

На правах рукописи



**Эпова Лидия Алексеевна**

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ  
ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ  
КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ**

03.02.04 – Зоология

**26 ДЕК 2018**

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**



Томск – 2018

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования Национальный исследовательский Томский государственный университет».

**Научный руководитель:** кандидат биологических наук, доцент  
**Куранова Валентина Николаевна**

**Официальные оппоненты:**

**Туниев Борис Сакоевич**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение «Сочинский национальный парк», заместитель директора по НИР

**Павлов Алексей Владиленович**, кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение «Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник», научный отдел, старший научный сотрудник

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина»

Защита состоится 14 февраля 2019 г. в 14 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 212.267.09, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, Томск, пр. Ленина 36 (Главный корпус, аудитория 224).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на официальном сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» [www.tsu.ru](http://www.tsu.ru).

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ: <http://www.ams.tsu.ru/TSU/QualificationDep/co-searchers.nsf/newpublicationn/EpovaLA14022019.html>

Автореферат разослан «\_\_\_» декабря 2018 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук, доцент



Симакова  
Анастасия Викторовна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Изучение биоразнообразия – обязательное условие для его сохранения (Гиляров, 2001, 2011; Ghilarov, 2000; Naeem & Wright, 2003). Необходимость поддержания биоразнообразия обусловлена его значимостью для сохранения устойчивости экосистем и рационального использования природных ресурсов, к числу которых относятся земноводные и пресмыкающиеся (Balvanera et al., 2006; Кидов, 2012; Кидов, Матушкина, 2015).

Установлено, что на планете существуют центры биоразнообразия, где наблюдается максимальное видовое богатство. К числу таких центров относятся горные экосистемы (Кёпег, 2004). На территории России одним из крупнейших центров биоразнообразия является Алтай-Саянская горная страна (Olson & Dinerstein, 2002), в состав которой входит хребет Кузнецкий Алатау. Несмотря на значительное разнообразие видов растений и животных Кузнецкого Алатау, для пойкилотермных позвоночных здесь условия пессималы, что сказывается на их видовом богатстве. Территория хребта отличается резко выраженной вертикальной зональностью, наличием уникальной ландшафтной зоны – черновой тайги, климатическими условиями, обуславливающими существование ледников и снежников на незначительных высотах, контрастом урбанизированных и малонарушенных территорий. Его меридиональное расположение обуславливает различие климатических условий на западном и восточном макросклонах. В центральной части хребта находится особо охраняемая природная территория (ООПТ) – Государственный природный заповедник «Кузнецкий Алатау», которая выполняет важную роль эталона естественных ненарушенных систем.

В настоящее время выявлены особенности распределения и неоднородности населения птиц и млекопитающих, а также среды их обитания на горном массиве, включая территорию заповедника «Кузнецкий Алатау» (Равкин и др., 1985; Гуреев, 1989; Дмитриева, 1989; Васильченко и др., 2000; Бабина и др., 2007; Бабина, 2009). Сведения о фауне и экологии земноводных и пресмыкающихся Кузнецкого Алатау и сопредельных территорий носят фрагментарный характер и касаются преимущественно равнинных и низкогорных районов (Окулова, 1978; Куранова, Зинченко, 1985, 1989; Куранова, 1998; Гагина, 1999; Скалон, 1999, 2005; Равкин и др., 2005; Бабина, 2006; Равкин и др., 2007; Равкин и др., 2010; Куранова и др., 2010; Баранов, Городилова, 2015). Часть сведений по распространению, численности и охранном статусе видов отражены в Красных книгах Кемеровской области (Скалон, 2012), Красноярского края (Баранов, Городилова, 2012), Хакасии (Чупров, 2014; Баранов, Городилова, 2014) и Республики Алтай (Яковлев, 2017). Однако полностью отсутствуют сведения о батрахо- и герпетофауне восточного и западного макросклонов гор Кузнецкого Алатау, что определило актуальность настоящего исследования.

**Цель и задачи исследования.** Цель исследования – изучить популяционно-видовое разнообразие и эколого-морфологические особенности земноводных и пресмыкающихся Кузнецкого Алатау в градиенте высотной зональности.

Для достижения указанной цели поставлены следующие задачи:

1. Уточнить видовую структуру сообществ земноводных и пресмыкающихся и пространственную дифференциацию видов в пределах различных высотных поясов Кузнецкого Алатау.
2. Выявить экологическую специфику популяций земноводных и пресмыкающихся в разных высотных поясах, включая анализ численности, биотопического размещения, сезонной активности и демографических характеристик.
3. Изучить особенности размножения, роста и развития популяций земноводных в горных условиях.
4. Изучить особенности размножения популяций пресмыкающихся в горных условиях.
5. Оценить внутри- и межпопуляционную изменчивость морфологических признаков земноводных.
6. Оценить внутри- и межпопуляционную изменчивость морфологических признаков пресмыкающихся.

**Научная новизна работы.** Данная работа является первым специальным исследованием фауны и экологии земноводных и пресмыкающихся центральной части хребта Кузнецкий Алатау. Показана обедненность батрахо- и герпетофауны Кузнецкого Алатау, включающей два вида земноводных и два вида пресмыкающихся. Уточнены границы вертикального распространения серой жабы, *Bufo bufo* (1100 м н.у.м.), остромордой лягушки, *Rana arvalis* (1200 м н.у.м.), живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (1426 м н.у.м.) и обыкновенной гадюки, *Pelias berus* (1300 м н.у.м.) в Кузнецком Алатау. Путем определения абсолютного возраста установлено увеличение продолжительности жизни и более позднее (на один–два года) наступление половой зрелости в популяциях *B. bufo*, *R. arvalis*, *Z. vivipara* Кузнецкого Алатау по сравнению с популяциями европейской части ареала и равнины юго-востока Западной Сибири. Выявлено, что в специфических условиях Кузнецкого Алатау жизненные циклы земноводных и пресмыкающихся имеют следующие особенности: короткий период активности, затягивание эмбрионального и личиночного развития. В высокогорье Кузнецкого Алатау в отдельные годы в конце августа – начале сентября при заморозках и выпадении снега зарегистрированы личинки *B. bufo* ранних стадий развития и не успевшие пройти метаморфоз.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные результаты имеют значение для понимания морфологических, демографических и репродуктивных адаптаций земноводных и пресмыкающихся к горным условиям.

Материалы работы могут служить методической основой экологического мониторинга популяций земноводных и пресмыкающихся ООПТ «Кузнецкий Алатау». Материалы исследований использованы при инвентаризации фауны заповедника «Кузнецкий Алатау», написании пяти томов «Летописи Природы» заповедника (2012–2016 гг.). Полученные материалы могут использоваться при составлении региональных кадастров животного населения и Красных книг (Кемеровская область, Хакасия).

Сведения по распространению и численности земноводных и пресмыкающихся переданы в Банк данных коллективного пользования Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск). Все коллекционные сборы оформлены в научную коллекцию кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета.

