

ВОЗРАСТ, РАЗМЕРЫ ТЕЛА И РОСТ В ГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ, *ZOOTOCA VIVIPARA* (SAURIA: LACERTIDAE) КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ (ЮГО-ВОСТОК ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

Л. А. Эпова^{1,2}, В. Н. Куранова¹, В. В. Ярцев¹, Е. Н. Абсалямова¹

¹ *Национальный исследовательский Томский государственный университет
Россия, 634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: lepoa88@mail.ru*

² *Государственный природный заповедник «Кузнецкий Алатау»
Россия, 652888, Кемеровская область, Междуреченск, просп. Шахтеров, 33-1*

Поступила в редакцию 24.02.2016 г.

В настоящей работе исследованы популяции *Zootoca vivipara* из низко-, средне- и высокогорного поясов Кузнецкого Алатау. С помощью метода скелетохронологии определён возраст животных, а также оценены продолжительность жизни, половозрастная структура, темпы прироста кости и длины тела. Установлено, что у самцов и самок наибольшая скорость роста кости и тела наблюдается до второй зимовки, а затем уменьшается. Наибольшего возраста достигают медленнорастущие особи. Длина тела самцов и самок разных возрастных классов перекрывается, причём самые старые особи не самые крупные. Максимальная зарегистрированная продолжительность жизни самцов и самок высокогорной популяции – 8 лет, самок среднегорной и низкогорной популяций – 6 лет, самцов – 3 и 4 года соответственно. Такая тенденция связана со снижением скорости роста и более поздним возрастом наступления половой зрелости при сокращении сезона активности по мере продвижения в горы.

Ключевые слова: *Zootoca vivipara*, скелетохронология, возраст, рост, продолжительность жизни, горные популяции, вертикальная зональность, Кузнецкий Алатау, юго-восток Западной Сибири.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-51-60

ВВЕДЕНИЕ

Живородящая ящерица, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) имеет обширный ареал, включающий значительный спектр ландшафтов равнин и горных систем до высот 2500 м н. у. м. Северной Палеарктики (Ананьева и др., 2004; Дунаев, Орлова, 2012). Вид является удобным объектом для изучения адаптаций пойкилотермных животных к различным климатическим условиям. Особенности экологии живородящей ящерицы, в том числе важные для оценки демографических стратегий показатели – размеры тела, продолжительность жизни, темпы роста, возраст наступления половой зрелости, детально исследованы в европейской части ареала (Voipio, 1968; Avery, 1974, 1975; Pilorge, Castanet, 1981; Heulin, 1985, 1986, 1987; Pilorge, 1986, 1987; Strijbosch, 1986; Khodadoost et al., 1987; Roig et al., 2000). В азиатской части ареала эти сведения фрагментарны (Окулова, 1978; Яковлев, 1985, 2007; Ищенко, 1997; Куранова, 1998; Орлова и др., 2003; Булахова и др., 2007; Возничук, Куранова, 2008; Дуйсебаева, Орлова, 2009; Лазарева, 2009; Шамгунова, Стариков, 2011; Тагирова, 2012; Эпова и др., 2013; Liu et al., 2008). Нами предпринята попытка оценить данные характеристики в популяциях *Z. vivipara* Кузнецкого

Алатау (юго-восток Западной Сибири). Данная горная система уникальна своими природно-климатическими условиями: при небольших высотах присутствуют несколько поясов – от лесов до горных тундр (Эпова и др., 2013). Ледники и летующие снежники существуют на необычно низких высотах – 1200 – 1500 м н. у. м. (Васильченко и др., 2000), подобная картина не отмечена ни в одном из внутриконтинентальных районов северного полушария аналогичных широт. В связи с этим сведения о демографических показателях живородящей ящерицы Кузнецкого Алатау представляют значительный интерес.

Цель исследования – оценить и проанализировать возраст, рост и продолжительность жизни в популяциях живородящей ящерицы, обитающих на разных высотах от лесного до горно-тундрового пояса Кузнецкого Алатау. Для оценки ключевого показателя – возраста, нами использован метод скелетохронологии, который является в настоящее время одним из наиболее адекватных методов в демографических исследованиях (Смирин, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Орлова, Смирин, 1981, 1983; Ройтберг, Смирин, 2012; Усова, 2014; Клевезаль, Смирин, 2016; Wapstra et al., 2001; Guarino et al., 2010).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для настоящей работы получен в ходе стационарных исследований в период с мая по август 2012 – 2015 гг. на трёх ключевых участках, расположенных на разных высотах в центральной части хребта Кузнецкий Алатау (таблица). Отловленных животных взвешивали на электронных весах с точностью до 0.1 г, а затем наркотизировали и умерщвляли путём декапитации. Длину тела (L) измеряли у нефиксированных экземпляров с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0.1 мм. Для определения половой зрелости ящериц вскрывали и определяли степень развития гонад. Всех животных фиксировали в 10%-ном кислом формалине. Всего в работе использовано 196 особей *Z. vivipara*, из них 81 самец и 115 самок (см. таблицу). Ваучерные экземпляры оформлены в научную коллекцию кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета.

Возраст животных определяли с помощью метода скелетохронологии (Смирина, 1974; Орлова, Смирина, 1983; Ройтберг, Смирина, 2012; Castanet, 1983, 1994; Roitberg, Smirina, 1995). Использовали поперечные срезы середины диафиза левой бедренной кости. Костные образцы очищали от мягких тканей и декальцинировали в 5%-ной азотной кислоте. Время декальцинации устанавливали экспериментально (Смирина, 1989). Затем осуществляли классическую гистологическую обработку с заключением в парафин (Ehbraut, 2013). Срезы диафиза бедренной кости толщиной 10 мкм изготавливали на ротационном микротоме RMD-3000 (MtPoint, Россия), монтировали на стёкла с белок-глицериновым покрытием. Окрашивание проводили гематоксилином Карazzi. Для микроскопии и изготовления микрофотоснимков использовали микроскоп Axio-Lab.A, с камерой AxioCam ERc5s и программное

обеспечение ZEN 2011 (Carl Zeiss Microscopy, Германия).

