

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ АДАПТИВНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ РАЗМНОЖЕНИЯ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ (TESTUDINES, ORPHIDIA)

Т. М. Искендеров

Институт Зоологии НАН Азербайджанской Республики  
Азербайджан, AZ-1073, Баку, А. Абасова, проезд 1128, квартал 504  
E-mail: tevek52m@mail.ru

Поступила в редакцию 09.01.2012 г.

Рассматриваются адаптивные значения некоторых аспектов репродуктивной биологии яйцекладущих видов рептилий. Экспериментально доказано, что к моменту откладки яиц зародыши средиземноморской черепахи (*Testudo graeca iberica* Pallas, 1814) и закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832)) в своем развитии достигают необходимого уровня устойчивости к температурным воздействиям окружающей среды. В этом заключается адаптивное значение приуроченности откладки яиц к конкретным стадиям развития эмбрионов. У средиземноморской черепахи даже перенасивание самками готовых к откладке яиц на некоторое время (1 – 5 сут.) не вызывает изменений в развитии зародышей. В развитии эмбрионов к моменту откладки яиц обнаружена внутривидовая морфологическая изменчивость, которая позволяет этим видам сохранить данную стратегию размножения во всех участках ареала.

**Ключевые слова:** черепаха, гюрза, откладка яиц, размножение, зародыши, температурная устойчивость, адаптивное значение, изменчивость.

### ВВЕДЕНИЕ

Многообразие в стратегиях размножения первых наземных позвоночных – рептилий – является результатом их эволюционных приспособлений к наземному образу жизни. Среди представителей яйцекладущих рептилий черепахи откладывают яйца на ранних стадиях эмбриогенеза, а змеи – на более поздних стадиях морфогенеза зародыша (Корнева, 1976; Зусман, Искендеров, 1974, 1976; Искендеров, 1978; Наджафов, Искендеров, 1994).

В чем заключается у яйцекладущих видов рептилий адаптивное значение приуроченности откладки яиц конкретным стадиям развития зародышей? Существует ли в разных популяциях морфологическая изменчивость в развитии эмбрионов в момент откладки яиц? В настоящей статье сделана попытка дать ответы на эти вопросы, путем экспериментального изучения термоустойчивости эмбрионов на стадии откладки яиц у средиземноморской черепахи и закавказской гюрзы. Рассматриваются также вопросы о внутривидовой морфологической изменчивости в развитии эмбрионов этих видов в момент откладки яиц.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы исследования были собраны в 2005 – 2006 гг. на экспериментальной базе На-

учно-исследовательского Центра «Зоотоксины» Министерства здравоохранения Азербайджанской Республики. Особи средиземноморской черепахи *T. g. iberica* (♂ 52 экз., ♀ 12 экз.) и закавказской гюрзы *M. l. obtusa* (♂ 46 экз., ♀ 9 экз.) были отловлены в сезон размножения (май – июнь) и размещены в специально подготовленные открытые вольеры с необходимыми условиями для размножения. Особи обоих видов были отловлены из разных местообитаний (низменность – Бейлаганский район, предгорье – Ахсуинский район и горное – Хызинский район). Животные были помечены индивидуальными метками, разделены на группы в соответствии с местами отлова (группа А – низменные; группа Б – предгорные; группа В – нагорные). Всего было получено 161 яйцо черепах и 107 яиц гюрз. После сбора яиц животные были возвращены в места отлова. Отловленные беременные самки гюрз откладывали яйца в вольерах, в специально подготовленных подземных укрытиях.

Для определения термоустойчивости эмбрионов на стадии откладки яиц эксперимент проводился следующим образом:

- контрольная инкубация при температуре 28 – 30°C сразу после откладки яиц в течение 8 сут. (субстратом для инкубации яиц служили: у черепах – песок, у змей – стерилизованные опилки);
- экспериментальная инкубация с предварительным содержанием яиц при температуре от

+15 до +18°C (гипотермия) в течение пяти суток или при температуре от +36 до +38°C (гипертермия) двух часов с последующей инкубацией в нормальных условиях до 8 суток. Гипо- или гипертермия ранних яиц змей осуществлялась путем содержания беременных самок при соответствующих температурных условиях. Для проверки термоустойчивости поздних эмбрионов (после откладки яиц) яйца предварительно инкубировались при нормальных условиях в течение 2 сут.

