство птиц в биомов России. Количество видов: 1 – 21 – 139, 2 – 145 – 161, 3 – 168 – 209, 4 – 216 – 249, 5 – 262, 275.

Fig. 3. Species richness of birds in the biomes of Russia. Number of species: 1 – 21–139, 2 – 145–161, 3 – 168–209, 4 – 216–249, 5 – 262, 275

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И РЕГИОНЫ ВЫСОКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Максимальным богатством авифауны (262 и 275 видов) характеризуются два бореальных оробиома – Тувино-Южнобайкальский и Алтае-Саянский, которые, несмотря на разделяющий их биом, можно считать единым Алтае-Саяно-Забайкальским очагом.

Пресмыкающиеся. Количество видов пресмыкающихся в биоме варьирует от 0 до 37. Они полностью отсутствуют в 14 высокоарктических, арктических и гипоарктических биомов (см. рис. 4). Южнее, в 8 тундровых биомов, встречается только живородящая ящерица, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823), хорошо адаптированная к суровым условиям Субарктики. Однако в двух из этих биомов (38 и 43) она отмечена не повсеместно, из-за чего на карте пришлось показать распространение живородящей ящерицы на уровне подбиомов.

В 8 гипоарктических лесотундровых и северотаежных биомов к ящерице добавляется обыкновенная гадюка (*Vipera berus* Linnaeus, 1758), которой также свойственно живорождение. Таким образом, почти в половине биомов России (в 30) обитает не более двух видов пресмыкающихся. Умеренное количество видов известно в 12 бореальных, гемибореальных, неморальных и степных биомов; значимое – в других 12 биомов тех же широтных поясов.

Высокое разнообразие (11 – 22 вида) образует два очага. Один лежит в неморальных лесах и степях Европейской России и тянется по югу страны до Алтая,

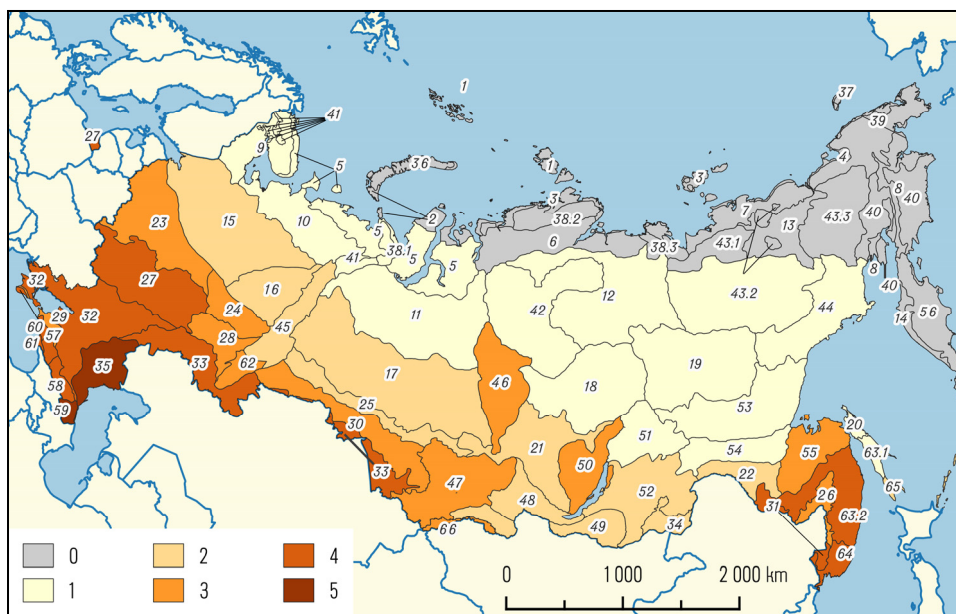


Рис. 4. Видовое богатство пресмыкающихся в биомов России. Количество видов: 0 – 0, 1 – 1–2, 2 – 2–4–5, 3 – 6–10, 4 – 11–22, 5 – 31, 37

Fig. 4. Species richness of reptiles in the biomes of Russia. Number of species: 0 – absent, 1 – 1–2, 2 – 2–4–5, 3 – 6–10, 4 – 11–22, 5 – 31, 37

достигая максимума в Крымско-Новороссийском биоме. Второй очаг находится на юге Дальнего Востока (11 – 12 видов).

