

УДК 598.115.33/591.3.5

ВНЕСЕЗОННАЯ ОТКЛАДКА ЯИЦ У ЗАКАВКАЗСКОЙ ГЮРЗЫ *MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA* (REPTILIA: SERPENTES: VIPERIDAE) — ЭТО СПЕРМОАДАПТАЦИЯ ИЛИ ЭМБРИОАДАПТАЦИЯ?

© 2021 г. Т. М. Искендеров*

Институт зоологии НАН Азербайджана, AZ-1004, Баку, ул. А. Аббасзаде, проезд 1128, квартал 504

*e-mail: tavakkul@zoology.science.az

Поступила в редакцию 01.10.2019 г.

После доработки 11.01.2020 г.

Принята к публикации 04.02.2020 г.

Ключевые слова: закавказская гюрза, повторное спаривание, хранение спермы, оплодотворение, откладка яиц, эмбриональная диапауза, адаптивное значение

DOI: 10.31857/S0367059721010054

Изучение адаптивных особенностей репродуктивной деятельности рептилий имеет большое значение для познания их эволюции. В процессе эволюции у рептилий появились разные способы и стратегии размножения, благодаря которым они смогли освоить разные экологические среды на суше.

В литературе нередко обсуждаются адаптивные особенности размножения разных видов рептилий, в том числе способность длительного хранения спермы в половых путях самки, наличие эмбриональной диапаузы и возможные механизмы этих репродуктивных явлений [1–7]. Длительное хранение сперматозоидов в половых путях самки характерно для многих позвоночных [1, 2], а также многих видов рептилий [2, 3]. Например, в работе [4] обсуждается репродуктивная биология некоторых видов семейства Viperidae юго-восточной Бразилии, в которой указывается, что спаривание не происходит синхронно с овуляцией и хранение спермы является обязательным компонентом репродуктивного цикла. Отмечается также о наличии эмбриональной диапаузы у некоторых видов рептилий [5–7]. Выдвигается гипотеза о том, что под воздействием внешней среды срабатывает особый механизм материнского организма, и эмбриональное развитие временно останавливается. Например, было доказано [7], что у черепах *in vitro* прекращением подачи кислорода развивающему зародышу его развитие временно приостанавливается. Способность временно приостанавливать эмбриональное развитие является важной репродуктивной стратегией в размножении яйцекладущих рептилий, у которых после откладки яиц отсутствует забота о потомстве [6, 7].

Биологию размножения закавказской гюрзы *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832) изучали многие авторы [8–10], однако репродуктивные адаптивные особенности рассматривались редко

[10, 11]. Закавказская гюрза является яйцекладущим видом, и стратегия ее размножения заключается в том, что на определенной стадии эмбрионального развития яйца откладываются наружу и следующий этап эмбриогенеза до вывода детенышей протекает во внешней среде.

Как подвид, обитающий в умеренно теплом климате, в отличие от тропических и субтропических видов цикл размножения у закавказской гюрзы сезонный: начинается со спаривания весной (апрель–май) сразу после зимовки, продолжается откладкой яиц летом (июнь–июль) и завершается появлением выводков в июле–августе. В зависимости от климатических условий года сроки наступления указанных репродуктивных фаз могут варьировать в пределах 0.5–1.0 мес. Вместе с тем в репродуктивной деятельности гюрзы наблюдаются явления, которые не характерны для ее размножения. К таким явлениям относятся выявленные нами случаи внесезонной откладки яиц, а также повторное спаривание. Повторное спаривание закавказской гюрзы в осенний период отмечается и в литературе, причем указывается, что в этот период самцы имеют вполне активные сперматозоиды [1, 2]. Случаи повторной откладки яиц у гюрзы неоднократно наблюдались нами во время полевых и стационарных исследований.

Цель настоящей работы — рассмотрение и обсуждение следующих вопросов: Чем заканчивается повторное спаривание гюрзы в природе, приводит ли оно к появлению нового поколения в том же году размножения? Чем объясняется откладка яиц вне сезона размножения и в чем заключается адаптивное значение этих репродуктивных явлений?

