

УДК [591.526+591.463]:598.113.6

**Репродуктивный цикл самцов в популяции живородящей ящерицы
Zootoca vivipara (Squamata, Lacertidae)
юго-востока Западной Сибири**

В. В. Ярцев¹⁻⁴, В. Н. Куранова¹, Е. Н. Абсаямова⁵

¹ *Национальный исследовательский Томский государственный университет
Россия, 634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: kuranova49@mail.ru*

² *Сибирский федеральный научно-клинический центр
Федерального медико-биологического агентства
Россия, 636035, Томская область, Северск, Мира, 4*

³ *Католический университет Лиона, Университет Лиона
Франция, 69288, Cedex 02, Лион, пл. Архивов, 10
E-mail: vadim_yartsev@mail.ru*

⁴ *Практическая школа высших исследований
Франция, 75014, Париж, Феррю, 4-14*

⁵ *ООО «Инновационные фармакологические разработки»
Россия, 634021, Томск, Елизаровых, 79/4
E-mail: strelkova.ekaterina.95@mail.ru*

Поступила в редакцию 25.11.2018, после доработки 19.12.2018, принята 20.12.2018

Широко распространенные виды пресмыкающихся характеризуются репродуктивной пластичностью, которая проявляется также в вариабельности репродуктивных циклов. Для понимания специфики репродуктивного цикла самцов *Zootoca vivipara* в азиатской части ареала исследованы самцы томской популяции вида (окрестности г. Томска, юго-восток Западной Сибири), отловленные с апреля по июль 2017 г. ($n = 27$). Проанализирована динамика гонадосоматического индекса (ГСИ), относительной массы жировых тел (ОМЖТ), площади семенного эпителия (ПСЭ), уровня тестостерона в сыворотке крови (УТ), соотношение числа сперматогенных клеток в семенниках и наличие сперматозоидов в придатках семенника, а также определен возраст методом скелетохронологии. У самцов после выхода из зимовки (конец апреля) в семенниках зарегистрировано большое количество сперматоцитов. К началу мая отмечено увеличение ГСИ, ОМЖТ, ПСЭ, УТ, а также формирование максимального пула сперматид. В ходе размножения (май – начало июня) ГСИ, ОМЖТ, ПСЭ, УТ резко уменьшаются, при этом сперматозоиды появляются как в семенниках, так и в их придатках. В середине июня отмечено начало нового цикла сперматогенеза (пролиферация сперматогониев). С этого периода до июля ГСИ, ОМЖТ, ПСЭ увеличиваются вместе с ростом числа сперматоцитов. Общая длительность сперматогенного цикла в исследованной популяции составляет около 12 месяцев, но он характеризуется сжатыми сроками спаривания и связанными с этим процессами сперматогенеза в сравнении с европейскими популяциями вида.

Ключевые слова: настоящие ящерицы, размножение, половая система, гонадосоматический индекс, жировые тела, семенной эпителий, сперматогенез, спермиогенез, тестостерон, скелетохронология.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67>

ВВЕДЕНИЕ

Живородящая ящерица *Zootoca vivipara* является модельным объектом для исследований изменчивости морфологических, экологических, репродуктивных характеристик вида в разнообразных условиях среды (Пикулик и др., 1988; Ройтберг и др., 2016; Voipio, 1968; Dely, Böhme, 1984; Kuranova et al., 2005; Horvátová et al., 2013 и другие). Это обусловлено широким транспалеарктическим распространением *Z. vivipara* и наличием двух способов размножения – откладки яиц и

яйцеживорождения (Ананьева и др., 2004; Thiesmeier, 2013). Последняя особенность определила большой интерес к данному виду с точки зрения возникновения яйцеживорождения у пресмыкающихся (Andrews, Mathies, 2000; Blackburn, 2000; Surget-Groba et al., 2001; Rodríguez-Díaz, Braña, 2012) и пластичности репродуктивных характеристик самок в широком градиенте условий (Ройтберг и др., 2012; Roitberg et al., 2013). В связи с этим в фокусе исследований особенностей размножения оказались главным образом самки данного вида.

Однако не меньший интерес для понимания репродуктивных паттернов данного вида представляют сведения об особенностях полового цикла самцов. К настоящему времени исследованы мужские репродуктивные циклы в популяциях *Z. vivipara* из европейской части ареала – Центрального массива Франции (Courtens, Depeiges, 1985) и Центральных Пиренеев (Roig et al., 2000). Показано, что цикл сперматогенеза *Z. vivipara* начинается в летние месяцы вскоре после размножения и характеризуется быстрым образованием сперматоцитов и сперматид, число которых постепенно увеличивается до весны. Заключительная стадия – спермиогенез – происходит главным образом весной после выхода животных из зимовки, однако у некоторых особей сперматозоиды могут образовываться уже осенью. Сперматогенный цикл данного типа классифицируется как смешанный (Carretero, 2006).

Известно, что теплообеспеченность местообитаний определяет особенности репродуктивного цикла самцов, и от температуры зависит сперматогенез как у пресмыкающихся в целом (Saint-Girons, 1984), так и у отдельных видов – в частности живородящей ящерицы (Gavaud, 1991). Нами сделано предположение, что репродуктивный цикл самцов популяции *Z. vivipara* из азиатской части ареала (юго-восток Западной Сибири), должен отличаться от такового европейских популяций вида. Для проверки данной гипотезы исследованы репродуктивные особенности самцов *Z. vivipara* из пригорода Томска до размножения, в ходе него и в течение двух месяцев после его завершения, т. е. в ключевые периоды мужского репродуктивного цикла вида, по которым можно определить его основные параметры (Courty, Dufaure, 1979; Roig et al., 2000).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Самцы живородящей ящерицы отловлены с конца апреля по середину июля 2017 г. на участке разреженного берёзового леса в пригороде Томска (56°28 с.ш., 84°58 в.д.; юго-восток Западной Сибири). В исследовании использовано 27 особей.

Первичная обработка животных. После отлова самцов транспортировали в лабораторию, где размещали в террариумы. Последующую обработку животных проводили в течение первых 48 часов. Их взвешивали на электронных весах с точностью до 0.01 г (BM: масса тела, г), проводили декапитацию, после которой осуществляли забор крови для измерения уровня тестостерона, вскрытие и оценку состояния половой системы.

Определение уровня тестостерона. Цельную кровь собирали из сонных артерий сразу же

после декапитации (Courty, Dufaure, 1979) в пластиковые пробирки Эппендорф объемом 1.5 мл. Образцы крови центрифугировали на 3000 об./мин в течение 20 мин. Получившуюся сыворотку переносили в пластиковые пробирки и замораживали при температуре -18 °C.

Определение концентрации тестостерона в сыворотке крови проводили иммуноферментным методом на микропланшетном фотометре Sunrise (Tecan, Австрия) набором реагентов «Тестостерон-ИФА-БЕСТ» с чувствительностью 0.2 нмоль/л («Вектор-Бест», Россия). Уровень тестостерона определен у 21 самца, поскольку в некоторых случаях при заборе происходил гемолиз или получен недостаточный для анализа объем крови.

Морфологические показатели половой системы. После вскрытия у животных извлекали и взвешивали семенники (*Wg*: масса семенника, г) и жировые тела (*Wfb*: масса жировых тел, г). На основании этих первичных показателей рассчитывали гонадосоматический индекс (*GSI*) и относительную массу жировых тел (*FBI*) как отношение массы органов к массе тела (без пищеварительного тракта), в процентах (Love et al., 1990):

$$FBI = Wfb/BM \times 100\%,$$

$$GSI = Wg/BM \times 100\%.$$

Цито- и гистологические показатели половой системы. Готовность самцов к размножению оценивали по наличию сперматозоидов в мазках из придатков семенника, которые подкрашивали по Романовскому – Гимзе (Ромейс, 1953). Всего изготовлен и просмотрен 31 мазок.

