

ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Булахова Нина Антоновна

**ЯЩЕРИЦЫ (*REPTILIA, SQUAMATA, LACERTIDAE*)
ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ
(ГЕОГРАФИЯ, ЭКОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ)**

03.00.08 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2004

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных и экологии Томского государственного университета и ГУ НИИ морфологии человека РАМН (г. Москва)

Научные руководители: канд. биол. наук, доцент
В.Н. Куранова
д-р биол. наук, профессор
С.В. Савельев

Официальные оппоненты: д-р биол. наук, профессор Г.П. Островерхова
канд. биол. наук, доцент
Н.А. Шинкин

Ведущее учреждение: Институт экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург)

Защита состоится «22» декабря 2004 г. в 14¹⁵ часов на заседании диссертационного совета Д-212.267.09 в Томском государственном университете по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета.

Автореферат разослан «22» ноября 2004 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
д-р биол. наук

С.П. Кулижский

Актуальность темы. Изучение экологии популяций и сообществ имеет особое значение для решения вопросов сохранения биологического разнообразия на более высоких уровнях (Северцов, 1990; Шилов, 1997). Анализ структуры популяций и характеристик жизненных циклов формирует представления о путях взаимодействия вида со средой и с другими видами (Ищенко, 1999).

Прыткая ящерица - *Lacerta agilis* L., 1758 и живородящая ящерица - *Zootoca vivipara* (Jacq., 1787) – широко распространенные в Палеарктике виды семейства *Lacertidae*. Они играют важную роль в функционировании биогеоценозов лесной, лесостепной и степной зон (Яблоков, Тертышников, 1976; Гаранин, 1983; Дробенков, 1996 и другие). Несмотря на малое видовое разнообразие ящериц, их биология и экология, том числе характеристики жизненных циклов (скорость полового созревания, скорость роста и размеры при созревании, продолжительность жизни, половые циклы, репродуктивные показатели) крайне слабо изучены в азиатской части ареалов. Являясь пойкилотермными животными, ящерицы особенно подвержены влиянию факторов внешней среды, даже краткосрочные флуктуации которых приводят порой к изменению структуры популяции. Изучение экологических и популяционных особенностей *L. agilis* на периферийном фрагменте ареала и *Z. vivipara* - на сплошном, позволяет выявить степень изменчивости популяционной структуры и оценить адаптивные возможности видов.

Цель и задачи работы. Целью настоящей работы явилось изучение экологических и морфологических особенностей лацертидных ящериц – *L. agilis* и *Z. vivipara* на юго-востоке Западной Сибири, в условиях северной периферии ареала первого и центра ареала – второго. Это определило постановку следующих задач исследования:

1. Выявить распространение, распределение и численность лацертидных ящериц в широтно-зональном и ландшафтном аспектах в пределах региона.
2. Проанализировать характер межвидовых отношений лацертид в зоне симпатрии.
3. Изучить различные аспекты демографической структуры популяций лацертид (продолжительность жизни, скорость роста, возраст достижения половозрелости, половозрастной состав), расположенных в нескольких природных зонах юго-востока Западной Сибири.
4. Выявить основные параметры репродуктивной биологии лацертид (характер половых циклов, репродуктивные показатели).
5. Оценить степень внутри- и межпопуляционной изменчивости внешних морфологических признаков на северной периферии ареала *L. agilis* и участке сплошного распространения *Z. vivipara*.

Научная новизна работы. Составлены аннотированные карты распространения лацертид. Уточнена северная граница ареала *L. agilis*, выявлены эколого-популяционные особенности вида на пределе его распространения. Рассчитаны экологические ниши двух видов, проанализированы механизмы, способствующие симпатрическому существованию. Впервые дана демографическая характеристика популяций лацертидных ящериц из различных природных зон юго-востока Западной Сибири на основе точного определения возраста ускоренным методом исследования продольных шлифов трубчатых костей в интерференционно-поляризационном микроскопе. Выявлены особенности репродуктивной биологии (половые циклы, репродуктивные характеристики) двух видов. Установлен феномен депонирования сперматозоидов в половых путях самок *Z. vivipara* и подтвержден - для *L. agilis*, определены сроки и места локализации сперматозоидов. Получены оригинальные материалы по географической изменчивости морфологических признаков, в том числе признаков полового диморфизма и установлена широтная специфика степени его проявления. Проведена оценка стабильности развития популяций двух видов по уровню флуктуирующей асимметрии.

Теоретическая и практическая значимость. Показана важность популяционной структуры в обеспечении стабильности популяций в изменяющихся условиях среды. Материалы исследования могут быть использованы при составлении кадастра животного мира России. Сведения по распространению и численности лацертидных ящериц предоставлены в Региональный централизованный банк данных коллективного пользования по численности животных института систематики и экологии животных (ИСиЭЖ) СО РАН (г. Новосибирск). Полученные данные являются важной основой биомониторинга на территориях, испытывающих антропогенную нагрузку. Результаты диссертации, методические приемы и научные коллекции используются при чтении курсов лекций, проведении практикумов, учебных и производственных практик в Томском государственном университете.

Апробация работы и публикации. Основные результаты исследований доложены и обсуждены на XXXIX Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» (г. Новосибирск, 2001 г.); конференции, посвященной 70-летию биолого-почвенного факультета ТГУ (г. Томск, 2003 г.); II Российско-монгольской научной конференции молодых ученых и студентов (г. Бийск, 2003); XII Европейском герпетологическом конгрессе и II Съезде герпетологического общества им. А.М. Никольского (г. Санкт-Петербург, 2003 г.); Сибирской зоологической конференции, посвященной 60-летию ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск, 2004 г.). По материалам диссертации опубликовано 9 работ, 3 - приняты к печати.

Связь работы с научными темами. Работа частично выполнена при финансовой поддержке проекта РОЛЛ Института Устойчивых Сообществ и Агентства США по Международному Развитию №680 «Изменим свое отношение к «нелюбимым» животным» (2002-03 гг.) и Федеральной целевой программы «Интеграция науки и высшего образования России на 2002-06 гг.».

Структура и объем работы. Рукопись состоит из 8 глав, выводов, списка литературы и приложения, изложена на 285 страницах, из них – 69 – приложения. Библиография включает 347 источников, в том числе 126 на иностранных языках, работу иллюстрируют 24 таблицы и 37 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

В этом разделе сформулированы актуальность и новизна исследований, обоснованы и поставлены цель и основные задачи работы.

1. Материалы и методы

Основой для написания работы послужили коллекционные сборы (1345 особей двух видов из 31 популяции) и результаты полевых исследований автора 1989-91 гг. и 2001 – 04 гг., охвативших 141 биотоп в пределах лесной, лесостепной и степной зон юго-востока Западной Сибири. Исследования проведены в составе герпетологических отрядов кафедры зоологии позвоночных и экологии Томского госуниверситета и лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск). В работе использованы опросные и опубликованные данные, а также коллекции и картотеки зоологических музеев Томского госуниверситета, ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск) и Научно-исследовательского музея Московского госуниверситета (НИМ МГУ, г. Москва).

Характер распределения и численность ящериц изучены по общепринятым методикам (Динесман, Калецкая, 1952; Баранов и др., 1976; Щербак, 1989). Расчет средней плотности проведен на 1000 м², среднепопуляционной - как средневзвешенной (Баранов и др., 1976; Ивантер, Коросов, 1992). Составлены кадастры, включающие 424 пункта находок и регистраций

При описании пространственно-типологической структуры населения пресмыкающихся проанализирована информация о 213 его вариантах с использованием данных Регионального централизованного банка по численности животных ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск), вкладчиком которого является автор (Равкин, Куранова, ...Булахова и др., 2003). Обработка материалов проведена с использованием пакета сервисных компьютерных программ Регионального централизованного банка по численности животных.