При определении возраста учитывали количество видимых линий остановки роста (линий склеивания – ЛС) и степень сохранности первой ЛС (ЛС₁). Последнее оценивали по доле оставшегося участка линии на срезе (Nemelaar, 1985). Для проверки полученных результатов использована процедура сопоставления размеров кости в поперечном сечении у особей, перезимовавших один раз, с величиной костномозговой полости и с диаметром кости, ограниченной первой видимой линией склеивания у полувзрослых и взрослых особей (Смирина, Макаров, 1987). Для оценки темпов роста использовали измерения диаметров кости, ограниченных последовательными линиями склеивания. Поскольку ЛС на срезах образуют фигуры, отклоняющиеся по форме от окружности, измеряли минимальный и максимальный диаметры (рис. 1), среднее значение между которыми и определяли как диаметр кости (D) (Castanet, Smirina, 1990). В случаях, когда по результатам измерений выявляли полную резорбцию ЛС₁, к количеству видимых ЛС добавляли единицу. Выделены следующие степени сохранности ЛС: 1 – 100%-ная сохранность, 2 – 75% от ЛС₁, 3 – 50% от ЛС₁, 4 – 25% от ЛС₁, 5 – 0% – полная резорбция.

Сроки отловов ящериц из популяций разных абсолютных высот сильно варьируют (май – август). В общей выборке зарегистрирован большой размах длины тела годовалых особей (36 – 53.05 мм). Оценку размеров тела в каждом возрасте проводили на основании предположений о том, что ЛС отражают процессы роста в прошлом (Mangunouchi et al., 2000) и существует прямая зависимость между длиной тела и диаметром бедренной кости животного (Castanet, Baez, 1991; Roitberg, Smirina, 1995, 2006; Arakelyan, 2002). Это делает разумным обратное расчисление длины тела во время каждого формирования ЛС (первой и после-

Вертикальные пояса, сроки работ и объем исследованного материала живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Кузнецкий Алатау)

Популяция (координаты и высота местности местообитания)	Период исследований	Самки	Самцы	Всего
Низкогорная (54° 27' с. ш., 87° 56' в. д., 290 – 350 м н. у. м.)	Май 2012 г.	3	9	12
	Май – июнь 2013 г.	10	12	22
	Май 2014 г.	14	14	28
	Май 2015 г.	14	8	22
	Всего	41	43	84
Среднегорная (54°13' с. ш., 88°57' в. д., 500 – 800 м н. у. м.)	Июль 2015 г.	12	4	16
Высокогорная (54°19' с. ш., 88°24' в. д., 1009 – 1600 м н. у. м.)	Июль – август 2012 г.	17	13	30
	Июль – август 2013 г.	45	21	66
	Итого	62	34	96
Всего		115	81	196

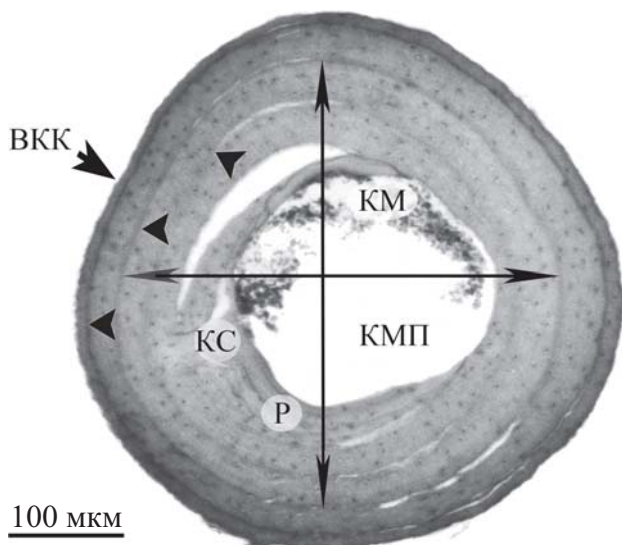


Рис. 1. Поперечный срез диафиза бедренной кости *Zootoca vivipara* (самка трёх лет; высокогорная популяция, Кузнецкий Алатау, 2012 г.). Гематоксилин Карацци. Короткие чёрные стрелки – истинные линии склеивания; длинные стрелки внутри секции показывают минимальный и максимальный диаметры кости после второй зимовки; Р – линия резорбции, КМ – костный мозг, КМП – костномозговая полость, КС – участок хода кровеносного сосуда в кости, ВКК – внешний край кости (микрофотография Л. А. Эповой)

дующих зимовок) (Roitberg, Smirina, 2006). С этой целью использовали формулу Даля – Леа (Marpouchi et al., 2000):

$$L_i = L \frac{D_i}{D},$$

где L_i и L – длина тела соответственно в момент формирования i -той линии склеивания и при поимке, мм; D_i и D – диаметр i -той линии склеивания и внешний диаметр кости, мкм.

Для определения темпов роста рассчитывали следующие показатели (Мина, Клевезаль, 1976). Абсолютный прирост кости (ΔD) за год вычисляли по формуле:

$$\Delta D = D_{i+1} - D_i,$$

где D_{i+1} и D_i – диаметр кости соответственно в момент формирования i -той линии склеивания и во время следующей зимовки, мкм. Абсолютный прирост длины тела определяли как

$$\Delta L = (L_{i+1} - L_i),$$

где L_i и L_{i+1} – длина тела соответственно в момент формирования i -той линии склеивания и во время следующей зимовки, мм. Темпы роста самцов и самок *Z. vivipara* из разных возрастных групп оценены по величине абсолютных приростов бедренной кости в ширину между 1-й и 2-й зимовками, между 2–3-й, 3–4-й, 4–5-й и между 5–6-й зимовками, что позволило отследить интенсивность изменений динамики роста с возрастом.