Максимальные показатели (31 и 37 видов) отмечены в Дагестанском оробиоме и соседнем пустынно-степном Прикаспийском биоме.

Земноводные. Видовое богатство амфибий колеблется от 0 до 13 видов. Они отсутствуют в пяти высокоарктических и арктических биомах (см. рис. 5), что связано с невозможностью жизнедеятельности в регионах с отрицательными среднегодовыми температурами. Южнее и восточнее в 8 арктических и гипоарктических тундровых биомах встречается только сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870. Это уникальное по морозоустойчивости земноводное: взрослые особи переносят понижение температуры тела до -40°C и сохраняют подвижность при $+1^{\circ}\text{C}$ (Kuzmin, 2012). В лесотундровых и северотаежных биомах востока Сибири к нему добавляется сибирская лягушка *Rana amurens* (Boulenger, 1886).

От 3 до 5 видов встречается в 22 биомах, что составляет треть от их общего числа. Шесть видов известно в пяти биомах, 7 – в трех, и 8 – лишь в одном (Дагестанском).

Регионы высокого разнообразия (9 – 12 видов) размещены двумя очагами (см. рис. 5). Один – на юге Дальнего Востока, где в четырех биомах (26, 31, 63 и 64) обитает по 9 видов. Другой, обширный очаг, также включает биомы с 9 видами (лесостепи Западной Сибири (30), Предкавказье и запад Кавказа (32, 57, 61)), а его

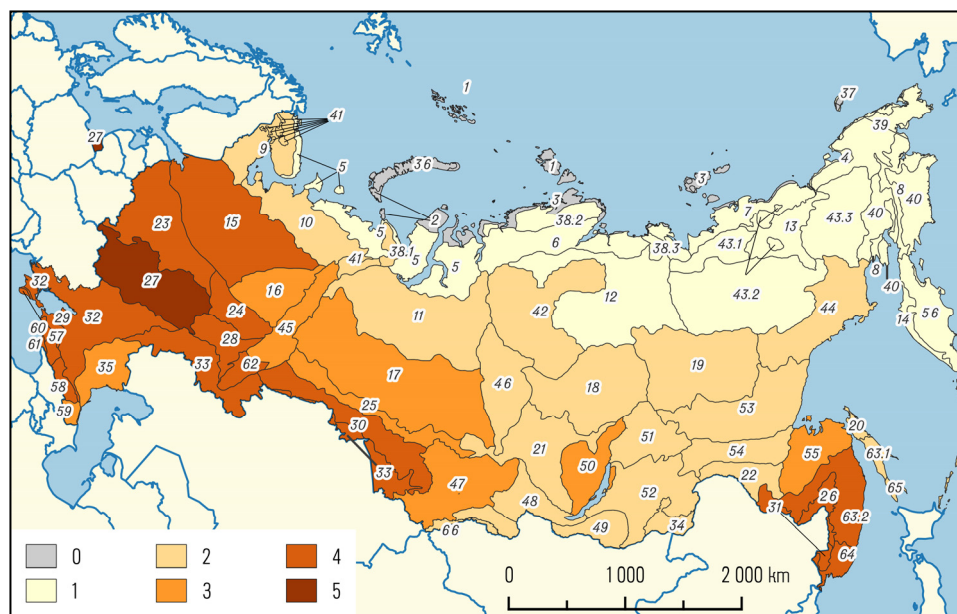


Рис. 5. Видовое богатство земноводных в биомах России. Количество видов: 0 – не обитают, 1 – 1–2, 2 – 2–3–5, 3 – 3–6–8, 4 – 4–9–12, 5 – 13

Fig. 5. Species richness of amphibians in the biomes of Russia. Number of species: 0 – absent, 1 – 1–2, 2 – 2–3–5, 3 – 3–6–8, 4 – 4–9–12, 5 – 13

верхние значения (12 видов) отмечены в Вятско-Камском, Крымско-Кавказском и Эльбрусском биомах (24, 29, 58).

Максимальное разнообразие земноводных (13 видов) отмечено в неморальном Днепровско-Приволжском биоме (27).

Совмещение регионов повышенного видового богатства. При совместном рассмотрении зон высокого и максимального (далее обе зоны вместе: повышенного) разнообразия выявляются области их перекрытия для позвоночных разных классов.

