

Т. М. Искендеров

**ВНЕСЕЗОННАЯ ОТКЛАДКА ЯИЦ У ЗАКАВКАЗСКОЙ ГЮРЗЫ
MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA (DWIGUBSKY, 1832)****Аннотация.**

Актуальность и цели. У закавказской гюрзы осенью иногда наблюдается повторное спаривание, и в неволе вне зависимости от сезона размножения некоторые самки откладывают яйца с развитыми эмбрионами. В работе обсуждаются возможные причины и адаптивное значение этих репродуктивных актов гюрзы.

Материалы и методы. Исследования с целью изучения биологии размножения и разведения закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa*) в неволе проводились в разные годы (1983–2014). Самки, всего 57 особей, отловленные в природе поздней осенью, в дальнейшем содержались в неволе при благоприятных температурных условиях. Самки содержались группами по 3–4 особи и для исключения спаривания – без самцов.

Результаты. В период наблюдения 10 особей (17,5 %) из этих самок (57 ♀♀) в зимнее время (декабрь–февраль) отложили нормальные яйца с развитыми эмбрионами. Вероятно, в этом роль играли повторное спаривание и внесезонное благоприятное содержание в неволе. В природе повторное спаривание у гюрзы авторами неоднократно наблюдалось, это же указывается в литературе. Видимо, оно обеспечивает самок спермой, которая хранится в яйцеводах самки до следующего сезона спаривания. Возможно, в результате размещения самок в благоприятных условиях ускоряется созревание ооцитов и происходит оплодотворение сперматозоидами повторного спаривания и процесс завершается откладкой яиц вне сезона. Во-вторых, возможно, в яйцеводах самки находились с осени оплодотворенные яйцеклетки. Однако эти яйцеклетки по причине отсутствия во внешней среде благоприятных температурных условий переходили в состояние эмбриональной диапаузы. В условиях террариума эмбриональное развитие восстанавливается и происходит дальнейшее формирование яиц, откладка.

Выводы. Таким образом, предполагается наличие эмбриональной диапаузы у гюрзы. Результаты исследования могут быть использованы в разведении яйцекладущих видов рептилий.

Ключевые слова: закавказская гюрза, размножение, повторное спаривание, откладка яиц, адаптивное значение.

Т. М. Iskenderov

**OFF-SEASON OVIPOSITION OF TRANSCAUCASIAN
LEVANTINE VIPER, *MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA*
(DWIGUBSKY, 1832)****Abstract.**

Background. In the autumn, the Transcaucasian Levantine viper sometimes mates for the second time, and in captivity, outside the breeding season, some fe-

males lay eggs with developed embryos. We discussed the possible causes and the adaptive value of these reproductive acts of the Transcaucasian Levantine viper.

Materials and methods. With the aim of studying the reproductive biology and breeding of the Transcaucasian viper in captivity in the late fall 1983–2014 years in arid areas of Gobustan and Apsheron peninsula had been captured 57 individuals females. Females caught in late autumn were kept in favorable temperature conditions (29–31 °C).

Results. During the study period (1983–2014) in winter 10 out of 57 females (17,5 %) laid 67 eggs with developed embryos inside. The number of eggs in the nests ranged from 3 to 8. Thus, the repeated mating and a favourable conditions of keeping of females in captivity contributed to the off-season laying eggs. In nature, repeated mating of a Levantine viper was repeatedly observed by us and indicated in the literature. Repeated mating, apparently, provides females with sperm material, which is stored in female oviducts for the delivery of new generations in the next season without the participation of males. It is indicated that as result of placing the females in favorable conditions, the maturation of oocytes is likely to accelerate and the fertilization of the spermatozoa re-mating occurs and the process ends with the laying of eggs out of season. Secondly, it is possible that there were fertilized eggs in the oviduct of the female from the autumn. However, due to the absence of favorable temperature conditions in the external environment, these eggs passed into the state of embryonic diapause. By placing the females in favorable conditions, embryonic development is restored and the further formation of eggs takes place, and they are deposited outside the reproduction season.

Conclusions. Thus, for the first time, it is suggested that there is an embryonic diapause in the viper. The facts of off-season egg laying and the reproductive features that contribute to this are of practical importance and can be used to solve the breeding of egg-laying reptiles. The results of the study can be used to solve the problem of breeding egg-laying reptile species in captivity.

Keywords: *Macrovipera lebetina obtusa*, reproduction, autumn mating, oviposition, adaptation.

