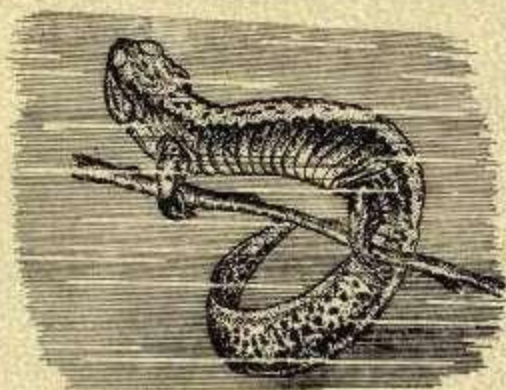


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**ЭКОЛОГИЯ И ФАУНИСТИКА
АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ
СССР И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 124

ЭКОЛОГИЯ И ФАУНИСТИКА АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ СССР И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Под редакцией Л. Я. Боркина

ЛЕНИНГРАД

1984

О НЕКОТОРЫХ МЕЖВИДОВЫХ И ПОЛОВЫХ РАЗЛИЧИЯХ В ПРОПОРЦИЯХ СКЕЛЕТА ПРЫТКОЙ И ЗЕЛЕННОЙ ЯЩЕРИЦ, *LACERTA AGILIS AGILIS* L. И *LACERTA VIRIDIS VIRIDIS* LAUR.

Я. Поркерт и М. Гроссеова

(Прага)

Сведения о половых различиях в пропорциях скелета у близко родственных видов и об их изменчивости представляют значительный интерес для таксономических и эволюционно-исторических исследований в тех случаях, когда они основаны на репрезентативном материале. В многочисленных работах, в которых эти проблемы решаются с помощью аллометрических методов, приводятся новые данные о пригодности различных признаков в целях таксономии, а также об их обусловленности функциональными особенностями и закономерностями роста. У пойкилотермных животных, рост которых чаще всего функционально обусловлен и не ограничен временем, могут, кроме того, проявляться внутривидовые различия в пропорциях, связанные с разными относительными скоростями роста отдельных органов по достижении половозрелости.

В связи с этим мы исследовали различия в пропорциях скелета двух близко родственных видов *Lacerta agilis* и *L. viridis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучались скелеты ящериц *L. agilis* и *L. viridis*, которые были изготовлены в 1959—1978 годах в препараторской мастерской (Дипра-Прага) как учебные пособия для школьного преподавания. Животные были собраны в разных областях Чехословакии, преобладали ящерицы из центральной Богемии и южной Моравии; более точные координаты находок известны только для части материала и в данной работе не приводятся. Были измерены и статистически обработаны некоторые признаки черепа и предкрестцовых позвонков у 96 самцов и 82 самок *L. agilis*, а также у 42 самцов и 46 самок *L. viridis* (Porkert, 1964). В данной работе изучена изменчивость числа предкрестцовых позвонков у 1035 самцов и 600 самок *L. agilis*, а также 20 самцов и 26 самок *L. viridis*. Обрабатывались только половозрелые или наиболее крупные из полузрелых экземпляров, что дало возможность изучить половой диморфизм в пропорциях как внутри одного вида, так и между видами. Изображение черепа (с точностью 0.1 мм) приводится на рис. 1.

В качестве основного измерения черепа использовались кондио-базальная длина, хотя она и не соответствует установленным (Bohlsen, 1962) требованиям, предъявляемым к используемым для сравнения признакам в связи с анатомическими особенностями черепа лягушек (Leydig, 1872; Versluys, 1936). Длина предкрестцового отдела позвоночника была использована как сравнительная мера для измерения длины тела. Измерение проводилось от переднего края атласа до каудального края остистого отростка последнего поясничного позвонка с точностью до 0.5 мм.

Статистическая обработка материала проводилась с применением анализа дисперсии, которая лежит в основе аллометрической формулы $y = bx^a$ (Bertalanffy, 1942; Rohrs, 1958, 1959). Достоверность коэффициента корреляции r и аллометрических прямых (коэффициентов регрессии a) оценивалась с помощью критерия t . Проверка совпадения коэффициентов регрессии a четырех аллометрических прямых (a) проводилась с помощью F -критерия (Ремпе, 1962); табличные значения для оценки их статистической значимости — по Э. Вебер (Weber, 1957).

