

Н.А. Булахова, В.Н. Куранова, С.В. Савельев

**НЕКОТОРЫЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
ПОПУЛЯЦИЙ ПРЫТКОЙ (*LACERTA AGILIS* L., 1758)  
И ЖИВОРОДЯЩЕЙ (*ZOOTOCA VIVIPARA* JACQ., 1787)  
ЯЩЕРИЦ (*LACERTIDAE, SQUAMATA, REPTILIA*)  
ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

*Апробирована методика определения возраста лацертидных ящериц по продольным шлифам трубчатых костей с использованием поляризованного света. Этим методом определены средняя и максимальная продолжительность жизни, возраст достижения половозрелости, возрастная структура, особенности роста в девяти популяциях прыткой (*Lacerta agilis*) и живородящей (*Zootoca vivipara*) ящериц юго-востока Западной Сибири. Показано влияние абиотических факторов на основные характеристики демографической структуры популяций обоих видов.*

Обширные евроазиатский ареал прыткой (*Lacerta agilis* (L., 1758)) и транс-палеарктический – живородящей (*Zootoca vivipara* (Jacq., 1787)) ящериц включают в себя значительный спектр ландшафтных зон и высотных поясов в горных районах. Это подразумевает, что основные характеристики жизненных циклов этих видов могут демонстрировать определенную межпопуляционную изменчивость, а структура популяций – подвергаться изменению во времени и пространстве. Среди жизненных циклов наиболее важными представляются скорость полового созревания, скорость роста и размеры при созревании, средний возраст половозрелых особей и количество возрастных групп, продолжительность жизни и плодовитость [1].

Различные аспекты демографической структуры популяций *L. agilis* и *Z. vivipara* из западной части их ареалов детально изучены европейскими герпетологами [2–14]. Сведения по популяционным параметрам видов в европейской и азиатской частях ареалов в пределах территории бывшего СССР носят крайне фрагментарный характер [15–21]. Отдельные аспекты популяционной структуры и репродуктивной экологии лацертидных ящериц юго-востока Западной Сибири освещены нами ранее [22–28].

Цель настоящей работы – изучение основных показателей демографической структуры популяций лацертидных ящериц, обитающих в различных условиях юго-востока Западной Сибири.

**Материал и методика**

Изучены серии ящериц из 7 локалитетов юго-востока Западной Сибири: 1 – окрестности пос. Тимирязевский Томского района Томской области (56°28' с.ш., 84°54' в.д.; май–август 2001–2003 гг.; район вторичных березово-осиновых лесов в подзоне южной тайги, левый берег р. Томи); 2 – местечко «Синий Утес», окрестности с. Коларово Томского района Томской области (56°20' с.ш., 84°56' в.д.; май–июль 2001–2003 гг.; правый берег р. Томи);

3 – окрестности пос. Нижняя Ненинка Солтонского района Алтайского края (52°40′ с.ш., 86°12′ в.д.; июнь 2001 г.; предгорья Северо-Восточного Алтая); 4 – Першинский заказник Кривошеинского района Томской области (57°17′ с.ш., 84°10′ в.д.; июль 2002 г.; азональный участок поймы р. Обь в пределах южной тайги); 5 – окрестности с. Кебезень (июнь 2002 г.) и пос. Артыбаш (июль 2000 г.) Турочакского района Республики Алтай (около 51°55′ с.ш., 87°06′ в.д.; горно-лесной пояс Северо-Восточного Алтая); 6 – окрестности д. Гавриловка Тисульского района Кемеровской области (55°27′ с.ш., 88°06′ в.д.; май–август 1977–1978 гг.; черневая тайга низкогорий (400–600 м над ур. м.) Кузнецкого Алатау); 7 – окрестности оз. Чудное Усть-Абаканского района Республики Хакасия (54°38′ с.ш., 88°37′ в.д.; июль 2001 г.; лесной пояс среднегорий (1170 м над ур. м.) западного макросклона Кузнецкого Алатау). Большая удаленность и географическая изоляция позволяют рассматривать исследованные выборки как самостоятельные отдельные популяции. В целях удобства дальнейшего изложения популяций даны условные наименования *L. agilis* – тимириязевская, утесовская, ненинская; *Z. vivipara* – тимириязевская, першинская, кебезеньская, артыбашская, гавриловская, хакасская. Крайние (северная и южная) популяции отстоят друг от друга на расстоянии около 800 км, диапазон высот – 110–1170 м над ур. м.

Возраст 94 особей *L. agilis* из тимириязевской, утесовской и ненинской популяций и 144 особей *Z. vivipara* из тимириязевской, першинской, кебезеньской, артыбашской и хакасской популяций определен адаптированным методом, разработанным ранее для бесхвостых земноводных – по продольным шлифам костей [29]. При определении возраста не исследованы ювенильные особи, поскольку одноразовые выборки из популяций получены до времени их появления. У ящериц, фиксированных в 4%-ном растворе формальдегида, извлекали бедренную кость и четвертый палец задней конечности. Кости тщательно очищали от мягких тканей и удаляли эпифизы. Двусторонние продольные шлифы толщиной около 30–50 мкм изготавливали на мелкозернистом абразивном диске. Готовые шлифы последовательно просветляли в течение нескольких часов в глицеринах различной концентрации (50, 75 и 100%). Неокрашенные просветленные препараты исследовали в поляризованном свете микроскопа, выявляя контрастные цветные слои, регистрирующие сезонность циклов роста [30, 31].

При отработке метода для контрольного сравнения возраст 10 произвольно выбранных особей *L. agilis* определен по стандартной гистологической методике (выявление регистрирующих элементов на окрашенных поперечных срезах трубчатых костей) [15, 32]; возраст 20 особей *Z. vivipara* из гавриловской популяции тоже определен стандартным методом. Срезы средней части диафизов бедренной кости и фаланг 4-го пальца задней конечности ящериц окрашивали гематоксилин-эозином по Эрлиху [32, 33]. Использовался микроскоп Leica DMLS, на котором смонтирована оптическая система для поляризации света. Видеозапись осуществлялась цветной видеокамерой Sony Hyper HAD Digital.

Для сравнения результатов, помимо метода скелетохронологии, использовано выявление возрастных групп по рядам распределения длины тела, при-

знакам полового диморфизма и состоянию репродуктивной системы [34]. Все исследованные особи разделены на возрастные категории: *juvenis* – особи, рожденные в данный год; *subadultus-1* – полувзрослые особи, пережившие одну зимовку; *subadultus-2* – полувзрослые особи, пережившие две зимовки; *adultus-3,4,...* – взрослые особи после 3-й, 4-й и т.д. зимовок.

Рост оценен с помощью линейных параметров (длина тела,  $L$ ). Рассчитаны показатели: абсолютный прирост ( $\Delta L$ ); относительный прирост ( $\Delta L/X_{A-1}$ ); относительный конечный прирост ( $\Delta L/L_{\max}$ ) [35, 36]. При изучении динамики роста неполовозрелых особей, возраст которых достоверно определяется без использования методов скелетохронологии, привлечены материалы, собранные в летний период 2003 г. в тимиразевской и утесовской популяциях *L. agilis*, в тимиразевской и першинской – *Z. vivipara*. Всего исследовано 112 особей *L. agilis* (самок – 57, самцов – 55) и 166 особей *Z. vivipara* (самок – 89, самцов – 77).

