

УДК 591.9(4-013);598.1

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. Ю. С. Равкин^{a, *}, В. М. Ефимов^{a, b}, И. П. Кокорина^a,
С. В. Чеснокова^a, М. И. Лялина^a

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

^bТомский государственный университет, Томск, 634050 Россия

*e-mail: yravkin@bk.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 05.07.2023 г.

Принята к публикации 15.07.2023 г.

Изложены результаты оценки численности и распределения пресмыкающихся, слабо изученных в этом плане по сравнению с птицами и млекопитающими в целом и, в частности, с охотничьими и промысловыми видами. Вследствие этого данные по пространственно-временной неоднородности населения пресмыкающихся уникальны и представляют особую ценность. Исследования проведены на Западно-Сибирской равнине и территории Алтае-Саянской горной страны. Рассчитана численность пресмыкающихся и приведена ее динамика на территории Западной Сибири. При этом использован метод бутстреп-анализа, который позволяет получить более надежные выводы по динамике численности животных при недостаточности данных. Однако главной целью исследования было выявление основных трендов в изменчивости населения пресмыкающихся в целом. Информация о численности этих животных служит лишь основанием для решения этой главной задачи. Кроме того, собранные данные позволяют судить о динамике численности пресмыкающихся за отдельные периоды.

Ключевые слова: пресмыкающиеся, распределение, численность, кластерный анализ, бутстреп, динамика, Западно-Сибирская равнина, Алтай, Саяны, Россия

DOI: 10.31857/S0044513423090118, **EDN:** SEEMMC

Статья посвящена пространственной неоднородности населения пресмыкающихся Среднего региона России — Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной страны. Рассмотрена изменчивость совокупности параметров сообществ этих животных — общей плотности, разнообразия и облика населения в целом, который измеряется коэффициентами сходства для количественных признаков, т.е. с учетом обилия животных. Поэтому прежде чем приступить к анализу населения, мы охарактеризовали численность и распределение всех видов пресмыкающихся, отмеченных во время проведения учетов.

Информация о численности и распределении животных имеет не только познавательное, теоретическое, но и прикладное значение. Последнее связано с использованием этой информации при проведении мероприятий по сохранению биоразнообразия. Для решения подобных задач необходимо отслеживать изменения численности животных в пространстве и во времени. При этом трудозатраты очень велики из-за значительного разнообразия местообитаний и огромных площа-

дей, на которых такие работы следует проводить. В статье приведены оценки численности и распределения пресмыкающихся на исследованной территории, которые в дальнейшем могут быть использованы при мониторинге популяций пресмыкающихся.

Таким образом, цель исследований, результаты которых послужили основой нашей статьи, заключается в выявлении основных трендов в территориальной изменчивости населения пресмыкающихся Западной Сибири и факторов среды, коррелирующих, и, видимо, определяющих эти изменения. Кроме того, одной из задач наших работ можно считать сбор материалов по численности этих животных как основы для мониторинга состояния их популяций.

Статья выполнена в рамках одного из направлений в географии, получивших название “Факторная зоогеография” (Равкин, Ливанов, 2008). Особенность этого направления связана с переходом его при описании и статистическом анализе из реального хронологического в типологическое многомерное факторное пространство.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы собраны в 1967, 1976, 1977, 1985, 1991, 1992, 1999–2001, 2003–2017 гг., т.е. в течение 24 лет в период за 51 год. Учеты проведены на трансектах шириной в 1 + 1 м, в основном в мае–июле, при условии, что травяной покров не мешает обнаружению пресмыкающихся. В сборе материала участвовали 32 специалиста и 6 волонтеров. Большая часть биотопов обследована в данном месте однократно. Протяженность маршрутов в каждом из этих биотопов, как правило, составляла не менее 5 км. Всего использованы данные по 957 местообитаниям. Суммарная протяженность маршрутов составляет около 4800 км. Все данные пересчитаны на 1 км². Поскольку полоса учета невелика и хорошо просматривается, можно считать, что оценки обилия, полученные по данным, собранным разными учетчиками, практически тождественны.

При маршрутном учете пресмыкающихся среди встреченных особей абсолютно преобладают взрослые животные, поэтому рассчитанные оценки обилия существенно занижены. Однако их анализ не искажает представлений по территориальной и временной изменчивости сообществ в целом и отдельных видов, что представляет собой основную задачу наших исследований. В любом случае усредненные данные однозначно отражают тенденции различий в обилии и абсолютной численности как в пространстве, так и во времени.

Для расчета численности суммированы показатели обилия, умноженные на площадь местообитаний (Равкин, Ливанов, 2008). Площади, занимаемые ими в ранге типа ландшафтного урочища, рассчитаны по карте “Растительность Западно-Сибирской равнины” (масштаб 1 : 1500000, 1976 г.) и Геоинформационной системе Алтае-Саянского региона (2001). Таким образом, общее количество пресмыкающихся рассчитано по заниженным показателям обилия и, соответственно, представляет собой лишь часть реальной их численности (запаса). Однако и это не влияет на достоверность оценок динамики численности популяций, поскольку занижение практически одинаково в пространственно-временных изменениях обилия. В дальнейшем это, как правило, не оговаривается, хотя при использовании приводимых сведений не следует забывать о такой “относительности” приводимых показателей.

В территорию, по которой собраны материалы, входит Западно-Сибирская равнина (без тундровой и лесотундровой зон) и Алтае-Саянская горная страна (без ледников и снежников) в пределах России. Указанные исключения связаны с тем, что пресмыкающиеся в этих ландшафтах не обитают. Все материалы взяты из Банка данных Лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Большая часть и предварительный ана-

лиз их опубликованы (Борисович и др., 2001, 2002; Пестов, 2003; Равкин и др., 2003, 2003, 2007, 2008, 2008а; Симонов, 2008; Куранова и др., 2010; Эпова и др., 2013; Куранова, Ярцев, 2020).