Транспозиционные прямые строились по средним значениям (Mennier, 1959), их коэффициенты регрессии вычислялись по У. Ремпе (Rempe, 1962).

Графические изображения аллометрических прямых построены в двойной логарифмической системе координат. Угол их наклона соответствует относительной скорости роста: 45° — изометрия, $<45^\circ$ — отрицательная аллометрия, $>45^\circ$ — положительная аллометрия. Эти прямые показывают, какие изменения пропорций следует понимать как зависящие от влияния размеров, а какие не зависят от них (Schub, 1968).

* Перевод с немецкого Н. Б. Анашевой.

Результаты и обсуждение

Результаты изучения различий в пропорциях черепа и скелета обоих видов представлены отдельно для обоих полов на рис. 2–6, а соответствующие статистические данные указаны в табл. 1–2.

Предкрестцовая часть позвоночного столба (рис. 2, табл. 2). Половой диморфизм в длине предкрестцовых позвонков выражается двояко: а) в целом, число предкрестцовых позвонков больше, чем у самцов (табл. 2); б) их длина, особенно в области свободных грудных и поясничных ребер, также больше у самок; она увеличивается с возрастом, особенно у *L. agilis*. Это выражается в положительной аллометрии роста позвонков относительно кондило-базальной длины (в табл. 2 и на рис. 2 показано в виде негативной аллометрии обратной пропорции). Варибельное и различающееся число позвонков у обоих полов может быть объяснено теорией Розенберга

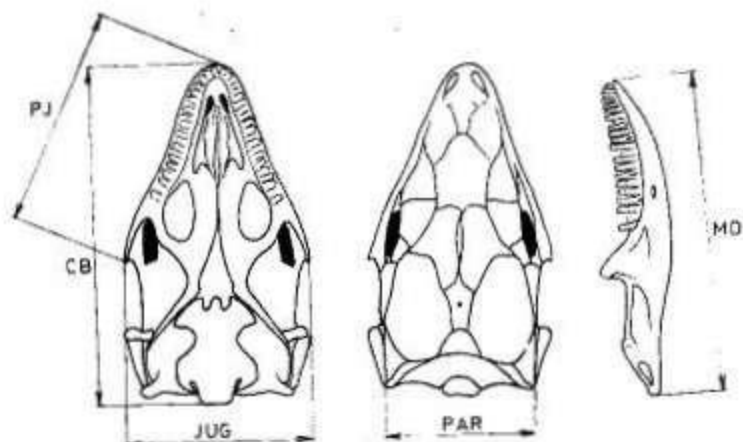


Рис. 1. Промеры черепа.

CB — кондило-базальная длина; JUG — скуловая ширина; PJ — премаксиллярно-скуловая длина; MD — длина нижней челюсти; PAR — парietальная ширина, измеренная от места контакта с *supratemporale* I и II.

о сдвиге крестцовой области (Remane, 1936), что, вероятно, может подтверждаться различным развитием последних поясничных или первых крестцовых позвонков у некоторых животных (на одной стороне ребро, на другой — поперечный отросток). С этим может быть связана также изменчивость в количестве способных к автотомии хвостовых позвонков, мускулатура которых не представляет собой органа, накапливающего жир для зимней спячки (Porkert, 1974).

Скуловая ширина черепа (рис. 3, табл. 2, Б). Различия в скуловой ширине относительно кондило-базальной длины черепа у обоих видов и полов ящериц имеют простую слабую положительную аллометрию (в противоположность этому не показанная на рис. 3 транспозиционная прямая a_1 имеет слабую отрицательную аллометрию). Размах изменчивости этого признака у *L. agilis* и *L. viridis* различен, так что специфические различия между видами могут определяться по расстоянию между вычисленными для обоих полов аллометрическими прямыми (a).

Нижняя челюсть (рис. 4, табл. 2, В). Аллометрия длины нижней челюсти (mandibula) относительно кондило-базальной длины черепа не показывает различий ни между полами, ни между разными видами. Она лишь незначительно отклоняется от изометрии в сторону положительной аллометрии.

