

**ВОЗМОЖНАЯ ОШИБКА ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ДЛИНЫ
ТУЛОВИЩА САМОК ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ
(*ZOOTOCA VIVIPARA*, SAURIA, LACERTIDAE)**

© 2013 г. Н. А. Булахова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000, Россия

Научно-исследовательский институт биологии и биофизики

Томского государственного университета, Томск 634050, Россия

e-mail: sigma44@mail.ru

Поступила в редакцию 29.10.2012 г.

Выявлено, что у самок живородящей ящерицы (*Zootoca vivipara* Jacq. 1787) длина туловища (L) существенно зависит от физиологического состояния. Во второй половине беременности у всех исследованных особей ($n = 88$; 63.0 ± 0.4 , 54.6 – 71.1 мм) она была значимо выше ($t = 19.9$, $p \leq 0.001$), чем у этих же особей, умерщвленных вскоре после родов (59.7 ± 0.4 , 50.2 – 67.1 мм). Контрольное измерение 29 живых самок показало, что сокращение длины туловища происходит сразу после родов. Абсолютное изменение длины туловища ($n = 88$) составило в среднем 3.3 ± 0.2 (0.3 – 7.4) мм, или 5.2 ± 0.3 (0.5 – 11.5)%. Вероятный источник возникновения различий – каудальное смещение положения клоакальной щели у беременных *Z. vivipara* из-за изменения угла наклона тазовых костей, вызванного давлением на них яиц, заполняющих брюшную полость. Выявлена отрицательная зависимость абсолютного изменения (ΔL) от длины родивших самок ($r_s = -0.32$, $p \leq 0.005$). Каждое яйцо во второй половине беременности приводит к увеличению длины туловища мелких самок в среднем на 0.7 мм, крупных самок – на 0.4 мм. Возникающие различия существенны и свидетельствуют об опасности искажения результатов измерений и основанных на них коэффициентов и индексов при обработке смешанных групп особей.

Ключевые слова: живородящая ящерица, *Zootoca vivipara*, длина туловища, беременность.

DOI: 10.7868/S0044513413080059

Живородящая ящерица, *Zootoca vivipara* (Jacq. 1787), – часто используемая модель для исследования внутри- и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков, среди которых один из базовых – длина туловища (Орлова, 1975; Булахова, 2004; Guillaume et al., 2006; Roitberg et al., 2009 и др.).

При измерении *Z. vivipara* из различных популяций на юго-востоке Западной Сибири мы обратили внимание на то, что длина туловища самок зависит от их репродуктивного состояния. Этот показатель заметно различается у беременных и родивших, и наиболее крупные особи, как правило, встречаются именно среди беременных ящериц. Поскольку половозрелые самки составляют существенную часть любой популяции *Z. vivipara*, а вынашивание яиц длится от 1/2 до 2/3 сезона активности (на юго-востоке Западной Сибири до 70 суток), велика вероятность включения исследователями беременных самок в анализ размерной изменчивости. Подобное объединение особей может сказываться на результатах расчетов. Цель настоящего сообщения – показать влияние

физиологического состояния самок на длину их туловища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основу настоящего сообщения составили данные, полученные в ходе многолетних исследований биологии и экологии живородящей ящерицы, в том числе межпопуляционной изменчивости репродуктивных параметров, размеров тела и полового диморфизма (Roitberg et al., 2009). В анализ включены животные (88 беременных самок и 44 родившие в природе самки, 58 самцов и неполовозрелых самок), отловленные в восьми популяциях Томской и Кемеровской областей в 2005–2012 гг. Все пойманные уже родившими самки, большая часть самцов и неполовозрелых самок после измерений возвращены в популяции, а детеныши из полученных пометов – в места отлова беременных ящериц.

