

ЗООЛОГИЯ

УДК 598.11 + 591.5 (571.1)
doi: 10.17223/19988591/50/4

Л.А. Эпова¹, В.Н. Куранова², В.В. Ярцев^{2,3}

¹ ФГБУ «Заповедное Прибайкалье», г. Иркутск, Россия

² Национальный исследовательский Томский государственный университет,
г. Томск, Россия

³ Сибирский государственный медицинский университет, г. Томск, Россия

Особенности размножения живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Sauria, Lacertidae) различных высотных поясов Кузнецкого Алатау

Для выявления специфики горных популяций широкоареального вида пресмыкающихся – *Zootoca vivipara* – проанализированы различные аспекты ключевого процесса, обеспечивающего их существование в экстремальных условиях, – размножения. В весенне-осенние периоды 2012–2016 гг. исследованы популяции вида подгольцового и горнолесного поясов западного макросклона центральной части хребта Кузнецкого Алатау (54–55° N, 87–88° E, юго-восток Западной Сибири). Выявлено, что длительность активного периода составляет 85–152 суток и зависит от высоты местности и погодных условий года наблюдений. Фенологические фазы репродуктивного периода, половые циклы самцов и самок отличаются временными характеристиками, корректируемыми условиями среды конкретного высотного пояса: сокращение сезона активности *Z. vivipara* при продвижении в горы сопровождается более поздним возрастом наступления половой зрелости самцов и самок. Для сезонной динамики относительного объема семенников характерны высокие значения параметра в периоды выхода из зимовки, размножения и к концу сезона активности. Размеры семенников коррелируют с длиной тела самцов ($p < 0,01$). У самок вителлогенез отмечен после выхода с зимовки, овуляция и оплодотворение – в мае – начале июня, беременность, роды – в третьей декаде июля – августе. Выявлены более широкая вариабельность плодовитости размножающихся самок разного возраста и высокая средняя плодовитость самок в низкогорье и среднегорье по сравнению с высокогорьем. Среднемноголетняя популяционная плодовитость самок всех высотных поясов – 7,3 (7,1–7,6), что на 1,2 выше, по сравнению с равнинными популяциями вида юго-востока Западной Сибири и в целом по ареалу ($p < 0,001$). Размах внутривидовой изменчивости плодовитости в горах (3–11) ниже, чем на равнине (2–12). Выявлена связь длины и массы самок с размером выводка ($p < 0,01$).

Ключевые слова: *Zootoca vivipara*; репродуктивная биология; горные популяции; Западная Сибирь.

Введение

Живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) имеет обширный евроазиатский ареал, населяя лесную и лесостепную зоны. В горы проникает до высоты 2 900 м над уровнем моря [1], что обеспечивается широкой экологической пластичностью вида [2].

Горные территории характеризуются резко выраженной вертикальной поясностью и различными климатическими условиями, что оказывает существенное влияние на пойкилотермных позвоночных животных, включая ящериц. Изменчивость одного и того же вида в пределах разных вариантов поясности носит разнонаправленный характер, что указывает на необходимость проведения исследований с учетом высотной и секторальной неоднородности горных ландшафтов [3, 4].

Сведения о специфике репродуктивной биологии горных популяций живородящей ящерицы малочисленны, хотя они представляют значительный интерес для выявления тенденций внутривидовой изменчивости данного вида, ставшего модельным объектом для изучения ряда вопросов эволюционной биологии пресмыкающихся [4–6]. В настоящее время имеются сведения об особенностях репродуктивной биологии горных популяций вида в Западных Карпатах [3], Маркакольской котловине и Южном [2] и Северо-Восточном Алтае [7].

Одной из горных территорий, которые заселяет живородящая ящерица на юго-востоке Западной Сибири, является Кузнецкий Алатау [8]. Этот меридионально расположенный хребет, входящий в состав Алтае-Саянской горной страны, обладает уникальными природно-климатическими условиями. При небольших высотах в нём встречается весь спектр поясов от лесов до горных тундр, а ледники и летующие снежники существуют на необычно низких высотах – 1200–1500 м н.у.м., что не характерно ни для одного из внутриконтинентальных районов Северного полушария аналогичных широт [8]. В настоящее время для Кузнецкого Алатау описаны характер вертикального распределения пресмыкающихся [8] и демографические особенности популяций *Z. vivipara* [9]. Цель данной работы – выявление особенностей репродуктивной биологии популяций *Z. vivipara* различных высотных поясов западного макросклона Кузнецкого Алатау.

Материалы и методики исследований

Сбор материала по экологии живородящей ящерицы осуществлен в весенне-летний период 2012–2016 гг. на трех ключевых участках различных высотных поясов западного макросклона центральной части хребта Кузнецкого Алатау (54–55° N, 87–88° E): подгольцовом (высокогорье) и горно-лесном с двумя подпоясами – темнохвойной (среднегорье) и черневой (низкогорье) тайги.

Для изучения сезонной активности *Z. vivipara* отмечали первые встречи после зимовки весной, время наступления периодических линек, начало

брачного периода, сроки появления сеголеток, даты ухода на зимовку. При проведении исследований с помощью ртутного термометра фиксировали температуры ($^{\circ}\text{C}$) воздуха, поверхности почвы, отмечали погодные условия. Отловленных животных взвешивали на электронных весах с точностью до 0,1 г. После наркотизирования новокаином измеряли длину тела (L – *Longitudo corporis*) и хвоста ($L. cd.$ – *Longitudo caudalis*) с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Программа исследований рассмотрена и утверждена на заседании научно-технического совета заповедника (протокол № 2 от 06.04.2012 г.). Все используемые процедуры соответствуют международным и национальным требованиям по гуманному обращению с животными.

Генеративный статус животных оценивали по окраске и размерам яичников, яйцеводов и семенников особей [10]. Половозрелыми считались самки с желтыми и желтеющими фолликулами в яичниках, либо яйцами в яйцеводах, либо с желтыми телами в яичниках (родившие). Начало беременности определяли по состоянию половой системы самок, у которых прошла овуляция. Для оценки фаз репродуктивного цикла и потенциальной плодовитости у беременных самок, отловленных в мае–июне при вскрытии оценивали окраску и размеры ооцитов, количество желтых тел и эмбрионов разных стадий развития [11]. Определение реальной плодовитости (F) проводили в конце репродуктивного периода (июль–август, среднегорье и высокогорье) при содержании беременных самок в отдельных пластиковых контейнерах до родов. В ходе наблюдений за родами хронометрировали время вылупления детенышей из пленки, количество живых и мертвых экземпляров. У всех новорожденных определяли массу тела с точностью до 0,1 г, длину тела и хвоста – с точностью до 0,01 мм.

Половозрелость самцов определена по размерам тела и семенников. Состояние половой системы самцов в течение сезона активности оценивали, измеряя максимальные длину (L_{tes}) и диаметр (D_{tes}) семенников с точностью до 0,1 мм. В качестве интегрального показателя размера семенника использовали его объём (V_{tes}) [12], который рассчитывали по формуле объёма эллипсоида

$$V_{tes} = \frac{1}{6} \times \pi \times L_{tes} \times D_{tes}^2.$$

Состояние репродуктивных органов изучено у 114 самок и 61 самца (табл. 1).

На основе сопоставления состояния половой системы и данных об абсолютном возрасте, полученных нами ранее методом скелетохронологии [9], проведена оценка возраста наступления половой зрелости самцов и самок, проанализирована зависимость плодовитости самок от их возраста.

Для характеристики погодных условий периода наблюдений использованы данные (результаты 12 измерений в сутки температуры, влажности, силы ветра, осадков) открытой электронной базы «Метеоцентр» [13] по метео-

станциям Центральный Рудник (код 29654, 55°2' N, 87°6' E, 495 м над ур. м.) и Ненастная (код 29752, 54°45' N, 88°49' E, 1 183 м над ур. м.).