Премаксиллярно-скуловая длина черепа (рис. 5; табл. 2, Г). Различия премаксиллярно-скуловой длины относительно кондило-базальной линии черепа соответствуют у обоих полов и видов простой и слабой положительной аллометрии. Все аллометрические константы не отличаются друг от друга даже на 1%-ном уровне достоверности ($F=3.520 < F=3.88$ при $P=0.01$, $n=3$, $n=235$), так что различия в пропорциях обоих полов и видов одинаковы и допускают вычисление общих, почти изометрических аллометрических прямых.

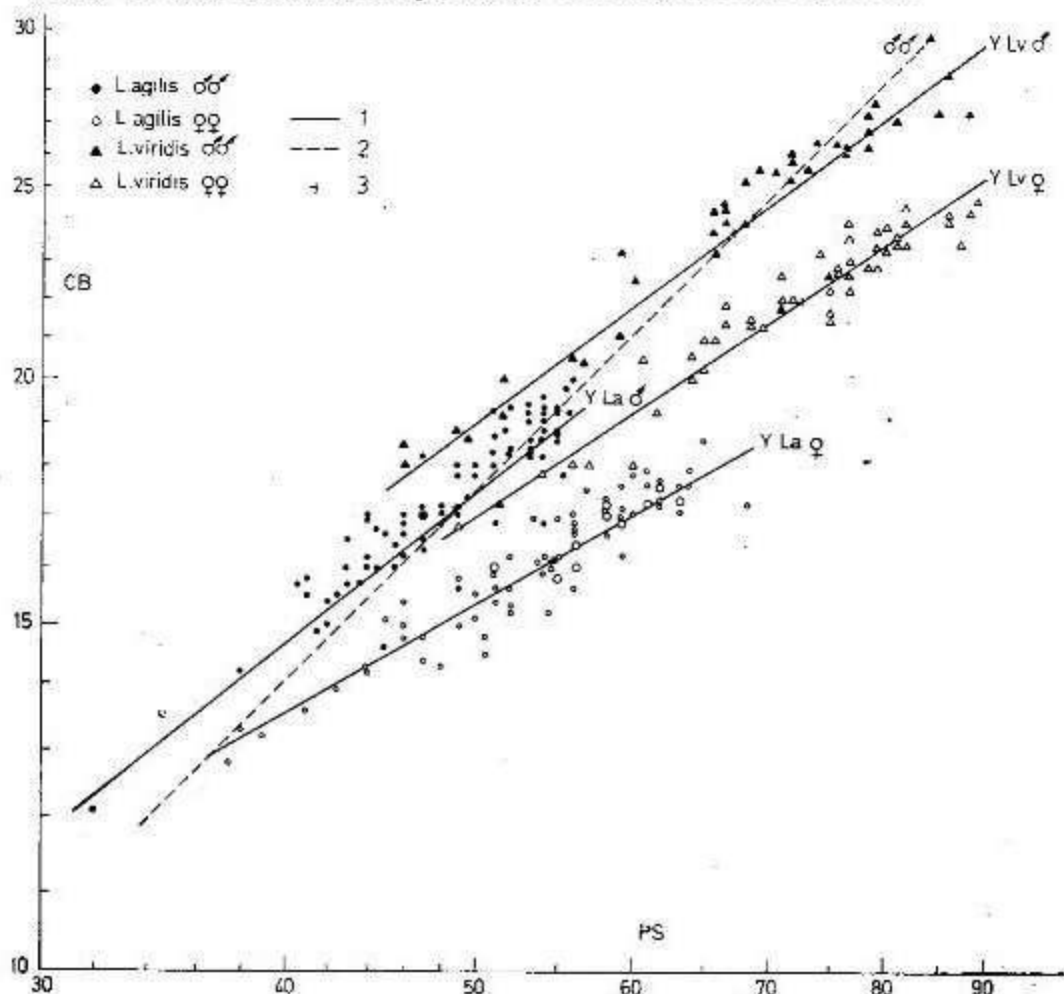


Рис. 2. Аллометрическая зависимость предкрестцовой части позвоночного столба (PS) от кондило-базальной длины черепа (CB).

1 — аллометрические прямые; 2 — транспозиционные прямые; 3 — средние значения.