Для оценки достоверности различия двух средних выборок обычно используют *t*-критерий Стьюдента, который принят нами. Этот критерий требует проверки нормальности распределения исходных данных и равенства дисперсий выборок. Однако, из-за значительной доли совпадающих нулевых показателей обилия у всех видов пресмыкающихся, их распределение нельзя считать нормальным. По этой же причине неприменим непараметрический критерий Манна–Уитни (Орлов, 2003). В таком случае возможно использование прямого вычислительного моделирования методами Монте-Карло, например, бутстреп (Эфрон, 1988). Бутстрепом называют статистическую процедуру, основанную на использовании случайной равновероятной выборки с замещением элементов исходной подборки и созданием бутстреп-копии того же объема. Некоторые наблюдения могут попасть в бутстреп-копию несколько раз, а другие могут быть не включены вообще, но каждое из них имеет равные шансы присутствовать в следующей подборке. Процедуру перевербовки повторяют многократно. Это позволяет моделировать генеральные распределения дисперсии среднего стандартного отклонения, доверительных интервалов и других параметров, характеризующих изменчивость выборок. Преимуществом бутстреп-анализа считают отсутствие необходимости предлагать гипотезы о типе и параметрах распределения данных и существование возможности оценки многих статистических характеристик (кроме средних). Метод особенно полезен, когда генеральное распределение данных неизвестно или объем выборки недостаточен для использования теоретических оценок достоверности (Эфрон, 1988; Шитиков, Розенберг, 2013).

Таким образом, никаких предположений о характере распределения данных при использовании бутстрепа не требуется. Метод позволяет, в частности, с помощью датчика случайных чисел, за счет генерирования необходимого числа бутстреп-копий самой выборки, получать именно для нее граничные значения *t*-критерия при заданном уровне значимости. Число подборок при бутстрепе в наших расчетах было равно 10000.

Совпадающие нулевые показатели не только не позволяют применять стандартные методы оценки достоверности различий между средними, но и искажают сами различия. За счет нуля возникает дополнительное сходство между выборками, т.к. вид может присутствовать в этих местообитаниях, но не быть учтен из-за низкой плотности. Однако по отдельным видам сами

условия в ряде местообитаний не подходят и эти пресмыкающиеся в них отсутствуют. Нулевые значения это только подтверждают, и учеты в таких местообитаниях необходимо проводить. Но мы считаем, что такие местообитания не следует учитывать в расчетах, если достоверно известна непригодность этих биотопов. Поэтому только при оценке достоверности различий по таким видам нули исключены из расчетов с соответствующим уменьшением объема выборки.

Доверительные интервалы, там, где они приведены, рассчитаны по Равкину и Челинцеву (1990) в несимметричном варианте. Вычисления произведены в основном с помощью пакетов PAST4 (Hammer et al., 2001) и Jacobi4 (Polunin et al., 2019). Относительная ошибка приведена нами обычно как показатель надежности рассчитанных значений, а доверительные интервалы — только при оценке достоверности различий при описании временной динамики численности, поскольку при характеристике распределения достоверность их не обсуждается.

Видовые и родовые названия пресмыкающихся даны по Дунаеву и Орловой (2017). Для упрощения текста слово “обыкновенная(ый)” для гадюки, ужа и щитомордника, как правило, опущено.

В Западной Сибири отмечено 12 видов пресмыкающихся (Куранова и др., 2010; Красная книга Челябинской области, 2017; Куранова, Ярцев, 2020).

Из них во время учетных работ встречено два вида ящериц (прыткая (*Lacerta agilis*) и живородящая (*Zootoca vivipara*)) и пять видов змей (обыкновенный уж (*Natrix natrix*), узорчатый полоз (*Elaphe diademata*), обыкновенный щитомордник (*Gloydius halszani*) и гадюки — обыкновенная (*Pelias berus*) и степная (*Pelias renardi*)). В случае, если виды встречены только другими исследователями, которые не приводят показатели обилия, расчеты провести нельзя.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение и численность

На Западно-Сибирской равнине в пределах России наибольшее обилие пресмыкающихся в среднем отмечено в южной тайге. Для подтаежных лесов этот показатель меньше на 8%, для средней тайги — в 4.5 раза, для лесостепи — в 9 раз, для северной тайги — в 14 раз и для степной зоны — в 25 раз (табл. 1). Суммарное обилие всех видов в целом в среднем равно 933 особей/км² (относительная ошибка $\pm 14\%$). Общая численность 1.9 млрд особей (несимметричные пределы при уровне доверия 0.05 — от 1.5 до 2.3 млрд). Больше всего на этой территории живородящей ящерицы (подробнее о биотопическом распределении см. Равкин и др., 2007; Куранова, Ярцев, 2020). Здесь

она весьма многочисленна (55% от общего количества пресмыкающихся). В 1.4 раза меньше прыткой ящерицы, в 10 раз — гадюки и в 103 раза — ужа. Живородящей ящерицы больше всего в подтаежных лесах. Ее меньше в южной тайге в 1.5 раза, в средней тайге почти втрое, в северной тайге в 10 раз, а в лесостепи в 11 раз. Не встречена эта ящерица во время проведения учетов в степной зоне. Прыткой ящерицы больше всего в южной тайге. В подтаежных лесах ее примерно вдвое меньше, а в лесостепи и степи — в 11 и 14 раз. Резкое уменьшение обилия отмечено в северной тайге (в 705 раз). В средней тайге прыткая ящерица встречена вне учета в Ханты-Мансийске и вдоль железной дороги Тюмень — Сургут (Гашев, Лаврентьев, 2003). Последнее может быть связано с большей затененностью этой подзоны, по сравнению с более разреженными северотайжными лесами.

Прыткой ящерицы в тайжных подзонах больше всего на болотах (после усреднения по группам ландшафтов) (табл. 2). Но это, видимо, связано не с увлажнением, а с прогреваемостью. В этих подзонах при дефиците тепла она выше на болотах из-за меньшей их облесенности (затененности). Южнее теплообеспеченность в целом выше, и такая зависимость проявляется слабо. Несмотря на меньшее обилие прыткой ящерицы в поселках, особенно в застроенных садах. Эти местообитания привлекают ящериц отсутствием или разреженностью травостоя и, соответственно, возможностью греться на солнцепечных участках, особенно при наличии склонов южной экспозиции и строительного мусора. Обилие прыткой ящерицы на равнине увеличивается к северу и особенно к югу от средней тайги к южной почти от нуля до двух и, соответственно, до 1410 особей/км². Затем, вплоть до степи, обилие ее уменьшается в 14 раз.

Живородящей ящерицы так же, как прыткой, больше в более открытых заболоченных местообитаниях. Максимальное обилие ее отмечено в среднем по подтаежным лесам. К северу и югу от них обилие этой ящерицы сокращается, при этом в степной зоне ее не видели, хотя, наверное, она встречается здесь эпизодически и в небольшом количестве. Ужа и гадюку так же, как живородящую ящерицу, не встречали в степной зоне. Гадюки на Западно-Сибирской равнине в целом больше, чем ужа, почти в 11 раз. Доля этих змей от всех пресмыкающихся составляет соответственно 6 и 0.5%. Гадюки больше всего в южной тайге, а более теплолюбивого ужа — в лесостепи и подтаежных лесах. К северу и югу их обилие уменьшается.