В статье использованы следующие сокращения:  $L$  – длина тела, *juv* – *juvenis*, *sad* – *subadultus*, *ad* – *adultus*,  $n$  – величина выборки,  $X$  – среднее значение,  $m$  – ошибка среднего, *min* – минимальное и *max* – максимальное значения. Математическая обработка материала осуществлена при помощи пакета программ STATISTICA 6,0 и Microsoft Excel 2000. Статистическую значимость различий определяли по непараметрическому критерию Манна-Уитни ( $U$ -критерий).

## Результаты и обсуждение

### Методика определения возраста по шлифам кости

В наших исследованиях использованы три метода выделения возрастных классов по: 1 – поперечным срезам костей; 2 – продольным шлифам костей; 3 – размерным классам.

Точное определение возраста животных имеет существенное значение при проведении разнообразных исследований. В современных исследованиях одним из наиболее достоверных способов определения возраста животных, наряду с непосредственным наблюдением в условиях неволи и методом мечения и повторных отловов, считается анализ регистрирующих структур организма – метод скелетохронологии. Все методы определения возраста по остеологическим препаратам основаны на том, что рост пресмыкающихся не прекращается в течение всей жизни, и «знаки» роста запечатлеваются на костях скелета. У пресмыкающихся умеренных широт в весенне-летний период наблюдается периостальное нарастание слоя костной ткани; в осенне-зимний период активность остеогенных клеток уменьшается и на поверхности кости образуются узкие слои бесструктурного гиперкальцинированного вещества – линии склеивания. Цикличность этих процессов формирует слоистость костной ткани [37, 38]. Традиционный метод скелетохронологии весьма трудоемок, однако хорошо разработан и апробирован на многих группах пресмыкающихся, включая ящериц [11, 15, 39, 40–42]. В основе его – выявление линий склеивания на тонких просветленных

в глицерине шлифах или на окрашенных гематоксилином продольных и поперечных срезах кости.

Нами использован модифицированный метод скелетохронологии, разработанный ранее для бесхвостых земноводных [29] и адаптированный для определения возраста лацертидных ящериц. Он основан на том, что кости, а также сезонные слои костной ткани обладают анизотропными свойствами, которые выявляются при исследовании продольных шлифов трубчатых костей в поляризованном свете и под микроскопом выглядят как разноцветные полосы (изохромы), располагающиеся параллельно эндоосту, а линии склеивания – как узкие темноокрашенные полосы [30, 31]. Количество цветных полос принято за количество сезонов активности особи, темноокрашенных линий – за количество зимовок. Поскольку любая кость находится в динамическом состоянии – наряду с нарастанием со стороны периоста, в эндостальной полости происходит частичная резорбция костной ткани, в результате которой может исчезнуть часть сезонных слоев прироста или линий склеивания, чаще всего говорят не о точном возрасте особи, а лишь о минимальном количестве зимовок (в таком случае возраст обозначается цифрой со знаком «+»).

Возраст 10 произвольно выбранных особей *L. agilis* определен двумя разными способами: 1) традиционным методом скелетохронологии – подсчет линий склеивания на окрашенных поперечных срезах бедренных костей и фаланг пальцев; 2) модифицированным нами методом с использованием поляризованного света. При этом оба метода дали сходные результаты (табл. 1). Различие оценок возраста, полученных в результате подсчета линий склеивания на поперечных срезах и сезонных приростов кости на продольных шлифах, статистически незначимо ( $U = 49$ ;  $p = 0,94$ ).

Таблица 1

**Оценка возраста (количество зимовок) особей прыткой ящерицы *Lacerta agilis* традиционным (поперечные срезы трубчатых костей,  $n = 10$ ) и модифицированным (шлифы трубчатых костей в поляризованном свете,  $n = 10$ ) методами скелетохронологии**

| Метод скелетохронологии | Номер особи |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|-------------------------|-------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
|                         | 1           | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  | 8  | 9  | 10 |
| Традиционный            | 5+          | 6+ | 4+ | 5+ | 7+ | 5+ | 3+ | 4+ | 4+ | 4+ |
| Модифицированный        | 5+          | 5+ | 4+ | 5+ | 8+ | 5+ | 4+ | 4+ | 4+ | 4+ |

Таким образом, нашими исследованиями показано, что для определения возраста лацертидных ящериц можно применять как общепринятый и широко используемый метод изготовления поперечных срезов костей, так и анализ продольных шлифов трубчатых костей в поляризованном свете микроскопа. Недостаток последнего метода, по сравнению с традиционным, состоит в том, что он не позволяет наблюдать и интерпретировать встречающиеся на остеологических препаратах дополнительные знаки, маркирующие историю

жизни особи. Несомненное его преимущество заключается в значительной скорости обработки материала.

До настоящего времени в качестве методики определения возраста рептилий используют выделение возрастных классов по длине тела. Однако растянутость сроков яйцекладки и возможность нескольких кладок в год, индивидуальные различия скорости роста, снижение темпа роста по достижении половозрелости – все это делает метод определения возраста рептилий по длине тела крайне ненадежным [32, 43]. Для выяснения правомочности определения возраста ящериц по длине тела возрастные группы в тимирязевских популяциях *L. agilis* и *Z. vivipara* выделены двумя способами: по размерным классам и по результатам анализа продольных шлифов трубчатых костей в поляризованном свете.

Анализ возрастного состава популяций по размерным классам в течение сезона активности выявил следующее. В мае всех особей *L. agilis* можно разделить на четыре возрастные группы: полувзрослых после первой – *sad-1* (L = 32,4–42,7 мм) и второй – *sad-2* (L = 52,5–62,3 мм) зимовок, взрослых половозрелых особей – *ad* (L = 66,8–98,5 мм), среди которых несколько выделяются размножающиеся впервые – *ad-3* (L = 66,8–75,5 мм). В популяциях *Z. vivipara* определены три возрастных класса: *sad-1* (L = 26,1 – 35,1 мм), *sad-2* (L = 40,8–45,8 мм) и *ad* (L = 48,8–69,9 мм). Во второй половине лета (конец июля–август) всех особей в выборках обоих видов можно разделить на три возрастные группы: *juv* (рожденные в этом сезоне), полувзрослые неполовозрелые – *sad* и взрослые половозрелые – *ad*.

Достоверно определить возраст ящериц весной по линейным размерам можно лишь в группах *sad-1* и *sad-2*, осенью – *juv* и *sad-1*. Всех ящериц, имеющих большие размеры, относят к группе *ad*, которая представлена у обоих видов особями, пережившими 3 зимовки и более. Особи *sad-2* обоих видов к концу третьего сезона активности почти не отличаются по длине от взрослых ящериц, что существенно затрудняет в это время выделение в популяциях особей этого возраста.

Используемый нами метод определения возраста подтвердил разделение полувзрослых неполовозрелых ящериц обоих видов, основанное на различиях в длине тела, на две группы (*sad-1* и *sad-2*). Верное определение возраста по длине тела в группе *sad-1* подтверждено во всех случаях, в группе *sad-2* – почти во всех случаях. Кроме того, данный метод дифференцировал группу взрослых животных на несколько генераций (табл. 2, рис. 1) и показал, что в старших возрастных классах наблюдается перекрывание значений длины тела у особей нескольких генераций (до трех), что свидетельствует о неправомочности выделения возрастных групп у взрослых особей обоих видов на основании длины тела.