Примечание. В тех случаях, когда данные по самцам попадают в размах изменчивости длинных по самкам, остается неясным, имеем ли мы здесь дело с гормональными нарушениями (или иными аномалиями) или нет. Некоторые самцы имели коричневую окраску, как у самок; их семенники, судя по размерам, были частично нормальные, частично недоразвитые (у некоторых же особей внутренние органы к моменту обработки были уже в такой сильной стадии разложения, что под микроскопом можно было определить только по наличию гемипенисов). В некоторых местах такие особи представлены, по-видимому, в еще большей степени.

Паристальная ширина черепа (рис. 6, табл. 2, Д). Различия в паристальной ширине по отношению к кондило-базальной длине черепа у обоих видов между полами хотя статистически и значимы, но все же непригодны как критерий полового диморфизма в связи с частично перекрывающимися диапазонами изменчивости. Транспозиционные прямые a_i полов обоих видов показывают слабую отрицательную аллометрию. Размах изменчивости *L. agilis* четко отли-

Изменчивость в количестве (N) предкрестцовых позвонков с ребрами

N*	<i>Lacerta agilis</i>				<i>Lacerta viridis</i>			
	♂♂		♀♀		♂♂		♀♀	
	n	%	n	%	n	%	n	%
24	34	3.3	—	—	—	—	—	—
24/25	4	0.4	—	—	—	—	—	—
25/24	5	0.5	—	—	—	—	—	—
25	601	58.0	13	2.2	18	90.0	—	—
25/26	19	1.8	3	0.5	1	5.0	—	—
26/25	12	1.2	3	0.5	—	—	—	—
26	351	33.9	298	49.6	1	5.0	22	81.6
26/27	2	0.2	14	2.3	—	—	—	—
27/26	2	0.2	12	2.0	—	—	—	—
27	4	0.4	249	41.5	—	—	4	15.4
27/28	—	—	4	0.7	—	—	—	—
28	—	—	4	0.7	—	—	—	—
29	1	0.1	—	—	—	—	—	—
Итого:	1035	100.0	600	100.0	20	100.0	26	100.0
\bar{x}^{**}	25.34		26.43		25.08		26.15	

* Если приведены два числа, то первое из них указывается для правой стороны, а второе для левой. Например, 24/25 означает, что 24 предкрестцовых позвонка — с ребрами с правой стороны, а у 25-го позвонка поперечный отросток (processus transversus) справа соединен с подлопной костью (ilium), слева же развито ребро.

** Среднее число предкрестцовых позвонков.

чается от *L. viridis* только у самцов. Хотя эти же различия в пропорциях статистически достоверны и для самок, но диапазоны их изменчивости в общих интервалах размеров частично перекрываются, что заметно снижает их диагностическую ценность.

Заключение

Половые различия пропорций тела

Установлены достоверные половые различия у обоих видов в отношении кондио-базальной длины черепа к длине предкрестцового отдела позвоночного столба. У самок обоих видов среднее число предкрестцовых позвонков выше, чем у самцов (табл. 1), что, вероятно, может иметь значение для большего объема брюшной полости самок, необходимого для развития яиц. У самок *L. agilis* длина предкрестцового (пресакрального) отдела позвоночного столба как по абсолютной длине (максимальным значениям), так и по относительной (при равных значениях кондио-базальной длины черепа) больше. На рис. 2 это показано расхождением аллометрических прямых обоих видов. При сходном числе яиц у обоих видов ящериц у более мелкого вида *L. agilis* их относительный объем больше, чем у более крупного вида *L. viridis* (Rensch, 1954). Поэтому у самок *L. agilis*, вероятно, возникает тенденция к увеличению объема брюшной полости, которая должна учитываться при оценке различий в пропорциях между полами, увеличивающихся с увеличением размера тела.

