

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННОЕ ОБЪЕДИНЕНИЕ
«НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКИЙ ЦЕНТР НАН БЕЛАРУСИ ПО БИОРЕСУРСАМ»

ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
имени АЛЕКСАНДРА МИХАЙЛОВИЧА НИКОЛЬСКОГО
ПРИ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ПРИ УЧАСТИИ УКРАИНСКОГО ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

Материалы Пятого съезда Герпетологического общества
им. А.М. Никольского

24-27 сентября 2012 г.
Минск, Беларусь

Минск
ИООО «Право и экономика»
2012

THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS
STATE SCIENTIFIC AND PRODUCTION AMALGAMATION
«THE SCIENTIFIC AND PRACTICAL CENTER FOR BIORESOURCES»

ALEXANDER M. NIKOLSKY HERPETOLOGICAL SOCIETY
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

IN ASSISTANCE OF THE UKRAINIAN HERPETOLOGICAL SOCIETY

THE PROBLEMS OF HERPETOLOGY

Proceedings of the 5th Congress
of the Alexander M. Nikolsky Herpetological Society

24-27 September 2012
Minsk, Belarus

Minsk, 2012

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ ZOOTOCA VIVIPARA (SQUAMATA, LACERTIDAE)

В.Н. Куранова, В.В. Ярцев

Национальный исследовательский томский государственный университет (Томск, Россия)

SOME ASPECTS OF REPRODUCTIVE BIOLOGY OF the common lizard, *Zootoca vivipara* (SQUAMATA, LACERTIDAE)

V. N. Kuranova, V. V. Yartsev

National Research Tomsk State University (Tomsk, Russia)

The condition of the female reproductive system and female reproductive characteristics of *Zootoca vivipara* were investigated in three populations from Tomsk and its suburbs (Western Siberia, 2006 – 2011). The right-side type of the asymmetry of follicles, embryos and corpora luteum was prevailing. The interpopulational and interannual differences in female body length and in the size of brood are revealed. In the population with the maximal female fecundity the minimal body length and mass of young are observed. The youngsters' length of the body depends on the length of females. The number of the corpora luteum in female ovaries may be used for the estimation of potential fecundity.

Живородящая ящерица, *Zootoca vivipara*, имеющая обширный евроазиатский ареал, – один из наиболее перспективных объектов для решения таких вопросов эволюционной биологии как репродуктивные стратегии, происхождение и эволюция живорождения у чешуйчатых пресмыкающихся (Blackburn, 2000; Семёнов, 2009; Ройтберг и др., 2012). Для понимания подобных биологических явлений необходимы комплексные анатомо-физиологические и эколого-этологические исследования (Blackburn, 2000). Особенности репродуктивной биологии азиатских популяций вида по сравнению с европейскими остаются менее изученными (Семёнов, 2009), несмотря на уже имеющиеся сведения (Попоудина, 1976; Куранова, 1998; Яковлев, 1999; Орлова и др., 2003; Saveliev et al., 2006; Булахова и др., 2007; Дуйсейбаева, Орлова, 2009, Liu et al., 2008). В настоящее время ведутся исследования по оценке географической изменчивости репродуктивных параметров *Z. vivipara* (Ройтберг и др., 2012), однако внутрипопуляционная изменчивость данных показателей исследована крайне слабо.

Цель исследований – описать состояние половой системы самок живородящей ящерицы на разных этапах репродуктивного цикла, оценить уровень биотопической и межгодовой изменчивости их репродуктивных показателей.

Исследования проведены с апреля по август 2006 – 2011 гг. в окрестностях Томска, расположенному на крайнем юго-востоке Западно-Сибирской равнины в подзоне, переходной от темно-хвойной тайги и смешанных лесов к мелколиственным. Наблюдения осуществлены на трех ключевых участках Томского района Томской области с разным характером антропогенных воздействий: южный пригород – территория полигона Национального исследовательского Томского государственного университета (окрестности села Коларово, 56°21' с.ш., 84°57' в.д., правый берег р. Томи, осиново-березовый лес с мозаично выраженным разнотравьем), северный – подфакельная зона Томского нефтеперерабатывающего завода (окрестности деревни Кузовлево, 56°37' с.ш.; 84°59' в.д., правый берег р. Томи, осиново-березовый лес с примесью сосны и равномерным мощным травостоем), юго-западный – дачный городок Тимирязевский (56°28' с.ш.; 84°54' в.д., левый берег р. Томи, просека ЛЭП в сосновом бору, смешанный лес, торфоразработки). Расстояние между самым северным («Кузовлево») и южным («Коларово») локалитетами составляет около 30 км, из них