• **4 класса:** повышенное разнообразие всех четырех классов совпадает в пяти биомах (27, 32, 33, 63, 64).

• **3 класса:** в шести биомах совпадает повышенное богатство трех классов в разных сочетаниях: без птиц – в пяти биомах (31, 57 – 61), без пресмыкающихся – в одном (30).

• **2 класса:** в девяти биомах совпадает повышенное разнообразие двух классов: млекопитающих с земноводными (28, 29, 62), млекопитающих с пресмыкающимися (35, 59), млекопитающих с птицами (47, 49) или птиц с земноводными (15, 13).

Не перекрываются (1 класс): в биоме 66 отмечено повышенное разнообразие только млекопитающих, в шести биомах (17, 21, 25, 48, 55, 52) – только птиц, в двух (24, 26) – только земноводных. Для пресмыкающихся «эксклюзивных» биомов не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами результаты в первую очередь подтверждают глобальную закономерность: видовое богатство наземных позвоночных увеличивается с севера на юг. Обеднение фауны в высоких широтах связано как с суровым климатом, так и с островной изоляцией многих арктических биомов. Оно сопровождается также падением таксономического разнообразия. На севере исчезают на уровне классов – пресмыкающиеся и земноводные, на уровне отрядов: у млекопитающих – рукокрылые, насекомоядные, на о. Врангеля и зайцеобразные (Khlyar et al., 2024), а среди гнездящихся птиц преобладают виды из ржанкообразных, воробьеобразных и гусеобразных, совсем нет видов из 8 отрядов, а дятлообразные начинают встречаться лишь с северной тайги.

Все очаги с максимальными показателями видового богатства лежат на юге России, и лишь у земноводных слегка смещен к северу (см. рис. 2 – 5). Их расположение для каждого класса уникально и преподносит сюрпризы.

Так, вопреки прежним данным об очагах разнообразия млекопитающих в горах Сибири и Дальнего Востока (Shvarts et al., 1995), наши результаты показывают приуроченность максимума к двум равнинным степным биомам. Как и многие биомы, эти два внутренне неоднородны. В пределах Причерноморско-Предкавказского биома (32) териофауна меняется как по долготе (представители таежной фауны на севере и кавказской – на юге), так и по широте (Ogureeva, 2020). В примыкающем с востока Заволжско-Кулундинском биоме (33) наблюдается смена видового состава с запада на восток: хомячок Эверсмanna, *Allocricetulus evermanni*

(Brandt, 1859) сменяется на востоке биом барабинским, *Cricetulus barabensis* (Pallas, 1773) и джунгарским, *Phodopus sungorus* (Pallas, 1773). В итоге суммарное видовое разнообразие в каждом из этих двух биомов оказалось очень высоким.

Максимальное разнообразие в степных биомов связано и с коренным изменением населения грызунов в связи с распашкой степей и созданием лесополос. В биоме 33 пахотные земли занимают 44.7% площади, в биоме 34 – 38.7%. На обширных пространствах полей вместо степных видов поселились луговые (Neronov et al., 2001), а в лесополосах – лесные.

Не менее интересна ситуация с птицами, чей максимум разнообразия отмечен в горном Алтае-Саянском и частично в Забайкальском регионах. Если по традиционным представлениям (Stegman, 1938) самой богатой авифауной в России отличался Дальний Восток, а Алтай-Саянские горы и Кавказ занимали второе и третье места, то наши данные выдвигают на первую позицию именно горные системы Южной Сибири.

Видовое богатство птиц Алтае-Саянской горной страны и Западного Забайкалья объясняется уникальными природными особенностями региона. Здесь развита высотная поясность, вплоть до нивального пояса, что увеличивает разнообразие условий. Глубоко проникают пустынно-степные виды птиц по бортам речных долин и котловинам из лежащих западнее, севернее и южнее аридных ландшафтов. Происходит широкий взаимообмен таёжными видами между обширными пространствами равнинной тайги севернее и лесных поясов гор. Не исключено, что некоторую роль сыграл подход к выделению биомов и их структура. В этом регионе степные экосистемы, располагаясь на склонах и в котловинах, мозаично вплетены в другие экосистемы горных поясов, и потому объединены в единый биом. На Кавказе степи предгорий, а на юге Дальнего Востока – лесостепи равнин удалось выделить в отдельные биомы. Именно добавление степной авифауны к таежной и дало максимальные показатели видового богатства птиц в Тувино-Южнозабайкальском и Алтае-Саянском биомов.