Климатические данные 2012 – 2014 гг. получены с сайта «Метеоцентр» (Метеоцентр, 2003) для метеостанций «Центральный Рудник» (код 29654, 55°2' с.ш., 87°6' в.д., 495 м н. р. м.) и Ненастная (код 29752, 54°45' с.ш., 88°49' в.д., 1183 м н. у. м.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Климатические условия в разных вертикальных поясах Кузнецкого Алатау различны. Суммы активных температур низкогогорья и среднегорья составляют 1500 – 2200°С, высокогорья – 1000 – 1500°С. Среднегодовые температуры с подъемом в горы уменьшаются (0°С, -0.5°С, -2.2°С соответственно). С увеличением абсолютных высот уменьшается продолжительность бесснежного периода. И это определяет период активности ящериц: в низкогогорье и среднегорье он составляет 3.5 – 4, а в высокогорье – 2.5 – 3 месяца.

У исследованных особей ЛС хорошо различимы (рис. 1, 2). У части особей ($n = 5$, 2.6%) выявлены добавочные ЛС, которые лежат близко к одной из основных, образуя вместе с ней двойную линию (см. рис. 2). Такое их положение нарушает типичную картину, для которой характерно постепенное уменьшение зон активного прироста кости от центра к периферии (см. рис. 1, 2).

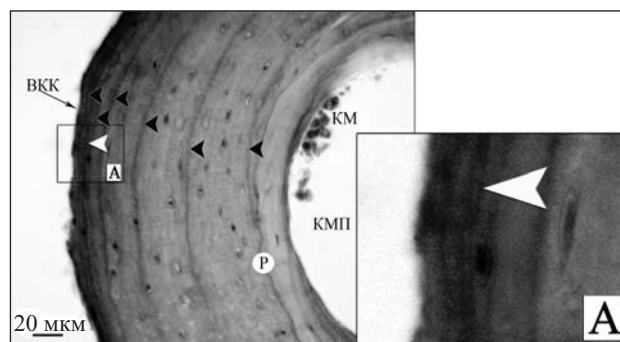


Рис. 2. Поперечный срез диафиза бедренной кости *Zootoca vivipara* с добавочной линией (самка семи лет, высокогорная популяция, Кузнецкий Алатау, 2012 г.): А – крупный план участка с двойной линией склеивания. Короткие чёрные стрелки – основные линии склеивания, белая стрелка – двойная линия склеивания. Условные обозначения см. рис. 1 (микрофотография Л. А. Эповой)

Частично или полностью ЛС₁ сохранилась у 99% особей объединенной выборки ($n = 196$) (рис. 3). Полная резорбция ЛС₁ отмечена только у двух особей высокогорной популяции (1%) (см. рис. 3, в). На 25% ЛС₁ сохранилась у одной особи низкогогорной и семи особей высокогорной популяции (4%), не более, чем на 50% – у части особей трех популяций (40%), на 100% – у большинства