Оценку хода сперматогенеза проводили с помощью гистологического анализа состояния семенников классическими методами (Exbrayat, 2013). Левый семенник после взвешивания фиксировали в 10%-ном забуференном формалине в течение 24 ч, обезвоживали в серии растворов этанола возрастающей крепости, просветляли в бутаноле и заключали в парафиновые блоки. Срезы толщиной 5 мкм изготавливали на ротационном микротоме RMD-3000 («LabPoint», Россия). Препараты окрашивали пикрофуксином по Ван-Гизону и гематоксилином Майера – эозином.

Микроскопию микропрепаратов, изготовление снимков и измерения осуществляли с использованием микроскопа Axio Lab A1, камеры AxioCam ERc 5s и программного обеспечения ZEN 2012 («Carl Zeiss Microscopy», Германия).

Для описания морфологических особенностей клеток сперматогенного ряда использовали в качестве количественной характеристики площадь ядра (мкм²) на срезе. Для каждой группы измеряли 30 произвольно выбранных ядер. Названия основных стадий сперматогенеза дано согласно классификации К. Гриббинса (Gribbins, 2011).

Количественную характеристику сперматогенеза проводили путем измерения площади семенного эпителия (Mayhew, Wright, 1970) и подсчета числа сперматогенных клеток на срезе канальца (Weil, Aldridge, 1979). Для каждой особи проведены измерения на трех независимо выбранных срезах семенных канальцев с формой сечения наиболее близкой к округлой.

Определение возраста проводили методом скелетохронологии (Смирин, 1974; Клевезаль, Смирин, 2016; Эпова и др., 2016; Castanet, 1978, 1983, 1994). Использовали левую бедренную кость, которую после фиксации в формалине декальцинировали 5%-ным раствором азотной кислоты, стабилизировали в 5%-ном растворе сульфата натрия (Hasumi, Watanabe, 2007), обезжировали в спиртах, просветляли и заключали в парафин (Exbrayat, 2013). Срезы из середины диафиза толщиной 10 мкм окрашивали гематоксилином Карацци. Для определения возраста учитывали количество видимых линий остановки роста (линий склеивания – ЛС) (Смирин, 1989). Поскольку темпы резорбции не оценивали, в работе приведен минимально возможный возраст животных, обозначенный как 1+, 2+ и т.д. Для особей с недостаточно четкой картиной на срезах кости дана приблизительная оценка числа зимовок (обозначены возможные варианты через знак «/»).

Статистическая обработка. Математическая обработка данных проведена с помощью программы Statistica 8.0. Рассчитывали следующие описательные статистики: среднюю ($\bar{x}$), минимум (min) и максимум (max), стандартное отклонение (σ), стандартную ошибку средней ($m_{\bar{x}}$) и коэффициент вариации (Cv). Проверку характера распределения вариационных рядов осуществляли критерием Шапиро – Уилка. Оценку разности выборочных совокупностей проводили критерием Стьюдента (t_{st}) при парных сравнениях и критерием Краскела – Уоллиса (Kruskal – Wallis test) – при сравнении трех и более групп. Для выявления связей между репродуктивными параметрами использован коэффициент корреляции Спирмена (R_s). Во всех случаях достоверность результатов считали при достижении порога вероятности 5% ($P \leq 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возраст наступления половой зрелости. Среди самцов с активно идущим спермиогенезом весной и / или имеющих сперматозоиды в придатке семенника ($n = 22$) особи возрастом 3+ составили 45.4%, 2+ – 36.4% и 1+/2+ – 18.2%.

Самцы возраста 3+ имели длину тела 50.74 ± 0.67 мм ($lim = 47.8$ – 53.8), 2+ – 48.23 ± 0.71 мм ($lim =$

$= 44.8$ – 50.9) и 1+ или 2+ – 51.1 мм ($lim = 46.2$ – 55.0). Различия по длине тела между данными возрастными группами отсутствовали (Kruskal – Wallis test: $H_{2,22} = 4.80$; $P < 0.05$). Поскольку особи возрастом 1+/2+ не отличались по размеру и репродуктивным характеристикам от самцов других возрастных групп, они включены в дальнейший анализ как половозрелые животные.

Самцы после размножения ($n = 5$) представлены двумя группами: 60% имели возраст 2+, 40% – 1+/2+. Причём последние не отличались по исследуемым характеристикам от группы с возрастом 2+, поэтому также рассматривались как половозрелые.

Фазы репродуктивного цикла. Все исследованные самцы разделены по периодам отлова и репродуктивному состоянию на следующие группы: M_1 – самцы сразу после выхода из зимовки (отлов – 22.04.2017 г.; $n = 4$); M_2 – особи до начала размножения (отлов – 26.04.2017 г.; $n = 6$); M_3 – самцы, вступающие в размножение (отлов – 3.05.2017 г.; $n = 2$); M_4 – размножающиеся самцы (отловы – 6.05. и 12.05.2017 г.; $n = 9$); M_5 – самец в конце размножения (отлов – 4.06.2017 г.; $n = 1$); M_6 – самец после размножения (отлов – 18.06.2017 г.; $n = 1$); M_7 – самцы через 1.5 месяца после размножения (отлов – 14.07.2017 г.; $n = 4$).

Морфофизиологические показатели половой системы. ГСИ характеризуется выраженной сезонной динамикой (Kruskal – Wallis test: $H_{6,27} = 17.21$; $P < 0.05$) (рис. 1). После выхода самцов из зимовки происходит увеличение ГСИ. Он достигает максимума у группы M_2 перед размножением. В ходе размножения (группы M_3 и M_4) ГСИ несколько уменьшается. Однако резкое снижение индекса наблюдается к концу размножения и сразу после него (группы M_5 и M_6). У самцов в июле (группа M_7) ГСИ несколько увеличивается по сравнению с таковым предыдущей группы.

Относительная масса жировых тел также характеризуется выраженной сезонной динамикой (Kruskal – Wallis test: $H_{6,27} = 19.44$; $P < 0.05$) (см. рис. 1). Первый пик показателя наблюдается у самцов перед размножением (группа M_2), в ходе него и после относительная масса жировых тел уменьшается (группы M_3 , M_4 и M_5). Затем индекс увеличивается и достигает второго пика у самцов в июле (группа M_7).

Площадь семенного эпителия. Площадь семенного эпителия характеризуется изменчивостью по фазам репродуктивного цикла (Kruskal – Wallis test: $H_{6,27} = 19.44$; $P < 0.05$) (рис. 2): она максимальна у самцов групп M_2 и M_3 ; затем уменьшается в группе M_4 и достигает минимума в груп-

пе M_5 . После размножения показатель снова начинает увеличиваться – у самцов групп M_6 и M_7 .