около 10 км – городские районы Томска. Локалитет «Тимирязевский» находится на противоположном берегу р. Томи и удален от первых двух соответственно на 13 и 17 км. В связи с удаленностью изолированностью исследованные выборки рассмотрены как отдельные популяции: «коларовская», «кузовлевская», «тимирязевская». Объединенные данные по трем локалитетам обозначены как «томская» выборка.

Плодовитость самок ($n = 192$) определена по количеству эмбрионов в яйцеводах, числу новорождённых в пометах у особей, отловленных в природе на поздних сроках беременности и родивших в условиях неволи. Оценка асимметрии распределения зрелых фолликулов, жёлтых тел в яичниках, эмбрионов в яйцеводах самок ($n = 107$) справа и слева проведена путём расчета коэффициента асимметрии по формуле: $R = n_{\min} / n_{\max}$ (Басарукин, Боркин, 1984). Проанализированы средние масса (\bar{r}), длина тела (L , мм) и хвоста (L_{cd} , мм) детёнышей в помёте, а также размеры тела самок (L , мм). Всего обработано 665 детёныш из 108 выводков. Математическая обработка материала осуществлена с помощью пакета программ STATISTICA 8.0 и Microsoft Excel 2010. Оценку разности выборочных совокупностей проводили с помощью критерия Краскела-Уоллиса (H-test), корреляцию – ранговым коэффициентом Спирмена (r_s).

Состояние половой системы самок на разных этапах репродуктивного цикла. В репродуктивном цикле самок *Z. vivipara* можно выделить следующие периоды: 1 – с момента выхода из зимовки до овуляции (вителлогенез, спаривание); 2 – с момента оплодотворения до рождения детёнышей; 3 – от родов до ухода в зимовку (Bauwens, Verheyen, 1985).

В окрестностях Томска первые взрослые самки *Z. vivipara* выходят с зимовки в III декаде апреля – I декаде мая. Сроки выхода определяются ходом весенних событий (Куранова, 1998). В данный период яичники содержат два типа фолликулов: мелкие белые и крупные ярко-жёлтые фолликулы, в которых активно протекает вителлогенез (рис. 1А: 2). В яйцеводах происходит подготовка к принятию яиц: их стенки ярко-розовые, гипертрофированы (рис. 1А: 1). Самки спариваются, имея, по-видимому, именно такое состояние половой системы. На меченых животных показано, что это происходит через 5 – 10 дней после выхода с зимовки (Bauwens, Verheyen, 1985). Начало спаривания приходится на I декаду мая, однако в отдельные годы с поздними холодными веснами сроки смещаются на III декаду мая – начало июня (Орлова и др., 2003). Перед овуляцией развивающиеся фолликулы достигают размеров в среднем 3.74 мм (2.1 – 5.23, $n = 49$). После овуляции в яйцеводах самок происходит оплодотворение яйцеклеток видоизменёнными сперматозоидами, депонированными в стенках яйцеводов с момента копуляции (Saveliev et al., 2006), а в яичниках из овулировавших фолликулов формируются жёлтые тела (рис. 1Б). После оплодотворения начинается развитие эмбрионов. К моменту рождения основная масса желтка расходуется на питание эмбрионов (рис. 1В), хотя незначительная его часть остаётся вместе с третичными оболочками после выхода из них новорождённых.