Таблица 1 [Table 1]

Координаты, абсолютная высота местообитаний, количество исследованных особей живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* Кузнецкого Алатау за период 2012–2016 гг.
[Geographic coordinates, habitat altitude and the number of the studied viviparous lizards, *Zootoca vivipara* (Kuznetsk Alatau, 2012-2016)]

Популяция (координаты и высота местности местообитания) [Population (coordinates and habitat altitude)]	♀		♂	
	Количество экземпляров [Number of individuals]	Из них половозрелые [Adult], n / %	Количество экземпляров [Number of individuals]	Из них половозрелые [Adult], n / %
Высокогорная (54°19' с. ш., 88°24' в. д., 1009–1600 м н.у.м.), III декада мая – август, 2012–2013 [Highlands (54°19' N, 88°24' E, 1009-1600 m a.s.l.), III decade of May – August, 2012-2013]	58	45 / 77,6	24	17 / 70,8
Среднегорная (54°13' с. ш., 88°57' в. д., 500–800 м н.у.м.), II декада мая – август, 2015–2016 [Midlands (54°13' N, 88°57' E, 500-800 m a.s.l.), II decade of May – August, 2015-2016]	16	10 / 62,5	4	4 / 100
Низкогорная (54° 27' с. ш., 87° 56' в. д., 290–350 м н.у.м.), III декада апреля – II декада сентября, 2012–2016 [Lowlands (54°27' N, 87°56' E, 290-350 m a.s.l.), III decade of April – II decade of September, 2012-2016]	58	25 / 43,1	33	29 / 87,9
Всего [Total]	114	80 / 70,2	61	50 / 82,0

Статистическая обработка данных проведена в программе StatSoft STATISTICA 8.0. Рассчитаны следующие описательные статистики: размер выборки (n), средняя арифметическая величина (M), границы минимальных и максимальных значений (Min-Max), стандартная ошибка средней арифметической величины (m_M), коэффициент вариации (Cv , %) и его стандартная ошибка (m_{cv}). Для выявления межгодовых отличий встречаемости самок с неоплодотворенными яйцами (ооцитами), а также родивших мертвых детенышей использован критерий Фишера (F). Для попарного сравнения выборочных совокупностей использованы критерии: Стьюдента (t_{st}) – для признаков, имеющих нормальное распределение, и Манна–Уитни (U -test) – в случае отличного от нормального распределения. Уровень связей между репродуктивными параметрами оценен через коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Во всех случаях статистическую значимость различий результатов считали при достижении порога вероятности 5% ($p \leq 0,05$).

Результаты исследования

Фенология репродуктивного периода. В Кузнецком Алатау, в зависимости от хода весны, выход с зимовок *Z. vivipara* происходит при повышении дневных температур воздуха выше 8 °С, субстрата – 7 °С. В низкогорье этот период начинается со II–III декады апреля, в холодные весны затягивается до первой декады мая. В среднегорье первые встречи отмечены в первой декаде мая, а самое раннее пробуждение за период исследований – 30 апреля. В высокогорье активный период, по сравнению с низкогорьем и среднегорьем, начинается позже на две-четыре недели (вторая половина мая – начало июня). Предпочитаемые температуры сходны с таковыми в низкогорье.

Весной в зависимости от погодных условий ящерицы активны ближе к полудню и во второй половине дня: наибольшая встречаемость отмечена в ясные безветренные дни при температуре воздуха 16–20 °С, субстрата – 19–22 °С, наименьшая – в пасмурную погоду после продолжительных осадков, при температурах воздуха 8–15 °С, субстрата – 9–15 °С. Они линяют и через 5–7 дней после пробуждения приступают к размножению. В низкогорье Кузнецкого Алатау спаривание происходит вскоре после выхода с зимовок, в I–II декаде мая. Сроки спаривания варьируют в разные годы и у отдельных животных, поэтому появление сеголеток в популяциях происходит со значительным интервалом (от одной недели до месяца).

В июле особи *Z. vivipara* наиболее активны днем с 12 до 16 ч при широком диапазоне температур воздуха (12–38 °С) и субстрата (18–42 °С). В целом в жаркую погоду ящерицы прячутся в убежища, однако единичные молодые особи зарегистрированы в 13–14 ч при температуре воздуха 35–38 °С на россыпях камней с нагретой поверхностью до 38–42 °С.

Появление молодых в низкогорье происходит в I–II декадах июля, среднегорье – I–III декадах июля, а в высокогорье – III декаде июля – II декаде августа. В среднегорной популяции *Z. vivipara* рождение детенышей происходит раньше, чем в высокогорной. Так, в 2016 г. в среднегорье появление сеголеток зарегистрировано 1 июля, а в высокогорье – 11–15 августа. Межгодовые отличия в сроках начала родов достигают трех недель, а межпопуляционные – до полутора месяцев и определяются погодными условиями конкретного года. По распределению температуры и осадков существенно выделился 2013 г.: в высокогорье зарегистрировано самое высокое годовое количество осадков – 2 060 мм, сумма положительных температур за период, когда среднесуточная температура воздуха выше +10 °С, составила 1 161 °С, средняя годовая температура – 2 °С, ГТК = 2,1. При этом в начале сентября выпал снег (по данным метеостанции «Ненастная» [13]). Во II декаде августа 2013 г. в высокогорье у самок в яйцеводах отмечены эмбрионы разных стадий развития (от 30-й до 39-й стадии). Последние особи зарегистрированы 29 августа, и, возможно, часть беременных самок ушла на зимовку с эмбрионами. Таким образом, за период 2012–2016 гг. колебания

длительности активного периода *Z. vivipara* составили от 85 до 152 суток (низкогорье – 115–145, среднегорье – 128–152, высокогорье – 85–123 суток) и зависят от погодных условий периода наблюдений. Уход в зимовку *Z. vivipara* в различных высотных поясах западного макросклона Кузнецком Алатау происходит с III декады августа по III декаду сентября.

Возраст наступления половой зрелости. В низкогорной популяции *Z. vivipara* самки размножаются в возрасте 2–6 лет, но репродуктивное ядро составляют трехлетние особи (64%) (рис. 1, А). Зарегистрированный возраст размножающихся самцов – 2–4 года, доминируют особи двух (42,4%) и трех (51,5%) лет (рис. 1, В). В среднегорье возраст размножающихся самок – 3–5 лет, самцов – 2–3 года, большую долю в выборке составляют трехлетние самки (50%) и двухлетние самцы (75%). В высокогорной популяции в размножении участвуют самки в возрасте 3–8 лет, при этом значительную часть составляют особи четырех (26,7%) и пяти (40%) лет. В популяции *Z. vivipara* высокогорья, по сравнению с низкогорьем, отмечен больший размах возраста размножающихся самцов – от двух до восьми лет, при этом максимальную долю составляют особи, пережившие две зимовки (54,2%) (рис. 1, А, В).

В низкогорной и высокогорной популяциях *Z. vivipara* Кузнецкого Алатау средний возраст размножающихся самок выше, по сравнению с самцами ($U=1531$; $Z=5,5$; $p<0,001$). В среднегорной популяции не выявлены отличия по возрасту наступления половой зрелости самцов и самок ($U=4,5$; $Z=1,8$; $p>0,05$). Размножающиеся самки высокогорной популяции старше, чем низкогорной ($U=949$; $Z=4,3$; $p<0,001$), а в среднем возрасте размножающихся самцов не обнаружено межпопуляционных различий ($U=363$; $Z=0,53$; $p>0,05$).

Репродуктивный цикл самцов. В период исследований наблюдали следующую картину сезонной динамики размеров семенников самцов трех популяций (рис. 2). Высокие значения относительного объема семенника отмечены у самцов в период выхода из зимовки и размножения – I–III декады мая. После окончания брачного периода и спаривания эти показатели снижаются, такая тенденция продолжается до конца июня, когда зарегистрированы наименьшие относительные объемы семенников. В июле семенники вновь увеличиваются в объемах, а к концу сезона активности наблюдаются наибольшие значения относительного объема семенников. Во всех исследованных популяциях выявлена высокая положительная корреляция между длиной тела самцов и размерами семенников ($r_s=0,63$; $p<0,01$; $n=50$). Минимальная длина тела размножающихся самцов составила 46–47 мм.