Штангенциркулем (точность ± 0.1 мм) определена длина туловища (L) – расстояние от кончика морды до переднего края клоакальной щели у вы-

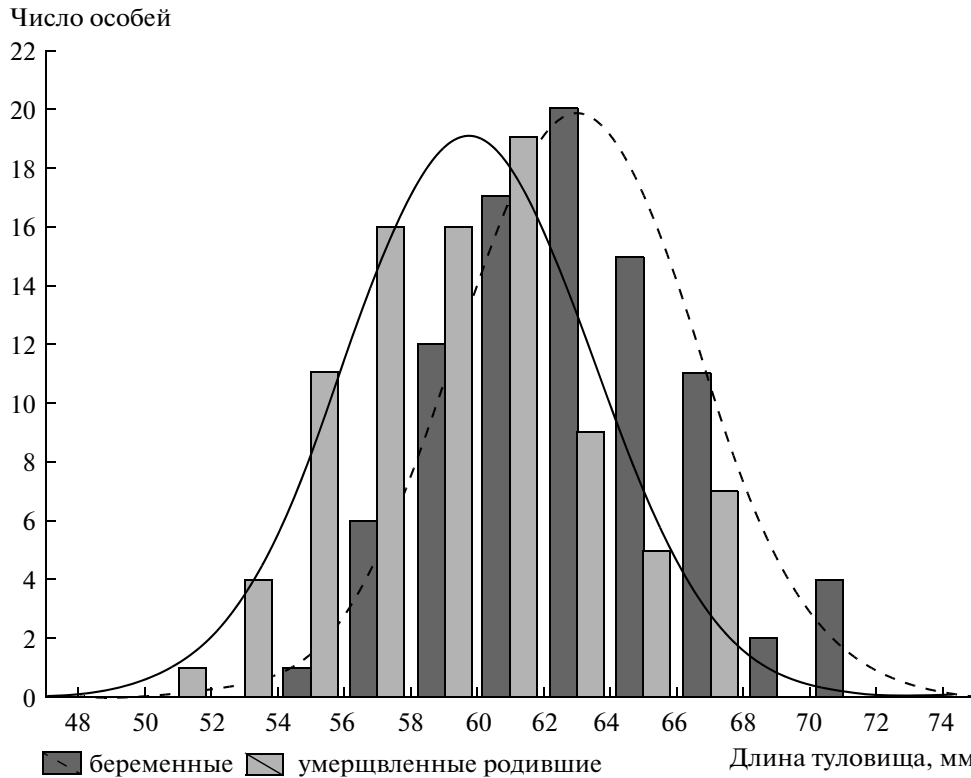


Рис. 1. Распределение самок живородящей ящерицы ($n = 88$) по длине туловища в двух сериях измерений.

прямо лежачего на спине животного. Промеры выполнены одним оператором на одном материале дважды: первый раз – на живых беременных самках за 1–30 суток до родов, второй – на этих же самках, умерщвленных вскоре после родов. Часть из них ($n = 29$), кроме того, измерена дополнительно – живыми, через несколько часов после родов. Длина туловища в одной группе самцов и молодых самок ($n = 26$) определена до и после умерщвления; в другой ($n = 32$) – на живых с интервалом в 5–15 суток. Разность между первым и последним промером каждой особи – абсолютное изменение длины туловища, обозначена как ΔL (мм). Рассчитаны относительные изменения в зависимости от длины тела родивших самок и их плодовитости – $\Delta L/L$ (%) и $\Delta L/fec$ (мм/на 1 яйцо).

Для оценки связи переменных и значимости их различий использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s), тесты Манна-Уитни (U) и Уилкоксона для попарно связанных вариантов (T).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основной результат исследования сводится к тому, что длина туловища живых беременных самок ($n = 88$; 63.0 ± 0.4 , lim 54.6–71.1 мм) значительно отличается ($t = 19.9$, $p \leq 0.001$) от длины этих же са-

мок, умерщвленных вскоре после родов (59.7 ± 0.4 , lim 50.2–67.1 мм) (рис. 1). У всех без исключения особей она уменьшилась, и абсолютное изменение (ΔL) составило 3.3 ± 0.2 (lim 0.3–7.4) мм, или 5.2 ± 0.3 (lim 0.5–11.5)%. Следует отметить, что исследованные самки после родов не отличались по длине ($p \geq 0.05$) от родивших в природных условиях в тех же популяциях в те же годы ($n = 44$; 59.6 ± 0.5 , lim 52.6–68.2 мм), т.е. были “типичными”.

Причины возникновения выявленного феномена могут быть различными. Мы проверили наиболее вероятные из них.

