

УДК 598.132.4/591.351

Влияние внешних факторов на динамику формирования рельефа роговых щитков панциря в постэмбриональном онтогенезе черепах

Новрузов Н.Э.

Институт зоологии НАН Азербайджана, Баку, Азербайджан

The influence of external factors on the dynamics of formation the relief of horny scutes of shell in postembryonal ontogenesis of tortoises

Novruzov N.E.

Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan

Аннотация. Проведены многолетние исследования динамики формирования структуры рельефа роговых щитков панциря средиземноморской черепахи (*Testudo graeca*) в постэмбриональном онтогенезе. Было установлено, что интенсивность и изменчивость образования форм конструктивных элементов, составляющих рельеф роговых щитков панциря, зависят от продолжительности и характера протекания активных и неактивных периодов в жизни черепах.

Ключевые слова: формирование рельефа, роговые щитки, панцирь, средиземноморская черепаха, *Testudo graeca*, постэмбриональный онтогенез

Abstract. Conducted long-term studies of the dynamics of the formation of structure terrain horny scutes of shell the Mediterranean tortoise (*Testudo graeca*) in post-embryonal ontogenesis. It was found that the intensity and variability of education forms the structural elements constituting the relief flaps shell depends on the duration and nature of the flow of active and inactive periods in the life of the tortoises.

Keywords: formation of the relief, horny scutes, shell, Mediterranean tortoise, *Testudo graeca*, post-embryonal ontogenesis

Введение. Известно, что процесс роста у рептилий происходит на протяжении всего онтогенеза и выражается не только в изменениях общих размеров тела, но и фиксируется на регистрирующих структурах, каковыми являются кости скелета и роговые эпидермальные образования этих животных. По регистрирующим структурам в большинстве случаев можно судить о характере постэмбрионального онтогенеза рептилий, по ним, в известных пределах, может реконструироваться динамика значимых изменений в среде обитания животных [3, 6, 4, 2]. Изучение влияния различных внешних факторов на динамику роста черепах может иметь значение для формирования представлений о пластичности популяций этих животных к меняющимся

условиям среды. Располагая данными о влиянии различных факторов на темпы роста и развитие черепах можно успешнее осуществлять их биомониторинг, проводить природоохранные мероприятия и разведение редких сокращающихся в численности видов.

При внешнем морфологическом изучении роговых щитков панциря черепах обращает на себя внимание их рельефность, выраженная заметными границами концентрических слоев (колец) образовавшихся в результате нарастания роговой массы. Макроструктуру рельефа каждого щитка составляют четыре основных элемента: эмбриональный зачаток (плакода), эпидермальные складки (валики), эпидермальные борозды и зона роста (ареол) [7, 1] (рис. 1).

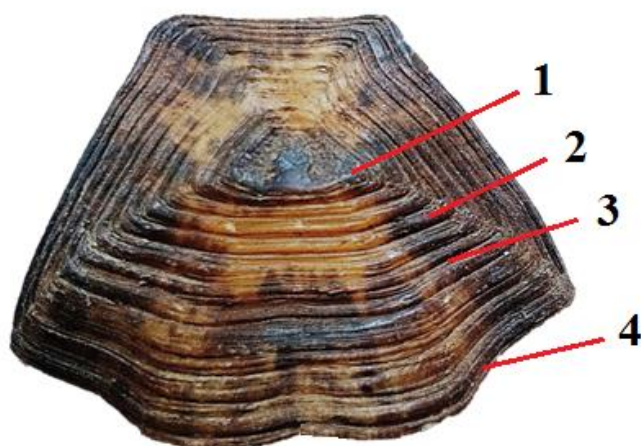


Рис. 1 – Рельеф щитка карапакса: 1 – эмбриональный зачаток (плакода), 2 – эпидермальная складка (валик), 3 – эпидермальная борозда; 4 – зона роста (ареол)

Общеизвестно, что по количеству и соотношению эпидермальных валиков и борозд на щитках, с большей или меньшей точностью можно определять возраст черепах [9, 10] (рис. 2). Исследований влияния различных факторов на динамику формирования рельефа щитков в процессе постэмбрионального роста черепах, судя по отсутствию литературных данных, не проводилось. Целью настоящей работы являлось исследование динамики формирования рельефа щитков панциря черепах с момента их рождения и до достижения зрелого возраста.