Репродуктивный цикл самок. За время наблюдений отмечены все три этапа репродуктивного цикла самок: 1 – с момента пробуждения до овуляции (вителлогенез, спаривание); 2 – от оплодотворения до рождения детенышей; 3 – от родов до ухода на зимовку.

В низкогорье сразу после пробуждения (III декада апреля – I декада мая) у половозрелых самок фолликулы желтые, некрупные, диаметром 2–3 мм.

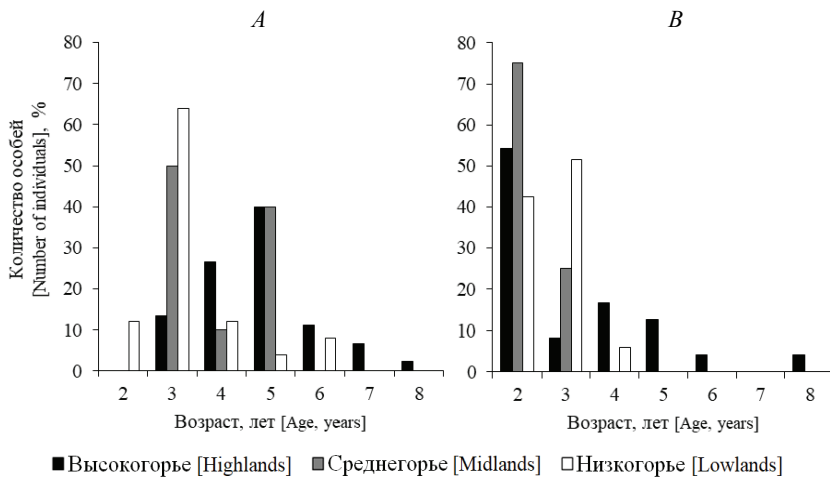


Рис. 1. Возрастной состав размножающихся самок (А) и самцов (В) ($n=80$ и 50 соответственно) живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* трех высотных поясов Кузнецкого Алатау
 [Fig. 1. Age distribution of mature females (A) and males (B) ($n=80$ and 50 respectively) of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* in three high-altitude zones of the Kuznetsk Alatau]

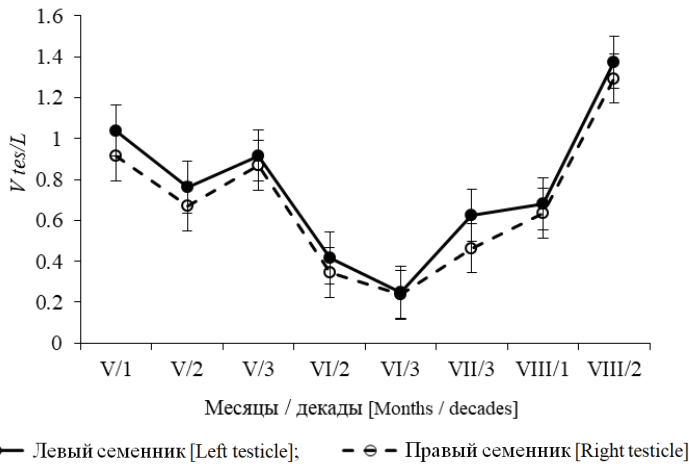


Рис. 2. Сезонная динамика относительного объема семенников $M_{V_{tes/L}} \pm m_M$ половозрелых самцов живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* в течение периода активности ($n=50$)
 [Fig. 2. The dynamics of the relative volume of the testes $M_{V_{tes/L}} \pm m_M$ of mature *Zootoca vivipara* males during the period of their activity ($n=50$)]

Непосредственно перед овуляцией, во II–III декадах мая, самки имеют фолликулы двух типов: мелкие белые и крупные (4–5 мм) ярко-желтые фолликулы. После овуляции и оплодотворения (III декада мая – II декада июня) фолликулы еще больше увеличиваются в размерах (5–6 × 8–10 мм) и выхо-

дят в яйцеводы. Далее происходит развитие эмбрионов, которое продолжается до конца июля – начала августа.

Роды, плодовитость. Длина тела рожавших самок варьирует в пределах 54,1–79,3 (69,6±0,63) мм. При анализе объединенной выборки отмечена зависимость плодовитости от длины ($r_s=0,4$) и массы ($r_s=0,42$) тела самок ($p<0,01$; $n=80$) (рис. 3).

Согласно нашим данным, в Кузнецком Алатау самки живородящей ящерицы рожают в среднем 7,2±0,2 (*lim* 3–10) (высокогорье), 7,1±0,3 (*lim* 4–11) (среднегорье) и 7,6±0,3 (*lim* 4–10) (низкогорье) детенышей. Статистически значимые межпопуляционные отличия плодовитости самок живородящей ящерицы не выявлены ($U=483,5$; $Z=-0,96$; $p>0,05$). Тем не менее следует отметить тенденцию к снижению плодовитости с высотой: наибольшая средняя плодовитость самок *Z. vivipara* характерна для низкогорья Кузнецкого Алатау, в высокогорье эти показатели ниже. Минимальная плодовитость (3) зарегистрирована в высокогорье Кузнецкого Алатау, максимальная (11) – в среднегорье.

Наименьшие размеры выводков отмечены для самок двух-трех лет, наибольшие – для самок пяти-шести лет (см. рис. 3). Плодовитость самок семи ($n=3$) и восьми лет ($n=1$) ниже, по сравнению с пяти- ($n=23$) и шестилетними ($n=7$). В целом связь плодовитости с возрастом самок не выявлена ($r_s=0,16$, $p>0,05$), хотя коэффициент корреляции длины тела и возраста высок ($r_s=0,63$, $p<0,01$). Однако в выборке самок двух-шести лет отмечена статистически значимая положительная слабая связь плодовитости с возрастом ($r_s=0,24$, $p<0,05$).

В отличие от низко- и среднегорной популяций *Z. vivipara* в высокогорье у части самок (15%, $n=8$) в яйцеводах отмечены неоплодотворенные яйца. По частоте их встречаемости выявлены межгодовые отличия: в 2012 г. доля самок с неоплодотворенными яйцами выше, чем в 2013 г. ($\varphi_{эмп}=2,59$; $p<0,01$). Часть детенышей ($n=4$) в выборках – мертворожденные, при этом их доля в 2013 г. ниже, чем в 2012 ($\varphi_{эмп}=2,01$; $p<0,05$) (табл. 2).

Новорожденные (97%) появлялись в оболочках и освобождались от них в интервале от 30 до 150 минут (рис. 4). Длина их тела составила в среднем 21,05±0,2 мм (табл. 3). Мертвые детеныши выглядели полностью сформированными, но по сравнению с живыми имели меньшие размеры ($p<0,01$).

Пол новорожденных не определяли, поэтому мерные признаки и индексы представлены для смешанной выборки. Установлены межпопуляционные различия: длина тела новорожденных среднегорной популяции *Z. vivipara* больше, по сравнению с высокогорной ($U=235$; $Z=4,6$; $p<0,001$) (см. табл. 3). Значимых межпопуляционных различий массы и длины хвоста не обнаружено. Выявлена обратная зависимость размеров детенышей от плодовитости самок *Z. vivipara* ($r_s=-0,51$, $p<0,05$).