Плотность населения пресмыкающихся в Алтае-Саянской горной стране выше всего в Кузнецком Алатау, несколько меньше их на Северо-Восточном Алтае и значительно — в остальных

Таблица 1. Среднее обилие (особей/км²) и численность (тыс. особей) взрослых пресмыкающихся на Западно-Сибирской равнине в целом по подзонам

Подзона	Показатель	Прыткая ящерица	Живородящая ящерица	Уж	Гадюка	Всего
Северная тайга	Среднее обилие	2	142	1	40	185
	Численность	8979	76335	725	21476	9943
	Относительная ошибка, %	53	20	47	25	18
Средняя тайга	Среднее обилие	0	516	0	53	568
	Численность	0	295720	0	30224	325950
	Относительная ошибка, %	0	20	0	25	20
Южная тайга	Среднее обилие	1410	1004	7	112	2532
	Численность	550560	392220	2676	43595	989050
	Относительная ошибка, %	26	31	48	27	20
Подтаежные леса	Среднее обилие	782	1486	15	48	2331
	Численность	120470	228800	2322	7330	358920
	Относительная ошибка, %	62	45	97	27	47
Лесостепь	Среднее обилие	126	134	16	8	284
	Численность	32490	34642	4233	2049	73414
	Относительная ошибка, %	24	21	43	44	17
Степь	Среднее обилие	101	0	0	0	101
	Численность	7577	0	0	0	7577
	Относительная ошибка, %	71	0	0	0	71
Всего	Среднее обилие	358	517	5	53	933
	Численность	711990	1027700	9955	104670	1854300
	Относительная ошибка, %	23	17	32	14	14
	Нижний предел	489610	782840	5889	82640	1467200
	Верхний предел	1035400	1349200	16828	13258	2343600

провинциях, особенно в Юго-Восточной. Здесь преобладают живородящая и прыткая ящерицы (61 и 33%). Значительно меньше ужа и обыкновенной гадюки (по 3%) и особенно щитомордника (0.4%), узорчатого полоза и степной гадюки (0.2 и 0.02%).

В горах южной части Западной Сибири во время учетов отмечено семь видов пресмыкающихся, т.е. почти вдвое больше, чем в равнинной части, где не встречены щитомордник, узорчатый полоз и степная гадюка. Меньше всего видовое богатство в Юго-Восточном и Северном Алтае (2 и 3) и в предалтайской провинции (4), выше — в Северо-Восточной и Северо-Западной (по 5) и в Центральном Алтае (6). В Кузнецком Алатау больше всего тоже живородящей и прыткой ящериц (62 и 33%; ужа и гадюки — 3 и 2%, щитомордника — 0.1%).

В Предалтайской провинции преобладает прыткая ящерица, а не живородящая — как обычно (64 и 35%). Кроме них здесь встречены уж и гадюка, доля которых невелика (1 и 0.3%). В Северо-

Восточном Алтае максимально обилие живородящей ящерицы. Ее в 7 раз больше, чем прыткой (81% от всех пресмыкающихся). Змей значительно меньше, чем ящериц (ужа в 21 раз, гадюки в 28 раз, щитомордника в 82 раза). В Северном Алтае преобладают, как и в ранее рассмотренных провинциях, ящерицы. Доля их примерно одинакова. Кроме них встречена еще только гадюка. В Северо-Западной провинции Алтая большая часть тоже приходится на ящериц, особенно живородящую (77 и 14%; гадюки и щитомордника — 6 и 3%). Минимально участие узорчатого полоза (0.7%). В Центральном Алтае преобладают живородящая ящерица (59%), обыкновенная гадюка и прыткая ящерица (17 и 16%; узорчатого полоза, щитомордника и степной гадюки — 5, 3 и 0.5%). В Юго-Восточной провинции встречены только гадюка и живородящая ящерица (56 и 44%).

В целом по Алтае-Саянской горной стране плотность населения пресмыкающихся в среднем максимальна в лесостепных местообитаниях. На 24% их меньше в лесных, примерно в два с

Таблица 2. Среднее обилие (особей/км²) взрослых пресмыкающихся на Западно-Сибирской равнине по группам ландшафтов

Подзона, зона	Группа ландшафтов	Прыткая ящерица	Живородящая ящерица	Уж	Гадюка	Всего
Северная тайга	Суходолы	1	47	0.9	18	67
	Болота внепойменные	2	295	2	79	379
	Поймы	0	290	0	14	304
	Поселки	0	108	11	14	133
Средняя тайга	Суходолы	0	423	0	47	470
	Болота внепойменные	0	840	0	75	915
	Поймы	0	158	0	24	183
	Поселки	0	61	0	25	86
Южная тайга	Суходолы	950	1383	2	118	2453
	Болота внепойменные	2708	172	5	110	2995
	Поймы	130	232	53	10	425
	Поселки	151	975	623	5	1754
Подтаежные леса	Суходолы	849	1668	0	21	2538
	Болота внепойменные	519	820	88	184	1610
	Поймы	63	51	29	21	164
	Поселки	1035	35	0	0.2	1070
Лесостепь	Суходолы	118	132	16	7	273
	Болота внепойменные	31	180	0	14	225
	Поймы	630	232	67	53	982
	Поселки	100	56	0	0	155
Степь	Суходолы	102	0	0	0	102
	Болота внепойменные	49	0	0	0	49
	Поселки	0	0	0	0	0

половиной раза — в редколесно-луговых и в четыре с половиной раза — в открытых биотопах. Порядок смены в предпочтении у прыткой ящерицы почти такой же, только в открытых местообитаниях ее больше, чем в редколесно-луговых. Живородящая ящерица предпочитает лесные местообитания. Примерно вдвое меньше ее в редколесно-луговых и лесостепных сообществах и особенно в открытых. Обыкновенной гадюки больше всего в лесостепи и в 4–5 раза по сравнению с лесными и открытыми местообитаниями. Не встречена она в луговых редколесьях. Уж многочислен в лесостепи, почти вдвое меньше его в лесах. В редколесно-луговых и открытых сообществах он не встречен. Узорчатого полоза в 15 раз больше в лесных местообитаниях, чем в открытых. В редколесно-луговых и лесостепных биотопах он не зарегистрирован. Степную гадюку изредка встречали лишь в открытых и лесных сообществах. Щитомордник при наличии скал предпочитает лесостепные биотопы.