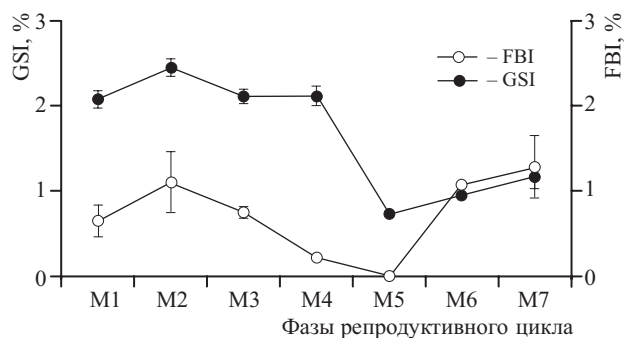


Рис. 1. Динамика гонадосоматического индекса (GSI, %) и относительной массы жировых тел (BFI, %) у самцов *Zootoca vivipara* разных репродуктивных фаз (Томск, 2017 г.); планки погрешностей показывают $\pm m_x$.

Fig. 1. Dynamics of gonadosomatic index (GSI, %) and body fat index (BFI, %) in males of *Zootoca vivipara* in their different reproductive phases (Tomsk: 2017); vertical bars represent $\pm SE$ of the mean

Морфология сперматогенных клеток. При анализе микроструктуры семенников нами выявлены все типы клеток сперматогенного ряда (рис. 3). Сперматогонии типа А лежат у основания стенки канальца, имеют светлую окраску ядра, поскольку их хроматин более рассеянный в сравнении со сперматогониями типа В, что проявляется при окрашивании. Кроме того, сперматогонии типа В располагаются следующими по направлению к просвету канальца после сперматогониев типа А. Достоверных различий в размере ядер

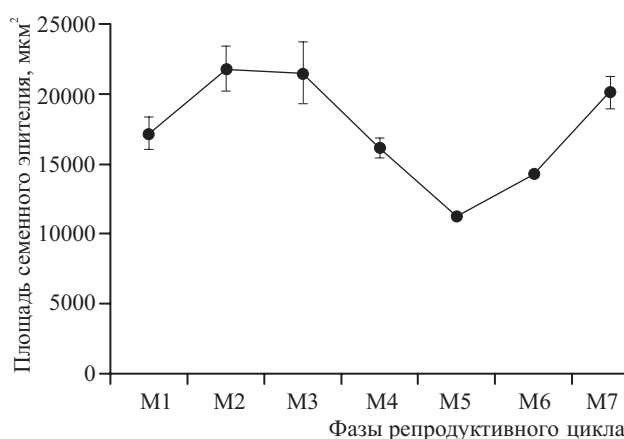


Рис. 2. Динамика площади семенного эпителия (μm²) у самцов *Zootoca vivipara* разных репродуктивных фаз (Томск, 2017 г.); планки погрешностей показывают $\pm m_x$.

Fig. 2. Dynamics of the germinal epithelium area (μm²) in males of *Zootoca vivipara* in their different reproductive phases (Tomsk: 2017); vertical bars represent $\pm SE$ of the mean

этих групп клеток не выявлено ($t_{st} = -1.3$; $P > 0.05$) (табл. 1).

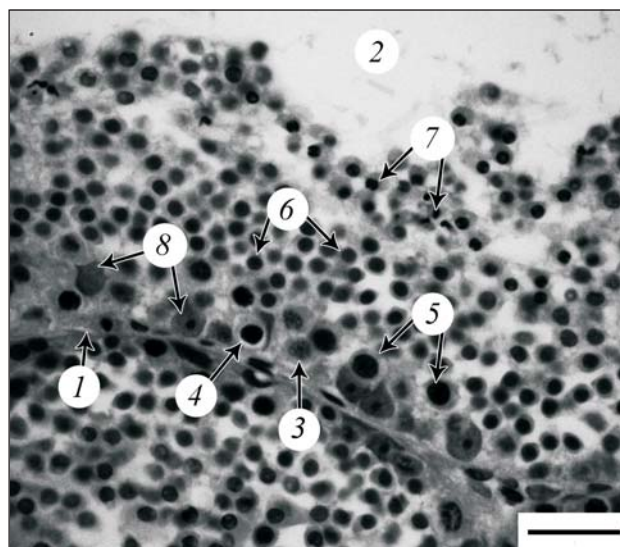


Рис. 3. Семенной каналец самца *Zootoca vivipara* группы M_2 : 1 – граница канальца, 2 – просвет канальца, 3 – сперматогонии типа А; 4 – сперматогонии типа В, 5 – первичные сперматоциты, 6 – вторичные сперматоциты, 7 – сперматиды, 8 – фолликулярные клетки. Шкала: 20 мкм

Fig. 3. Seminiferous tubule of a *Zootoca vivipara* male in early May (M_2 group): 1 – seminiferous tubule boundary, 2 – lumen, 3 – spermatogonia A, 4 – spermatogonia B, 5 – primary spermatocytes, 6 – secondary spermatocytes, 7 – spermatids, 8 – Sertoli cells. Scale: 20 μm

Таблица 1. Площадь ядер (μm²) половых клеток разных стадий сперматогенеза *Zootoca vivipara* (Томск, 2017 г.)

Тип клеток	<i>n</i>	$\bar{x} \pm m_x$ min – max	Cv, %
Сперматогонии типа А	30	18.12±0.67 11.11–29.30	13.32
Сперматогонии типа В	30	19.25±0.58* 13.50–28.23	9.95
Первичные сперматоциты	30	22.16±0.93* 10.93–30.86	25.96
Вторичные сперматоциты	30	9.84±0.29* 7.44–13.67	2.58
Круглые сперматиды	30	6.80±0.39 3.48–11.59	4.56

Примечание. Астериск обозначает значимое отличие показателя данной стадии от такового следующей стадии (t -критерий Стьюдента, $P < 0.05$).

Note. The asterisk denotes significant differences between the parameter at this stage and that of the following stage (t -test, $P \leq 0.05$).

Первичные сперматогонии, образующиеся при делении сперматогониев типа В, характеризуются большими размерами клеток. Площадь их ядер в 1.2 раза больше, чем у сперматогониев типа В ($t_{st} = -2.7$; $P < 0.05$). Вторичные сперматогонии имеют размеры ядер в 2.3 раза меньше, чем у первичных сперматогониев ($t_{st} = 12.6$; $P < 0.05$). Начало спермиогенезу дают круглые сперматиды, являющиеся самыми маленькими половыми клетками: размеры их ядер в 2 раза меньше, чем у вторичных сперматогониев ($t_{st} = 6.2$; $P < 0.05$).

Динамика соотношения сперматогенных клеток. Сперматогонии и сперматогонии зарегистрированы в семенниках самцов всех изученных фаз репродуктивного цикла. При этом число сперматогониев у самцов групп $M_1 - M_5$ относительно постоянно и колеблется около 30 клеток на срез канальца (рис. 4). В семенниках самцов группы M_6 их число больше этого уровня в 3, а у самцов группы M_7 – в 4 раза. Период начала увеличения числа сперматогониев приходится на первую половину июля, т.е. после размножения.

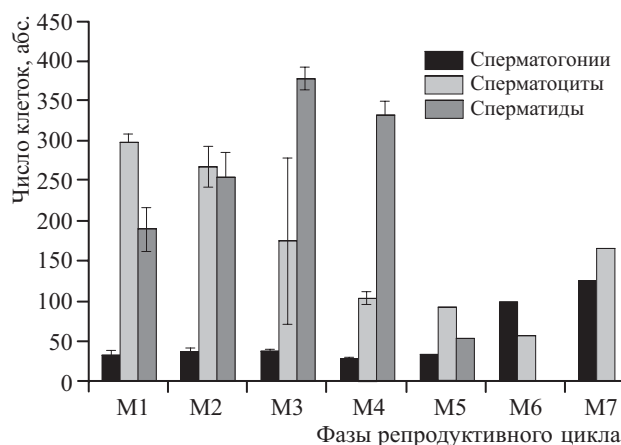


Рис. 4. Соотношение сперматогенных клеток у самцов *Zootoca vivipara* разных фаз репродуктивного цикла (Томск, 2017 г.); планки погрешностей показывают $\pm m_x$.