Введение

Пресмыкающиеся являются первичными наземными позвоночными животными, и в их эволюции, кроме ароморфозных преобразований, особую роль сыграли репродуктивные приспособления [1]. Эти приспособления имели место на разных уровнях онтогенеза, в том числе на стадиях развития системы яйцевых и зародышевых оболочек, при выборе стадий развития эмбрионов, при которых откладываются яйца и т.д. В целом эти приспособления, видимо, были необходимы для эволюции рептилий после выхода их на сушу и имели немаловажное значение для выживания и процветания этой группы. Поэтому рассмотрение проблем взаимоотношения эволюционных процессов в размножении рептилий представляется весьма интересным.

Биология размножения закавказской гюрзы изучена многими авторами [2–4]. Вид является яйцекладущим и стратегия размножения заключается в том, что на определенной стадии эмбрионального развития яйца откладываются во внешнюю среду, где проходит завершающий этап эмбриогенеза. В работах, посвященных описанию содержания и разведения гюрзы в неволе [5–7], особое внимание иногда уделяется размножению и адаптивным особенностям репродуктивной деятельности рептилий, имеющих большое значение для познания эволюции размножения рептилий [8–10]. У некоторых

видов рептилий сперма после спаривания способна долгое время (до нескольких лет) храниться в стенках яйцевода в особых мешкообразных складках самок [11–13], эмбриональная диапауза описана для черепах (Testudines) [14, 15]. Можно предположить, что указанные репродуктивные особенности имеются и у самок закавказской гюрзы. Во время изучения репродуктивной биологии гюрзы в неволе часть самок, изолированных от самцов, при содержании зимой в благоприятных условиях откладывали вполне нормальные яйца с развитыми эмбрионами.

Материалы и методы

С целью изучения биологии размножения и разведения закавказской гюрзы в неволе в конце осени 1983–2014 гг. на полупустынных территориях Гобустана и Апшеронского полуострова были отловлены 57 особей самок. Были отловлены: в 1983 г. – 6 ♀♀, 1985 г. – 11 ♀♀, 1995 г. – 15 ♀♀, 2000 г. – 13 ♀♀ и 2014 г. – 12 ♀♀. Отловленные поздней осенью самки содержались при благоприятных температурных условиях (29–31 °С). Для исключения спаривания самки содержались в клетках отдельно без самцов, группами по 3–4 особи. Для кормления змей использовались белые лабораторные мыши (18–20 г), суточные цыплята (30–35 г), а также отловленные в зернохранилищах домовые воробьи (*Passer domesticus*). В отдельные годы зимой из 57 самок 10 (17,5 %) отложили всего 67 шт. яиц с развитыми эмбрионами. Отложили яйца: в 1983 г. 1 ♀ – 3 шт., в 1985 г. 2 ♀♀ – 18 шт., в 1995 г. 4 ♀♀ – 24 шт., в 2000 г. 2 ♀♀ – 14 шт. и в 2014 г. 1 ♀ – 8 шт. Количество яиц в кладках варьировалось в пределах 3–8 шт. В дальнейшем яйца были инкубированы и выводки были использованы для изучения выращивания в неволе [4]).

Результаты и обсуждение

Закавказская гюрза обитает в умеренно теплом климате, и цикл размножения ее охватывает период с середины весны до начала осени: весной (апрель-май) происходит спаривание, в середине лета (июнь-июль) – откладка яиц и в конце лета – начале осени (август-сентябрь) – вылупление детенышей. Осенью автор часто наблюдал в природе повторное или позднее спаривание у гюрзы. Самцы в этот период имеют вполне активные сперматозоиды [3]. Как показали наблюдения, иногда самки, отловленные осенью и содержащиеся в неволе, при благоприятных условиях без самцов откладывали зимой нормальные яйца с развитыми эмбрионами. В период наблюдения (1983–2014) отловленные осенью из 57 самок 10 (17,5 %) в неволе вне сезона отложили яйца (рис. 1). Внесезонная откладка яиц наблюдается среди самок осеннего отлова и при благоприятных температурных условиях содержания. Возникают вопросы: какой биологический смысл имеет повторное спаривание, как появились зимой в половых путях самки яйца, готовые к откладке, в чем заключается адаптивное значение этих особенностей репродуктивной биологии?