**Методология и методы исследований.** Основным методологическим подходом данной работы является изучение внутривидового разнообразия с целью исследования связи изменчивости морфологических и демографических характеристик животных с условиями среды. В процессе исследований использованы общепринятые и специальные методы: учет и отлов земноводных и пресмыкающихся, описание биотопов и нерестовых водоёмов, изучение пластических параметров и их индексов, меристических признаков, репродуктивных характеристик, определение возраста методом скелетохронологии, изучение роста и развития, фенологические наблюдения. Для математической обработки использованы статистические методы анализа данных с использованием пакета прикладных программ Statistica 8.0, рассчитаны критерий Фишера, Манна-Уитни, проведены кластерный и факторный анализ.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. В центральной части хребта Кузнецкий Алатау по сравнению с равнинной территорией Западной Сибири наблюдается меньшее видовое разнообразие, неравномерность пространственного распределения и низкое обилие земноводных и пресмыкающихся. Аналогичные тенденции в изменении показателей отмечены при увеличении абсолютных высот горной местности.
2. Особенности жизненных циклов земноводных и пресмыкающихся, позволяющих им существовать в специфических условиях гор Кузнецкого Алатау, состоят в более коротком периоде активности, увеличении продолжительности жизни и более позднем возрасте наступления половой зрелости, затягивании эмбрионального и личиночного развития.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность результатов исследования обоснована системной проработкой проблемы и применяемыми методами, объемом материала (за 2012–2016 гг. учтено свыше 1 тыс. особей, обследовано 42 биотопа во всех высотных поясах Кузнецкого Алатау, методом скелетохронологии определен возраст 436 особей, изучены 15 морфологических характеристик земноводных и 44 – пресмыкающихся). Использованы современные методики сбора и обработки исходной информации. Значительная часть материала диссертации опубликована. Результаты исследований доложены на международных, всероссийских, региональных конференциях и съездах: V, VI и VII съездах Герпетологического общества им. А.М. Никольского (2012, 2015, 2018); Международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии» (2013); VII Конференции Украинского герпетологического общества (2013); Межрегиональной научно-практической конференции «Человек и при-

рода – взаимодействие на особо охраняемых природных территориях» (2014); VIII Международной научно-практической конференции «Заповедники Крыма-2016: Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление» (2016); Совещании работников заповедников ECN: Eurasian Chronicle of Nature (2016); III Международной научной конференции «Природное наследие России» (2017).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 14 работ, в том числе 2 статьи в журналах, включённых в Перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК; материалы диссертационной работы включены в ежегодные Летописи природы государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау» (2013–2017 гг.). Общий объём работ – 105.73 а.л, авторский вклад – 16.75 а.л.

**Структура и объём диссертации.** Работа включает введение, 7 глав, заключение, список литературы и 5 приложений, 54 таблицы, 105 рисунков, список литературы состоит из 394 источников, из которых 113 – на иностранном языке. Общий объём рукописи 266 страниц машинописного текста.

**Личный вклад автора.** Все этапы работы осуществлены лично или при непосредственном участии автора, включая полевые исследования (2012–2016 гг.) и камеральную обработку коллекционного и полевого материала.

**Благодарности.** Считаю своим долгом выразить глубокую признательность своему научному руководителю В. Н. Курановой, а также Н. С. Москвитиной, В. В. Ярцеву, Э. М. Смирновой, С. Г. Бабиной, А. Н. Добролюбову – за ценные советы, консультации и содействие в подготовке диссертации. А. А. Арнаутову, И. П. Тренькову, И. К. Андреевну, Р. В. Волощевичу, Е. Н. Абсаямовой, С. В. Сенько – за помощь в проведении полевых и лабораторных исследований, в сборе и обработке материалов. Искренне признательна Д. С. Гасву и Е. И. Арнаутовой за безграничное терпение, неоценимую помощь и всестороннюю поддержку.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№ 15-34-50286-мол\_нр), Фонда Михаила Прохорова (№ АМ-164/13, 2013 г.; № АМ-03/17, 2017 г.), и программы повышения конкурентоспособности Томского государственного университета (проект 5 – 100).

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

Во **введении** приводится описание актуальности темы, сформированы цель и задачи работы.

### **Глава 1. Исторический очерк изучения земноводных и пресмыкающихся Кузнецкого Алатау**

Обзор литературных данных затрагивает историю изучения земноводных и пресмыкающихся Кузнецкого Алатау и сопредельных территорий, начиная с экспедиций Д. Г. Мессершмидта (1720–1727), Г. Ф. Миллера, И. Г. Гмелина и С. П. Крашениникова (1734), И. П. Фалька (1771) и П. С. Палласа (1771–1773)

(Falk, 1786; Фальк, 1824; Skalon, 1926; Окулова, 1978; Гагина, 1999; Куранова, 2003; Скалон, 2005; Егорова, 2016; Егорова, Удолов, 2017).

## Глава 2. Материалы и методы исследований

Основой для написания работы послужили результаты полевых исследований, проведенных автором в мае–августе 2012–2016 гг., а также архивные материалы Летописи природы (2005–2011 гг.) заповедника «Кузнецкий Алатау». Исследованиями охвачены 7 ключевых участков в трех высотных поясах Кузнецкого Алатау (54–55° N, 87–88° E) (рисунок 1, таблица 1). Объем исследованного материала приведен в таблице 2.

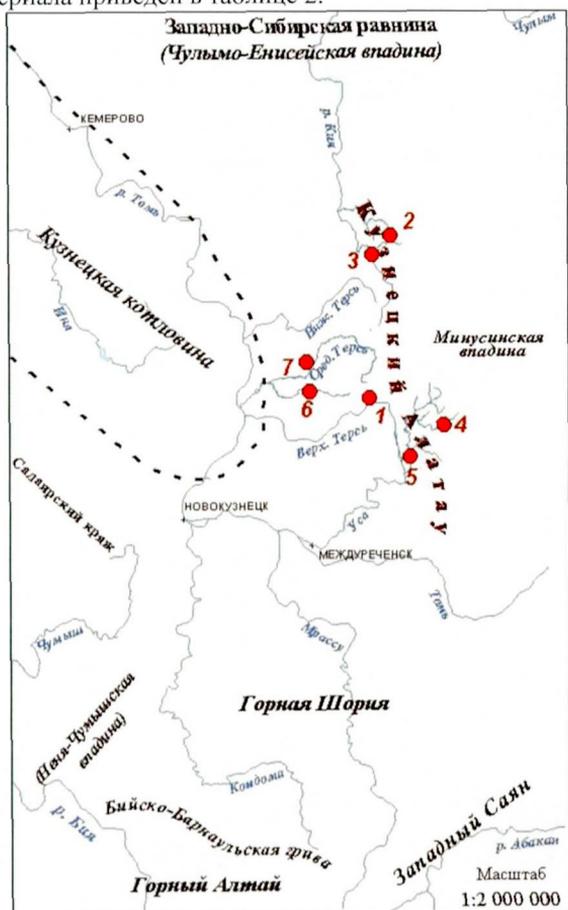


Рисунок 1 – Карта-схема хребта Кузнецкий Алатау и сопредельных территорий с ключевыми участками сбора материала (2005–2011\*; 2012–2016 гг.): 1 – Рыбное, 2 – Белогорск, 3 – Безымянка, 4 – Базан, 5 – Шатай, 6 – Средняя Маганакова, 7 – Средняя Терсь. *Примечание:* \* – архивные материалы заповедника «Кузнецкий Алатау»

Таблица 1. Места и период полевых работ

Вертикальный пояс / подпояс / макросклон		Локалитет / ключевой участок	Диапазон высот, м над уровнем моря	Координаты	Период	Виды работ
Горно-тундровый пояс	Высокогорье, западный макросклон	Рыбное	1009–1600	54°19'N 88°24'E	июль–август 2005; июль–август 2010; август 2011; июль–август 2012; июль–август 2013 август 2016	экспедиционные работы
Подгольцовый пояс						
Горнолесной пояс	Подпояс темнохвойной тайги, среднегорье, западный макросклон	Белогорск	725–740	55°01'N 88°27'E	август–сентябрь 2012	то же
		Безымянка	520–640	54°55'N 88°21'E	июль–август 2007; июль 2009; август–сентябрь 2012 июль 2016	то же
	Подпояс темнохвойной тайги, среднегорье, восточный макросклон	Базап	500–800	54°13' N 88°57' E	июль 2015 июль 2016	то же
		Шатай	500	54°07'N 88°42'E	июль–август 2008	то же
	Подпояс черневой тайги, низкогорье, западный макросклон	Средняя Маганакова	300–500	54°19'N 87°58'E	июль–сентябрь 2006; июль 2008	то же
		Средняя Терсь	290–350	54°27'N 87°56'E	май–июнь 2012– 2015	то же

Таблица 2 – Объем исследованного материала (2012–2016 гг.)