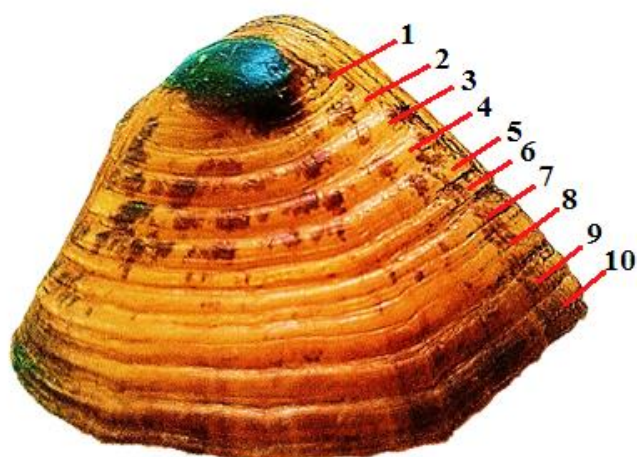


Рис. 2 – Годичные кольца на щитке карапакса взрослой средиземноморской черепахи

Материал и методы. Объектом изучения была средиземноморская черепаха *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 по причине имеющегося в наличии живого материала с точно известным календарным возрастом и лучшей выраженностью текстуры щитков панциря у особей этого вида. Исследовалась выборка из 27 особей (10♂♂ и 17♀♀) полученных от постоянного маточного поголовья и содержащихся в просторном открытом вольере полевого стационара с 2000 по 2015 гг. Наблюдения за ростом и развитием черепах велись с момента рождения. Измерения линейных параметров панцирей: L.car. (длина панциря), Lt.car. (ширина карапакса), Al.t. (высота панциря), а также длины (L) и ширины (S) отдельных щитков карапакса проводились штангенциркулем с точностью до 0,1 мм по общепринятой методике [8]. Структурные элементы рельефа щитков изучались под бинокулярным микроскопом МБС-1 переоборудованным для использования в полевых условиях (при увеличении 32х) в отраженном свете и измерялись окуляр-микрометром (8х) с точностью до 0,025 мм.

В работе использованы собственные данные по среднегодовой активности черепах и климатограммы региона исследований составленные по сводкам местных метеослужб за период с 2000 по 2015 гг.

Панцири всех исследованных особей имели стандартное количество и расположение роговых щитков: 5 – центральных (позвоночных), 8 – боковых (плевральных), 22 – краевых (маргинальных), 1 – прецентральный (загривковый), 1 – постцентральный (надхвостовой) щитков карапакса (всего 37 щитков) и по паре горловых, плечевых, грудных, брюшных, бедренных и анальных щитков пластрона [11].

Результаты и обсуждение. На первом этапе исследований было установлено наличие коррелятивной связи между общими линейными размерами панциря и

размерами отдельных щитков. Анализ основных морфометрических показателей панциря и центральных, плевральных, маргинальных, надхвостовых щитков карапакса выявил их положительную линейную зависимость. Причем наиболее сильно эта связь проявилась у плевральных и маргинальных щитков (рис. 3).

