

УДК 597.6+598.1

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ПРЕДАЛТАЙСКОЙ РАВНИНЫ

© 2022 г. А. В. Макаров^{а, *}, Е. Н. Бочкарёва^а, З. М. Сергазинова^{б, **}

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

^бПавлодарский государственный университет имени С. Торайгырова, Павлодар, 140008 Казахстан

*e-mail: al_micromammals@mail.ru

**e-mail: wwwszm@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2021 г.

После доработки 13.06.2021 г.

Принята к публикации 16.06.2021 г.

На основе материалов, собранных в 1998, 2002 и с 2014 по 2016 гг., описаны пространственные изменения плотности населения и видового богатства земноводных и пресмыкающихся. Выявлены и проанализированы пространственно-типологические структуры их населения и оценена сила связи неоднородности их сообществ с основными структурообразующими факторами среды. На территории Предалтайской равнины за время проведения исследований выявлено три вида земноводных: обыкновенная жаба (*Bufo bufo* (Linnaeus 1758)), остромордая (*Rana arvalis* Nilsson 1842) и озерная лягушки (*Pelophylax ridibundus* (Pallas 1771)); а также четыре вида рептилий: прыткая (*Lacerta agilis* Linnaeus 1758) и живородящая ящерицы (*Zootoca vivipara* Jacquin 1787), обыкновенный уж (*Natrix natrix* (Linnaeus 1758)) и обыкновенная гадюка (*Vipera berus* (Linnaeus 1758)). В населении земноводных абсолютно преобладает остромордая лягушка (93%), доля обыкновенной жабы и озерной лягушки существенно меньше, а в сообществах пресмыкающихся преобладают прыткая и живородящая ящерицы (48 и 46%). Показано, что земноводные и пресмыкающиеся распределены по территории неравномерно, а их наиболее высокие показатели обилия и видового богатства характерны для лесостепной части Предалтайской равнины. При увеличении площади степных и распаханых ландшафтов и снижении доли лесов в центральной и западной частях Предалтайской равнины, возрастает локальность их размещения по территории. Плотность населения земноводных с учетом сеголеток достигает наибольших значений вблизи от водоемов выплода и не зависит от ландшафтной специфики среды. Без учета сеголеток наибольшее суммарное обилие земноводных характерно для низинных болот, пойменных местообитаний и относительно влажных мелколиственных лесов. Пресмыкающихся больше всего в облесенных местообитаниях, при этом наиболее высокие показатели обилия характерны для мелколиственных и влажных березово-сосновых лесов и значительно ниже — для остальных местообитаний. Пространственную неоднородность населения земноводных определяют, прежде всего, различия в увлажненности и кормности местообитаний, а на пресмыкающихся существенное влияние оказывают антропогенная трансформация среды в виде выпаса скота, что приводит к вытаптыванию растительного покрова и уплотнению верхнего слоя почвы, а также степень облесенности, состав лесообразующих пород, увлажненность и кормность.

Ключевые слова: земноводные, пресмыкающиеся, распределение, обилие, пространственная неоднородность, структурный граф, факторы среды, Предалтайская равнина, Алтайская горная область

DOI: 10.31857/S0044513422030084

К настоящему времени среди наземных позвоночных животных на Предалтайской равнине, а также на сопредельных равнинных и горных территориях в наибольшей степени изучены сообщества птиц и мелких млекопитающих (Вознийчук и др., 2002, 2006; Равкин, 2002; Равкин и др., 2003а; Долговых, 2006; Вартапетов и др., 2008; Литвинов, Пожидаева, 2008; Бочкарева, Ирисова, 2009; Торопов, Граждан, 2010; Бочкарева и др., 2010; Боч-

карева, Волокитина, 2012; Бочкарева, Ливанов, 2013). По этим группам животным в пределах равнинных территорий Верхнего Приобья и Предалтайской равнины в том числе, составлены подробные орнито- и териогеографические карты (Атлас Алтайского края, 1978; Цыбулин, 2009). Сформированы представления о неоднородности населения этих групп, составлены классификации их сообществ и оценены силы связи факторов среды с

пространственной изменчивостью их сообществ (Макаров, 2017; Макаров и др., 2018, 2018а). Вместе с тем сведений по земноводным и пресмыкающимся на территориях, приграничных с Предалтайской равниной, значительно меньше. По Западно-Сибирской равнине в целом это публикации Равкина с соавторами (2003, 2005, 2007), где описаны межзональные изменения видового богатства и суммарного обилия земноводных и пресмыкающихся, составлены пространственно-типологические структуры их населения и оценена роль факторов среды, коррелирующих с неоднородностью их сообществ. Кроме того, работы по видовому богатству, современному распространению и распределению земноводных и пресмыкающихся выполнены по лесостепным и степным районам юго-востока Западной Сибири в пределах Верхнего Приобья, и по горным провинциям Алтая (Яковлев, 1999; Граждан и др., 1999; Борисович и др., 2002; Равкин и др., 2003б, 2008; Вознийчук, Куранова, 2008; Куранова и др., 2010, 2016).

По Предалтайской равнине до последнего времени не было достаточно полных сведений о численности и распределении этих групп животных, не составлены классификации их населения и количественно не оценены связи неоднородности сообществ с факторами среды. Почти повсеместная сельскохозяйственная освоенность территории Предалтайской равнины существенным образом изменила условия существования животных, в том числе земноводных и пресмыкающихся, и вызвала значительные изменения их фауны и населения. Поэтому сведения о современном облике сообществ изученных групп животных, благодаря их массовости и в некоторой степени заметности, могут служить отправной точкой для прогнозирования изменений их численности, а также для оценки последствий антропогенной трансформации ландшафтов. Исходя из этого, цель данной работы заключена в изучении пространственной неоднородности и организации населения земноводных и пресмыкающихся Предалтайской равнины. Для достижения указанной цели поставлены следующие задачи:

- оценить пространственную неоднородность численности и распределения всех встреченных видов указанных групп животных;
- выявить пространственно-типологическую структуру и организацию их сообществ, а также оценить значимость основных факторов среды, определяющих неоднородность их распределения по территории.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Предалтайская равнина по физико-географическому районированию входит в состав Алтайской горной области как отдельная Северо-Предалтай-

ская провинция. Она окаймляет горы Алтая с северо-запада и севера неширокой предгорной полосой общей площадью около 21 тыс. км². На севере Предалтайская равнина граничит с орографическими единицами юго-востока Западно-Сибирской равнины: на северо-западе – с Приобским плато, а на северо-востоке – с Бие-Чумышской возвышенностью. С юга к Предалтайской равнине примыкают горные провинции Северо-Западного, Северного и Северо-Восточного Алтая, а на востоке она постепенно переходит в предгорья Салаира. Предалтайская равнина представляет собой слабоволнистый увалистый район с луговыми разнотравно-злаковыми степями. Лесные участки представлены сосновыми борами, произрастающими на песчаных террасах нижнего течения Бии и верховьев Оби. Кое-где распространены небольшие березовые колки, окаймленные в понижениях зарослями кустарников из ивы, черемухи, калины и смородины. В остальной территории почти безлесна и сильно распахана под зерновые культуры, из которых возделывают, главным образом, гречиху, пшеницу и овес (Атлас Алтайского края, 1978).