В Алтае-Саянской горной стране количество пресмыкающихся на единицу площади максимально в предгорьях. Почти в 1.5 раза меньше их в низкогорьях, в 3.5 раза — в среднегорьях и почти в 7 раз — в высокогорьях (табл. 3). Изменения в предпочтении у прыткой ящерицы с увеличением абсолютных высот полностью совпадают с изменениями в предпочтениях по всем пресмыкающимся. Максимальное обилие живородящей ящерицы свойственно низкогорьям. Обыкновенной гадюки больше всего тоже в низкогорьях, меньше ее — в среднегорьях и в высокогорьях. Минимальное обилие гадюки отмечено в предгорьях. Степная гадюка и узорчатый полоз встречены только в среднегорьях и низкогорьях. Уж предпочитает предгорья. Меньше его в низкогорьях. В высокогорье и в среднегорьях он не встречен. Щитомордника не было лишь в высокогорьях. На остальной территории его больше всего в низкогорных ландшафтах, меньше в предгорьях и особенно в среднегорье.

Численность пресмыкающихся в целом по исследуемой горной территории (при оговоренном занижении) равна 206 млн. особей. Выше всего она в Кузнецком Алатау (132 млн), несколько меньше — в Северо-Восточном Алтае (31 млн) и на предалтайской равнине (24 млн) и существенно меньше в остальных провинциях, особенно в Юго-Восточном Алтае (4–7 млн и 155 тыс. особей). Больше всего в целом живородящей ящерицы (127 млн). На втором месте по численности находится прыткая ящерица (67 млн), на третьем — обыкновенная гадюка и уж (6 и 5 млн). Совсем немного щитомордника и узорчатого полоза (842 и 384 тыс. особей). Минимальна численность степной гадюки (47 тыс.).

Пространственная неоднородность населения

В Западной Сибири сообщества пресмыкающихся однообразнее, чем население птиц. Общее число видов птиц во много раз выше. Обилие их изменяется постепенно, при этом преобладающие виды обычно существенно различаются (Равкин и др., 2008а). В населении пресмыкающихся в большинстве местообитаний обычно больше всего ящериц, особенно — живородящей. У птиц, в отличие от пресмыкающихся, нет территорий, где не встречены хотя бы отдельные виды. Эти особенности пресмыкающихся обуславливают значительные трудности в интерпретации результатов кластерного анализа, хотя тренды, связанные с отличиями в тепло- и влагообеспеченности, видны достаточно четко. Для птиц определяющим следует считать влияние этих факторов в едином комплексе (гидротермическом режиме), через тип растительности. Поэтому соответствие начальных кластерных разбиений их объяснению по пресмыкающимся меньше, чем по птицам. Это снижает окончательную оценку информативности представлений и иногда делает невозможным учет хорошо прослеживаемых связей. При этом одни и те же факторы среды на разных территориях могут влиять по-разному в сочетании с другими факторами. В связи с этим для выравнивания значений обилия пресмыкающихся мы усреднили исходные данные по 957 биотопам по застроенным и незастроенным территориям раздельно по подзонам. Последние из этих данных, собранные на равнине, кроме того, подразделены на группы ландшафтов — пойменных и внепойменных, а внепойменные — на суходольные и болота, в горах — по провинциям и высотным поясам (поселки только по провинциям). По местообитаниям с экстремальными условиями среды, где пресмыкающихся нет, мы дополнили матрицу сходства нулевыми значениями по числу местообитаний (17 нулей по арктическим и северным субарктическим тундрам и тремя нулями — по нивальному поясу). Размеры матрицы

после этого увеличились до 64 вариантов. Интерпретация результатов кластерного анализа ее была гораздо информативнее, и появилась возможность выделить два типа вертикальных ряда изменчивости населения пресмыкающихся — равнинный и горный (рис. 1). Различаются эти ряды тем, что только в горах встречены степная гадюка, щитомордник и узорчатый полоз.

Население каждого из этих рядов по среднему суммарному обилию пресмыкающихся и, соответственно, по степени благоприятности для них условий среды можно разделить на четыре подтипа. В соответствии с этим выделены экстремальные, суб- (почти) экстремальные, пессимальные, субоптимальные и оптимальные условия. На территориях с экстремальными условиями в арктических и северных субарктических равнинных ландшафтах пресмыкающиеся не встречены. В пессимальных условиях (в южных субарктических, лесотундровых и северотаежных подзонах) зарегистрировано четыре вида, а в высокогорьях во время проведения учетов встречены только живородящая ящерица и гадюка. Низкая благоприятность таких биотопов для пресмыкающихся, судя по их обилию, связана с недостаточной теплообеспеченностью. В подтипах населения 1.1, 1.2 и 2.1 это определяется широтами или абсолютными высотами местности. Подтип 1.4 включает сообщества территорий с низкой степенью увлажнения (степными сообществами). Здесь во время учетов встречена только прыткая ящерица, причем в сравнительно небольшом количестве. Остальные сообщества пресмыкающихся свойственны субоптимальным и оптимальным условиям равнин и гор. Различиями в теплообеспеченности из-за разных широт и высот местности можно объяснить разную плотность населения пресмыкающихся. В первую группу из них отнесены южные субарктические, лесотундровые и северотаежные ландшафты, во вторую — все более южные подзоны лесной зоны, лесостепь и предгорные лесостепные и степные ландшафты (подтипы 1.3; 2.2–2.4). В подтипе населения 1.3 весьма многочисленны прыткая и живородящая ящерицы, многочисленна гадюка и обычен уж. К подтипу 2.4 отнесены все предгорья. Здесь так же, как в равнинных лесах и лесостепи больше всего живородящей ящерицы, которая весьма многочисленна. Прыткая ящерица и гадюка многочисленны, щитомордник обычен. Плотность населения в этих местообитаниях в четыре раза выше, чем в субоптимальных условиях. Выше и видовое богатство (в среднем в 4.5 раза). Таким образом, на равнине отмечены все пять уровней благоприятности, а в горах только три, причем в них преобладают субоптимальные условия среды, а на равнине — оптимальные.