Вторичное спаривание гюрз может рассматриваться как попытка повторного размножения, унаследованная от своих тропических предков. Как известно, яйцекладущие предки современных видов рептилий Южного Кавказа размножались в течение всего календарного года. В верхнем миоцене климат

Южного Кавказа, в том числе и Азербайджана, был тропическим, с преобладанием ландшафтов саванн [3]. По-видимому, близкие предки современных рептилий этого региона, в том числе гюрзы, вели иной образ жизни и были способны к повторному размножению. В результате изменений климата изменялся образ жизни представителей местной фауны, появлялись адаптации к новым условиям. Появление цикличности в образе жизни (зимняя спячка и активная фаза) привело к новым особенностям в размножении рептилий региона. В результате современные виды рептилий Азербайджана, в том числе гюрза, потеряли способность к повторному размножению.

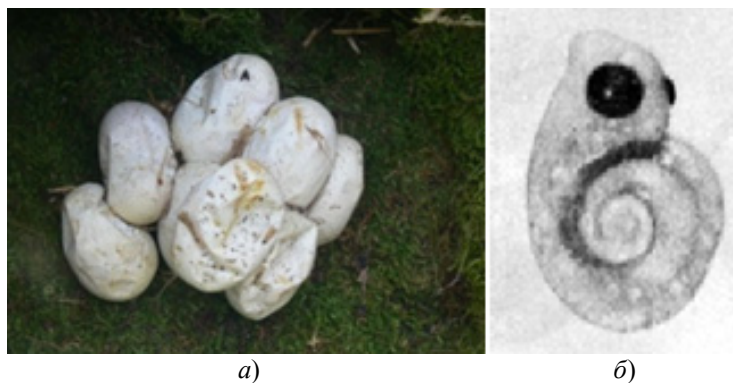


Рис. 1. Внешний вид свежеотложенных яиц (а) и эмбрионов (б) в момент откладки яиц у закавказской гюрзы *Macrovipera lebetina obtusa*

Биологический смысл повторного спаривания, видимо, заключается в обеспечении самок спермой для успешного размножения в следующем сезоне. Возможно, причины повторного спаривания связаны с дифференцированными физиологическими возможностями организма, состоянием его репродуктивных органов, активностью питания, плотностью особей в популяции и т.д.

На основе анализа литературных и собственных данных мы попытались объяснить наблюдаемые в неволе факты внесезонной откладки яиц самками гюрзы с вполне нормальными эмбрионами.

Во-первых, в результате повторных спариваний, редко встречаемых в природе, осенью в половых путях самки появляется сперма, способная оплодотворять яйцеклетки. Кроме того, по-мнению многих авторов [11–13], у самок некоторых позвоночных животных, в том числе рептилий, в стенках яйцевода в особых мешкообразных складках на долгое время (несколько лет) сохраняются сперма, полученная от предыдущего спаривания. Таким образом, наличие активных сперматозоидов в яйцеводах отловленных осенью самок гюрз вполне объяснимо. Возникает вопрос, а откуда у самок зимой появляются готовые к оплодотворению яйцеклетки, поскольку у яйцекладущих рептилий, в том числе у гюрзы, ооциты созревают обычно ранней весной [3, 16]. Появление в зимний период готовых к оплодотворению яйцеклеток, возможно, связано с их преждевременным созреванием в результате размещения самок в благоприятных условиях в неволе. Возможно, у самок, содержащихся в неволе, вне сезона размножения происходило оплодотворение и, как результат, откладка нормальных яиц в зимние месяцы.

Во-вторых, возможно, после повторного спаривания произошло оплодотворение, и в половых путях самки еще с осени находились оплодотворенные яйцеклетки. Однако по причине отсутствия во внешней среде благоприятных температурных условий развитие этих яйцеклеток приостанавливалось. В условиях эксперимента благоприятные условия, необходимые для восстановления процесса развития оплодотворенных яйцеклеток, можно создать и в неволе путем содержания самок при благоприятных условиях. В неволе, вне сезона размножения, при содержании самок в благоприятных условиях эмбриональное развитие восстанавливалось и происходило дальнейшее формирование яиц с последующей откладкой.

Эмбриональная диапауза, наличие которой предполагается у гюрзы, так же, как повторное спаривание и способность хранения спермы в половых путях самки, имеет адаптивное значение, рассматривается как специфическая форма адаптаций к условиям среды обитания, обеспечивающая выживаемость популяции. Эти особенности способствуют увеличению вероятности удачного размножения и особенно значимы для популяций с низкой численностью.

Для выяснения механизма этих эволюционно значимых явлений требуется проведение отдельных цито- и гистохимических исследований. Эти исследования позволили бы выявить биохимические изменения в сезонной активности репродуктивных органов и их продукции (половые клетки и оплодотворенная яйцеклетка), тем самым раскрыть механизм происходящих адаптивных процессов в размножении рептилий.