Для определения стадий развития зародышей из каждой группы яиц были взяты 1 – 2 зародыша. У черепах снятие ранних зародышей с желтка проводилось по методу В. И. Сорокина (1954). Зародыши черепах использованы для проведения гистологического анализа по изучению морфологической изменчивости эмбриогенеза. Гистологические исследования проводились на серийных срезах толщиной 5 – 6 мкм, окрашенных гематоксилином Карачи.

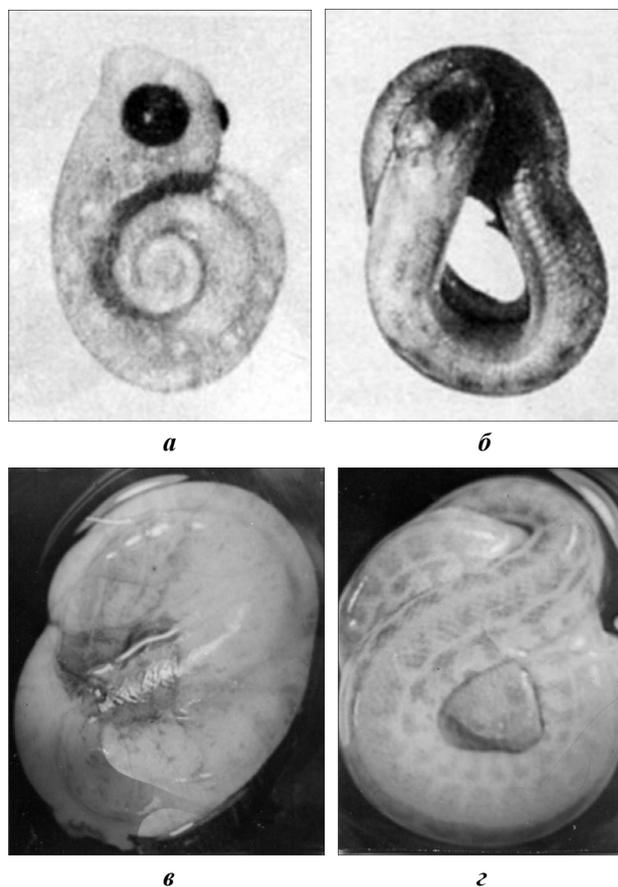
### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Большинство видов герпетофауны Азербайджана, а их насчитывается по современным представлениям о таксономии пресмыкающихся Евразии (Ананьева и др., 2004) около 60, как обитатели умеренно-жаркого климата являются яйцекладущими.

У черепахи *T. graeca* яйца откладываются при довольно узком диапазоне развития зародышей. В момент откладки яиц зародыши находятся на стадиях начала – середины гастрюляции. При этом морфологическая изменчивость наблюдается лишь в пределах двух стадий: образование бластопора и образование хордомезодермального канала (рисунок). Эти стадии зародышами достигаются в 3-дневном возрасте (Искендеров, 1978). Подобная морфологическая изменчивость в момент откладки яиц наблюдалась не только в популяциях, обитающих в разных ландшафтных поясах (от 100 м до 1200 м н.у.м.), но даже в пределах одного биотопа и в одной кладке. Во всех случаях откладка яиц была приурочена к узкому диапазону развития ранних зародышей: стадиям начала – середины гастрюляции. Это означает, что в развитии зародышей средиземноморской черепахи в момент откладки яиц имеется внутривидовая и индивидуальная морфологическая изменчивость.