Методические погрешности. Повторное измерение даже одним оператором одной и той же выборки может привести к различающимся результатам (Roitberg et al., 2011). Однако определение длины в двух группах ящериц (самцах и молодых самках): до и после умерщвления ($n = 26$) и на живых с интервалом в несколько суток ($n = 32$), показали, что результаты, полученные при повторных измерениях, в некоторых случаях были меньше предыдущих, в других – превышали их, но средние их значения между собой достоверно не различались ни в одной из групп, а изменения составили лишь $+0.7 \pm 0.1$ мм (около 1%) и -0.2 ± 0.2 мм (0.3%), соответственно.

Особенности измеряемого материала. Беременных самок *Z. vivipara* почти не приходится распирать – во второй половине беременности

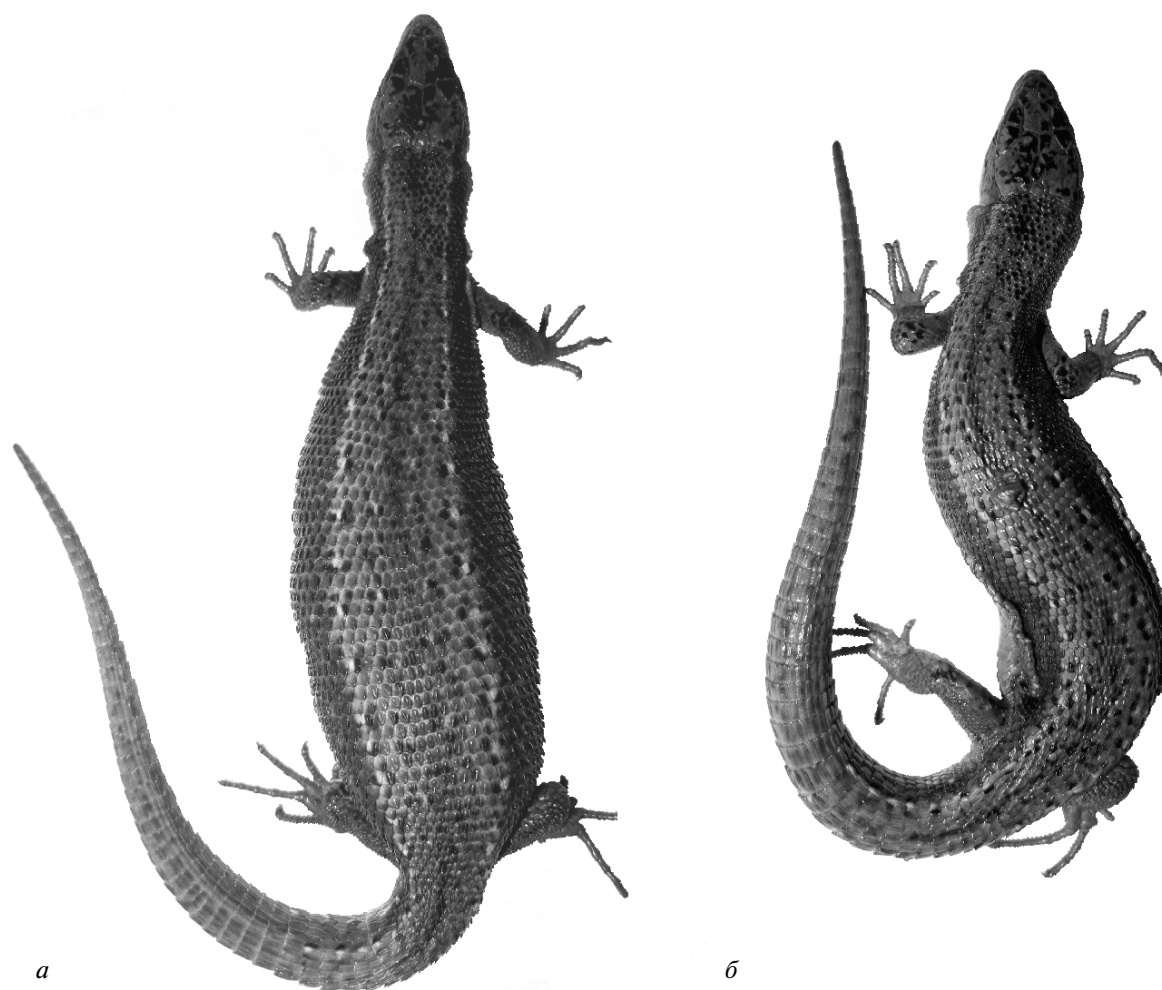


Рис. 2. Одна и та же самка живородящей ящерицы за десять суток до родов (а) и после них (б).