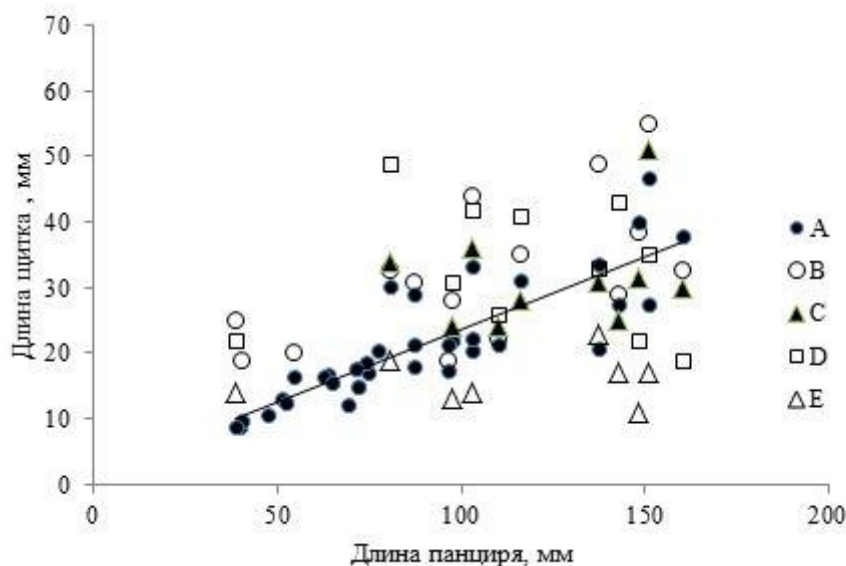


Рис. 3 – Зависимость размеров щитков карапакса от линейных размеров панциря черепах: А – плевральные щитки ($R=0,91$); В – центральные щитки ($R=0,79$); С – маргинальные щитки ($R=0,84$); D – надхвостовые щитки ($R=0,60$); E – закривковые щитки ($R=0,47$)

Исследование морфогенеза черепах в процессе постэмбрионального роста выявили, что все щитки панциря претерпевали изменения в течение всего наблюдаемого периода жизни животных (рис.4).

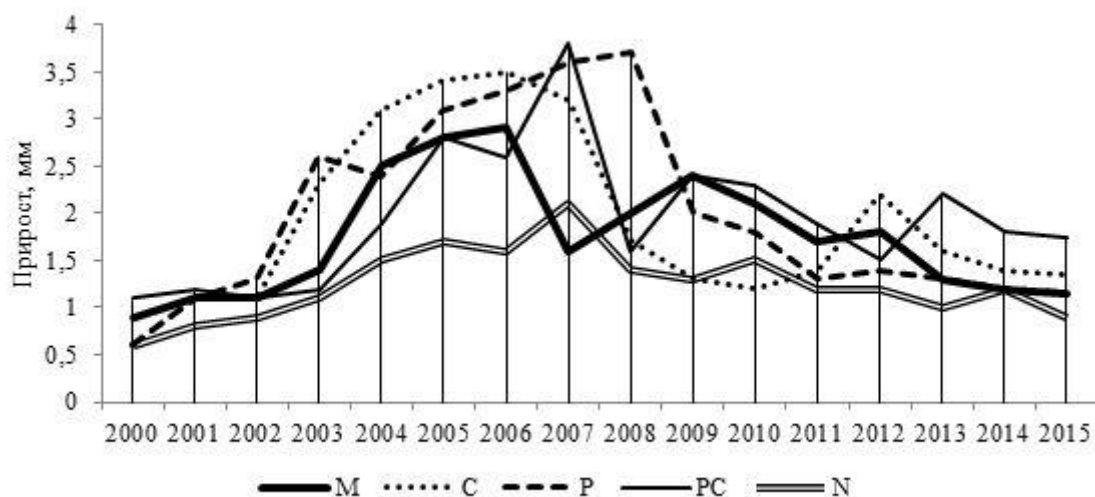


Рис. 4 – Многолетняя динамика формирования рельефа щитков карапакса средиземноморской черепахи: М – маргинальные; С – центральные; Р – плевральные; РС – постцентральный; N – загривковый (нухальный)

