

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

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ И РАЗМЕРОВ ТЕЛА САМОК У ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ *Zootoca vivipara*

Е. С. Ройтберг¹, В. Н. Куранова², Н. А. Булахова², В. Ф. Орлова³, Г. В. Епланова⁴, Р. Р. Шамгунова⁵, С. Хофманн⁶, А. И. Зиненко⁷, В. А. Яковлев⁸

¹Отделение биологии университета Кобленц-Ландау (Кобленц, Германия);

²Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия);

³Зоологический музей МГУ (Москва, Россия);

⁴Институт экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти, Россия);

⁵Сургутский государственный университет (Сургут, Россия);

⁶Отделение медицинской молекулярной биологии университета им. К. Альбрехтса (Киль, Германия);

⁷Музей природы Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина, (Харьков, Украина);

⁸Алтайский государственный заповедник (Горно-Алтайск, Россия)

GEOGRAPHIC VARIATION IN REPRODUCTIVE TRAITS AND FEMALE BODY SIZE IN THE COMMON LIZARD, *Zootoca vivipara*

E. S. Roitberg¹, V. N. Kuranova², N. A. Bulakhova², V. F. Orlova³, G. V. Eplanova⁴, R. R. Shamgunova⁵, S. Hofmann⁶, O. I. Zinenko⁷, V. A. Yakovlev⁸

¹ Institute of Integrated Sciences, University of Koblenz-Landau, Koblenz, Germany;

² National Research Tomsk State University, 634050 Tomsk, Russia;

³ Zoological Research Museum, Moscow M.V. Lomonosov State University, 125009 Moscow, Russia;

⁴ Institute of Ecology of the Volga River Basin, Academy of Sciences, 445003 Togliatti, Russia;

⁵ Surgut State University, 628400 Surgut, Russia;

⁶ Institute for Clinical Molecular Biology, C. Albrechts University, 24105 Kiel, Germany;

⁷ Museum of Nature, Karazin Kharkiv National University, 61022 Kharkiv, Ukraine;

⁸ Altai Natural State Reserve, 649000 Gorno-Altai, Russia; e-mail: eroit@web.de

Using original and published data on female body length (SVL), clutch size, offspring mass, and other related traits collected in 43 populations from a larger part of Northern Eurasia we documented patterns of geographic variation of these traits and investigated the possible effects of reproductive mode, phylogeny, and climate. Oviparous populations tend to have higher newborn mass than viviparous populations but these two groups do not differ for clutch size adjusted for female SVL. The latter parameter tends to increase in sites with warmer summer. Across study samples, SVL of gravid females tends to decrease in milder climates but several populations deviate strongly from this trend.

Число и размеры яиц или новорожденных, абсолютная и относительная масса кладки или выводка — фундаментальные характеристики организма, играющие решающую роль в его приспособленности. Как в индивидуальной изменчивости, так и на уровне эволюционной дифференциации популяций и видов эти параметры часто варьируют согласованно друг с другом и с размером тела самки. Вкупе с демографическими показателями (возраст и размер при достижении половой зрелости,

число кладок в год и средняя продолжительность жизни) эти параметры описывают *репродуктивные стратегии* — адаптивные сочетания состояний рассматриваемых признаков (Tinkleatal., 1970).

Рептилии, особенно ящерицы, отличаются значительным разнообразием репродуктивных стратегий и являются одной из модельных групп эволюционно-экологических исследований. Тем не менее, работы, содержащие обстоятельный анализ географической изменчивости репродуктивных параметров широкоареальных видов ящериц и змей все еще единичны (Gregory, Larsen, 1993). Между тем, именно такие исследования эффективны для проверки адапционистских гипотез, поскольку условия обитания разных популяций различаются сильно, а уровень их филогенетической близости высокий.

Привлекательным объектом для изучения внутривидовой изменчивости репродуктивных стратегий является живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823). Это обусловлено целым рядом обстоятельств: *Z. vivipara* — (1) самый широко распространенный вид наземных рептилий и (2) один из очень немногих видов, представленных живородящими и яйцекладущими формами; (3) репродуктивные параметры *Z. vivipara* исследованы у значительного числа локальных популяций (Орлова и др., 2003; Булахова и др., 2007; Епланова, 2009, 2011; см. также ссылки в таблице); (4) опубликована весьма детальная филогения вида (Surget-Groba et al., 2006), с которой можно соотнести картину географической изменчивости исследуемых признаков.