Учеты земноводных и пресмыкающихся проведены на трех ключевых участках Предалтайской равнины (рис. 1). Первый из них расположен в восточной части Северо-Предалтайской провинции на территории Нижнебийского физико-географического района в пределах умеренно влажных лугово-степных и лесостепных ландшафтов (Бийский и Красногорский районы Алтайского края). Здесь учеты вели в 2014 г. в окрестностях пос. Светлоозерское, Усятское и Красногорское. Кроме того, по данному ключевому участку, а именно по Солтонскому р-ну Алтайского края, привлечены материалы К.В. Торопова и К.В. Граждана за 1998 г. и С.М. Цыбулина за 2002 г., хранящиеся в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (Банк данных: информация, правила для вкладчиков, 2012). Второй и третий участки размещены в центральной и западной части на территории Нижнеануйского и Верхнеалейского физико-географических районов. Здесь распространены в основном засушливые и умеренно-засушливые степные ландшафты (Петропавловский и Курьинский районы Алтайского края). На Нижнеануйском участке материал собирали в 2015 г. в окрестностях пос. Петропавловское и Антоньевка, а на Верхнеалейском – в 2016 г. в окрестностях пос. Курья и Ивановка. Анализ распределения населения земноводных проведен по 25, а пресмыкающихся по 23 вариантам усредненные за первую или вторую половину лета данные о видовом составе и обилии всех видов земноводных и пресмыкающихся, учтенных в одном местообитании. Учет пресмыкающихся вели в период до формирования высокого травостоя (с

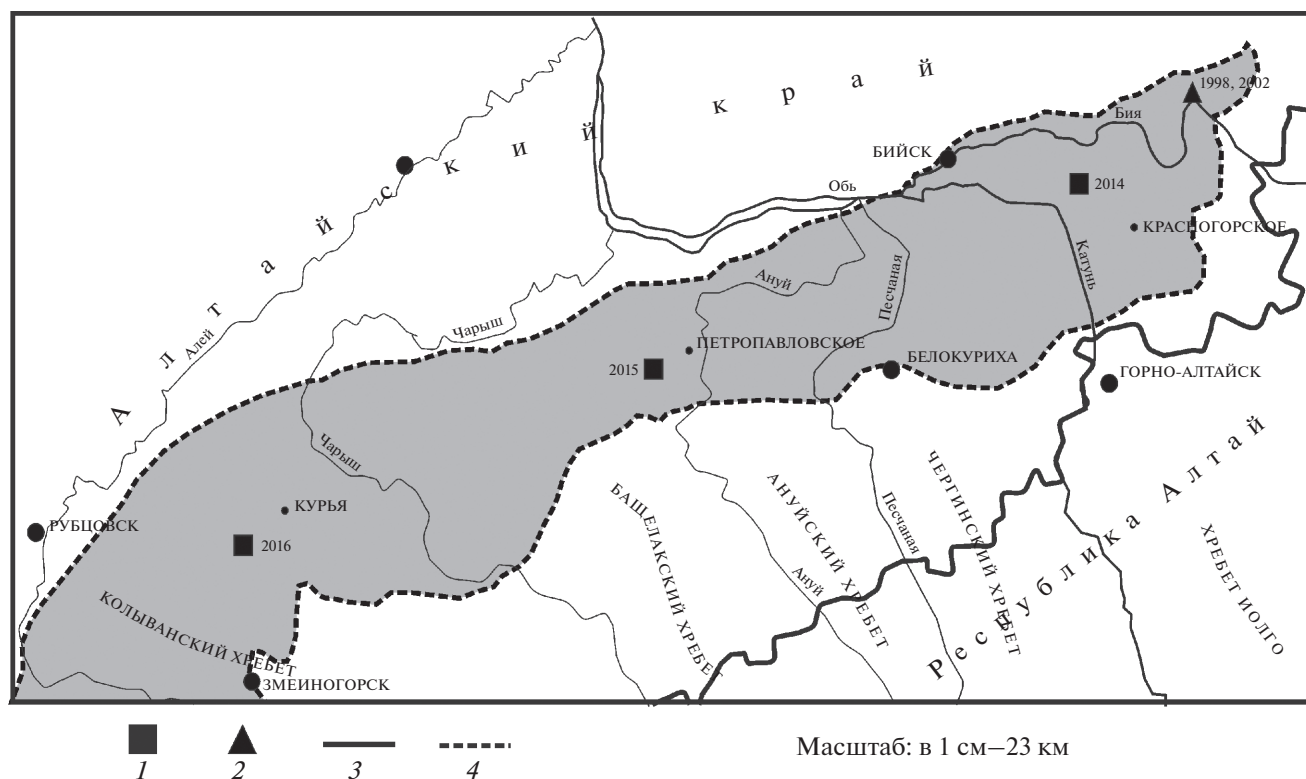


Рис. 1. Места и сроки проведения учетов земноводных и пресмыкающихся на Предалтайской равнине: 1 – данные автора; 2 – материалы К.В. Граждана, К.В. Торопова и С.М. Цыбулина; 3 – граница между Алтайским краем и Республикой Алтай; 4 – граница Предалтайской равнины.

16 мая по 1 июля), а учет земноводных – во второй половине лета (с 16 июля по 31 августа).

Пресмыкающихся учитывали маршрутным методом, так как они могут преодолевать ловчие канавки (Равкин, Ливанов, 2008). В каждом местобитании за двухнедельный срок с учетом проходили не менее пяти километров. Пресмыкающихся подсчитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах без ограничения ширины трансекта с последующим пересчетом на единицу площади по средним расстояниям от учетчика до животного в момент обнаружения. В связи с тем что после поднятия травостоя рептилии плохо заметны, их учет проводили только в первой половине лета. Для сравнимости полученных данных с материалами по земноводным, внесена поправка на результат размножения (обилие каждого вида умножали на 1.5). Обилие пресмыкающихся оценивали в числе особей на 1 км² (Равкин, Ливанов, 2008).

Земноводных отлавливали с помощью ловчих канавок длиной 50 м, в которых через каждые 10 м размещали конуса (Равкин, Ливанов, 2008). В качестве конусов использовали пластиковые пятилитровые конусовидные бутылки с отрезанным дном, которые заливали на четверть высоты 4% раствором формалина. За единицу учета приняты уловы земноводных в пересчете на 100 конусо-суток

(далее 100 к/с). Для перевода относительных показателей учета в абсолютные (на 1 км²) и для сопоставления полученных данных со сведениями по пресмыкающимся использовали пересчетные коэффициенты. Для этого показатели обилия земноводных умножали на 300, тем самым получая примерные показатели в пересчете на 1 км² (Равкин, Лукьянова, 1976). Русские и латинские названия видов земноводных приведены по Кузьмину (2012), а пресмыкающихся – по Ананьевой с соавторами (2004).

Классификация сообществ земноводных и пресмыкающихся проведена с помощью метода факторного анализа (Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980). Суть его сводится к подразделению совокупности вариантов населения на заданное число групп по степени сходства каждой пробы со всеми остальными. В качестве меры сходства использован коэффициент Жаккара (Jaccard, 1902) для количественных признаков (Наумов, 1964). Пространственно-типологические структуры сообществ земноводных и пресмыкающихся построены методом корреляционных плеяд (Терентьев, 1959) по матрицам средних коэффициентов сходства на уровне типа населения. Оценка силы и общности связи факторов среды и их неразделимых сочетаний (природно-антропогенных режимов) с про-

странственной неоднородностью населения земноводных и пресмыкающихся проведена с помощью линейной качественной аппроксимации по выделенным грациям факторов (Равкин и др., 1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Количественная характеристика населения земноводных

На территории Предалтайской равнины нами отмечено три вида земноводных: обыкновенная жаба (*Bufo bufo* (Linnaeus 1758)), остромордая (*Rana arvalis* Nilsson 1842) и озерная лягушки (*Pelophilax ridibundus* (Pallas 1771)). Кроме того, на изучаемой территории проходят границы ареалов сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) и сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boulenger 1886) (Кузьмин, 2012). Возможно, отсутствие в учетах этих двух видов связано с локальностью их распределения в лесостепных и степных районах.

В лесостепном Нижнебийском физико-географическом районе Предалтайской равнины наибольшая плотность населения земноводных отмечена на низинных болотах. В пять и семь раз земноводных меньше в мелколиственных лесах, на пойменных лугах и в селитебном ландшафте. В лесо-полевом и сосново-боровом ландшафтах обилие земноводных меньше всего (табл. 1). Такую же направленность имеет изменение количественных показателей амфибий по отдельным местообитаниям с единственным исключением по крупным поселкам, где из-за близости ловчей канавки с водоемом выплода отмечено относительно высокое обилие сеголеток. При этом более высокая плотность населения земноводных в березовых лесах и крупных поселках, по сравнению с этим показателем в поймах, связана с непосредственной близостью ловчих канавок к водоемам выплода — речным старицам с теплой и стоячей водой, где в массовом количестве размножаются и откуда впоследствии расселяются сеголетки. В сосновых лесах, в отличие от березово-сосновых, на просеках в течение всего лета сохраняются крупные лужи с хорошо прогреваемой водой, что так же привлекает сюда лягушек. Таким образом, постепенное снижение суммарного обилия земноводных коррелирует со степенью удаленности от мест выплода. Без учета сеголеток количественная характеристика распределения земноводных приобретает следующий вид. Плотность населения максимальна на пойменных лугах и низинных болотах (6300 и 6000) и чуть меньше в мелколиственных лесах (5700). В поселках она меньше в три раза (2100) и минимальна в лесо-полевом и сосново-боровом ландшафтах (700–900). Почти во всех ландшафтных урочищах преобладает остромордая лягушка, на долю которой приходится от 82 до 99% населения. Обыкновенная жаба численно преобладает

только в пойменных лугах с ивняками (64%), а также во внепойменных лугах с перелесками (66%).