они так наполнены развитыми яйцами (рис. 2), что, будучи перевернуты на спину, латерально изгибаются мало. Умерщвленных ящериц при измерении, напротив, нужно вытягивать, чтобы выровнять тело. Таким образом, скорее следовало ожидать увеличения длины туловища у мертвых животных за счет их растяжения при выпрямлении и уменьшения у живых — из-за осторожного (чтобы не повредить эмбрионы) манипулирования с беременными. Для исключения влияния изгиба позвоночника в результате посмертного сокращения мышц 29 самок были измерены живыми дважды (в конце беременности и после родов), а также после умерщвления. Оказалось, что от беременных значимо отличаются не только умерщвленные родившие самки ($t = 12.2, p \leq 0.001$), но и живые родившие ($t = 12.2, p \leq 0.001$), тогда как между собой эти варианты близки ($t = 0.6, p \geq 0.05$) (рис. 3). Минимальный срок между откладкой яиц и измерением животных составил

15 мин, и уже в это время было отмечено сокращение длины; его величина не зависела от продолжительности периода между родами и определением размера животного (от 15 мин до 5 суток).

Таким образом, значительный объем исследованной выборки, почти полное исключение риска методических артефактов (измерения проведены одними и теми же оператором и инструментом) и однонаправленность изменений (во всех случаях уменьшение длины) не вызывают сомнений в существовании выявленного феномена: различиях длины туловища самок до и после родов. Поскольку уменьшение длины зафиксировано у родивших самок, причем сразу после родов, очевидно, что уменьшение размеров происходит у ящериц в результате откладки яиц. Это дало основания считать, что именно состояние беременности может быть причиной увеличения длины туловища у самок живородящей ящерицы.