Роды у живородящей ящерицы происходят с середины и до конца июля (2006 – 2010 гг.), в среднем растянутость процесса составляет около двух недель. Однако в отдельные годы, характеризующиеся ранними тёплыми веснами, отмечено смещение начала родов на I декаду июля (2011 г.). Межгодовые различия в сроках начала родов могут составлять до семнадцати дней (2006 – 2011 гг.). Наблюдение за родами и выходом детёнышей из оболочек показало, что в среднем для рождения одного детёныша необходимо около 4 мин, выход яиц происходит приблизительно через 1.5 –

2 сек после каждого раскрытия клоаки. Во время родов самки находятся в горизонтальном положении, расставив задние конечности под прямым углом к телу и дугообразно приподняв заднюю часть хвоста. Самки покидали кладку, спустя несколько минут после рождения последнего детёныша. Выход первого детёныша из оболочек (выводок из 9 детёныш) произошёл через 15 мин после окончания родов, последнего – через 120 мин, у другой самки (4) – через 40 и 80 мин соответственно. Многочисленные фрагментарные наблюдения за родами других самок показывают, что детёныши могут выходить из яйца спустя несколько минут после завершения родов. Иногда прорывание яйцевых оболочек может произойти непосредственно в яйцеводах самки, тогда детеныши рождаются без оболочек. Если при этом детёныш движется хвостом вперёд, то он может перекрыть просвет яйцевода или клоаки, что приводит к гибели самки и оставшихся, не вышедших детёныш. Для других частей ареала есть указания, что процесс вылупления может происходить тотчас же после откладки или затягиваться до 47 часов (Епланова, 2011).

Сразу после родов яичник самок ($n = 6$) имеет разнородную структуру: преобладают по количеству крупные белые фолликулы с гладким сферическими поверхностями, а также жёлто-оранжевые жёлтые тела (*corpus luteum*), на которых чётко видны рубцы (рис. 1Г: 4). Последние формируются сразу после овуляции на месте лопнувшего фолликула и являются временной железой внутренней секреции, продуцируя прогестерон (Zug et al., 2001). Яйцеводы таких самок сильно растянуты, места нахождения эмбрионов выглядят в виде расширенных участков – «карманов», в которых развита интенсивная сеть капилляров, придающих им ярко-розовую окраску (рис. 1Г: 3). Вскрытие самок спустя 1 – 5 суток после родов показало, что в яичниках и яйцеводах данная картина сохраняется. Однако изменение стенок яйцеводов идёт достаточно быстро, особенно интенсивности кровоснабжения. В связи с этим, чем больше период между вскрытием и сроками родов, тем сложнее дифференцировать «карманы» в яйцеводах. В 81 % случаев количество жёлтых тел равно числу «карманов» в яйцеводах и соответствует количеству овулировавших яиц или рождённых детёныш ($n = 14$). Дегенерация жёлтого тела начинается после родов, и оно длительное время сохраняется в яичнике, что может быть использовано для определения потенциальной плодовитости родивших самок: зная размер выводка от самки (по наблюдениям в террариуме), можно оценить гибель при внутриутробном развитии (неоплодотворенные яйца, замершие в развитии эмбрионы). Определение плодовитости по количеству жёлтых тел использовано в исследованиях репродуктивной биологии у других видов ящериц (например, Thompson, Stewart, 1994) и птиц (Слепцов, 2008).

Анализ репродуктивных показателей. Асимметрия. При сравнении коэффициента асимметрии распределения фолликулов, эмбрионов, жёлтых тел у самок в популяциях из различных биотопов окрестностей Томска не установлено значимых различий между ними ($H = 3.6$; $p = 0.17$). В связи с этим, дальнейший анализ межгодовой динамики коэффициента асимметрии проводился на объединённой выборке. Установлено наличие положительных слабых связей коэффициента асимметрии с годом ($r_s = 0.24$; $p < 0.05$), длиной туловища самок ($r_s = 0.21$; $p < 0.05$) и плодовитостью ($r_s = 0.22$; $p < 0.05$). На объединённой томской выборке не выявлено значимых межгодовых отличий данного показателя ($H = 9.9$; $p = 0.08$). В томской популяции коэффициент асимметрии колеблется от 0.3 до 1.0, в среднем – 0.8 ± 0.02 .

Многолетняя динамика (2006 – 2011) встречаемости различных типов распределения фолликулов, эмбрионов, жёлтых тел в томской популяции показывает, что соотношение асимметричного и симметричного типов может сильно варьировать: в 2006 г. асимметричное распределение отмечено у 93.3 % исследованных самок, в 2007 - 2010 гг. оно варьировало от 48.2 до 66.7 %, а в 2011 г. – не зарегистрировано. В целом, соотношение встречаемости самок с симметричным и асимметричным распределением близко к 1:1 ($\chi^2 = 0.86$; $p < 0.05$) (рис. 2).