Fig. 4. Spermatogenic cell ratio in males of *Zootoca vivipara* in their different reproductive phases (Toms: 2017); vertical bars represent $\pm SE$ of the mean

Число сперматогониев максимально у самцов сразу после выхода из зимовки – группа M_1 . Затем оно начинает уменьшаться и достигает минимума у особей группы M_6 в середине июня. У самцов группы M_7 число сперматогониев снова увеличивается.

Сперматиды зарегистрированы в семенниках самцов групп $M_1 - M_6$, т.е. до размножения, в ходе него и после. В ряду групп $M_1 - M_2$ их число увеличивается и достигает максимума у самцов группы M_3 , приступающих к размножению. Затем

их число постепенно уменьшается, и в июне они полностью исчезают в семенниках.

Сперматозоиды в массе обнаружены в семенниках и в их придатках у одного из самцов группы M_3 , всех самцов группы M_4 , а также в единичном количестве в придатках у самцов группы M_5 .

Уровень тестостерона в сыворотке крови. Содержание тестостерона в сыворотке крови самцов имеет выраженную сезонную динамику (Kruskal – Wallis test: $H_{6,27} = 19.88$; $P < 0.05$) (рис. 5) и характеризуется сильной индивидуальной и межгрупповой вариабельностью.

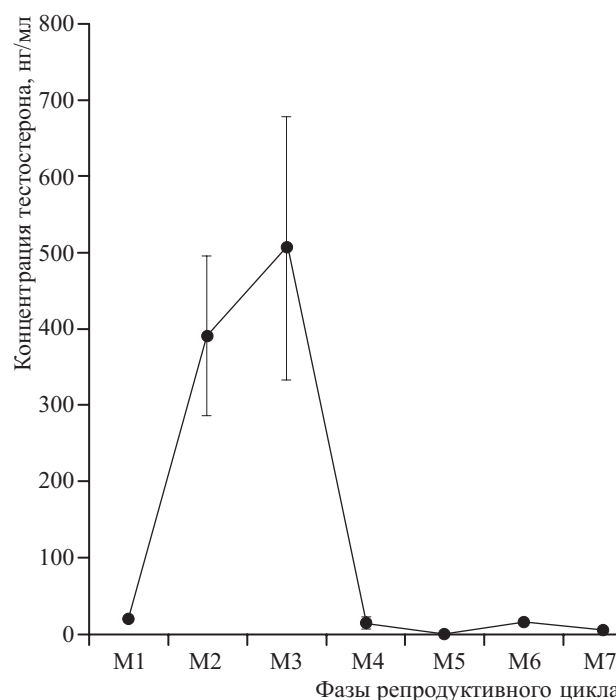


Рис. 5. Динамика уровня тестостерона (нг/мл) в сыворотке крови самцов *Zootoca vivipara* разных репродуктивных фаз (Томск, 2017 г.); планки погрешностей показывают $\pm m_x$.

Fig. 5. Dynamics of the serum testosterone concentration (ng/ml) in males of *Zootoca vivipara* in their different reproductive phases (Toms: 2017); vertical bars represent $\pm SE$ of the mean

Самцы групп $M_5 - M_7$ характеризуются колебаниями уровня тестостерона в пределах от близкого к 0 до 5.5 нг/мл, лишь у одного самца концентрация была выше – 15 нг/мл. У самцов группы M_1 концентрация тестостерона в крови увеличена и составляет 19.4 нг/мл. Максимальная концентрация тестостерона в крови – выше 100 нг/мл – зарегистрирована у самцов перед размножением и в самом его начале – группы M_2 и M_3 . Максимальное индивидуальное значение данного параметра – 684 нг/мл – выявлено у одного из самцов группы M_3 , имеющего длину тела 53.8 мм и воз-

раст 1+/2+. У большинства самцов группы M_4 концентрация тестостерона в крови была на фоновом уровне – от 0 до 8 нг/мл, лишь у двоих из них она составляла 36 и 64.5 нг/мл.

Связи между репродуктивными показателями. Корреляционный анализ показал, что гонадосоматический индекс характеризуется достоверной положительной связью с концентрацией тестостерона в сыворотке крови ($R_s = 0.55$; $P \leq 0.05$), числом сперматоцитов и сперматид ($R_s = 0.50$; $P \leq 0.05$ – для обоих показателей). Концентрация тестостерона в крови также коррелирует с увеличением числа сперматоцитов в семенниках ($R_s = 0.58$; $P \leq 0.05$). Увеличение относительной массы жировых тел характеризуется положительной связью с ростом числа сперматогониев и сперматоцитов ($R_s = 0.54$ и 0.40 соответственно; $P \leq 0.05$) и площади семенного эпителия в целом ($R_s = 0.56$; $P \leq 0.05$), а уменьшение – с возрастанием числа сперматид ($R_s = 0.42$; $P \leq 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Возраст наступления половой зрелости самцов *Z. vivipara* варьирует в пределах ареала и определяется в первую очередь комплексом климатических факторов. Так, в популяции из Пемпон (северо-запад Франции) выявлено, что 50% годовалых самцов достигают половой зрелости (Heulin, 1985). В северной тайге Западной Сибири наступление половой зрелости самцов отмечено уже после второй зимовки: в природном парке «Сибирские Увалы» (62°50 с.ш., 81°25 в.д.) и заказнике «Сорумский» (63°54 с.ш., 68°24 в.д.) соответственно 75 и 50% данной возрастной группы (Шамгунова, Стариков, 2011). В исследованной нами выборке минимальный возраст половозрелых самцов составлял не менее 2 зимовок. Часть особей с признаками половой зрелости имели на срезах костей лишь одну линию склеивания, однако во всех этих случаях микроскопическая картина была нечеткой, что не позволило точно определить возраст. Тем не менее, по своим размерным и репродуктивным характеристикам данные особи полностью соотносились с отловленными в этот же период взрослыми животными.

В исследованной популяции *Z. vivipara* юго-востока Западной Сибири репродуктивный цикл самцов начинается во второй половине июня с увеличения числа сперматогониев, которые без выраженной паузы превращаются в первичные сперматоциты. На это указывает увеличение числа этой группы клеток у животных в июле. Данные процессы приводят к увеличению мощности семенного эпителия в канальцах семенника. К мо-

менту выхода ящериц из зимовки формируется значительный пул сперматоцитов и сперматид, и активность самцов в конце апреля сопряжена с идущим у них формированием сперматид. В этот период высота семенного эпителия и размеры семенников максимальны. В начале мая у части самцов начинается спермиация и сперматозоиды появляются в придатках семенника. В ходе размножения (май) у самцов сперматоциты расходуются на образование сперматид, а они, в свою очередь, – на образование сперматозоидов, которые перемещаются в придатки. Эти процессы приводят к уменьшению мощности семенного эпителия в канальцах и уменьшению размеров семенников. К концу размножения (в конце мая – начале июня) происходит исчезновение сперматид и уменьшение числа сперматоцитов. Это сопровождается дальнейшим уменьшением параметров семенника. Спустя примерно 2 недели начинается новый цикл сперматогенеза.

