

УДК 591.9

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ИХТИОФАУНЫ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ И ЕЁ РАЙОНИРОВАНИЕ

Ю. С. Равкин^{1,2}, Е. Н. Ядренкина¹, Е. А. Интересова¹, И. Н. Богомолова¹,
В. А. Юдкин^{1,3}, М. И. Лялина¹, А. М. Косарева³

¹ *Институт систематики и экологии животных СО РАН*

Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11

E-mail: zm@eco.nsc.ru

² *Томский государственный университет*

Россия, 634050, Томск, просп. Ленина, 36

³ *Сибирская государственная геодезическая академия*

Россия, 630108, Новосибирск, Плеханово, 10

Поступила в редакцию 09.04.14 г.

Пространственная неоднородность ихтиофауны Северной Евразии и её районирование. – Равкин Ю. С., Ядренкина Е. Н., Интересова Е. А., Богомолова И. Н., Юдкин В. А., Лялина М. И., Косарева А. М. – Районирование Северной Евразии в границах СССР 1991 г. проведено по результатам кластерного анализа конкретных фаун круглоротых и рыб 597 участков, выделенных в базе данных «Биодат». Полученная на основе коэффициентов сходства Жаккара классификация включает 2 региона, 12 подобластей, 8 провинций и 11 округов. Предложенное деление учитывает 67% дисперсии коэффициентов сходства анализируемых фаун, что на 21% больше, чем ранее разработанная схема Л. С. Берга (1962), которая относится к территории значительно большей площади. Связью с выявленными факторами среды и природными режимами можно объяснить 82% неоднородности ихтиофауны (множественный коэффициент корреляции – 0.91). Из них наиболее значимы неортогональные связи с теплообеспеченностью (67% дисперсии коэффициентов сходства), зональностью (58%), принадлежностью к бассейнам (57%) и провинциальностью (30%).

Ключевые слова: районирование, фауна, круглоротые, рыбы, Северная Евразия, Палеарктика, кластерный анализ, факторы, корреляция.

Spatial heterogeneity of the ichthyofauna of Northern Eurasia and its biogeographical division. – Ravkin Yu. S., Yadrenkina E. N., Interesova E. A., Bogomolova I. N., Yudkin V. A., Lyalina M. I., and Kosareva A. M. – Biogeographical division of Northern Eurasia (within the former USSR borders) was carried by the results of our cluster analysis of the fish fauna from 597 sites according to the BIODAT database territory division. Our classification obtained on the basis of the Jacquard similarity coefficients includes 2 regions, 12 dominion, 8 provinces, and 11 districts. The offered division considers 67% of the similarity coefficient dispersion of the fauna analyzed, which is by 21% higher than an earlier developed scheme (Berg, 1962) which includes a bigger area of the continent. 82% of the fish fauna heterogeneity can be explained by relations to some revealed environmental factors and natural modes (the multiple coefficient of correlation being 0.91). The most important factors are non-orthogonal relations with temperature regime (67% of the similarity coefficient dispersion), landscape and climatic zoning (58%), connections with river basins (57%), and provinciality (30%).

Key words: biogeographical division, fauna, Cyclostomata, fish, Northern Eurasia, Palearctic area, cluster analysis, factors, correlation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-72-84

ВВЕДЕНИЕ

По критерию присутствия и/или преобладания видов рыб Л. С. Берг (1962) выделил на территории Палеарктики четыре подобласти, 11 провинций и 14 округов. Использование кластерного анализа предопределило возможность несколько иного описания неоднородности фауны рыб и круглоротых Северной Евразии. Кроме того, многие виды рыб в течение XX в. существенно расширили свои ареалы, а за счёт интродуцентов увеличилось видовое богатство и разнообразие фауны во многих водоёмах Палеарктики (Дгебуадзе, 2000; Иванков и др., 2001; Кудерский, 2001; Биологические инвазии..., 2004; Пашков и др., 2004; Попов, 2007; Слынько и др., 2010; Захаров, Бознак, 2011; Ядрёнкина, 2012 и др.). Результат проведённого исследования представляет собой формализованное зоогеографическое районирование Северной Евразии как части Палеарктики по фауне круглоротых и рыб с учетом указанных изменений в их распределении. Всего в расчетах использована информация о 335 видах этих животных, сведения о распространении которых заимствованы из базы данных «Биодат» (Шилин, www.biodat.ru) с учетом собственных данных и материалов, опубликованных другими авторами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу анализа положены данные по видовому составу рыб и круглоротых Северной Евразии как части Палеарктики в границах территории СССР 1991 г. Ограничение территории этими пределами связано с планами единого флоро-фаунистического районирования и сравнения его результатов отдельно по наземным и пресноводным позвоночным, беспозвоночным и представителям растительного мира. Указанная территория разделена составителями на 597 участков различного размера, которые привязаны к бассейнам рек, природно-географическим зонам и подзонам. Сведения, приведенные в ней, уточнены по Атласу пресноводных рыб России (2002), а по Сибири и Дальнему Востоку дополнены информацией из ряда публикаций (Черешнев, 1996, 1998; Никифоров и др., 1997; Пронин и др., 1999; Вышегородцев, 2000; Шедько, 2002; Журавлев, 2003; Ядренкина, Интересова, 2006; Голубцов, Малков, 2007; Попов, 2007; Интересова и др., 2010; Yadrenkina, 2005, 2012).