Неожиданно из областей повышенного разнообразия птиц выпали биомы Кавказа, хотя именно там совпадают очаги видового разнообразия млекопитающих, пресмыкающихся и земноводных. В немалой степени это связано с мобильностью птиц, из-за чего формирование эндемизма на видовом уровне среди птиц ниже, чем у позвоночных других классов.

Для экотермных позвоночных, чье распространение жестко лимитировано климатом, размещение очагов разнообразия более предсказуемо. Максимум видового богатства пресмыкающихся ожидаемо отмечен в двух соседних южных биомов – неморальном горном Дагестанском (31 вид) и пустынно-степном Прикаспийском (37 видов). Здесь сочетаются наиболее благоприятные условия для существования этих животных: высокая температура воздуха и засушливый климат, а также разнообразие пригодных для рептилий экосистем равнин, побережья Каспийского моря и предгорий Кавказа. Многие обитающие здесь виды относятся к эндемикам Кавказа или проникают в Россию с юга (Азербайджан или Иран) и в пределах нашей страны встречаются только здесь.

Максимальное видовое богатство земноводных (13 видов) отмечено лишь в одном неморальном Днепровско-Приволжском биоме (27). Сам по себе этот биом

неоднороден и представлен двумя вариантами – широколиственнолесным и лесостепным, что уже создает хорошую основу для разнообразия. Однако его выход на первое место по числу видов амфибий обеспечен не только структурой, но и уникальным фактором. В состав этого биома входит географический изолят – Калининградская область, климат которой значительно мягче и влажнее. Именно там встречается камышовая жаба (*Epidalea calamita* Laurenti, 1768), которая отсутствует в других регионах России. Таким образом, один «дополнительный» вид, имеющий ограниченное распространение, поднимает видовое богатство этого биома до максимального значения. Без него разнообразие земноводных здесь не превышало бы трёх других богатых биомов (24, 29, 58), где отмечено 12 видов.

Интересно, что биомы с максимальными показателями видового богатства, у каждого класса свои, но если рассматривать их вместе с регионами высокого видового разнообразия, то образуются две области перекрывания. Первый комплексный очаг протянулся от западных границ России до Алтая, охватывая степные биомы (32, 33) (центр разнообразия млекопитающих) и примыкающий к ним в европейской части с севера неморальный биом 27 (центр богатства земноводных). Факторы, обеспечившие здесь повышенное разнообразие каждого из классов, те же, что и для млекопитающих. Это, во-первых, коренная перестройка ландшафтов из-за распашки и создания лесополос, что позволило лесным, полевым и луговым видам проникнуть в степь (Опарин, Опарина, 2010). Во-вторых, это огромная протяженность биомов с запада на восток, благодаря чему в их фауну включаются как европейские, так и сибирские виды, в том числе близкородственные викарирующие пары, такие как обыкновенная, *Streptopelia turtur* Linnaeus, 1758, и большая, *S. orientalis* (Latham, 1790) горлицы, или степной, *Melanocorypha calandra* (Linnaeus, 1766) и чёрный, *M. yeltoniensis* (J. R. Forster, 1768) жаворонки. Наконец, дополнительный вклад вносит наличие водных экосистем, благоприятных для теплолюбивой водной и околотоводной фауны.

Второй комплексный очаг – оробиомы юга Дальнего Востока (63 и 64), что в целом соответствует традиционным представлениям. Высокое видовое богатство здесь обусловлено мягким климатом, разнообразием биотопов и их сложной структурой, особенно в хвойно-широколиственных лесах. Немаловажно взаимопроникновение северных горных элементов и южных равнинных, а также видов из Восточной Азии, в том числе из тропиков (Nazarenko, 1990a, b и др.). Однако антропогенная трансформация ландшафтов, их фрагментация и прямое уничтожение животных в последние столетия сильно подорвали этот природный потенциал, и регион утратил былое первенство по уровню богатства фауны. По нашим данным, хотя показатели видового богатства в этих двух биомах и относятся к категории высоких, почти все они (за исключением птиц в биоме 63) лежат у самой нижней границы выделенного диапазона.