У *L. viridis* длина предкрестцового отдела позвоночника у обоих полов независимо от увеличения размеров тела в исследованных размерных группах различается относительно одинаково. При равной кондио-базальной длине длина этого отдела у самцов больше, чем у самок. Аллометрические прямые располагаются почти параллельно

Характеристика аллометрических уравнений некоторых пропорций скелета

Параметр	<i>Lacerta agilis</i>		<i>Lacerta viridis</i>	
	♂♂	♂♂	♂♂	♀♀
А. Кондило-базальная длина (CB) : длина предкрестцового позвоночника (PS)				
<i>a</i>	0.779	0.579	0.750	0.681
<i>b</i>	-0.076	0.204	0.096	0.074
<i>r</i>	0.904	0.937	0.944	0.982
<i>r'</i>	0.33	0.36	0.49	0.47
<i>N</i>	94	80	40	44
σ_a	0.122	0.077	0.013	0.043
	$\bar{a}=0.665$ $a_{t\delta\delta} = 0.763$		$\bar{a}=0.722$ $a_{t\delta\delta} = 0.975$	
Б. Скуловая ширина (JUG) : кондио-базальная длина (CB)				
<i>a</i>	1.333	1.282	1.567	1.422
<i>b</i>	-0.638	-0.583	-1.019	-0.820
<i>r</i>	0.864	0.945	0.987	0.958
<i>r'</i>	0.37	0.43	0.57	0.57
<i>N</i>	71	53	28	28
σ_a	0.266	0.196	0.052	0.084
	$\bar{a}=1.312$ $a_t=0.896$		$\bar{a}=1.520$	
В. Длина нижней челюсти (MD) : кондио-базальная длина (CB)				
<i>a</i>	1.165	1.125	1.147	1.052
<i>b</i>	-0.219	-0.171	-0.213	-0.083
<i>r</i>	0.993	0.969	0.976	0.985
<i>r'</i>	0.34	0.36	0.50	0.48
<i>N</i>	87	77	37	41
σ_a	0.051	0.105	0.044	0.029
	$\bar{a}=1.148$		$\bar{a}=1.113$	
Г. Премаксиллярно-скуловая длина (PI) : кондио-базальная длина (CB)				
<i>a</i>	1.163	1.129	1.029	1.048
<i>b</i>	-0.378	-0.341	-0.187	-0.232
<i>r</i>	0.958	0.949	0.947	0.937
<i>r'</i>	0.34	0.36	0.52	0.53
<i>N</i>	90	76	35	34
σ_a	0.117	0.044	0.061	0.070
	$\bar{a}=1.140$		$\bar{a}=1.034$	
Д. Паристальная ширина (PAR) : кондио-базальная длина (CB)				
<i>a</i>	1.206	0.953	1.307	0.983
<i>b</i>	-0.577	-0.283	-0.782	-0.348
<i>r</i>	0.972	0.840	0.955	0.886
<i>r'</i>	0.34	0.36	0.38	0.19
<i>N</i>	92	79	38	39
σ_a	0.101	0.060	0.068	0.085
	$\bar{a}_{\delta\delta} = 1.257$ $a_{t\delta\delta} = 0.724$		$\bar{a}_{\text{♀♀}} = 0.965$ $a_{t\text{♀♀}} = 0.761$	

Примечание. *a* — показатель степени (коэффициент регрессии обеих переменных $\log x$ и $\log y$), *b* — константа начального роста, *r* — коэффициент корреляции, *r'* — необходимые значения коэффициента корреляции при уровне значимости $P=0.001$, *N* — число особей, σ_a — среднее квадратичное отклонение, \bar{a} — коэффициент регрессии общей аллометрической прямой, a_t — показатель степени транслокационной прямой.