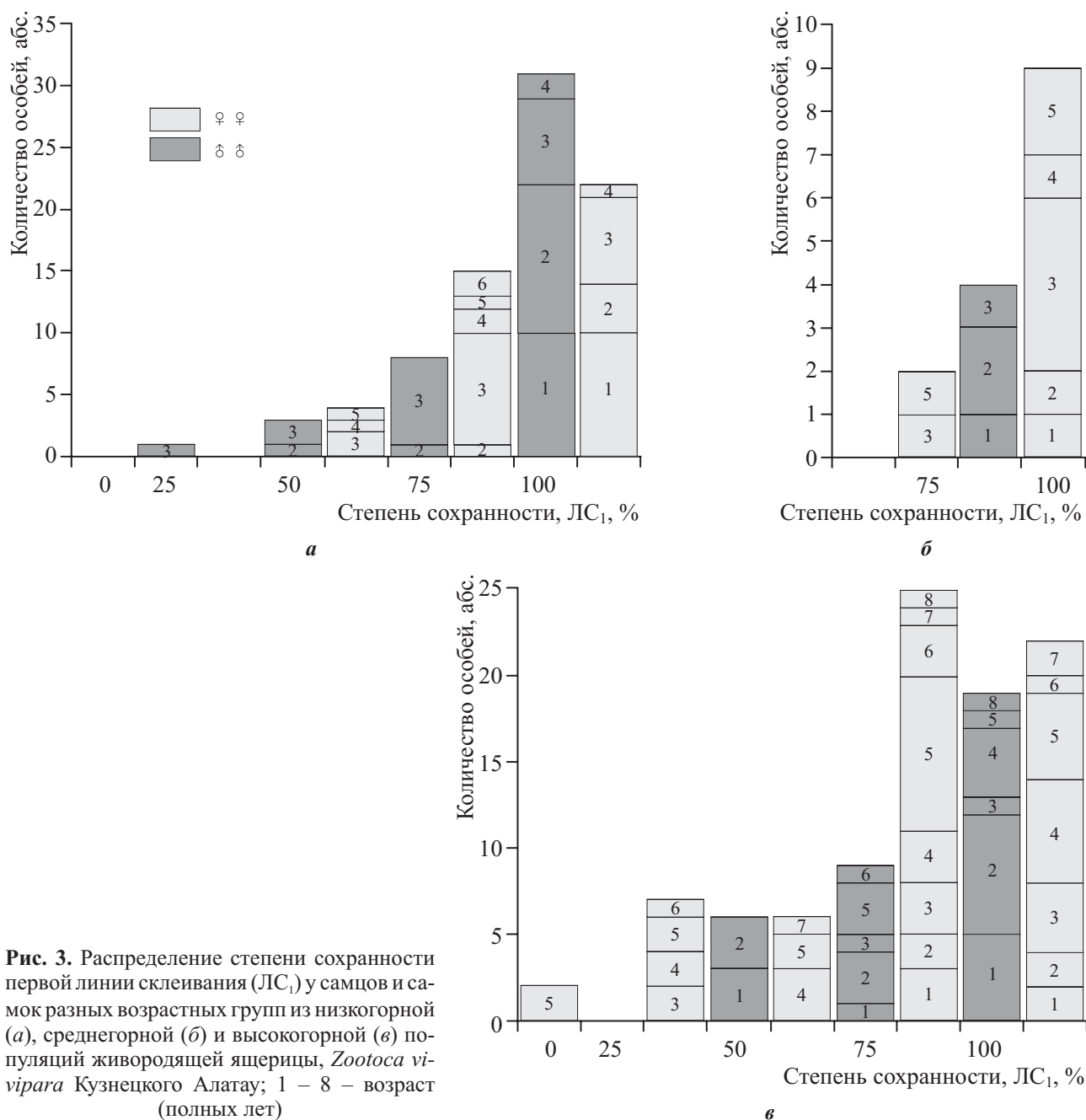


Рис. 3. Распределение степени сохранности первой линии склеивания (ЛС₁) у самцов и самок разных возрастных групп из низкогорной (а), среднегорной (б) и высокогорной (в) популяций живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* Кузнецкого Алатау; 1 – 8 – возраст (полных лет)

животных (55%). Интенсивность резорбции ЛС₁ более выражена в высокогорной популяции *Z. vivipara*. Установлено, что темп резорбции кости не зависит от возраста и пола особей: ЛС₁ может присутствовать полностью у самцов и самок старших возрастных групп, а отсутствовать или сохраняться частично (25%) у особей в возрасте от 3 до 6 лет (см. рис. 3).

Соотношение особей разных возрастных групп в отловах отличается, что отражает характер их сезонной активности. В низкогорье (май – первая половина июня) основную долю в выборке составили самцы и самки в возрасте трех лет (43.9 и 39.5% соответственно). Максимальный возраст

самок – 6 лет (4.9%), самцов – 4 года (4.7%). В группе двухлеток встречаемость самцов в три раза выше, чем самок. Среди двухлетних самок 60%, а среди трехлетних – 89% были беременными. В выборке из среднегорья (июль) встречаемость самок в три раза выше, чем самцов. Причем большая часть самок (83.3%) оказались беременными: среди них 41.7% особей имели возраст 3, 8.3% – 4 года, 33.3% – 5 лет. Максимальный зарегистрированный возраст самцов – 3 года, самок – 5 лет. В высокогорье (июль – август) встречаемость самок гораздо выше встречаемости самцов. Максимальный возраст самок – 8 лет, но доминировали особи в возрасте 4 – 5 лет (54.8%). Возраст беременных

самок ($n = 45$) – от 3 до 8 лет. Возраст самцов также достигал 8 лет, но среди них преобладали годовики и двухлетки (64.7%).

Таким образом, основная часть выборок из трех популяций представлена особями обоих полов в возрасте от двух до пяти лет, максимальная продолжительность жизни самцов и самок составляет восемь лет. Наступление половой зрелости самок в низкогорье происходит после второй, а в средне- и высокогорье – после третьей зимовки.

Сопоставление возраста и длины тела показало, что размеры тела особей разных возрастных групп в значительной степени перекрываются между собой, поэтому размеры тела не могут являться критерием определения возраста. В выборке из высокогорной популяции наибольшая длина тела зарегистрирована у двух самок трех- и шестилетнего возраста (79 и 79.3 мм соответственно), а самые старые особи, самец и самка восьми лет, были не самыми крупными (63.2 и 72.2 мм соответственно) (рис. 4, б).

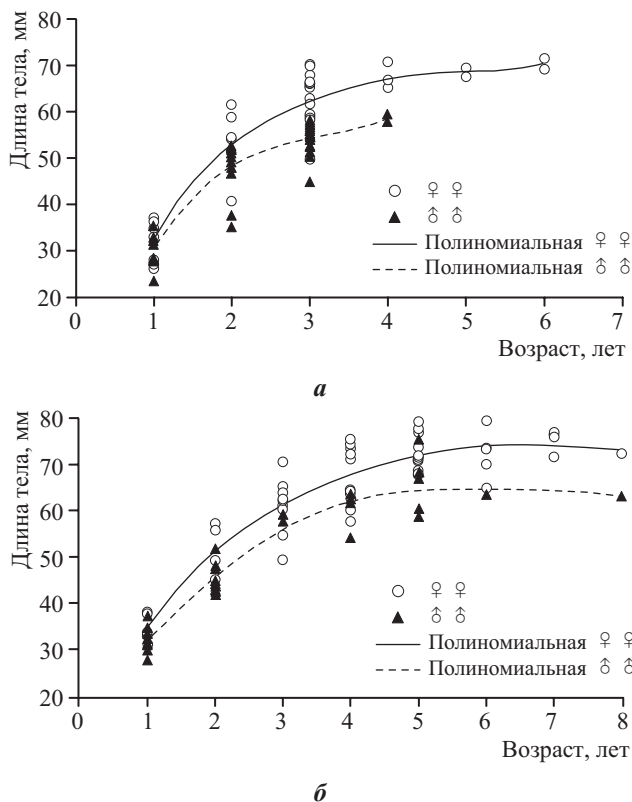


Рис. 4. Зависимость длины тела (L) самок и самцов от их возраста в низкогорной (а) и высокогорной (б) популяциях *Zootoca vivipara* (длина тела особей разных возрастов получена методом «обратного расчисления» (Marunouchi et al., 2000))

При попарном сравнении приростов кости и длины тела самок и самцов из разных возрастных групп достоверных различий не выявлено (U -test,

$p > 0.05$) (рис. 5). У особей всех популяций *Z. vivipara* отмечена тенденция уменьшения приростов кости с возрастом, что находит подтверждение при сопоставлении диаметров окружностей, формируемых ЛС, соответствующих разным зимовкам.

В популяции *Z. vivipara* низкогорья отмечена сильная связь между внешним диаметром кости и длиной тела особей (самки $r_s = 0.79$, $n = 41$; самцы $r_s = 0.92$, $n = 43$; $p < 0.05$). Скорость роста, оцененная по величине абсолютного прироста кости в ширину, у самцов, по сравнению с самками, недостоверно выше между 1-й и 2-й, 2-й и 3-й зимовками, а между 3-й и 4-й, 4-й и 5-й – наблюдается обратная картина (рис. 5, а).