На основании информации, приведенной на графе, составлена карта населения пресмыкаю-

Таблица 3. Среднее обилие (особей/км²) и численность (тыс. особей) взрослых пресмыкающихся Алтае-Саянской горной страны

Пояс	Показатель	Прыткая ящерица	Живородящая ящерица	Уж	Узорчатый полоз	Степная гадюка	Гадюка	Щитомордник	Всего
Высокогорья	Среднее обилие	7	178	0	0	0	28	0	213
	Численность	88	2281	0	0	0	360	0	2728
	Относительная ошибка, %	100	30	0	0	0	66	0	29
Среднегорья	Среднее обилие	37	316	0	6	0.2	33	1	393
	Численность	1406	11888	0	207	6	1235	56	14798
	Относительная ошибка, %	44	23	0	30	69	22	46	21
Низкогорья	Среднее обилие	125	770	35	0.4	0.01	56	17	1003
	Численность	5944	36634	1675	20	0	2647	828	47748
	Относительная ошибка, %	50	23	100	93	100	35	53	21
Предгорья	Среднее обилие	909	405	83	0	0	6	10	1413
	Численность	10558	4700	964	0	0	70	121	16414
	Относительная ошибка, %	44	32	9	0	0	53	0	33
Всего	Среднее обилие	399	757	31	2	0.3	33	5	1226
	Численность	66791	126770	5150	384	47	5514	842	205500
	Относительная ошибка, %	37	32	53	25	57	26	44	22
	Нижний предел	41396	82941	2756	272	24	3870	488	150680
	Верхний предел	107770	193760	9624	542	91	7857	1454	280250

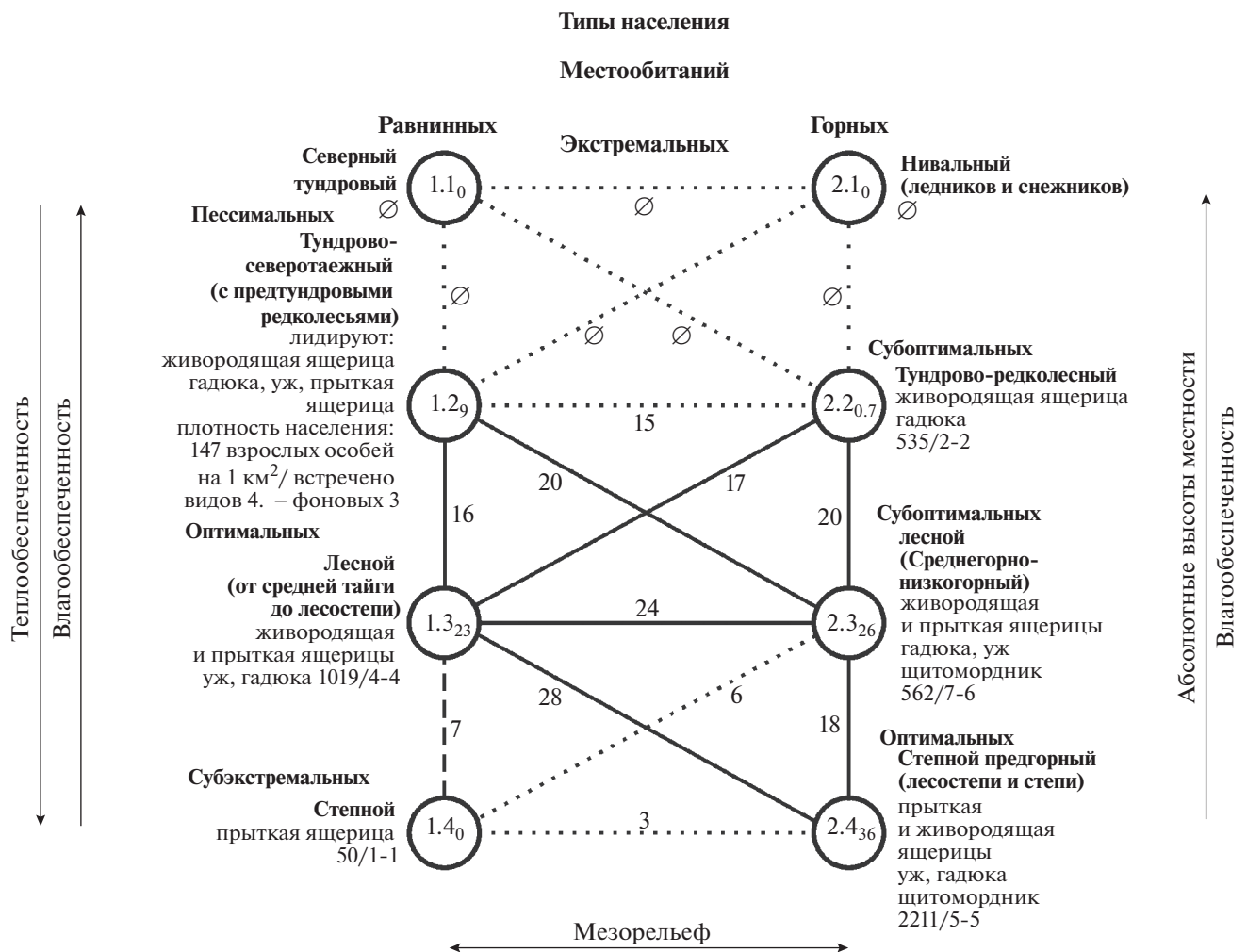


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения взрослых пресмыкающихся Западной Сибири. 1 и 2 – типы населения пресмыкающихся, 1.1–1.4, 2.1–2.4 – подтипы.

щихся Западной Сибири (рис. 2), которая наглядно иллюстрирует уменьшение их суммарного обилия и видового богатства на равнине (рис. 3) и лишь числа встреченных видов – в горах. В горах плотность населения пресмыкающихся резко уменьшается вверх от предгорий (рис. 4). В целом на равнине этих животных больше всего во внепойменных незастроенных ландшафтах и значительно меньше в поселках и поймах (рис. 5). С зональностью, подзональностью и уровнем абсолютных высот местности связано 7% дисперсии матрицы сходства, с макрорельефом (горы – равнина) – 5%. Эти факторы среды, структура и классификация сообществ объясняют 13% дисперсии (коэффициент множественной корреляции 0.36).

Динамика численности

Для оценки достоверности межгодовых различий материалы по видовому обилию ящериц и

змей в целом по Западно-Сибирской равнине и Алтае-Саянской горной стране разбиты на два периода (с 1967 по 2003, и с 2004 по 2017 гг.) так, чтобы число проб в них совпадало как можно больше. Это повышает надежность оценок обилия и степень их тождественности.