Пространственная структура симпатрических популяций лацертид, подвижность, сезонная и суточная активность изучена с применением методики мечения и повторных отловов (Щербак, 1989). Проведены 4 суточных учета, помечено 94 особи обоих видов, проведен анализ питания 28 особей обоих видов. При оценке экологических ниш видов рассмотрены показатели: ширина экологической ниши (показатель разнообразия Симпсона (D)); величина перекрытия экологических ниш (вероятность межвидовых встреч - индекс Пианки (C_{ij})); спектр питания (набор пищевых объектов (%), потребляемых особью или группой особей) (Шенброт, 1986; Даревский, 1987).

Изучена половозрастная структура 9 популяций лацертидных ящериц (южная тайга - першинская, подзона осиново-березовых лесов – тимирязевские и утесовская, прителецкая часть Алтая – кебезеньская и артыбашская, среднегорья Кузнецкого Алатау – хакасская, лесостепная зона - ненинская). Возраст 94 особей *L. agilis* и 144 особей *Z. vivipara* определен адаптированным нами методом исследования продольных шлифов трубчатых костей (478 препаратов) в поляризованном свете микроскопа (Корнилова и др., 1996). У 20 особей *Z. vivipara* из гавриловской популяции (низкогорья Кузнецкого Алатау) и при отработке метода для контрольного сравнения у 10 особей *L. agilis* возраст определен по стандартной гистологической методике (Смирин, 1989). При этом результаты оказались сходными (U=49.0, p=0.94), что обосновало правомочность использования обоих методов для определения возраста. Помимо скелетохронологии использован метод выявления возрастных групп по рядам распределения длины тела, признакам полового диморфизма и состоянию репродуктивной системы (Шляхтин, Голикова, 1986).

Исследована репродуктивная система 210 особей *L. agilis* и 260 особей *Z. vivipara*, изготовлено 266 гистологических препаратов репродуктивной системы (ostium oviducti, средняя часть oviductus, выход трубы в клоаку, участок ovagium, срез через testis, средняя часть epididymis и нижняя часть ductus spermaticus). Окраска осуществлена трихромным методом по Маллори. Сперматозоиды в половых путях у самок *L. agilis* и *Z. vivipara* выявлены непрямым способом с помощью меченых антител двух классов - иммуноглобулинов А (IgA) и G (IgG) (Ackerman et al., 1988; Kremer, Jagers, 1992). Использован микроскоп Leica DMLS, видеозапись осуществлена видеокамерой Sony Super HAD Digital. Плодовитость ящериц определена по числу яиц в яйцеводах, кладке или по величине помета.

Рост 112 особей *L. agilis* и 177 особей *Z. vivipara* оценен с помощью линейных параметров (*L*, мм). Рассчитаны показатели: абсолютный прирост (ΔL); относительный прирост ($\Delta L/X_{t-1}$); относительный конечный прирост ($\Delta L/L_{max}$) (Мина, Клевезаль, 1976; Боркин, Тихенко, 1979). Рост неполовозрелых особей обоих видов (n=100) рассмотрен на примере тимирязевских популяций.

При изучении морфологической изменчивости исследованы 236 особей *L. agilis* из 9 популяций (подзона осиново-березовых лесов, лесостепная и степная зоны) по 31 морфометрическому и 29 меристическим признакам и 355 особей *Z. vivipara* из 7 популяций (средняя и южная тайга, подзона осиново-березовых лесов, лесостепная зона, лесной пояс среднегорий Кузнецкого Алатау) по 4 морфометрическим и 19 меристическим признакам. Оценка стабильности развития ящериц проведена путем анализа флуктуирующей асимметрии 10 меристических признаков 439 особей обоих видов из 10 географических точек (от средней тайги до степной зоны). В качестве показателя стабильности развития (ПСР) применена средняя частота асимметричного проявления на признак (ЧАПП) (Захаров и др., 2001).

Кроме общепринятых использованы следующие сокращения: *L.tes.* – длина семенника; *D.tes.* – диаметр семенника; *juv* – juvenis, *sad-1, 2* – subadultus после 1 и 2 зимовок, *ad-3, 4, ...* – adultus после 3, 4 и т.д. зимовок.

Математическая обработка материала осуществлена общепринятыми методами (Рокицкий, 1967; Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 1992), с использованием электронных таблиц Excel 7.0 и пакета статистических программ Statistica 6.0. Различия средних оценено по критерию Стьюдента (t_{st}), степень корреляции показателей – ранговым коэффициентом Спирмена (r_s), при ненормальном распределении анализируемых показателей использован непараметрический критерий Манна-Уитни (*U*-критерий). Статистическая обработка материала включала вычисление средней (\bar{X}) и ее ошибки (m_x), степени варьирования (C_v , %) (Лакин, 1990).

2. Физико-географическая характеристика района исследования

Исследования проведены на территории, расположенной между 50-62° с.ш. и 75-89° в.д., включающей юго-восточную часть Западно-Сибирской равнины, западные склоны Кузнецкого Алатау и большую часть Русского Алтая. Наблюдениями охвачены основные климатические, геоморфологические и геоботанические подзоны, репрезентативно представляющие юго-восток Западной Сибири: северная, средняя и южная тайга; подзона осиново-березовых лесов; переходная зона между подзоной осиново-березовых лесов и лесостепью; лесостепная и степная зоны; горно-лесной и высокогорный пояса. Отмечены зональные и подзональные различия основных климатических характеристик, а так же закономерности их изменчивости на равнинной и в горной частях территории, а также межгодовая динамика этих показателей, существенно влияющая на основные экологические характеристики популяций лацертид.

3. Распространение лацертид на юго-востоке Западной Сибири

L. agilis имеет обширный евроазиатский ареал, уступающий по величине лишь транспалеарктическому ареалу *Z. vivipara* (Bischoff, 1988). На юго-востоке Западной Сибири в Новосибирской, Кемеровской областях, Алтайском крае и Республике Алтай *L. agilis* – широко распространенный и многочисленный вид, встречается как в северной, так и южной лесостепи, в пределах предгорий, низкогорий и среднегорий Алтая отмечена на остепненных участках до нижней границы лесного пояса (Яковлев 1983, 1985, 1999; Григорьев, 1981; Борисович и др., 2001; Равкин, Куранова, ... Булахова и др., 2003). В условиях сурового климата Юго-Восточного Алтая *L. agilis* отмечена только в горах на участках разреженного лесного пояса.

В подзоне осиново-березовых лесов лесной зоны проходит северная граница ареала этого яйцекладущего вида, совпадающая с изотермой 1600°C. Самая северная находка расположена у 57°10' с.ш. (Куранова, 1998). Высока вероятность существования отдельных популяций в долине р. Оби до 57°35' с.ш., где по сравнению с водоразделами выше продолжительность безморозного периода и проходит изотерма 1500°C. Предположение о более северном распространении *L. agilis* косвенно подтверждают опросные данные. Здесь вид может обитать в биотопах на песчаных почвах, быстро и глубоко прогреваемых весной и летом (Агроклиматические ресурсы..., 1975), что создает благоприятные термические условия для инкубации яиц.