Динамика массы жировых тел у исследованных животных показывает, что данные резервы востребованы в ходе последних этапов цикла (образование сперматид, спермиогенез и начало спермиации), когда параллельно самцы тратят много энергии на поведенческую активность. Уменьшение жировых тел в период активного образования сперматозоидов описано в горной популяции *Z. vivipara* (Roig et al., 2000), а также у других видов ящериц: ошейниковой пустынной игуаны *Crotaphytus col-laris* (Trauth, 1979), глазчатой ящерицы *Timon lepidus* (Castilla, Bauwens, 1990), прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Amat et al., 2000).

Исследование популяции живородящей ящерицы Центрального массива показало, что у самцов сезонный пик тестостерона в плазме крови наблюдается в период активного спермиогенеза и в ходе спаривания в апреле, а в июне наблюдается интратестикулярное увеличение концентрации гормона (Courty, Dufaure, 1979, 1980, 1982). Полученные нами результаты по максимальной концентрации тестостерона в крови *Z. vivipara* (иммуноферментный анализ: 508 нг/мл) выше, чем описанные ранее (радиоиммунный анализ: Courty, Dufaure, 1979, 1980 – 445 нг/мл; Courty, Dufaure, 1982 – около 211 нг/мл), что, возможно, связано с использованием разных методов. В томской популяции пик тестостерона зарегистрирован у самцов, готовящихся к размножению и приступающих к нему – в ходе спермиогенеза и спермиации, в то время как у самцов в мае его уровень заметно снижался. Аналогичные нашим результаты описаны для индийского шипохвоста *Uromastyx hardwickii* (Arslan et al., 1978) и коричневого анолиса *Anolis sagrei* (Tokarz et al., 1998), у самцов которых

Таблица 2. Сроки и продолжительность ключевых этапов репродуктивного цикла самцов *Zootoca vivipara* в различных климатических условиях**Table 2.** Periods and duration of the principal stages of the male reproductive cycle of *Zootoca vivipara* in different climatic conditions

Начало цикла: увеличение числа сперматогониев	Выход из зимовки	Спаривание	Длительность цикла	Среднегодовая температура, °С
Центральный массив (Courty, Dufaure, 1979; Courtens, Depeiges, 1985)				10.6 (Climate-Data.org)
Конец июня	Март	Около 10 недель (апрель – середина июня)	12 месяцев	
Центральные Пиренеи (Roig et al., 2000)				9.7 (Roig et al., 2000)
Конец июня	Апрель	8 недель (май – июнь)	12 месяцев	
Юго-восток Западной Сибири (Куранова, Ярцев, 2012; наши данные)				-0.5 (Yartsev, Kuranova, 2015)
Вторая половина июня	Конец апреля	Около 4–5 недель (май – начало июня)	12 месяцев	

максимальная концентрация тестостерона в плазме отмечена до периода спаривания.

Значительный интерес для понимания пластичности репродуктивных циклов самцов *Z. vivipara* представляет сравнение данных из разных географических популяций, обитающих в сильно различающихся условиях среды (табл. 2). Во всех исследованных популяциях полный цикл сперматогенеза у самцов живородящей ящерицы проходит в течение 12 месяцев и начинается во второй половине июня. Наиболее выраженные различия проявляются в длительности спаривания, когда завершается спермиогенез и активно идет спермиация: в популяции из Центрального массива оно происходит примерно в 2 раза дольше, чем в исследованной популяции *Z. vivipara* с юго-востока Западной Сибири (табл. 2). Кроме того, в популяции из Центрального массива самцы имеют не менее 2 недель дополнительной активности перед спариванием, чем в популяциях из Центральных Пиренеев и юго-востока Западной Сибири.

Подобные различия связаны с воздействием температурного фактора. Исследованные популяции живородящей ящерицы обитают в различных по теплообеспеченности регионах (см. табл. 2). Известно, что скорость сперматогенеза у пресмыкающихся зависит от температуры: так, у стенной ящерицы *Lacerta muralis* он протекает активно в диапазоне температур от 22.5 до 27.5°C (Joly et al., 1975). Кроме того, в серии экспериментов на живородящей ящерице показано, что спермиогенез и спермиация замедляются при содержании животных в терморитме с холодной криофазой – +3 – 7°C (Gavaud, 1991). Вероятно, аналогичные процессы происходят в холодные вёсны, когда спаривание смещается на конец мая – начало июня (Орлова и др., 2003). Однако при этом его длитель-

ность не сохраняется, а сокращается с 4 – 5 до 2 недель. Сжатые сроки завершающих этапов тестискулярного цикла и короткий период спаривания, вероятно, являются результатом сопряжения репродуктивного цикла самцов и самок в холодных климатических условиях юго-востока Западной Сибири. В данных условиях вынашивание потомства самками приходится на наиболее теплое время года: июнь – первая половина июля (Куранова, Ярцев, 2012). Затягивание размножения могло бы привести к смещению периода вынашивания потомства по отношению к оптимальным условиям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях холодного климата юго-востока Западной Сибири репродуктивный цикл самцов живородящей ящерицы характеризуется коротким периодом весеннего спермиогенеза и спермиации, что связано с поздним выходом животных из зимовки. Спаривание происходит в сжатые сроки до наиболее теплого периода года, который является оптимальным для вынашивания потомства самками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) // Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Клевезаль Г. А., Смирнова Э. М. 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоол. журн. Т. 95, № 8. С. 872 – 896.
- Куранова В. Н., Ярцев В. В. 2012. Некоторые аспекты репродуктивной биологии живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) // Вопросы герпетологии. Минск: Право и экономика. С. 142 – 149.