#### Продолжительность жизни и возрастной состав

Точное определение возраста позволило уточнить возрастной состав исследуемых выборок, установить продолжительность жизни и выявить динамику роста особей.

Таблица 2

Распределение особей (абс./%) различных генераций в выборках из популяций лацертидных ящериц юго-востока Западной Сибири

| Популяция, время отлова   | Пол | Объем выборки, особей / % от выборки | Возраст, количество зимовок |        |         |        |        |       |    |       |
|---------------------------|-----|--------------------------------------|-----------------------------|--------|---------|--------|--------|-------|----|-------|
|                           |     |                                      | sad                         |        | ad      |        |        |       |    |       |
|                           |     |                                      | 1+                          | 2+     | 3+      | 4+     | 5+     | 6+    | 7+ | 8+    |
| <i>Lacerta agilis</i>     |     |                                      |                             |        |         |        |        |       |    |       |
| Тимирязевская, май-август | ♀♀  | 28/53,8                              | 9/17,3                      | 4/7,6  | 9/17,3  | 3/5,8  | 3/5,8  | -     | -  | -     |
|                           | ♂♂  | 24/46,2                              | 7/13,5                      | 7/13,5 | 5/9,6   | 3/5,8  | 2/3,8  | -     | -  | -     |
| Утесовская, май-июль      | ♀♀  | 8/25,8                               | 4/12,9                      | -      | 1/3,2   | 1/3,2  | 1/3,2  | -     | -  | 1/3,2 |
|                           | ♂♂  | 23/74,2                              | 6/19,4                      | 1/3,2  | 3/9,7   | 8/25,8 | 5/16,1 | -     | -  | -     |
| Ненинская, июнь           | ♀♀  | 9/81,8                               | 1/9,1                       | -      | 4/36,3  | 3/27,3 | 1/9,1  | -     | -  | -     |
|                           | ♂♂  | 2/18,2                               | -                           | 1/9,1  | -       | -      | -      | 1/9,1 | -  | -     |
| <i>Zootoca vivipara</i>   |     |                                      |                             |        |         |        |        |       |    |       |
| Тимирязевская, май-август | ♀♀  | 36/48,6                              | 8/10,7                      | 1/1,3  | 23/31,1 | 4/5,5  | -      | -     | -  | -     |
|                           | ♂♂  | 38/51,4                              | 8/10,8                      | 8/10,8 | 21/28,4 | 1/1,4  | -      | -     | -  | -     |
| Першинская, июль          | ♀♀  | 8/72,7                               | -                           | 1/9,1  | 5/45,4  | 2/18,2 | -      | -     | -  | -     |
|                           | ♂♂  | 3/27,3                               | -                           | -      | 3/27,3  | -      | -      | -     | -  | -     |
| Кебезеньская, июнь        | ♀♀  | 8/66,7                               | 2/16,7                      | -      | 3/25,0  | 3/25,0 | -      | -     | -  | -     |
|                           | ♂♂  | 4/33,3                               | 4/33,3                      | -      | -       | -      | -      | -     | -  | -     |
| Артыбашская, июль         | ♀♀  | 7/87,5                               | -                           | 1/12,5 | 3/37,5  | 3/37,5 | -      | -     | -  | -     |
|                           | ♂♂  | 1/12,5                               | -                           | -      | 1/12,5  | -      | -      | -     | -  | -     |
| Гавриловская, май-август  | ♀♀  | 15/75,0                              | 3/15,0                      | -      | 6/30,0  | 6/30,0 | -      | -     | -  | -     |
|                           | ♂♂  | 5/25,0                               | 2/10,0                      | 2/10,0 | 1/5,0   | -      | -      | -     | -  | -     |
| Хакасская, июль           | ♀♀  | 14/77,8                              | 1/5,7                       | 2/11,3 | 4/22,5  | 7/39,3 | -      | -     | -  | -     |
|                           | ♂♂  | 4/22,2                               | 2/11,1                      | -      | 2/11,1  | -      | -      | -     | -  | -     |

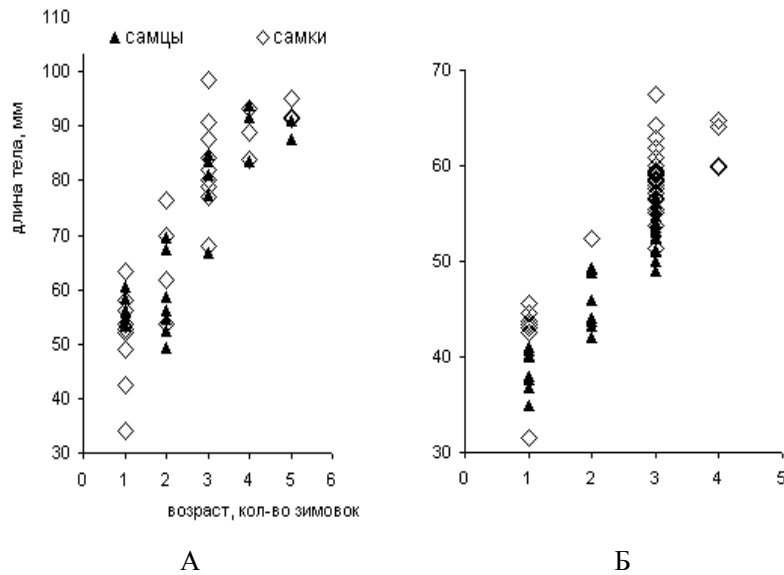


Рис. 1. Соотношение возраста и длины тела прыткой, *Lacerta agilis* (n = 52) (А), и живородящей, *Zootoca vivipara* (n = 74) (Б), ящериц в тимирязевских популяциях (окрестности г. Томска)

**Прыткая ящерица.** Во всех исследованных популяциях группа половозрелых представлена особями двух генераций – *sad-1* и *sad-2*, группа взрослых – как минимум трех (*ad-3*, *ad-4*, *ad-5*) (см. табл. 2). Доля особей генерации *ad-5* велика, соотношение полов в ней варьирует. Самые старшие возрастные группы во всех выборках представлены как самками, так и самцами. Максимальная продолжительность жизни (не менее 8 зимовок) зафиксирована у самки ( $L = 88,6$  мм) в одной из периферийных популяций – утесовской.

Более низкая максимальная продолжительность жизни прыткой ящерицы, зафиксированная в тимирязевской популяции, может быть связана с сукцессионными процессами, наблюдающимися в различных частях местообитания (с одной стороны – зарастание вторичными древесными породами, с другой – интенсивное заболачивание). Это приводит к сокращению пригодной для обитания вида территории, вынуждает ящериц мигрировать и заселять субоптимальные местообитания. Ненинская популяция *L. agilis* обитает на гетерогенном участке, состоящем из пологосклонных холмов, разделенных увлажненным лугом, в пределах предгорной лесостепи [44]. Характер рельефа и термические условия сближают даты основных фенологических событий с таковыми утесовской популяции прыткой ящерицы. Репродуктивное ядро во всех популяциях (за исключением утесовской, где встречен половозрелый самец после второй зимовки) представлено особями от трех зимовок и старше [28].