Основные методы и подходы к анализу материала и некоторые результаты изложены ранее (Блинова, Равкин, 2008; Равкин, Ливанов, 2008; Равкин и др., 2015). Классификация конкретных ихтиофаун по участкам проведена на основе коэффициентов сходства Жаккара (Jaccard, 1902), которые, в отличие от коэффициентов корреляции при их использовании в качестве меры связи, не приводят, при отсутствии значимого сходства, к объединению участков по «бедности» сопоставляемых видовых списков.

Использованный нами алгоритм агрегации объединяет классифицируемые объекты в заданное число групп (классов) так, чтобы учитываемая ими дисперсия матрицы сходства была максимальной. Снятие дисперсии производили за счёт вычитания значения средней внутриклассовой связи из коэффициентов сходства проб, вошедших в соответствующий класс, и прибавления среднего значения межклассового сходства к межклассовым коэффициентам. Для выявления иерархии

таксонов классификации указанных фаун использована информация об очередности (шаге) проявления таксона при разделении совокупности участков и представительности по числу входящих в него участков. Следует отметить, что при кластерном анализе, в том числе по программе «Факторной классификации» (Трофимов, Равкин, 1980), в единую группу могут быть объединены несходные совокупности, если между ними имеется плавный переход и невозможно провести границы между крайними в ряду непохожими участками. Полученная указанным алгоритмом иерархическая классификация представлена четырьмя уровнями таксонов.

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

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

3. Провинции – территории, выделенные в результате повторного разбиения представительных по числу участков подобластей. Принято, что каждая провинция так же, как подобласть, состоит из восьми и более участков и может быть анклавной.

4. Автономные (сателлитные) округа имеют ранг подобласти, поскольку тоже выделены при первом разбиении, но каждый из них включает меньше восьми участков, т. е. он менее представлен по площади, чем подобласть. Автономный округ может «примыкать» к подобласти или быть территориально окруженным ею, но если два или более автономных округа связаны максимальным сходством только между собой, то они образуют единую самостоятельную подобласть.

5. Неавтономные округа – территории, выделенные в результате повторного разбиения провинций. Каждый из них тоже состоит из восьми или более участков.

В описании подобластей провинций и округов слова «неанклавная» и «неавтономный» опущены.

Связь неоднородности фауны круглоротых и рыб с основными структурообразующими факторами среды и природными режимами отражают иерархическая классификация, приведённая в легенде карты, и структурный граф. Граф построен по оценкам межклассовых связей на уровне подобластей вместе с их автономными округами. Оценка силы связи факторов среды и фаунистической неоднородности территории проведена по алгоритму линейной качественной аппроксимации (качественного аналога регрессионной модели) (Равкин и др., 1978). Степень проявления факторов среды задана в виде выделенных градаций (например, «много» – «средне» – «мало», или «западная» – «срединная» – «восточная» части). Классификация и карта, построенная на её основе, отражают лишь самые общие представления о неоднородности ихтиофауны в пространстве и иллюстрируют концепцию, а не детали распространения отдельных видов и состава фаун. Кроме того, следует учитывать специфику подходов различных исследователей. Одни главной целью районирования считают отражение истории формирования фауны и используют для этого сведения о распространении аборигенных видов с особым вниманием к эндемичным формам. Другие, в том числе и авторы статьи, сравнивают

рецентные фауны независимо от времени и причин распространения видов – будь то естественное спонтанное или антропогенное (специальное или непреднамеренное) расселение. Такое районирование преследует фактологическую цель и отражает актуальный реально существующий фаунистический состав, поэтому исторические реконструкции мы не проводили и не рассматривали.

Названия круглоротых и рыб даны по Атласу пресноводных рыб России, (2002), а вьюновых и окуневых из нагорно-азиатских рек и озер – по Н. Ш. Мамилу с соавторами (2010). Названия и объём фаунистических комплексов приведены по Г. В. Никольскому (1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Районирование Северной Евразии

На территории Северной Евразии в пределах указанных границ выделено два ихтиофаунистических региона: Восточный и Западный (рис. 1). Первый регион разделен на семь подобластей, второй – на пять.

По результатам повторной агрегации фауны подобластей по круглоротым и рыбам так же, как по наземным позвоночным (Равкин и др., 2010, 2014; Holt et al., 2013), прослежена диагональная граница – результат интегрального проявления зональности и провинциальности, хотя и с разной дифференциальностью – углом наклона границ по отношению к природно-географическим зонам. По наземным позвоночным эта граница проходит от Кольского полуострова до Байкала, а по ихтиофауне совпадает с межрегиональной границей, смещена к югу и западу и проведена от Финского залива Балтийского моря до озера Зайсан. Проявление этой границы в какой-то степени связано с распространением и расселением видов средиземноморской фауны, как это показано на примере рыб Западной Европы (Reyjol et al., 2007), с принадлежностью рек к бассейнам с одной стороны Ледовитого океана, а с другой – Балтийского и южных морей Восточной Европы.