	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Zootoca vivipara</i>	<i>Pelias berus</i>
Учтено животных, всего	672	400	534	81
Отлов животных (самки / самцы)	100 / 167	38 / 54	160 / 98	33 / 40
Определение плодовитости самок, экз.	21	5	114	12
Гистологическая обработка материала (количество изготовленных препаратов)	276 / 388	132 / 164	460 / 324	-
Определение возраста, промеры диаметров годовых линий (самки / самцы)	69 / 97	33 / 41	115 / 81	-
Морфометрическая обработка (самки / самцы)	87 / 137	33 / 44	142 / 72	22 / 33

Объекты исследований: два вида земноводных: обыкновенная серая жаба, *Bufo bufo* и остромордая лягушка, *Rana arvalis* и два вида пресмыкающихся: живородящая ящерица, *Zootoca vivipara* и обыкновенная гадюка, *Pelias berus*.

Для выявления видового состава и оценки численности земноводных и пресмыкающихся применяли маршрутный метод, используя ленты шириной 1–3 м (Динесман, Калецкая, 1952; Гаранин, Папченко, 1987). Отловы и учеты земноводных также осуществлены канавками и заборчиками из полиэтиленовой пленки (Охотина, Костенко, 1974). Всего обработано 15762 цилиндросуток, маршрутными учетами пройдено 1037 км.

Распределение по поясам каждого вида оценено через встречаемость (%): отношение количества особей данного вида в конкретном поясе к общему числу особей вида, зарегистрированных во всех высотных поясах. В качестве основного показателя численности животных использовали индекс обилия: для земноводных – особей на 100 ц/с, пресмыкающихся – особей на гектар (Равкин, Ливанов, 2008). Для сравнимости данных по обилию использовали коэффициент перевода относительных значений обилия земноводных с 1 га на 100 ц/с (Равкин, 2008).

При описании населения и распределения животных использовали границы оценок обилия (Равкин, Ливанов, 2008). Для сравнения индекса доминирования видов использовали критерий Фишера. Для оценки сходства фаун Кузнецкого Алатау и сопредельных территорий вычисляли коэффициент Жаккара ( $K_j$ ) (Дулепов и др., 2004).

Точки находок с указанием координат, высоты над уровнем моря фиксировали с помощью универсального спутникового навигатора GPS. Описание биотопов проведено по общепринятой схеме, также во время учетов регистрировали температуру воздуха и субстрата, облачность, силу ветра и осадки (Гаранин, Папченко, 1987). Температуру измеряли ртутным термометром с точностью до 0.1°C. В качестве показателя теплообеспеченности территории принята сумма активных температур воздуха за период с устойчивой температурой выше +10°C. Для анализа динамики влагообеспеченности рассчитаны значения гидротермического коэффициента (ГТК) (Селянинов, 1937).

Наблюдения за размножением и развитием земноводных проводили в 15 перестовых водоемах, расположенных в разных биотопах различных высотных поясов. Плодовитость самок земноводных определяли размерно-весовым методом (Ляпков и др., 2002). Для оценки скорости личиночного роста и развития из каждого водоема раз в 3–5 дней брали пробы головастиков, определяли стадию развития (Дабагян, Слецова, 1975) и измеряли длину тела с точностью до 0.1 мм. Всего обработано 1030 личинок с 15 по 54 стадию развития.

Возраст животных определен методом скелетохронологии (Смирнина, 1974). Для определения возраста *B. bufo* и *R. arvalis* использовали поперечные срезы середины диафизов третьей фаланги четвертого пальца левой задней конечности, *Z. vivipara* – левой бедренной кости (рисунок 2). Для микроскопии и изготовления микрофотоснимков использовали микроскоп AxioLab.A<sub>1</sub> с камерой AxioCam ERc5s и программное обеспечение ZEN 2011 (Carl Zeiss Microscopy, Германия).

Для описания внешней морфологии земноводных и пресмыкающихся использовали общепринятые признаки и их индексы (Банников и др. 1977; Дарев-

ский, 1987; Ананьева и др., 1998): *B. bufo* – 10 признаков и 12 индексов; *R. arvalis* – 14 признаков и 14 индексов; *Z. vivipara* – 3 морфометрических, 7 меристических признаков и 3 индекса; *P. berus* – 21 морфометрический, 13 меристических признаков и 2 индекса.

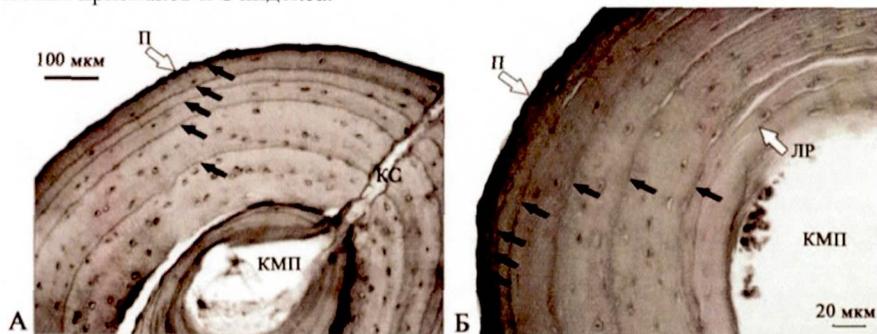


Рисунок 2 – Поперечный срез диафизов: А – фаланги 4-го пальца левой задней конечности остромордой лягушки, *Rana arvalis* (самец, среднегорная популяция, Кузнецкий Алатау, июль 2014 г.); Б – бедренной кости живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (самка, 7 лет, высокогорная популяция, Кузнецкий Алатау, 2012 г.).  
 Обозначения: чёрными стрелками показаны линии склеивания; ЛР – линия резорбции, КМП – костномозговая полость, КС – участок хода кровеносного сосуда в кости, П – внешний край кости. Препараты и фото автора

Математическая обработка первичных данных проведена с использованием пакета программ Statistica 8.0. Подсчитывали стандартные статистические параметры: среднее арифметическое, стандартная ошибка, лимиты, размер выборки, коэффициент вариации. Для представления общих закономерностей рядов данных при составлении диаграмм использованы полиномиальная и экспоненциальная аппроксимации. Для оценки достоверности полового диморфизма использовали непараметрический U-тест Манна–Уитни. Зависимость между исследуемыми параметрами оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена. Для оценки различий морфологии между популяциями применяли кластерный и факторный анализ.

### Глава 3. Физико-географическая характеристика районов исследований

Район исследований расположен между 54–55° N и 87–89° E, в центральной части хребта Кузнецкий Алатау, принадлежащего Алтае-Саянской горной стране. С помощью литературных источников (Западная Сибирь, 1963; Шпиль, 1980; Седельников, 1988; Баранов, 1999; Евтушик и др., 2016; Удодов и др., 2016) охарактеризованы физико-географические особенности, климат, растительность и животный мир исследованной территории.

Высотная поясность – наиболее характерная особенность горных территорий. Огромное влияние на ее формирование помимо абсолютной высоты оказывает инсоляционная экспозиция склона (Ковшарь, 1981). Для Кузнецкого Алатау характерны три высотных пояса: горно-тундровый, подгольцовый и

горно-лесной, в котором выделяют подпояса темнохвойной и черневой тайги. Контрастность климатических условий и орографические особенности Кузнецкого Алатау определяют сравнительно сложную картину распределения основных растительных высотно-климатических поясов и подпоясов. В широтном отношении территория исследований расположена в подзоне лесостепи, что определяет теплообеспеченность, а также высоту и длительность солнечного сияния, однако, ее горный характер вносит существенные коррективы в основные климатические параметры: с ростом абсолютных высот повышается количество атмосферных осадков и уменьшается количество тепла. В целом для Кузнецкого Алатау характерно преобладание типичной черневой тайги с высоким разнотравьем на глубокоподзолистых сероземных почвах.