Наши материалы показывают, что горные биомы по видовому разнообразию наземных позвоночных в среднем мало отличаются от равнинных (см. табл. 2), но формирование фаун в горах и на равнинах имеет для каждого из изученных классов свою специфику. Кроме того, оробиомы имеют иной характер изменения пространственных градиентов видового богатства, нежели равнинные биомы. Сло-

жившееся ранее представление о повышении разнообразия позвоночных в горах Кавказа, Алтае-Саянского региона и Дальнего Востока отчасти связано с размещением этих гор на юге страны и общим ростом видового богатства к югу. Однако на Кавказе разнообразие млекопитающих, птиц и земноводных ниже, чем в биоме, расположенных севернее, а для рептилий его максимум отмечен лишь на востоке Кавказа. В Алтае-Саянском регионе показатели разнообразия млекопитающих и птиц выше, чем в других биоме этой широтной полосы, но для экотермных позвоночных они не повышаются. На Сихотэ-Алине отмечается повышенное видовое богатство каждого из четырех классов, но его значения ниже, чем в горах, расположенных западнее.

В заключение коснемся методологических аспектов. Нельзя исключать, что некоторые описанные эффекты, особенно «рекордные» показатели в наиболее протяженных биоме, могут быть отчасти связаны с самим алгоритмом выделения территориальных единиц. В пределах таких крупных биоме, вытянутых в широтном или долготном направлениях, неизбежно происходят заметные изменения фауны, и суммарный список видов может искусственно завышаться за счет такой внутренней неоднородности.

Использование в будущем более мелких территориальных единиц – например, вариантов биоме (подбиоме), на которые разделены многие из 66 биоме (Ogureeva, 2020, 2025) – возможно, покажет лучшие результаты, и для пресмыкающихся и земноводных мы вынуждены были перейти на севере страны на уровень подбиоме, чтобы избежать ложной визуализации далекого проникновения этих животных в холодные регионы. Тем не менее, проделанная нами работа на выбранном масштабе позволила выявить общие закономерности и, что более важно, ключевые отклонения от них в размещении видового богатства позвоночных разных классов на территории России.

ВЫВОДЫ

1. Для всех классов наземных позвоночных России подтвержден общий градиент роста видового богатства с севера на юг, сопровождаемый падением таксономического разнообразия в высоких широтах. Однако эта закономерность не является абсолютной и нарушается, в частности, некоторым снижением показателей на Северном Кавказе.

2. Регионы максимального видового богатства для каждого класса позвоночных уникальны. При этом зоны повышенного разнообразия для всех четырех классов совпадают в двух ключевых очагах. Первый – равнинный, приурочен к степным биоме, а в европейской части России и к неморальному, протягиваясь от западных границ страны до Алтая. Второй – горный, на юге Дальнего Востока.

3. Формирование равнинного очага повышенного разнообразия всех наземных позвоночных связано с благоприятными климатическими условиями при сохранении фрагментов степных и опустыненных участков, с коренной перестройкой структуры значительных площадей биоме из-за распахки, сочетающейся с вырубкой лесов, и устройства лесополос, а также с большой протяженностью био-

мов с запада на восток из-за чего в один и тот же биом попадают викарирующие виды или группы видов.

4. Полученные результаты заметно корректируют существовавшие ранее представления о центрах разнообразия. Юг Дальнего Востока, оставаясь важным очагом, не является регионом максимального видового богатства ни для одного из классов наземных позвоночных. Алтай-Саяно-Забайкальский регион – центр максимального разнообразия только для птиц, для млекопитающих это регион высокого разнообразия, а для эктотермных позвоночных – умеренного. Северный Кавказ выступает в качестве основного очага лишь для пресмыкающихся. При этом видовое богатство млекопитающих там высокое, земноводных – высокое, но в восточной части умеренное, а у птиц – чаще умеренное, а на юго-западе – низкое.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Bobrov V. V., Warshavsky A. A. Diversity of reptiles of the fauna of Russia. *Actual Problems of Herpetology and Toxinology*, 2007, iss. 10, pp. 15–20 (in Russian).