Z. vivipara широко распространена на территории Западной Сибири. На севере отмечена вплоть до Обской губы, южная граница распространения проходит по Казахстану через юг Алтая до северо-западной и северной Монголии и определяется на большей части фрагмента ареала коэффициентом увлажнения, величина которого в степях составляет 0.3 (Мильков, 1990). На юго-востоке Западной Сибири *Z. vivipara* отмечена во всех подзонах лесной зоны, в предгорьях Салаира и Кузнецкого Алатау распространена спорадически, на многих участках Горной Шории не отмечена, в таежных районах Хакасии – обычна (Окулова, 1978; Белянкин и др., 1979; Григорьев, 1981; Прокофьев и др., 2000; Булахова, 2001; Равкин, Куранова, ... Булахова и др., 2003).

4. Пространственно-типологическая неоднородность населения пресмыкающихся, биотопическое распределение и численность ящериц

На равнинной части юго-востока Западной Сибири выделено три зональных, два а зональных (пойменных лесолуговых) и один интразональный типы населения пресмыкающихся, включая ящериц. Границы распространения типов не совпадают с подзональными, отмечено их проникновение в виде изолированных анклавов на территории, занятые другими типами (Равкин, Куранова, ... Булахова и др., 2003).

Зональные типы населения. Северный лесной (леса средней тайги с проникновением в южную темнохвойную тайгу): *L. agilis* не отмечена, хотя имеются данные о находках вида в пределах северной тайги (Yumashev, 1999), среднее обилие *Z. vivipara* – 113 ос/км². Срединный мозаично-лесной (нетемнохвойных лесов, вырубков, гарей, шелкопрядников, полей-перелесков южной тайги, подтаежных лесов и северной лесостепи с проникновением на рьямы и в нечерневые салаирские леса): обилие *L. agilis* – 388 ос/км², *Z. vivipara* – 910 ос/км². Южный лугово-полевой (полей, лугов, степей южной лесостепи и степной зоны с проникновением на грядово-мочажинно-озерные таежные верховые болота и в присалаирскую черневую тайгу) характеризуется минимальным обилием ящериц: *L. agilis* – 19 ос/км², *Z. vivipara* – 38 ос/км².

Азональные пойменные лесолуговые типы населения. Северный (в таежных подзонах с проникновением на займища от подтаежных лесов до степи): обилие *L. agilis* – 216 ос/км², *Z. vivipara* – 129 ос/км². Срединный (подтаежно-лесостепной с проникновением на лесостепные осоково-вейниковые внепойменные болота): *L. agilis* – 207 ос/км², *Z. vivipara* – 124 ос/км².

Интразональный низинно-болотный (южной тайги и подтаежных лесов): *L. agilis* не отмечена, среднее обилие *Z. vivipara* – 152 ос/км².

Наибольшее влияние на распределение пресмыкающихся оказывают зональные различия в теплообеспеченности, увлажненность и рельеф, а так же застроенность территории, кормность и состав лесообразующих пород. Однако выбранный масштаб рассмотрения не учитывает локальных высоких концентраций пресмыкающихся (Равкин, Куранова, ... Булахова и др., 2003).

При исследовании распределения лацертидных ящериц в более мелком масштабе выявлено следующее. *L. agilis* не отмечена ни в одном из биотопов северо- и среднетаежной подзон лесной зоны, а также горно-лесного и высокогорного поясов Алтая и Кузнецкого Алатау. На периферии распространения - в южной тайге и в степях вид редок; в подзоне осиново-березовых лесов распространен диффузно, а в лесостепной зоне – широко, что свидетельствует об оптимальности условий зоны для обитания. Представитель экологической группы «степных» ящериц, *L. agilis* предпочитает открытые и экотонные местообитания. На юге лесной зоны и в лесостепи доля занимаемых биотопов увеличивается в ряду: «агроценозы» → «закрытые» → «экотонные» → «открытые» → «селитебные».

Z. vivipara - представитель экологической группы «лесных» ящериц, и биотопическое распределение вида определяются характером лесной растительности. Экологический оптимум обитания вида – подзоны южной тайги и осиново-березовых лесов и горно-лесной пояс. В низкогорьях и среднегорьях Кузнецкого Алатау и Алтая вид обитает на разреженных участках лесов, в горы поднимается до альпийского пояса, где численность его может быть достаточно высокой. На экологической периферии – в степях распространение мозаичное, в основном, по речным долинам. В подзоне осиново-березовых лесов и горно-лесном поясе доля занимаемых видов биотопов увеличивается в ряду: «агроценозы» → «открытые» → «селитебные» → «закрытые» → «экотонные».

5. Межвидовые и внутривидовые отношения лацертид

В области перекрытия ареалов, включающей юго-восток Западной Сибири, *L. agilis* и *Z. vivipara* представлены как аллопатрическими, так и симпатрическими популяциями. Рассмотрены три основных аспекта, позволяющих смягчить или устранить конкуренцию при совместном обитании: видовые различия в использовании пространства (пространственная составляющая экологической ниши), во времени его использования (временная составляющая) и в пищевой специфике (трофическая составляющая) (Pianka, 1973; Schoener, 1974; Ананьева, 1981) (таблица 1).

Пространственная составляющая. Совместному существованию видов способствует различная степень их территориальности. Для *L. agilis* характерно наличие индивидуального участка и проявление территориального поведения, которое присуще взрослым самцам и самкам в периоды спаривания и откладки яиц. *Z. vivipara*, как и другие “лесные” ящерицы, особенностями своего ограниченно агрессивного поведения как бы преадаптированы для обитания в условиях симпатрии с “зелеными” ящерицами (Glandt, 1977). В силу более выраженной территориальности у самцов *L. agilis* размер индивидуального участка (133.9 ± 19.5 ($114.4-153.4$) м²) в 2 раза меньше, чем у самцов *Z. vivipara*. Площадь участков самцов *L. agilis* максимальна в первой половине лета, когда они перекрываются с участками нескольких самок. Самцы старших поколений имеют большие участки, способствующие контактам с множеством самок (Rykeno, 1988). Индивидуальные участки самок *L. agilis* (56.9 ± 28.5 ($36.9-76.9$) м²) почти в 3 раза больше, чем более оседлых самок *Z. vivipara*. Групповой образ жизни *Z. vivipara* определяет значительное перекрытие участков взрослых особей в течение всего сезона активности. Средняя длина перемещений взрослых *Z. vivipara* в 1.5 – 2 раза выше, чем у *L. agilis*, а у полувзрослых – сходная; у обоих видов она уменьшается в течение сезона активности. Для видов-симпатриантов характерна приуроченность к разным типам субстрата, причем *Z. vivipara* более пластична при выборе субстрата.

Временная составляющая. Сезонная активность различных половозрастных групп обоих видов подвержена динамике. Доля особей с выраженным территориальным поведением (взрослых самцов и самок *L. agilis*) велика до середины лета. Острота межвидовых конкурентных отношений постепенно снижается к концу периода спаривания и, значительно – после откладки самками *L. agilis* яиц.

Оба вида ящериц характеризуются дневной активностью. Пики суточной активности симпатриантов в начале лета совпадают (11 и 16 часов). В течение сезона длительность суточной активности *L. agilis* постепенно снижается и во второй половине лета она носит одновершинный характер (14 часов). Уменьшение перекрытия (Cij) временных составляющих снижает конкуренцию за пищу и территорию. В течение сезона активности значение ширины временной составляющей экологической ниши *Z. vivipara* почти в 2 раза выше, чем *L. agilis*. Это обусловлено появлением на площадке сеголеток *Z. vivipara*, в то время как ювенильные особи *L. agilis* рождаются вне территории площадки и появляются на ней только после первой зимовки.