При сопоставлении результатов районирования, проведенного Л. С. Бергом (1962) и авторами статьи, выявлено значительное сходство и некоторые различия представлений. Прежде всего, необходимо оговорить недостаточную корректность сравнения результатов районирования, проведенного Л. С. Бергом и другими ихтиологами и нами. Это связано с различием границ территорий, по фауне которых проведено районирование. В работе Л. С. Берга это вся Голарктика, а у нас лишь часть Палеарктики (причина выбора этой территории была оговорена ранее). Сказываются также различия в подходах и методах анализа. Мы использовали формализованный подход с кластерным анализом, что имеет как положительное, так и отрицательное значение. К первому можно отнести жёсткую фиксацию условий анализа, ко второму – доминирование формальных соотношений. Л. С. Берг руководствовался экспертно-умозрительным подходом, что тоже имеет свои достоинства и недостатки. К первым следует отнести максимальное использование всей имеющейся информации о среде как в прошлом, так и в настоящем, сведений по биологии животных и «здравого смысла» в предметной области. Недостатками такого подхода следует считать субъективизм в принятии решений, отсутствие массивной проверки «числом и мерой». Тем не менее, мы сочли возможным сравнить результаты районирования, несмотря на указанные отличия в методах и подходах.

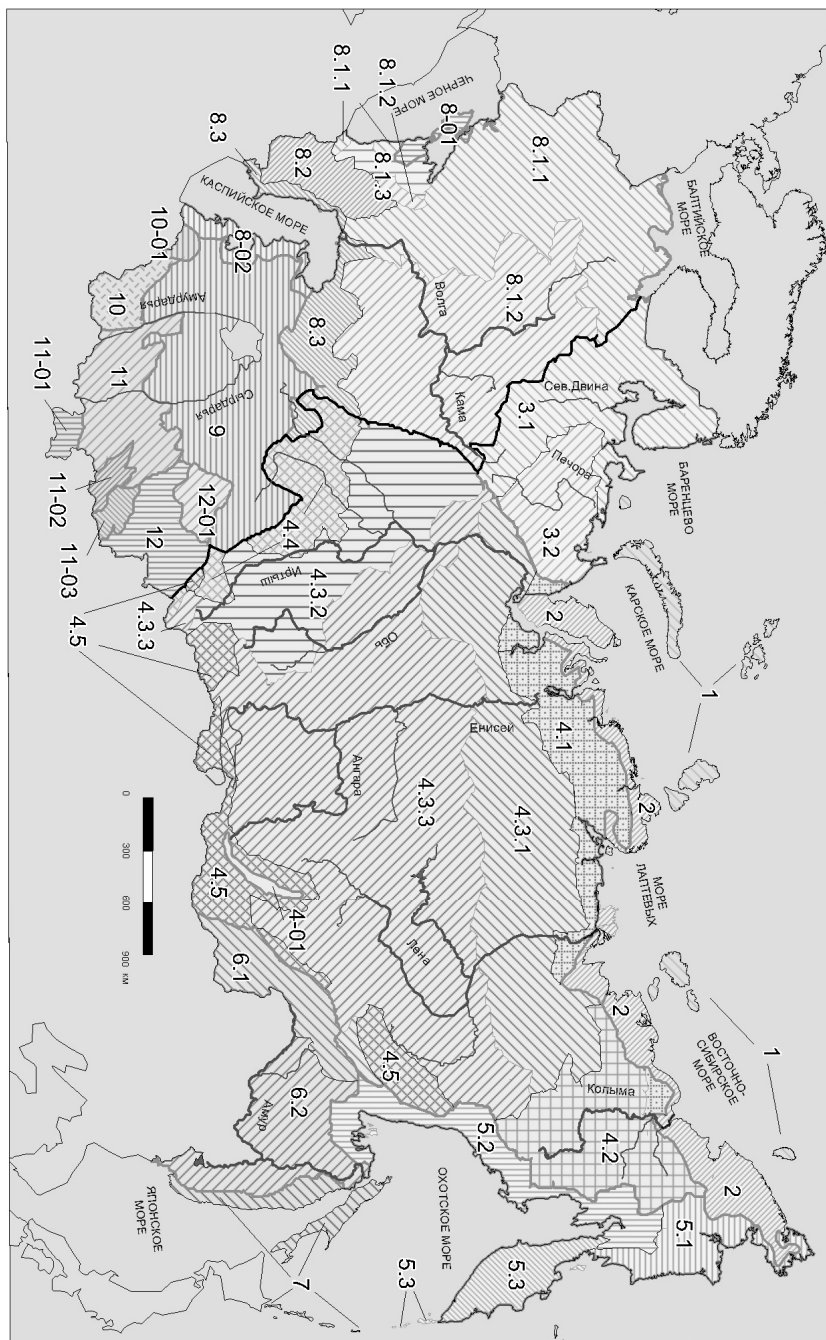


Рис. 1. Районирование Северной Евразии по фауне круглоротых и рыб. Регионы в легенде пронумерованы римскими цифрами. Подобласти имеют сквозную нумерацию (от 1 до 12), провинции – двузначный код, состоящий из номера подобласти и провинции (например, 8.2). Неавтономным округам присвоен трёхзначный цифровой код. Первая цифра в нём означает номер подобласти, вторая – провинции, к которой он относится, третья – номер округа (например, 8.2.2). Код автономных округов включает номер подобласти, с которой он максимально сходен, или входит в неё. В обоих случаях код имеет и собственный двоичный номер, который следует через тире после номера подобласти (например, код 4-01 означает первый автономный округ, прилежащий к четвёртой подобласти, а с 11-01 по 11-03 – автономные округа, образующие 11-ю подобласть, или 12-01 – в случае, если первый автономный округ входит в 12-ю подобласть). I. *Восточный регион*: 1 – Полярно-островная; 2 – Полярно-материковая приокеаническая; 3 – Европейская Северо-Восточная, 3.1 – Поной-Северодвинская, 3.2 – Мезенско-Печорская; 4 – Сибирская, 4.1 – Уральско-Омолуйская, 4.2 – Колымско-Индибирская, 4.3 – Обь-Енисейско-Ленская, 4.3.1 – Нижний Обь-Енисейско-Ленский, 4.3.2 – Верхний Обь-Иртышский, 4.3.3 – Верхний Обь-Енисейско-Ленский, 4.4 – Тоболо-Ишимская, 4.5 – Алтае-Верхне-Алданская, 4-01 – Байкальский; 5 – Притихоокеанская северо-восточная, 5.1 – Анадырская, 5.2 – Прихотская, 5.3 – Камчатско-Северокорильская; 6 – Приамурская, 6.1 – Шилко-Аргуньская, 6.2 – Амурская; 7 – Приморско-Сахалинско-Курильская. II. *Западный регион*: 8 – Европейская Юго-Восточная, 8.1 – Днепровско-Волжская, 8.1.1 – Днепровский, 8.1.2 – Волжско-Камский, 8.1.3 – Кубанский, 8.2 – Кавказская, 8.3 – Уральско-Нижне-Волжская, 8-01 – Азово-Причерноморский, 8-02 – Прикаспийский восточный; 9 – Приаральская; 10 – Мургабская, 10-01 – Атрекский; 11 – Нарынская, 11-01 – Памирский, 11-02 – Ферганский, 11-03 – Прииссык-Кульский; 12 – Чу-Илийская, 12-01 – Балхашский

Регионы, выделенные нами, занимают часть территорий, близких к подобластям Л. С. Берга, которые выходят за пределы Северной Евразии. Поэтому у нас нет основания считать Амурскую область переходной, а северные форпосты Нагорноазиатской подобласти присоединены к расположенным севернее среднеазиатским территориям. При расширении района работ отличия со схемой Л. С. Берга могут исчезнуть. Поэтому вопрос о различиях в трактовке наших регионов и подобластей Л. С. Берга можно считать пока открытым. Остальные отличия в наших представлениях имеют более определённый характер.

1. Территория выделенной Л. С. Бергом Циркумполярной подобласти в пределах Северной Евразии отнесена нами к Восточному региону и дифференцирована на пять подобластей – две полярных: островную и материковую, а также Северо-Восточную европейскую, Сибирскую и Притихоокеанскую северо-восточную. Причины этих отличий, скорее всего, связаны с разницей в подходах, определяющих желание получить при классификации большую или меньшую дробность и возможность оценить фаунистическое сходство количественно, и отчасти тем, что Л. С. Берг включал в анализ всю территорию Голарктики. Те же причины определяют и часть остальных отличий.

2. Анадырский и Охотско-Камчатский округа (по Л. С. Бергу) в результате проведенной нами классификации разделены на Анадырскую, Прихотскую и Камчатско-Северокорильскую провинции Притихоокеанской северо-восточной подобласти.

3. Балтийская провинция Средиземноморской подобласти (по Л. С. Бергу) в границах изучаемой нами территории входит в состав Днепровско-Волжской провинции Юго-Восточной европейской подобласти Западного региона.

4. Существенно изменились границы Черноморского и Каспийского округов, ранее входивших в состав Понто-Азово-Каспийской провинции Средиземноморской подобласти (по Л. С. Бергу). По-видимому, это связано с существенными антропогенными изменениями. Так, в XX в. в результате строительства судоходных каналов были соединены изолированные ранее речные бассейны. В частности, в единую сеть объединили реки Волгу, Дон, Неву, Северную Двину, Ладожское и Онежское озера. В результате бассейны Чёрного, Каспийского, Балтийского и Белого морей стали сообщающимися системами. Создание водохранилищ повлекло за собой возрастание трофности водоёмов (Слынько и др., 2010), ликвидировало ранее непреодолимые для эстуарных видов пороги в низовьях Дона и Днепра (Мордухай-Болтовский, 1960), что позволило существенно продвинуться на север некоторым «южным» видам.