Активизация роста щитков начиналась с первой декады апреля с началом сезона активности черепах после выхода из зимовки. В период максимальной активности черепах (май-июнь) наблюдался наиболее интенсивный рост щитков (0,28 – 0,56; $M=0,35$ мм/мес.). В конце июня – начале июля рост достигал своего максимума. Во время летней паузы (июль – август) когда наблюдался некоторый спад активности животных, рост щитков замедлялся ($M=0,15$ мм/мес.). С конца августа до начала октября наблюдался второй пик активизации роста. С середины октября наблюдался спад активности и замедление роста. В середине ноября завершался период активности черепах и прекращался активный рост щитков, возобновляясь только с началом следующего сезона активности. В течение всего неактивного периода (зимняя пауза) рост их практически прекращался. Прирост за 3,5 – 4 месяца зимовки мог составлять всего $M=0,11$ мм. На протяжении каждого сезона активности формировалась кольцевая структура щитка – так называемые “годовые кольца”. Ширина, высота и общая конфигурация эпидермальных складок демонстрировали характер, продолжительность и качество роста панциря за период активности черепах (рис. 5).

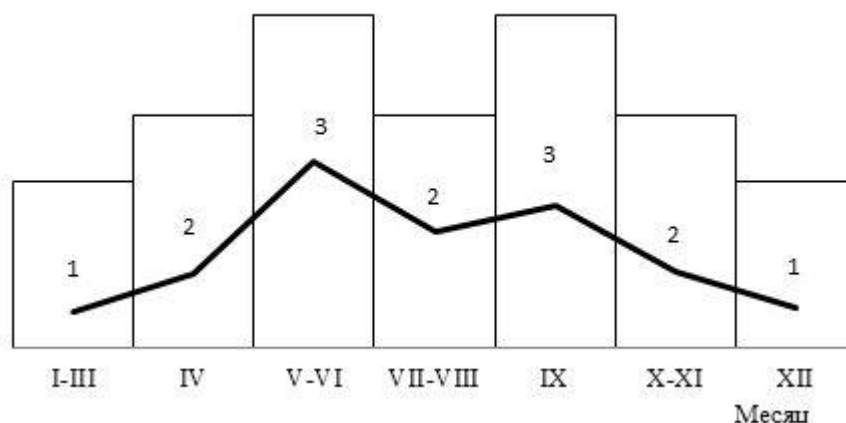


Рис. 5 – Динамика роста щитков за один календарный год: 1 – зимняя пауза; 2 – минимальная активность; 3 – максимальная активность

Появление вслед за эпидермальной складкой отчетливой борозды означало остановку или резкое снижение процесса роста. Ширина и глубина борозды свидетельствовали о продолжительности и условиях прохождения неактивного периода жизни черепах (спячки).

У ювенильных особей в течение первых двух лет жизни кератин часто откладывался в виде нескольких тонких колец, по 2–3, реже 4 кольца за год. Если рассматривать образование одного годового кольца у взрослых особей как результат прироста за один сезон активности, то появление нескольких внутригодовых колец у неполовозрелых особей видимо следует считать спонтанными образованиями. Возникновение их, вероятно, результат несбалансированности обменных процессов, имеющей место в период активного роста организма. Нами отмечались случаи образования внутригодовых колец и у отдельных взрослых особей в природе, когда они по причине выгорания растительности в летние месяцы питались преимущественно кормами животного происхождения (беспозвоночные, падаль, экскременты разных животных и погадки хищных птиц) [5]. Можно предположить, что образование внутригодовых колец, как у ювенильных, так и у взрослых особей черепах, связаны с определенными метаболическими изменениями в их организме, не носящими характер строгой сезонной цикличности (рис. 6).