Трофическая составляющая. Трофические спектры симпатриантов по качественному составу схожи. У *L. agilis* он несколько шире за счет присутствия в диете представителей классов брюхоногих моллюсков и насекомых (перепончатокрылых и бабочек). Несмотря на это, конкуренция в смешанных популяциях снижена за счет значительной разницы в размерах ящериц - мелкой *Z. vivipara* недоступны крупные пищевые объекты, поедаемые *L. agilis* (таблица 1).

Таблица 1 - Характеристика экологических ниш (D) и степень их перекрытия (C_{ij}) в симпатрических популяциях *Lacerta agilis* / *Zootoca vivipara* (подзона осиново-березовых лесов, окрестности пос. Тимирязевский Томского района Томской области, 2002 г.)

Составляющие экологических ниш	Ширина составляющих экологических ниш, D		Перекрытие составляющих экологических ниш, C_{ij}
	<i>L. agilis</i>	<i>Z. vivipara</i>	
Пространственная	41.9	31.2	0.16
Временная	6.84	8.94	0.85
Трофическая	7.07	6.78	0.78

6. Популяционные характеристики лацертид в различных зонах

Численность ящериц варьирует в популяциях различных природных зон юго-востока Западной Сибири и подвержена сезонной динамике. В лесостепной зоне зафиксирована максимальная плотность *L. agilis* 6.0 (2.0–12.0) ос/1000 м². *Z. vivipara* достигает максимальной плотности в лесном поясе прителецкой части Алтая – 12.0 (12.0–26.5) ос/1000 м², что определяется повышением влажности и увеличением доли лесопокрытых площадей. В подзоне осиново-березовых лесов у обоих видов отмечена сходная динамика плотности: *L. agilis* - от 0.5 ос/1000 м² в начале сезона активности, до 5.8 ос/1000 м² - в период спаривания и максимальна ко времени появления сеголеток – 24.0 ос/1000 м², *Z. vivipara* – соответственно, 0.2 ос/1000 м², 4.8 ос/1000 м² и 33.2 ос/1000 м².

Продолжительность жизни и половозрастной состав. Метод определения возраста по шрифтам подтвердил разделение неполовозрелых ящериц обоих видов на три генерации (*juv*, *sad-1* и *sad-2*) и дифференцировал группы *ad* на несколько генераций (таблица 2).

L. agilis. Максимальный возраст - 8 зимовок зафиксирован в северной периферийной популяции, в лесостепной выборке максимальный возраст составил 6 зимовок. Самые старые особи составляют 5-9 % от числа взрослых и представлены как самцами, так и самками, соотношение которых несколько отличается в разных популяциях (таблица 2). Данные о продолжительности жизни особей вида на юго-востоке Западной Сибири, согласуются с таковыми о средней продолжительности жизни по ареалу - 4-6 лет и максимальной - на северо-западной периферии ареала - 9-11 лет (Смирина, 1974; Rahmel, Meyer, 1988; Strijbosch, 1988; Castanet, 1994; Olsson et al., 1997; Conn, 1999 и другие).

Таблица 2 - Возрастной состав выборок из популяций прыткой, *Lacerta agilis* и живородящей, *Zootoca vivipara* ящериц юго-востока Западной Сибири (данные скелетохронологии)

Популяция, время отлова	Пол	Объем выборки	Возраст, количество зимовок							
			<i>sad</i>		<i>ad</i>					
			1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
<i>Lacerta agilis</i>										
тимирязевская, май-август	♀♀	28	9	4	9	3	3	-	-	-
	♂♂	24	7	7	5	3	2	-	-	-
утесовская, май-июль	♀♀	8	4	-	1	1	1	-	-	1
	♂♂	23	6	1	3	8	5	-	-	-
ненинская, июнь	♀♀	9	1	-	4	3	1	-	-	-
	♂♂	2	-	1	-	-	-	1	-	-
<i>Zootoca vivipara</i>										
тимирязевская, май-август	♀♀	36	8	1	23	4	-	-	-	-
	♂♂	38	8	8	21	1	-	-	-	-
першинская, июль	♀♀	8	-	1	5	2	-	-	-	-
	♂♂	3	-	-	3	-	-	-	-	-
кебезеньская, июнь	♀♀	8	2	-	3	3	-	-	-	-
	♂♂	4	4	-	-	-	-	-	-	-
гавриловская, май-август	♀♀	15	3	-	6	6	-	-	-	-
	♂♂	5	2	2	1	-	-	-	-	-
хакасская, июль	♀♀	14	1	2	4	7	-	-	-	-
	♂♂	4	2	-	2	-	-	-	-	-
артыбашская, июль	♀♀	7	-	1	3	3	-	-	-	-
	♂♂	1	-	-	1	-	-	-	-	-

Z. vivipara. В выборках из всех популяций не встречены особи, перезимовавшие более четырех раз. По-видимому, это предельный возраст *Z. vivipara* в данной части ареала. Встречаемость самцов, переживших четыре зимовки низка, а в большинстве популяций они не отмечены (таблица 2).

В европейской части ареала средняя продолжительность жизни *Z. vivipara* - 3-4 года (Avery, 1975; Pilorge, Castanet, 1981), на северо-западе и севере ареала - 7-12 лет (Strijbosch, 1988; Замолодчиков, Гильманов, 1988; Ищенко, 1997).

Наступление половозрелости. *L. agilis*. У самцов до наступления половозрелости происходит существенное увеличение семенников (*L.tes.* - на 15%, *D.tes.* - на 27%), после чего рост гонад замедляется, но не прекращается - за последующие сезоны активности прирост составляет *L.tes.* - 12%, *D.tes.* - 4%. При этом семенники увеличиваются пропорционально размерам тела ($r_s = 0.35$, $p = 0.03$), а индексы *L.tes./L.* имеют сходные значения в генерациях *sad-2 - ad-4*, *D.tes./L.* - в генерациях *sad-2 - ad-5*.

Z. vivipara. До половозрелости происходит интенсивное увеличение длины семенников, а диаметр уже после второй зимовки изменяется пропорционально длине тела. Индекс *L.tes./L.* относительно постоянен у самцов в генерациях *ad-3* и *ad-4*, *D.tes./L.* - в генерациях *sad-2 - ad-4*.

Все особи *sad-1* обоих видов - неполовозрелые. Половозрелость самок *L. agilis* ($L_{min}=68,0$ мм) и самцов *Z. vivipara* ($L_{min}=48.9$ мм) наступает после третьей зимовки. Во всех популяциях особи старше трех зимовок (включая группу *ad-3*) - половозрелые. Выявлена тенденция к более раннему (после второй зимовки) достижению половозрелости частью самцов *L. agilis* и самок *Z. vivipara*. Это обусловлено более высокой скоростью роста указанных половых групп в предшествующий наступлению половозрелости сезон. Кроме того, наступление половозрелости определяется продолжительностью периода активного роста - более крупные или рано родившиеся сеголетки могут достичь половозрелости раньше или иметь при этом большие размеры тела. Наступление половозрелости *Z. vivipara* происходит при достижении определенной длины тела, специфичной для каждой популяции: першинская - 48.9 мм (самцы) и 58.4 мм (самки), тимиразевская - 48.9 мм и 51.3 мм, хакасская - 54.4 мм и 64.6 мм, кебезеньская - 54.0 мм (самки).