На территории степного Нижнеануйского ключевого участка земноводных больше всего в селитебном ландшафте и примерно вдвое их меньше в пойменном ландшафте. Это связано с тем, что ловчая канавка в крупных поселках была расположена недалеко от пойменных лугов в непосредственной близости к старичному водоему, где условия благоприятны для выплода сеголеток, а также для существования взрослых и молодых лягушек. Если не учитывать явно завышенные показатели обилия для крупных поселков, то плотность населения земноводных уменьшается от пойменных лугов с кустарниками и ивняками к лесополосам среди полей гречихи и ржи и достигает минимальных значений в открытых полях, остепненных лугах-выпасах и малых поселках. Характер изменения общей плотности населения амфибий без учета сеголеток тот же. Остромордая лягушка преобладает по обилию в крупных поселках (95%), пойменных лугах (97%) и во всех открытых местообитаниях (100%). В малых поселках по доле в сообществе она делит первое место с обыкновенной жабой (по 50%). В поймах и крупных поселках на втором месте озерная лягушка (2–5%), а доля обыкновенной жабы незначительна (0.1–0.8%).

На западе Предалтайской равнины на территории степного Верхнеалейского физико-географического района земноводных больше всего в пойменном и степном ландшафте и в шесть раз меньше в полевом (табл. 1). По местообитаниям плотность населения земноводных уменьшается от разнотравно-луговых степей, в сочетании с влажными заболоченными колками, и пойменных лугов с кустарниками и ивняками и достигает сравнительно низких значений в лесополосах среди полей и, наконец, минимальных значений в ковыльных степях. Без учета сеголеток больше половины всего населения земноводных ключевого участка отмечено в пойменных лугах с кустарниками и ивняками (11 100) и значительно меньше в остальных урочищах (420–1290). Основу населения земноводных этого ключевого участка составляет остромордая лягушка, доля которой почти во всех местообитаниях составляет 100%, и только в полях кормовых трав значительна доля обыкновенной жабы (43%).

Итак, наиболее равномерно земноводные распределены на территории восточной лесостепной части Предалтайской равнины. При увеличении площади степных и распаханых ландшафтов и снижении доли лесов в центральной и западной части Предалтайской провинции возрастает локальность их размещения по территории. Без учета сеголеток, распределение которых тесно связано с водоемами выплода и потому носит локальный характер, наибольшая плотность населения

Таблица 1. Плотность населения земноводных Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг., особей/км²)

Ключевой участок, ландшафт, ландшафтное урочище	Всего	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Pelophylax ridibundus</i>
Нижнебийский лесостепной	14865	1755	13110	0
Сосново-боровой	3825	75	3750	0
Сосновые леса	7350	150	7200	0
Березово-сосновые леса	300	0	300	0
Мелколиственные леса	13200	1050	12150	0
Березовые леса	23100	1500	21600	0
Березово-осиновые леса	3300	600	2700	0
Лесополовой	8700	3600	5100	0
Луга с перелесками	9600	6300	3300	0
Поля гречихи	7800	900	6900	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	10800	6900	3900	0
Низинные болота	66000	600	65400	0
Селитебный	10200	300	9900	0
Малые поселки	2100	0	2100	0
Крупные поселки	18300	600	17700	0
Нижнеануйский степной	27420	165	26130	1125
Остепненные луга-выпасы	2400	0	2400	0
Полевой	2985	0	2985	0
Лесополосы среди полей:				
гречихи	6900	0	6900	0
ржи	3300	0	3300	0
Поля кормовых трав	1500	0	1500	0
Поля-залежи	240	0	240	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	35670	270	34800	600
Селитебный	84675	525	79950	4200
Малые поселки	1800	900	900	0
Крупные поселки	167550	150	159000	8400
Верхнеалейский степной	5528	128	5400	0
Степной	10650	0	10650	0
Разнотравно-луговые степи	21000	0	21000	0
Ковыльные степи	300	0	300	0
Полевой	1500	225	1275	0
Лесополосы среди полей:				
подсолнечника	1500	0	1500	0
кукурузы и гречихи	1500	0	1500	0
кормовых трав	2100	900	1200	0
залежей	900	0	900	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	11400	0	11400	0

земноводных в среднем по Предалтайской равнине отмечена в пойменных лугах (8100), и чуть меньше на низинных болотах и в мелколиственных лесах (5700–6000). В открытых местообитаниях полевого ландшафта амфибий существенно меньше (2100), а минимальное их количество характерно для сосново-боровых, лесопольных и степных урочищ (700–1100). В поселках, где учеты проводили вдали от водоемов выплода, обилие земноводных также невысоко (1800). Таким образом, снижение суммарного обилия амфибий совпадает с уменьшением увлажненности и кормности биотопов, а также с увеличением антропогенной трансформации ландшафтов – распашки и застроенности. Основной вклад в суммарное обилие земноводных вносит остромордая лягушка, доля которой в населении составляет 93%. Участие обыкновенной жабы и озерной лягушки в сообществах амфибий существенно меньше (5 и 2% соответственно).

Пространственно-типологическая структура и организация населения земноводных

Структурный граф сходства населения земноводных с учетом сеголеток представляет собой вертикальный ряд, образованный шестью классами и отражающий степень близости к водоемам выплода. Поэтому максимальное суммарное обилие амфибий и доля сеголеток постепенно снижаются по мере удаленности от этих водоемов (от низинных болот и крупных поселков близ пойменных лугов, через сообщества мелколиственных лесов, пойменных лугов и разнотравно-луговых степей с заболоченными колками к преимущественно открытым остепненным и распаханым местообитаниям, а также к березово-сосновым лесам). В связи с тем, что распределение сеголеток в значительной степени зависит от расположения водоемов выплода, и, таким образом, в некоторой степени нивелирует зависимость распределения земноводных от других факторов среды, нами построен граф сходства без учета сеголеток (рис. 2).

На схеме вертикальный тренд иллюстрирует изменения в населении амфибий в зависимости от различий в оптимальности условий обитания по увлажненности и кормности. В этом ряду идет снижение показателей суммарного обилия и видового богатства от наиболее влажных урочищ через умеренно влажные не распаханые к преимущественно сухим местообитаниям. Основу сообществ здесь составляет остромордая лягушка, обилие которой постепенно уменьшается от первого к третьему типу населения. Отклонение от основного ряда, связанное с распашкой, приводит к уменьшению численности земноводных и количества встреченных видов по сравнению с влажными и умеренно влажными не распахаными местообитани-

ями. Информативность структурных представлений о населении земноводных с учетом и без учета сеголеток составляет 65 и 16% учтенной дисперсии.

Оценка силы и общности связи неоднородности среды и изменчивости населения амфибий подсчитана с учетом и без учета сеголеток (табл. 2). С учетом сеголеток наиболее значительное воздействие на распределения земноводных оказывает степень близости к водоемам выплода (27% учтенной дисперсии). Примерно в два раза меньше влияние состава лесообразующих пород (14%), а также увлажненности и кормности (по 12%). Существенно меньше связь неоднородности населения с облесенностью и с антропогенным влиянием (5–7%).