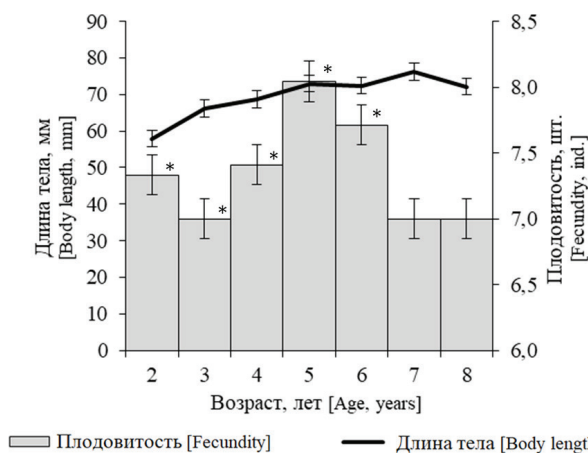


Рис. 3. Длина тела $M_L \pm m_M$ и плодовитость $M_F \pm m_M$ самок живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (n=80) разных возрастных групп. *Примечание.* *Статистическая значимость связи плодовитости с возрастом самок ($p < 0,05$)
[Fig. 3. Body length $M_L \pm m_M$ and fecundity $M_F \pm m_M$ of *Zootoca vivipara* females (n=80) by different age groups. *Note.* *Correlation of fecundity with females' age is statistically significant ($p < 0.05$)

Таблица 2 [Table 2]

Общая плодовитость самок живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* и доля жизнеспособных особей в выводках (Кузнецкий Алатау, высокогорье, 2012–2013 гг.)
[Females' fecundity of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* and the proportion of live individuals in the clutch (Kuznetsk Alatau, high mountains, 2012-2013)]

Показатель [Indicator]	2012 г.	2013 г.
Количество отловленных самок, всего / с неоплодотворенными яйцами, экз. [The number of captured females, total / with unfertilized eggs, n]	7 / 4	39 / 4
Общая плодовитость, экз. [Fecundity, n]	50	285
Жизнеспособное потомство, экз. / % [Viable offspring, n / %]	45 / 90	280 / 98,2
Неоплодотворенные яйца, экз. / % [Unfertilized eggs, n / %]	3 / 6	3 / 1,1
Мертворожденные, экз. / % [Stillborn, n / %]	2 / 4	2 / 0,7

Таблица 3 [Table 3]

Параметры тела новорожденных особей живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* в популяциях Кузнецкого Алатау
[Newborn individuals' body parameters of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* of the Kuznetsk Alatau]

Популяция [Population]	Показатель [Indicator]	$M \pm m_M$	(Min-Max)
Среднегорная [Midlands] (n=27)	P , г	0,21±0,01	0,15–0,25
	L ., мм	22,5±0,16	20,2–23,9
	$L.cd.$, мм	24,0±0,34	20,7–27,2
	$L./L.cd.$	0,94±0,01	0,8–1,06
Высокогорная [Highlands] (n=48)	P , г	0,23±0,01	0,2–0,25
	L ., мм	21,05±0,2	17,4–23,5
	$L.cd.$, мм	22,6±0,51	11,07–27,8
	$L./L.cd.$	0,96±0,03	0,8–1,9

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Популяция [Population]	Показатель [Indicator]	$M \pm m_M$	(Min-Max)
Высокогорная, мертворожденные детеныши [Highlands, stillborn] (n=4)	L., мм	17,9	16,7–19,1
	L.cd., мм	19,7	18,6–20,7
	L./L.cd.	0,9	0,9–0,9

Примечание. Полу жирным выделены статистически значимые межпопуляционные отличия ($p < 0,001$).

[Note. Statistically significant differences between populations ($p < 0.001$) are in bold].



Рис. 4. Роды живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (самка, 6 лет, в выводке 7 детенышей). Кузнецкий Алатау, высокогорье, 15.08.2016 г. Фото Л.А. Эповой
[Fig. 4. The birth of offspring of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* (female, 6 years old, clutch size – 7). Kuznetsk Alatau, high mountains, 15.08.2016. Photo by Lidia Epova]

Обсуждение результатов исследования

Фенология репродуктивного периода. В горных районах на сравнительно небольшой территории крайне своеобразно проявляется совокупность природных факторов, коренным образом меняющих условия существования животных в разных природных поясах [14]. Одним из ведущих факторов является температура, которая на каждый километр высоты убывает на $5-6^\circ$. Контрастность климатических условий и орографические особенности Алтае-Саянского горного региона, в состав которого входит меридионально расположенный хребет Кузнецкий Алатау, определяют довольно сложную картину распределения основных растительных высотно-климатических поясов и характер вертикального распространения и особенности экологии *Z. vivipara*. Сроки зимней спячки живородящей ящерицы варьируют в различных частях ареала и зависят от климатических и погодных условий [1]. Период активности *Z. vivipara* сокращается в направлении с запада на восток, с центральных областей – на север ареала, а также при увеличении вы-

соты над уровнем моря [2, 7, 15–16]. В азиатской части ареала в годовом цикле пресмыкающихся на период активности приходится меньшая часть времени, по сравнению с периодом зимовки. В Кузнецком Алатау активный период *Z. vivipara* отличается меньшей продолжительностью, по сравнению с расположенным южнее Северо-Восточным Алтаем (183–187 суток) и равнинной частью северной лесостепи и южной тайги юго-востока Западной Сибири (147–163 суток) [7, 9].

Возраст наступления половой зрелости. Ранее установлено, что сокращение активного сезона *Z. vivipara* в Кузнецком Алатау сопровождается повышением продолжительности жизни, а также приводит к увеличению линейных размеров самцов и самок [9]. Выявленные в данной работе сроки наступления половой зрелости для самцов – 2–3 года, самок – 3–4 года также являются следствием короткого периода активности ящериц в Кузнецком Алатау. В условиях мягкого климата сезон активности ящериц более продолжителен, что приводит к уменьшению возраста наступления половой зрелости [6, 17]. Так, в европейской части ареала на высоте 1200 м над ур. м. (Центральный массив, Франция) молодые ящерицы появляются в августе, половой зрелости достигают на следующий сезон и впервые приступают к размножению в двухлетнем возрасте. Двух-трехлетние самки обеспечивают 86% оборота популяции. При этом средняя продолжительность жизни в таких условиях короче и составляет 3–4 года [18]. В северных частях ареала (северо-запад Европы, север Западной Сибири) продолжительность жизни ящериц значительно выше и составляет 8–12 лет [9, 15].

В зависимости от условий каждого конкретного года варьируют сроки размножения и появления сеголеток. Сроки спаривания меняются в разные годы и у отдельных особей *Z. vivipara*, поэтому рождение молодых в разных популяциях Кузнецкого Алатау происходит со значительным интервалом (от одной недели до месяца). Одной из причин межпопуляционных различий по срокам появления сеголеток может быть разный возраст размножающихся самок в среднегорье и высокогорье: молодые приступают к размножению позднее старых [19].

Репродуктивные циклы. Живородящая ящерица, как и многие виды ящериц, населяющие районы с холодной и продолжительной зимой, характеризуется половым циклом смешанного типа: летний сперматоцитогенез, весенний спермиогенез, спаривание и овуляция в конце весны [17, 20–22]. В целом по ареалу спаривание и овуляция *Z. vivipara* происходят в апреле – мае, молодые рождаются в июле – августе [7, 16]. В разных частях ареала продолжительность развития эмбрионов варьирует от 46 до 90 суток [19, 23–25].

В Кузнецком Алатау, как и в разных частях обширного ареала живородящей ящерицы, в половом цикле самцов сохраняются общие тенденции. На основе имеющихся сведений о сперматогенном цикле *Z. vivipara* в томской популяции вида [20] можно предположить следующее. Увеличение размеров семенников, происходящее после окончания зимовки, связано с активным

сперматогенезом, направленным на подготовку к размножению. Активное формирование сперматозоидов и их расход в ходе размножения вызывают уменьшение размеров гонад в конце периода размножения. Во второй половине лета происходит повторное увеличение размеров семенников, которое связано с новым циклом сперматогенеза и необходимостью наработки пула сперматогенных клеток к следующему размножению. Сопоставимость временных этапов сезонной динамики состояния семенников самцов популяций вида в Кузнецком Алатау и окрестностях Томска (юго-восток Западной Сибири) [20] указывает на пластичность репродуктивных циклов самцов.