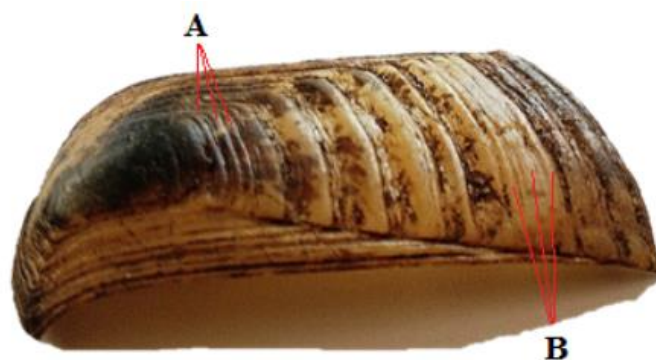


Рис. 6 – Спонтанные внутригодовые кольца в рельефе плеврального щитка средиземноморской черепахи: ювенильные (А), взрослые (В)

Рост щитков в определённых радиальных направлениях происходил с разной степенью интенсивности. Так, в 1-ом и 2-ом центральных (позвоночных) щитках рост происходил интенсивнее в краниальном направлении, а в 3-ем и 4-ом – в каудальном. В плевральных щитках рост преобладал в дистальном направлении. В маргинальных щитках – в вентральном и каудальном направлениях, в надхвостовом – обычно только дистально, а в прецентральной (загривковом) – только проксимально.

Сравнительный анализ формирования элементов рельефа щитков панциря в процессе роста показал, что эмбриональный зачаток – единственный элемент рельефа практически не меняющий своей формы и размеров. Наибольшей изменчивостью отличались периодически образующиеся эпидермальные складки и борозды. Чаще всего наблюдалась изменчивость формы, ширины и высоты эпидермальной складки и ширины, глубины и характера структуры дна эпидермальной борозды.

Зимняя пауза в активности (гибернация) отражалась на щитках более глубокой ($M=1,09$ мм) и широкой ($M=0,65$ мм) бороздой. Летняя пауза (эстивация), если она была достаточно продолжительной (1 – 1,2 мес.), отражалась на щитках бороздой меньшей по глубине ($M=0,23$ мм) и ширине ($M=0,11$ мм).

В течение всего наблюдаемого периода онтогенеза черепах ширина годовых колец с возрастом менялась. Максимальная ширина годовых колец отмечалась у самцов черепах к 10–12 годам, у самок – по достижении ими половой зрелости (к 8–10 годам). Но, начиная уже с 19 – 20-летнего возраста ширина колец на щитках имела тенденцию к уменьшению, что дает основание предполагать наиболее активный рост и, как следствие, образование годовых колец максимальной ширины у черепах возрастной линейки от 5 до 20 лет (рис. 7).

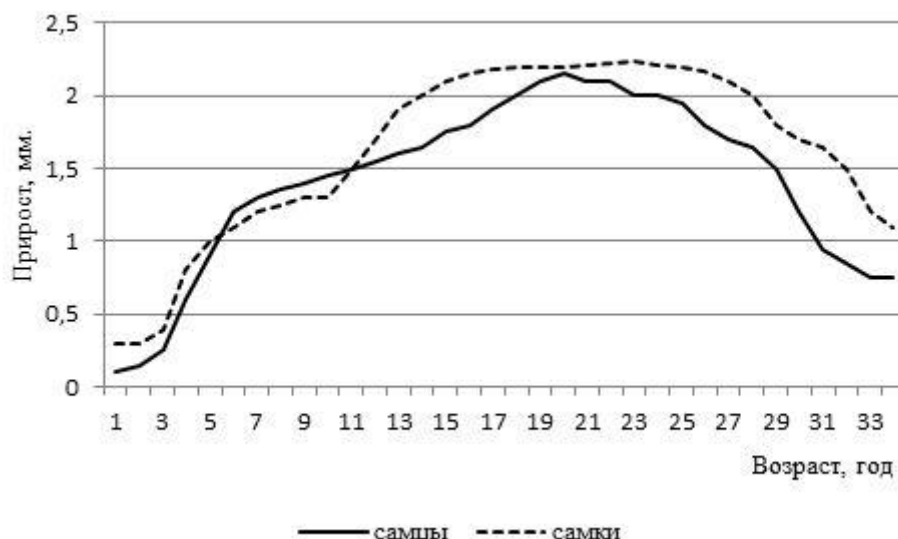


Рис. 7 – Возрастная динамика роста щитков карапакса средиземноморской черепахи

Сопоставление метрических показателей элементов рельефа щитков панциря (рис. 8) с данными климатограмм зимних и летних сезонов (рис. 9) и среднегодовой активности черепах за период с 2000 по 2015 гг. (рис. 10) выявило существование определённой связи качественных изменений рельефа с климатическими условиями года и характером и продолжительностью активности животных.