Несмотря на то, что тимирязевская и утесовская популяции *L. agilis* расположены на северной периферии распространения вида (подзона южной тайги), а ненинская – в оптимуме обитания (лесостепная зона), средняя продолжительность жизни особей в них сходная (4–6 лет) и соответствует данному показателю в европейских популяциях [9–11, 15, 17]. Это может свидетельствовать об оптимальности условий среды для обитания данного вида в азиатской части ареала. В ряде популяций *L. agilis* продолжительность жизни отдельных особей, как и на юго-востоке Западной Сибири, несколько выше средней – не менее 7–8 лет в горных кавказских популяциях [21], 9 лет в Нидерландах [45]. При этом доля особей этих генераций, как и доля особей предельных возрастов в изученных нами популяциях (см. табл. 2), значительна (4–7% от количества половозрелых особей). Максимальный возраст *L. agilis* – 12 календарных лет – зафиксирован в одной из популяций на северо-западе ареала [46], однако количество особей этого возраста составляет менее 1% от числа половозрелых. Вероятно, этот возраст свидетельствует о максимальной, генетически обусловленной продолжительности жизни, которая редко реализуется в конкретных условиях, т.к. регламентируется многими факторами среды (климатическими характеристиками, прессом хищников, доступностью корма, болезнями и пр.). Высокая доля особей предельных возрастов в изученных нами популяциях позволяет предположить, что они не являются самыми старшими.

**Живородящая ящерица.** Во всех изученных нами выборках самая старшая генерация – *ad-4*, которая представлена в основном самками (табл. 2). Самцы этого возраста отмечены только в тимирязевской популяции.

Группа полувзрослых особей во всех выборках состоит из двух генераций (*sad-1*, *sad-2*). Средняя продолжительность жизни – 3–4 года. В пяти популяциях (timiразевской, першинской, гавриловской, кебезеньской и артыбашской) основу репродуктивного ядра составляют особи *ad-3*, в хакасской – *ad-4*. У части самок (12,5%) выявлена тенденция к более раннему (после второй зимовки) достижению половозрелости [28]. Несмотря на то, что timиразевская и першинская популяции находятся в различных районах подзоны южной тайги, типы занимаемых биотопов, их термические условия и степень увлажнения (данные метеостанций г. Томска и с. Кривошеино) схожи. Это определяет сходство в продолжительности активного сезона, сроках наступления основных фенологических явлений в популяциях, а как следствие – в схожести большинства характеристик жизненных циклов.

Структура артыбашской и кебезеньской популяций, несмотря на малые размеры выборок, сходна и подобна таковой из других исследованных популяций равнинной и низкогорной частей юго-востока Западной Сибири. Выборки из артыбашской и кебезеньской популяций взяты в 2000 и 2002 гг. (соответственно), и структура артыбашской популяции формировалась в неблагоприятный по термическим условиям (сильная засуха) 1998 г., что привело к уменьшению длины тела и плодовитости взрослых самок, о чем нами сообщалось ранее [23]. Однако это не повлияло на максимальную и среднюю продолжительность жизни особей (табл. 2).

Хакасская популяция живородящей ящерицы расположена в выположенной горной долине на высоте около 1170 м над ур. м. и занимает участок горного болота, появившегося в результате заболачивания озера. Местообитание окружено пихтовой тайгой, переходящей выше по склонам в пихтово-кедровое редколесье с высокотравными полянами, курумниками и каменистой тундрой. Метеоданные (метеостанция Ненастная, 54°45' с.ш., 88°49' в.д., 1183 м над ур. м.) свидетельствуют о том, что весеннее появление живородящей ящерицы в указанном местообитании происходит в среднем на 15–20 дней позже, а уход на зимовку – на 10–15 дней раньше, чем, например, в timиразевской популяции. Однако максимальные летние температуры редко достигают ограничивающих сезонную и дневную активность живородящей ящерицы значений. Как следствие, суммы эффективных температур, необходимых для успешного существования вида в конкретных условиях, схожи с таковыми в южно-таежных популяциях живородящей ящерицы. Существенное сокращение сезона активности приводит к увеличению скорости роста, что характерно и для особей горных популяций других видов ящериц [47].

В европейской части ареала средняя продолжительность жизни живородящей ящерицы 3–4 года [2, 3]. Имеются фрагментарные данные о большей продолжительности жизни особей вида: до 8 лет – на северо-западе ареала [46], более 8 лет – на Валдае [20, 48], 8–12 лет – на севере Западной Сибири – в Ханты-Мансийском автономном округе [49]. При этом количество особей, достигших максимального возраста, невелико: как и у *L. agilis*, составляет менее 1% от числа половозрелых особей в популяции [46].



## Рост

Зная абсолютный возраст особей и размерные характеристики возрастных групп, сопоставляя их, можно выявить возрастную динамику длины тела, рассчитать годовые значения абсолютного и относительного, а также относительного конечного приростов. Анализ таких данных позволяет дать косвенную оценку роста животных [36].

Динамика роста неполовозрелых особей проанализирована на примере тимирязевских популяций *L. agilis* и *Z. vivipara*, где достаточен объем выборок особей младших генераций ( $n = 100$ ) (рис. 2). В последних не выявлено достоверных различий по длине тела между самцами и самками, поэтому использовались объединенные данные. Кроме того, рассмотрен рост особей известного возраста в выборках обоих видов (табл. 3).

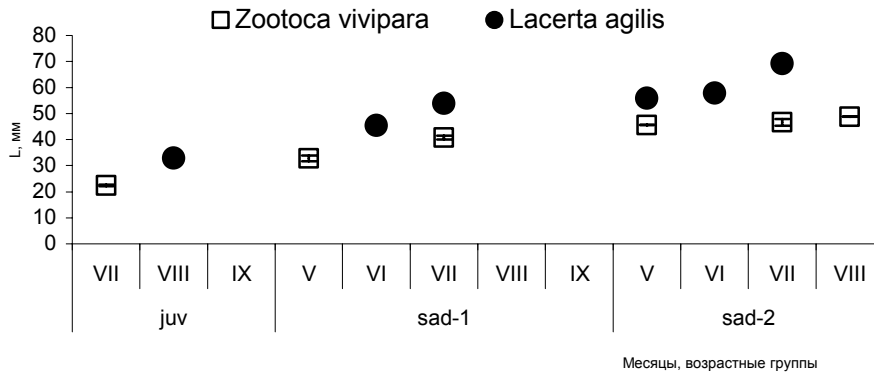


Рис. 2. Возрастная динамика длины тела (L) неполовозрелых особей прыткой, *Lacerta agilis* ( $n = 47$ ), и живородящей, *Zootoca vivipara* ( $n = 53$ ), ящериц подзоны осиново-березовых лесов (окрестности пос. Тимирязево и пос. Синий Утес Томского района Томской области, 2002 г.)

**Прыткая ящерица.** Тимирязевская и утесовская популяции занимают биотопы, типичные для вида на северной периферии распространения. Многие характеристики этих местообитаний (мезо- и микрорельеф, экспозиция и условия инсоляции, увлажненность, характер растительности) существенно различаются; сходство отмечено по типу почв (легкие по механическому составу пески и супеси). Привязку периферийных популяций к почвам такого типа можно объяснить их особым термическим режимом: менее влажные песчаные и супесчаные почвы теплее суглинистых, что особенно заметно в переходные сезоны; в комплексе с рельефом и степенью увлажненности биотопов легкие почвы способствуют увеличению продолжительности безморозного периода на поверхности почвы [50]. За летний период сумма температур легких почв на глубине 10 см превышает сумму температур воздуха примерно на  $200^{\circ}\text{C}$ , чего не наблюдается на более тяжелых почвах [51].