#### **Глава 4. Видовой состав, распространение и население земноводных и пресмыкающихся Кузнецкого Алатау**

На территории Алтае-Саянской горной страны в пределах России обитают семь видов земноводных (*Salmandrella keyserlingii*, *Lissotriton vulgaris*, *Bufo bufo*, *Bufo peszewi*, *Rana arvalis*, *R. amurensis*, *Pelophylax ridibundus*) и семь видов пресмыкающихся (*Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Elaphe diene*, *Natrix natrix*, *Gloydius halys*, *Pelias berus*, *Vipera ursini*) (Эпова, 2017). Батрахо- и герпетофауна центральной части хребта Кузнецкий Алатау отличается бедностью. Нами зарегистрированы два вида бесхвостых земноводных: обыкновенная серая жаба, *B. bufo* (Anura, Bufonidae) и остромордая лягушка, *R. arvalis* (Anura, Ranidae) и два вида чешуйчатых пресмыкающихся: живородящая ящерица, *Z. vivipara* (Sauria, Lacertidae) и обыкновенная гадюка, *P. berus* (Serpentes, Viperidae). Имеется информация о встречах обыкновенного щитомордника, *G. halys* (Serpentes, Viperidae) (Симонов, 2008; Куранова и др., 2010), однако за период исследований вид нами не зарегистрирован. Все виды политипические, представлены номинативными подвидами и имеют широкое распространение в Палеарктике, достигая в отдельных местообитаниях высокой численности.

Земноводные и пресмыкающиеся в Кузнецком Алатау распространены неравномерно (рисунок 3). Наибольшая встречаемость всех видов отмечена в подпоясе черневой, наименьшая – темнохвойной тайги, где показатель для *B. bufo* и *R. arvalis* сокращается в 7, *Z. vivipara* – в 3, а *P. berus* – в 18 раз (рисунок 3). Открытые местообитания подгольцового пояса из земноводных предпочитает *R. arvalis*, встречаемость *B. bufo* здесь в 11 раз меньше, а из пресмыкающихся – *Z. vivipara*, встречаемость которой по сравнению с *P. berus* в 5 раз больше. В горно-тундровом поясе отмечена только *Z. vivipara*. Это связано с тем, что в горах с ростом абсолютных высот снижается температура и за счет большого количества осадков увеличивается влажность воздуха, отмечается дефицит нерестовых водоемов, у пойкилотермных животных период активности сокращается до 2.5–3 месяцев, что определяет различия видового состава, неоднородность пространственного размещения и экологические особенности земноводных и пресмыкающихся.

Сравнение видового состава земноводных и пресмыкающихся разных макросклонов Кузнецкого Алатау и сопредельных территорий показало, что наибольшее видовое разнообразие характерно для межгорных котловин, наименьшее – для Кузнецкого Алатау, Салаира и Западного Саяна. Батрахофауна Кузнецкого Алатау наиболее сходна с таковой Салаира и Горной Шории, наименее – межгорных котловин, Западного и Восточного Саян (таблица 3). Высокое сходство герпетофауны Кузнецкого Алатау отмечено с таковой Салаира, Горной Шории и Западного Саяна, наименьшее – Северо-Восточного Алтая.

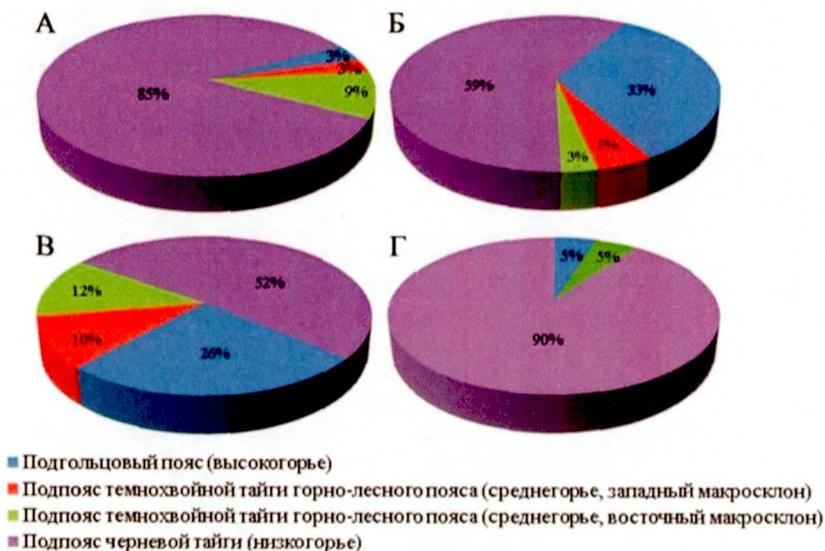


Рисунок 3 – Соотношение встречаемости (%) в местообитаниях разных высотных поясов Кузнецкого Алатау: А – обыкновенной серой жабы, *Bufo bufo*, Б – остромордой лягушки, *Rana arvalis*, В – живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* и Г – обыкновенной гадюки, *Pelias berus*

Таблица 3 – Уровень сходства ( $K_j$ ) видового разнообразия батрахо- и герпетофауны Кузнецкого Алатау и сопредельных территорий Алтае-Саянской горной страны

	Салаирский край	Горная Шория	Северо-Восточный Алтай	Западный Саян	Восточный Саян	Кузнецкая котловина	Минусинская котловина	Чулымско-Енисейская котловина
Земноводные	1	1	0.7	0.3	0.3	0.3	0.4	0.3
Пресмыкающиеся	0.75	0.6	0.4	0.75	0.5	0.5	0.5	0.5

## Глава 5. Эколого-популяционные особенности земноводных

**Биотопическое распределение и численность.** В горно-тундровом поясе земноводные отсутствуют. В остальных поясах *B. bufo* встречается в 57.1% обследованных местообитаний ( $n=42$ ). В подгольцовом поясе редка в высоко-травных редколесьях, обычна на увлажненных лугах и болотах. В подпоясе темнохвойной тайги горно-лесного пояса обычна во влажных темнохвойно-мелколиственных лесах, не отмечена на сухих лугах и покосах. С подъемом в горы обилие вида сокращается. В подпоясе черневых лесов многочисленна, темнохвойной тайги – ее обилие сокращается в 4, а в подгольцовом поясе – в 26 раз. *R. arvalis* зарегистрирована в 55% биотопов. В подгольцовом поясе многочисленна на горных болотах и в редколесьях за счет мигрирующих от водоемов сеголеток, которые единично зарегистрированы и на субальпийских лугах. В темнохвойной тайге горно-лесного пояса отсутствует в большинстве местообитаний. В подпоясе черневых лесов распространена повсеместно, причем в период размножения численность половозрелых особей *R. arvalis* в 3–5 раз меньше *B. bufo*. В подгольцовом поясе обилие *R. arvalis* во всех биотопах выше, чем *B. bufo* ( $\varphi_{\text{мин}} = 11.2$ ;  $p < 0.01$ ). В черневых лесах обилие *B. bufo*, в целом, выше, чем *R. arvalis* ( $\varphi_{\text{мин}} = 4.33$ ;  $p < 0.01$ ), хотя имеются биотопические отличия по численности. Это связано с особенностями питания видов: в рационе *B. bufo*, предпочитающей лесные закрытые местообитания, преобладают герпетобионты – обитатели почвы и лесной подстилки, а у *R. arvalis*, тяготеющей к открытым биотопам, выше доля хортобионтов – обитателей травяного яруса (Курапова, 1998).

**Активность.** В Кузнецком Алатау пробуждение земноводных весной происходит в апреле – мае, уход на зимовку – в конце августа – сентябре. При повышении абсолютных высот местности продолжительность зимовки земноводных увеличивается от низкогорья (225–265 суток) к высокогорью (275–295 суток) до 2 месяцев.

**Половозрастной состав.** Максимальный зарегистрированный возраст *B. bufo*: самок – 10, самцов – 6 лет (среднегорье), самок – 9, самцов – 10 лет (низкогорье) (рисунок 4). Самки в обеих популяциях старше самцов ( $p < 0.05$ ). В низкогорной популяции вида средний возраст самок – 6.9, самцов – 5.9 лет, в среднегорной – 5.7 и 3.8 лет соответственно. Репродуктивное ядро популяции низкогорья составляют самки 6–9 и самцы 4–8 лет (рисунок 5). Сходная тенденция – поздний срок наступления половозрелости, отмечена в популяциях *B. bufo* северной тайги Западной Сибири (Матковский, 2012). Отмечены различия соотношения полов в отловах: в низкогорье (период размножения) самцы/самки – 4.3:1,  $p < 0.05$ , среднегорье (летний период нагула массы) – 1.3:1.