В целом репродуктивные циклы самок *Z. vivipara* в Кузнецком Алатау соотносятся с общими тенденциями, известными для вида: после выхода животных из зимовки яичники увеличиваются в размерах из-за созревания вителлогенных фолликулов, овуляция происходит весной, роды – в середине или конце лета [10, 23, 26]. В горных популяциях репродуктивный цикл самок более сжат по сравнению с равнинными, а появление новорожденных отличается синхронностью и поздними сроками родов [27]. Значительный интерес представляет продолжительность отдельных этапов в связи с особенностями условий периода активности, в том числе и запаздывание сроков начала родов до наступления заморозков. Подобные случаи отмечены и для северных популяций вида, когда в исключительных случаях детеныши перезимовывают внутри самки и рождаются весной следующего года [19].

Роды, плодовитость. Основные репродуктивные характеристики (плодовитость, возраст и размеры размножающихся особей) в значительной мере зависят от комплекса экологических факторов конкретных местообитаний [23]. Каждая локальная популяция характеризуется определенным диапазоном межгодовых колебаний плодовитости, что следует учитывать при анализе закономерностей географической изменчивости репродуктивных показателей [10].

С целью выявления общих закономерностей изменения плодовитости в горных популяциях живородящей ящерицы собственные сведения, представленные в данной работе, сопоставлены с таковыми из литературы [7]. В Алтае-Саянском горном регионе по природно-климатическим условиям и типам экосистем Кузнецкому Алатау наиболее близок Северо-Восточный Алтай (максимальная высота – 3 148 м над ур. м.) [28]. Отмечено, что для средне- и низкогогорья Кузнецкого Алатау и Северо-Восточного Алтая, по сравнению с высокогорьем, характерен наибольший размах внутривидовой изменчивости плодовитости. В высокогорных популяциях Кузнецкого Алатау и Северо-Восточного Алтая большинство самок (50–60%) рожают 7–8 детенышей (табл. 4), а другие значения плодовитости встречаются намного реже. В низкогогорной популяции Кузнецкого Алатау около 60% самок рожают 7–9 детенышей, в среднегорной – 8 (см. табл. 4). В Прителецком районе Северо-Восточного Алтая у 50% самок плодовитость составила 7 детенышей. В Китайском Алтае на берегу реки Сангадыр (49° N, 87,3° E; высота 2 600 м над ур. м.) нами отловлена беременная самка с длиной туловища

70 мм, родившая 13.08.2006 г. 8 детенышей (В.Н. Куранова, неопубликованные данные). Таким образом, в горных популяциях *Z. vivipara* Кузнецкого Алатау и Северо-Восточного Алтая отмечены сходные тенденции – широкий диапазон значений и высокая плодовитость самок в низкогорье и среднегорье по сравнению с высокогорьем.

Таблица 4 [Table 4]

**Изменчивость плодовитости живородящей ящерицы
Zootoca vivipara равнинных и горных ландшафтов Западной Сибири
[Variability of fertility in the viviparous lizard, *Zootoca vivipara*
from the plain and mountain landscapes of Western Siberia]**

№ п/п	Популяция (локалитет) / показатели [Population (locality) / indicators]	<i>N</i>	$M \pm m_M$ (Min-Max)	$CV \pm m_{cv}, \%$	Ссылки [References]
Равнинные ландшафты [Plain landscapes]					
1	Северная тайга Западной Сибири [Northern taiga of Western Siberia]	18	6,1±0,34 (4–9)	–	[15]
2	Средняя тайга Западной Сибири [Middle taiga of Western Siberia]	15	6,5±0,61 (4–11)	31,0±5,7	[15]
3	Южная тайга Западной Сибири (окрестности Томска, 2006–2011 гг., <i>объединенные данные</i>) [Southern taiga of Western Siberia (vicinity of Tomsk, 2006-2011, combined data)]	192	6,3±0,1 (2–12)	22,0±1,1	[10]
Горные ландшафты [Mountain landscapes]					
4	Кузнецкий Алатау, низкогорье (< 350 м н.у.м.) [Kuznetsk Alatau, lowlands (< 350 m a.s.l.)]	25	7,6±0,3 (4–10)	20,7±2,9	Наши данные [Present study]
5	Кузнецкий Алатау, среднегорье (500–800 м н.у.м.) [Kuznetsk Alatau, midlands (500-800 m a.s.l.)]	35	7,1±0,3 (4–11)	25,2±3,0	Наши данные [Present study]
6	Кузнецкий Алатау, высокогорье (1000–1600 м н.у.м.) [Kuznetsk Alatau, highlands (1000-1600 m a.s.l.)]	54	7,2±0,2 (3–10)	21,8±2,1	Наши данные [Present study]
7	Кузнецкий Алатау, западный макросклон, <i>объединенные данные</i> [Kuznetsk Alatau, western slope, combined data]	144	7,3±0,15 (3–11)	22,5±1,5	Наши данные [Present study]
8	Северо-Восточный Алтай (< 600 м н.у.м.) [Northeast Altai (< 600 m a.s.l.)]	15	8,0±0,6 (4–12)	28,0±5,1	[7]
9	Северо-Восточный Алтай (более 1500 м н.у.м.) [Northeast Altai (> 1500 m a.s.l.)]	39	7,2±0,25 (4–10)	22,1±2,5	[7]
10	Северо-Восточный Алтай, <i>объединенные данные</i> [Northeast Altai, combined data]	54	7,4±0,25 (4–12)	24,5±2,36	[7]

Среднегодовалая популяционная плодовитость самок всех высотных поясов Кузнецкого Алатау – 7,3 (7,1–7,6) и Северо-Восточного Алтая 7,4 (7,2–8,0) [10], что на 1,2 выше, по сравнению с равнинными популяциями

вида юго-востока Западной Сибири – 6,2 (6,1–6,5) (соответственно – $t_{st} = 5,55$; $p < 0,001$ и $t_{st} = 4,05$; $p < 0,001$) и в целом по ареалу [6, 23], а также соответствует показателям плодовитости горных популяций из других частей ареала [3, 6]. Размах внутривидовой изменчивости плодовитости в горах (3–11 детенышей) ниже по сравнению с равнинными популяциями юго-востока Западной Сибири – (2–14) [23] и (2–12) [10].

Анализ объединенных данных показал, что несмотря на увеличение возраста наступления половой зрелости, продолжительности жизни и размеров тела самок *Z. vivipara* при сокращении активного периода в условиях гор, их плодовитость зависит не от возраста, а размеров тела самки. Зависимость плодовитости от возраста носит более сложный характер. В интервале от 2 до 5 лет плодовитость возрастает, а у самок большего возраста, напротив, уменьшается (см. рис. 3), что связано, вероятно, с другими физиологическими факторами, роль которых возрастает у старых самок. Наиболее важный показатель для репродуктивного успеха *Z. vivipara* – размер тела матери, так как крупные самки производят более сильное и многочисленное потомство [29]. Тем не менее плодовитость в определенной степени зависит от микроклиматических условий, структуры и степени гетерогенности конкретных местообитаний и подвержена межгодовым колебаниям [2, 10, 25]. Исследованиями популяций *Z. vivipara* в горах Швейцарии установлено, что в высокогорьях (1 500 м над ур. м.) в среднем на каждую самку приходится больше детенышей, чем на низких высотах (500 м над ур. м.). Сеголетки с больших высот имели большую массу тела, чем в низкогорье [17]. Известно, что в группе кавказских скальных ящериц размеры тела самок и величина кладки *Darevskia valentini* и *D. caucasica* увеличиваются в высокогорных популяциях [30]. На обширном материале показано, что у *Z. vivipara* величина выводка, статистически приведенная к длине тела самки, не различалась значимо между западной и восточной живородящими кладами, а внутри кладки географическая изменчивость этого параметра положительно коррелирует со средней температурой воздуха летних месяцев [6].