Даже перенашивание самками по неустановленным причинам готовых к откладке яиц на некоторое время (1 – 5 сут.) не вызывает изме-

нений в развитии зародышей к моменту откладки яиц. Некоторые самки черепах, приступив к рытью ямы для откладки яиц в вольерах, по непонятным причинам неожиданно прерывали этот процесс. Самки продолжили рытье ямы и откладку яиц только спустя несколько дней (через 1 – 5 сут.). Контрольное изучение стадий развития зародышей в начале перенашивания, полученных с помощью инъекции питуитрина (вещество, которое вызывает преждевременную откладку яиц у самок), показало, что еще при первой попытке откладки яиц зародыши уже находятся на стадиях развития, встречаемых в нормальных кладках яиц. В дальнейшем переносимые яйца совершенно успешно инкубировались, так же как яйца в нормальной кладке (таблица). Отсутствие сдвигов в развитии зародышей за время перенашивания и нормальная



Внешний вид эмбрионов закавказской гюрзы *M. l. obtusa* на разных сроках искусственной инкубации яиц: а – в момент кладки яиц, б – 12-е сутки инкубации, в – 18-е сутки инкубации, эмбрион в амниотическом мешке, г – 35-е сутки инкубации, плод перед вылуплением

инкубация в дальнейшем переносимых яиц свидетельствуют о том, что у средиземноморской черепахи во время перенашивания происхо-

Уровень выживаемости эмбрионов *T. g. iberica* и *M. l. obtusa* в течение 8-суточной инкубации в норме и после температурных воздействий (гипо- и гипертермии)

Вид	Местообитания и количество особей (♂♀), n	Опытные группы	Количество яиц, n	Выживаемость зародышей, %			
				Естественная откладка	Ранние кладки	Переносимые зародыши черепах	2-суточные зародыши змей
<i>T. graeca</i>	Группа А – низменность, n = 26	Контрольная	32 (-2)	71.1	62.7	70.3	–
		Гипотермия	31 (-2)	68.9	23.1	65.4	–
		Гипертермия	33 (-2)	69.2	12.2	67.8	–
	Группа Б – предгорье, n = 20	Контрольная	24 (-1)	75.4	49.2	72.6	–
		Гипотермия	28 (-1)	71.9	23.1	68.3	–
		Гипертермия	21 (-1)	69.2	19.9	66.5	–
	Группа В – нагорье, n = 18	Контрольная	14 (-1)	81.2	42.7	76.5	–
		Гипотермия	21 (-1)	78.7	15.2	77.2	–
		Гипертермия	17 (-1)	77.1	26.8	74.8	–
<i>M. lebetina</i>	Группа А – низменность, n = 16	Контрольная	20 (-2)	54.4	47.4	–	57.4
		Гипотермия	21 (-2)	12.3	10.1	–	42.2
		Гипертермия	23 (-2)	23.6	13.5	–	43.1
	Группа Б – предгорье, n = 18	Контрольная	19 (-1)	57.9	49.9	–	38.8
		Гипотермия	22 (-1)	16.7	6.8	–	16.9
		Гипертермия	20 (-1)	9.2	11.6	–	21.7
	Группа В – нагорье, n = 21	Контрольная	24 (-1)	61.4	51.7	–	45.6
		Гипотермия	21 (-1)	25.1	15.3	–	24.2
		Гипертермия	27 (-1)	19.8	13.3	–	23.5

дит обратимое торможение процессов развития зародышей. Вероятно, это явление также является адаптивной особенностью в размножения черепахи *T. g. iberica*, в течение которого самки имеют возможность находить более благоприятную местность (биотопы) для откладки яиц.