Максимальный зарегистрированный возраст *R. arvalis* – 7 лет (рисунок 6). В низкогорье самки (3.4 года) достоверно младше самцов (4.5 года) ( $p < 0.05$ ), среднегорье – наоборот (4.2 и 3.5 лет соответственно,  $p > 0.05$ ). Репродуктивное ядро популяции низкогорья составляют самцы и самки в возрасте 3–5 лет. По сравнению с равнинными популяциями юго-востока Западной Сибири, возраст наступления половой зрелости более поздний (Ляпков, Волонцевич, 2015; Во-

лонцевич, 2017). В низкогорье встречаемость самцов существенно выше, чем самок (1.7:1,  $p < 0.01$ ), в среднегорье этот показатель примерно одинаков (0.9:1,  $p > 0.05$ ).

**Плодовитость.** Плодовитость самок *B. bufo* ( $n=21$ ) составила  $3423 \pm 185$  (2216–5873) при длине тела  $90.8 \pm 1$  (84.8–99.6) мм и возрасте  $7 \pm 0.2$  (6–9) лет. Выявлена слабая положительная корреляция плодовитости самок *B. bufo* с длиной тела ( $r_s = 0.35$ ,  $p > 0.05$ ) и возрастом ( $r_s = 0.36$ ,  $p > 0.05$ ). Плодовитость самок *R. arvalis* ( $n=5$ ) составила  $1219 \pm 135$  (783–1516) при длине тела  $56.9 \pm 0.9$  (54–60) мм и возрасте  $4.4 \pm 0.2$  (4–5) лет.

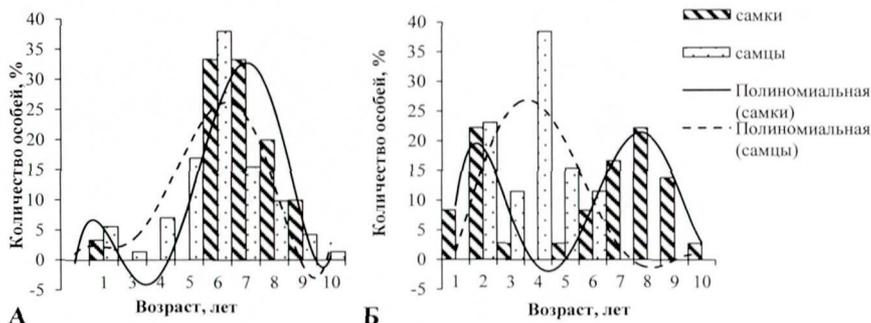


Рисунок 4 – Возрастной состав самцов ( $n=71$ ; 26) и самок ( $n=30$ ; 36) низкогорной (А) и среднегорной (Б) популяций серой жабы, *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.)

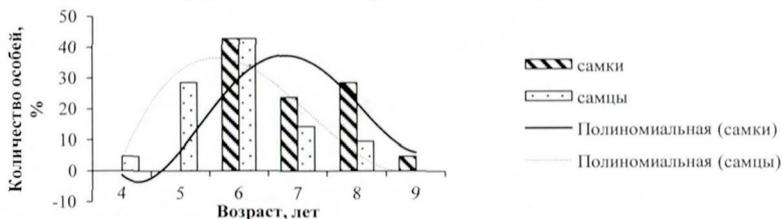


Рисунок 5 – Возрастной состав самцов и самок амplexусных пар ( $n=21$ ) низкогорной популяции серой жабы, *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, май 2012–2016 гг.)

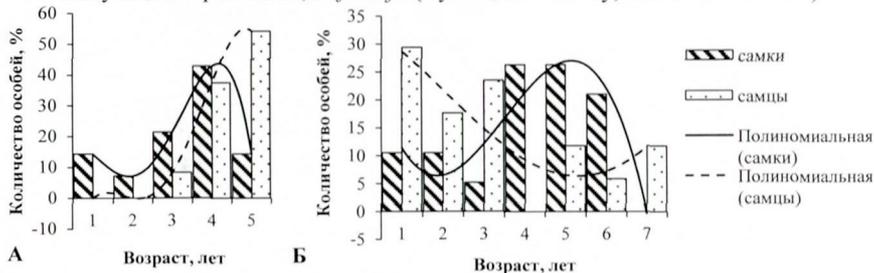


Рисунок 6 – Возрастной состав самок ( $n=14$ ; 19) и самцов ( $n=24$ ; 17) низкогорной (А) и среднегорной (Б) популяций остромордой лягушки, *Rana arvalis* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.)

**Рост и развитие.** В низкогорье Кузнецкого Алатау проведены наблюдения за эмбриональным, а в среднегорье и высокогорье – личиночным развитием *B. bufo* и *R. arvalis*. Длительность эмбрионального развития *B. bufo* занимает 9–18, *R. arvalis* – 13–17 суток (с II–III декады мая по I декаду июня). В 2013 г. сроки икротетания и эмбрионального развития *B. bufo* были сдвинуты на II–III декаду июня. Период личиночного развития у обоих видов в среднегорье и высокогорье отстает более, чем на месяц, от низкогорной популяции. В среднегорных и высокогорной популяциях личиночный период продолжается до II половины июля – I половины августа, метаморфоз – с II декады июля до I декады августа. В высокогорье (2013 г.) отмечено позднее пребывание (II декада августа – II декада сентября) в водоемах личинок *B. bufo* и *R. arvalis* на ранних (38–43) стадиях развития. Размеры особей, завершивших метаморфоз: *B. bufo* – 11–13 мм, *R. arvalis* – 13.5–19.5 мм.

## **Глава 6. Эколого-популяционные особенности пресмыкающихся**

**Биотопическое распределение и численность.** В горно-тундровом поясе *Z. vivipara* единично отмечена на альпийских лугах и эриковых тундрах (1426 м н.у.м.). В подгольцовом поясе многочисленна у краев болот и на прилегающих заболоченных лугах, обилие меньше в 23 раза на субальпийских лугах и в 44 раза – в субальпийских смешанных редколесьях. В горно-лесном поясе она обычна в большинстве исследованных местообитаний темнохвойной и черневой тайги. В целом, *Z. vivipara* предпочитает хорошо прогреваемые открытые местообитания: влажные луга, каменистые выходы, поляны, берега ручьев и болота.

Обыкновенная гадюка отмечена в 14% исследованных местообитаний подгольцового и горно-лесного поясов, где редка. Не отмечена в горных тундрах, в подгольцовом поясе предпочитает хвойно-березовые редколесья. На субальпийских лугах зарегистрирована единичная находка (1300 м н.у.м.). В горно-лесном поясе концентрируется на каменистых выходах по берегам рек. Во всех вертикальных поясах обилие *Z. vivipara* выше, чем *P. berus* (подгольцовый пояс –  $\varphi_{\text{эм}}=20.7$ ; подпояс темнохвойной тайги –  $\varphi_{\text{эм}}=12.8$ ; подпояс черневых лесов –  $\varphi_{\text{эм}}=16.3$ ;  $p<0.01$ ).

**Сезонная активность.** В Кузнецком Алатау на зимовку пресмыкающиеся уходят в конце августа – сентябре; первые встречи после пробуждения отмечают в II–III декаде апреля – I декаде мая. Период размножения – I–III декады мая. Продолжительность активного периода сокращается с подъемом в горы и составляет: в низкогорье – 113–145, среднегорье – 102–152, высокогорье – 80–123 суток.