Таблица 3

Динамика длины тела ( $X_L$ ), годового абсолютного прироста ( $\Delta L$ ), относительного прироста ( $\Delta L/X_{A-1}$ ) и относительного конечного прироста ( $\Delta L/L_{max}$ ) особей разного возраста в популяциях прыткой, *Lacerta agilis*, и живородящей, *Zootoca vivipara*, ящериц юго-востока Западной Сибири

| Возраст, количество зимовок                       | $X_L$ , мм |      | $\Delta L$ , мм |       | $\Delta L/X_{A-1}$ , % |       | $\Delta L/L_{max}$ , % |      |
|---|------------|------|-----------------|-------|------------------------|-------|------------------------|------|
|   | ♀♀         | ♂♂   | ♀♀              | ♂♂    | ♀♀                     | ♂♂    | ♀♀                     | ♂♂   |
| 1   | 2          | 3    | 4               | 5     | 6                      | 7     | 8                      | 9    |
| <b>Тимирязевская популяция <i>L. agilis</i></b>   |            |      |                 |       |                        |       |                        |      |
| 0   | 33,5       | 31,9 | +33,5           | +31,9 | –                      | –     | 34,0                   | 35,0 |
| 1+  | 54,9       | 56,4 | +21,4           | +24,5 | 63,9                   | 76,7  | 21,7                   | 26,8 |
| 2+  | 65,4       | 58,3 | +10,5           | +1,9  | 19,0                   | 3,3   | 10,6                   | 2,0  |
| 3+  | 83,0       | 78,7 | +17,6           | +20,4 | 26,9                   | 34,9  | 17,8                   | 22,3 |
| 4+  | 88,6       | 83,5 | +5,7            | +4,8  | 6,8                    | 6,1   | 5,7                    | 5,3  |
| 5+  | 92,7       | 89,4 | +4,0            | +5,8  | 4,5                    | 6,9   | 4,0                    | 6,3  |
| <b>Утесовская популяция <i>L. agilis</i></b>      |            |      |                 |       |                        |       |                        |      |
| 0   | –          | –    | –               | –     | –                      | –     | –                      | –    |
| 1+  | 35,8       | 37,5 | +35,7           | +37,5 | –                      | –     | 39,4                   | 43,2 |
| 2+  | 61,9       | 62,4 | +26,1           | +24,9 | 73,0                   | 66,4  | 28,8                   | 28,6 |
| 3+  | –          | 72,0 | –               | +9,6  | –                      | 15,3  | –                      | 11,0 |
| 4+  | –          | 79,6 | –               | +7,6  | –                      | 10,6  | –                      | 8,7  |
| 5+  | –          | 81,4 | –               | +1,8  | –                      | 2,2   | –                      | 2,0  |
| 6+  | –          | –    | –               | –     | –                      | –     | –                      | –    |
| 7+  | –          | –    | –               | –     | –                      | –     | –                      | –    |
| 8+  | 88,6       | –    | +26,7           | –     | 43,1                   | –     | 29,5                   | –    |
| <b>Ненинская популяция <i>L. agilis</i></b>       |            |      |                 |       |                        |       |                        |      |
| 0   | –          | –    | –               | –     | –                      | –     | –                      | –    |
| 1+  | 46,6       | –    | +46,6           | –     | –                      | –     | 49,3                   | –    |
| 2+  | –          | 65,9 | –               | +65,9 | –                      | –     | –                      | 76,6 |
| 3+  | 79,9       | –    | +33,3           | –     | –                      | –     | 35,2                   | –    |
| 4+  | 85,7       | –    | +5,8            | –     | 7,2                    | –     | 6,0                    | –    |
| 5+  | 94,5       | –    | +8,8            | –     | 10,3                   | –     | 9,3                    | –    |
| 6+  | –          | 86,0 | –               | +20,1 | –                      | 30,5  | –                      | 23,3 |
| <b>Тимирязевская популяция <i>Z. vivipara</i></b> |            |      |                 |       |                        |       |                        |      |
| 0   | 22,9       | 22,0 | +22,9           | +22,0 | –                      | –     | 33,9                   | 38,7 |
| 1+  | 40,8       | 38,7 | +17,9           | +16,7 | 78,1                   | 75,9  | 26,6                   | 29,4 |
| 2+  | 52,4       | 45,8 | +11,7           | +7,2  | 28,7                   | 18,6  | 17,4                   | 12,7 |
| 3+  | 58,6       | 53,2 | +6,2            | +7,4  | 11,8                   | 16,2  | 9,2                    | 13,0 |
| 4+  | 62,2       | 51,6 | +3,6            | –1,6  | 6,1                    | –3,0  | 5,3                    | –2,8 |
| <b>Першинская популяция <i>Z. vivipara</i></b>    |            |      |                 |       |                        |       |                        |      |
| 0   | 22,0       | 20,9 | +22,0           | +20,9 | –                      | –     | 33,6                   | 38,5 |
| 1+  | –          | –    | –               | –     | –                      | –     | –                      | –    |
| 2+  | 46,9       | 51,8 | +24,9           | +30,9 | 113,3                  | 147,9 | 38,1                   | 57,0 |
| 3+  | 59,7       | 52,1 | +12,7           | +0,3  | 27,1                   | 0,6   | 19,4                   | 0,6  |
| 4+  | 62,4       | –    | +2,7            | –     | 4,5                    | –     | 4,1                    | –    |
| <b>Кебезеньская популяция <i>Z. vivipara</i></b>  |            |      |                 |       |                        |       |                        |      |
| 0   | –          | –    | –               | –     | –                      | –     | –                      | –    |
| 1+  | 40,5       | 38,0 | +40,5           | +38,0 | –                      | –     | 63,8                   | –    |
| 2+  | –          | –    | –               | –     | –                      | –     | –                      | –    |
| 3+  | 56,1       | –    | +15,6           | –     | 38,4                   | –     | 24,5                   | –    |
| 4+  | 61,0       | –    | +4,9            | –     | 12,1                   | –     | 7,7                    | –    |

Окончание табл. 3

| Гавриловская популяция <i>Z. vivipara</i> |      |      |       |       |      |      |      |      |
|---|------|------|-------|-------|------|------|------|------|
| 1   | 2    | 3    | 4     | 5     | 6    | 7    | 8    | 9    |
| 0   | –    | –    | –     | –     | –    | –    | –    | –    |
| 1+  | 37,6 | 31,6 | +37,6 | +31,6 | –    | –    | 55,6 | 61,3 |
| 2+  | –    | 45,6 | –     | +14,0 | –    | 44,3 | –    | 27,2 |
| 3+  | 59,0 | 51,5 | +21,4 | +5,9  | –    | 12,9 | 31,6 | 11,5 |
| 4+  | 62,7 | –    | +3,7  | –     | 6,2  | –    | 5,4  | –    |
| Хакасская популяция <i>Z. vivipara</i>    |      |      |       |       |      |      |      |      |
| 0   | –    | –    | –     | –     | –    | –    | –    | –    |
| 1+  | 39,1 | 37,8 | +39,1 | +37,8 | –    | –    | 50,5 | 69,5 |
| 2+  | 52,5 | –    | +13,4 | –     | 34,3 | –    | 17,3 | –    |
| 3+  | 72,6 | 54,4 | +20,1 | +16,6 | 38,3 | –    | 26,0 | 30,5 |
| 4+  | 73,6 | –    | +1,02 | –     | 1,4  | –    | 1,3  | –    |