Для изучения биологии размножения и разведения исследовали репродуктивную деятельность закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa*

Dwigubsky, 1832) в осенний период (октябрь—ноябрь) в природе (Гобустанское плато), а также в неволе. Для проведения наблюдений в неволе были отловлены взрослые самки в разные годы и в разных количествах (всего 57 экз.). Отловленных самок содержали в серпентариях Центра “Зоотоксины” Минздрава Азербайджанской Республики, в клетках группами по 3–4 особи при температуре 29–31°C. Для кормления змей использовались белые лабораторные мыши (18–20 г), суточные цыплята (30–35 г), домовые воробьи (*Passer domesticus*). Наблюдения за репродуктивной активностью самок проводили вне сезона размножения.

Повторное (осеннее) спаривание или попытка к повторному размножению. Как сказано выше, в репродуктивной деятельности гюрзы встречаются случаи повторного спаривания. Однако количество повторных (осенних) спариваний или попыток к спариванию среди наблюдаемых нами особей очень низкое (1–2%), тогда как в летний период встречаемость спаривающихся пар составляла 15–20%.

Однопиковый цикл размножения современной гюрзы является результатом ее адаптации к условиям среды обитания с умеренным климатом и возник в процессе эволюции. В естественных условиях после повторного осеннего спаривания дальнейшее развитие оплодотворенных яйцеклеток, откладка яиц, а также их дальнейшая естественная инкубация во внешней среде возможны лишь при наличии оптимальных температурных условий (25–30°C). Однако климатические условия для Южного Кавказа в осенний период в природе относительно прохладные – температура снижается до 18–20 (днем) и 12–14°C (ночью), что неблагоприятно для естественной инкубации яиц гюрзы. Змеи в это время начинают готовиться к зимней спячке. Поэтому нет оснований рассматривать повторное спаривание современной гюрзы как начало повторного размножения. Это можно рассматривать лишь как попытку к повторному размножению, что, видимо, является проявлением своего рода “генетической памяти” о способах размножения своих недавних предков. Ведь в начале географического формирования (верхний миоцен) климат Южного Кавказа, в том числе и Азербайджана, был тропическим, с преобладанием ландшафтов саванн [2]. По-видимому, близкие предки современных рептилий закавказского региона, в том числе гюрзы, вели иной образ жизни и сохраняли активность в течение всего года, поэтому были способны к вторичному размножению. Однако изменение климатических условий в регионе, появление цикличности в образе жизни (зимняя спячка и активная фаза) привели соответственно к новым приспособительным особенностям в размножении современных рептилий, в том числе закавказской гюрзы, в результате чего они потеряли способность к повторному размножению. Повторное

спаривание, приняв адаптивный характер, видимо, частично сохранилось и может играть определенную роль в репродуктивной деятельности современной гюрзы. По-видимому, оно может быть оценено как способ для обеспечения самок материалом спермы, который в следующем сезоне используется для размножения без участия самцов.

Откладка яиц вне сезона размножения. В процессе исследования некоторые самки закавказской гюрзы, отловленные осенью и содержащиеся при благоприятных условиях в неволе без самцов, зимой откладывали нормальные яйца с развитыми эмбрионами. Из 57 самок, пойманных в разные годы осенью (октябрь—ноябрь) и содержащихся в неволе при благоприятных температурных условиях, 10 экз. (17.5%) в зимние месяцы (декабрь—февраль) откладывали яйца с развитыми эмбрионами (всего 67 яиц): 1 самка в 1983 г. – 3 шт.; 2 самки в 1985 г. – 18 шт.; 4 самки в 1995 г. – 24 шт.; 2 самки в 2000 г. – 14 шт.; 1 самка в 2014 г. – 8 шт. Количество яиц в кладках варьировало в пределах 3–8 шт. В момент откладки были сняты морфометрические показатели яиц и определены стадии развития эмбрионов к моменту откладки. По морфометрическим признакам яйца, отложенные вне сезона размножения, статистически значимо не отличались от нормальных кладок летнего периода ($P > 0.05$): количество яиц в кладках, их вес и размеры были почти идентичными (см. табл. 1). По критериям уровня эмбрионального развития гюрзы [3] были определены стадии развития эмбрионов к моменту откладки яиц: они находились, как и в летний сезон, на стадиях образования зачатка языка (см. рис. 1). Эти яйца в дальнейшем были успешно инкубированы и получены полноценные жизнеспособные выводки.