**Рост, половозрастная структура и репродуктивные характеристики популяций *Z. vivipara*.** В низкогорье максимальная зарегистрированная продолжительность жизни самцов – 4 года, самок – 6 лет, а в высокогорье у самцов и самок по 8 лет. Наступление половой зрелости самок и самцов в низкогорье Кузнецкого Алатау происходит после 2-й, а в среднегорье и высокогорье – после 2–3-й (самцы) или 3-й (самки) зимовки. Репродуктивное ядро популяции

низкогорья составляют самцы 2–4 и самки – 2–6 лет, среднегорья – самцы 2–3 и самки – 4–5 лет; высокогорья – самцы 2–5 и самки – 3–6 лет.

В Кузнецком Алатау *Z. vivipara* – яйцеживородящий вид, появление сеголеток в среднегорье – I–III декада июля, высокогорье – III декада июля – II декада августа. Средняя плодовитость самок 7.1–7.6 (4–11) детенышей. Плодовитость коррелирует с длиной туловища ( $r_s = 0.40$ ) самок (объединенная выборка,  $n=114$ ;  $p<0.01$ ) (рисунок 7).

Наименьшие размеры выводков отмечены для самок 2–3 лет (3–8), наибольшие – для самок 5–6 лет (5–11). Минимальная длина тела размножающейся самки – 54 мм. Длина тела новорожденных –  $21.05 \pm 0.2$  (17.4–23.5) мм (высокогорье,  $n=48$ ),  $22.5 \pm 0.16$  (20.2–23.9) мм (среднегорье,  $n=27$ ). В 2013 г. в высокогорье незадолго до начала заморозков (II декада августа) отмечен стадийный разброс (30–39 стадии) развития эмбрионов в яйцеводах самок. Возможно, часть самок *Z. vivipara* Кузнецкого Алатау зимует с эмбрионами.

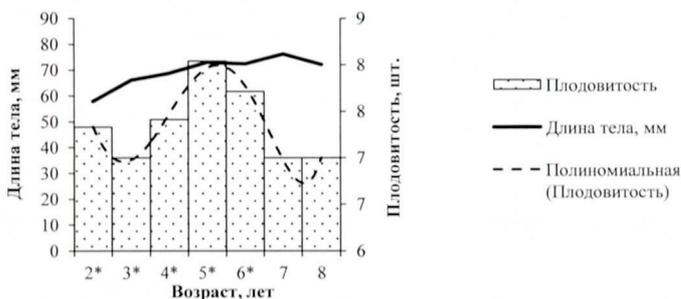


Рисунок 7 – Средние длина тела и плодовитость самок живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* ( $n = 80$ ) разных возрастных групп (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.).

Примечание: \* – достоверная связь плодовитости с возрастом самок ( $p<0.05$ )

**Репродуктивные характеристики *P. berus*.** Минимальная длина тела размножающихся самок – 428, самцов – 368 мм. Часть половозрелых самок (13%) были яловыми ( $n=15$ ). У самок, размножающихся в текущем году, к концу мая в яичниках отмечали две генерации ооцитов: до 12 мелких (размеры 4–8 и 1.5–2.5 мм) и 7–15 крупных (размеры 13–33 и 6–14 мм), а у яловых – 10–15 мелких (размеры 5–9 и 2–3.5 мм) ооцитов. Плодовитость –  $9.7 \pm 0.8$  (7–15) детенышей. Выявлена достоверная положительная корреляция плодовитости самок с массой тела и недостоверная с длиной тела (рисунок 8). Соотношение полов (самцы/самки): в мае – 2:1, июле – 1:6.

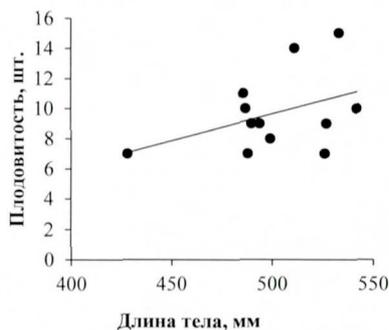


Рисунок 8 – Зависимость плодовитости от длины тела самок обыкновенной гадюки, *Pelias berus* ( $n=12$ ;  $r_s=0.42$ ,  $p>0.05$ ) (Кузнецкий Алатау, низкоегорье, Средняя Терсь, май–июнь 2012–2015 гг.)

### Глава 7. Изменчивость внешних морфологических признаков земноводных и пресмыкающихся

Изучена внутривидовая (половая) и межпопуляционная изменчивость признаков половозрелых особей земноводных и пресмыкающихся в градиенте высотной зональности западного и восточного макросклонов.

**Обыкновенная серая жаба.** Длина тела половозрелых самок 76.2–110.5 мм, самцов – 57.7–84.9 мм. Выявлено наличие полового диморфизма по абсолютным значениям пластических признаков, а также по ряду индексов, включающих пропорции головы ( $Lt.c./L.$ ), передних ( $L.br./L.$ ), ( $L.antbr./L.$ ) и задних ( $F./L.$ ), ( $T./L.$ ), ( $t./L.$ ) конечностей ( $p<0.05$ ).

Установлено, что самки низкогогорной популяции вида по всем параметрам меньше по сравнению с остальными ( $p<0.05$ ). Межпопуляционный анализ сходства показал, что самки низкогогорья наиболее дистанцированы от остальных, а самцы находятся на меньшем расстоянии друг от друга, по сравнению с самками (рисунок 9).

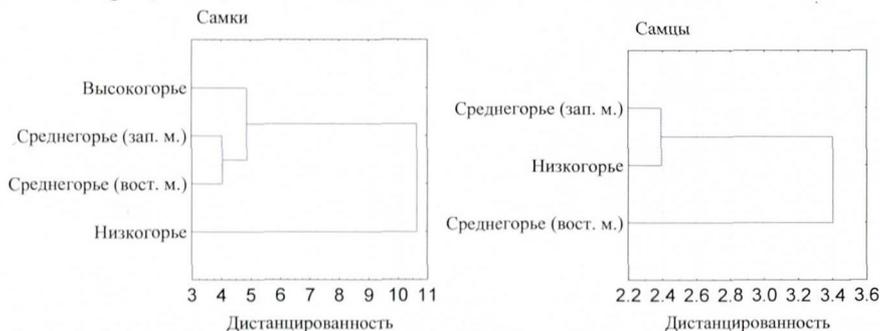


Рисунок 9 – Степень сходства популяций обыкновенной серой жабы, *Bufo bufo* разных высотных поясов Кузнецкого Алатау (2012–2016 гг.) по комплексу пластических признаков

Возможно, на такое соотношение оказывает влияние возрастная состав выборок: средний возраст самок высокогорья ( $8.0 \pm 0.0$  лет) и среднегорья ( $7.6 \pm 0.3$ ) выше по сравнению с низкогорной популяцией ( $7.0 \pm 0.1$ ) ( $p < 0.05$ ), а самцы не имеют достоверных возрастных различий.

**Остромордая лягушка.** Половой диморфизм выявлен по всем показателям ( $p < 0.05$ ).

Самки низкогорья по длине тела, размерам головы, передних и задних конечностей уступают особям среднегорья западного макросклона ( $p < 0.05$ ). Это обусловлено разным возрастным составом выборок: самки среднегорной популяции ( $4.6 \pm 0.3$  лет) старше, по сравнению с низкогорной ( $3.8 \pm 0.3$ ) ( $p < 0.05$ ). Анализ сходства популяций по комплексу пластических признаков показал, что самки среднегорной популяции *R. arvalis* западного макросклона находятся обособленно от остальных группировок. Самцы среднегорных популяций, напротив, образуют отдельную группу, а самцы низкогорья находится на значительном расстоянии от них (рисунок 10).