- Орлова В. Ф., Куранова В. Н., Булахова Н. А. 2003. Размножение живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в восточной части ареала // Вестн. Том. гос. ун-та. Приложение № 8. С. 150 – 158.
- Пикулик М. М., Бахарев В. А., Косов С. В. 1988. Пресмыкающиеся Белоруссии. Минск : Наука и техника. 166 с.
- Ройтберг Е. С., Куранова В. Н., Булахова Н. А., Орлова В. Ф., Епланова Г. В., Шамгунова Р. Р., Хофман С., Зиненко А. И., Яковлев В. А. 2012. Географическая изменчивость репродуктивных параметров тела самок у живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* // Вопросы герпетологии. Минск : Право и экономика. С. 274 – 279.
- Ройтберг Е. С., Орлова В. Ф., Куранова В. Н., Булахова Н. А., Епланова Г. В., Зиненко А. И., Аррибас О., Хофманн С., Любисавлевич К., Шамгунова Р. Р., Фокт М., Краточвил Л., Старииков В. П., Стрийбосх Х., Клазен А., Яковлев В. А., Тарасов И. Г., Леонтьева О. А., Бёме В. 2016. Изменчивость размеров тела и размерного полового диморфизма живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* : анализ влияния внутривидовой филогении и климата // Принципы экологии. Т. 5, № 3. С. 139.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М. : Изд-во иностр. лит. 718 с.
- Смирин Э. М. 1974. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоол. журн. Т. 53, вып. 1. С. 111 – 116.
- Смирин Э. М. 1989. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. С. 144 – 153.
- Шамгунова Р. Р., Старииков В. П. 2011. Некоторые демографические и репродуктивные характеристики популяций живородящей ящерицы (*Zootoca vivipara*) северной тайги Западной Сибири // Вопросы герпетологии. СПб. : Русская коллекция. С. 303 – 311.
- Эпова Л. А., Куранова В. Н., Ярцев В. В., Абсальмова Е. Н. 2016. Возраст, размеры тела и рост в горных популяциях живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири) // Современная герпетология. Т. 16, вып. 1/2. С. 51 – 60.
- Amat F., Llorente G., Carretero M. A. 2000. Reproductive cycle of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in its southwestern range // Amphibia – Reptilia. Vol. 21. P. 463 – 476.
- Andrews R. M., Mathies T. 2000. Natural history of reptilian development: constraints on the evolution of viviparity // BioScience. Vol. 50, № 3. P. 227 – 238.
- Arslan M., Lobo J., Zaidi A. A., Jalali S., Qazi M. H. 1978. Annual androgen rhythm in the Spiny-Tailed lizard, *Uromastix hardwicki* // General and Comparative Endocrinology. Vol. 36. P. 16 – 22.
- Blackburn D. G. 2000. Reptilian viviparity : past research, future directions, and appropriate models // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. Vol. 127. P. 391 – 409.
- Carretero M. A. 2006. Reproductive cycle in Mediterranean lacertids: plasticity and constraints // Mainland and Insular Lacertid Lizards : a Mediterranean Perspective / eds C. Corti, P. Lo Cascio, M. Biaggini. Italy : Firenze University Press. P. 33 – 54.
- Castanet J. 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards // Acta Zoologica. Vol. 59. P. 35 – 48.
- Castanet J. 1983. Recherches sur la croissance du tissu osseux des Reptiles. Application : la méthode squeletochronologique // Bulletin de la Société Herpétologique de France. № 26. P. 50 – 54.
- Castanet J. 1994. Age estimation and longevity in Reptiles // Gerontology. Vol. 40. P. 174 – 192.
- Castilla A. M., Bauwens D. 1990. Reproductive and fat body cycles of the lizard, *Lacerta lepida*, in Central Spain // J. of Herpetology. Vol. 24, № 3. P. 261 – 266.
- Climate-Data.org. Les données climatiques pour les villes du monde entire. AM Online Projects – Alexander Merkel. Oedheim. Available at: <https://fr.climate-data.org/> (accessed 1 August 2018).
- Courtens J. L., Depeiges A. 1985. Spermiogenesis of *Lacerta vivipara* // J. of Ultrastructure Research. Vol. 90, iss. 2. P. 203 – 220.
- Courty Y., Dufaure J. P. 1979. Levels of testosterone in the plasma and testis of the viviparous lizard (*Lacerta vivipara* Jacquin) during the annual cycle // General and Comparative Endocrinology. Vol. 39. P. 336 – 342.
- Courty Y., Dufaure J. P. 1980. Levels of testosterone, dihydrotestosterone, and androstenedione in the plasma and testis of a lizard (*Lacerta vivipara* Jacquin) during the annual cycle // General and Comparative Endocrinology. Vol. 42. P. 325 – 333.
- Courty Y., Dufaure J. P. 1982. Circannual testosterone, dihydrotestosterone and androstenediols in plasma and testis of *Lacerta vivipara*, a seasonally breeding viviparous lizard // Steroids. Vol. 39, № 5. P. 517 – 529.
- Dely O. G., Böhme W. 1984. *Lacerta vivipara* Jacquin 1787 — Waldeidechse // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/1, Echsen II. Lacertidae II / ed. W. Böhme. Wiesbaden : Aula-Verlag. P. 362 – 393.
- Exbrayat J. M. 2013. Classical methods of visualization // Histochemical and cytochemical methods of visualization / ed. J. M. Exbrayat. Boca Raton ; London ; New York : CRC Press Taylor and Francis Group. P. 3 – 58.
- Gavaud J. 1991. Role of cryophase temperature and thermophase duration in thermoperiodic regulation of the testicular cycle in the lizard *Lacerta vivipara* // J. of Experimental Zoology. Vol. 260. P. 239 – 246.
- Gribbins K. 2011. Reptilian spermatogenesis // Spermatogenesis. Vol. 1, iss. 3. P. 250 – 269.
- Hasumi M., Watanabe Y. G. 2007. An efficient method for skeletochronology // Herpetological Review. Vol. 38, iss. 4. P. 404 – 406.
- Heulin B. 1985. Maturité sexuelle et âge à la première reproduction dans une population de plaine de

- Lacerta vivipara* // Canadian J. of Zoology. Vol. 63, № 8. P. 1773 – 1777.
- Horvátová T., Baláz M., Jandzik D. 2013. Reproduction and morphology of the common lizard (*Zootoca vivipara*) from montane population in Slovakia // Zool. Science. Vol. 30, iss. 2. P. 92 – 98.
- Joly J., Saint-Girons H. 1975. Influence of temperature on the rate of spermatogenesis, duration of spermatogenetic activity and development of secondary sex characteristics in the wall-lizard, *Lacerta muralis* L. (Reptilia, Lacertidae) // Archives d'Anatomie Microscopique et de Morphologie Expérimentale. Vol. 64, iss. 4. P. 317 – 336.
- Kuranova V. N., Patrakov S. V., Bulachova N. A., Krechetova O. A. 2005. The study of the ecological niche segregation for sympatric species of lizards – *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* // Russ. J. of Herpetology, Suppl. 12. P. 171 – 175.
- Love S. M., Morris P., McCrae M., Collins R. 1990. Life history aspect of 19 rockfish species (Scorpaenidae: *Sebastes*) from the Southern California Bright // NOAA Technical Report NMFS. Vol. 87. 38 p.
- Mayhew W., Wright S. 1970. Seasonal change in testicular histology of tree dpecies of the lizard genus *Uma* // J. of Morphology. Vol. 130, iss. 2. P. 163 – 185.
- Rodríguez-Díaz T., Braña F. 2012. Altitudinal variation in egg retention and rates of embryonic development in oviparous *Zootoca vivipara* fits predictions from the cold-climate model on the evolution of viviparity // J. of Evolutionary Biology. Vol. 25. P. 1877 – 1887.
- Roig J. M., Carretero M. A., Llorente G. A. 2000. Reproductive cycle in a Pyrenean oviparous population of the common lizard (*Zootoca vivipara*) // Netherlands J. of Zoology. Vol. 50, № 1. P. 15 – 27.
- Roitberg E. S., Kuranova V. N., Bulakhova N. A., Orlova V. F., Eplanova G. V., Zinenko O. I., Shamgunova R. R., Hofmann S., Yakovlev V. A. 2013. Variation of reproductive traits and female body size in the most widely-ranging terrestrial reptile: testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate // Evolutionary Biology. Vol. 40, № 3. P. 420 – 438.
- Saint-Girons H. 1984. Les cycles sexuels des lézards mâles et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteur des femelles // Annales des Sciences Naturelles. № 6. P. 221 – 243.
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Thorpe R. S., Kupriyanova L., Vogrin N., Maslak R., Mazzotti S., Venczel M., Ghira I., Odierna G., Leontyeva O., Monney J. C., Smith N. 2001. Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 18, № 3. P. 449 – 459.
- Thiesmeier B. 2013. Die Waldeidechse – ein Modellorganismus mit zwei Fortpflanzungswegen. Bielefeld : Laurenti-Verlag. 160 S.
- Tokarz R. R., McMann S., Seitz L., John-Alder H. 1998. Plasma corticosterone and testosterone levels during the annual reproductive cycle of male Brown Anoles (*Anolis sagrei*) // Physiological Zoology. Vol. 71, № 2. P. 139 – 146.
- Trauth S. E. 1979. Testicular cycle and timing of reproduction in the collared lizard (*Crotaphytus collaris*) in Arkansas // Herpetologica. Vol. 35, № 2. P. 184 – 192.
- Voipio P. 1968. Variation of the head-shield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq. // Annales. Zool. Fennici. Vol. 5. P. 315 – 323.
- Weil M., Aldridge R. 1979. The effect of temperature on the male reproductive system of the common water snake (*Nerodia sipedon*) // J. of Experimental Zoology. Vol. 210, iss. 2. P. 327 – 332.
- Yartsev V. V., Kuranova V. N. 2015. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian Salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) // Asian Herpetological Research. Vol. 6, № 3. P. 169 – 183.