5. Понто-Каспийско-Аральская провинция Средиземноморской подобласти (по Л. С. Бергу) нами разделена на Юго-Восточную европейскую, Приаральскую, Мургабскую, Нарынскую и Чу-Илийскую подобласти и ряд автономных округов. Последние – это северные форпосты Нагорноазиатской подобласти по Л. С. Бергу.

6. Амурской переходной области (по Л. С. Бергу) нами присвоен статус подобласти. Она названа Приамурской. Это можно объяснить тем, что Л. С. Берг анализировал территорию всей Палеарктики, а мы – только её центральную часть и формально не могли использовать информацию по более южным территориям, где преобладают представители китайского равнинного фаунистического комплекса.

На изменение фауны существенное влияние оказала также интродукция рыб. В течение XX в. объектами акклиматизации в России стал 61 вид круглоротых и рыб (Кудерский, 2001). Масштабы произошедшего расширения их ареалов весьма существенны. Так, в бассейне Волги 24% видов – интродуценты, при этом больше половины из них проникли в бассейн путем саморасселения (Слынько и др., 2010). В бассейне Оби доля чужеродных видов составляет 35% от общего числа. На территории России около 120 видов рыб распространились за пределы своих исторических ареалов (Биологические инвазии..., 2004). В результате высказанное Л. С. Бергом предположение, что при наличии соответствующих условий виды Понто-Каспийско-Аральской провинции распространятся в водоёмы бассейна Ледовитого океана, подтвердилось. В этой связи следует учитывать, что выявленные различия в зоогеографическом районировании территории по круглоротым и рыбам связаны не только с разницей в подходах к оценке неоднородности фауны круглоротых и рыб, но и с произошедшими изменениями их ареалов.

Различия в подходах к районированию могут приводить к существенно неоднородным результатам, причём нет основания считать одни из них «правильными», а другие – нет. Корректнее утверждать, что при одних условиях анализа целесообразно одно разделение территории, а при других – иное. При этом каждое из них отражает разные детали неоднородности блоков, составляющих анализируемый статистический ансамбль с внешним ограничением.

Пространственная структура и организация ихтиофауны

Структура территориальных изменений ихтиофауны Северной Евразии представлена в виде графа – классификации с учётом межгруппового сходства (рис. 2). Основное предназначение графов сводится к выявлению и иллюстрации основных трендов изменчивости фаун, к поиску факторов среды, определяющих общие тенденции этих изменений. В отличие от дендрограмм при построении графов учитывают и показывают не только вертикальное, но и горизонтальное сходство выше-определённого порога. Граф по Северной Евразии иллюстрирует влияние теплообеспеченности на неоднородность фауны круглоротых и рыб в направлении с севера на юг и от океанов внутрь материка, что было отмечено ранее (Решетников, 1980). При этом средняя суммарная встречаемость и видовое богатство рыб уменьшаются к северу и к югу от срединной части территории.

Как известно теплообеспеченность уменьшается не только к северу, но и от берегов морей и океанов вглубь материка (континентальность климата), что определяет провинциальность изменений. Поэтому «шаг» к северу и вглубь материка приводит к сходному уровню условий существования и, соответственно, сходству фаун. Это определяет диагональное смещение границ с северо-запада на юго-восток.

Представители арктического морского фаунистического комплекса преобладают только в полярных подобластях (78 и 62%), а доля арктического пресноводного комплекса более других представлена в Притихоокеанской северо-восточной подобласти (36%) и уменьшается к северу (18%), югу (20%) и западу (28%). Бореальных равнинных видов больше всего в Приаральской и Сибирской подобластях (41 и 38%), при этом значения уменьшаются по всем сторонам света ($< 14\%$). Участие бореальных предгорных форм естественно больше всего близ горных массивов (30 – 38%) и уменьшается к равнинным территориям ($< 24\%$).

Виды понтийского пресноводного комплекса входят в число преобладающих только в Северо-Восточной европейской, Приаральской и Нарынской подобластях (26 – 38%). Амфибореальный фаунистический комплекс значимо представлен на востоке в притихоокеанской части, а также в Северо-Восточной европейской и Чу-Илийской подобластях. Доля этого комплекса здесь колеблется в пределах 11 – 17%.

Китайский равнинный комплекс в наибольшей степени представлен в Приморье и Приамурье (44 и 24%), в Чу-Илийской и Мургабской подобластях (29 и 25%). Передне- и нагорно-азиатские формы преобладают лишь в последних (32 и 21%).