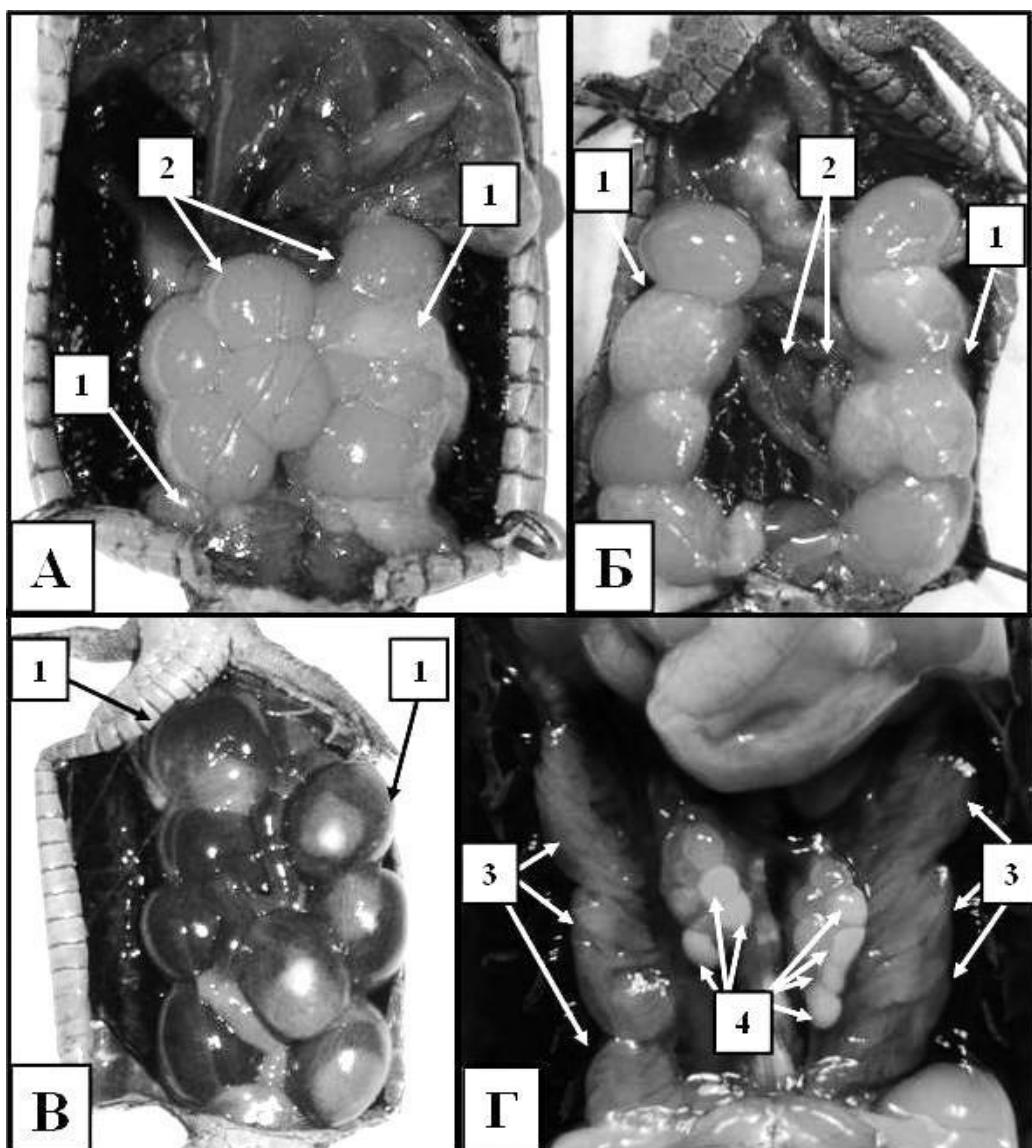


Рис. 1. Состояние половой системы самок живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara*, на разных этапах репродуктивного цикла: А – перед овуляцией; Б – непосредственно после овуляции; В – в период «беременности»; Д – сразу после родов.