После этого проведено сопоставление показателей обилия по выделенным периодам (табл. 4). Всего проанализировано по ящерицам, гадюке и ужу по 950 проб, по остальным, без нулевых проб, – по 250. Результаты расчетов свидетельствуют, что формально различия в обилии всех видов пресмыкающихся как по отдельности, так и вместе, как при бутстреп-анализе, так и при допущении нормальности распределения недостоверны. Судя по средним показателям происходит некоторое, хотя и недостоверное увеличение обилия прыткой ящерицы, гадюки, щитомордника, увеличение общего обилия этих видов и уменьшение остальных.

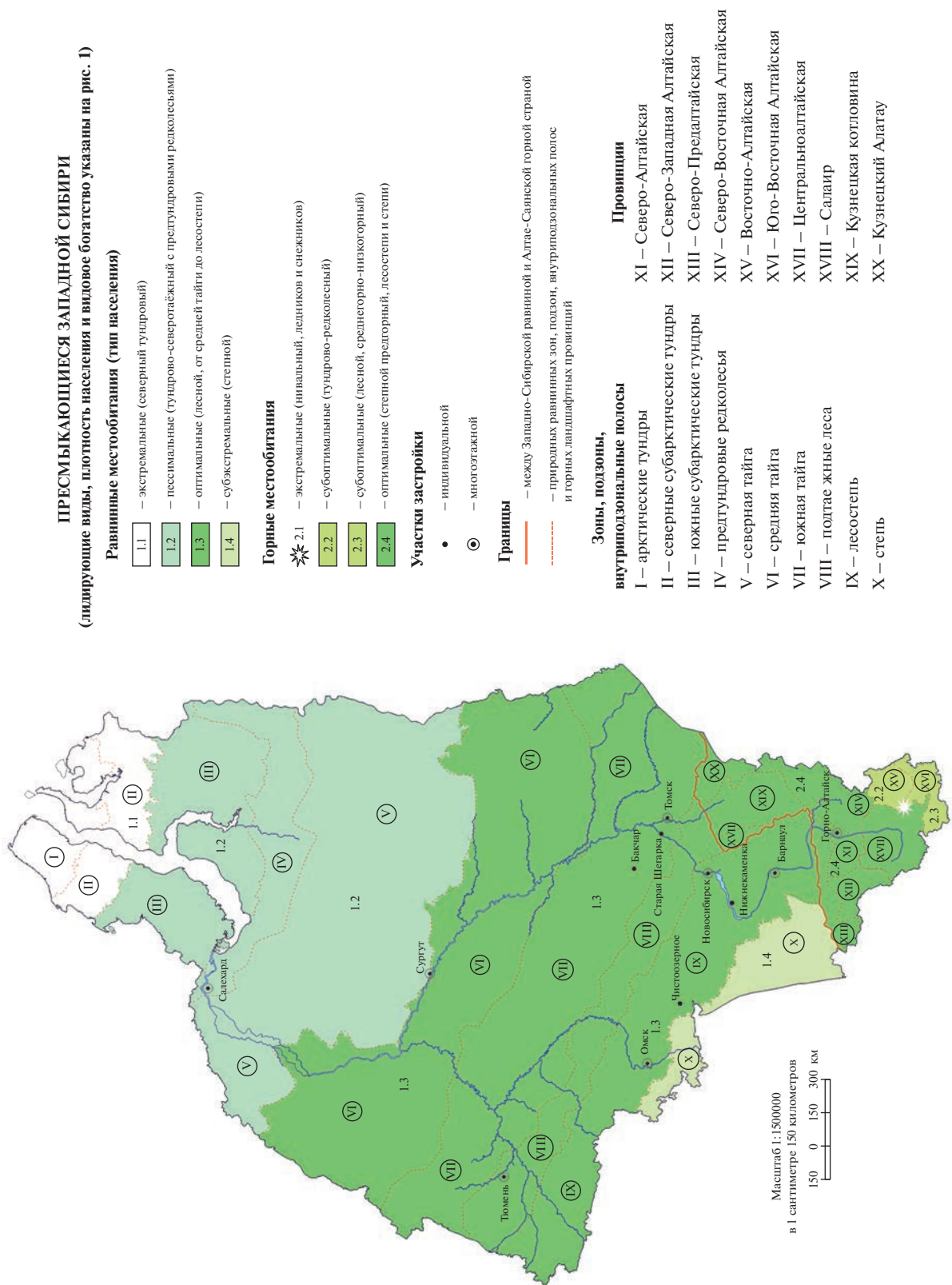


Рис. 2. Территориальная неоднородность населения взрослых пресмыкающихся Западной Сибири.

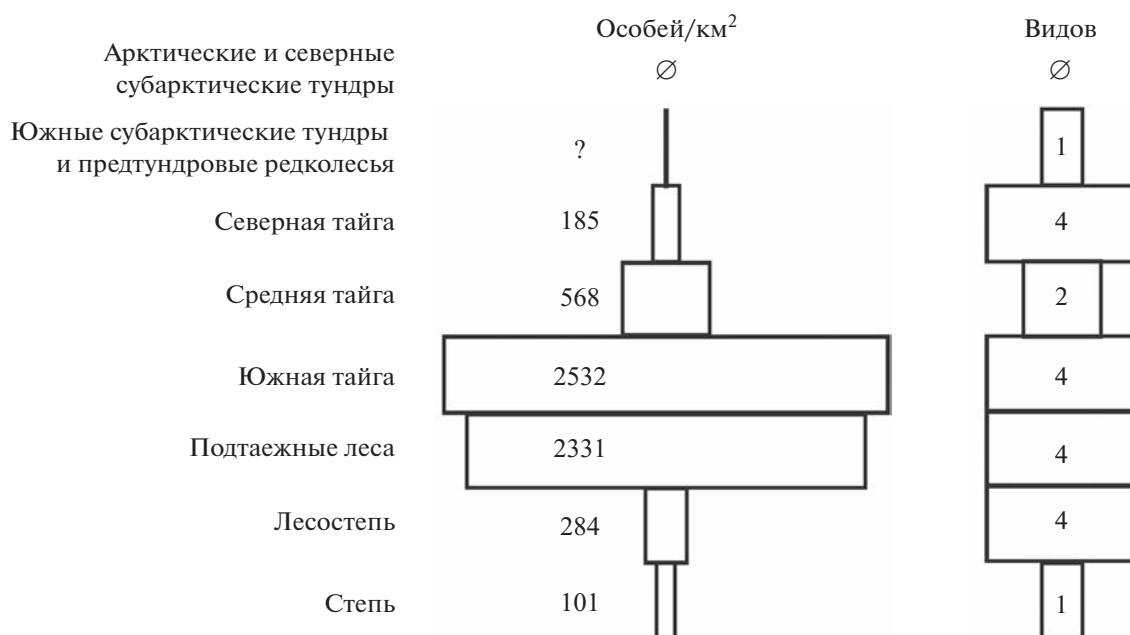


Рис. 3. Зонально-подзональные изменения плотности населения и видового богатства взрослых пресмыкающихся на Западно-Сибирской равнине.