Особенно отчетливо присутствие этой зависимости выявляется на примере самых низких и самых высоких ростовых показателей элементов рельефа: эпидермального валика и борозды. Как видно на рис. 8 самые низкие показатели ширины валика (верхняя кривая) и самые высокие показатели ширины борозды (нижняя кривая) отмечались в 2005 и 2013 гг. В те же годы на климатограммах отмечено аномально прохладное и дождливое прохождение летних месяцев, а на диаграмме активности – снижение показателей среднегодовой активности черепах. Самые высокие показатели ширины валика и самые низкие показатели ширины борозды отмечались в 2000, 2010 и 2012 гг. На климатограммах этих лет отмечались мягкие зимы с частыми оттепелями и сухое жаркое лето. Показатели среднегодовой активности черепах достигали высоких значений.

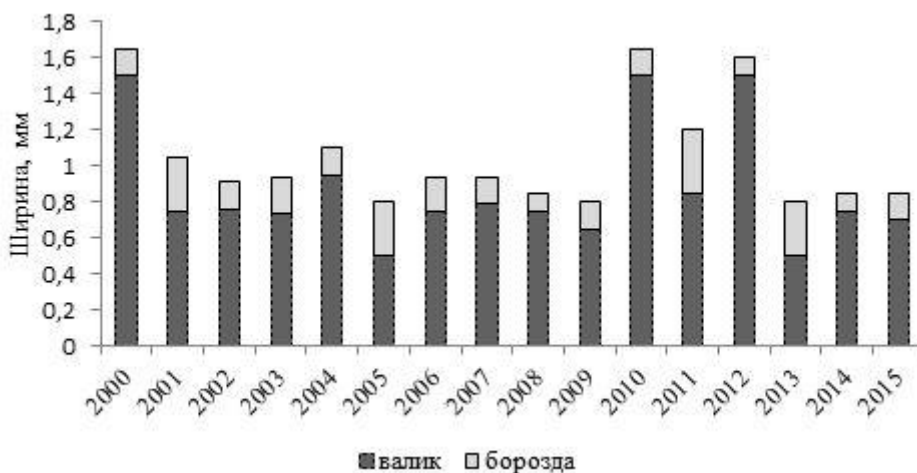


Рис. 8 – Многолетняя динамика изменений элементов рельефа щитков

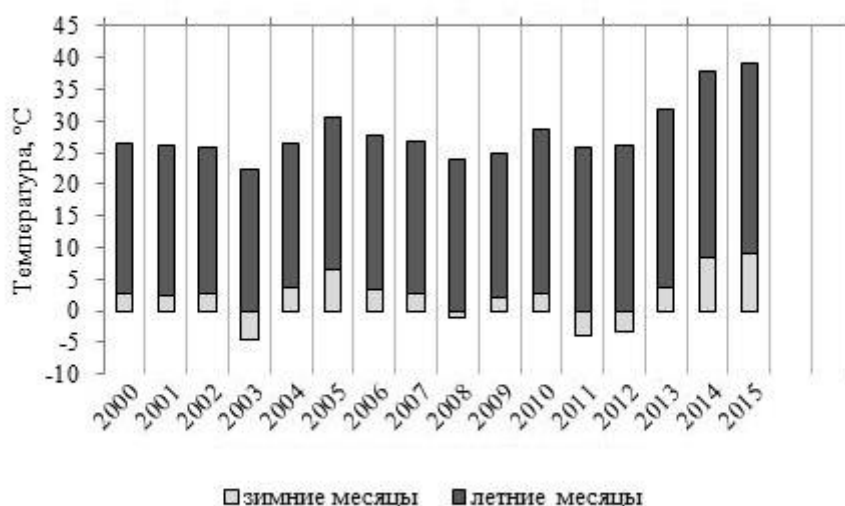


Рис. 9 – Характер протекания летнего и зимнего сезонов за период с 2000 по 2015 гг. (аномальные значения демонстрируют крайне высокое и низкое положение кривых относительно трендовых линий)

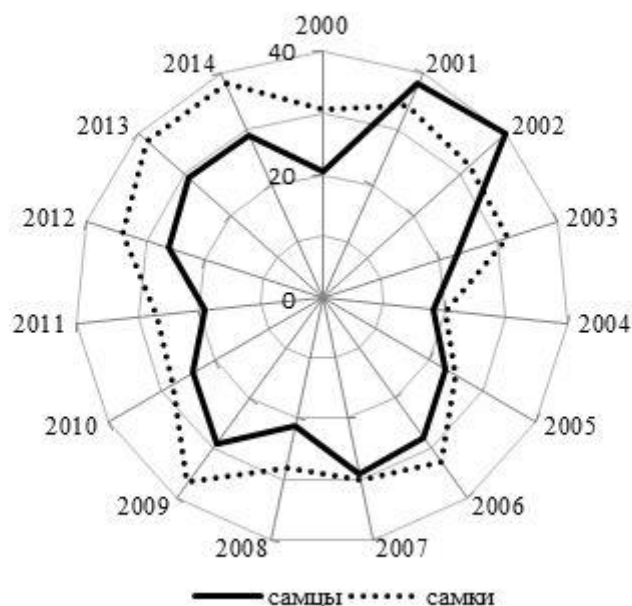


Рис. 10 – Диаграмма среднегодовой активности черепах за период с 2000 по 2015 гг.

Аномально холодная и затяжная зима 2011 – 2012 гг. отразилась на рельефе увеличением ширины борозды и уменьшением ширины следующего за ней эпидермального валика. На диаграмме (рис. 10) в этот же период отмечено снижение среднегодовой активности черепах. Все это дает определенные основания предполагать, что интенсивность и вариабельность образования структурных элементов составляющих рельеф щитков напрямую зависят от климатических условий года, продолжительности и характера протекания периода активности черепах.