Влиянием теплообеспеченности на неоднородность ихтиофауны Северной Евразии можно объяснить 67% дисперсии коэффициентов сходства. Следует отметить, что теплообеспеченность в наших расчётах включает зональность (с парными сочетаниями градаций, отражающих природные зоны и подзоны), провинциальность и поясность. Индивидуально с ними можно связать 58, 30 и 0.6% дисперсии. Принадлежностью к бассейнам (по Л. С. Бергу (1962)) со всеми сочетаниями можно объяснить 57% дисперсии.

Продолжительность ледостава, сроки весеннего вскрытия рек и минерализацию воды нередко считают факторами, значимо определяющими фаунистическую неоднородность гидробионтов. При индивидуальной оценке их связи с неодно-

родностью фауны круглоротых и рыб ими можно объяснить 36, 30 и 14% дисперсии соответственно. Однако эти факторы скоррелированы с теплообеспеченностью и не дают приращения учтённой дисперсии.

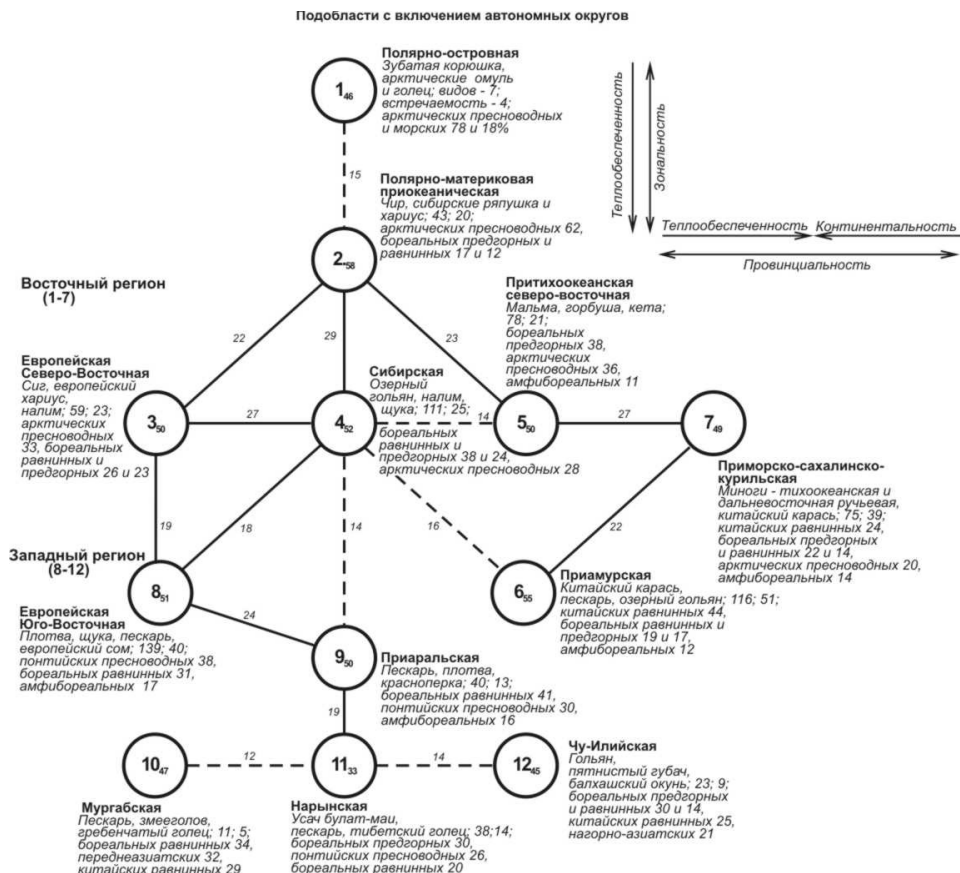


Рис. 2. Пространственная структура ихтиофауны Северной Евразии. Внутри значков приведены номера таксонов соответствующей классификации, индексом – внутригрупповое сходство. Линии между значками означают существенное сверхпороговое сходство. Около этих линий обозначены значения межгруппового сходства. Около значков, кроме названий подобластей, приведены названия трех лидирующих видов, общее число их (видовое богатство), суммарная встречаемость и доля представителей преобладающих типов фауны (10 и более процентов). Стрелки около перечня основных структурообразующих факторов среды указывают направление увеличения их влияния и фаунистические тренды

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ИХТИОФАУНЫ

С природными режимами (объяснением иерархической классификации и структурного графа) можно связать соответственно 67 и 58% дисперсии. Общая информативность изложенных представлений, включая, кроме того, связь с факторами среды, составляет 82%, что соответствует коэффициенту корреляции примерно на уровне 0.91. При этом, степень аппроксимации пространственной изменчивости ихтиофауны вариантами физико-географического, климатического и био-географического районирования (Атлас СССР, 1983; Udvardy, 1975 с уточнением Воронова, Кучерука, 1977) в 2 – 2.5 раза меньше, чем общими результатами кластерного анализа матрицы сходства конкретных фаун круглоротых и рыб.