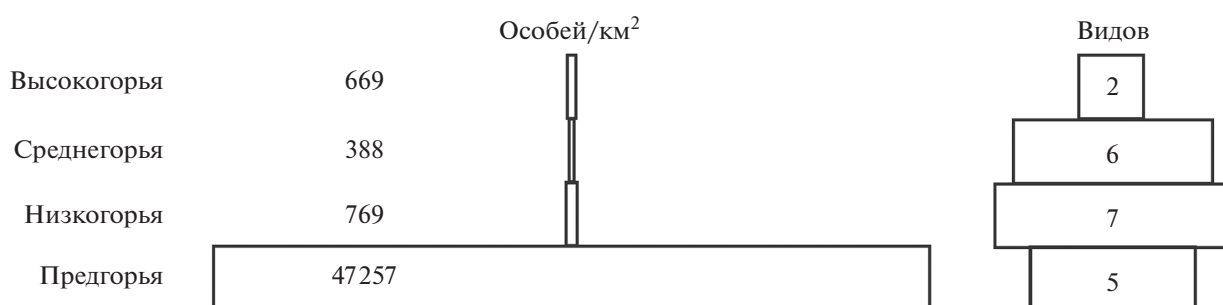


Рис. 4. Высотные изменения плотности населения и видового богатства взрослых пресмыкающихся в Алтае-Саянской физико-географической стране.



Рис. 5. Изменения плотности населения взрослых пресмыкающихся на Западно-Сибирской равнине по группам ландшафтов.

В итоге с вероятностью 95 случаев из 100 можно утверждать, что обилие по всем видам за указанные годы в среднем существенно не изменилось. С вероятностью в пять случаев из 100 можно допустить недостаточность данных. При всех особенностях учета пресмыкающихся этот вариант маловероятен, по крайней мере, по широко распространенным видам (суммарная протяженность учетных маршрутов почти 5000 км, а по остальным — около 1000 км). Для ограниченно распространенных видов можно допустить недостаточность данных.

Публикаций, подобных предлагаемой нами, нет, если не считать наших статей по Северной Евразии (Равкин и др., 2008, 2008a), относящихся к той же территории. Эти работы были выполнены на меньших объемах данных и отдельно по равнинным и горным территориям. Поэтому со-

Таблица 4. Обилие взрослых пресмыкающихся (особей/км²) и достоверность его различий в периоды 1967–2003 и 2004–2017 гг. по Западной Сибири при 10000 повторностей

Вид	1967–2003 гг.		2004–2017 гг.		<i>t</i> -критерий Стьюдента	Уровень значимости	
	среднее	относительная ошибка, %	среднее	относительная ошибка, %		по бутстреп- методу	теорети- ческий
Прыткая ящерица (+)	233	23	361	24	1.22	0.227	0.222
Живородящая ящерица (–)	441	19	415	17	0.24	0.815	0.812
Уж (–)	19	29	1	36	3.22	0.001	0.001
Гадюка (+)	34	15	43	18	1.05	0.301	0.294
Всего (+), проб по периодам 466 и 483, всего 949	727	17	820	15	0.55	0.594	0.586
Узорчатый полоз (–)	6	27	2	100	1.51	0.143	0.133
Степная гадюка (–)	0.8	50	0	–	1.05	0.278	0.296
Щитомордник (+)	6	47	8	58	0.40	0.706	0.687
Всего (–), проб по периодам 165 и 60, всего 225	12	28	10	52	0.39	0.706	0.698

Примечание. (+) – увеличение, (–) – уменьшение обилия.

поставления возможны только внутри изложенных результатов.

В равнинной части Западной Сибири общее обилие взрослых пресмыкающихся оценено нами в 933 особи/км², численность – в 1.9 млрд особей, а в Алтае-Саянской части, соответственно, в 1226 особей/км² и почти 206 млн. особей. Таким образом, на Алтае-Саянской территории обилие пресмыкающихся на 30% выше, чем на равнине, а их запас почти в 10 раз меньше за счет различий в площади равнинных и горных территорий. Общая численность по всей Западной Сибири равна примерно 2 млрд. особей (несимметричный доверительный интервал при вероятности 0.05 составляет 1.6–2.4 млрд). Большая часть приходится на живородящую и прыткую ящериц – 56 и 38%. Обыкновенной гадюки почти в 50 раз меньше. Доля остальных видов вместе – 4%. При этом минимальное обилие отмечено для щитомордника и степной гадюки.

В оптимальных равнинных местообитаниях общее количество пресмыкающихся почти в семь раз больше. В степной зоне (в субэкстремальных условиях) их в 20 раз меньше из-за явно недостаточной для массовых видов увлажненности и кормности ценозов. В горах экстремальные для пресмыкающихся условия свойственны нивальному поясу (ледникам и снежникам). Здесь пресмыкающихся нет. Субоптимальна для них среда в тундрово-редколесных и лесных среднегорных и низкогорных ландшафтах. Плотность населе-

ния этих животных в них весьма сходна. Как и в среднегорно-низкогорной части, видовое и фоновое богатство втрое выше. В лесостепных и степных предгорьях число встреченных видов несколько ниже, хотя плотность выше в четверо.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В горах пресмыкающихся больше всего в предгорных лесостепных и степных местообитаниях, а на равнине – в южных подзонах лесной зоны и во внепойменных ландшафтах.

Среди пресмыкающихся больше всего встречено живородящей и прыткой ящериц, значительно меньше обыкновенной гадюки и ужа. Минимальное обилие по встреченным во время учетов видам свойственно щитоморднику и степной гадюке.