Температурный фактор, влажность и освещенность, как известно, непосредственно влияют на продолжительность периода активности животных, характер питания и, тем самым, могут вызывать как увеличение, так и уменьшение темпов их роста.

Заключение. Исследование рельефа щитков следует производить в тех радиальных направлениях, где рост щитков максимально интенсивен. Морфологическим признаком каждого годового цикла развития черепахи является наличие на щитках панциря эпидермальной складки (валика) и борозды. Наиболее информативными для оценки роста средиземноморской черепахи являются плевральные, центральные и отчасти маргинальные щитки карапакса. Соотношение основных линейных размеров панциря и отдельных составляющих его щитков характеризуется положительной корреляционной связью. Различные варианты элементов рельефа щитков панциря возникают в результате изменений характера и продолжительности сезонной активности черепах, спровоцированных определенными климатическими условиями. Присутствие в рационе черепах преимущественно растительных объектов стимулирует рост элементов рельефа в горизонтальной проекции, а

преобладание животной пищи вызывает рост кератина в вертикальной проекции. Интенсивность образования кератина зависит от регулярности питания, количества и качества потребляемой пищи, температурных условий, длительности и характера протекания периода активности. Любое ускорение или замедление процесса роста, вызванные изменениями условий питания, температуры среды или воздействием других экологических факторов сопровождаются отложением в этих структурах годовых слоев разной плотности, размера и формы.