Bobrov V. V., Warshavsky A. A. Diversity of amphibians (Amphibia) of the fauna of Russia. *The Problems of Herpetology. Proceedings of the IV Meeting of the A. M. Nikolsky Herpetological Society*. Saint Petersburg, Russian collection, 2011, pp. 31–35 (in Russian).

Currie D. J. Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *The American Naturalist*, 1991, vol. 137, no. 1, pp. 27–49. <https://doi.org/10.1086/285144>

Dunayev E. A., Orlova V. F. *Amphibians and Reptiles of Russia. Atlas-key*. 2nd edition. Moscow, Phytos XXI, 2017. 328 p. (in Russian).

GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. What is GBIF? 2025. Available at: <https://www.gbif.org/what-is-gbif> (accessed July 3, 2025).

Hawkins B. A., McCain C. M., Davies T. J., Buckley L. B., Anacker B. L., Cornell H. V., Damschen E. I., Grytnes J.-A., Harrison S., Holt R. D., Kraft N. J. B., Stephens P. R. Different evolutionary histories underlie congruent species richness gradients of birds and mammals. *Journal of Biogeography*, 2012, vol. 39, iss. 5, pp. 825–841. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02655.x>

IUCN. The IUCN Red list of threatened species. Version 2025-1. 2025. Available at: <https://www.iucnredlist.org>. (accessed on July 3, 2025).

Kalyakin M. V., Voltzit O. V., eds. *Atlas of the Breeding Birds of European Part of Russia*. Moscow, “Fiton XXI”, 2020. 908 p. (in Russian).

Khlyap L. A., Grishchenko M. Y., Varshavskiy A. A. Mammal diversity of Russian mountain regions. *Biology Bulletin*, 2024, vol. 51, suppl. 2, pp. S149–S159. <https://doi.org/10.1134/S1062359024611169>

Koblik E. A., Arkhipov V. Yu. Avifauna of the States of Northern Eurasia (former USSR): Checklists. *Zoologicheskie issledovaniya*, 2014, no. 14. 171 p. (in Russian).

Kuzmin S. L. *Amphibians of the former USSR* (2nd edition, revised). Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 2012. 370 p. (in Russian).

Lisovsky A. A. Analysis of the qualitative and spatial structure of data on the distribution of mammals in the European part of Russia. In: Lisovsky A. A., Stakheev V. V., Saveljev A. P., Ermakov D. G., Glazov D. M., Obolenskaya E. V., Sheftel B. I., Titov S. V., eds. *Atlas of Mammal Distribution in the European part of Russia*. Moscow, KMK Scientific Press, 2025, pp. 29–37 (in Russian).

Neronov V. M., Khlyap L. A., Tupikova N. V., Warshavsky A. A. Formation of rodent communities in arable lands of Northern Eurasia. *Russian Journal of Ecology*. 2001, vol. 32, iss. 5, pp. 326–333. <https://doi.org/10.1023/A:1011922226754>

Nazarenko A. A. Avifaunistic exchange between North and South Asia on the eastern periphery of the continent: The last glacial-interglacial cycle. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 1990a, vol. 51, no. 1, pp. 89–106 (in Russian).

Nazarenko A. A. Recent history of the East Palearctic avifauna: Transzonal interchange of the forest elements between South and North Asia since the last 35 000 years. *Proceedings of the International 100. Deutsche Ornithologen Gesellschaft Meeting*. Bonn, Verlag der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft, 1990b, pp. 81–87.

Ogureeva G. N., Bocharnikov M. V. Orobiomes as the basic units of the regional evaluation of biodiversity of the mountain regions. *Ekosistemy: Ekologiya i dinamika*, 2017, vol. 1, no. 2, pp. 52–81 (in Russian).

Ogureeva G. N., ed. *Biodiversity of Biomes of Russia. Plain Biomes*. Moscow, Institute of Global Climate and Ecology Publ., 2020. 623 p. (in Russian).

Ogureeva G. N., ed. *Biodiversity of Mountain Biomes in Russia*. Moscow, Moscow University Press, 2025. 792 p. (in Russian).

Oparin M. L., Oparina O. S. Bird and mammal complex transformation of steppe ecosystems under ploughing up (with Saratov steppes as examples). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2010, no. 4, pp. 361–373 (in Russian).