Примечание: 1 – яйцеводы, 2 – яичник, 3 – «карманы» яйцеводов; 4 – жёлтые тела.

Правосторонний вариант асимметрии распределения встречается в 1.4 – 3.6 раза чаще левостороннего. Многолетние данные показывают, что левосторонний тип асимметрии отмечается реже – в среднем 13.1 % (рис. 2). Отсутствие отличий коэффициента асимметрии между локалитетами и по годам, возможно, указывает, что основные причины асимметрии распределения фолликулов (а затем эмбрионов и

жёлтых тел) носят анатомо-физиологический характер. Известно, что регуляция овогенеза позвоночных животных осуществляется нервной и эндокринной системами.

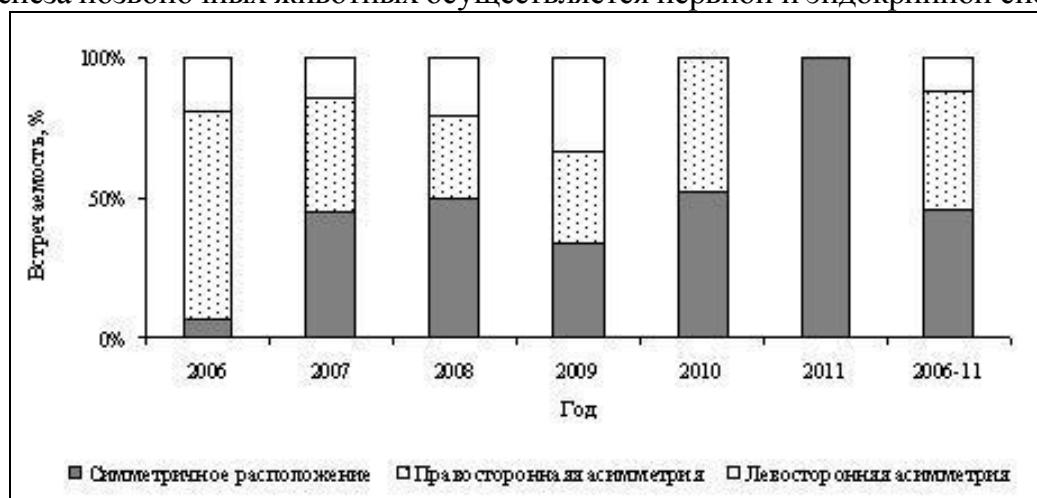


Рис. 2. Встречаемость (%) различных вариантов распределения зрелых фолликулов, жёлтых тел в яичниках, эмбрионах яйцеводов справа и слева среди самок живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* ($n = 108$; окрестности Томска, 2006 – 2011 гг.)

Для последних характерны взаимосвязанные между собой асимметрии, в основе которых лежит биохимическая асимметрия – разная способность продуцировать биологически активные вещества клетками, происходящими из одного эмбрионального зародыша (Ахметсафин, 2004). Кроме того, преобладание правосторонней асимметрии в значительной степени связано с особенностями общей топографии внутренних органов (Либерман, Покровская, 1943). Как правило, значительная часть желудка располагается в левой части полости тела.

Плодовитость. Исследуемые популяции отличаются по плодовитости самок ($H = 12.9$; $p = 0.002$). Наиболее высокая плодовитость зарегистрирована в коларовской популяции (6.8 ± 0.2 , $n = 88$), меньшая – в кузовлевской (6.0 ± 0.2 , $n = 64$) и минимальная – в тимирязевской (5.8 ± 0.3 , $n = 40$). Кроме того, каждая локальная популяция характеризуется определенным диапазоном межгодовых колебаний плодовитости: коларовская – 6.2 – 7.2 (2006 – 2011 гг.), кузовлевская – 5.0 – 7.3 (2006 – 2011 гг.), тимирязевская – 4.7 – 6.0 (2006 – 2008, 2011 гг.). В кузовлевской популяции, где отмечаются наиболее резкие изменения плодовитости по годам, выявлены значимые межгодовые различия данного показателя ($H = 12.6$; $p = 0.03$), не зарегистрированные для локалитетов Коларово и Тимирязевский и объединенной томской выборки. Изменения средней многолетней плодовитости в объединенной томской выборке колеблются от 4.7 до 7.3, а отклонение среднегодовых от среднемноголетней (6.3 ± 0.1 ; $n = 192$) составило 17.7 – 24.2 %, что близко к полученным нами ранее до 2006 г. для *Z. vivipara* из окрестностей Томска (Орлова и др., 2003; Orlova et al., 2005; Saveliev et al., 2006). Сопоставление полученных данных по плодовитости с таковыми других авторов (Яковлев, 1999; Еланова, 2009, 2011; Дуйсебаева, Орлова, 2009) выявило, что данный показатель трех популяций *Z. vivipara* лежит в пределах изменчивости его по ареалу, что отмечалось нами ранее (Орлова и др., 2003).