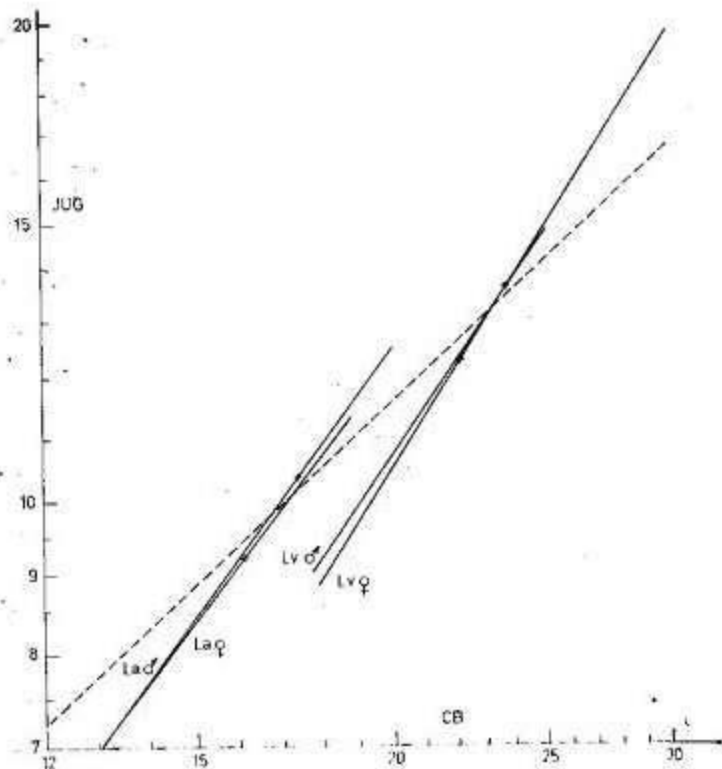


Рис. 3. Аллометрическая зависимость скуловой ширины (JUG) от кондио-базальной длины (CB) черепа.

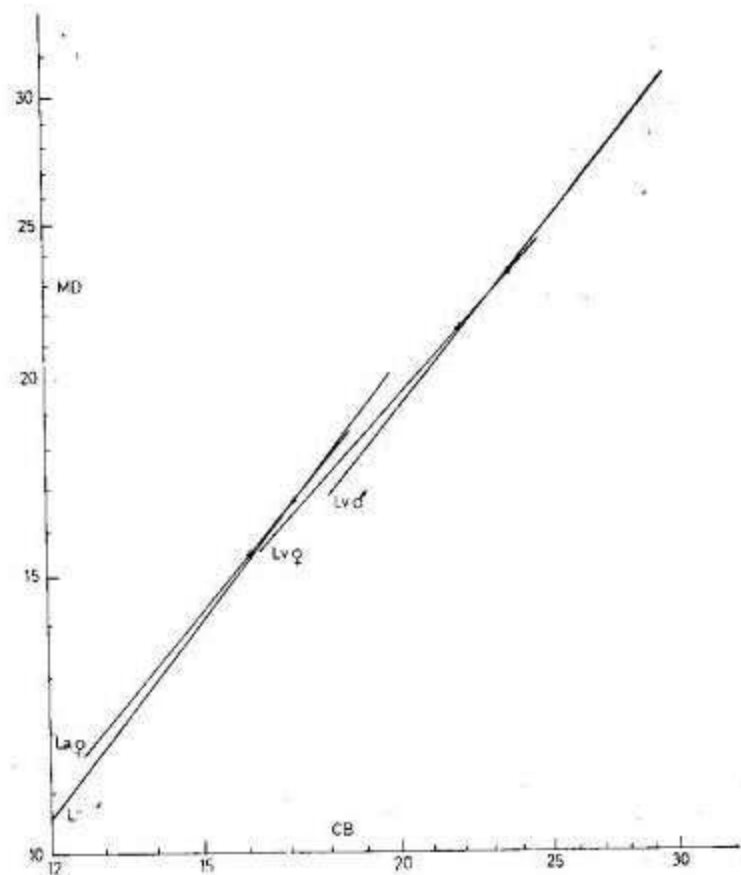


Рис. 4. Аллометрическая зависимость длины нижней челюсти (MD) от кондио-базальной длины (CB) черепа.