Без учета сеголеток пространственная неоднородность сообществ амфибий в первую очередь зависит от увлажненности и кормности местообитаний (8 и 7%). По сравнению с результатами анализа, проведенного по всем возрастным группам, значительно увеличивается влияние зональности (6%), а значимость состава лесообразующих пород несколько снижается (5%). Это связано с различиями лесостепных и степных ландшафтов, где проводили исследования. В лесостепной части Предалтайской равнины из-за большего увлажнения и количества подходящих биотопов молодые и взрослые особи земноводных распределены по территории более равномерно, чем в степных районах, где они локализируются в наиболее благоприятных для себя местообитаниях. Все это увеличивает роль зональности в распределении земноводных. В то время как встречаемость сеголеток наиболее велика близ водоемов выплода, а зональные различия отходят на второй план. Почти не изменилась сила связи антропогенных факторов, главным образом, распашки (4%), но при этом значимость ее теперь выше, чем влияние облесенности (2%). Минимальное воздействие на неоднородность населения земноводных оказывают различия в рельефе через заливание в половодье (1%), что связано с отсутствием в районе исследований обширных ежегодно заливаемых низких пойм.

Количественная характеристика населения пресмыкающихся

За время работ на территории Предалтайской равнины нами зарегистрировано четыре вида рептилий: прыткая (*Lacerta agilis* Linnaeus 1758) и живородящая ящерицы (*Zootoca vivipara* Jacquin 1787), обыкновенный уж (*Natrix natrix* (Linnaeus 1758)) и обыкновенная гадюка (*Vipera berus* (Linnaeus 1758)).

На территории Нижнебийского физико-географического района пресмыкающихся больше всего в мелколиственных, сосновых и смешанных лесах. В шесть раз их меньше в урочищах лесопольного ландшафта и в поймах, а меньше всего в

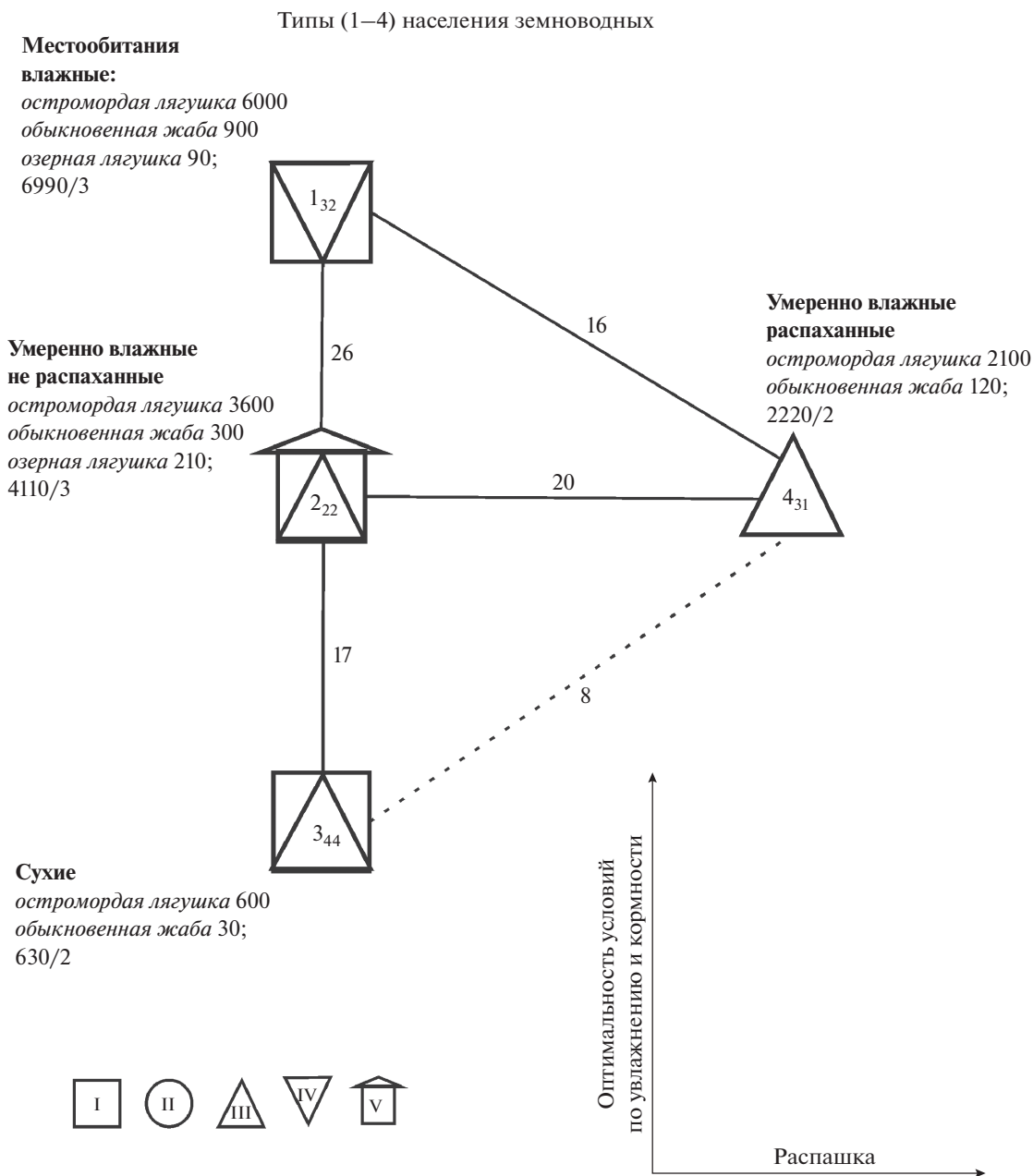


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Предкавказской равнины, без учета сезонов (1998, 2002, 2014–2016 гг.). Типы населения: 1 – березовых и березово-осиновых лесов, пойменных лугов с кустарниками и ивняками лесостепных и степных районов, низинных болот; 2 – внепойменных лугов с перелесками, остепненных лугов-выпасов, малых и крупных поселков лесостепных и степных районов; 3 – относительно сухих сосновых и березово-сосновых лесов, залежей степных районов, разнотравно-луговых и ковыльных степей; 4 – полей. Обозначения к рис. 2 и 3: I – лесные ландшафты; II – местообитания, где чередуются участки лесов и открытых пространств; III – открытые пространства, обедненные по продуктивности; IV – открытые пространства, богатые по продуктивности; V – застроенные территории. Подстрочный индекс – внутрикласовое сходство, у связей между значками – межкласовое сходство. Сплошные линии – значимые межкласовые связи; пунктир – связи ниже порогового значения, приведенные в качестве дополнительной информации. Рядом со значками приведены названия встреченных видов и их обилие (особей/км²), в конце списка – их суммарное обилие/количество видов. Стрелками в сторону увеличения влияния факторов обозначены основные тренды в населении и определяющие их факторы среды.

лугово-болотном ландшафте (табл. 3). По отдельным местообитаниям плотность населения убывает от березовых лесов к влажным березово-сос-

новым и березово-осиновым лесам. При этом в березовых лесах высокое суммарное обилие связано, в основном, с обилием прыткой (87%), а

Таблица 2. Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения земноводных Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг., с учетом и без учета сеголеток)

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	с учетом сеголеток	без учета сеголеток
Близость к водоемам выплода	27	–
Состав лесобразующих пород	14	5
Увлажненность	12	8
Кормность	12	7
Облесенность	7	2
Антропогенное влияние, в том числе	5	4
распашка	4	4
застроенность	0.9	0.4
Зональность (провинциальность)	0.8	6
Рельеф (пойма – не пойма)	0.7	1
Все факторы	40	28
Режимы по классификации	60	17
по структуре	65	16
Все режимы	65	30
Все факторы и режимы	74	48

во влажных березово-сосновых и березово-осиновых лесах – живородящей ящерицы (82 и 92%). Еще меньше рептилий в местообитаниях лесопольного ландшафта: лугах с перелесками, полях и лугах-выпасах, где преобладает, в основном, прыткая ящерица (93–100%), а также в пойменных лугах и на низинных болотах, где доминирует живородящая (71–80%). Последний вид определяет некоторое снижение суммарного обилия пресмыкающихся в сосновых и относительно сухих березово-сосновых лесах. Минимальные показатели отмечены на залежах и лугах среди болот. Итак, в среднем по ключевому участку, 94% населения пресмыкающихся приходится на прыткую (45%) и живородящую (49%) ящериц. Обыкновенные уж и гадюка составляют незначительную часть сообществ рептилий – 5 и 0.6% соответственно.