В популяции *Z. vivipara* из среднегорья коэффициент корреляции внешнего диаметра кости с длиной тела у особей высок (самки $r_s = 0.83$, $n = 12$; самцы $r_s = 0.99$, $n = 4$; $p < 0.05$). Скорость роста между 1-й и 2-й зимовками у самцов недостоверно выше, чем у самок, после 3-й зимовки – обратная тенденция. Максимальные приросты кости у самцов происходят до 2-й зимовки и существенно уменьшаются с возрастом, для самок отмечена сходная тенденция, однако уменьшение приростов по мере взросления происходит менее выражено (рис. 5, б).

В высокогорной популяции *Z. vivipara* коэффициент корреляции внешнего диаметра кости с длиной тела ниже, чем у особей из среднегорной и низкогорной популяций (самки $r_s = 0.56$, $n = 62$; самцы $r_s = 0.81$, $n = 34$; $p < 0.05$). Максимальные приросты особи *Z. vivipara* имеют между 1-й и 2-й зимовками. У самцов и самок наблюдается равномерное уменьшение приростов кости от центра к периферии, по сравнению с популяциями среднегорья и низкогорья (рис. 5, в). В высокогорье сезон роста короче, чем в двух других. Данная популяция обитает в стабильно неблагоприятных климатических условиях: бесснежный период длится со второй – третьей декады июня до конца августа – сентября, максимальные летние температуры редко достигают значений, ограничивающих сезонную и дневную активность живородящей ящерицы (Метеоцентр, 2003).

Таким образом, внутривидовая изменчивость темпов роста у особей *Z. vivipara* из трех популяций совпадает. Максимальные приросты кости в ширину у всех особей *Z. vivipara* наблюдаются еще до ухода на первую зимовку, сохраняясь в течение второго сезона активности и уменьшаются только после второй зимовки. Отмечено неравномерное увеличение размеров тела особей: до двух лет очень быстро, от двух до трех – медленно, в последующие годы – очень медленно.

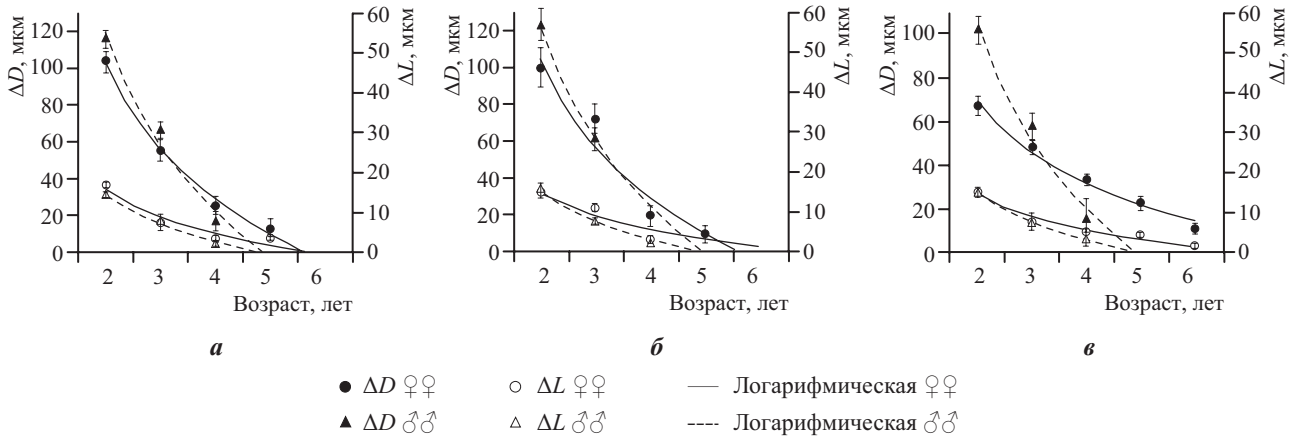


Рис. 5. Возрастная изменчивость величины ежегодных приростов кости (ΔD) и длины тела (ΔL) у самок и самцов *Zootoca vivipara* Кузнецкого Алатау из популяций: *а* – низкогорной, *б* – среднегорной, *в* – высокогорной

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные о низком темпе резорбции в бедренных костях *Z. vivipara* подтверждают ранее полученные результаты по различным видам лацертид (Смирина, 1974; Орлова, Смирина, 1981; Ройтберг, Смирина, 2012; Castanet, 1978; Pilorge, Castanet, 1981). Кроме того, для многих ящериц характерно сохранение не только первой, но и фрагментов неонатальной линии склеивания, формирующейся у сеголеток после вылупления из яйца. По мнению Э. М. Смириной (1989), после наступления половой зрелости процессы резорбции снижаются или полностью останавливаются в связи с общим замедлением темпов роста особи. Линии склеивания, не подвергшиеся резорбции ко времени наступления половой зрелости, сохраняются и видны на срезах. У всех исследованных особей ЛС хорошо различимы, при этом у некоторых – выявлены двойные ЛС. Наличие последних в популяциях *Z. vivipara* в условиях Кузнецкого Алатау, возможно, связано с временным замедлением роста в период активности при экстремальных погодных условиях (в летний период – затяжные дожди, иногда со снегом, заморозки (Метеоцентр, 2003)). В регионах с более теплым климатом появление дополнительных ЛС связывают с прерывистым характером зимовки (Орлова, Смирина, 1983).