Цель нашей работы — описание и анализ внутривидовой изменчивости репродуктивных параметров и размеров тела самок живородящей ящерицы. Главной задачей было проверить, насколько внутривидовая дифференциация — в частности, между живородящими и яйцекладущими формами, между филогенетически близкими популяциями, обитающими в контрастных климатических условиях — соответствует предсказаниям теории эволюции репродуктивных стратегий и жизненных циклов. Представляется важным и описательный аспект нашего исследования: выявленная картина географической изменчивости плодовитости и сопряженных с ней признаков послужит вкладом в изучение фенотипического разнообразия *Z. vivipara* — фонового вида рептилий Северной Евразии.

Обобщены оригинальные и литературные данные о величине кладки/помета (CS) и длине тела (SVL) 1250 самок из 43 локальных и региональных выборок, охватывающих большую часть ареала (от Испании до Сибири) и представляющих практически все филогенетические группы (клады по: Surget-Groba et al., 2006). Для части выборок имеются также данные по массе новорожденных (neo-mass), послеродовой массе самок (pp-mass), массе кладки (разность масс самки до и после родов, CM) и так называемой эффективной массе кладки (произведение средней массы новорожденных на величину выводка, eCM); обе оценки массы кладки фигурируют в анализе в относительной форме: в процентах от послеродовой массы самки (RCM и eRCM).

Все данные о массе тела и большая часть данных о величине кладки получена путем мониторинга отловленных в природе и содержавшихся в стандартных условиях (Pilorge, 1987, с незначительными модификациями в других исследованиях) беременных самок. Послеродовую массу самки и массу жизнеспособных детенышей измеряли в первые 24 часа после родов, предродовую массу — в последние 1–3 суток

беременности (взвешивание перед родами рассматривали как потенциальный источник стресса, поэтому последний параметр учтен у сравнительно небольшой части самок).

Данные по изменчивости средних показателей исследуемых признаков в 43 популяциях суммированы в таблице. Ниже мы кратко остановимся на некоторых из выявленных закономерностей.

Яйцекладущие популяции характеризуются более крупными размерами новорожденных. Последнее свойство особенно сильно выражено у восточной яйцекладущей формы, откладывающей яйца с наименее развитыми эмбрионами (Heulin et al., 2002). Детеныши этой формы в 1.3–1.7 раза тяжелее детенышей остальных исследованных популяций *Z. vivipara* (таблица), но их средняя масса близка к таковой других видов *Lacertinae* (напр., Bosch, Bout, 1998), имеющих сходные с *Z. vivipara* размеры взрослых самок. Уменьшение массы детенышей в ряду восточная яйцекладущая форма— западная яйцекладущая форма— живородящие формы хорошо согласуется с гипотезой о физических ограничениях на общий объем кладки, накладываемых задержкой яиц в яйцеводах (Qualls, Shine, 1995). Различия по относительной массе кладки также соответствуют теоретически ожидаемым (средние значения выше у живородящих популяций — таблица), но не достигают уровня статистически значимых (тест Манна-Уитни, $Z=-1.45$, $P=0.146$).

Величина кладки, статистически приведенная к длине тела самки, не различалась значимо ни между яйцекладущими и живородящими популяциями в целом, ни между западной и восточной живородящими кладами. Внутри клад географическая изменчивость этого параметра обнаруживает положительную корреляцию со средней температурой воздуха летних месяцев ($r=0.64$, $P=0.024$ и $r=0.47$, $P=0.024$ у западной и восточной живородящей формы, соответственно).

Длина тела беременных самок западной яйцекладущей формы меньше, чем у западной и восточной живородящих (ANOVA, тест Шеффе, $P=0.031$ и $P<0.001$ соответственно). В то же время в объединенном массиве выборок длина тела обнаруживает отрицательную корреляцию с основным трендом изменения климата (1-й главной компонентой, включающей 59% изменчивости среднемесячных температур и количества осадков между пунктами исследований ящериц) в направлении от Сибири к северной Испании (Рисунок). Этот тренд можно интерпретировать как увеличение мягкости климата. При введении поправки на указанную корреляцию размерные различия между кладами почти исчезают (ANCOVA, $P=0.251$)!