Как указано выше, процентное соотношение количества самок, которые откладывали зимой яйца, было невысоким – всего 17.5%, но это значительно выше, чем количество повторных (осенних) спариваний (1–2%). Следовательно, в зимних оплодотворениях яйцеклеток участвовали не только материалы спермы осеннего спаривания, но и сперма, хранившаяся в половых путях самки от предыдущего спаривания. Откладка в неволе полноценных яиц в зимние месяцы дает основание предполагать, что самки были отловлены беременными или забеременели в неволе. Таким образом, для объяснения внесезонной откладки яиц в неволе теоретически можно рассматривать две версии.

Первая версия заключается в том, что в природе осенью после повторного спаривания происходит оплодотворение яйцеклеток. Однако из-за отсутствия благоприятных температурных условий во внешней среде развитие оплодотворенных яйцеклеток приостанавливается, и яйцеклетки переходят в состояние эмбриональной диапаузы. В природе оплодотворенные яйцеклетки, находясь в яйцеводах самки, переживают зимовку в состоянии диапаузы, и только в следующем сезоне

Таблица 1. Количество и параметры яиц закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa*), отложенных в сезон (лето) и вне сезона (зима) размножения

Время размножения	Кол-во яиц в кладке, шт.	Масса яиц, г		Длина яиц, мм		Ширина яиц, мм	
		min–max	$M \pm m$	min–max	$M \pm m$	min–max	$M \pm m$
В сезон размножения (лето)	6	17.5–20.5	19.1 ± 0.9	38.2–46.0	40.6 ± 1.1	26.0–31.5	28.7 ± 0.6
	8	15.7–19.0	17.2 ± 0.6	36.0–43.3	39.4 ± 0.8	21.5–27.0	24.4 ± 0.8
	12	14.5–17.5	16.4 ± 0.7	35.5–41.4	38.8 ± 0.9	20.5–26.4	22.9 ± 0.5
	5	21.0–25.5	23.1 ± 1.8	44.3–52.5	48.2 ± 1.8	26.8–33.0	30.0 ± 1.3
	4	24.1–28.4	25.6 ± 2.1	48.2–54.2	50.1 ± 2.1	28.0–33.5	32.8 ± 1.9
	11	16.3–20.1	18.3 ± 1.2	31.7–40.2	36.4 ± 2.8	21.5–27.0	24.6 ± 0.9
	14	15.3–18.5	17.9 ± 0.9	34.4–39.4	37.5 ± 1.9	20.9–28.4	23.8 ± 1.1
	6	18.1–22.4	20.8 ± 1.3	45.1–53.3	48.2 ± 1.2	27.8–34.0	29.4 ± 1.3
Всего	8.6 ± 3.4	14.5–28.4	19.8 ± 2.1	31.7–54.2	42.4 ± 2.6	20.5–34.0	27.1 ± 1.4
Вне сезона размножения (зима)	7	19.5–22.8	21.5 ± 0.5	40.5–43.0	41.3 ± 0.7	28.4–31.1	29.0 ± 0.5
	9	18.3–22.3	19.5 ± 0.9	38.7–41.5	40.1 ± 0.8	24.5–27.5	25.6 ± 0.7
	6	21.1–24.2	22.4 ± 0.7	42.5–46.0	43.7 ± 0.9	29.0–32.7	30.8 ± 1.1
	6	20.5–21.8	21.0 ± 0.6	41.9–43.1	42.6 ± 1.0	30.2–31.8	31.1 ± 0.4
	8	13.8–17.1	15.7 ± 1.7	35.4–39.3	37.6 ± 1.8	22.1–27.6	25.1 ± 1.3
Всего	7.8 ± 2.7	13.8–24.2	19.8 ± 1.8	35.4–46.0	42.1 ± 2.4	22.1–32.7	27.8 ± 1.9

размножения, с наступлением благоприятных внешних условий, возобновляют свое развитие. В эксперименте благоприятные условия были созданы в неволе путем нивелирования искусственных условий содержания. В обоих случаях с возникновением благоприятных внешних условий эмбриональное развитие яйцеклеток восстанавливалось и продолжался процесс подготовки яиц к откладке.