В степных Нижнеануйском и Верхнеалейском ключевых участках Предалтайской равнины отмечено всего два вида – прыткая ящерица и обыкновенная гадюка. В этих районах наибольшие показатели обилия пресмыкающихся отмечены в пойменном ландшафте, вдвое ниже в степном и меньше всего в полевом. По отдельным местообитаниям этот показатель уменьшается от пойменных лугов с кустарниками и ивняками к хорошо прогреваемым разнотравно-луговым и ковыльным степям. Значительно меньше пресмыкающихся в остепненных лугах-выпасах и в ежегодно распахиваемых полях кормовых трав, а также на полях гречи, ржи, подсолнечника и кукурузы и меньше всего на залежах. Все изменения показателей обилия рептилий определяет, прежде всего, прыткая

ящерица, доля которой в целом по обоим степным ключевым участкам составляет 99%.

Таким образом, на Предалтайской равнине плотность населения пресмыкающихся максимальна в облесенных и относительно увлажненных местообитаниях, при этом в мелколиственных лесах рептилий больше, чем в сосновых и березово-сосновых. Снижение облесенности и увлажненности, а также увеличение заболоченности приводят к уменьшению суммарного обилия рептилий в колочно-полевых урочищах и на низинных болотах. В степях из-за сухости климата пресмыкающихся на порядок меньше, при этом такие влаголюбивые виды, как живородящая ящерица, обыкновенные уж и гадюка, здесь вообще не встречаются. Особенно сильно на снижение численности рептилий оказывают влияние такие факторы, как распашка и выпас скота, при которых показатели обилия снижаются до минимума.

Пространственно-типологическая структура и организация населения пресмыкающихся

Граф сходства построен на уровне типа населения при пороге значимости девять единиц (рис. 3). Основные пространственные тренды в сообществах пресмыкающихся Предалтайской равнины коррелируют с изменениями в облесенности и увлажненности, а также заболоченности и поемности. Вертикальный ряд на графе отражает изменения в суммарном обилии и видовом богатстве рептилий в зависимости от степени облесенности и увлажненности биотопов. В этом ряду, по мере

Таблица 3. Плотность населения пресмыкающихся Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг., особей/км²)

Ключевой участок, ландшафт, ландшафтное урочище	Всего	<i>Lacerta agilis</i>	<i>Zootoca vivipara</i>	<i>Natrix natrix</i>	<i>Vipera berus</i>
Нижнебийский лесостепной	3556	1586	1752	196	21
Сосново-боровой	4749	94	3967	612	76
Сосновые леса	1215	160	1055	0	0
Березово-сосновые леса	1321	121	1200	0	0
Влажные березово-сосновые леса	11712	0	9646	1837	229
Мелколиственные леса	9496	6000	3236	260	0
Березовые леса	13848	12000	1756	92	0
Березово-осиновые леса	5143	0	4715	428	0
Лесополовой	1569	1488	75	0	6
Луга с перелесками	2404	2231	149	0	24
Луга-выпасы	1500	1500	0	0	0
Поля-залежи	191	191	0	0	0
Поля гречихи и ржи	2181	2030	151	0	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	1559	312	1247	0	0
Лугово-болотный	800	244	556	0	0
Низинные болота	1555	444	1111	0	0
Луга среди болот	43	43	0	0	0
Нижнеануйский и Верхнеалейский степной	462	458	0	0	4
Степной	523	523	0	0	0
Остепненные луга-выпасы	343	343	0	0	0
Разнотравно-луговые степи	682	682	0	0	0
Ковыльные степи	545	545	0	0	0
Полевой	179	169	0	0	10
Поля-залежи	98	68	0	0	30
Поля кормовых трав	272	272	0	0	0
Поля гречихи, ржи, кукурузы и подсолнечника	167	167	0	0	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	1126	1126	0	0	0

уменьшения облесенности и увлажнения (от мелколиственных и светлохвойно-мелколиственных лесов к лугам, полям и степям степных районов), отмечено снижение численности пресмыкающихся. При этом наибольшее снижение суммарного обилия прослежено при переходе от относительно сухих лесов к открытым местообитаниям лесостепных районов, а также от последних к аналогичным урочищам степных районов. От первого к четвертому типам населения отмечено постепенное снижение доли живородящей и увеличение встречаемости прыткой ящерицы. Так, во влажных лесах в населении пресмыкающихся абсолютно преобладает живородящая ящерица, а в относительно сухих лесах и в открытых местообитаниях лесополового, полевого и степного ландшафтов на первое место переходит прыткая ящерица, а доля первой в лугах, полях и степях сводится к минимуму. Отклонение от основного ряда связано с сообществом

пойменных лугов с кустарниками и старицами, а также с сообществами внепойменных низинных болот. По сравнению с лесными сообществами, плотность населения рептилий здесь значительно ниже, но выше, чем в лугах и полях, расположенных в степных районах Предалтайской равнины. Природные условия подобных биотопов в одинаковой степени благоприятны для живородящей и прыткой ящерицы, доли которых здесь почти одинаковы. Информативность структурных представлений составляет 24% учтенной дисперсии.

Пространственную неоднородность населения пресмыкающихся Предалтайской равнины определяют, прежде всего, антропогенная трансформация среды и, в частности, выпас скота (21 и 20%). Меньшее влияние имеют различия в кормности местообитаний, составе лесобразующих пород, увлажненности и облесенности (14–19%), а наименьшее

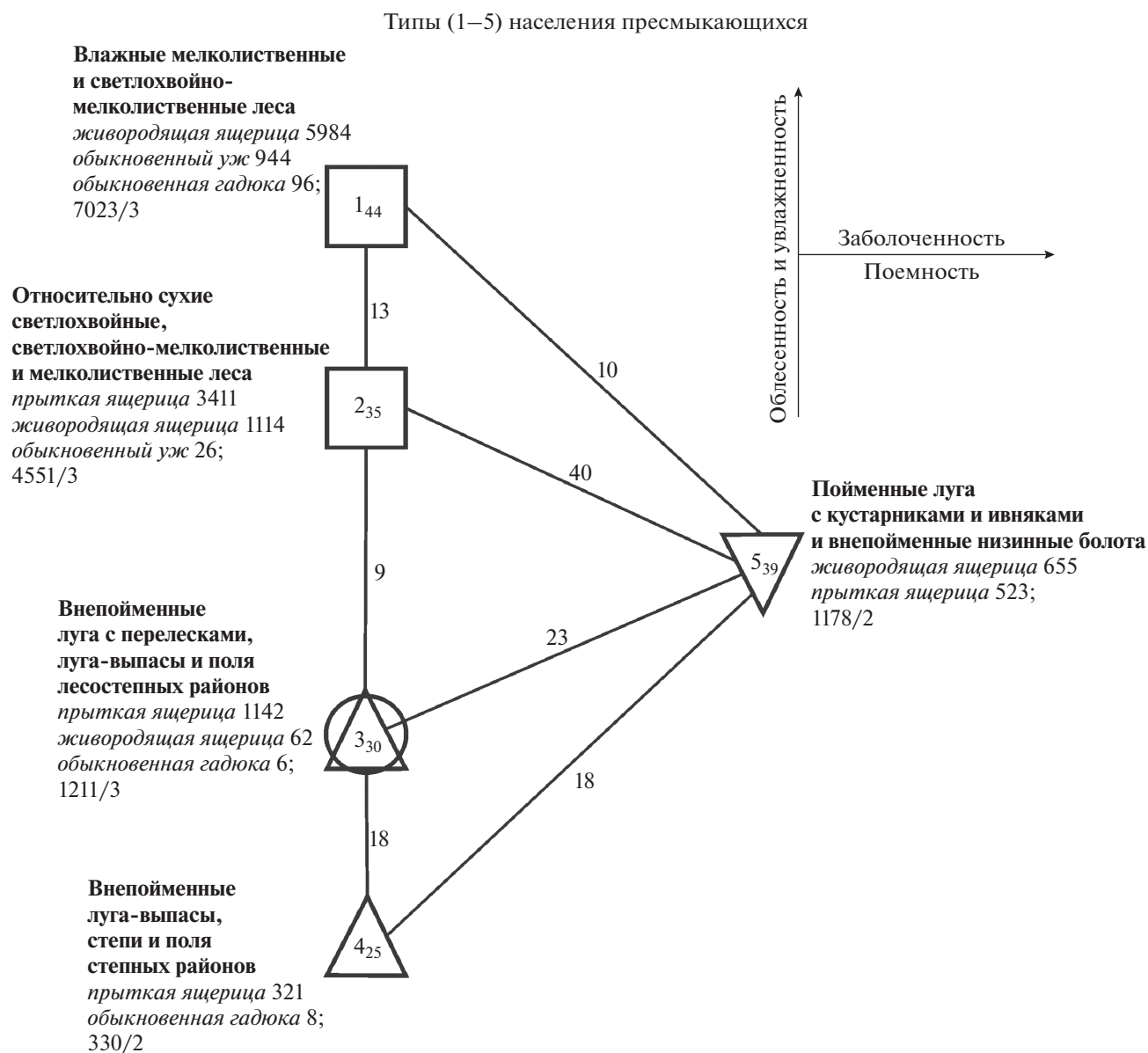


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения пресмыкающихся Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг.). Обозначения см. на рис. 2.