Информативность иерархической классификационной схемы составляет 67% дисперсии матрицы коэффициентов сходства, что на 21% больше классификации Л. С. Берга, отнесённой к территории Северной Евразии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование методов кластерного анализа позволило провести районирование Северной Евразии по круглоротым и рыбам, которое очень близко к схеме Л. С. Берга. Основные различия связаны с тем, что он рассматривал всю Палеарктику и даже Голарктику в целом, хотя неарктическую её часть не столь подробно. Поэтому все наши подразделения – это части подобластей, выделенных Л. С. Бергом. То, что мы называем Западным регионом, представляет собой северо-восточную окраину Средиземноморской подобласти Л. С. Берга, а Восточный регион – срединную часть Циркумполярной подобласти Голарктики. Ограничение нашего анализа границами СССР 1991 г. не позволяет выделить Амурскую область как переходную. То же следует сказать и про южные Курильские острова: из-за невключения в анализ острова Хоккайдо они максимально сходны по фауне с Сахалином и Приморьем. Ограничение границ рассмотрения определяет и отнесение северной части Нагорно-Азиатской подобласти, выделенной Л. С. Бергом, к Западному региону.

Таким образом, можно считать, что районирование, выполненное Л. С. Бергом, больше соответствует описанной им территории, а предлагаемое нами относится лишь к Северной Евразии как части Палеарктики. Это ограничение связано с объёмом данных, приведённых в базе «Биодат». Основной целью серии наших работ была подготовка к обобщённому флоро-фаунистическому районированию указанной территории, а не сугубо зоогеографическое, в том числе ихтиофаунистическое районирование. Для решения этой задачи в обозримые сроки мы и ограничили своё исследование объёмами уже имеющейся и доступной нам информации. Различия в границах подразделений нашей схемы и схемы Л. С. Берга носят иерархический характер и не препятствуют достижению цели, поставленной в данной работе. Её можно рассматривать как методическую, касающуюся в будущем в основном совместного анализа флоры и фауны, причём не только отдельных типов и классов животных и растений, но и всех их вместе.

Связью с выявленными факторами среды и природными режимами по Северной Евразии можно объяснить 82% неоднородности ихтиофауны (множественный коэффициент корреляции – 0.91). Пространственная неоднородность ихтиофауны,

как и наземных позвоночных, в наибольшей степени связана с теплообеспеченностью (зональностью, провинциальностью, поясностью), а по рыбам и круглоротым, помимо того, с принадлежностью к речным или морским бассейнам. Установление связи между бассейнами за счёт строительства соединяющих их каналов, а также интродукция и последующее расселение рыб повлекли за собой взаимное проникновение представителей различных фаун и объединение некоторых ранее самостоятельных бассейновых таксонов при районировании в единые ихтиофаунистические подразделения.

По круглоротым и рыбам так же, как по наземным позвоночным, по итогам кластерного анализа прослежена диагональная граница – результат интегрального проявления зональности и провинциальности с разным углом наклона границ (дифферентностью). По наземным позвоночным она проходит от Кольского полуострова до Байкала, а по ихтиофауне смещена к югу и западу и проведена от Финского залива Балтийского моря до озера Зайсан. Кроме того, проявление этой границы усилено принадлежностью рек, с одной стороны, к бассейну Ледовитого океана, а с другой – Балтийского и южных морей. В какой-то степени это связано и с послеледниковым распространением и расселением видов средиземноморской фауны, как это было показано ранее на примере рыб Западной Европы.

Работа завершена при финансовой поддержке программы ФНИ государственных академий наук на 2013 – 2020 гг. (проект № VI.51.1.8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю. С. Решетникова. М. : Наука, 2002. Т. 1. 378 с.; Т. 2. 252 с.
- Атлас СССР. М. : Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1983. 260 с.
- Берг Л. С. Разделение Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избранные тр. Т. 5. Общая биология, биогеография и палеоихтиология. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. С. 320 – 360.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богущей. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15, № 1. С. 101 – 121.
- Воронов А. Г., Кучерук В. В. Биотическое разнообразие Палеарктики : проблемы изучения и охраны // Биосферные заповедники. Тр. I Сов.-амер. симп. СССР. Л. : Гидрометео-издат, 1977. С. 7 – 20.
- Вышегородцев А. А. Рыбы Енисея. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2000. 188 с.
- Голубцов А. С., Малков Н. П. Очерк ихтиофауны Республики Алтай : систематическое разнообразие, распространение и охрана. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. 164 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в Европейских морях России. Апатиты : Изд-во Карельск. науч. центра РАН, 2000. С. 35 – 50.
- Журавлев В. Б. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул : Изд-во Алт. гос. ун-та, 2003. 293 с.
- Захаров А. Б., Бознак Э. И. Современные изменения рыбного населения крупных рек Европейского северо-востока России // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 1. С. 23 – 33.
- Иванков В. Н., Иванкова З. Г., Рутенко О. А. Проникновение теплолюбивых видов рыб в северо-западную часть Японского моря в 90-е годы 20-го столетия // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41, вып. 5. С. 710 – 713.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ИХТИОФАУНЫ

Интересова Е. А., Ядрёнкина Е. Н., Васильева Е. Д. Находка вьюна Никольского *Misgurnus Nikolskyi* (Cobitidae) на юге Западной Сибири // *Вопр. ихтиологии*. 2010. Т. 50, вып. 2. С. 270 – 273.