Таким образом, внесезонная откладка яиц дает основание предполагать, что в репродуктивной деятельности закавказской гюрзы существует эмбриональная диапауза, которую можно рассматривать как специфическую форму репродуктивного приспособления (эмбриоадаптация) к условиям среды обитания, возникшую в процессе эволюции вида.

Вторая версия заключается в том, что в неволе происходит оплодотворение яйцеклеток, созревших раньше времени, сперматозоидами, сохраненными в стенках яйцеводов самки в состоянии покоя. В природных условиях у гюрзы созревание ооцитов и появление готовых к оплодотворению яйцеклеток происходят весной. Однако содержание самок в неволе при благоприятных температурных условиях в зимние время ооциты созревают раньше. Возможно, этому способствует и достаточно высокая пищевая активность гюрз в неволе. Активное питание приводит к увеличению количества питательных веществ и гормонов в крови, необходимых для активизации репродуктивной деятельности, в результате чего созревание ооцитов ускоряется. Таким образом,

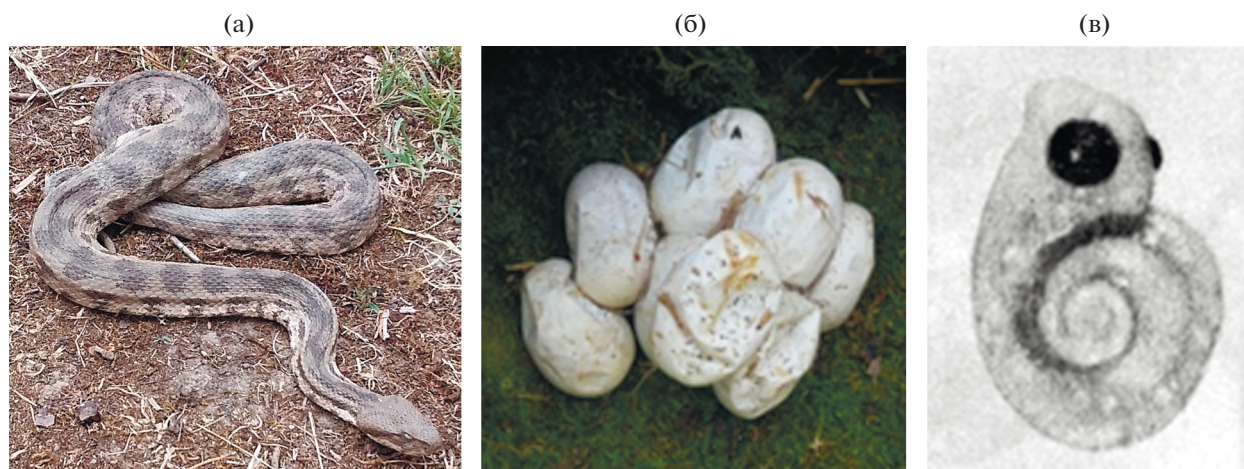


Рис. 1. Закавказская гюрза *Macrovipera lebetina obtusa* (а), ее кладка (б) и эмбрион в день откладки яиц на стадии образования зачатка языка (в).

сперматозоиды, сохраненные в половых путях самки, в зимние время оплодотворяют яйцеклетки, и в дальнейшем происходит откладка яиц (спермоадаптация).

Способность самки сохранять сперму долгое время в яйцеводах (спермоадаптация), как и эмбриональную диапаузу (эмбриоадаптация), можно рассматривать как одну из специфических форм репродуктивного приспособления гюрзы к условиям среды обитания. Эти репродуктивные приспособления возникли в процессе эволюции вида и служат сохранению численности и выживанию вида.

Несомненно, для аргументированного объяснения изложенных выше вопросов о репродуктивных особенностях закавказской гюрзы (эмбриоадаптация или спермоадаптация) и познания их механизма требуются исследования разных уровней, включая цито-гистологические и клеточно-молекулярные. Вместе с тем выдвинутые версии причин внесезонных откладок яиц у гюрзы могут служить стимулом для проведения более глубоких исследований, которые позволят выявить биохимический и молекулярный характер изменения сезонной активности репродуктивных органов (яичники и семенники), а также их продуктов (половые клетки и оплодотворенная клетка), раскрыть механизм адаптивных процессов в размножение рептилии.