На склонах южной – юго-западной экспозиции при наличии большого количества удобных для зимовки трещин, каменистых и песчаных осыпей вышеперечисленные термические особенности почв способствуют более раннему началу весенней активности *L. agilis* в утесовской популяции. Так, например, на маршрутных учетах пресмыкающихся в 2002 г. в первых числах мая в утесовской популяции отмечено начало периода размножения, в то время как в тимирязевской – только появление первых активных особей. В 2003 г. на территории г. Томска (правобережье р. Томь) в условиях, сходных с таковыми утесовской популяции, первые активные *L. agilis* отмечены уже 10 апреля, в то время как местообитание тимирязевской популяции еще было покрыто снегом. Раннее весеннее появление взрослых ящериц способствует сдвигу дат начала периода размножения и откладки яиц, а особый термический режим легких почв, способствующий сокращению периода инкубации яиц, – более раннему появлению ювенильных особей (первые сеголетки в утесовской популяции в 2003 г. встречены уже 20 июля, что на 10–15 дней раньше, чем в тимирязевской популяции). Вышеперечисленные особенности местообитания утесовской популяции способствуют значительному (по сравнению с тимирязевской популяцией) увеличению сезона активности особей всех возрастов, включая ювенильных, вылупившихся из яиц раньше других.

Поэтому уже ко времени ухода на зимовку у ювенильных особей обнаруживаются внутрипопуляционные различия по длине тела. Однако после выхода из зимовки эти различия несколько сглаживаются, видимо, из-за высокой смертности молодых особей во время зимовки. Длина тела ювенильных самцов прыткой ящерицы несколько меньше, чем самок (табл. 3). Хотя различия недостоверны, эта тенденция наблюдается и в ряде других популяций, выборки из которых не включены в данный анализ. В популяциях подтаежной зоны скорость роста неполовозрелых самцов выше, чем самок, что позволяет к концу второго сезона активности несколько нивелировать различия в длине тела. Однако начиная с третьего сезона активности средняя длина тела самок превышает длину тела самцов. Эта тенденция сохраняется во всех последующих возрастных группах (см. табл. 3).

От рождения до третьей зимовки происходит быстрое увеличение размеров тела особей *L. agilis* (относительный прирост составляет около 110%) (см. рис. 2). Кроме того, скорость роста меняется в течение сезона активности – максимальный прирост отмечен в июне-июле – в период с максимальными суточными температурами – и составляет 18–20% каждый год (рис. 2). Минимальная скорость роста отмечена в месяцы, следующий после зимовки (май) и предшествующий зимовке (август), когда нестабильная температура окружающей среды и высокая влажность воздуха существенно ограничивают активность ящериц и беспозвоночных – их основных кормовых объектов, что сказывается на темпах роста.

У одновозрастных неполовозрелых самок и самцов *L. agilis* не выявлены достоверные межпопуляционные различия по длине тела, несмотря на существенные различия в датах начала основных фенологических явлений не только в популяциях из различных природных зон, но и близко расположенных. Сходный характер их роста объясняется, видимо, тем, что летняя активность ящериц жестко регламентируется термическим преферендумом, а осеннее прекращение сезона активности – продолжительностью фотопериода, что формирует сходную совокупную продолжительность сезона активности, а значит, и периода роста, и приводит к отсутствию межпопуляционных различий по длине тела.

**Живородящая ящерица.** В условиях подтаежной зоны рождение молодых особей *Z. vivipara* происходит обычно в течение 10–15 дней в июле. Однако даже при достаточно синхронном рождении ко времени ухода на зимовку у ювенильных особей наблюдаются некоторые внутривидовые различия по длине тела, которые объясняются не только сроками рождения, но и зависят от величины выводка: чем выше плодовитость самки, тем меньше размеры новорожденных и их индивидуальная масса [23].

Длина тела ювенильных самцов несколько меньше длины тела самок. В течение следующего сезона активности во всех популяциях эти различия сохраняются, что свидетельствует о сходной тенденции в скорости роста самцов и самок (см. табл. 3). После второй зимовки различия в размерах усиливаются почти во всех популяциях, что приводит к появлению различий в группе взрослых особей, перезимовавших трижды (тимирязевская популяция,  $p < 0,05$ ).

Более ранние, по сравнению с приткой ящерицей, сроки рождения и более длинный сезон активности сеголетков *Z. vivipara* определяют существенный относительный прирост длины тела еще до ухода на первую зимовку (до 46%) (см. рис. 2). В течение второго сезона активности сохраняется высокая скорость роста (относительный прирост около 40%), что позволяет части особей уже ко времени ухода на вторую зимовку приблизиться к группе половозрелых по значению длины тела. Быстрый темп роста неполовозрелых особей живородящей ящерицы несколько снижается после второй зимовки. В течение всего сезона активности после второй зимовки длина тела увеличивается незначительно (относительный прирост менее 10%).

Характер роста и средние значения длины тела неполовозрелых особей и взрослых самцов *Z. vivipara* сходны во всех исследованных популяциях

(межпопуляционные различия недостоверны). Скорость роста взрослых самок несколько различается. Самки *ad-3* из хакасской популяции имеют достоверно большую длину тела, чем одновозрастные из тимирязевской ( $U = 0$ ,  $p = 0,001$ ), першинской ( $U = 0$ ,  $p = 0,01$ ) и кебезеньской ( $U = 0$ ,  $p = 0,03$ ) популяций. Самки тимирязевской отличаются от самок першинской популяции ( $U = 3$ ,  $p = 0,01$ ). Эти различия сохраняются и в следующей возрастной группе при сравнении выборок: хакасская – кебезеньская ( $U = 0$ ,  $p = 0,02$ ) и хакасская – тимирязевская ( $U = 1$ ,  $p = 0,01$ ).

При сохранении стабильных микробиотических условий обитания популяции на протяжении ряда лет некоторые морфометрические показатели особей не изменяются или меняются несущественно. Так, в тимирязевских популяциях прыткой и живородящей ящериц не обнаружены достоверные различия по длине тела между особями одного возраста, рожденными в разные годы. Особи *L. agilis* генерации *sad-2* в 2002 г. ( $n = 4$ ):  $X \pm m = 65,37 \pm 4,96$  мм (53,6–76,5) не отличаются от таковых в 2003 г. – ( $n = 8$ ):  $X \pm m = 65,07 \pm 2,26$  мм (56,6–77,4). Средняя длина тела ювенильных особей *Z. vivipara*, рожденных в 2002 г. ( $n = 6$ ) составляет  $X \pm m = 21,81 \pm 0,18$  мм (21,2–22,2), в 2003 г. ( $n = 7$ ) –  $X \pm m = 22,4 \pm 0,26$  мм (21,5–23,4). Имеются данные, указывающие на значительные межгодовые, сезонные и межпопуляционные различия размеров особей в горных французских популяциях *Z. vivipara*: выявлены значимые внутривидовые различия между одновозрастными особями, рожденными в разные годы, межпопуляционные – между новорожденными ящерицами и взрослыми особями [52].