Наличие неоплодотворенных яиц и мертворожденных детенышей в выборке из популяции высокогорья и отсутствие таковых в низко- и среднегорной популяциях косвенно указывает на сильные колебания климатических условий в высокогорье. Встречаемость в пометах неоплодотворенных яиц и недоразвитых эмбрионов в отдельных популяциях *Z. vivipara* может быть значительной – от 32,5 до 100% и определяется аномальным ходом весенних и летних температур [25]. Явления «резорбция яиц» и «эмбриональная смертность на поздних стадиях развития» связаны со скоротечностью депонирования сперматозоидов в половых путях самки. Порционность овуляции при неблагоприятных термических условиях среды приводят к тому, что часто первые из овулировавших яиц оказываются неоплодотворенными, а эмбрионы в последних оплодотворенных яйцах ко времени рождения оказываются еще нежизнеспособными [22].

В целом современное состояние информации о плодовитости широко распространенных видов пресмыкающихся, включая живородящую ящерицу, исключает возможность статистически подтвердить (или опровергнуть) наличие гипсоморфного эффекта (явление уменьшения плодовитости по мере увеличения высоты местности в горах) методом сравнения средних по причине большей частью неудовлетворительной репрезентативности данных. Существенное влияние оказывают гетерогенность мест обитания, сезонные и межгодовые колебания комплекса абиотических факторов.

Заключение

В Кузнецком Алатау период активности *Z. vivipara* продолжается с конца апреля – начала мая до конца августа – начала сентября, сокращается при увеличении абсолютных высот местности. Даты начала основных фенологических явлений, особенности роста и демографической структуры популяций *Z. vivipara* различных высотных поясов определяет комплекс экологических факторов: мезо- и микрорельеф, экспозиция, тип почвы, термический режим, увлажненность, характер растительности, а также погодные условия конкретного года.

Репродуктивные циклы самцов и самок популяций *Z. vivipara* Кузнецкого Алатау, по сравнению с таковыми других популяций вида, имеют сходный характер, незначительно различаясь хронометрически, и корректируются условиями среды. В условиях холодного климата гор репродуктивный цикл самцов живородящей ящерицы характеризуется коротким периодом весеннего спермиогенеза и спермиации, спариванием в сжатые сроки до наиболее теплого периода года, который оптимален для вынашивания потомства самками. Для репродуктивного цикла самок характерен краткий период вителлогенеза, а развитие эмбрионов в значительной степени зависит от температурных условий внешней среды и в отдельные годы может затягиваться вплоть до начала зимовки. Средние размеры выводков в популяциях *Z. vivipara* западного макросклона Кузнецкого Алатау сходны с таковыми Юго-Восточного Алтая и выше, чем в равнинных популяциях региона и в целом по ареалу. Для горных популяций вида характерны широкий диапазон значений плодовитости размножающихся самок разного возраста, а также высокая средняя плодовитость самок в низкогорье и среднегорье, по сравнению с высокогорьем.

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам научного отдела государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау» за помощь в организации полевых работ, студентам кафедры зоологии позвоночных и экологии Е.Н. Абсалямовой и С.В. Сенько (Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет) – за участие в сборе материала.

Литература

1. Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М. : Фитон XXI, 2017. 328 с.
2. Дуйсебаева Т.Н., Орлова В.Ф. Распространение и экология живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в Маркакольской котловине и прилежащих районах Восточного Казахстана // Современная герпетология. 2009. Т. 9, вып. 3/4. С. 91–102.
3. Horváthová T., Baláž M., Jandzik D. Reproduction and morphology of the common lizard (*Zootoca vivipara*) from Montane Populations in Slovakia // Zoological science. 2013. Vol. 30, № 2. PP. 92–99. doi: 10.2108/zsj.30.92
4. Watson C.M., Makowsky R., Bagley J.C. Reproductive mode evolution in lizards revisited: updated analyses examining geographic, climatic and phylogenetic effects support the cold-climate hypothesis // Journal of Evolutionary Biology. 2014. Vol. 27, № 12. PP. 2767–2780. doi: 10.1111/jeb.12536
5. Сергеев А.М. О происхождении живорождения рептилий. По данным зоогеографии. М. : Моск. об-во испыт. природы, 1940. 36 с.
6. 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 reptile species: testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate // Evolutionary Biology. 2013. Vol. 40, № 3. PP. 420–438. doi: 10.1007/s11692-013-9247-2
7. Яковлев В.А. Материалы по биологии живородящей ящерицы в Алтайском заповеднике // Геоэкология Алтае-Саянской горной страны : ежегодный междунар. сб. науч. статей / отв. ред. М.И. Яськов. Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2007. Вып. 4. С. 203–213.
8. Эпова Л.А., Куранова В.Н., Бабина С.Г. Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 77–97.
9. Эпова Л.А., Куранова В.Н., Ярцев В.В., Абсалямова Е.Н. Возраст, размеры тела и рост в горных популяциях живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири) // Современная герпетология. 2016. Т. 16, вып. 1/2. С. 51–60.
10. Куранова В.Н., Ярцев В.В. Некоторые аспекты репродуктивной биологии живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) // Вопросы герпетологии: материалы V съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского / отв. ред. Р.В. Новицкий. Минск : Право и экономика, 2012. С. 142–149.
11. Dufaure J.P., Hubert J. Table de developpement du lezard vivipare: *Lacerta* (*Zootoca*) *vivipara* Jacquin // Archives d'anatomie microscopique et de morphologie experimentale. 1961. Vol. 50, № 3. PP. 309–327.
12. Van Wyk J.H. Seasonal testicular activity and morphometric variation in the femoral glands of the lizard *Cordylus polyzonus polyzonus* (Sauria: Cordylidae) // Journal of Herpetology. 1990. Vol. 24. PP. 405–409.
13. Метеоцентр. Погода в России и мире, прогноз погоды от Метеоцентра. Электрон. дан. [Б. м.], 2003. URL: <http://meteocenter.net> (дата обращения: 10.02.2017).
14. Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны / отв. ред. А.А. Максимов. Новосибирск : Наука, 1979. 296 с.
15. Шамгунова Р.Р. Эколого-географическая характеристика рептилий средней и северной тайги Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург : Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 2010. 20 с.

16. Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R.F. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations // Journal of Thermal Biology. 1986. Vol. 11, № 4. PP. 219–222.
17. Thiesmeier B. Die Waldeidechse: ein Modellorganismus mit zwei Fortpflanzungswegen. Bielefeld : Laurenti-, Verlag, 2013. 160 S.
18. Pilorge T. Strategie adaptative dune population de montagne de *Lacerta vivipara* // Oikos. 1982. Vol. 39, № 2. PP. 206–212.
19. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Земноводные и пресмыкающиеся : для учащихся общеобразовательных учреждений. 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск : Изд-во Петрозаводского гос. ун-та, 2002. 153 с.
20. Ярцев В.В., Куранова В.Н., Абсалямова Е.Н. Репродуктивный цикл самцов в популяции живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири // Современная герпетология. 2019. Т. 19, вып. 1/2. С. 56–67. doi: 10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67
21. Saint-Girons H. Les cycles sexuels des lizards males et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteur des femelles // Annales des Sciences Naturelles – Zoologie et Biologie Animale. 1984. Vol. 6. PP. 221–243.
22. Saveliev S.V., Bulakhova N.A., Kuranova V.N. Reproductive activity of *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* (Reptilia: Sauria: Lacertidae) in Western Siberia // Herpetologia Bonnensis II: Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica / eds by M. Vences, J. Köhler, T. Ziegler, W. Böhme. Bonn, 2006. PP. 133–137.
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. 2003. Приложение № 8. С. 150–158.
24. Voipio P. Variation of the head-shield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq // Annales Zoologici Fennici. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board. 1968. Vol. 5, № 4. PP. 315–323.
25. Епланова Г.В. Репродуктивная биология живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Пермском крае // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, № 5. С. 179–184.
26. Méndez de la Cruz F.R., Manríquez Morán N.L., Ríos E.A., Ibarguengoytía N. Male reproductive cycle in lizards // Reproductive biology and phylogeny of lizards and tuatara / eds by J.L. Rheubert, D.S. Siegel, S.E. Trauth. Boca Raton ; London ; New York : CRC Press Taylor and Francis Group, 2015. PP. 302–339.
27. 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. PP. 15–27.
28. Триликаускас Л.А. Шорский национальный парк – роль и значение в сохранении биологического и ландшафтного разнообразия российской части Алтае-Саянского экорегиона // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18, № 2. С. 239–246.
29. Liu P., Zhao W. G., Liu Z.T., Dong B.J., Chen H. Sexual dimorphism and females reproduction in *Lacerta vivipara* in Northeast China // Asiatic Herpetological Research. 2008. Vol. 11. PP. 98–104.
30. Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа: Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*. Л. : Наука, 1967. 214 с.

