

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. Г. БАННИКОВ

ОНТОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ АДАПТИВНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ В ФОРМЕ ПАНЦЫРЯ У ЧЕРЕПАХ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 18 IV 1947)

Панцырь черепах безусловно явился одним из основных морфологических признаков, который, дав черепахам защиту от врагов, позволил им выдержать конкуренцию с филогенетическими более молодыми животными. Но степень развитости панцыря, также как и его форма различны у различных жизненных форм. В настоящем сообщении мы разбираем развитие некоторых адаптивных черт в форме панцыря у различных видов черепах.

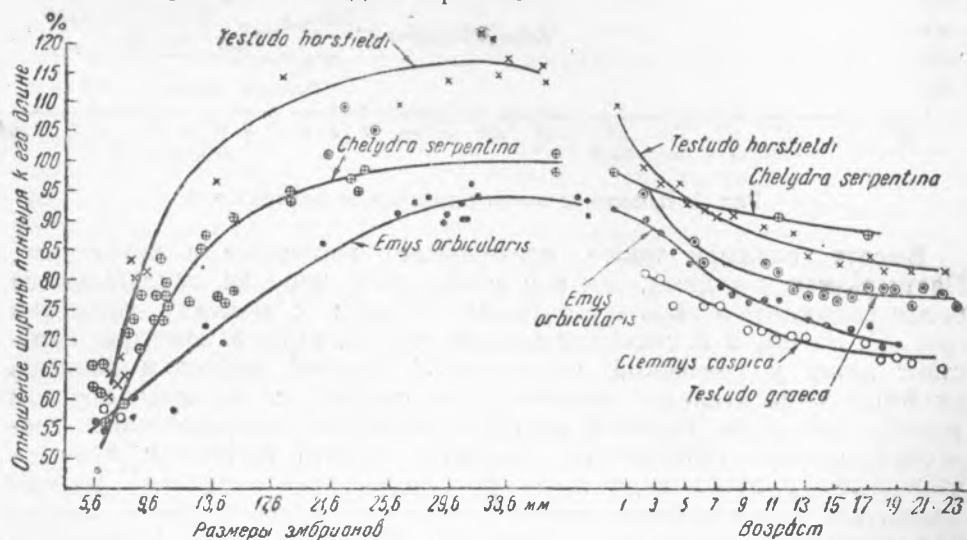


Рис. 1. Изменение формы карапакса в онтогенезе

Для работы были использованы материалы по развитию: болотной (*Emys orbicularis*), каспийской (*Clemmys caspica*), греческой (*Testudo graeca*), степной (*T. horsfieldi*) и кусающей (*Chelydra serpentina*) черепах*.

Общая форма карапакса. Среди наших видов *Cryptodira* мы имеем: 1) сухопутных черепах, обычно с высоким и округлым карапаксом, и 2) водных черепах, с плоским и удлинненным карапаксом. Отличия в форме имеют адаптивное значение. Вытянутый и

* Материал по эмбриональным и постэмбриональным стадиям отчасти собран автором, большая же часть эмбриологического материала принадлежит лаборатории сравнительной анатомии Московского государственного университета.

плоский карапакс оказывает меньшее сопротивление при передвижении в водной среде. В воздушной среде, где удлинённая форма тела не играет такой роли, напротив, адаптивным является, как более прочный, округлый и выпуклый карапакс. У всех исследуемых видов карапакс закладывается примерно одинаковой, вытянутой формы (рис. 1). Его ширина составляет в среднем 55—56% длины. По мере развития у всех видов карапакс в большей или меньшей степени округляется, причем этот процесс достигает своего максимума к моменту вылупления, когда его ширина составляет около 100% длины. В постэмбриональный период жизни идет обратный процесс — карапакс снова удлиняется.