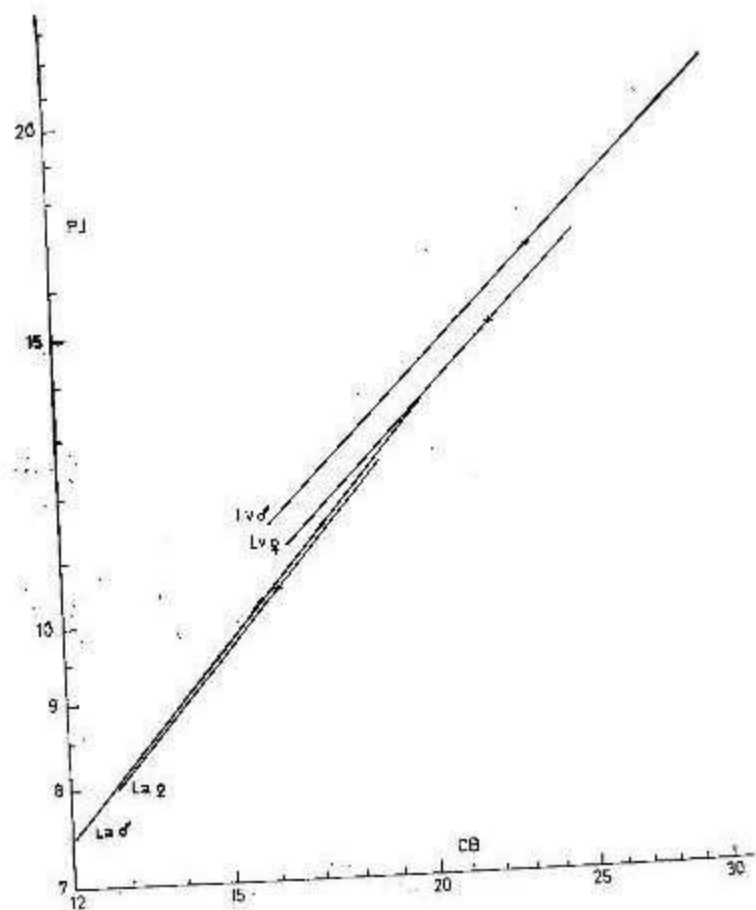


Рис. 5. Аллометрическая зависимость премаксиллярно-скуловой длины (*PJ*) от кондио-базальной длины (*CB*) черепа.

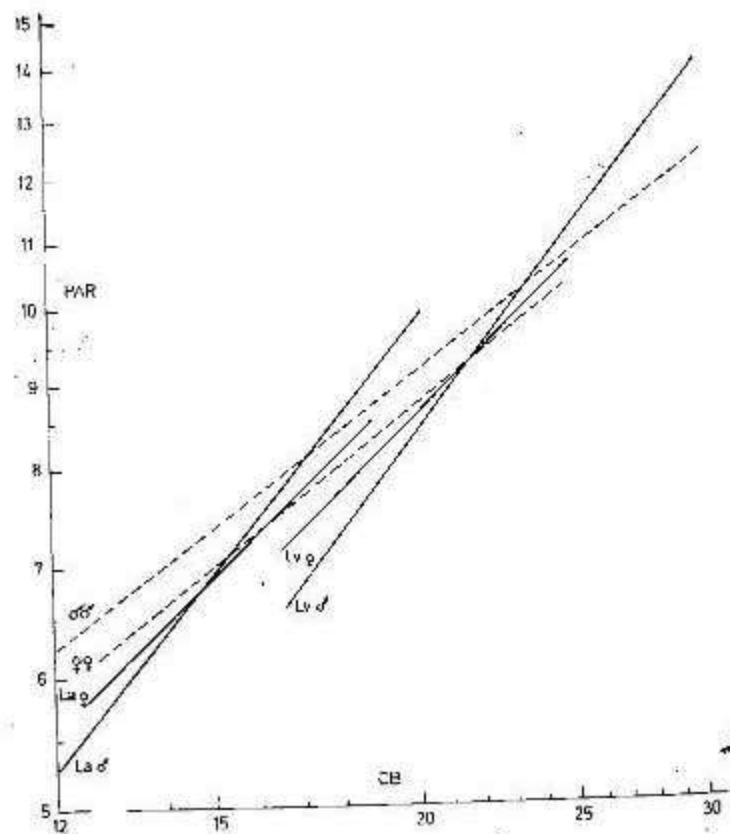


Рис. 6. Аллометрическая зависимость парietальной ширины (*PAR*) от кондио-базальной длины (*CB*) черепа.

и означают транспозицию. Указанные различия значительны и пригодны для определения пола.

В противоположность этому установленные различия полов по отношению парietальной ширины к кондило-базальной длине черепа из-за большой изменчивости первого измерения у самок едва ли применимы для определения пола, хотя они также достоверны (табл. 2, Д). Визуальные различия формы черепа основаны на том, что *crusta calcarata* в теменной области у половозрелых самцов более плоская, чем у самок, что нельзя оценить с помощью упомянутого линейного измерения.