Поступила в редакцию 25.12.2019 г.; повторно 21.03.2020 г.;
принята 30.04.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:

Эпова Лидия Алексеевна – канд. биол. наук, н.с. отдела науки, ФГБУ «Заповедное Прибайкалье» (Россия, 664050, г. Иркутск, ул. Байкальская, 291Б).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6052-3263>

E-mail: lepova88@mail.ru

Куранова Валентина Николаевна – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1952-9310>

E-mail: kuranova49@mail.ru

Ярцев Вадим Вадимович – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина 36); доцент кафедры биологии и генетики, Сибирский медицинский университет (Россия, 634055, г. Томск, Московский тракт, 2).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7789-7424>

E-mail: vadim_yartsev@mail.ru

Для цитирования: Эпова Л.А., Куранова В.Н., Ярцев В.В. Особенности размножения живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Sauria, Lacertidae) различных высотных поясов Кузнецкого Алатау // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 79–100. doi: 10.17223/19988591/50/4

For citation: Epova L.A., Kuranova V.N., Yartsev V.V. Reproduction features of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Squamata, Lacertilia) from different high altitude zones of the Kuznetsk Alatau. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;50:79-100. doi: 10.17223/19988591/50/4 In Russian, English Summary

Lidia A. Epova¹, Valentina N. Kuranova², Vadim V. Yartsev^{2,3}

¹ *Western Baikal Protected Areas, Irkutsk, Russian Federation*

² *Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

³ *Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation*

Reproduction features of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Sauria, Lacertidae) from different high-altitude zones of the Kuznetsk Alatau

In order to identify the specific features of mountain populations of the wide-range species of reptiles *Zootoca vivipara*, we analyzed various aspects of reproduction. This is the key process that ensures the existence of the species in extreme mountain conditions.

From spring to autumn 2012-2016, we studied of *Z. vivipara* populations in the subalpine and mountain forest belts on the western slope in the central part of the Kuznetsk Alatau ridge (54-55° N, 87-88° E, southeast of Western Siberia). We studied the phenology of the active period of *Z. vivipara* (dates of the first and last encounters, copulation, birth of yearlings and duration of the active period). The age of animals was determined by the method of skeletochronology. As a result, life expectancy, growth rates of different sexes, gender and age structure during the activity season were estimated. The state of the reproductive system of males (n=61) and females (n=114) during the activity season was studied (See Table 1). The scientific and technical council of the Nature Reserve “Kuznetsk Alatau” approved the research program (Protocol No. 2 as of April 6, 2012). The procedures for trapping and collecting animals comply with international and national requirements for the humane treatment of animals.

We detected that the duration of the active period in the studied populations varied from 85 to 152 days. It depended on the height of the territory above sea level and weather conditions in the observed year. The phenological phases of the reproductive period and the sexual cycles of males and females differed depending on the environmental conditions of a particular altitudinal zone: in the mountains, the season of *Z. vivipara* activity was reduced, which led to a decrease in the growth rate and an increase in the age of puberty of males (2-3 years) and females (3-4 years). As a result, the linear sizes and life expectancy of *Z. vivipara* individuals were greater in mountain populations than in plain populations.

We found that the reproductive core of the low and mid-mountain populations were three-year-old females, and the high-mountain populations were four to five-year-old females. The reproductive core of the high-mountain and mid-mountain populations were two-year-old males, and the low-mountain ones were two- or three-year-old males. The maximum age of breeding males and females in the highlands reaches 8 years (See Fig. 1).

The reproductive cycles of males and females of the populations of *Z. vivipara* of the Kuznetsk Alatau and other populations of the species are similar, but slightly differ in temporal characteristics. It depends on environmental conditions. The cold mountain climate of the Kuznetsk Alatau leads to the fact that spring spermiogenesis, spermatation, and mating in the reproductive cycle of males occur a short time before the onset of the warmest period. It is necessary so that the gestation of the offspring by females occurs in optimal thermal conditions.

There were no differences in the seasonal dynamics of the relative volume of the testes: the highest values of this parameter were in the beginning and at the end of the active period, as well as during reproduction (See Fig. 2). The sizes of the testes correlated with the length of the males' body ($p < 0.01$). The relationship of the females' length and weight with the brood size was revealed ($n=80$; $p < 0.01$) (See Fig. 3). In the reproductive cycle of females, vitellogenesis occurs in a short time, and the period of embryonic development can be different in time as it largely depends on the temperature conditions of the environment. In some years, the embryo development may be delayed until wintering begins. In the females, vitellogenesis took place after wintering; ovulation and fertilization were in May – early June, and pregnancy and childbirth took place in the third decade of July-August (See Fig. 4). In the mid-mountain population of *Z. vivipara*, the body length of newborns is longer compared to the high-mountain population ($U=235$; $Z=4.6$; $p < 0.001$) (See Table 3). For mountain populations, a wider range of values was shown; a higher fecundity of females was in low and middle mountains, then in high mountains. In all altitudinal zones, the average long-term population fecundity of females, equal to 7.3 (from 7.1 to 7.6; $p < 0.001$), was 1.2 times higher than in the plain populations in the southeast of Western Siberia and throughout the range (See Table 4). The range of intra-population variability of fertility in the mountains (3-11) was lower than on the plain (2-12). The relationship of the length and weight of females with the brood size was revealed ($n = 80$; $p < 0.01$).

The paper contains 4 Figures, 4 Tables and 30 References.

Key words: *Zootoca vivipara*; reproductive biology; mountain populations; Western Siberia.