Во многих европейских популяциях самцы *L. agilis* достигают половозрелости раньше и при меньшей длине тела, чем самки, что объясняется необходимостью накопления самками на третьем году жизни жировых запасов для развития половых продуктов в следующем году (Rahmel, Meyer, 1988; Strijbosch, 1988; Amat et al., 2000). Наступление половозрелости у особей *Z. vivipara* происходит в разных частях ареала в возрасте от 1 до 4 лет (Pilorge, Castanet, 1981; Roig et al., 2000; Панарин, Шкляревич, 1999).

Особенности роста. Исследованиями установлено, что рост обоих видов характеризуется рядом закономерностей, присущих большинству рептилий (Сергеев, 1937; Мина, Клевезаль, 1976): имеет сезонный характер; высокая скорость роста молодых особей замедляется с наступлением половозрелости; самые медленно растущие особи достигают большего возраста. Кроме того, выявлены некоторые видовые особенности роста.

От рождения до третьей зимовки происходит быстрый рост молодых особей обоих видов (относительный прирост 100-110 %). В северных популяциях *L. agilis* максимальный прирост у неполовозрелых особей зафиксирован в июне-июле, минимальный - после зимовки и перед зимовкой. Нестабильная температура и высокая влажность воздуха в это время ограничивают активность ящериц, что сказывается на темпах роста. Вероятно, неравномерный рост, присущ и половозрелым особям, однако его трудно выявить из-за того, что группа *ad* представлена особями нескольких генераций. *Z. vivipara* активна при более низких температурах, чем *L. agilis*, и скорость ее роста достаточно высока и постоянна в течение всего сезона активности (включая май и август), после второй зимовки она существенно снижается. В группе *sad-1* скорость роста самцов *L. agilis* выше, чем скорость роста самок, а самок *Z. vivipara* - выше, чем самцов. Это определяет более раннее достижение половозрелости частью особей указанных половых групп в следующем сезоне активности. Скорость роста самок обоих видов более старших генераций выше скорости роста самцов, что приводит к появлению значимых различий по длине тела половозрелых особей в большинстве популяций обоих видов.

У одновозрастных особей *L. agilis* не выявлены значимые межпопуляционные различия по длине тела, что свидетельствует о сходном характере их роста. Во всех исследованных популяциях *Z. vivipara* характер роста и средние значения длины тела неполовозрелых особей и взрослых самцов сходны. Самки хакасской популяции *Z. vivipara* генераций *ad-3* и *ad-4* крупнее одновозрастных самок из других популяций, а самки тимиразевской популяции - крупнее самок першинской ($p \leq 0.05$).

При сохранении в течение ряда лет стабильных биотопических условий, морфометрические показатели особей относительно постоянны. Так, в тимиразевских популяциях не обнаружены значимые отличия по длине тела у *sad-2 L. agilis* в 2002 г.: $X \pm m_x = 65.4 \pm 5.0$ (53.6-76.5) мм, $n = 4$ и в 2003 г. - $X \pm m_x = 65.1 \pm 2.3$ (56.6-77.4) мм; $n = 8$; *juv Z. vivipara* в 2002 г.: $X \pm m_x = 21.8 \pm 0.2$ (21.2-22.2) мм, $n = 6$ и в 2003 г. - $X \pm m_x = 22.4 \pm 0.3$ (21.5-23.4) мм, $n = 7$. Это подтверждает, что скорость роста пресмыкающихся определяется, прежде всего, экологическими условиями существования: количеством и доступностью пищи, флуктуацией погодных условий и влажностью среды (Khodadoost et al., 1987; Madsen, Shine, 2000; Lorenzo et al., 2001).

7. Репродуктивная биология лацертид на юго-востоке Западной Сибири

Фенология и половые циклы. Для *L. agilis* и *Z. vivipara* характерны половые циклы смешанного типа (летний сперматоцитогенез и весенний спермиогенез, сопровождающийся спариванием и овуляцией в конце весны).

Срок выхода ящериц с зимовки определяется биотопическими и погодными условиями. В связи с особенностями распределения, на большей части региона *L. agilis* выходит с зимовки несколько раньше, чем *Z. vivipara*. Самцы обоих видов покидают зимовку в среднем на 10-15 дней раньше самок (для ускорения развития

спермы). Выход из спячки половозрелых самок обоих видов заканчивается в большинстве популяций к середине мая и с этого времени начинается массовое спаривание. Жировые тела ящериц, достигшие максимального развития осенью, у самцов к сезону спаривания имеют наименьшие размеры, у самок наблюдается их уменьшение в ходе вителлогенеза и беременности. Самцы и самки обоих видов, впервые принимающие участие в размножении, выходят с зимовки одновременно с более старшими особями своего пола, однако сперматогенез у них завершается в среднем на неделю, оогенез - на две недели позже.

Спермиогенез у самцов обоих видов очень короток и происходит только в весеннее время. Зрелые сперматозоиды в семенниках самцов обнаруживаются с первой декады мая до середины июня, причем количество их весной непостоянно - увеличивается с конца первой декады до конца мая, после чего убывает к середине июня. Изменение размеров семенников у самцов обоих видов имеет сходный характер. Максимальной величины гонады достигают к моменту появления в них зрелых сперматозоидов, после чего уменьшаются до середины лета (рисунок 1). Незначительное увеличение семенников во второй половине лета связано с подготовкой к новому половому циклу (Щепотьев, 1948).

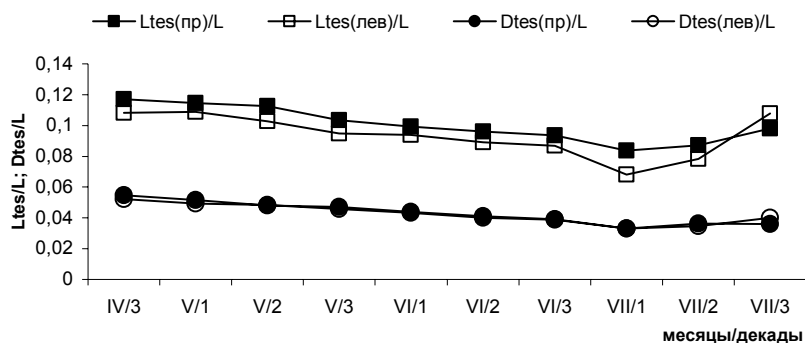


Рисунок 1 - Сезонная динамика размеров семенников (средние значения L_{tes}/L и D_{tes}/L) половозрелых самцов прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (окрестности пос. Тимирязевский Томской области, 2003 г.)

Феномен депонирования сперматозоидов. Исследование репродуктивной системы одной из взрослых самок *L. agilis* (начало июня) выявило наличие в яичниках 9 фолликулов диаметром 4.1–8.8 мм и сперматозоидов в нижних отделах яйцеводов. Гистологическими методами исследования установлено, что через несколько часов после спаривания происходит внедрение большей части сперматозоидов в складки слизистой оболочки и между ресничками мерцательного эпителия нижних отделов яйцеводов. При этом форма сперматозоидов изменяется - утрачиваются хвосты и часть головки. Выявление видоизмененных сперматозоидов в тканях яйцеводов осуществлено с помощью меченых моноклональных антител. Иммуногистохимический метод подтвердил внедрение сперматозоидов в нижних отделах яйцеводов у самки *L. agilis*. Депонирование происходит так быстро, что в период размножения лишь у одной самки из двадцати шести, отловленных в природе, сперматозоиды выявлены в просветах яйцеводов. Ко времени овуляции все сперматозоиды оказываются расположенными в толще тканей половых путей самки. Таким образом, нами подтверждено выявленное ранее явление проникновения сперматозоидов в ткани половых путей самок *L. agilis* (Генин, 1955).