На примере различных видов земноводных и пресмыкающихся показано, что в зонах с коротким сезоном активности – в северных широтах и в горах – продолжительность жизни животных увеличивается (Шварц, Ищенко, 1971; Мелкумян, 1983; Леденцов, Ищенко, 1984; Леденцов, Мелкумян, 1986; Ищенко, 1997; Куранова, 1998; Булахова и др., 2007; Шамгунова, Стариков, 2011). С этим согласуются наши данные о продолжительности жизни, а также возрасте наступления поло-

вой зрелости самок и самцов *Z. vivipara* в Кузнецком Алатау: в низкогорье максимальная продолжительность жизни самцов – четыре года, самок – шесть лет, а в высокогорье для самцов и самок – восемь лет. При этом диапазон возраста беременных самок широк – от 2 до 8 лет, и возраст увеличивается в градиенте высотной зональности. Основу репродуктивного ядра низкогорной популяции составляют самки 2 – 3 лет, а среднегорной и высокогорной – 3 – 5 лет. Более позднее наступление половой зрелости и увеличение продолжительности жизни ящериц в горах связано с сокращением сезона их активности (менее 90 суток в высокогорье против 100 – 116 суток в низкогорье, наши данные). В северных частях ареала продолжительность жизни ящериц значительно выше: северо-запад Европы – до 8 лет (Strijbosch, Steemers, 1988), Валдай – более 8 лет (Замолотчиков, Гильманов, 1988), север Западной Сибири – 8 – 12 лет (Ищенко, 1997). В центральной европейской части ареала средняя продолжительность жизни *Z. vivipara* составляет 3–4 года (Avery, 1975; Pilorge, Castanet, 1981). В более мягком климате сезон активности ящериц более продолжителен, что ведет к уменьшению возраста наступления половой зрелости (Ройтберг и др., 2012). С этим согласуются демографические данные по равнинным популяциям *Z. vivipara* юго-востока Западной Сибири (Куранова, 1998; Булахова и др., 2007).

В серии работ (Смирина, 1974; Орлова, Смирина, 1983; Шамгунова, Стариков, 2011), а также по нашим данным, показано, что размеры тела ящериц разных возрастных групп перекрываются между собой. Это указывает на индивидуальные различия в скорости роста особей. Существует мнение, что до старости доживают особи с более медленным и равномерным темпом роста. Выделяют два типа возрастных изменений

скорости роста: первый – быстрый рост до наступления половой зрелости и резкое замедление его после созревания и второй – медленный рост в первые годы жизни и его постепенное снижение с возрастом (Смирина, 1974; Ройтберг, Смирина, 2012; Castanet, Smirina, 1990). Особи со вторым типом роста более мелкие, но живут, как правило, дольше (Ройтберг, Смирина, 2012). Это подтверждают наши данные: в исследованных выборках самые старые особи (8 лет) оказались не самыми крупными.

В ряде работ показано, что скорость роста пресмыкающихся обусловлена количеством и доступностью пищи, флуктуацией погодных условий и влажностью среды (Khodadoost et al., 1987; Adolph, Porter, 1996; Madsen, Shine, 2000; Lorenzo et al., 2001). В Кузнецком Алатау высотная поясность определяет резкое различие экологических условий. С высотой увеличивается средний возраст и длина тела самцов и самок. Одной из вероятных причин является то, что в разных вертикальных поясах длительность активного периода различна. В низкогорье и среднегорье климатические условия значительно влияют на темпы приростов самок из исследованных выборок. В высокогорье климат менее благоприятный, но при этом колебания климата в меньшей степени отражаются на темпах приростов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для костной ткани бедренной кости *Z. vivipara* характерен низкий темп резорбции, однако тенденция его незначительного увеличения отмечена в высокогорье. Наибольшие приросты кости и длины тела наблюдаются у особей до второй зимовки. С возрастом уменьшаются темпы роста у самцов и самок из выборок трёх популяций *Z. vivipara*. Наибольшего возраста достигают медленно растущие особи. Сокращение сезона активности *Z. vivipara* по мере продвижения в горы сопровождается снижением темпов роста и более поздним возрастом наступления половой зрелости. Это приводит к увеличению линейных размеров и продолжительности жизни самцов и самок. Длина тела самцов и самок разных возрастных классов перекрывается, причем самые старые особи не самые крупные. Максимальная зарегистрированная продолжительность жизни самцов и самок высокогорной популяции – 8 лет, самок среднегорной и низкогорной популяций – 6 лет, самцов – 3 и 4 года соответственно. Высокая продолжительность жизни,

более поздний возраст наступления половой зрелости самок могут рассматриваться как следствие обитания в экстремальных горных условиях.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Э. М. Смириной (г. Москва) за консультацию при просмотре препаратов и подборку научной литературы по теме.

Работа выполнена в рамках программы повышения конкурентоспособности Национального исследовательского Томского государственного университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Давревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Булахова Н. А., Куранова В. Н., Савельев С. В. 2007. Некоторые демографические характеристики популяций прыткой (*Lacerta agilis* L., 1758) и живородящей (*Zootoca vivipara* Jacq., 1787) ящериц (Lacertidae, Squamata, Reptilia) юго-востока Западной Сибири // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 1. С. 50 – 66.
- Васильченко А. А., Баранов П. В., Буко Т. Е., Васильченко З. А., Гагина Т. Н., Горшкова Л. А., Демиденко Н. В., Скалон Н. В. 2000. Заповедник «Кузнецкий Алатау» // Заповедники России. Заповедники Сибири. II. М. : Логата. С. 110 – 121.
- Возничук О. П., Куранова В. Н. 2008. Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) // Современная герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 101 – 117.
- Дуйсебаева Т. Н., Орлова В. Ф. 2009. Распространение и экология живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в Маркакольской котловине и прилегающих районах Восточного Казахстана // Современная герпетология. Т. 9, № 3/4. С. 91 – 102.
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. 2012. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М. : Фитон+. 320 с.
- Замолодчиков Д. Г., Гильманов Т. Г. 1988. Полевое исследование и моделирование динамики численности и биоэнергетики популяций живородящей ящерицы // Новые аспекты исследования биологии флоры и фауны СССР. М. : Наука. С. 8 – 11.
- Ищенко В. Г. 1997. Земноводные и пресмыкающиеся ХМАО // Экология Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень : Софт Дизайн. С. 112 – 119.
- Клевезаль Г. А., Смирина Э. М. 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоол. журн. Т. 95, № 8. С. 872 – 896.