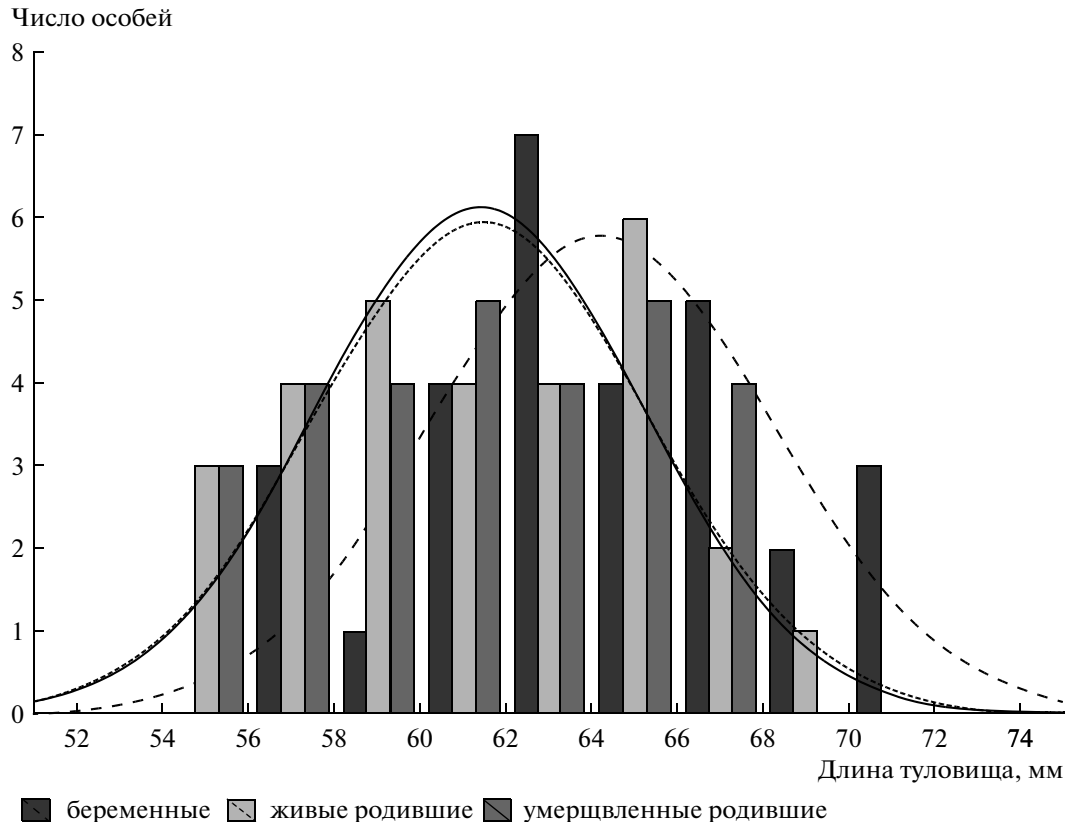


Рис. 3. Распределение самок живородящей ящерицы ($n = 29$) по длине туловища в трех сериях измерений.

Вероятный источник возникновения различий измерений — каудальное смещение положения клоакальной щели у беременных *Z. vivipara* из-за изменения угла наклона тазовых костей, вызванного давлением на них заполняющих брюшную полость яиц. В пользу этого свидетельствует подвижность таза ящериц. При измерении живых самцов и небеременных самок ($n = 26$) даже легкое придавливание их пальцем в нижней части живота приводит к ощутимому повороту лобковых костей и вызывает увеличение длины туловища на 1.5 ± 0.2 (lim 0.7–2.9) мм, или на 2.7 ± 0.4 (lim 1.3–5.2)%.

Степень изменения длины туловища, казалось бы, может зависеть от плодовитости самок ($n = 88$; 6.1 ± 0.2 , lim 2–12 яиц). Однако расчеты не показали этого, что отчасти объясняется варьированием размеров яиц, даже находящихся на одинаковых стадиях развития. Яйцевые оболочки у живородящей ящерицы очень тонки, и при значительном размере детеныша большой диаметр яйца может увеличиваться весьма существенно (до 18 мм против обычных 11–12 мм), в то время как меньший (7–8 мм) — изменяется мало, видимо, ограниченный диаметром половых путей самки.

Время выхода новорожденных ящериц из оболочек зачастую составляет несколько минут после родов, поэтому нам удалось взвесить лишь около четверти отложенных яиц. Масса яиц с нормально развитыми детенышами варьировала в выборке почти вдвое ($n = 132$; 0.35 ± 0.00 , lim 0.26–0.5 г) и даже внутри некоторых кладок — более чем в 1.5 раза; с учетом же более мелких неоплодотворенных и дегидратированных яиц — почти в 8 раз (от 0.06 до 0.5 г).

Влияние плодовитости на длину тела ящериц может также сглаживаться различной вместимостью брюшной полости, определяющейся телосложением особи. У самок с низкой плодовитостью продольные оси яиц расположены почти параллельно оси тела, с высокой — под значительным углом или с наложением эмбрионов друг на друга. Поэтому даже при сходной плодовитости у мелких или “стройных” ящериц яйца могут занимать большую часть длины полости тела, чем у “коренастых”. Кроме того, степень влияния плодовитости зависит и от близости положения яиц к тазу — не у всех самок они располагаются в самых нижних отделах яйцеводов.

У мелких самок во время беременности длина туловища увеличивается больше, чем у крупных, о чем свидетельствует отрицательная зависи-

Характеристики родивших самок живородящей ящерицы, разделенных на группы по длине туловища, $X \pm m_x$ (lim)

Признак	≤ 59.5 мм ($n = 44$)	> 59.5 мм ($n = 44$)	U -тест ($n = 88$)
L , мм	56.7 ± 0.3 (50.2–59.5)	62.7 ± 0.3 (59.9–67.1)	$p \leq 0$
Плодовитость, яиц	5.3 ± 0.2 (2–8)	6.9 ± 0.3 (4–12)	$p \leq 0.001$
ΔL , мм	3.7 ± 0.2 (0.5–7.4)	2.8 ± 0.2 (0.3–7.3)	$p \leq 0.01$
$\Delta L/L$, %	6.5 ± 0.4 (0.8–13.1)	4.6 ± 0.4 (0.5–12.2)	$p \leq 0.001$
$\Delta L/fec.$, мм/1 яйцо	0.7 ± 0.0 (0.1–1.3)	0.4 ± 0.0 (0.1–1.2)	$p \leq 0.001$