Таблица. Географическая изменчивость репродуктивных параметров и размеров тела беременных самок в пяти кладах живородящей ящерицы. Клады – согласно: Surget-Grobaetal. 2006; расшифровка признаков дана в тексте; n – число исследованных популяций

Клада	статистика	SVL (mm)	CS	neo-mass(mg)	RCM (%)	eRCM (%)	pp-mass (g)	источник данных
Ц. Европейская живородящая	n	1	1	1				Lindtkeetal. 2010
	X	64.5	6.5	201.0				
восточная яйцекладущая	n	1	1	1				Lindtkeetal. 2010
	X	60.6	5.4	277.2				
западная яйцекладущая	n	5	5	3	4		4	Braña et al. 1991; Osenegg 1995; Bauwens, Dias-Uriarte 1997
	Min	52.2	4.6	191	45.2		2.2	
	Max	57.8	6.5	215	49.0		3.3	
	X	54.7	5.46	205.3	47.5		2.65	
	SE	0.99	0.39	7.31	0.89		0.24	
	SD	2.22	0.86	12.66	1.78		0.48	
западная живородящая	n	13	13	10	8	5	5	Pilorge et al. 1983; Pilorge 1987; Bauwens, Verheyen 1987; Uller, Olsson 2003; прочие лит. источники и ориг. данные.
	Min	53.0	4.33	164	40.0	20.0	3.2	
	Max	63.6	9.77	206	82.0	37.0	4.9	
	X	59.0	6.38	182.2	58.3	27.8	4.03	
	SE	0.81	0.47	4.1	5.10	3.68	0.27	
	SD	2.93	1.68	12.9	14.43	8.22	0.61	
восточная живородящая	n	23	23	9	4	8	9	ориг. данные; Liu et al. 2008
	Min	54.7	4.88	170	46.2	25.0	3.2	
	Max	70.3	9.36	219	76.2	39.8	4.8	
	X	61.2	6.65	193.0	59.0	35.7	3.71	
	SE	0.64	0.24	5.0	6.52	1.76	0.17	
	SD	3.09	1.13	15.1	13.05	4.97	0.50	

Учитывая, что главная компонента географической изменчивости климата слабо связана с температурами летних месяцев, но сильно коррелирует с температурами остальных сезонов, ее отрицательная корреляция с размером тела может иметь следующую биологическую основу. В мягком климате сезон активности ящериц более продолжителен, что ведет к уменьшению возраста наступления половой зрелости. С этим согласуются имеющиеся демографические данные по живородящей ящерице (Heulin et al., 1997; Булахова и др., 2007). В результате взаимодействия процессов роста и полового созревания ящериц в умеренном климате, описанного популярной моделью Эдолфа и Портера (Adolph, Porter, 1996), последнее сопряжено с уменьшением размеров впервые размножающихся особей. С последним показателем сильно коррелируют и средние размеры взрослых животных (Shine, 1990).

Наличие популяций, которые резко отклоняются от описанной выше тенденции (Рисунок), свидетельствует о существовании иных — возможно, более сильных — детерминантов размеров тела, выяснение природы которых требует дальнейших исследований.

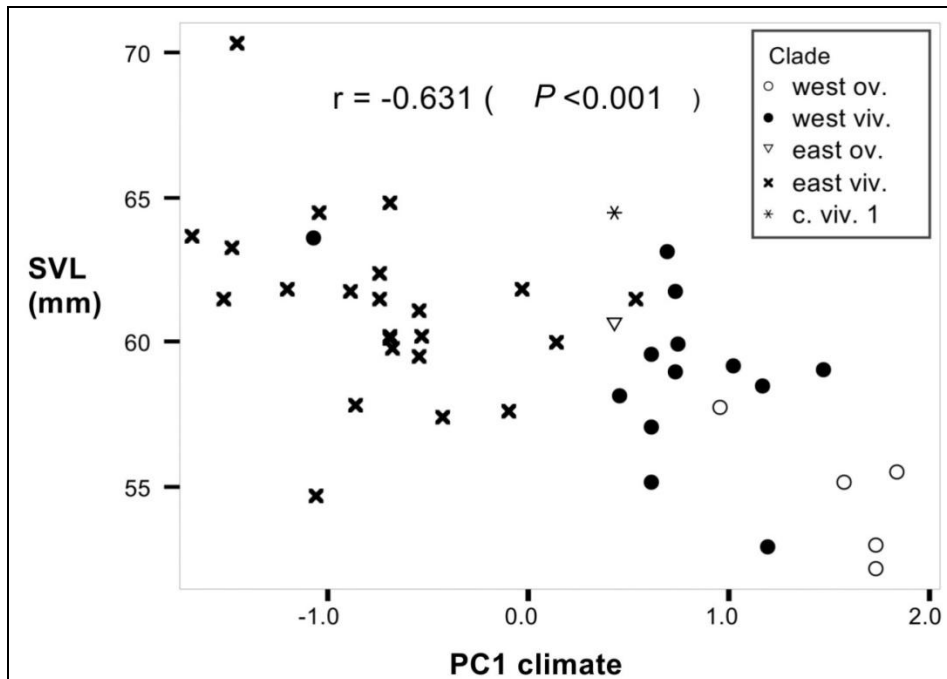


Рисунок. Длина тела беременных самок в разных популяциях и значения главной компоненты географической изменчивости климата в соответствующих пунктах.