У самок *L. agilis* и *Z. vivipara* установлено хранение сперматозоидов в течение всего календарного года (после спаривания, откладки яиц или рождения детенышей, перед уходом в зимовку и весной до спаривания) в эпителии и на базальной мембране преимущественно в нижних, в незначительных количествах - в верхних, а также их отсутствие в средних отделах яйцеводов.

Сперматозоиды животных различных систематических групп имеют сходный характер взаимодействия с различными тканями, корректируемый особенностями самих тканей (Генин, 1953). Локализация сперматозоидов в определенных участках половых путей самок объясняется, по-видимому, особенностями их тканевой структуры. Скоротечность процессов депонирования и видоизменения формы половых клеток свидетельствует о том, что оплодотворение яиц производится видоизмененными сперматозоидами.

Явление длительного хранения спермы в яйцеводах самок известно для представителей различных отрядов рептилий и является обязательным компонентом размножения видов, имеющих асинхронные репродуктивные циклы, при наличии повторных кладок и обеспечивает конкуренцию спермы при множественном спаривании (Almeida-Santos, Salomao, 1997; Girling et al., 1997; Olsson, 1997; Gist, Congdon, 1997, 1998; Blackburn, 1998; Villaverde, Zucker, 1998; Sever, Ryan, 1999). Однако, в условиях юго-востока Западной Сибири данный феномен лишь отчасти можно объяснить необходимостью оплодотворения яиц в повторных кладках. Установлено, что сперматозоиды, сохраняющиеся длительное время в тканях половых путей самок, не являются активными в следующем сезоне размножения – ранее размножавшиеся самки, содержащиеся в террариуме без самцов, не откладывают яйца.

Репродуктивные характеристики. С середины мая до начала июня происходит массовое спаривание ящериц. Для самок *L. agilis* характерно многократное спаривание со всеми самцами, что способствует поддержанию генетического разнообразия в популяции (Olsson, Shine, 1997; Olsson et al., 1997). Подобное явление свойственно, по-видимому, и для самок *Z. vivipara*. Плодовитость первородящих самок низка и определяется необходимостью рационального распределения энергетических затрат на вителлогенез и рост

особи. Увеличение размера тела в этом возрасте более актуально, так как ведет к увеличению общей плодовитости в течение жизни (Shine, Schwarzkopf, 1992).

Беременность самок *L. agilis* длится около 1 месяца, длительность инкубационного периода – около 1.5 месяцев и определяется, главным образом, температурным режимом инкубации. Средняя плодовитость *L. agilis* в подтаежной зоне 7.8 яиц, в лесостепных популяциях Северного Алтая - 5.8, Северо-Восточного Алтая - 6.6. В последних - низкую плодовитость можно объяснять наличием повторных кладок, отсутствие которых достоверно не установлено.

Беременность самок *Z. vivipara* в подзоне осиново-березовых лесов длится 60-70 суток и массовое рождение детенышей в одной популяции происходит синхронно - в течение 10–15 дней июля. Исключение составляют первородящие самки, приносящие детенышей в среднем на две недели позже основной группы. В яйцеводах беременных самок (3.6-37.5 % в разные годы) из различных популяций, наряду с нормально развивающимися эмбрионами, встречены дегидратированные комки желтка в яйцевых оболочках. Они могут являться как неоплодотворенными яйцеклетками, так и свидетельствовать об эмбриональной гибели на ранних стадиях развития. Такие яйца располагаются или в нижних отделах яйцеводов, или в одном яйцеводе. Откладка их происходит либо во время родов, либо за несколько дней до родов.

Детеныши *Z. vivipara* рождаются в тонких прозрачных яйцевых оболочках, от которых освобождаются тотчас или в течение 1–3 часов. В 3.6-37.5 % родов в разные годы наблюдений обнаружены мертвые детеныши, разорвавшие яйцевые оболочки и вышедшие через воронку яйцевода в полость тела самки. В ряде случаев (3,6-50 % родов в разные годы) часть детенышей (от 1 до 4) при рождении не дают признаков жизни и погибают в яйцевых оболочках. У них не обнаружено аномалий во внешнем строении, однако линейные размеры этих детенышей на 15-20 % меньше, чем средние по выводку. Наличие в яйцеводах подобных эмбрионов и неразвившихся яиц свидетельствует о том, что овуляция происходит порционно в течение нескольких дней. Это объясняет наличие неоплодотворенных яиц, попадающих в половые пути самки, когда сперматозоиды еще не поднялись в верхние отделы яйцеводов, где происходит оплодотворение. В таком случае мертворожденные детеныши - это эмбрионы, развивающиеся из яиц, оплодотворенных позже других, и рожденные ранее положенного срока.

Аномальный ход среднесуточных температур весной 2004 г. выявил некоторые особенности половых циклов *Z. vivipara*. Низкие температуры конца апреля и начала мая, быстрый их подъем в течение последующих двух недель до максимальных за лето и существенное снижение во второй половине месяца могли сказаться на ходе спермато- и оогенеза и значительно увеличить продолжительность овуляции. В связи с этим резко возросла встречаемость (32.7 %) в пометах неоплодотворенных яиц и недоразвитых эмбрионов.

Имеются указания, что плодовитость уменьшается при движении на север и с увеличением высоты над уровнем моря (Терентьев, Чернов, 1949; Лазарева, 1999). Однако, связи между величиной приплода и географическим положением популяций *Z. vivipara* не выявлено. Плодовитость коррелирует с длиной тела самки ($r_s = 0.72$, $p = 0$). Межпопуляционные различия в плодовитости определяются не географическим положением, а экологическими условиями конкретной местности. Так, в северной першинской популяции средняя плодовитость - 6.6 (3-9), а в более южных - тимирязевской и популяциях прителецкого Алтая, соответственно 5.1-7.1 и 3.6-5.8 в разные годы; в среднегорной хакасской отмечены самые крупные самки 73.2 ± 1.1 (64.6-77.6) мм и максимальная популяционная плодовитость – 8.6 (7-10), в то время как самки низкогорной гавриловской - мельче и плодовитость их в 1.4 раза ниже.

8. Морфологические показатели лацертид

Изучена внутривидовая (возрастная и половая) и межпопуляционная изменчивость морфологических признаков на периферии ареала у *L. agilis* и на участке сплошного ареала у *Z. vivipara*

***L. agilis*. Половая изменчивость взрослых особей.** В северных периферийных популяциях наблюдаются половые отличия в окраске тела: общий тон окраски тела самок серовато-коричневый, самцов – зеленый. В лесостепных популяциях часть самцов (11 %) имеют типичную для самок окраску, изредка отличаясь от них зеленоватой окраской горла или брюха.

В ряду выборок, в направлении с юга (лесостепь) на север (подзона осиново-березовых лесов) наблюдается увеличение общей длины ($L. + L.cd.$) ящериц, при этом самки мельче (от 184.9 до 207.9 мм), чем самцы (от 187.6 до 208.2 мм). Самцы имеют большую длину хвоста, самки - тела, эти различия максимальны в северных периферийных популяциях ($\bar{L}_{\text{самки}} = 85.8 \pm 2.2$ мм; $\bar{L}_{\text{самцы}} = 78.5 \pm 1.2$ мм; $p = 0.03$). Во всех популяциях большинство морфометрических показателей самцов превышают таковые самок; для самок характерны большая длина туловища, тела и высота анального щитка ($p \leq 0.05$).