Acknowledgments: The authors express their sincere gratitude to the employees of the Scientific Department of the Kuznetsk Alatau State Nature Reserve for their help in organising field works and to EN Absalyamova and SV Sen'ko, students of the Department of Vertebrate Zoology and Ecology (Institute of Biology, Tomsk State University), for participating in the material collection.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Dunaev EA, Orlova VF. Zemnovodnye i presmykayushchiesya Rossii. Atlas-opredelitel' [Amphibians and reptiles of Russia. Key Atlas]. Moscow: Fiton XXI Publ.; 2017. 328 p. In Russian
2. Dujsebajeva TN, Orlova VF. Rasprostranenie i ekologiya zhivorodyashchey yashcheritsy, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) v Markakol'skoy kotlovine i prilozhashchikh rayonakh Vostochnogo Kazakhstana [Distribution and ecology of viviparous lizard, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787), in Markakol depression and surrounding areas of Eastern Kazakhstan]. *Sovremennaya gerpetologiya = Current Studies in Herpetology*. 2009;9(3/4):91-102. In Russian
3. Horváthová T, Baláz M, Jandzik D. Reproduction and morphology of the common lizard (*Zootoca vivipara*) from montane populations in Slovakia. *Zoological Science*. 2013;30(2):92-99. doi: [10.2108/zsj.30.92](https://doi.org/10.2108/zsj.30.92)
4. Watson CM, Makowsky R, Bagley JC. Reproductive mode evolution in lizards revisited: Updated analyses examining geographic, climatic and phylogenetic effects support the cold-climate hypothesis. *Evolutionary Biology*. 2014;27(12):2767-2780. doi: [10.1111/jeb.12536](https://doi.org/10.1111/jeb.12536)
5. Sergeev AM. O proiskhozhdenii zhivorozhdeniya reptilii. Po dannym zoogeografii [On the origin of the live birth of reptiles. According to zoogeography]. Moscow: Moskovskoe Obshchestvo Ispytateley Prirody Publ.; 1940. 36 p. In Russian
6. Roitberg ES, Kuranova VN, Bulakhova NA, Orlova VF, Eplanova GV, Zinenko OI, Shamgunova RR, Hofmann S, Yakovlev VA. Variation of reproductive traits and female body size in the most widely-ranging reptile species: Testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate. *Evolutionary Biology*. 2013;40(3):420-438. doi: [10.1007/s11692-013-9247-2](https://doi.org/10.1007/s11692-013-9247-2)
7. Yakovlev VA. Materialy po biologii zhivorodyashchey yashcheritsy v Altayskom zapovednike [Materials on the biology of the viviparous lizard in the Altai Nature Reserve]. In: *Geoekologiya Altae-Sayanskoy gornoy strany*. Ezhegodnyy mezhdunar. sb. nauch. statey [Geoecology of the Altai-Sayan mountain country. Proceedings]. Iss. 4. Yas'kov MI, editor. Gorno-Altaysk: RIO GAGU Publ.; 2007. pp. 203-213. In Russian
8. Epova LA, Kuranova VN, Babina SG. The distribution, biotopical and vertical allocation, and abundance of the amphibians and reptiles in Kuznetsk Alatau Natural Reserve in a gradient of high-altitude zone (south-east of Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;4(24):77-97. In Russian, English Summary
9. Epova LA, Kuranova VN, Yartsev VV, Absalyamova EN. Voзраст, razmery tela i rost v gornykh populyatsiyakh zhivorodyashchey yashcheritsy, *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) Kuznetskogo Alatau (yugo-vostok Zapadnoy Sibiri) [Age, body sizes and growth of *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) from its mountain populations in the Kuznetsk Alatau (southeast of the Western Siberia)]. *Sovremennaya gerpetologiya = Current Studies in Herpetology*. 2016;16(1/2):51-60. In Russian
10. Kuranova VN, Yartsev VV. Some aspects of reproductive biology of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) In: *Voprosy gerpetologii*. Materialy V s'yezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. AM. Nikol'skogo [The Problems of Herpetology. Proc. of the 5th Congress of the AM. Nikolsky Herpetological Society (Minsk, Belarus, 24-27 September, 2012)]. Novitskiy RV, editor. Minsk: IOOO Pravo i ekonomika Publ.; 2012. pp. 142-149. In Russian
11. Dufaure JP, Hubert J. Table de developpement du lezard vivipare: *Lacerta* (*Zootoca*) *vivipara* Jacquin [Viviparous lizard development table: *Lacerta* (*Zootoca*) *vivipara* Jacquin].

- Archives d'anatomie microscopique et de morphologie experimentale*. 1961;50(3):309-327. In French
12. Van Wyk JH. Seasonal testicular activity and morphometric variation in the femoral glands of the lizard *Cordylus polyzonus polyzonus* (Sauria: Cordylidae). *Herpetology*. 1990;24:405-409.
 13. *Meteotsentr*. In: *Pogoda v Rossii i mire, prognoz pogody ot Meteotsentra*, 2003 [Weather in Russia and in the world. Weather forecast from the meteorocenter] [Electronic resource]. Available at: <http://meteocenter.net> (accessed 10.02.2017).
 14. Yudin BS, Galkina LI, Potapkina AF. Mlekopitayushchie Altai-Sayanskoy gornoy strany [Mammals of the Altai-Sayan mountain country]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. 296 p. In Russian
 15. Shamgunova RR. *Ekologo-geograficheskaya kharakteristika reptilii sredney i severnoy taygi Zapadnoy Sibiri* [Ecological and geographic characteristics of reptiles of the middle and northern taiga of Western Siberia. CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Yekaterinburg: Institute of Plant and Animal Ecology Russian Academy of Sciences; 2010. 20 p. In Russian
 16. Van Damme R, Bauwens D, Verheyen RF. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *Thermal Biology*. 1986;11(4):219-222.
 17. Thiesmeier B. Phänologie [Phenology]. In: *Die Waldeidechse: ein Modellorganismus mit zwei Fortpflanzungswegen*. Bielefeld: Laurenti; 2013. pp. 68-74. In German
 18. Pilorge T. Strategie adaptative d'une population de montagne de *Lacerta vivipara* [Adaptive strategy of a mountain population of *Lacerta vivipara*]. *Oikos*. 1982;39(2):206-212. In French
 19. Ivanter EV, Korosov AV. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya* [Amphibians and Reptiles]. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University Publ.; 2002. 153 p. In Russian
 20. Yartsev VV, Kuranova VN, Absalyamova EN. Male Reproductive Cycle in a Population of the Common Lizard *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) from Southeast of Western Siberia. *Sovremennaya gerpetologiya = Current Studies in Herpetology*. 2019;19(1/2):56-67. doi:10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67 In Russian
 21. Saint-Girons H. Les cycles sexuels des lizards males et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteur des femelles [Sexual cycles of male lizards and their relationship to climate and reproductive cycles of females]. *Annales des Sciences Naturelles = Zoologie et Biologie Animale*. 1984;6:221-243. In French
 22. Saveliev SV, Bulakhova NA, Kuranova VN. Reproductive activity of *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* (Reptilia: Sauria: Lacertidae) in Western Siberia. In: *Herpetologia Bonnensis II*. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica (Bonn, Germany, 27 September - 2 October, 2005). Vences M, Köhler J, Ziegler T and Böhme W, editors. Bonn. 2006. pp. 133-137.
 23. Orlova VF, Kuranova VN, Bulakhova NA. Some aspects of reproductive biology of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in the Asian part of its area. *Russian J Herpetology*. 2005;12(Suppl.):201-204.
 24. Voipio P. Variation of the head-shield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq. *Annales Zoologici Fennici. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board*. 1968;5(4):315-323.
 25. Eplanova GV. Reproductive biology of the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) in the Perm region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2011;13(5):179-184. In Russian
 26. Méndez de la Cruz FR, Manríquez Morán NL, Ríos EA, Ibarguengoytía N. Male reproductive cycle in lizards. *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*. Rheubert JL, Siegel DS and Trauth SE, editors. Boca Raton, London, New York: CRC Press Taylor and Francis Group Publ.; 2015. pp. 302-339.

27. Roig JM, Carretero MA, Llorente GA. Reproductive cycle in a Pyrenean oviparous population of the common lizard (*Zootoca vivipara*). *Netherlands Zoology*. 2000;50(1):15-27.
28. Trilikauskas LA. Shorskiy natsional'nyy park – rol' i znachenie v sokhraneniі biologicheskogo i landshaftnogo raznoobraziya rossiyskoy chasti Altae-Sayanskogo ekoregiona [Shorskiy National Park – the role and value in preservation of biological and landscape diversity of the russian part of Altai-Sayan ecoregion]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2016;18(2):239-246. In Russian
29. Liu P, Zhao WG, Liu ZT, Dong BJ, Chen H. Sexual dimorphism and females reproduction in *Lacerta vivipara* in Northeast China. *Asiatic Herpetological Research*. 2008;11:98-104.
30. Darevskiy IS. Skal'nye yashcheritsy Kavkaza: Sistematika, ekologiya i filogeniya polimorfnoy gruppy kavkazskikh yashcherits podroda *Archaeolacerta* [Rock Lizards of the Caucasus: Systematics, Ecology and Phylogeny of the Polymorphic Group of Caucasian Lizards of the Subgens *Archaeolacerta*]. Leningrad: Nauka Publ.; 1967. 214 p. In Russian

Received 25 December 2019; Revised 21 March 2020;

Accepted 30 April 2020; Published 19 June 2020.

Author info:

Epova Lidia A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Science Department, Western Baikal Protected Areas, 291B Baikal Str., Irkutsk 664050, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6052-3263>

E-mail: lepova88@mail.ru

Kuranova Valentina N, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1952-9310>

E-mail: kuranova49@mail.ru

Yartsev Vadim V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation; Assoc. Professor, Department of Biology and Genetics, Siberian State Medical University, 2 Moskovsky Tr., Tomsk 634055, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7789-7424>

E-mail: vadim_yartsev@mail.ru