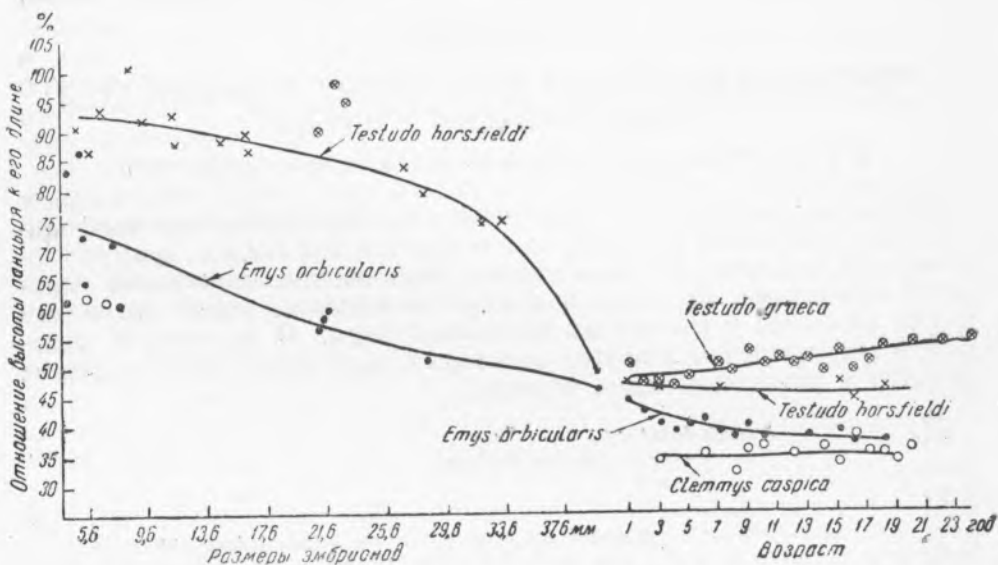


Рис. 2. Изменение высоты панциря в онтогенезе

Высота панциря также претерпевает изменение в онтогенезе. Панцырь как у водных, так и у сухопутных черепах закладывается более выпуклым и становится более плоским к моменту рождения (рис. 2). Затем, в постэмбриональный период, высота панциря нарастает лишь у греческой черепахи. У степной черепахи панцырь остается относительно плоским, что связано с роющим образом жизни этого вида. Роющим же образом жизни новорожденных греческой черепахи объясняется, видимо, и то, что выпуклым панцырь становится у этого вида лишь постепенно, с возрастом. У водных видов, где панцырь более плоский, он в постэмбриональный период или остается неизменным (*Clemmys*), или еще более уплощается (*Emys*). В последнем случае у болотной черепахи параллельно уплощению панциря происходит замена костной спайки между пластроном и карапаксом — кожистой. Вследствие этого у плывущей болотной черепахи высота панциря становится меньше, чем у черепахи с втянутыми под панцырь конечностями.

Помимо этих изменений, у сухопутных форм в постэмбриональный период разрастаются также постепенно щитки *marginobranchialia* и *marginofrontalia*, прикрывающие конечности. Последнее также изменяет форму панциря, делая ее несколько квадратной. У степной черепахи эти щитки значительно меньше.

В разобранном выше материале о форме панциря остается неясным момент округления карапакса у всех видов к концу эмбрионального периода, и последующее удлинение его в постэмбриональный период.

На изменение формы карапакса с возрастом обратил внимание еще Агассиц ⁽¹⁾ и затем Сергеев ⁽⁴⁾, причем первый попытался дать этому факту прямое экологическое объяснение. Однако тот факт, что округление панцыря к концу эмбрионального периода происходит у видов с самой различной экологией, лишает эти попытки убедительности.

Округление панцыря у всех видов черепах в эмбриональный период, мне кажется, надо считать своеобразной корреляцией с формой яйца, в то время как удлинение его в постэмбриональный период есть развитие адаптивных признаков, связанных с экологией взрослых форм. Эволюция яйца черепахи шла в таком направлении, чтобы желток при возможно наименьших размерах яйца достигал наибольшей величины и мог бы обеспечить питание животного не только в эмбриональный период, но и довольно продолжительное время (по крайней мере несколько месяцев) после вылупления. В силу этого в процессе эволюции, там где это было возможно, сохранилось примитивное шарообразное яйцо. Эта форма яйца не только дает наибольшее количество желтка при наименьших его размерах и повышает прочность скорлупы, но и снижает угрозу высыхания, так как при шарообразной форме удельная поверхность яйца наименьшая.

Препятствием к развитию шарообразной формы яйца явился панцырь, так как форма яйца должна соответствовать щели между пластроном и карапаксом. Черепахи с уплощенным телом, но несущие круглые яйца, например, трионикс, почти совершенно утратили заднюю часть пластроны. У греческой черепахи, где во взрослом состоянии панцырь выпуклый, это удлинение яиц очень невелико, в то время как у степной черепахи с более уплощенным панцырем яйца более вытянуты.