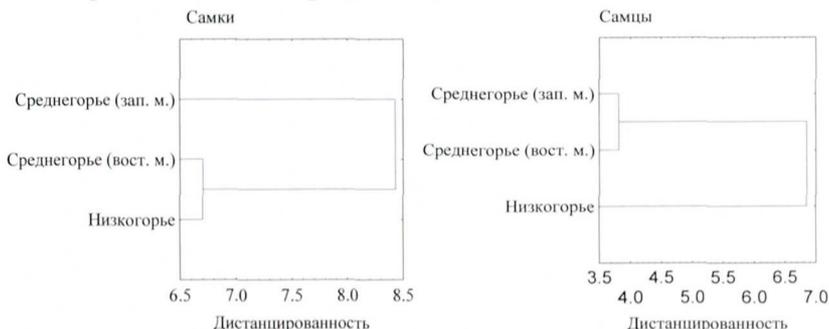


Рисунок 10 – Степень сходства популяций остромордой лягушки, *Rana arvalis* разных высотных поясов Кузнецкого Алатау (2012–2016 гг.) по комплексу пластических признаков

**Живородящая ящерица.** У всех исследованных популяций живородящей ящерицы половозрелые самки превосходят самцов по длине тела, а самцы обладают большей относительной длиной головы ( $L.c./L.$ ) и хвоста ( $L.cd./L.$ ) ( $p < 0.01$ ). Половой диморфизм выявлен по большинству исследованных меристических признаков ( $p < 0.01$ ), исключение составляет количество верхнегубных щитков ( $Lab.$ ) ( $p > 0.05$ ). Самцы превосходят самок по количеству горловых чешуй ( $G.$ ), бедренных пор ( $P.fm.$ ), чешуй вокруг середины туловища ( $Sq.$ ) и чешуй вокруг 9–10 кольца хвоста ( $Sq. c. cd$ ), а самки – по количеству спинных ( $Sq. dors$ ) и брюшных ( $Ventr$ ) чешуй.

Размеры тела особей *Z. vivipara* увеличиваются с подъемом в горы, при этом наибольшие отличия характерны для самцов и самок высокогорной популяции по сравнению с остальными, а особи обоих полов низкогорья и среднегорья западного макросклона наиболее близки по морфометрическим показателям (рисунок 11). Подобную картину можно объяснить различиями в длитель-

ности периода активности (3–4 недели) в низкогорье и высокогорье, и, как следствие, увеличением продолжительности жизни и доли старших возрастов в популяциях с ростом абсолютных высот.

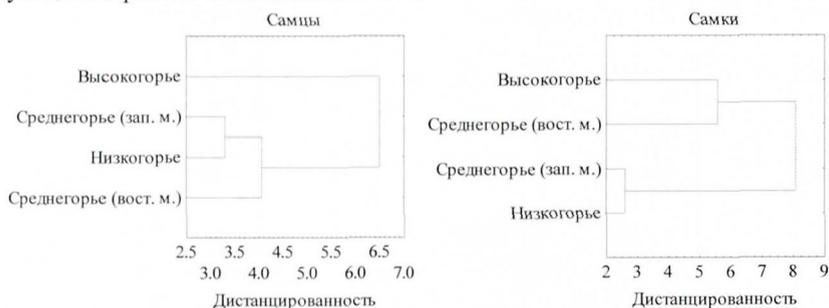


Рисунок 11 – Степень сходства популяций живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* разных высотных поясов Кузнецкого Алатау (2012–2016 гг.) по комплексу пластических признаков

По комплексу меристических параметров самцы и самки популяции *Z. vivipara* восточного макросклона наиболее дистанцированы от остальных выборок, которые, в целом, образуют общую группу (рисунок 12). Выявлена тенденция уменьшения *G.*, *Sq.* и *P.fm.* на восточном макросклоне, по сравнению с западным, что демонстрирует географическую клинальную изменчивость этих признаков.



Рисунок 12 – Степень сходства популяций живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* различных высотных поясов Кузнецкого Алатау (2012–2016 гг.) по комплексу меристических признаков

**Обыкновенная гадюка.** В популяциях *P. berus* Кузнецкого Алатау самки достигают более крупных размеров, по сравнению с самцами и превосходят последних по большинству морфометрических параметров ( $p < 0.05$ ) кроме абсолютной *L.cd.* и относительной *L.cd./L.* длины хвоста ( $p < 0.05$ ). Максимальные размеры самцов (496 мм) и самок (640 мм) популяций *P. berus* Кузнецкого Алатау меньше, по сравнению с западными популяциями (Павлов и др., 2011; Ба-

киев и др., 2015) и больше, чем таковые у особей вида с территории Северо-Восточного Алтая (Яковлев, 1983).

Половой диморфизм выявлен по количеству брюшных (*Ventr.*) и числу пар подхвостовых (*S.cd.*) щитков ( $p < 0.05$ ), по остальным параметрам отсутствуют различия между самцами и самками ( $p > 0.05$ ). Сравнение значений признаков *Ventr.* и *S.cd.* не выявило отличий, по сравнению с данными из других географических популяций ( $p > 0.05$ ). В целом, размах варьирования признаков самцов и самок обыкновенной гадюки Кузнецкого Алатау уже, по сравнению с данными из других регионов (Яковлев, 1983; Павлов и др., 2000; Бакисев и др., 2015).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Кузнецком Алатау, характеризующемся специфичностью и гетерогенностью предгорно-горных ландшафтов, условия для обитания пойкилотермных позвоночных pessimalны, и из земноводных здесь встречаются лишь наиболее широко распространенные виды, а из пресмыкающихся – виды, способные к яйцеживорождению. На исследуемой территории установлено обитание двух видов земноводных и двух видов пресмыкающихся, что составляет 18% от общего списка батрахо- и герпетофауны Западной Сибири и 25% от общего списка батрахо- и герпетофауны Алтае-Саянской горной системы в пределах России. На обследованной территории обитают широкоареальные в Палеарктике виды земноводных и пресмыкающихся. Свойственные горным системам такие особенности, как широкая сезонная и межгодовая амплитуда колебания климатических параметров, сокращение количества пригодных местообитаний и периода благоприятных условий приводят к снижению числа видов и их обилия.

Неравномерность пространственного распределения и низкое обилие исследуемых групп животных обусловлены влиянием ряда лимитирующих факторов, основными из которых являются гидротермический режим и кормность. Для земноводных также необходимо наличие пригодных для нереста водоемов, а для пресмыкающихся – мест обогрева, летних и зимних укрытий.

Существование земноводных и пресмыкающихся в горных условиях Кузнецкого Алатау сопровождается снижением скорости роста, увеличением продолжительности жизни и возраста наступления половой зрелости, сокращением сроков размножения и удлинением эмбрионального и личиночного развития земноводных, яйцеживорождением пресмыкающихся. Ряд биологических характеристик земноводных и пресмыкающихся Кузнецкого Алатау сходны с таковыми популяций данных групп животных средней и северной тайги Западной Сибири (Шамгунова, 2010; Матковский, 2012) и Северо-Восточного Алтая (Яковлев, 1985; Леденцов, 1990; Ищенко, 1999).

По результатам исследований можно сделать следующие **выводы**:

1. Батрахо- и герпетофауна центральной части хребта Кузнецкий Алатау представлена четырьмя широкоареальными видами: обыкновенной серой жабой, остромордой лягушкой, живородящей ящерицей и обыкновенной гадюкой. В черневом низкогорье, темнохвойной тайге среднегорья и под-

гольцовом поясах западного и восточного макросклонов Кузнецкого Алатау в границах высот 290–1100 м н.у.м. встречены все 4 вида. В горно-тундровом поясе зарегистрирована только живородящая ящерица (1426 м н.у.м.).