ВЫВОДЫ

1. Закавказская гюрза (*Macrovipera lebetina obtusa*), характеризующаяся однопиковым циклом размножения, иногда осенью повторно спаривается, и в этот период самцы гюрзы в половых путях имеют вполне активные сперматозоиды. Материалы спермы могут долго храниться благополучно в половых путях самки (спермоадаптация).

2. После осеннего спаривания оплодотворенные яйцеклетки, из-за отсутствия благоприятных погодных условий, переходят в состояние эмбриональной диапаузы, восстанавливая свое развитие при возникновении оптимальных условий (эмбриоадаптация).

3. Адаптивное значение спермо- и эмбриоадаптаций заключается в увеличении репродуктивного потенциала вида, поскольку позволяют самкам гюрзы в следующем сезоне размножения выводить поколение без участия самцов. Благодаря этим репродуктивным способностям поддерживается численность особей в популяциях, тем самым обеспечивается выживание вида.

4. Репродуктивные особенности, несомненно, управляются особыми механизмами материнского организма, которые происходят в зависимости от благополучности экологического и физиологического состояний самок. Однако для раскрытия этих механизмов необходимо проведение ряда гистологических и биохимических исследова-

ний, изучение молекулярных и биохимических основ функционирования репродуктивных органов, их сезонной активности.

5. Указанные репродуктивные особенности открывает новые перспективы в решении проблем воспроизводства закавказской гюрзы в неволе, что может способствовать развитию дальнейших экспериментальных исследований по изучению вопросов размножения рептилий в неволе.

Автор выражает глубокую признательность за ценные советы и помощь при подготовке статьи для публикации заместителю директора по научно-исследовательской работе “Сочинского национального парка” докт. биол. наук Б.С. Туниеву, ведущему научному сотруднику Института зоологии НАН Азербайджана канд. биол. наук Н.Э. Новрузову, а также уважаемым рецензентам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Максудов Г.Ю. Длительное переживание сперматозоидов в половых путях самок позвоночных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1996. 26 с.
2. Holt W.V. Mechanisms of sperm storage in the female reproductive tract: an interspecies comparison // Reproduction in domestic animals. 2011. V. 46. Append. 2. Special issue: SI. P. 68–74.
3. Barras Veronica A., Rojas Claudio A., Almeida-Santos Selma M. Coupling plugs and male sperm storage in *Bothrops cotiara* (Serpentes, Viperidae) // Herpetological J. 2017. V. 27. Issue 1. P. 115–119.
4. Almeida-Santos Selma Maria, Barros Veronica Alberto, Rojas Claudio Augusto et al. Reproductive Biology of the Brazilian Lancehead, *Bothrops moojeni* (Serpentes, Viperidae), from the State of Sao Paulo, Southeastern Brazil // South Americ. J. of Herpetology. 2017. V. 12(2). P. 174–181.
5. Anthony R. Rafferty, Richard D. Reina. Arrested embryonic development: a review of strategies to delay hatching in egg-laying reptiles // Proc. R. Soc. B. 2012. V. 279. P. 2299–2308.
6. Anthony R. Rafferty, Roger G. Evans, T. Franciscus Scheelings, Richard D. Reina. Limited oxygen availability in utero may constrain the evolution of live birth in reptiles // The Amer. Natur. 2013. V. 181. № 2. P. 245–253.
7. Fordham D., Georges A., Corey B. Compensation for inundation-induced embryonic diapause in a freshwater turtle: achieving predictability in the face of environmental stochasticity: Issue Functional Ecology. 2006. V. 20. Issue 4. P. 670–677.
8. Алиев Т.П. Ядовитые змеи Азербайджана (эколого-фаунистические исследования): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1974. 21 с.
9. Алекперов А.М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Изд-во “Элм”, 1978. 263 с.
10. Наджафов Дж.А., Искендеров Т.М. Особенности биологии размножения закавказской гюрзы (*Vipera lebetina obtuse* Dw.) // Зоол. журн. 1994. Т. 74. Вып. 6. С. 79–84.
11. Iskenderov T.M. Reproductive biology of levant viper (Serpentes: *Macrovipera lebetina obtuse* Dwigubsky, 1832) // International J. of Zoology Studies. 2018. V. 3. Issue 1. P. 142–144.