Быстрый темп роста несколько снижается у части особей *Z. vivipara* после второй зимовки, у *L. agilis* – после третьей (см. табл. 3). Часть особей *Z. vivipara* и все особи *L. agilis* к этому времени достигают половозрелости и «переходят» в группу взрослых животных, пополняя репродуктивное ядро популяции. С этого времени скорость роста ящериц замедляется, но не прекращается полностью, как у млекопитающих, достигших репродуктивного возраста [43]. Разница в возрасте между трехлетними и самыми крупными особями в одной популяции может быть достаточно велика (см. рис. 1). Однако относительный прирост существенно снижается во всех последующих генерациях. Это особенно хорошо прослеживается в тех популяциях, репрезентативные выборки из которых брались равномерно в течение всего сезона активности или наоборот, в сжатые сроки (утесовская и ненинская популяции *L. agilis*, першинская и тимирязевская *Z. vivipara*) (табл. 3).

Скорость роста у разных особей не одинакова, и самые старые животные не всегда имеют самые крупные размеры (см. рис. 1). Это согласуется с предположением ряда авторов о том, что самые старшие возрастные группы многих пойкилотермных животных представлены самыми медленно растущими особями [15, 53, 54].

Таким образом, результаты наших исследований показывают, что рост *L. agilis* и *Z. vivipara* в условиях юго-востока Западной Сибири характеризуется рядом общих закономерностей, присущих большинству рептилий [35, 43]: 1) имеет сезонный характер; 2) высокая скорость роста молодых особей замедляется с наступлением половозрелости, и 3) темпы роста посте-

пенно снижаются; 4) скорость роста индивидуальна даже у особей в одной популяции; 5) медленнорастущие особи достигают большего возраста.

### Заключение

Модифицированным методом определения возраста (по шлифам костей в поляризованном свете) показано, что в юго-восточной части Западной Сибири максимальный возраст *L. agilis* – не менее 8 зимовок. Он зафиксирован у самки на северной периферии распространения вида – в утесовской популяции. В тимирязевской выборке старшая генерация (особи после 5 зимовок) представлена в равной мере и самками, и самцами. В ненинской выборке максимальный возраст отмечен у самца – 6 зимовок. Высокая доля особей *ad-5* во всех выборках позволяет предположить наличие в популяциях особей более старших генераций

В популяциях *Z. vivipara* не встречены особи, перезимовавшие более четырех раз. Можно предположить, что это предельный возраст для особей данного вида в этой части ареала. Встречаемость самцов, переживших четыре зимовки, невысока, а в некоторых популяциях они не отмечены вовсе. Одной из причин этого является высокая смертность взрослых самцов, представляющих самую подвижную часть популяции.

Выявленные видовые особенности роста сводятся к следующему. Различия в размерах наблюдаются уже у ювенильных особей обоих видов ящериц. Они закладываются на стадии эмбрионального роста и могут изменяться в зависимости от сроков рождения. В северных периферийных популяциях *L. agilis* максимальный прирост у полувзрослых особей, переживших одну и две зимовки, зафиксирован в июне и июле, минимальный – после выхода из зимовки и перед уходом на зимовку.

*Z. vivipara* активна при более низких температурах, чем *L. agilis*, и скорость ее роста достаточно высока и относительно постоянна в течение всего сезона активности (включая май и август), после второй зимовки она существенно снижается. Скорость роста неполовозрелых самцов *L. agilis* выше, чем скорость роста самок, но длина тела взрослых самок больше, чем самцов. Самцы *Z. vivipara* во всех возрастных группах имеют меньшую скорость роста, чем самки, что приводит к появлению значимых различий по длине тела в группе взрослых животных.

Скорость роста особей и демографическую структуру популяций определяют условия обитания (высота над уровнем моря, мезо- и микрорельеф, экспозиция, тип почвы, термический режим, увлажненность, характер растительности, а также погодные условия конкретного года), которые существенно корректируют даты начала основных фенологических явлений в популяциях лацертидных ящериц из различных зон, подзон и высотных поясов юго-востока Западной Сибири. В идентичных по экологическим условиям местообитаниях формируются популяции со сходным характером роста особей и демографической структурой; в отличных – различия во многом сглажены благодаря терморегуляторной способности ящериц. Родившиеся раньше или более крупные ювенильные особи обоих видов име-

ют больше шансов пополнить репродуктивно активную часть популяций уже после второй зимовки.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам отдела эмбриологии ГУ НИИ морфологии человека РАМН (г. Москва) за методическую помощь.

### Литература

1. Иценко В.Г. Разнообразие характеристик жизненных циклов в популяциях амфибий // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1998. С. 197–198.
2. Avery R.A. Age-structure and longevity of Common lizard (*Lacerta vivipara*) populations // J. Zool. 1975. Vol. 176, № 4. P. 555–558.
3. Pilorge T., Castanet J. Determination de l'age dans une population naturelle du lizard vivipara (*Lacerta vivipara* J., 1787) // Acta oecol. Oecol. Gen. 2. 1981. № 1. P. 3–16.
4. Pilorge T. Strategie adaptative d'une population de montagne de *Lacerta vivipara* // Oikos. 1982. № 39. P. 206–212.
5. Pilorge T., Xavier F. Le lizard vivipare (*Lacerta vivipara*) dans la region du Puy – de Dome: Ecologie et strategie de reproduction // Ann. Stat. Boil. Besse-en-Chandesse. 1981. № 15. P. 32–59.
6. Benoit H. Maturite sexuelle et age a la premiere reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara* // Can. J. Zool. 1985. Vol. 63, № 8. P. 1773–1777.
7. Bauvens D., Verhryen R.F. The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*: differences between individual females // J. Herpetol. 1985. Vol. 19, № 3. P. 353–364.
8. Glandt D. Populationsdynamik und Reproduktion experimentell angesiedelter Zaundeidechsen (*Lacerta agilis*) und Waldeidechsen (*Lacerta vivipara*) // Biologie und Schutz der Zaundeidechse (*Lacerta agilis*). Mertensiella. 1. Bonn, 1988. S. 167–177.
9. Olsson M. Ecology of a Swedish population of the sand lizard (*Lacerta agilis*) – a preliminary report // Biologie und Schutz der Zaundeidechse (*Lacerta agilis*). Mertensiella. 1. Bonn, 1988. P. 86–91.
10. Rahmel U., Meyer S. Populationsökologische Daten von *Lacerta agilis argus* (Laurenti, 1768) aus Niederösterreich // Biologie und Schutz der Zaundeidechse (*Lacerta agilis*). Mertensiella. 1. Bonn, 1988. S. 220–234.
11. Castanet J. Age Estimation and Longevity in Reptiles // Gerontology. 1994. Vol. 40. P. 174–192.
12. Amat F., Llorente G.A., Carretero M.A. Reproductive cycle of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in its southwestern range // Amphibia-Reptilia. 2000. Vol. 21. P. 463–476.
13. Roig J.M., Carretero M.A., Llorente G.A. Reproductive cycle in a Pyrenean oviparous population of the common lizard (*Zootoca vivipara*) // Netherlands Journal of Zoology. 2000. Vol. 50, № 1. P. 15–27.
14. Blanke I. Die Zaundeidechse zwischen Licht und Schatten. Laurenti-Verlag, Bielefeld, 2004. 160 s.
15. Смирин Э.М. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 1. С. 111.
16. Поповина А.Д. О питании и размножении ящериц в южной части лесного Приобья // Фауна и экология животных Приобья. Новосибирск, 1976. С. 36–42.
17. Даниелян Ф.Д., Симонян А.А., Яблоков А.В., Смирин Э.М. Развитие и рост // Прыткая ящерица: Монографическое описание вида. М.: Наука, 1976. С. 227–245.
18. Коротков Ю.М., Левинская И.К. Экология амфибий и рептилий острова Сахалин // Экология и зоогеография некоторых позвоночных суши Дальнего Востока. Владивосток, 1978. С. 3–15.