значение на распределение рептилий оказывают зональность и различия в рельефе (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам наших исследований батрахо- и герпетофауна Предалтайской равнины насчитывает 7 видов, что составляет 58 и 64% от всех встречаемых видов земноводных и пресмыкающихся на территории Алтайского края и горных провинций Алтая соответственно. Помимо перечисленных выше представителей на прилегающих к Предалтайской провинции равнинных территориях Алтайского края встречено еще пять ви-

дов. Среди земноводных относительно широко по территории края распространен обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris* (Linnaeus 1758)), а по увлажненным местам Кулундинской степи и Приобского соснового бора встречен сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870). Особого интереса заслуживают встречи такырной круглоголовки (*Phrynocephalus helioscopus* (Pallas 1771)) и разноцветной ящурки (*Eremias arguta* (Pallas 1773)) в степных ленточных сосновых борах, где эти виды придерживаются песчаных дюн и мертвопокровных участков, а также степной гадюки (*Vipera renardi* (Christoph 1861)), отмеченной на юго-западе Алтайского края под Змеиногорском (Красная

Таблица 4. Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения пресмыкающихся Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг.)

Фактор, режим	Учетная дисперсия, %
Антропогенное влияние,	21
в том числе	
выпас скота	20
распашка	1
застроенность*	—
Кормность	19
Состав лесобразующих пород	16
Увлажненность	15
Облесенность	14
Зональность (провинциальность)	6
Рельеф (пойма – не пойма)	0.2
Все факторы	43
Режимы по классификации	10
по структуре	24
Все режимы	24
Все факторы и режимы	51

* Учеты пресмыкающихся в поселках не проводили.

книга Алтайского края, 2006, 2016). В горных провинциях Алтая, помимо степной гадюки, сравнительно широко встречаются узорчатый полоз (*Elaphe dione* (Pallas 1773)) и обыкновенный щитомордник (*Gloydius halys* Pallas 1776), а также зеленая жаба (*Bufo viridis* Laurenti 1768), встречи которой отмечены в остепненных долинах Карагема и Аргута и в Курайской степи (Яковлев, 1999; Вознийчук, Куранова, 2008).

На Предалтайской равнине основные структурные изменения в населении амфибий, с учетом всех возрастных групп, зависят, в первую очередь, от близости к водоемам выплода, а без учета сеголеток, распределение взрослых и молодых особей обусловлено различиями в увлажненности, кормности и распашке территории. Пространственные тренды населения земноводных на аналогичных схемах, выполненных по Западно-Сибирской равнине и Алтаю в целом, а также по отдельным его Северо-Восточной и Центральной провинциям, имеют общую с Предалтайской равниной направленность (Равкин и др., 2003, 2003а; Северо-Восточный Алтай, 2009; Вознийчук, 2013). Изменения, происходящие в населении земноводных на данных территориях, связаны с оптимальностью соотношения тепло- и влагообеспеченности и кормности местообитаний, которые проявляются через широтную зональность или абсолютные высоты местности. То есть снижение плотности населения и видового богатства амфибий происходит при уменьшении увлажнения, теплообеспеченности и кормности биотопов, а также при усилении затене-

ния, при распашке и застроенности. Кроме того, на Западно-Сибирской равнине на численность земноводных в поймах крупных рек может негативно сказываться влияние половодий, приводящих к смыву икры или головастиков.

Увлажненность и кормность местообитаний – наиболее значимые факторы, влияющие на формирование населения земноводных Предалтайской равнины. Распределение амфибий с учетом сеголеток в первую очередь зависит от близости к водоемам выплода, а без учета сеголеток неоднородность в распределении земноводных в большей степени коррелирует с зональностью (провинциальностью). Помимо увлажненности и кормности, в таежных и лесостепных подзонах Западно-Сибирской равнины наибольшее влияние на население амфибий оказывают зональные различия в теплообеспеченности, а также поемность, а в лесостепных ландшафтах верхнего Приобья – антропогенное влияние (распашка и застройка), облесенность и состав лесобразующих пород (Борисович и др., 2002; Равкин и др., 2003, 2003б). В Центральном Алтае, как и в целом по всем горным провинциям данного региона, к числу наиболее значимых факторов, влияющих на распределение земноводных, относятся теплообеспеченность и увлажнение, значения которых зависят от абсолютной высоты местности (Равкин и др., 2003а; Вознийчук, 2013). Кроме того, в Центрально-Алтайской провинции к значимым факторам относятся различия в рельефе (поемность), состав лесобразующих пород и облесенность, а в целом по

всему Алтаю – провинциальность. Итак, неоднородность населения амфибий на сравниваемых территориях в первую очередь обусловлена влиянием увлажненности, кормности и теплообеспеченности, определяемыми абсолютными высотами местности или широтной зональностью, а также провинциальностью. В зависимости от провинциальной специфики так же прослежено воздействие различий в рельефе, составе лесобразующих пород, облесенности и антропогенной трансформации ландшафтов.

На Предалтайской равнине для пресмыкающихся наиболее благоприятны относительно увлажненные облесенные местообитания, главным образом мелколиственные и светлохвойные леса. Такой же порядок в их распределении характерен для Северо-Восточной провинции Алтая, в котором пресмыкающихся больше всего в предгорных и низкогорных мелколиственных, сосново-березовых и черневых лесах, а также на Западно-Сибирской равнине в целом, где их максимальное суммарное обилие свойственно южно-таежным и подтаежным сосновым лесам (Граждан и др., 1999; Северо-Восточный Алтай, 2009; Равкин и др., 2007). Исключение составляет территория Центрального Алтая, где рептилий больше в хорошо увлажненных и менее затененных, по сравнению с лесами, подгольцовых редколесьях (Вознийчук, Куранова, 2008). На всех сравниваемых территориях снижение суммарного обилия пресмыкающихся происходит при уменьшении увлажненности и облесенности, а также при усилении заболоченности и поемности. Так, на Предалтайской равнине в лесостепных местообитаниях лесопольного ландшафта суммарное обилие рептилий на порядок больше, чем в открытых степях, полях и лугах из степных районов этой провинции, и сравнимо только с пойменными лугами и низинными болотами. В отличие от горных провинций Алтая, где в среднем по территории в населении пресмыкающихся преобладает живородящая ящерица, на Предалтайской равнине доля прыткой ящерицы несколько больше (48%), чем живородящей (46%). Вероятно, это обусловлено большей площадью открытых лесостепных и степных участков и фрагментарностью лесных урочищ, которые в большей степени благоприятны для живородящей ящерицы. Судя по схемам пространственной неоднородности населения пресмыкающихся, на Предалтайской равнине и в Центральном Алтае к общим факторам можно отнести увлажненность и облесенность, а на схеме по Западно-Сибирской равнине в целом, так же как и на Предалтайской равнине, выражены тренды, связанные с заболоченностью и поемностью. Кроме того, в горах основные направления изменения сообществ связаны с теплообеспеченностью и абсолютными высотами местности, а на равнине – с широтной зональностью. Помимо этого, на схеме

Северо-Восточной провинции Алтая выражен тренд, связанный с затененностью, в Центральной – с антропогенным влиянием, а на Западно-Сибирской равнине – с составом лесобразующих пород, олуговением, засоленностью и распашкой.