Образец для цитирования:

Ярцев В. В., Куранова В. Н., Абсалямова Е. Н. 2019. Репродуктивный цикл самцов в популяции живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири // Современная герпетология. Т. 19, вып. 1/2. С. 56 – 67. DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67>

**Male Reproductive Cycle in a Population of the Common Lizard
Zootoca vivipara (Squamata, Lacertidae)
from Southeast of Western Siberia**

Vadim V. Yartsev¹⁻⁴, <https://orcid.org/0000-0001-7789-7424>; vadim_yartsev@mail.ru,
Valentina N. Kuranova¹, <https://orcid.org/0000-0003-1952-9310>; kuranova49@mail.ru,
and Ekaterina N. Absalyamova⁵, <https://orcid.org/0000-0003-1568-310X>; strelkova.ekaterina.95@mail.ru

¹ National Research Tomsk State University
36 Lenin Prosp., Tomsk 634050, Russia

² Siberian Federal Scientific Clinical Center of Federal Medicobiological Agency
4 Mira St., Seversk, Tomsk Region 636035, Russia

³ Université Catholique de Lyon, Université de Lyon
10 place des Archives, 69288 Lyon Cedex 02, France

⁴ École Pratique des Hautes Études
4-14 Rue Ferrus, 75014 Paris, France

⁵ LLC “Innovative pharmacological development”
79/4 Elizarovykh St., Tomsk 634021, Russia

Received 25 November 2018, revised 19 December 2018, accepted 20 December 2018

Widely distributed reptile species are characterized by reproductive plasticity, which may also appear as variations of the reproductive cycles. To understand the specificity of the male reproductive cycle of *Zootoca vivipara* in the Asian part of its range, males from the Tomsk population (the southeast of the Western Siberia) caught from April till July 2017 were studied ($n = 27$). The dynamics of gonadosomatic index (GSI), body fat index (BFI), germinal epithelium area (GEA), testosterone concentration (TC) in the serum, ratio of spermatogenic cell count, and the presence of spermatozoa in epididymis were analyzed. Also, the age of males was evaluated via skeletochronology. Many spermatocytes were found in males after their emerging from winter burrows (late April) in the testes. Since this time till early May, GSI, FBI, GEA, and TC increased. At this time, the greatest pull of spermatids occurred in the testes. During the breeding period (May – early June), GSI, FBI, GEA, and TC sharply decreased, and spermatozoa occurred in both testes and epididymis. In mid-June, a new spermatogenic cycle began (spermatogonial proliferation). Since this time till July, GSI, FBI, and GEA increased again along with the increased number of spermatocytes. The total spermatogenic cycle in the studied population was 12 months, but it was characterized by a short mating period and the related spermatogenic processes in comparison with the European populations.

Keywords: lacertids, reproduction, genital system, gonadosomatic index, fat bodies, spermatogenic cells, spermatogenesis, testosterone, skeletochronology.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67>

REFERENCES

- Ananjeva N. B., Orlov N. L., Khalikov R. G., Darvsky I. S., Ryabov S. A., Barabanov A. V. *Colored Atlas of the Reptiles of the North Eurasia (Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation Status)*. Saint Petersburg, Zoological Institute of RAS Publ., 2004. 232 p. (in Russian).
- Klevezal G. A., Smirina E. M. Recording structures of terrestrial vertebrates. Brief history and current state of research. *Zoologicheskii zhurnal*, 2016, vol. 95, no. 8, pp. 872–896 (in Russian).
- Kuranova V. N., Yartsev V. V. Some aspects of reproductive biology of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae). *The Problems of Herpetology*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2012, pp. 142–149 (in Russian).
- Orlova V. F., Kuranova V. N., Bulakhova N. A. Reproduction of the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in the eastern part of its area. *Tomsk State University J.*, Application, 2003, no. 8, pp. 150–158 (in Russian).
- Pikulik M. M., Baharev V. A., Kosov S. V. *Presmykayushchiyesya Belorussii* [The Reptiles of Belarus]. Minsk, Nauka i Tehnika Publ., 1988. 165 p. (in Russian).
- Roitberg E. S., Kuranova V. N., Bulakhova N. A., Orlova V. F., Eplanova G. V., Shamgunova R. R., Hofmann S., Zinenko O. I., Yakovlev V. A. Geographic variation in reproductive traits and female body site the common lizard *Zootoca vivipara*: testing evolutionary hypotheses. In: *The Problems of Herpetology*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2012, pp. 142–149 (in Russian).