мость его абсолютного изменения от размера родивших самок ($r_s = -0.32$, $p \leq 0.01$). Это позволило использовать в качестве критерия, определяющего относительное изменение длины туловища, именно размер самки. Родившие самки были разделены на две группы: с длиной туловища меньшей и большей, чем средняя в выборке (59.5 мм). Анализ этих групп выявил достоверное их различие и по плодовитости, и по абсолютному и относительному изменениям длины туловища (таблица). Выяснилось, что во второй половине беременности каждое яйцо (без учета его размера) увеличивает длину туловища мелких самок в среднем на 0.7 мм, крупных – на 0.4 мм (таблица). По мере развития и укрупнения эмбрионов, за 1–10 суток до родов, у мелких самок $\Delta L/fec$ не изменяется ($n = 14$; 0.7 ± 0.1 , lim 0.2–0.9 мм/1 яйцо), в то время как у крупных – увеличивается ($n = 16$; 0.5 ± 0.0 , lim 0.2–0.8 мм/1 яйцо).

Выявленные различия могут иметь методическое значение. Они свидетельствуют о существенном риске завышения оценки средней длины туловища взрослых самок при увеличении в выборке доли беременных особей. В нашем случае использование длины туловища беременных самок в качестве популяционной характеристики приводит к увеличению данного показателя на 5.5 ± 0.3 (lim 0.5–13.1)% (см. рис. 1). Эта величина значительна по сравнению с другими возможными погрешностями измерения. Например, различия между результатами измерений длины туловища одной выборки животных ($n = 21$) несколькими операторами составили в среднем от -1.0 мм до $+0.8$ мм, или от -1.9% до $+1.6\%$ (Roitberg et al., 2011). Даже при сравнении недавно умерщвленных животных и ящериц из коллекций, хранившихся длительное время в фиксаторе, ошибка существенно меньше. Так, повторное измерение автором 144 ящериц после 1–2-летнего хранения в формалине, выявило уменьшение исследуемого показателя лишь на 0.8%.

Использование смешанных выборок взрослых самок живородящей ящерицы может привести к завышению сезонной и географической изменчивости их длины туловища. По этой же причине могут выявляться несуществующие внутри- и межпопуляционные различия или сходство при-

знаков, а также может происходить искажение индексов и коэффициентов, связанных с этим показателем. Так, в исследованной выборке коэффициент корреляции плодовитости и длины туловища у беременных самок оказался более высоким, чем у этих же самок после родов ($r_s = 0.63$, $p = 0.0$; $r_s = 0.55$, $p = 0.0$, соответственно).

Влияние физиологического состояния на результаты измерения длины туловища, вероятно, имеет отношение к феномену очень крупных самок *Z. vivipara* из среднегорья Кузнецкого Алатау, средние размеры и плодовитость которых значительно превышают таковые в выборках из восточной части ареала вида (Орлова и др., 2003; Булахова, 2004). Отчасти выдающиеся размеры этих самок объяснимы именно состоянием беременности и, согласно расчетам, после родов они могли уменьшиться на 4.3 ± 0.2 (3.5–5.0) мм.

Упомянутый выше поворот таза может влиять на скорость бега беременных самок живородящей ящерицы, уменьшение которой отмечено многими исследователями. Замедление скорости чаще всего связывают со сменой тактики поведения или с увеличением веса животных (Bauwens, Thoen, 1981; Van Damme et al., 1989 и др.), но не с изменениями механики движения, вызванными беременностью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, использование при анализе морфологической изменчивости живородящей ящерицы смешанных выборок из беременных и родивших самок может искажать результаты измерений и основанные на них коэффициенты. Самки исследованной выборки типичны по длине туловища и плодовитости для значительной части ареала (Орлова и др. 2003; Ройтберг и др. 2012), поэтому сходное влияние физиологического состояния особей на длину их туловища может наблюдаться и в других популяциях, а также у других видов ящериц с высокой плодовитостью. Для корректности расчетов в объединенных выборках может оказаться полезным вводить поправочные коэффициенты. Рассчитанное для самок исследованной популяции увеличение длины на 0.4–0.7 мм на каждое яйцо (в зависимости от раз-