Сходные набор и иерархия факторов среды в формировании сообществ рептилий Предалтайской провинции выявлены на территории приобских сосново-боровых и прилегающих равнинных ландшафтов Алтайского края (Борисович и др., 2002). Там так же наиболее значимо антропогенное влияние, но в отличие от Предалтайской равнины, на первые места выходят распашка и застроенность. В Центральной провинции Алтая к числу значимых факторов, формирующих неоднородность населения пресмыкающихся, отнесены поясность, увлажненность, состав лесобразующих пород и облесенность. Однако антропогенное влияние, вследствие меньшей антропогенной трансформации ландшафтов, малозначимо (Вознийчук, 2013). На Западно-Сибирской равнине в целом пространственное распределение пресмыкающихся в первую очередь зависит от зональности. Значительно в меньшей степени отмечено влияние состава лесобразующих пород, олуговения и засоленности почв и в минимальной степени отмечено влияние увлажнения (Равкин и др., 2007).

Таким образом, на рассмотренных территориях формирование населения пресмыкающихся зависит от сходного набора факторов среды: увлажненности, кормности, облесенности и состава лесобразующих пород. В равнинных лесостепных и степных районах к числу значимых факторов относят антропогенное влияние, в горах – поясность, а на Западно-Сибирской равнине в целом – зональность, что связано со значительными изменениями теплообеспеченности с продвижением с севера на юг.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За время работ на территории Предалтайской равнины встречено три вида земноводных (обыкновенная жаба, остромордая и озерная лягушки) и четыре вида пресмыкающихся (прыткая и живородящая ящерицы, обыкновенный уж и обыкновенная гадюка). Наиболее высокие значения обилия и количества видов земноводных и пресмыкающихся отмечены в лесостепной части Предалтайской равнины. При увеличении площади степных и распаханых ландшафтов и снижении доли лесов в степной части Предалтайской провинции возрастает локальность размещения этих животных по территории, а видовое богатство снижается. Озерная лягушка отмечена только на территории степного Нижнеануйского участка, где придерживается водоемов, расположенных в поймах и в крупных поселках. Живородящая ящерица и обыкновенный уж встречены лишь на лесостепном

Нижнебийском участке, где они населяют главным образом сосновые, смешанные и мелколиственные леса. Остальные виды встречены повсеместно, из них остромордая лягушка тяготеет к низинным болотам, пойменным лугам и мелколиственным лесам, обыкновенная жаба — к поймам и внепойменным лугам с перелесками. Для прыткой ящерицы наиболее благоприятны мелколиственные леса и открытые урочища лесополевого и степного ландшафтов, а обыкновенная гадюка придерживается в основном сосново-борового ландшафта.

Плотность населения земноводных с учетом сеголеток достигает наибольших значений вблизи от водоемов выплода и не зависит от ландшафтной специфики среды. Без учета сеголеток наибольшее суммарное обилие земноводных характерно для низинных болот, пойменных местообитаний и относительно влажных мелколиственных лесов. Снижение этих показателей совпадает с уменьшением увлажненности и кормности, а также при увеличении антропогенной трансформации ландшафтов — распашки и застроенности. Основной вклад в суммарное обилие земноводных вносит остромордая лягушка, доля которой в населении составляет 93%. Участие обыкновенной жабы и озерной лягушки в сообществах амфибий существенно меньше (5 и 2% соответственно).

Плотность населения пресмыкающихся максимальна в облесенных местообитаниях, при этом больше всего их во влажных мелколиственных и березово-сосновых лесах и меньше — в остальных урочищах. Снижение облесенности, увеличение заболоченности и заливание в половодье приводят к уменьшению их суммарного обилия в колочно-полевых местообитаниях, на низинных болотах и в поймах. В степях из-за более высоких показателей сухости, при том, что три из четырех видов (живородящая ящерица, обыкновенные уж и гадюка) относительно влаголюбивы, пресмыкающихся на порядок меньше. При распашке суммарное обилие снижается до минимума. В среднем по территории в населении пресмыкающихся преобладают прыткая и живородящая ящерицы (48 и 46%).

Пространственно-типологические структуры населения земноводных и пресмыкающихся достаточно сходны между собой, а неоднородность в их распределении определяется в первую очередь оптимальностью условий по увлажненности и кормности. В то же время структура по земноводным носит более простой характер, а все варианты населения по степени увлажненности местообитаний и наличию заболоченности и распашки разделены на четыре типа. Структура по пресмыкающимся, в сравнении с таковой по земноводным, отличается более дробным делением за счет разделения полей, степей и внепойменных лугов по провинциальности на два типа, представленных

сообществами рептилий из лесостепных и степных районов. Кроме того, помимо различий в увлажненности, на структурном графе по пресмыкающимся прослеживается влияние облесенности и отрицательное воздействие различий в рельефе, не представленных на структуре по земноводным.

Иерархии силы связей факторов среды, влияющих на неоднородность сообществ земноводных (без учета сеголеток) и пресмыкающихся существенно различаются между собой. На неоднородность населения амфибий большее влияние оказывают такие факторы, как увлажненность, кормность и зональность, в то время как по пресмыкающимся их значимость несколько ниже. На распределение последних наибольшее воздействие оказывает антропогенный фактор, в т.ч. выпас скота, и, кроме того, заметно возрастает роль облесенности и состава лесобразующих пород. В то же время по земноводным с учетом всех возрастных групп, в связи с зависимостью обилия сеголеток от близости к водоемам выплода, роль перечисленных факторов в неоднородности их распределения имеет второстепенное значение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен заведующему лабораторией зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН Ю.С. Равкину за замечания и редактирование рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В.*, 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). Санкт-Петербург: Изд-во Зоол. ин-та РАН. 232 с.
- Атлас Алтайского края, 1978. Отв. ред. И.П. Заруцкая. Т. 1. М.-Барнаул: ГУГК. 222 с.
- Банк данных: информация, правила для вкладчиков, 2012. Сайт лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit>
- Борисович О.Б., Цыбулин С.М., Торопов К.В., Фомин Б.Н., Граждан К.В., Богомолова И.Н.*, 2002. Земноводные и пресмыкающиеся равнинных и предгорно-низкогорных ландшафтов Верхнего Приобья // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 425—440.
- Бочкарева Е.Н., Волокитина Е.А.*, 2012. Особенности распределения мелких млекопитающих в лесостепи Алтайского края // Актуальные проблемы современной териологии: Тезисы докладов Всерос. науч. конф. Новосибирск: ООО "Сибрегион Инфо". С. 67.
- Бочкарева Е.Н., Ирисова Н.Л.*, 2009. Птицы Тигирекского заповедника. Барнаул: Изд-во Тигирекского заповедника. 209 с.
- Бочкарева Е.Н., Ливанов С.Г.*, 2013. Птицы Центрального Алтая: численность, распределение и про-