- Roitberg E. S., Orlova V. F., Kuranova V. N., Bulakhova N. A., Eplanova G. V., Zinenko O. I., Arribas O., Hofmann S., Ljubisavljević K., Shamgunova R. R., Fokt M., Kratochvíl L., Starikov V. P., Strijbosch H., Clasen A., Yakovlev V. A., Tarasov I. G., Leontyeva O. A., Böhme W. Variation in adult body length and sexual site dimorphism in the European common lizard, *Zootoca vivipara*: testing the effects of lineage and climate. *Principy ekologii*, 2016, vol. 5, no. 3, pp. 139 (in Russian).
- Romeys B. *Microscopic technic*. Moscow, Izdatel'stvo inostrannoj literatury, 1953. 718 p. (in Russian).
- Smirina E. M. Prospects for determining the age of reptiles by layers in the bone. *Zoologicheskii zhurnal*, 1974, vol. 53, iss.1, pp. 111–116 (in Russian).
- Smirina E. M. Metodika opredeleniya vozrasta amfibiij i reptilij po slojam v kosti [Methods for determining the age of amphibians and reptiles by layers in bone]. In: *Guidelines for the Study of Amphibians and Reptiles*. Kiev, 1989, pp. 144–153 (in Russian).
- Shamgunova R. R., Starikov V. P. Some aspect of demography and reproduction of common lizard (*Zootoca vivipara*) in northern taiga of Western Siberia. In: *The Problems of Herpetology*. Saint Petersburg, Russkaya kollekcija Publ., 2011, pp. 308–311 (in Russian).
- Epova L. A., Kuranova V. N., Yartsev V. V., Absayamova E. N. Age, body sizes and growth of *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) from its mountain populations in the Kuznetsk Alatau (Southeast of the Western Siberia). *Current Studies in Herpetology*, 2016, vol. 16, no. 1–2, pp. 51–60 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-51-60>
- Amat F., Llorente G., Carretero M. A. Reproductive cycle of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in its southwestern range. *Amphibia – Reptilia*, 2000, vol. 21, pp. 463–476.
- Andrews R. M., Mathies T. Natural history of reptilian development: constraints on the evolution of viviparity. *BioScience*, 2000, vol. 50, no. 3, pp. 227–238.
- Arslan M., Lobo J., Zaidi A. A., Jalali S., Qazi M. H. Annual androgen rhythm in the Spiny-Tailed lizard, *Uromastix hardwicki*. *General and Comparative Endocrinology*, 1978, vol. 36, pp. 16–22.
- Blackburn D. G. Reptilian viviparity: past research, future directions, and appropriate models. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*, 2000, vol. 127, pp. 391–409.
- Carretero M. A. Reproductive cycle in Mediterranean lacertids: plasticity and constraints. In: C. Corti, P. Lo Cascio, M. Biaggini, eds. *Mainland and insular lacertid lizards: a mediterranean perspective*. Italy, Firenze University Press, 2006, pp. 33–54.
- Castanet J. Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards. *Acta Zoologica*, 1978, vol. 59, pp. 35–48.
- Castanet J. Recherches sur la croissance du tissu osseux des Reptiles. Application: la méthode squeletto-chronologique. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 1983, no. 26, pp. 50–54.
- Castanet J. Age estimation and longevity in Reptiles. *Gerontology*, 1994, vol. 40, pp. 174–192.
- Castilla A. M., Bauwens D. Reproductive and fat body cycles of the lizard, *Lacerta lepida*, in Central Spain. *J. of Herpetology*, 1990, vol. 24, no. 3, pp. 261–266.
- Climate-Data.org*. Les données climatiques pour les villes du monde entire. AM Online Projects – Alexander Merkel. Oedheim. Available at: <https://fr.climate-data.org/> (accessed 1 August 2018).
- Courtens J. L., Depeiges A. Spermiogenesis of *Lacerta vivipara*. *J. of Ultrastructure Research*, 1985, vol. 90, iss. 2, pp. 203–220.
- Courty Y., Dufaure J. P. Levels of testosterone in the plasma and testis of the viviparous lizard (*Lacerta vivipara* Jacquin) during the annual cycle. *General and Comparative Endocrinology*, 1979, vol. 39, pp. 336–342.
- Courty Y., Dufaure J. P. Levels of testosterone, dihydrotestosterone, and androstenedione in the plasma and testis of a lizard (*Lacerta vivipara* Jacquin) during the annual cycle. *General and Comparative Endocrinology*, 1980, vol. 42, pp. 325–333.
- Courty Y., Dufaure J. P. Circannual testosterone, dihydrotestosterone and androstanediols in plasma and testis of *Lacerta vivipara*, a seasonally breeding viviparous lizard. *Steroids*, 1982, vol. 39, no. 5, pp. 517–529.
- Dely O. G., Böhme W. *Lacerta vivipara* Jacquin 1787 – Waldeidechse. In: W. Böhme, ed. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Bd. 2/1, Echsen II. Lacertidae II. Wiesbaden, Aula-Verlag, 1984, pp. 362–393.
- Exbrayat J. M. Classical methods of visualization. In: J. M. Exbrayat, ed. *Histochemical and Cytochemical Methods of Visualization*. Boca Raton, London, New York, CRC Press Taylor and Francis Group, 2013, pp. 3–58.
- Gavaud J. Role of cryophase temperature and thermophase duration in thermoperiodic regulation of the testicular cycle in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. of Experimental Zoology*, 1991, vol. 260, pp. 239–246.
- Gribbins K. Reptilian spermatogenesis. *Spermatogenesis*, 2011, vol. 1, iss. 3, pp. 250–269.
- Hasumi M., Watanabe Y. G. An efficient method for skeletochronology. *Herpetological Review*, 2007, vol. 38, iss. 4, pp. 404–406.
- Heulin B. Maturité sexuelle et âge à la première reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara*. *Canadian J. of Zoology*, 1985, vol. 63, no. 8, pp. 1773–1777.
- Horvátová T., Baláž M., Jandzik D. Reproduction and morphology of the common lizard (*Zootoca vivipara*) from montane population in Slovakia. *Zoological Science*, 2013, vol. 30, iss. 2, pp. 92–98.
- Joly J., Saint-Girons H. Influence of temperature on the rate of spermatogenesis, duration of spermatogenic activity and development of secondary sex characteristics in the wall-lizard, *Lacerta muralis* L. (Reptilia, Lacertidae). *Archives d'Anatomie Microscopique et de Morphologie Expérimentale*, 1975, vol. 64, iss. 4, pp. 317–336.

- Kuranova V. N., Patrakov S.V., Bulachova N. A., Krechetova O. A. The study of the ecological niche segregation for sympatric species of lizards – *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara*. *Russian J. of Herpetology*, 2005, Suppl. 12, pp. 171–175.
- Love S. M., Morris P., McCrae M., Collins R. Life history aspect of 19 rockfish species (Scorpaenidae: *Sebastes*) from the Southern California Bright. *NOAA Technical Report NMFS*, 1990, vol. 87. 38 p.
- Mayhew W., Wright S. Seasonal change in testicular histology of tree species of the lizard genus *Uma*. *J. of Morphology*, 1970, vol. 130, iss. 2, pp. 163–185.
- Rodríguez-Díaz T., Braña F. Altitudinal variation in egg retention and rates of embryonic development in oviparous *Zootoca vivipara* fits predictions from the cold-climate model on the evolution of viviparity. *J. of Evolutionary Biology*, 2012, vol. 25, pp. 1877–1887.
- Roig J. M., Carretero M. A., Llorente G. A. Reproductive cycle in a Pyrenean oviparous population of the common lizard (*Zootoca vivipara*). *Netherlands J. of Zoology*, 2000, vol. 50, no. 1, pp. 15–27.
- Roitberg E. S., Kuranova V. N., Bulakhova N. A., Orlova V. F., Eplanova G. V., Zinenko O. I., Shamgunova R. R., Hofmann S., Yakovlev V. A. Variation of reproductive traits and female body size in the most widely-ranging terrestrial reptile: testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate. *Evolutionary Biology*, 2013, vol. 40, no. 3, pp. 420–438.
- Saint-Girons H. Les cycles sexuels des lézards mâles et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteur des femelles. *Annales des Sciences Naturelles*, 1984, no. 6, pp. 221–243.
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Thorpe R. S., Kupriyanova L., Vogrin N., Maslak R., Mazzotti S., Venczel M., Ghira I., Odierna G., Leontyeva O., Monney J. C., Smith N. Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2001, vol. 18, no. 3, pp. 449–459.
- Thiesmeier B. *Die Waldeidechse – ein Modellorganismus mit zwei Fortpflanzungswegen*. Bielefeld, Laurenti-Verlag, 2013. 160 S.
- Tokarz R. R., McManis S., Seitz L., John-Alder H. Plasma corticosterone and testosterone levels during the annual reproductive cycle of male Brown Anoles (*Anolis sagrei*). *Physiological Zoology*, 1998, vol. 71, no. 2, pp. 139–146.
- Trauth S. E. Testicular Cycle and Timing of Reproduction in the Collared Lizard (*Crotaphytus collaris*) in Arkansas. *Herpetologica*, 1979, vol. 35, no. 2, pp. 184–192.
- Voipio P. Variation of the head-shield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq. *Annales. Zool. Fennici*, 1968, vol. 5, pp. 315–323.
- Weil M., Aldridge R. The effect of temperature on the male reproductive system of the common water snake (*Nerodia sipedon*). *J. of Experimental Zoology*, 1979, vol. 210, iss. 2, pp. 327–332.
- Yartsev V. V., Kuranova V. N. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae). *Asian Herpetological Research*, 2015, vol. 6, no. 3, pp. 169–183.

Cite this article as:

Yartsev V. V., Kuranova V. N., Absalyamova E. N. Male Reproductive Cycle in a Population of the Common Lizard *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) from Southeast of Western Siberia. *Current Studies in Herpetology*, 2019, vol. 19, iss. 1–2, pp. 56–67 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67>