мера самки и стадии беременности) может быть использовано и для других популяций с аналогичными размерами взрослых особей и плодовитостью.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность Е.С. Ройтбергу (Университет Кобленц-Ландау, Германия) за продуктивное обсуждение рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булахова Н.А., 2004. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (география, экология, морфология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: Томский государственный университет. 26 с.
- Орлова В.Ф., 1975. Систематика и некоторые эколого-морфологические особенности лесных ящериц рода *Lacerta*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Орлова В.Ф., Куранова В.Н., Булахова Н.А., 2003. Размножение живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Jacq., 1787) в восточной части ареала // Вестник Томского государственного университета. Прилож. № 8. С. 150–158.
- Ройтберг Е.С., Куранова В.Н., Булахова Н.А., Орлова В.Ф., Епланова Г.В. и др., 2012. Географическая изменчивость репродуктивных параметров и размеров тела самок у живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* // Вопросы герпетологии. Материалы V съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. Минск: Право и экономика. С. 274–279.
- Bauwens D., Thoen C., 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard (*Lacerta vivipara*) // J. Anim. Ecol. V. 50. № 3. P. 733–743.
- Guillaume Cl P., Heulin B., Pavlinov I.Y., Semenov D.V., Bea A. et al., 2006. Morphological variations in the Common lizard, *Lacerta (Zootoca) vivipara* // Rus. J. Herpetol. V. 13. № 1. P. 1–10.
- Roitberg E.S., Orlova V.F., Kuranova V.N., Bulakhova N.A., Clasen A. et al., 2009. Geographic variation in adult body length and sexual size dimorphism in the common lizard, *Zootoca vivipara* // Abstr. 15th Europ. Congr. Herpetol. Kusadasi-Aydin. Turkey. P. 52–53.
- Roitberg E.S., Orlova V.F., Kuranova V.N., Bulakhova N.A., Zinenko O.I. et al., 2011. Inter-observer and intra-observer differences in measuring body length: a test in the common lizard, *Zootoca vivipara* // Amphibia-Reptilia. V. 32. № 4. P. 477–484.
- Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R.F., 1989. Effect of relative clutch mass on sprint speed in the lizard *Lacerta vivipara* // J. Herp. V. 23. № 4. P. 459–461.

A POSSIBLE ERROR IN DETERMINING THE BODY LENGTH OF FEMALES OF THE COMMON LIZARD (*ZOOTOCA VIVIPARA*, SAURIA, LACERTIDAE)

N. A. Bulakhova

Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan 685027, Russia
Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, Tomsk 634050, Russia
e-mail: sigma44@mail.ru

The snout-vent length (SVL) in females of the common lizard (*Zootoca vivipara* Jacq. 1787) was revealed to depend significantly on its physiological condition. In the second half of pregnancy in all the investigated individuals ($n=88$; 63.0 ± 0.4 , 54.6–71.1 mm), SVL was significantly greater ($t = 19.9$, $p \leq 0.001$), than that in the individuals killed shortly after parturition (59.7 ± 0.4 , 50.2–67.1 mm). The control measurement of 29 alive females showed that the SVL was reduced immediately after parturition. The absolute change of the SVL (Δ SVL) was, on the average, 3.3 ± 0.2 (0.3–7.4) mm, or 5.2 ± 0.3 (0.5–11.5)%. A probable cause of this reduction is a displacement of the cloacal fissure in pregnant *Z. vivipara* due to changes in the position of pelvic bones under the pressure of eggs filling the abdominal cavity. An adverse dependence of Δ SVL on SVL was found in females after parturition ($r_s = -0.32$, $p \leq 0.005$). Each egg in the second half of pregnancy leads to the increase of SVL in small-sized and large-sized females, on the average, by 0.7 and 0.4 mm, respectively. The results found showed that the results of measurements might be distorted in processing the data on mixed groups of individuals.