Длина тела (L.) размножающихся самок варьировала от 41.3 до 70.2 мм. Межгодовые различия выявлены в тимирязевской ($H = 12.2$; $p = 0.03$) и объединённой

томской выборки ($H = 20.5$; $p = 0,001$). Корреляция плодовитости с длиной тела самки выявлена в коларовской ($n = 88$, $r_s = 0.3$, $p < 0.05$), кузовлевской ($n = 64$, $r_s = 0.3$, $p < 0.05$) и объединенной томской ($n = 192$, $r_s = 0.4$, $p < 0.05$) выборках, но отсутствует в тимирязевской ($n = 40$, $r_s = 0.14$, $p > 0.05$). Плодовитость связана с размерами тела самок, а обе характеристики в определённой степени зависят от микроклиматических условий, структуры и степени гетерогенности конкретных местообитаний и подвержены межгодовым колебаниям, что согласуется с данными других авторов (Neulin, 1985; Khodadoost et al., 1987; Орлова и др., 2003; Еланова, 2011).

Размерно-весовые характеристики выводков. Сравнение по годам средних массы, длины тела и хвоста детёныш в выводке не выявило значимых межгодовых отличий данных показателей в коларовской и тимирязевской популяциях ($p > 0.05$). В кузовлевской популяции наблюдаются межгодовые различия по средней массе детёныш в выводке ($H = 9.4$; $p = 0.02$; $n = 31$).

Средние масса, длина тела и хвоста детёныш отличаются по локалитетам (соответственно: $H = 6.9$, $p = 0.03$, $n = 108$; $H = 10.8$, $p = 0.005$, $n = 107$; $H = 22.3$, $p = 0.0000$, $n = 108$). Кроме того, выявлены различия между локалитетами по коэффициенту вариации длины тела детёныш в выводке ($H = 6.2$, $p = 0.04$, $n = 108$). Наиболее крупные по линейно-весовым параметрам детёныши встречаются в выводках из Тимирязевского, сходные размеры имеют детёныши в выводках кузовлевской популяции (рис. 3). Самые мелкие детёныши в выводках из Коларово, в которых также отмечена наибольшая (в 1.6 раза выше) вариабельность длины тела детёныш в выводках ($Cv = 6.2 \pm 1.0\%$). Сопоставление линейно-весовых показателей детёныш и плодовитости в исследованных популяциях позволяет утверждать, что между ними имеется обратная зависимость, а именно: в коларовской популяции с максимальной плодовитостью самок размеры потомства минимальны, обратная картина наблюдается в тимирязевской популяции. Полученные результаты согласуются с литературными данными (Орлова и др., 2003).