Межвидовые различия пропорций

Таксономически значимые межвидовые различия пропорций установлены для отношения кондило-базальной длины черепа к длине предкрестцового отдела позвоночного столба. У самок межвидовые различия в пропорциях, кроме явно функциональной транспозиции в смысле К. Менье (Meunier, 1959), представляют собой более слабое расхождение их аллометрических прямых. У самцов *L. agilis* относительная длина предкрестцового отдела позвоночного столба по отношению к кондило-базальной длине черепа увеличивается так же, как и у *L. viridis*. Однако при равной кондило-базальной длине ее абсолютные значения больше, чем у последнего вида, что наглядно поясняется сдвигом аллометрических прямых. Эти межвидовые различия в пропорциях, вероятно, могут иметь практическое значение для определения.

Другое таксономически важное различие установлено в отношении слуховой ширины к кондило-базальной длине. Этот признак может практически применяться при определении видов: при равных размерах особи *L. agilis* имеет большую скуловую ширину, чем *L. viridis*.

Различия в отношении парietальной ширины к кондило-базальной длине черепа, хотя статистически достоверны, практически мало пригодны и могут ограниченно применяться для определения видов только по самцам.

Различия в пропорциях нижней челюсти и предчелюстно-скуловой длины черепа как между полами, так и между видами зависят только от размеров особей и не имеют поэтому никакого таксономического значения.

ЛИТЕРАТУРА

- Bertalanffy L. v. Theoretische Biologie. Berlin, 1942. Bd 2.
Bohlsen H. Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel des *Bos primigenius* Bojanus 1827. — Gegenbaurs Morphol. Jahrbuch, 1902, Bd. 103, H. 4, S. 509—661.
Meunier K. Die Allometrie des Vogelflügels. — Z. wiss. Zool., 1959, Bd. 161, H. 3—4, S. 444—482.
Porkert J. Nektere mezidruhove a pohlavni rozdily na kostrach jesterky obecne (*Lacerta agilis agilis* L.) a zelene (*Lacerta viridis viridis* Laur.). Prom. biol. Thesis, Prirodoved. Fakulta University Karlovy, Praha, 1964.
Porkert J. Saisonmässige Unterschiede in der Autotomie und Präparationschwierigkeit der Schwänze der Eidechsen. — Präparator, 1974, Bd. 20, H. 1—2, S. 44—47.
Remane A. Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. — In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius u. W. Lubosch (Hrsg.), Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 1936, Bd. 4, S. 1—206.
Rempé U. Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. — Zool. Anzeiger, 1962, Bd. 169, H. 3—4, S. 93—140.
Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart, Enke Verlag, 1954, 2. Aufl., XII+436 S.
Röhrs M. Allometrische Studien in ihrer Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik. — Zool. Anzeiger, 1958, Bd. 160, H. 11—12, S. 277—294.
Röhrs M. Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. — Z. wiss. Zool., 1959, Bd. 162, H. 1—2, S. 1—95.

- Schuh J.* Allometrische Untersuchungen über den Formenwandel des Schädels von *Cornu* viden. — *Z. wiss. Zool.*, 1968, Bd. 177, H. 1—2, S. 97—182.
- Versluys J.* Kraniaum und Visceralskelett der Sauropsiden. 1. Reptilien. — In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius u. W. Lubosch (Hrsg.), *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, 1936, Bd. 4, S. 699—808.
- Weber E.* Grundriss der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. Jena, G. Fischer Verlag, 1957, 3. Aufl., XII+466 S.

ON SOME INTERSPECIFIC AND SEXUAL DIFFERENCES IN SKELETAL PROPORTIONS OF LIZARDS *LACERTA AGILIS AGILIS* L. AND *LACERTA VIRIDIS VIRIDIS* LAUR.

J. Porkerl and M. Grosscova

(Prague)

Sexual dimorphism is revealed in length of praesacral vertebral column and parietal width of skull. Both species of lizards have significant differences in length of praesacral vertebral column, jugal length and parietal width of skull (the last in males only). Both sexual and interspecific differences in mandibular and premaxillar-jugal lengths are not recorded. Analysis of data is carried out by means of allometric relations of characters mentioned and condylobasal length of skull.