Количество значимо различающихся морфометрических признаков увеличивается в направлении от лесостепи, где различия не выявлены ни по одному из исследованных признаков, - на север, к периферии распространения, где обнаружены по 14. Половой диморфизм по меристическим признакам, также увеличивается от лесостепных популяций на север, а так же на запад и восток - к степным. Это показывает, что выраженность полового диморфизма в популяциях зависит от условий среды - он становится четче при экстремальных условиях на границах ареала, где требуется высокая эволюционная пластичность популяции, а в оптимальных условиях центра ареала - сглаживается (Геодакян, 1978).

Географическая изменчивость. Самки. Основные морфометрические показатели увеличиваются от лесостепных и степных популяций юго-востока Западной Сибири - к северным периферийным и от популяций

центра ареала (Пестов и др., 2001) - на восток. Особи северных периферийных популяций существенно отличаются от всех остальных. Степень различий по признакам фоллидоза увеличивается от периферийных популяций подзоны осиново-березовых лесов на запад и восток - к степным.

Самцы. Как и у самок, количество различий по морфометрическим признакам возрастает от лесостепных, степных и популяций центра ареала к периферии распространения (подзона осиново-березовых лесов), где выявлены самые крупные особи с длинными конечностями. Различия по меристическим признакам незначительны в широтном и более существенны - в долготном направлениях.

Z. vivipara. Половой диморфизм. Во всех исследованных популяциях около 15 % самок имеют сходную с самцами окраску брюха и нижней стороны конечностей, что не характерно для самок с большей части ареала (Банников и др. 1977). В группе половозрелых особей длина тела самок выше, чем самцов ($p \leq 0.05$). Во всех популяциях кроме самой северной (средняя тайга) самцы имеют большую длину хвоста ($L.cd.$ и $L.cd./L.$, $p \leq 0.05$). В группе взрослых особей самцы имеют больше $G.$ (подзона осиново-березовых лесов и лесостепь), $Sq.$ (средняя тайга, подзона осиново-березовых лесов и лесостепь) и $P.f.$ (южная тайга, подзона осиново-березовых лесов и лесостепь). У самок во всех исследованных популяциях выше $Ventr$ ($p \leq 0.05$).

Географическая изменчивость. Имеются данные, что в пределах обширного ареала ряд признаков *Z. vivipara* демонстрируют четкую географическую клинальную изменчивость (Терентьев, 1957; Орлова, 1975). В связи с особенностями географического положения исследованных популяций можно говорить лишь о характере широтной изменчивости. При рассмотрении самых южных и самых северных популяций выявлено уменьшение значений некоторых признаков в направлении от лесостепи к средней тайге ($L.cd.$ и $G.$ - самцы, $L./L.cd.$ - самки, $Sq.$ и $P.f.$ - самцы и самки). Однако, в близкорасположенных популяциях выявлены значительно отличающиеся промежуточные значения, которые превращают клинальную изменчивость признака в ненаправленную - хаотическую. Кроме того, изменчивость признаков самок и самцов часто носит независимый разнонаправленный характер.

Оценка стабильности развития популяций. Критерием стабильности развития является случайная изменчивость развития, которая проявляется в эффекте флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков организма (Ludwig, 1932; van Valen, 1962; Астауров, 1974).

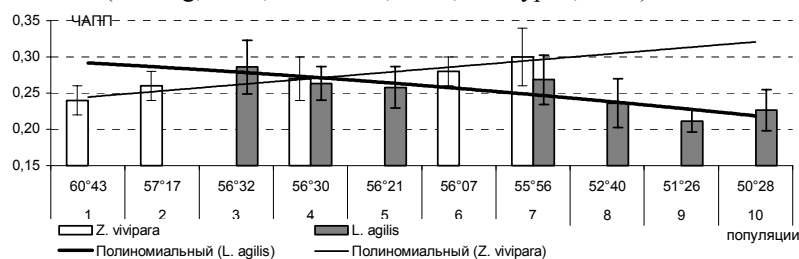


Рисунок 2 - Величина случайной изменчивости

развития (ЧАПП) в популяциях ящериц юго-востока Западной Сибири. *Zootoca vivipara*: 1 – стрежевская, 2 – першинская, 4 – тимирязевская, 6 – уртамская, 7 – еловская; *Lacerta agilis*: 3 – побединская, 4 – тимирязевская, 5 – утесовская, 6 – еловская, 8 – ненинская, 9 – алтайская, 10 – яломанская.

L. agilis. В 7 популяциях из различных природных зон минимальная величина ЧАПП 0.21 ± 0.01 , близкая к контрольной, зарегистрирована в лесостепной зоне (рисунок 2). Данная территория имеет, по-видимому, оптимальный для обитания *L. agilis* комплекс средовых факторов, что подтверждает высокая численность вида. Степная популяция с южной периферии ареала имеет промежуточное значение ЧАПП - 0.23 ± 0.03 . Установлено повышение величины ЧАПП от лесостепной зоны на север – к периферийным популяциям подзоны осиново-березовых лесов ($0.26-0.29$) ($p \leq 0.05$).

Z. vivipara. В 5 популяциях выявлено закономерное уменьшение средней ЧАПП от самой южной популяции - 0.30 ± 0.04 к самой северной – 0.24 ± 0.02 . Низкие значения ЧАПП в северных популяциях свидетельствуют об оптимальных для обитания вида условиях среды в пределах таежной зоны.

ВЫВОДЫ

1. На большей части территории юго-востока Западной Сибири обитают два вида ящериц – *Lacerta agilis* и *Zootoca vivipara*, имеющие обширные евроазиатские ареалы. Северная периферия ареала яйцекладущего вида – *L. agilis* проходит в подзоне осиново-березовых лесов и лимитируется недостаточной теплообеспеченностью. Южная граница распространения яйцеживородящего вида *Z. vivipara* на равнинных участках проходит в пограничной зоне между лесостепью и степью и определяется снижением увлажнения.

2. На равнинной территории юго-востока Западной Сибири выделено 6 типов населения пресмыкающихся, включая лацертид: 3 зональных (северный, срединный и южный), 2 аazonальных пойменных (северный и срединный), 1 интразональный. *L. agilis* отсутствует в зональном северном и в интразональном типах населения. Размах среднего обилия обоих видов составляет 20-24 крат. Неоднородность населения лацертид, кроме теплообеспеченности и увлажнения определяется облесенностью, рельефом, кормностью и застройкой территории.

3. Зоной экологического оптимума для *L. agilis* (группа «степные» ящерицы) является лесостепь, для *Z. vivipara* (группа «лесные» ящерицы) – южная тайга, подзона осиново-березовых лесов, лесостепь и горно-лесной пояс. Степень встречаемости *L. agilis* в разных биотопах увеличивается в ряду «агроценозы» →

«закрытые» → «эктонные» → «открытые» → «селитебные», *Z. vivipara* - «агроценозы» → «открытые» → «селитебные» → «закрытые» → «эктонные».

4. Успешному сосуществованию ящериц в зоне симпатрии способствует расхождение по пространственной, временной и трофической составляющим экологических ниш видов. Это обеспечивается приуроченностью видов к различным типам субстрата; различиями их в размерах тела; особенностями суточной и сезонной активности; избирательностью в величинах пищевых объектов; различной степенью территориальности и оседлости; стратегиями размножения; местами локализации сеголетков.