Численность пресмыкающихся Западной Сибири по годам несомненно колеблется, хотя в большинстве случаев различия недостоверны. Тем не менее, можно утверждать, что значительного, монотонного и неуклонного, тем более катастрофического снижения обилия и видового богатства у рептилий нет.

Использование бутстрепа при анализе данных и исключение нулевых показателей там, где некоторые виды жить не могут, позволяет получать представления о динамике численности с оценкой достоверности различий даже при недостаточном объеме собранного материала.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Д.И. Берману, В.В. Загорской, А.А. Кислomu, В.Н. Курановой, Э.Е. Малкову, С.А. Соловьёву, В.П. Старикову и Б.Н. Фомину за ценные советы по улучшению статьи до ее публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисович О.Б., Цыбулин С.М., Торопов К.В., 2001. Население пресмыкающихся лесостепи Приобья // Вопросы герпетологии: Пушино—Москва. МГУ. С. 41—43.
- 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. Т. 9. № 4. С. 425—440.
- Гашев С.Н. Лаврентьев С.Ю., 2003. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа. Екатеринбург: Пакрус. 99 с.
- Геоинформационная система Алтае-Саянского экорегиона, 2001. М.: ИГЕМ РАН — WWF Russia.
- Дунаев Е.А., Орлова В.Ф., 2017. Земноводные и пресмыкающиеся России: Атлас-определитель. М.: Фитон XXI. 328 с.
- Красная книга Челябинской области, 2017. М.: ООО “Реатр”. 504 с.
- Куранова В.Н., Симонов Е.П., Ярцев В.В., Шамгунова Р.Р., Стариков В.П., 2010. Разнообразие, распространение и природоохранный статус пресмыкающихся Западной Сибири // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных стран. Алма-Аты. С. 118—149.
- Куранова В.Н., Ярцев В.В., 2020. Биоразнообразие Томского Приобья. Земноводные и пресмыкающиеся. Томск: Издательский дом Томского гос. ун-та. 148 с.
- Орлов А.И., 2003. Эконометрика: учебник для вузов. М.: Издательство “Экзамен”. 575 с.
- Пестов М.В., 2003. Обыкновенный щитомордник — новый вид фауны Новосибирской области // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). Новосибирск: ООО “Ревик-К”. С. 35—38.
- Равкин Е.С., Челинцев Н.Г., 1990. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. М. 33 с.
- Равкин Ю.С., Куранова В.Н., Цыбулин С.М., Богомолова И.Н., Юдкин В.А., Торопов К.В., Булахова Н.А., Борисович О.Б., Панов В.В., Добротворский А.К., 2003. 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). Новосибирск: ООО “Ревик-К”. С. 20—32.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г., Малков П.Ю., Торопов К.В., Малков Н.П., Грабовский М.А., Швецов Ю.Г., Дубатолов В.В., Малков Ю.П., Бондаренко А.В., Вартапетов Л.Г., Митрофанов О.Б., Возничук О.П., Борисович О.Б., 2003а. Особенности биоразнообразия Российского Алтая на примере модельных групп животных // Успехи современной биологии. Т. 123. № 4. С. 409—420.
- Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б., Булахова Н.А., Патраков С.В., Шамгунова Р.Р., 2007. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. Т. 14. № 4. С. 557—565.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б., Булахова Н.А., Шамгунова Р.Р., 2008. Численность и распределение пресмыкающихся в лесной, лесостепной и степной зонах Приобья (Западная Сибирь) // Вопросы герпетологии. Материалы третьего съезда герпетологического общества им. А.М. Никольского. Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУ. С. 347—352.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г., Торопов К.В., Куранова В.Н., Стариков В.П., Чеснокова С.В., 2008а. Картографический анализ населения земноводных, пресмыкающихся и птиц Западно-Сибирской равнины и Алтая // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 5. С. 745—750. [Ravkin Yu.S., Tsybulin S.M., Livanov S.G., Tоропов K.V., Kuranova V.N., Starikov V.P., Chesnokova S.V., 2008. Cartographic Analysis of the Population of Amphibians, Reptiles, and Birds of the West Siberian Plain and Altai // Contemporary Problems of Ecology. V. 1. № 5. P. 568—573].
- Растительность Западно-Сибирской равнины, 1976. М: 1 : 1 500 000. ГУГК при СМ СССР.
- Симонов Е.П., 2008. Уточнение северной границы ареала щитомордника обыкновенного (*Glydyus (Akcis-trodon) halys*) и его биологическая приуроченность на территории Западной Сибири // Вестник Мордовского ун-та. Биол. науки. Вып. 2. С. 65—70.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра. 314 с.
- Эпова Л.А., Куранова В.Н., Бабина С.Г., 2013. Видовое разнообразие, биотопическое распределение земноводных и пресмыкающихся заповедника “Кузнецкий Алатау” в градиенте высотной поясности (Юго-Восток Западной Сибири) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 4 (24). С. 77—97.
- Эфрон Б., 1988. Нетрадиционные методы многомерного статистического анализа. М.: Финансы и статистика. 263 с.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1—9.
- Polunin D., Shtaiger I., Efimov V., 2019. JACOBI4 software for multivariate analysis of biological data. bioRxiv, 803684.

SPATIAL AND TEMPORAL HETEROGENEITY OF THE REPTILE ASSEMBLAGE IN WESTERN SIBERIA

Yu. S. Ravkin^{1, *}, V. M. Efimov^{1, 2}, I. P. Kokorina¹, S. V. Chesnokova¹, M. I. Lyalina¹

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

²*Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia*

**e-mail: yravkin@bk.ru*

Results of assessing the abundance and distribution of reptiles, which are poorly studied in this regard, are presented in comparison with those on birds and mammals in general and on hunting and commercial species in particular. As a result, data of the spatial and temporal heterogeneity of the reptile populations are unique and of particular value. The studies were carried out over the West Siberian Plain and in the territory of the Altai-Sayan mountainous country. The numbers of reptiles are calculated and their dynamics given across western Siberia. At the same time, bootstrap analysis was used, making it possible to obtain more reliable conclusions on the dynamics of the animal numbers with an insufficient data background. However, the main objective of the study was to identify the main trends in the variability of the reptile populations as a whole. Information concerning the abundance of these animals serves only as the basis for solving this main problem. In addition, the data amassed allow for the dynamics of the numbers of reptiles for certain time periods to be talked about.

Keywords: reptiles, distribution, abundance, cluster analysis, bootstrap, dynamics West Siberian Plain, Altai, Sayans, Russia