Кудерский Л. А. Акклиматизация рыб в водоемах России // *Вопр. рыболовства*. 2001. Т. 2, № 1. С. 6 – 85.

Мамилов Н. Ш., Балабиева Г. К., Койшыбаева Г. С. Распространение чужеродных видов рыб в малых водоемах Балхашского бассейна // *Рос. журн. биол. инвазий*. 2010. № 2. С. 29 – 36.

Мордухай-Болтовский Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 287 с.

Никифоров С. Н., Гришин А. Ф., Захаров А. В., Шелепах Г. Н. Состав ихтиофауны и распределение рыб в бассейнах рек Пороной и Тымь (Сахалин) // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37, № 3. С. 329 – 337.

Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М. : Пищ. пром-сть, 1980. 184 с.

Пашков А. Н., Плотников Г. К., Шутов И. В. Новые данные о составе и распространении видов-акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоёмов Северо-Западного Кавказа // *Изв. ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. Приложение*. 2004. № 1. С. 46 – 52.

Попов П. А. Рыбы Сибири. Новосибирск : Изд-во Новосиб. гос. ун-та, 2007. 526 с.

Пронин Н. М., Кильдюшкин В. А., Сокольников Ю. А. Рыбы Бурятии : систематический состав и распределение по бассейнам // *Биоразнообразие Байкальской Сибири*. Новосибирск : [Б. и.], 1999. С. 88 – 99.

Равкин Ю. С., Куперитох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц // *Птицы лесной зоны Приобья*. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С. 253 – 269.

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Юдкин В. А. Герпетофаунистическое районирование Северной Евразии // *Сиб. экол. журн*. 2010. Т. 1, № 1. С. 87 – 103.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Николаева О. Н., Железнова Т. К. Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных и классификация их по сходству распределения // *Сиб. экол. журн*. 2014. Т. 21, № 2. С. 163 – 181.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Фаунистическое районирование Северной Евразии // *Изв. РАН. Сер. геогр*. 2015, № 3. С. 29 – 40.

Решетников Ю. С. Районирование водоёмов Голарктики // *Экология и систематика сиговых рыб*. М. : Наука, 1980. С. 231 – 238.

Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна : состав, векторы, инвазионные пути и темпы // *Рос. журн. биол. инвазий*. 2010. № 4. С. 74 – 89.

Трофимов В. А., Равкин Ю. С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // *Количественные методы в экологии*. Л. : [Б. и.], 1980. С. 113 – 115.

Черешнев И. А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток : Дальнаука, 1996. 197 с.

Черешнев И. А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 1998. 130 с.

Шедько С. В. Обзор пресноводной ихтиофауны // *Растительный и животный мир Курильских островов*. Владивосток : Дальнаука, 2002. С. 118 – 135.

Ядрёнкина Е. Н. Распределение чужеродных видов рыб в озёрах умеренного климатического пояса Западной Сибири // Рос. журн. биол. инвазий. 2012. № 1. С. 98 – 115.

Ядрёнкина Е. Н., Интересова Е. А. Рыбы непромысловых водоемов юга Западной Сибири. Проблема видового разнообразия // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2006. № 7. С. 20 – 25.

Banarescu P. Zoogeography of fresh waters // Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. Wisbaden : Aula Verlag, 1992. 580 p.

Holt B. G., Lessard J.-Ph., Borregaard M. K., Fritz S. A., Araújo M. B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C. H., Graves G. R., Jansson K. A., Nogués-Bravo D., Wang Zh., Whittaker R. J., Fjeldsá J., Rahbek C. An update of wallace's zoogeographic regions of the World // Science. 2013. Vol. 339, № 4. P. 74 – 79.

Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. 1902. Vol. 38. P. 69 – 130.

Udvardy M. D. F. A Classification of the biogeographic provinces of the World // Occasional № 18 International Union for Conservation of Nature. Morges, Switzerland, 1975. P. 1 – 48.

Reyjol Y., Hugueny B., Pont D., Bianco P., Beier U., Caiola N., Casals F., Cowx I., Economidou A., Ferreira T., Haidvogel G., Noble R., De Sostoa A., Vigneron T., Virbickas T. Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish // Global Ecol. Biogeogr. 2007. Vol. 16. P. 65 – 75.

Yadrenkina E. N. Present problems of bio-diversity of Western Siberian fishes // Aquatic ecology at the dawn of XXI century : mater. of Intern. conf. St.-Petersburg, 2005. P. 78.

Yadrenkina E. N. Distribution of alien fish species in lakes within the temperate climatic zone of Western Siberia // Rus. J. of Biological Invasions. 2012. Vol. 3, № 2. P. 145 – 157.