19. Яковлев В.А. Материалы по биологии прыткой ящерицы в Алтайском заповеднике // Периодические явления в жизни животных: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1983. С. 120–131.
20. Глазов М.В., Замолотчиков Д.Г. Структура и продуктивность популяций живородящей ящерицы и их роль в экосистеме // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 55–56.
21. Roitberg E.S., Smirina E.M. Age, body size and growth of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata*: a comparative study of two closely related lizard species based on skeletochronology // J. Herpetol. 2006. Vol. 16. P. 133–148.
22. Куранова В.Н. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1998. 24 с.
23. Орлова В.Ф., Куранова В.Н., Булахова Н.А. Размножение живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в восточной части ареала // Вестник Томского государственного университета. Приложение № 8: Матер. науч. конф., симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ. 2003. С. 150–158.
24. Булахова Н.А., Куранова В.Н., Савельев С.В. Демографические характеристики популяций лацертидных ящериц юга Западной Сибири // Сибирская зоологическая конференция: Тез. докл. Всерос. конф., посв. 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН, 15–22 сентября 2004 г., Новосибирск. Новосибирск, 2004. С. 232.
25. Orlova V.F., Kuranova V.N., Bulakhova N.A. Some aspects of reproductive biology of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in the asian part of its area // Herpetologica Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12–16, 2003, St. Petersburg, Russ. J. Herpetol., 12 (Suppl.). 2005. P. 201–204.
26. Куранова В.Н., Патраков С.В., Кречетова О.А. Эколого-популяционные особенности и межвидовые отношения лацертидных ящериц (*Lacerta agilis* и *Zootoca vivipara*) в зоне симпатрии // Популяционная экология животных. Томск: Томский государственный университет, 2006. С. 150–152.
27. Kuranova V.N., Patrakov S.V., Kretchetova O.A., Baranovskaya N.V. Ecological and population peculiarity, interspecies relations of the Lacertid lizards *Zootoca vivipara* and *Lacerta agilis* in sympatry zone. // Waldeidechse Common Lizard International symposium, 17–19.11.2006. Bonn, 2006. P. 21–22.
28. Saveliev S.V., Bulakhova N.A., Kuranova V.N. Reproductive activity of *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* (Reptilia: Sauria: Lacertidae) in western Siberia // In: M. Vences, J. Kohler, T. Ziegler, W. Bohme (eds): Herpetologia Bonnensis II. Proc. of the 13<sup>th</sup> Congr. of the Soc. Eur. Herpetol., 2006. P. 133–137.
29. Корнилова М.Б., Савельев С.В., Северцов А.С. Ускоренный метод определения возраста бесхвостых амфибий по шлифам фаланг // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 10. С. 1581–1584.
30. Castanet J. Etude histologique des marques squelettiques de croissance chez *Vipera aspis* (L.) (Ophida, Viperidae) // Zoologica Scripta. 1974. Vol. 3. P. 137–151.
31. Castanet J. Quelques observations sur la presence et la structure des marques squelettiques de croissance chez les amphibiens // Extrait du Bulletin de Societe Zoologique de France. 1975. T. 100, № 4. P. 603–620.
32. Смирин Э.М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 144–153.
33. Волкова О.В., Елецкий Ю.К. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина, 1971. 272 с.
34. Шляхтин Г.В., Голикова В.Л. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий // Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1986. 78 с.
35. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 291 с.
36. Боркин Л.Я., Тихенко Н.Д. Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма окраски, роста, структуры популяций и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Экология и систематика амфибий и рептилий: Тр. Зоологического ин-та АН СССР. Л.: Зоологический институт АН СССР, 1979. Т. 89. С. 18–54.



37. Клейненберг С.Е., Смирин Э.М. К методике определения возраста амфибий // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 7. С. 1090–1094.
38. Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 283 с.
39. Орлова В.Ф., Смирин Э.М. Определение возраста артинской ящерицы (*Lacerta derjugini* Nik.) в природной популяции // Биол. науки. Сер. зоол. 1983. № 9. С. 53–57.
40. Roytberg E.S., Smirina E.M. Age and size structure of some populations of the lizards *Lacerta agilis boeica* and *L. strigata* from Eastern North Caucasus // Scientia Herpetologica, 1995. P. 224–228.
41. Owerkowicz T., Crompton A.W. Growth, modelling and remodelling in the bones of varanids: Abstr. Annu. Meet. Soc. Intergr. and Compar. Biol., (Chicago, Ill.) // Amer. Zool. 1996. Vol. 36, № 5. С. 75.
42. Sinsch U., Di Tada I., Martino A. Skeletochronological assessment of age and growth in the neotropical lizard *Pristidactylus achalensis* (Iguanidae) // Herpetol.'97 : Abstr. 3rd World Congr. Herpetol., Prague, 2–10 Aug., 1997. Prague, 1997. P. 193.
43. Сергеев А.М. Материалы к вопросу о постэмбриональном росте рептилий // Зоол. журн. 1937. Т. 16, вып. 4. С. 723–735.
44. Булахова Н.А. Распределение и некоторые экологические особенности прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) предгорий Северо-Восточного Алтая // Алтай: экология и природопользование: Матер. II Российско-монгольской науч. конф. молодых ученых и студентов. Бийск: НИЦ БПГУ, 2003. С. 85–88.
45. Conn B. The continuing story of Lizard Hill // Brit. Herpetol. Soc. Bull. 1999. № 70. P. 7–10.
46. Strijbosch H. Reproductive biology and conservation of the Sand Lizard // Biologie und Schutz der Zaundeichse (*Lacerta agilis*). Mertensiella. 1. Bonn, 1988. P. 132–145.
47. Мелкумян Л.С. Рост полосатой ящерицы (*Lacerta strigata*) на равнине и в горах // Зоол. журн. 1983. Т. LXII, вып. 4. С. 580–584.
48. Замолодчиков Д.Г., Гильманов Т.Г. Полевое исследование и моделирование динамики численности и биоэнергетики популяций живородящей ящерицы // Новые аспекты исследования биологии флоры и фауны СССР. М.: Наука, 1988. С. 8–11.
49. Иценок В.Г. Земноводные и пресмыкающиеся ХМАО // Экология Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень: Софт Дизайн, 1997. С. 112.
50. Климат России / Под ред. Н.В. Кобышевой. СПб.: Гидрометеиздат, 2001. 656 с.
51. Агроклиматические ресурсы Томской области / Отв. ред. М.И. Черникова. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 147 с.
52. Pilorge T. Density, size structure and reproductive characteristic of three populations of *Lacerta vivipara* (Sauria, Lacertidae) // J. Herpetol. 1987. Vol. 43, № 3. P. 345–356.
53. Ricker W.E. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, productions, and yield // J. Fish. Res. Board Canada. 1969. Vol. 26, № 3. P. 479–541.
54. Castanet J., Smirina E. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // Annales des Sciences Naturelles. Zoologie. 13e Série. 1990. Vol. 11. P. 191–196.