- Куранова В. Н. 1998. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук / Томский гос. ун-т. Томск. 411 с.
- Лазарева О. Г. 2009. Экология живородящей ящерицы, *Lacerta vivipara*, государственного заповедника «Комсомольский» // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18, № 1. С. 78 – 85.
- Леденцов А. В., Ищенко В. Г. 1984. Продолжительность жизни и рост остромордой лягушки в разных частях ареала // Вопросы герпетологии : материалы IV Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Свердловск : УНЦ АН СССР. Ч. 5. С. 26 – 27.
- Леденцов А. В., Мелкумян Л. С. 1986. О продолжительности жизни и скорости роста амфибий и рептилий Армении // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 158. Герпетологические исследования на Кавказе. С. 105 – 110.
- Мелкумян Л. С. 1983. Рост полосатой ящерицы (*Lacerta strigata*) на равнине и в горах // Зоол. журн. Т. 62, вып. 4. С. 580 – 584.
- Метеоцентр. 2003. Погода в России и мире, прогноз погоды от Метеоцентра [Электрон. ресурс]. URL: <http://meteocenter.net> (дата обращения: 10.02.2016).
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. 1976. Рост животных. Анализ на уровне организма. М. : Наука. 291 с.
- Окулова Н. М. 1978. Пресмыкающиеся в предгорно-таежных районах юга Западной Сибири // Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири / Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Владивосток. С. 24 – 26.
- Орлова В. Ф., Смирин Э. М. 1981. Возрастная структура популяции артевской ящерицы (*Lacerta derjugini*) на Северном Кавказе // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 97.
- Орлова В. Ф., Смирин Э. М. 1983. Определение возраста артевской ящерицы (*Lacerta derjugini* Nik.) в природной популяции // Биологические науки. № 9. С. 53 – 57.
- Орлова В. Ф., Куранова В. Н., Булахова Н. А. 2003. Размножение живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jasquin, 1787) в восточной части ареала // Вестн. Томск. гос. ун-та. Приложение. № 8. С. 150 – 158.
- Ройтберг Е. С., Куранова В. Н., Булахова Н. А., Орлова В. Ф., Епланова Г. В., Шамгунова Р. Р., Хофманн Ф., Зиненко А. И., Яковлев В. А. 2012. Географическая изменчивость репродуктивных параметров и размеров тела самок у живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* // Вопросы герпетологии : материалы Пятого Съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 274 – 279.
- Ройтберг Е. С., Смирин Э. М. 2012. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А. М. Сергеевым // Зоол. журн. Т. 91, № 11. С. 1291 – 1301.
- Смирин Э. М. 1974. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоол. журн. Т. 53, вып. 1. С. 111 – 116.
- Смирин Э. М. 1989. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР. Киев. С. 144 – 153.
- Смирин Э. М., Макаров А. Н. 1987. Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей // Зоол. журн. Т. 66, № 4. С. 599 – 604.
- Тагирова В. Т. 2012. Живородящая ящерица (*Zootoca vivipara*) в Хабаровском крае, Россия // Вопросы герпетологии : материалы Пятого Съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 309–313.
- Усова Е. Е. 2014. Возраст и скорость роста зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus complex*) Нижнего Добрицкого пруда (Змиевский район Харьковской области) // Вестн. Харкiв. нац. ун-ту iменi В. Н. Каразина. Сер. Биология. № 20. С. 204 – 212.
- Шамгунова Р. Р., Стариков В. П. 2011. Некоторые демографические и репродуктивные характеристики популяций живородящей ящерицы (*Zootoca vivipara*) северной тайги Западной Сибири // Вопросы герпетологии : материалы Четвертого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб. : Русская коллегия. С. 308 – 311.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г. 1971. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике : Земноводные / Ин-т экологии растений и животных АН СССР. Свердловск. Т. 3. 60 с.
- Эпова Л. А., Куранова В. Н., Бабина С. Г. 2013. Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 4 (24). С. 77 – 97.
- Яковлев В. А. 1985. Земноводные и пресмыкающиеся Алтайского заповедника: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Зоол. ин-т АН СССР. Л. 23 с.
- Яковлев В. А. 2007. Материалы по биологии живородящей ящерицы в Алтайском заповеднике // Геоэкология Алтае-Саянской горной страны : ежегодный междунар. сб. науч. статей. Вып. 4. С. 203 – 213.
- Adolph S. C., Porter W. P. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories : age and size at maturity // Oikos. Vol. 77, № 2. P. 267 – 278.
- Arakelyan M. 2002. The study of age, growth, and longevity in the triploid hybrids of rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia // Russ. J. of Herpetology. Vol. 9, № 1. P. 63 – 68.
- Avery R. A. 1974. Storage lipids in the lizard *Lacerta vivipara* : a quantitative Study // J. Zoology. Vol. 173, № 3. P. 419 – 425.
- Avery R. A. 1975. Age-structure and longevity of Common lizard (*Lacerta vivipara*) populations // J. Zoology. Vol. 176, № 4. P. 551 – 558.