Факты внесезонной откладки яиц и способствующие этому репродуктивные особенности также имеют практическое значение и могут быть использованы при разведении яйцекладущих видов рептилий.

Заключение

1. У закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa*), для которой характерно разовое сезонное размножение, иногда в природе осенью наблюдается повторное спаривание. Это может быть оценено как попытка к повторному размножению.

2. Некоторые самки, отловленные в природе поздней осенью, в неволе при благоприятных условиях содержания откладывают нормальные яйца с развитыми эмбрионами.

3. Внесезонная откладка яиц может объясняться, во-первых, тем, что в развитии оплодотворенных яйцеклеток наступает диапауза, а при содержании самок гюрзы в благоприятных условиях развитие восстанавливается, и в результате происходит откладка яиц. Во-вторых, это может объясниться и тем, что после размещения самок в благоприятные условия ооциты созревают раньше времени, т.е. не весной, а зимой, и в яйцеводе самок появляются готовые к оплодотворению яйцеклетки. Эти яйцеклетки оплодотворяются сперматозоидами, хранящимися в стенках яйцеводов самки гюрзы.

4. Повторное спаривание, сохранение спермы в половых путях самки и эмбриональная диапауза являются специфическими репродуктивными формами приспособления к условиям среды обитания, обеспечивающими выживаемость популяции.

Библиографический список

1. Шмальгаузен, И. И. Проблемы Дарвинизма / И. И. Шмальгаузен. – Ленинград : Наука, 1969. – С. 379–426.
2. Шарифов, Ф. К. О суточной активности гюрзы Ширванской степи Азербайджанской ССР / Ф. К. Шарифов // Ядовитые животные Средней Азии и их яды : сб. материалов Среднеазиатской конф. АН Узбекской ССР. – Ташкент, 1970. – С. 88–90.
3. Алиев, Т. Р. Ядовитые змеи Азербайджана (эколого-фаунистические исследования) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Алиев Т. Р. – Баку, 1974. – 21 с.
4. Наджафов, Дж. А. Особенности биологии размножения закавказской гюрзы (*Vipera lebetina obtusa* Dw. 1832) / Дж. А. Наджафов, Т. М. Искендеров // Зоологический журнал. – 1994. – Т. 73, вып. 6. – С. 79–84.
5. Богданов, О. П. Содержание закавказской гюрзы в неволе / О. П. Богданов, Ф. Г. Шарифов // Герпетология : межвуз. сб. науч. тр. – Краснодар, 1979. – С. 100–123.
6. Искендеров, Т. М. О биологии размножения закавказской гюрзы в неволе при круглогодичном производстве яда / Т. М. Искендеров // Материалы научной конференции. – Баку : БГУ, 2001. – С. 113–114.
7. Бакиев, А. Г. О размножении змей Волжского бассейна / А. Г. Бакиев // Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 31–34.
8. Искендеров, Т. М. Морфологическая изменчивость в раннем эмбриогенезе некоторых видов рептилий и ее адаптивное значение : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Искендеров Т. М. – Москва, 1978. – 21 с.
9. Туниев, Б. С. Стратегия размножения змей высокогорья Кавказа / Б. С. Туниев // Вопросы герпетологии : материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 401–408.
10. Gao Jian-Fang. Evolution of Reptilian Viviparity: A Test of the Maternal Manipulation Hypothesis in a Temperate Snake, *Gloydus brevicaudus* (Viperidae) / Gao Jian-Fang, Qu Yan-Fu, Luo Lai-Gao // Zoological science. – 2010. – Vol. 27, iss. 3. – P. 248–255.
11. Максудов, Г. Ю. Длительное переживание сперматозоидов в половых путях самок позвоночных : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Максудов Г. Ю. – Москва, 1996. – 26 с.
12. Holt, W. V. Mechanisms of Sperm Storage in the Female Reproductive Tract: an Interspecies Comparison / W. V. Holt // Reproduction in domestic animals. – 2011. – Vol. 46, append. 2. – Special issue: SI. – P. 68–74.
13. Barros, V. A. Coupling plugs and male sperm storage in *Bothrops cotiara* (Serpentes, Viperidae) / V. A. Barros, C. A. Rojas, S. M. Almeida-Santos // Herpetological journal. – 2017. – Vol. 27, iss. 1. – P. 115–119.
14. Fordham, D. Compensation for inundation-induced embryonic diapause in a freshwater turtle: achieving predictability in the face of environmental stochasticity / D. Fordham, A. Georges, B. Corey // Issue Functional ecology. – 2006. – Vol. 20, iss. 4. – P. 670–677.
15. Rafferty, A. R. Limited Oxygen Availability In Utero May Constrain the Evolution of Live Birth in Reptiles / A. R. Rafferty, R. G. Evans, T. F. Scheelings, R. D. Reina // The American Naturalist. – 2013. – Vol. 181, № 2. – P. 245–253.
16. Rafferty, A. R. Arrested embryonic development: a review of strategies to delay hatching in egg-laying reptiles / A. R. Rafferty, R. D. Reina // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2012. – Т. 279. – P. 2299–2308.