- странственно-временная дифференциация населения. Новосибирск: Наука-Центр. 544 с.
- Бочкарева Е.Н., Шапетько Е.В., Волокитина Е.А., Степкин М.А., Шенелева Н.В.*, 2010. Население мелких млекопитающих некоторых биотопов Алтайского края // Алтайский зоологический журнал. Вып. 4. С. 78–89.
- Вартапетов Л.Г., Панов В.В., Цыбулин С.М., Богомолова И.Н.*, 2008. Зонально-ландшафтное распределение насекомоядных млекопитающих (Insectivora, Mammalia) Верхнего Приобья // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 803–812.
- Возничук О.П.*, 2013. Пространственная структура и организация населения наземных позвоночных Центрального Алтая. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Институт систематики и экологии животных. 23 с.
- Возничук О.П., Куранова В.Н.*, 2008. Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) // Современная герпетология. Т. 8. № 2. С. 101–117.
- Возничук О.П., Богомолова И.Н., Ливанов С.Г., Вартапетов Л.Г., Долговых С.В.*, 2002. Пространственная неоднородность населения мелких млекопитающих Центрального Алтая // Сибирский экологический журнал. Т. 9. № 5. С. 571–578.
- Возничук О.П., Богомолова И.Н., Ливанов С.Г., Вартапетов Л.Г.*, 2006. Классификация мелких млекопитающих Центрального Алтая по сходству распределения // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 541–547.
- Граждан К.В., Торопов К.В., Веряскина У.О.*, 1999. Земноводные и пресмыкающиеся предгорно-низкогорных ландшафтов Северо-Восточного Алтая // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Отв. ред. Малков Ю.П. Горно-Алтайск: Изд-во ГАГУ. С. 43–50.
- Долговых С.В.*, 2006. Анализ размещения населения мелких млекопитающих в Северо-Восточной, Северной, Центральной и Юго-Восточной провинциях Алтая. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 188 с.
- Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, 2006. Отв. ред. Ирисова Н.Л. Т. 2. Барнаул: ОАО «ИПП Алтай». 211 с.
- Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, 2016. Отв. ред. Ирисова Н.Л. и Шапетько Е.В. Т. 2. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та. 312 с.
- Кузьмин С.Л.*, 2012. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.
- Куранова В.Н., Симонов Е.П., Ярцев В.В., Шамгунова Р.Р., Стариков В.Н.*, 2010. Разнообразие, распространение и природоохранный статус пресмыкающихся Западной Сибири // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Отв. ред. Дуйсебаева Т.Н. Алматы: АСБК–СОПК. С. 118–149.
- Куранова В.Н., Яковлев В.А., Симонов Е.П., Ищенко В.Г., Ярцев В.В., Богомолова И.Н.*, 2016. Разнообразие, распространение, распределение и природоохранный статус земноводных Западной Сибири // Принципы экологии. № 3. С. 70.
- Литвинов Ю.Н., Пожидаева Л.В.*, 2008. Сравнительная характеристика сообществ мышевидных грызунов Северо-Западного Алтая и лесного пояса Алтайских гор // Зоологический журнал. Т. 87. № 6. С. 754–759.
- Макаров А.В.*, 2017. Пространственно-типологическая структура и организация населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 717–730.
- Макаров А.В., Беликова Е.А., Бочкарева Е.Н.*, 2018. Пространственно-типологическая структура и организация населения птиц Предалтайской равнины в первой половине лета // Успехи современной биологии. Т. 138. № 2. С. 195–207.
- Макаров А.В., Беликова Е.А., Бочкарева Е.Н.*, 2018а. Пространственно-типологическая структура и организация населения птиц Предалтайской равнины во второй половине лета // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 41. С. 96–117.
- Наумов Р.Л.*, 1964. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский областной педагогический ин-т им. Н.К. Крупской. 19 с.
- Равкин Ю.С.*, 2002. Пространственно-типологическая организация животного населения Западно-Сибирской равнины (на примере птиц, млекопитающих и земноводных) // Зоологический журнал. Т. 81. Вып. 9. С. 1166–1184.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В.*, 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 344 с.
- Равкин Ю.С., Куперитох В.Л., Трофимов В.А.*, 1978. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение. 288 с.
- Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Покровская И.В., Богомолова И.Н. и др.*, 2003. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 603–610.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г., Граждан К.В., Богомолова И.Н. и др.*, 2003а. Особенности биоразнообразия Российского Алтая на примере модельных групп животных // Успехи современной биологии. Т. 123. № 4. С. 409–420.
- Равкин Ю.С., Куранова В.Н., Цыбулин С.М., Богомолова И.Н., Юдкин В.А. и др.*, 2003б. Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). Отв. ред. Ермаков Л.Н., Чернышова О.Н. Новосибирск: Изд. ООО «Ревик-К». С. 20–34.
- Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Вартапетов Л.Г. и др.*, 2005. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. № 3. С. 427–433.
- Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б. и др.*, 2007. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 557–565.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б., Булахова Н.А., Шамгунова Р.Р.*, 2008. Численность и распределение пресмыкающихся в лес-

- ной, лесостепной и степной зонах Приобья (Западная Сибирь) // Вопросы герпетологии: Материалы III съезда Герпетологического об-ва им. А.М. Никольского. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 347–352.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Северо-Восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас), 2009. Отв. ред. Вартапетов Л.Г. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 154 с.
- Терентьев В.П., 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестник Ленинградского гос. ун-та. № 9. С. 137–141.
- Торопов К.В., Граждан К.В., 2010. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр. 394 с.
- Трофимов В.А., 1976. Модели и методы качественного и факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Отв. ред. Миркин Б.Г. Новосибирск: Наука. Ч. 2. С. 24–36.
- Трофимов В.А., Равкин Ю.С., 1980. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Отв. ред. Песенко Ю.А. Л. С. 135–138.
- Цыбулин С.М., 2009. Птицы Алтая: пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск: Наука. 234 с.
- Яковлев В.А., 1999. Кадастр земноводных и пресмыкающихся Республики Алтай // Животный мир Алтасаянской горной страны. Отв. ред. Малков Ю.П. Горно-Алтайск: Изд-во ГАГУ. С.175–214.
- Jaccard P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bulletin de la Societe vaudoise des sciences naturelles. Vol. 38. P. 69–130.

SPATIO-TYOLOGICAL STRUCTURE AND ORGANIZATION OF THE COMMUNITIES OF AMPHIBIANS AND REPTILES ON THE CIS-ALTAI PLAIN

A. V. Makarov^{1, *}, E. N. Bochkareva¹, Z. M. Sergazinova^{2, **}

¹Institute for the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

²S. Toraigrov Pavlodar State University, Pavlodar, 140008 Kazakhstan

*e-mail: al_micromammals@mail.ru

**e-mail: wwwszm@mail.ru

Based on material collected in 1998, 2002 and 2014 to 2016, spatial changes in the population densities and species richness of amphibians and reptiles in the Cis-Altais were described. The spatio-typological structures of their populations were identified and analyzed, and the strength of the heterogeneity of their communities in relation to the main structure-forming factors of the environment was estimated. Over the territory of the Cis-Altai Plain, three species of amphibians and four species of reptiles were identified during the research time: the Common toad (*Bufo bufo*), the Moor frog (*Rana arvalis*), the Lake frog (*Pelophilax ridibundus*), the Sand lizard (*Lacerta agilis*), the Common lizard (*Zootoca vivipara*), the Grass snake (*Natrix natrix*), and the Common northern viper (*Vipera berus*). In the communities of amphibians, the Moor frog absolutely predominated (93%), the shares of the Common toad and the Lake frog being significantly lower, while in the reptile communities, the Sand lizard and the Common lizard prevailed (48 and 46%, respectively). The amphibians and reptiles were shown to be distributed unevenly across the territory, and their greatest abundance and species richness were characteristic of the forested steppe part of the Cis-Altai Plain. In the steppe part of the plain, due to the larger areas taken up by steppe and plowed landscapes, there were much fewer amphibians, and their distributions were local in character. Taking into account all age groups, the density of the amphibian communities reached the highest values near the breeding water bodies and did not depend on specific landscape environments. Discarding the youngsters, the highest total abundance of amphibians was characteristic of lowland bogs, floodplain habitats, and relatively humid small-leaved forests. With a decrease in the moisture content and food capacity of the habitats, as well as with an increase in anthropogenic transformations of landscapes, the numbers and species richness of amphibians decreased. The densities of reptile communities were the maximum in forested habitats; moreover, most of them occurred in humid small-leaved and birch-pine forests, being lesser in other habitats. A decreased afforestation and an increase in bog areas and flooding high waters led to a reduced total abundance of reptiles in field habitats, lowland swamps and floodplains. In the more dry steppes, there were much fewer reptiles, with plowing their total abundance being decreased to the minimum. The heterogeneity of the amphibian communities was revealed to be influenced to a greater extent by such factors as the moisture content, food capacity of the habitats, and nature zonation, being somewhat less important for the reptiles. The distributions of the reptiles were mostly affected by anthropogenic factors, livestock grazing in particular; in addition, the roles played by afforestation and the composition of forest-forming species were found noticeably increased.

Keywords: distribution, abundance, spatial heterogeneity, structural graph, environmental factors, Altai Mountain Region