5. Наиболее многочисленны популяции *L. agilis* лесостепной зоны, где диапазон условий среды наиболее соответствует экологическим требованиям вида, наиболее малочисленны – на северной периферии ареала (подзона осиново-березовых лесов). Пределы изменчивости популяционной численности *Z. vivipara* широки: низкая плотность в условиях северной и средней тайги, высокая – в местообитаниях горно-лесного пояса низкогорий Северо-Восточного Алтая и Кузнецкого Алатау с оптимальным сочетанием тепла и влаги. Характерные 3-4 кратные сезонные повышения численности обоих видов в июле-августе связаны с появлением сеголетков.

6. В большинстве популяций обоих видов неполовозрелые ящерицы представлены тремя генерациями, группа половозрелых особей в популяциях *L. agilis* - 3-6 генерациями самцов и самок, *Z. vivipara* – двумя, причем в старшей генерации самцы единичны или отсутствуют. Максимальный возраст *L. agilis* составляет не менее 9, *Z. vivipara* – не менее 5 лет.

7. Сроки наступления половозрелости ящериц определяются периодом активного роста до достижения необходимых размеров тела. Наиболее крупные или родившиеся раньше сеголетки могут достичь полового созревания раньше, или же иметь большие размеры тела. Сезонный относительный прирост неполовозрелых особей *L. agilis* неравномерен: максимален в июне-июле, минимален - после выхода с зимовки (мае) и перед уходом на зимовку (в августе). У *Z. vivipara* этот показатель относительно постоянен. Большинство особей обоих видов достигают половозрелости после третьей зимовки и репродуктивное ядро представлено самцами и самками от 3 зимовок и старше. Однако выявлена тенденция к более раннему (после второй зимовки) достижению половозрелости самцами *L. agilis* и самками *Z. vivipara*, что обеспечивается более высокой скоростью роста указанных половых групп в сезон, предшествующий наступлению половозрелости.

8. Оба вида имеют половые циклы смешанного типа: летний сперматоцитогенез и весенний спермиогенез, сопровождающийся спариванием и овуляцией в конце весны. Наличие зрелых сперматозоидов в семенниках самцов ограничено серединой мая – серединой июня. Для самок обоих видов установлено депонирование сперматозоидов в нижних и в верхних отделах яйцеводов. Сперматозоиды сохраняются в половых путях самок в течение всего календарного года.

9. В северных популяциях обоих видов имеется тенденция к сокращению на 15–30 дней периода активности по сравнению с зонами оптимума, что приводит к укорачиванию периода спаривания. Первородящие самки обоих видов рожают детенышей и откладывают яйца в среднем на две недели позже, чем более старшие самки, что связано с запаздыванием оогенеза. Имеется тенденция к увеличению плодовитости *L. agilis* на северной периферии распространения (7.8 яиц), по сравнению с лесостепными популяциями (5.8 - 6.6 яиц). В пределах региона на сплошном участке ареала *Z. vivipara* высок уровень изменчивости индивидуальной (2-14) и популяционной (3.6–8.6) плодовитости, определяемой особенностями биотопического положения и погодными условиями конкретного года наблюдений.

10. Периферийные популяции *L. agilis*, характеризующиеся усилением степени проявления флуктуирующей асимметрии (ЧАПП) и выраженности полового диморфизма по внешним морфологическим признакам, значительно отличаются от популяций из центра ареала. Для *Z. vivipara* по ряду морфологических признаков выявлен половой диморфизм, направленная широтная изменчивость не выявлена ни для одного из признаков.

11. Популяции *L. agilis* на северной периферии ареала имеют ряд адаптивных черт: увеличение продолжительности жизни и размеров тела, более позднее наступление половозрелости; короткий период спаривания, который определяет более раннее появление сеголетков.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. **Булахова Н.А.** Морфогенетическая дифференциация популяций живородящей ящерицы (*Lacerta (Zootoca) vivipara*), в связи с различными условиями обитания юго-востока Западной Сибири // Студент и научно-технический прогресс: Мат. XXXIX междунар. науч. студен. конф. - Ч.1. - Новосибирск, 2001. – С. 47-48.

2. **Булахова Н.А.** Распределение и некоторые экологические особенности прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) предгорий Северо-Восточного Алтая // Алтай: экология и природопользование: Мат. II Российско-монгольской науч. конф. молодых ученых и студентов.- Бийск: НИЦ БПГУ, 2003.- С. 85-88.

3. **Булахова Н.А.** Оценка стабильности развития популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на юге Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Приложение №8. Мат.-лы науч. конф., симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ.- Томск: Изд-во Том. ун-та, 2003.- С. 25-26.

4. Орлова В.Ф., Куранова В.Н., **Булахова Н.А.** Размножение живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в восточной части ареала // Там же. - С. 150-158.

5. Равкин Ю.С., Куранова В.Н., Цыбулин С.М., Богомолова И.Н., Юдкин В.А., Торопов К.В., **Булахова Н.А.**, Борисович О.Б., Панов В.В., Добротворский А.К. Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). – Новосибирск: Изд-во ООО «Ревик-К», 2003. – С. 21-35.

6. **Булахова Н.А.**, Куранова В.Н., Савельев С.В. Демографические характеристики популяций лацертидных ящериц юга Западной Сибири // Сибирская зоологическая конференция. Тез. докл. Всеросс. конф., посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН, 15-22 сентября 2004 г., Новосибирск. - Новосибирск, 2004. – С. 232.

7. **Bulakhova N.A.** Estimation of *Lacerta agilis* populations state by fluctuating asymmetry method // Abstr. of 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica, Saint-Petersburg, 12 – 16 August 2003. - Saint-Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2003. - P. 46-47.

8. Kuranova V.N., Patrakov S.V., **Bulakhova N.A.**, Krechetova O.A. The experience of studying spatial and temporal niche segregation for sympatric species of lizards – *Lacerta agilis* and *Lacerta vivipara* // Abstr. of 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica, Saint-Petersburg, 12 – 16 August 2003. - Saint-Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2003. - P.93-94.

9. Orlova V.F., Kuranova V.N., **Bulakhova N.A.** Some aspects of biology of *Zootoca vivipara* in asian part of its area // Abstr. of 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica, Saint-Petersburg, 12 – 16 August 2003. - Saint-Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2003.- P. 123.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научным руководителям к.б.н. В.Н. Курановой и д.б.н. С.В. Савельеву; а также д.б.н. Н.С. Москвитиной, д.б.н. Ю.С. Равкину, д.б.н. С.П. Кулижскому за помощь в организации и проведении исследований, написании и обсуждении диссертационной работы; к.б.н. В.Ф. Орловой и Е.А. Дунаеву (НИМ МГУ, г. Москва), к.б.н. Л. А. Куприяновой, д.б.н. Н.Б. Ананьевой, К.Д. Мильто (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург), к.б.н. Э.М. Смириной, к.б.н. Н.П. Ждановой (ИБР РАН, г. Москва), сотрудникам отдела эмбриологии (ГУ НИИ морфологии человека РАМН, г. Москва), сотруднику зоомузея В.К. Зинченко и сотрудникам лаборатории зоологического мониторинга (ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск) за помощь в работе с коллекциями, библиотеками, методические рекомендации, организацию стажировок и полевых исследований.