References

1. Shmal'gauzen I. I. *Problemy Darwinizma* [Problems of Darwinism]. Leningrad: Nauka, 1969, pp. 379–426. [In Russian]

2. Sharifov F. K. *Yadovitye zhivotnye Sredney Azii i ikh yady: sb. materialov Sredne-aziatskoy konf. AN Uzbekskoy SSR* [Poisonous animals of Central Asia and their poisons: proceedings of a Central Asian conference of the Uzbek SSR Academy of Sciences]. Tashkent, 1970, pp. 88–90. [In Russian]
3. Aliev T. R. *Yadovitye zmei Azerbaydzhana (ekologo-faunisticheskie issledovaniya): avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Poisonous snakes of Azerbaijan (ecological faunistic studies): author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Baku, 1974, 21 p. [In Russian]
4. Nadzhafov Dzh. A., Iskenderov T. M. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 1994, vol. 73, iss. 6, pp. 79–84. [In Russian]
5. Bogdanov O. P., Sharifov F. G. *Gerpetologiya: mezhvuz. sb. nauch. tr.* [Herpetology: interuniversity proceedings]. Krasnodar, 1979, pp. 100–123. [In Russian]
6. Iskenderov T. M. *Materialy nauchnoy konferentsii* [Proceedings of a scientific conference]. Baku: BGU, 2001, pp. 113–114. [In Russian]
7. Bakiev A. G. *Voprosy gerpetologii: materialy III s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Issues of herpetology: proceedings of III congress of the Nikolsky Herpetological Society]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 31–34. [In Russian]
8. Iskenderov T. M. *Morfologicheskaya izmenchivost' v rannem embriogeneze nekotorykh vidov reptily i ee adaptivnoe znachenie: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Morphological variability at the early embryogenesis of certain species of reptiles and its adaptive importance: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 1978, 21 p. [In Russian]
9. Tuniev B. S. *Voprosy gerpetologii: materialy III s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Issues of herpetology: proceedings of III congress of the Nikolsky Herpetological Society]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 401–408. [In Russian]
10. Gao Jian-Fang, Qu Yan-Fu, Luo Lai-Gao. *Zoological science*. 2010, vol. 27, iss. 3, pp. 248–255.
11. Maksudov G. Yu. *Dlitel'noe perezhivanie spermatozoidov v polovykh putyakh samok pozvonochnykh: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Long-term survival of spermatozoa in female genital tracts of vertebrates: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 1996, 26 p. [In Russian]
12. Holt W. V. *Reproduction in domestic animals*. 2011, vol. 46, append. 2, Special issue: SI, pp. 68–74.
13. Barros V. A., Rojas C. A., Almeida-Santos S. M. *Herpetological journal*. 2017, vol. 27, iss. 1, pp. 115–119.
14. Fordham D., Georges A., Corey B. *Issue Functional ecology*. 2006, vol. 20, iss. 4, pp. 670–677.
15. Rafferty A. R., Evans R. G., Scheelings T. F., Reina R. D. *The American Naturalist*. 2013, vol. 181, no. 2, pp. 245–253.
16. Rafferty A. R., Reina R. D. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012, vol. 279, pp. 2299–2308.

Искендеров Таваккюль Мухтар оглы
кандидат биологических наук, доцент,
ведущий научный сотрудник,
лаборатория наземных позвоночных,
Институт зоологии Национальной
академии наук Азербайджана
(Азербайджанская Республика,
г. Баку, ул. А. Аббасзаде, проезд 1128,
квартал 504)

Iskenderov Tavakkyul' Mukhtar ogly
Candidate of biological sciences, associate
professor, leading researcher, the terrestrial
vertebrates laboratory, Institute of Zoology
of the National Academy of Sciences
of the Azerbaijan Republic (block 504,
passage 1128, A. Abbaszadeh street, Baku,
the Republic of Azerbaijan)

E-mail: tavakkul@zoology/science.az

Образец цитирования:

Искендеров, Т. М. Внесезонная откладка яиц у закавказской гюрзы *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832) / Т. М. Искендеров // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 67–74. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-7.