В отличие от черепахи *T. g. iberica* у закавказской гюрзы *M. l. obtusa* зародышевый период заканчивается во время нахождения яиц еще в половых путях самки (Корнеева, 1976; Искендеров, 1978). У гюрзы откладка яиц приурочена к более поздним стадиям морфогенеза эмбрионов – начальным стадиям предплодного периода (Искендеров, 1978; Наджафов и др., 1994). В момент откладки яиц эмбрионы гюрзы находятся на разных стадиях образования языка, отличаются разными уровнями спирализации туловища и замкнутости краев аллантаиса. Эти стадии достигаются эмбрионами гюрзы на 33-и сутки развития, протекающего еще в яйцеводе самки (Корнеева, 1976; Искендеров, 1978). Исследования показали, что так же как у черепахи у гюрзы тоже существует узкий диапазон внутривидовой и индивидуальной морфологической изменчивости, так как в кладках разных популяций и даже в пределах одной кладки эмбрионы гюрзы к моменту откладки яиц могут находиться на разных начальных стадиях предплодного периода.

У средиземноморской черепахи и закавказской гюрзы путем эксперимента была установлена термоустойчивость эмбрионов на разных стадиях их развития: до, в момент и после откладки яиц. В яйцах черепахи, преждевременно вынутых из яйцевода и находящихся на более ранних стадиях, чем при откладке яиц, зародыши не выносят воздействия гипо- (от +15 до +18°C) и гипертермии (от +36 до +38°C). А зародыши естественных и переносимых кладок успешно выдерживают температурные воздействия, нормально развиваются и среди них наблюдается высокая выживаемость (68.9 – 81.2%). Таким образом, экспериментально доказано, что зародыши черепах к моменту откладки яиц достигают необходимой устойчивости и лабильности к температурным воздействиям внешней среды. Сопоставление данных показало, что в разных популяциях термоустойчивость зародышей в стадиях откладки яиц серьезно не отличаются, т.е. они почти одинаково реагируют на воздействия гипо- и гипертермии (см. таблицу). В этом заключается адаптивное значение приуроченности откладки яиц к ранним стадиям развития (стадий начала – середины гастрюляции) зародышей черепахи. Благодаря специфическому строению и надежной защищенности яиц, ранние зародыши черепах в процессе эволюции приобрели термоустойчивость, которая

необходима для их выживания при суровых температурных условиях внешней среды.

Этим же путем доказано адаптивное значение приуроченности откладки яиц предплодным стадиям морфогенеза эмбрионов яйцекладущих змей. Экспериментально был установлен уровень температурной устойчивости эмбрионов закавказской гюрзы *M. l. obtusa* до, в момент и после откладки яиц. Двухчасовое содержание беременных самок гюрзы при гипо- (от +15 до +18°C) и гипертермии (от +36 до +38°C) привело к гибели большего количества предплодов в течение дальнейшей инкубации, а эмбрионы в естественных кладках развивались нормально (см. таблицу). Достижение эмбрионами змей необходимой температурной устойчивости на более поздних стадиях морфогенеза (начальные стадии предплодного периода) и приуроченность откладки яиц к этим стадиям объясняются особенностями строения яиц змей. Мягкая внешняя оболочка и отсутствие белковой оболочки в яйцах змей не обеспечивают эмбрионам надежной защиты от губительного воздействия окружающей среды и поэтому самки вынуждены донашивать яйца до более поздних и термоустойчивых стадий морфогенеза (предплодные стадии). Адаптивная особенность размножения яйцекладущих змей выражена в приуроченности откладки яиц к более поздним и обладающим более высокой температурной устойчивостью стадиям морфогенеза эмбрионов.

Исследования показали, что во всех исследуемых популяциях средиземноморской черепахи и закавказской гюрзы в момент откладки яиц эмбрионы одинаково термоустойчивы в пределах имеющейся внутривидовой морфологической изменчивости. Таким образом, диапазоны внутривидовой изменчивости термоустойчивых эмбрионов в момент откладки яиц позволяют средиземноморской черепахе и закавказской гюрзе сохранить данную стратегию размножения по всему ареалу, и является адаптивной особенностью размножения этих видов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Экспериментально доказано, что зародыши средиземноморской черепахи *T. g. iberica* и закавказской гюрзы *M. l. obtusa* к моменту откладки яиц достигают наибольшей устойчивости к температурным воздействиям окружающей среды. В этом заключается адаптивное значение приуроченности откладки яиц к определенным

стадиям развития эмбрионов. Даже перенашивание самками готовых к откладке яиц по неустановленным причинам на некоторое время (до 1 – 5 сут.) не вызывает изменений в развитии зародышей.