Pianka E. R. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *The American Naturalist*, 1966, vol. 100, pp. 33–46. <https://doi.org/10.1086/282398>

Portal Mammals of Russia, 2025. Available at: <https://rusmam.ru/> (accessed July 3, 2025).

Shvarts E. A., Pushkaryov S. V., Krever V. G., Ostrovsky M. A. Geography of mammal diversity and searching for ways to predict global changes in biodiversity. *Journal of Biogeography*, 1995, vol. 22, no. 4/5, pp. 907–914. <https://doi.org/10.2307/2845991>

Stegman B. K. *Fundamentals of the Ornithogeographic Division of the Palearctic, Fauna of the USSR. Birds*. Moscow, USSR Academy of Sciences Publ., 1938, vol. 1. 156 p. (in Russian).

Terent'ev P. V. Attempt at application analysis of variation to the qualitative richness of the fauna of terrestrial vertebrates of the U.S.S.R. *Vestnik Leningradskogo Universiteta. Seriya Biologii*, 1963, no. 21, pp. 19–26 (in Russian, English translation by Maly E. J., edited by Pianka E. R., Smithsonian Herpetological Information Services, 1968). Udvardy, M.D.F. <https://doi.org/10.5479/si.23317515.11>

The Biomes of Russia. The map. Scale 1:7,500,000. Moscow, WWF-Russia, 2018, 1 list.

Vertebrates in Russia. Information-searching system. Moscow, 2009. Available at: <https://www.sevin.ru/vertebrates/> (accessed July 3, 2025).

Walter H., Breckle S.-W. *Ökologische Grundlagen in Global Sicht*. Stuttgart, Stuttgart Gustav Fischer Verlag, 1991. 238 S.

Species richness and regions of high diversity of terrestrial vertebrates in Russia

L. A. Khlyap ^{1✉}, E. A. Koblik ², V. V. Bobrov ¹, A. A. Varshavskiy ¹

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pros., Moscow 119071, Russia

² Zoological Museum of Moscow State University
2 Bolshaya Nikitskaya St., Moscow 125009, Russia

Received: July 27, 2025 / revised: August 20, 2025 / accepted: August 20, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract: A revision of the species richness of four vertebrate classes (mammals, birds, reptiles, and amphibians) within the territory of Russia was conducted. The regional-level biome was adopted as the territorial unit. An increase in species richness towards the south is characteristic for all classes, with specific differences for each class reflected on our plotted maps. The zones of high diversity partially overlap; however, the biomes with the maximum values do not coincide. For mammals, these are the Black Sea-Ciscaucasian (113 species) and the Zavolzhsky-Kulunda (114 species) steppe biomes. For birds, they are the Sayan-Southern Transbaikal (262 species) and the Altai-Sayan (275 species) orobiomes. For reptiles, it is the Dagestan orobiome (31 species) and the Caspian desert-steppe biome (37 species). For amphibians, it is the Dnieper-Volga biome, which includes the Kaliningrad region (13 species).

Keywords: Mammalia, Aves, Reptilia, Amphibia, biodiversity, biomes

Funding: The work was carried out as part of the state assignments of the A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences: “Fundamental Principles of Conservation of Living Nature and Sustainable Natural Resource Management” (project No. FFER-2024-0022), “Taxonomic and Biocorrelation Analysis of the Animal World as a Basis for Studying and Preserving the Structure of Biological Diversity” (section 0110, project number 18-1-21, CITIS project number 121032300105-0).

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain laboratory or field studies of humans or animals.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Khlyap L. A., Koblik E. A., Bobrov V. V., Varshavskiy A. A. Species richness and regions of high diversity of terrestrial vertebrates in Russia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 481–497 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-481-497>

✉ *Corresponding author:* Laboratory for Biodiversity Conservation and Bioresources, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Liudmila A. Khlyap: <https://orcid.org/0000-0001-7698-5887>, khlyap@mail.ru; Evgeniy A. Koblik: <https://orcid.org/0000-0002-3298-6578>, koblik@zmmu.msu.ru; Vladimir V. Bobrov: <https://orcid.org/0000-0001-6756-516X>, vladimir.v.bobrov@gmail.com; Alexander A. Varshavskiy, <http://orcid.org/0000-0001-9202-0188>, ulvhare@sev-in.ru.