2. Максимальная численность земноводных отмечена в подпоясе черневой тайги (низкогорье) горно-лесного пояса, причем серая жаба доминирует в горно-лесном, а остромордая лягушка – в подгольцовом поясе. Наибольшая численность серой жабы зарегистрирована во влажных прогреваемых хвойно-мелколиственных лесах с наличием пригодных для нереста водоемов, остромордой лягушки – на влажных лугах и болотах.
3. Максимальная численность пресмыкающихся отмечена в черневых низкогорьях. Живородящая ящерица доминирует во всех вертикальных поясах: в черневой тайге низкогорья населяет открытые местообитания – влажные луга, каменистые выходы, поляны, берега ручьев, в подгольцовом поясе концентрируется на болотах и увлажненных лугах, достигая здесь высокой численности. Обыкновенная гадюка – редка во всех биотопах, максимум численности приходится на каменистые берега рек.
4. Продолжительность жизни серой жабы в популяциях Кузнецкого Алатау – 10 лет, остромордой лягушки – 7. В популяциях видов большая часть особей достигает половой зрелости на год–два позднее (серая жаба – 4–6 лет, остромордая лягушка – 3–4 года), по сравнению с популяциями европейских частей ареалов и равнины юго-востока Западной Сибири. В популяции серой жабы низкогорья репродуктивное ядро составляют самки в возрасте 6–9 лет, самцы – 4–8 лет, остромордой лягушки – самки и самцы – 3–5 лет.
5. Продолжительность жизни самцов и самок живородящей ящерицы популяций Кузнецкого Алатау составляет 8 лет. Половой зрелости самцы достигают после второй, а самки – после второй–третьей зимовки. Репродуктивное ядро популяций вида составляют особи в возрасте 2–5 лет. Половой зрелости особи обыкновенной гадюки достигают при длине тела самок – 428 мм, самцов – 368 мм, что меньше, чем у популяций вида северной и южной тайги равнинной части Западной Сибири.
6. Продолжительность активного периода земноводных и пресмыкающихся высокогорья Кузнецкого Алатау на 1.5–2 месяца короче, по сравнению с низкогорьем и равниной, что приводит к запаздыванию весеннего пробуждения животных, сроков размножения видов, позднему появлению сеголеток, ранней гибернации.
7. Плодовитость самок серой жабы составляет  $3423 \pm 185$  яиц, остромордой лягушки –  $1219 \pm 135$  яиц. В личиночных популяциях обоих видов земноводных высокогорья отмечена большая изменчивость головастиков по стадиям развития, что связано с поздними сроками икротетания и его растянутостью вследствие возврата весенних холодов, а в отдельные годы личинки на ранних стадиях развития находятся в водоемах в конце августа – начале сентября. Размер выводка самок живородящей ящерицы ( $7.4 \pm 0.3$ )

больше, чем в равнинных популяциях вида. Плодовитость обыкновенной гадюки ( $9.7 \pm 0.8$ ) меньше по сравнению с более южными и западными популяциями вида.

8. Половая изменчивость морфологических признаков характерна для популяций серой жабы (73% исследованных признаков,  $p < 0.01$ ), остромордой лягушки (68%,  $p < 0.01$ ), живородящей ящерицы (77%,  $p < 0.01$ ) и обыкновенной гадюки (69%,  $p < 0.01$ ). Межпопуляционная изменчивость морфологических признаков обыкновенной серой жабы и остромордой лягушки носит разнонаправленный характер и зависит от возрастного состава выборки. Направленная межпопуляционная изменчивость отмечена только для популяций живородящей ящерицы по 3 меристическим признакам (*G.*, *Sq.* и *P.fm.*): их значения возрастают с запада на восток и при увеличении абсолютной высоты местности.

### Публикации автора по теме диссертации

*Статьи в журналах, включённых в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание учёной степени кандидата наук, на соискание учёной степени доктора наук:*

1. Эпова Л. А. Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) / Л. А. Эпова, В. Н. Куранова, С. Г. Бабина // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2013. – № 4 (24). – С. 77–97. – 1,1 / 0,37 а.л.

2. Эпова Л. А. Возраст, размеры тела и рост в горных популяциях живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (*Sauria: Lacertidae*) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири) / Л. А. Эпова, В. Н. Куранова, В. В. Ярцев, Е. Н. Абсалямова // Современная герпетология. – 2016. – Т. 16, вып. 1/2. – С. 51–60. – DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-51-60. – 0,78 / 0,19 а.л. (*Web of Science*).

*Публикации в других научных изданиях:*

3. Эпова Л. А. Земноводные и пресмыкающиеся заповедника «Кузнецкий Алатау» / Л. А. Эпова, С. Г. Бабина // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири : сборник статей. – Новосибирск, 2012. – Вып. 2. – С. 116–119. – 0,47 / 0,24 а.л.

4. Эпова Л. А. Земноводные и пресмыкающиеся заповедника «Кузнецкий Алатау» / Л. А. Эпова, В. Н. Куранова, С. Г. Бабина // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии : материалы Международной научной конференции посвященный 135-летию Томского государственного университета, 125-летию кафедры зоологии позвоночных и экологии и Зоологического музея и 20-летию научно-исследовательской лаборатории биоиндикации и экологического мониторинга ТГУ. Томск, 14–18 октября 2013 г. – Томск, 2013. – С. 248. – 0,08 / 0,03 а.л.

5. Эпова Л. А. Новые сведения о фауне земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» / Л. А. Эпова, С. Г. Бабина // Тобольск научный – 2013: материалы X Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Тобольск, 25–26 октября 2013 г. – Тобольск, 2013. – С. 203–205. – 0,24 / 0,12 а.л.

6. Эпова Л. А. Новые сведения о змеях в заповеднике «Кузнецкий Алатау» / Л. А. Эпова // Человек и природа – взаимодействие на особо охраняемых природных территориях : материалы межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 25-летию создания Шорского национального парка. Горно-Алтайск, 03–06 октября 2014 г. – Горно-Алтайск, 2014. – С. 187–192. – 0,35 а.л.

7. Эпова Л. А. Демографические характеристики горных популяций живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири) / Л. А. Эпова, В. Н. Куранова, В. В. Ярцев, Е. Н. Стрелкова // Заповедники Крыма – 2016 : биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление : тезисы VIII Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию системы ООПТ в России, 150-летию со дня рождения Г. А. Кожевникова, 80-летию со дня рождения Ю. В. Костина. Симферополь, 28–30 апреля 2016 г. – Симферополь, 2016. – С. 350–352. – 0,19 / 0,05 а.л.

8. Стрелкова Е. Н. Определение возраста лацертидных ящериц (методический аспект) / Е. Н. Стрелкова, Л. А. Эпова // Старт в науку : материалы LXV научной студенческой конференции Биологического института. Томск, 25–30 апреля 2016 г. – Томск, 2016. – С. 52. – 0,05 / 0,03 а.л.

9. Эпова Л. А. Разнообразие земноводных и пресмыкающихся Кузнецкого Алатау и сопредельных горных территорий / Л. А. Эпова // Природное наследие России : сборник научных статей Международной научной конференции, посвященной 100-летию национального заповедного дела и Году экологии в России. Пенза, 23–25 мая 2017 г. – Пенза, 2017. – С. 258–261. – 0,47 а.л.

*Материалы диссертационной работы включены в Летописи заповедников:*

1. летопись природы государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау». Кн. 16, т. I, 2012 г. / Л. А. Эпова и др. – Междуреченск, 2013. – 297 с. – 18,6 / 2,9 а.л.

2. летопись природы государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау». Кн. 17, 2013 г. / С. Г. Бабина, Л. А. Эпова и др. – Междуреченск, 2014. – 436 с. – 27,3 / 2,6 а.л.

3. летопись природы государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау». Кн. 18, т. I, 2014 г. / С. Г. Бабина, Л. А. Эпова и др. – Междуреченск, 2015. – 240 с. – 15,0 / 3,5 а.л.

4. летопись природы государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау». Кн. 19, 2015 г. / Л. А. Эпова и др. – Междуреченск, 2016. – 477 с. – 29,8 / 3,0 а.л.

5. летопись природы государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау». Кн. 20, т. I, 2016 г. / Л. А. Эпова и др. – Междуреченск, 2017. – 180 с. – 11,3 / 2,9 а.л.

Издание подготовлено в авторской редакции.  
Отпечатано на участке цифровой печати  
Издательского Дома Томского государственного университета  
Заказ № 3567 от «11» декабря 2018 г. Тираж 100 экз.  
г. Томск Московский тр.8 тел. 53-15-28