- Castanet J. 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards // Acta Zoologica. Vol. 59. P. 35 – 48.
- Castanet J. 1983. Recherches sur la croissance du tissu osseux des Reptiles. Application : la méthode squelettochronologique // Bull. de la Société Herpétologique de France. № 26. P. 50 – 54.
- Castanet J. 1994. Age estimation and longevity in Reptiles // Gerontology. Vol. 40. P. 174 – 192.
- Castanet J., Baez M. 1991. Adaptation and evolution in Gallotia lizards from the Canary Islands : age, growth, maturity and longevity // Amphibia – Reptilia. Vol. 12, № 1. P. 81 – 102.
- Castanet J., Smirina E. M. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // Annales des Sciences Naturelles, Zoologie. 13e Serie. Paris. Vol. 11. P. 191 – 196.
- Exbrayat J. M. 2013. Classical methods of visualization // Histochemical and Cytochemical Methods of Visualization / ed. J. M. Exbrayat. Boca Raton ; London ; New York : CRC Press Taylor and Francis Group. P. 3 – 58.
- Guarino F. M., Di Già I., Sindaco R. 2010. Age and growth of the sand lizards (*Lacerta agilis*) from a high Alpine population of north-western Italy // Acta Herpetologica. Vol. 5, № 1. P. 23 – 29.
- Hemelaar A. S. M. 1985. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L.) and its Application to populations from different latitudes and altitudes // Amphibia – Reptilia. Vol. 6, № 4. P. 323 – 341.
- Heulin B. 1985. Maturité sexuelle et âge à la première reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara* // Canadian J. Zoology. Vol. 63, № 8. P. 1773 – 1777.
- Heulin B. 1986. Régime alimentaire estival et utilisation des ressources trophiques dans trois populations de *Lacerta vivipara* // Acta Oecologia, Oecologia Generalis. Vol. 7, № 2. P. 135 – 150.
- Heulin B. 1987. Température diurne d'activité des mâles et des femelles de *Lacerta vivipara* // Amphibia – Reptilia. Vol. 8, № 4. P. 393 – 400.
- Khodadoost M., Pilorge T., Ortega A. 1987. Variations de la densité et de la taille corporelle en fonction de la longitude et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lézards vivipares du mont Lozère // Rev. Ecol. Vol. 42, № 2. P. 193 – 201.
- Liu P., Zhao W. G., Liu Z. T., Dong B. J., Chen H. 2008. Sexual dimorphism and female reproduction in *Lacerta vivipara* in Northeast China // Asiatic Herpetological Research. Vol. 11. P. 98 – 104.
- Lorenzo P., Clobert J., Massot M. 2001. The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara* // Evolution. Vol. 55, № 2. P. 392 – 404.
- Madsen T., Shine R. 2000. Silver spoons and snake body sizes : Prey availability early in life influences long-term growth rates of free-ranging pythons // J. of Animal Ecology. Vol. 69, № 6. P. 952 – 958.
- Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. 2000. Validity of Back-calculation Methods of Body Size from Phalangeal Bones. An Assessment Using Data for *Rana japonica* // Current herpetology. Vol. 19, № 2. P. 81 – 89.
- Pilorge T. 1986. Reproductive tactics of three *Lacerta vivipara* populations // Studies in Herpetology : Proc. European Herpetological Meeting (3rd. Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica). Prague. P. 459 – 466.
- Pilorge T. 1987. Density, size structure and reproductive characteristics of three populations of *Lacerta vivipara* (Sauria Lacertidae) // Herpetologica. Vol. 43, № 3. P. 345 – 356.
- Pilorge T., Castanet J. 1981. Détermination de l'âge dans une population naturelle du lézard vivipare (*Lacerta vivipara* Jarquin, 1787) // Acta Oecologia, Oecologia Generalis. Vol. 2, № 1. P. 3 – 16.
- Strijbosch H. 1986. Niche segregation in sympatric *Lacerta agilis* and *L. vivipara* // Studies in Herpetology : Proc. European Herpetological Meeting (3rd. Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica). Prague. P. 449 – 454.
- Strijbosch H., Creemers R. C. M. 1988. Comparative demography of sympatric populations of *Lacerta vivipara* and *Lacerta agilis* // Oecologia. Vol. 76, iss. 1. P. 20 – 26.
- Roitberg E. S., Smirina E. M. 1995. Age and size structure of some populations of the lizards *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata* from Eastern North Caucasus // Scientia Herpetologica. Barcelona : Asociación Herpetológica Española. P. 224 – 228.
- Roitberg E. S., Smirina E. M. 2006. Age, body size and growth of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata* : a comparative study of two closely related lizard species based on skeletochronology // Herpetological J. Vol. 16, № 2. P. 133 – 148.
- Roig J. M., Carretero M. A., Llorente G. A. 2000. Reproductive Cycle in a Pyrenean Oviparous Population of the Common Lizard (*Zootoca vivipara*) // Netherlands J. of Zoology. Vol. 50, № 1. P. 15 – 27.
- Voipio P. 1968. Variation of the headshield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq. // Annales Zoologici Fennici. Vol. 5, № 4. P. 315 – 323.
- Wapstra E., Swain R., O'Reilly J. M. 2001. Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink // Copeia. Vol. 2001, № 3. P. 646 – 655.

Л. А. Эпова, В. Н. Куранова, В. В. Ярцев, Е. Н. Абсальямова

**AGE, BODY SIZES AND GROWTH OF *ZOOTOCA VIVIPARA* (SAURIA: LACERTIDAE)
FROM ITS MOUNTAIN POPULATIONS IN THE KUZNETSK ALATAU
(SOUTHEAST OF THE WESTERN SIBERIA)**

L. A. Epova^{1,2}, V. N. Kuranova¹, V. V. Yartsev¹, and E. N. Absalyamova¹

¹ *National Research Tomsk State University
36 Lenin Avenue, Tomsk 634050, Russia
E-mail: lepova88@mail.ru*

² *State Nature Reserve «Kuznetsk Alatau»
33-1 Shahterov Avenue, Kemerovo region, Mezhdurechensk 652888, Russia*

The present paper studies *Zootoca vivipara* populations from the low, medium and alpine zones of the Kuznetsky Alatau. By using skeletochronology, the age of animals was determined, and the life longevity, sex-age structure, growth rate of bone and body were estimated. Males and females had the highest growth rates of bone and body until their second wintering, and then they decreased. Slow-growing specimens reach older ages. The body length of males and females in different age classes overlaps, and the oldest individuals were not necessarily the biggest ones. The maximum age of the males and females from the highland population was 8 years, while that of the females from the middle and low mountain populations was 6 years, and that of the males was 3 and 4 years, respectively. This tendency is connected with the decrease in the growth rate and the delayed puberty onset associated with the reduced activity season with increasing altitude.

Key words: *Zootoca vivipara*, skeletochronology, age, growth, longevity, mountain populations, altitudinal variation, Kuznetsk Alatau, Western Siberia.