Корреляционный анализ показал, что размерно-весовые характеристики потомства связаны с длиной тела самки и величиной выводка. Так, во всех исследованных популяциях выявлена положительная связь между длиной тела детёныш в выводке и длиной тела самки: в тимирязевской и кузовлевской популяциях зависимость средней силы (соответственно – $r_s = 0.35$, $r_s = 0.46$, $p < 0.05$), в коларовской сильная связь ($r_s = 0.54$, $p < 0.05$). Между средней массой детёныш и размером выводка отмечена положительная корреляция в тимирязевской ($r_s = 0.28$, $p < 0.05$) и отрицательная в кузовлевской ($r_s = -0.48$, $p < 0.05$). При анализе объединённой томской выборки выявлены положительные связи средней силы длины тела и хвоста детёныш с длиной тела самки (соответственно – $r_s = 0.40$, $r_s = 0.24$, $p < 0.05$), длины хвоста и массы детёныш с массой тела самки ($r_s = 0.26$, $p < 0.05$). Наиболее ярко проявляется тенденция увеличения линейных размеров потомства у более крупных самок. Связи средней массы детёныш в помёте с массой самки слабые и проявляются не во всех вариантах анализа. Связи размеров выводка с линейными размерами потомства отсутствуют, а со средней массой детёныш носят разнонаправленный характер. Выявленные тенденции частично согласуются с имеющимися в литературе сведениями, полученными на малых выборках (Орлова и др., 2003, $n = 9$; Liu et al., 2008, $n = 26$).

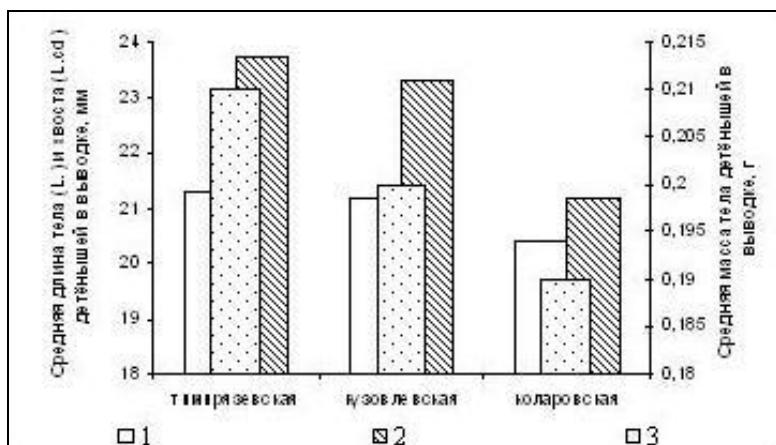


Рис. 3. Межпопуляционная изменчивость размерно-весовых параметров детёнышей в выводках живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara*: 1 – средняя длина тела (L., мм); 2 – средняя длина хвоста (L.cd, мм); 3 – средняя масса тела (г) (окрестности Томска, 2006 – 2011 гг.)

Выводы:

1. Количество жёлтых тел в яичниках самок можно использовать для оценки их потенциальной плодовитости.
2. Колебания коэффициента асимметрии распределения фолликулов, эмбрионов и жёлтых тел не имеют определённой направленности и носят случайный характер, не изменяется по годам и локалитетам. В объединенной томской выборке преобладает правосторонний тип асимметрии, который, вероятно, определяется, главным образом, не внешними факторами, а анатомическими особенностями (положение желудка) и функциональной асимметрией нейроэндокринной системы.
3. Выявленные межпопуляционная изменчивость плодовитости самок *Z. vivipara*, резко выраженная межгодовая её изменчивость в отдельной популяции (Кузовлево), а также межгодовая изменчивость длины тела размножающихся самок указывают, что данные колебания необходимо учитывать при анализе закономерностей географической изменчивости репродуктивных показателей и размеров тела половозрелых самок.
4. В популяции с максимальной плодовитостью самок наблюдаются минимальные размерно-весовые характеристики потомства, длина тела детёнышей в выводке в значительной степени связана с размерами самки.

Работа выполнена в рамках проектов АВЦП РНП № 2.1.1.0.7515, № 2.1.1/2743.

Aхметсафин А. Н., 2004. Асимметрии – некоторые морфофункциональные и биохимические аспекты. [Электронный ресурс] // Центр реабилитации опорно-двигательного аппарата «Ладья». Элект. текст. дан. М. URL: <http://www.manumed.ru/article07.htm> (дата обращения: 4.02.2012).