2. У средиземноморской черепахи во время перенашивания яиц (до 1 – 5 сут.) происходит обратимое торможение процессов развития зародышей. Вероятно, это явление также является адаптивной особенностью в размножении черепахи *T. g. iberica*, в течение которого самки имеют возможность находить более благоприятную местность (биотопы) для откладки яиц.

3. В разных популяциях *T. g. iberica* и *M. l. obtusa* к моменту откладки яиц в развитии эмбрионов имеется внутривидовая морфологическая изменчивость, и эмбрионы одинаково термоустойчивы в пределах имеющейся внутривидовой морфологической изменчивости.

4. Внутривидовая морфологическая изменчивость в развитии эмбрионов к моменту откладки яиц позволяет средиземноморской черепахе и закавказской гюрзе сохранить данную стратегию размножения по всему ареалу и является адаптивной особенностью при размножении этих видов.

### Благодарности

Автор выражает благодарность А. А. Кидову за ценные советы при работе над рукописью.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Давыдовский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение, природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 218 – 221.

Зусман И. Н., Искендеров Т. М. 1974. Температурные адаптации в раннем эмбриогенезе рептилий. 1. О приспособительном значении перенашиваемости яиц у черепах // Зоол. журн. Т. 53, вып. 3. С. 412 – 420.

Зусман И. Н., Искендеров Т. М. 1976. Температурные адаптации в раннем эмбриогенезе рептилий. 2. Изменение температурной чувствительности в раннем эмбриогенезе черепах (Testudinidae) // Зоол. журн. Т. 55, вып. 4. С. 566 – 575.

Искендеров Т. М. 1978. Морфологическая изменчивость в раннем эмбриогенезе некоторых видов рептилий и ее адаптивное значение : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.

Корнева Л. Г. 1976. Стадии развития эмбрионов некоторых змей ко времени откладки яиц // Ар-

Т. М. Искендеров

хив анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. 71, вып. 12. С. 75 – 88.

Наджафов Дж. А., Искендеров Т. М. 1994. Особенности биологии размножения закавказской гюрзы (*Vipera lebetina obtusa* Dw.) // Зоол. журн. Т. 73, вып. 6. С. 79 – 84.

Сорокин В. И. 1954. Образование эритроцитов из развивающихся желточных шаров и их дальнейшее развитие в связи с кровообращением на ранних стадиях онтогенеза у птиц // Стенограммы науч. конф. ин-та Экспериментальной биологии АМН СССР. Т. 6. С. 13 – 197.

## AN EXPERIMENTAL STUDY OF SOME ADAPTIVE CHARACTERS OF REPTILE REPRODUCTION (TESTUDINES, OPHIDIA)

T. M. Iskenderov

*Institute of Zoology, NAS of Azerbaijan Republic  
1128 A. Abbas Str., block 504, Baku AZ-1073, Azerbaijan  
E-mail: tevek52m@mail.ru*

The adaptive significance of some aspects of the reproductive biology of egg laying reptiles is considered. Experimental evidence is provided that at the moment of egg laying the embryo of *Testudo graeca iberica* Pallas, 1814 and *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832) already have the necessary level of steadiness to the ambient temperature. This means the adaptive sense of the egg laying timed to specific stages of the embryo development. In *T. g. iberica*, even postponed egg laying by females for some time (1 – 5 days) causes no changes in the embryo development. Some interspecific morphological variability in the embryo development by the egg laying stage has been found, which allows these species to retain their strategy of reproduction in all parts of their habitat.

**Key words:** tortoise, lebetina viper, egg laying, reproduction, embryo, temperature steadiness, adaptive significance, variability.