Список литературы

1. Борхвардт В.Г., Черепанов Г.О. Практикум по морфологии позвоночных. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2006. 82 с.
2. Васильков В.П. Методы и алгоритмы обработки изображений и сигналов для выделения и оценки временных маркеров в биологических слоистых структурах // Математическая биология и биоинформатика, 2009. Т.4, №. С. 21-35.
3. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи совр. биол., 1970. Т.70, вып.3. С. 341-352.
4. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных: анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 291с.
5. Новрузов Н.Э. Материалы по изучению питания черепах (Reptilia, Testudines) в Восточном Азербайджане // Научные Ведомости Белгородского ГУ, 2014. № 23, вып. 29. С. 84-89.
6. Смирин Э.М. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости// Зоологический журнал, т. 53, вып.1, 1974, С. 111-117.
7. Черепанов Г.О., Иванов А.О. Панцирь черепах: морфогенез и эволюция. СПб.: Изд-во СПб ГУ, 2005. 184 с.
8. Хозацкий Л.И., Суханов В.Б. Морфометрические параметры панциря черепах // Вопросы герпетологии: Материалы III Всесоюзн. герпет. конф., Л., 1973. С.192-195.
9. Castanet J., Cheylan M. Les marques de croissance des es et des ecailles comme indicateur de l'age chez Testudo hermanni et Testudo graeca (Reptilia, Chelonia, Testudinidae) // Can. J. Zool., 1979. 57, №8. P.1649-1665.
10. Galbraith D.A., Brooks R.J. Age estimates for snapping turtles // J. Wildlife Manag., 1989. 53, № 2. P. 502-508.
11. Obst F.J., Meusel W. Die Landschildkröten Europas. Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg /Lutherstadt, 1978. 72 p.

Spisok literaturi

1. Borkhvardt V.G.. Cherepanov G.O. 2006. Praktikum po morfologii pozvonochnykh. SPb.: Izd-vo SPbGU. 82 s.

2. Vasilkov V.P. 2009. Metody i algoritmy obrabotki izobrazheniy i signalov dlya vydeleniya i otsenki vremennykh markerov v biologicheskikh sloistykh strukturakh // *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*. T.4. №1. S. 21-35.
3. Mina M.V., Klevezal G.A. 1970. Printsipy issledovaniya registriruyushchikh struktur. *Uspekhi sovr. biol.* t.70. vyp.3. S. 341-352.
4. Mina M.V., Klevezal G.A. 1976. Rost zhivotnykh: analiz na urovne organizma. M.: Nauka. 291s.
5. Novruzov N.E. 2014. Materialy po izucheniyu pitaniya cherepakh (Reptilia. Testudines) v Vostochnom Azerbaydzhanе // *Nauchnyye Vedomosti Belgorod. GU*. № 23. vyp. 29. S. 84-89.
6. Smirina E.M. 1974. Perspektivy opredeleniya vozrasta reptiliy po sloyam v kosti// *Zool.zh.* t. 53. vyp.1. S. 111-117.
7. Cherepanov G.O., Ivanov A.O. 2005. Pansir cherepakh: morfogenez i evolyutsiya. SPb.: Izd-vo SPb GU. 184 s.
8. Khozatskiy L.I., Sukhanov V.B. 1973. Morfometricheskiye parametry pansirya cherepakh. V sb. «Voprosy gerpetologii». Materialy III Vsesoyuzn. gerpet. konf.. L.. S.192-195.
9. Castanet J., Cheylan M. 1979. Les marques de croissance des es et des ecailles comme indicateur de l'age chez *Testudo hermanni* et *Testudo graeca* (Reptilia. Chelonia. Testudinidae). "Can. J. Zool.". 57. №8. R.1649-1665.
10. Galbraith D.A., Brooks R.J. 1989. Age estimates for snapping turtles // *J. Wildlife Manag.* 53. № 2. R. 502-508.
11. Obst F.J., Meusel W. 1978. Die Landschildkröten Europas. Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg /Lutherstadt, 72 p.