Клады (по Surget-Grobaetal. 2006): **west ov.** — западная яйцекладущая (*Z. v. luislantzii*); **west viv.** — западная живородящая; **east ov.** — восточная яйцекладущая (*Z. v. carniolica*); **east viv.** — восточная живородящая; **c.viv. 1** — центрально-европейская живородящая.

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. ун-та. Биология. № 1. С. 50–66.

Епланова Г.В., 2009. К репродуктивной биологии живородящей ящерицы *Zootocavivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Среднем Поволжье // Изв. Самар. НИЦ РАН. Т. 11. № 1. С. 83–88.

Епланова Г.В., 2011. Репродуктивная биология живородящей ящерицы *Zootocavivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Пермском крае // Изв. Самар. НИЦ РАН. Т. 13. № 5. С. 179–184.

Орлова В.Ф., Куранова В.Н., Булахова Н.А., 2003. Размножение живородящей ящерицы *Zootocavivipara* (Jacquin, 1787) в восточной части ареала // Вестн. Томск. ун-та. Сер. «Биол.

- науки». Прил. № 8. Материалы науч. конф., симпоз., школ, проводимых в ТГУ. С. 150–158.
- Adolph S.C., Porter W.P., 1996. Growth, seasonality, and lizards life histories//Oikos.77. P. 267-278.
- Bauwens D., Verheyen R.F., 1987. Variation of reproductive traits in a population of the lizard *Lacerta vivipara* // Holarctic Ecology. 10. P. 120–127.
- Bauwens D., Diaz-Uriarte R., 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study // Amer. Nat. 149 (1).P. 91–111.
- Bosch H.A.J. in den, Bout R.G., 1998. Relationships between maternal size, egg size, clutch size, and hatchling size in European lacertid lizards // J. of Herpetol. 32. P. 410–417.
- Braña F., Bea A., Arrayago M.J., 1991. Egg retention in lacertid lizards: relationships with reproductive ecology and the evolution of viviparity // Herpetologica. 47. P. 218–226.
- Gregory P.T., Larsen K.W., 1993. Geographic variation in reproductive characteristics among Canadian populations of the common garter snake (*Thamnophis sirtalis*) //Copeia.P. 946–958.
- Heulin B., Osenegg-Leconte K., Michel B., 1997. Demography of a bimodal reproductive species of lizard (*Lacerta vivipara*): Survival and density characteristics of viviparous populations//Herpetologica. 53 (4). P. 432–444.
- Heulin B., Ghielmi S., Vogrin N., Surget-Groba Y., Guillaume C.-P., 2002. Variation in eggshell characteristics and in intra-uterine egg retention between two oviparous clades of the lizard *Lacerta vivipara*: insight into the oviparity-viviparity continuum in Squamates //J. of Morphology.252: P. 255–262.
- Lindtke D., Mayer W., Böhme W., 2010. Identification of a contact zone between oviparous and viviparous common lizards (*Zootoca vivipara*) in central Europe: reproductive strategies and natural hybridization // Salamandra. 46. 2. P. 73–82.
- 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 Herpetol. Res. 11. P. 98–104.
- Osenegg K., 1995. Populationsökologische Untersuchungen an der oviparen Form der Waldeidechse, *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin, 1787, im Südwesten Frankreichs. Ph.D. Thesis. Bonn Univ.
- Pilorge T. 1987. Density, size structure, and reproductive characteristics of three populations of *Lacerta vivipara* (Sauria: Lacertidae) // Herpetologica. 43. P. 345–356.
- Pilorge T., Xavier F., Barbault R., 1983. Variations in litter size and reproductive effort within and between some populations of *Lacerta vivipara*// Holarctic Ecol. 6. P. 381–386.
- Qualls C.P., Shine R., 1995. Maternal body-volume as a constraint on reproductive output in lizards: evidence from the evolution of viviparity//Oecologia. 103. P. 73–78.
- Shine R. 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size // Amer. Nat. 135. P. 278–283.
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.P., Puky M., Semenov D., Orlova V., Kupriyanova L., Ghira I., Smajda B., 2006. Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity// Biol. J. Linn. Soc. 87. P. 1–11.
- Tinkle D.W., Wilbur H.M., Tilley S.G., 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction// Evolution. 24. P. 55–74.
- Uller T., Olsson M., 2003. Life in the land of the midnight sun: are northern lizards adapted to longer days?// Oikos.101. P. 317–322.