*Басарукин А. М., Боркин Л. Я., 1984. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hypobius keyserlingii*, на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран: Труды Зоологического института Академии наук СССР (Ленинград). Т. 124. С. 12–54.*

*Дуйсебаева Т. Н., Орлова В. Ф., 2009. Распространение и экология живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в Маркакольской котловине и прилежащих районах Восточного Казахстана // Современная герпетология. Т. 9. Вып.3/4. С. 91–102.*

- Епланова Г. В., 2009. К репродуктивной биологии живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Среднем Поволжье // Известия Самарского научного центра РАН. Т.11. № 1 (27). С. 83–88.
- Епланова Г. В., 2011. Репродуктивная биология живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Пермском крае // Известия Самарского научного центра РАН. Т.13. № 5 (43). С. 179–184.
- Куранова В.Н., 1998. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири. Дис. ... канд. биол. наук. Томск: Том. гос. ун-т, 411 с.
- Либерман С. С., Покровская Н. В., 1943. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоол. журн. Т. 22. Вып.4. С.247–256.
- Орлова В.Ф., Куранова В.Н., Булахова Н.А., 2003. Размножение живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* Jacquin, 1787 в восточной части ареала // Вестник Томского гос. ун-та. Материалы науч. конф., симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ. Томск: Изд-во Томск. ун-та. № 8. С. 150–158.
- Попоудина А. Д., 1976. О питании и размножение ящериц в южной части лесного Приобья // Фауна и экология животных Приобья. Новосибирск. С. 38–42.
- Ройтберг Е. С., Куранова В. Н., Булахова Н. А., Орлова В. Ф., Епланова Г. А., Шамгунова Р. Р., Хоффманн С., Зиненко А. И., Яковлев В. А., 2012. Географическая изменчивость репродуктивных параметров и размеров тела самок у живородящей ящерицы: проверка эволюционных гипотез // Вопросы герпетологии (в печати, настоящий сборник).
- Семёнов Д. В., 2009. Живородящая ящерица, *Lacerta vivipara*, как интегральный объект биологических исследований // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука. Т. 18. № 1. С. 119–126.
- Слепцов М. М., 2008. Метод изучения интенсивности размножения птиц по яичникам // Русский орнитологический журнал. Т.17. Экспресс-выпуск 432. С. 1149–1158.
- Яковлев В. А. 2002. Материалы по биологии живородящей ящерицы в Алтайском заповеднике // Животный мир юга Западной Сибири. Горно-Алтайск: Изд-во Алт. гос. ун-та. С. 94–112.
- Bauwens D., Verheyen R. F., 1985. The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*: differences between individual females // Journal of Herpetology. V. 19. № 3. P. 353–364.
- Blackburn D. J., 2000. Reptilian viviparity: past research, future directions, and appropriate models // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. V.127. P. 391–409.
- Heulin B., 1985. Maturité sexuelle et age à la première reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara* // Canadian Journal of Zoology. V. 63. № 8. P. 1773–1777.
- Khodadoost M., Pilorge T., Ortega A., 1987. Variations de la densité et de la taille corporelle en fonction de l'abondance et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lézards vivipares du mont Lozère // Revue d'Ecologie. V. 42. № 2. P. 193–201.
- Liu P., Zhao W. G., Liu Z. T., Dong B. J., Chen H. 2008. Sexual dimorphism and females reproduction in *Lacerta vivipara* in Northeast China // Asiatic Herpetological Research. V. 11. P. 98–104.
- Orlova V. F., Kuranova V. N., Bulakhova N. A., 2005. Some aspects of reproductive biology of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in the asian part of its area // Herpetologica Petropolitana. Proceeding of the 12th Ordinal General Meeting Society European of Herpetology, August 12 – 16, 2003. St. Petersburg, Russian Journal of Herpetology. V. 12. P. 201–204.
- Saveliev S. V., Bulakhova N. A., Kuranova V. N., 2006. Reproductive activity of *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* (Reptilia: Sauria: Lacertidae) in Western Siberia // Herpetologia Bonnensis II. Proceeding of the 13th Congress of the Society European of Herpetology. P. 133–137.
- Thompson M. B., Stewar J.R., 1994. Egg and Clutch Size of the Viviparous Australian Skink, *Pseudemoia pagenstecheri* and the Identity of Species with Type III Allantoplacentae // Journal of Herpetology. V. 28. № 4. P. 519–521.
- Zug G. R., Vitt L. G., Caldwell G. P., 2001. Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Second Etition. USA, California: Academic Press. 630 p.