Таким образом, шарообразная форма яйца сохранилась там, где это было возможно, и было использовано как приспособление к возможно большему количеству желтка. Для благополучия вида не менее важны и степень развитости и размеры вылупившейся из яйца черепахи: чем она больше, тем она и выносливее в борьбе за существование. Эмбрион может достигнуть наибольших размеров при неизменном размере яйца только в том случае, если он будет расти по форме яйца, заполняя все свободное пространство. В силу этого форма его карапакса и приближается к форме скорлупы, т. е. округляется, степень же округления эмбриона через форму яйца ограничивается формой панцыря взрослой особи. Поэтому более округлый карапакс эмбриона мы находим у форм с более высоким панцырем во взрослом состоянии, так как именно у последних щель между пластроном и карапаксом обычно бывает больше, если оставить в стороне формы, утратившие заднюю часть пластроны (трионикс и др.) ⁽²⁾. С другой стороны, форма панцыря эмбриона зависит также и от положения эмбриона в яйце. В случае круглых яиц, например у греческой черепахи, форма карапакса эмбриона также круглая. В вытянутых яйцах болотной и каспийской черепах и эмбрион несколько вытянут, так как он располагается в яйце обычно по длинной оси его ⁽³⁾. У степной черепахи, где яйцо несколько вытянуто, форма карапакса эмбриона также несколько вытянута, но в перпендикулярном к длинной оси тела направлении, так как эмбрион в яйце располагается не вдоль яйца, как обычно у болотной и каспийской черепах, а как правило, — поперек. Этим и объясняется на первый взгляд странный факт, что ширина карапакса у эмбриона степной черепахи составляет более 100% его длины, достигая в некоторых случаях 115%.

На кратко разобранном выше примере некоторых соотношений формы карапакса взрослых черепах, форма карапакса эмбрионов и

формы яйца мы сталкиваемся с явлением, обозначенным Матвеевым⁽³⁾ как морфологические коадаптации органов детенышей и родителей, системы экологических корреляций.

Пластрон развит у разных видов в различной степени. В водоеме у черепах почти нет врагов и панцырь, благодаря своей тяжести, препятствует движению, в связи с чем у водных форм происходит, тем или иным способом, облегчение его. Во взрослом состоянии у всех видов, кроме болотной, пластрон не целиком прикрывает карапакс (если смотреть на черепаху снизу), а

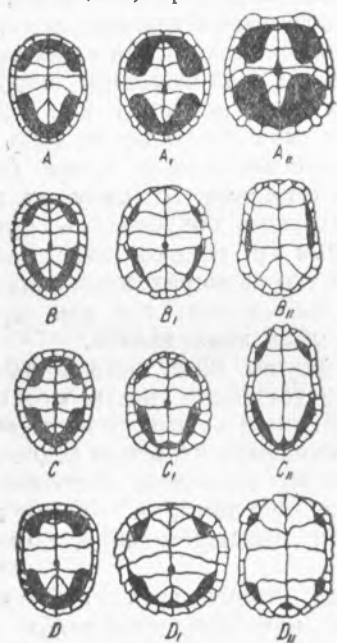


Рис. 3. Изменение пластрона в онтогенезе: А, А₁, А₁₁ — пластрон *Chelydra serpentina*; В, В₁, В₁₁ — *Emys orbicularis*; С, С₁, С₁₁ — *Clemmys caspica*; D — *Testudo horsfieldi*; D₁, D₁₁ — *Testudo graeca*. Левый ряд — вскоре после закладки; в центре — в момент рождения; правый ряд — у половозрелых

остаются более или менее широкие щели (черепаха кусающаяся, каспийская), или образуются небольшие вырезки в пластроне (сухопутная). Пластрон у кусающейся черепахи значительно меньше величины вентральной впадины карапакса и, кроме того, в середине его имеется отверстие. У болотной и сухопутной черепах пластрон во взрослом состоянии по длине и ширине примерно равен величине вентральной впадины карапакса (рис. 3), но у первого вида развиваются кожистые спайки между пластроном и карапаксом, облегчающие панцырь.

Обращаясь к истории развития, мы видим, что у всех рассмотренных видов пластрон закладывается как широкая перемычка между краями карапакса (рис. 3 — А, В, С, D), а затем у всех видов, кроме кусающейся черепахи, идет разрастание пластрона в каудальном и краниальном направлениях. Напротив, у кусающейся черепахи происходит относительное уменьшение пластрона и развитие фонтанеллы посередине его. Последняя образуется очень поздно, за счет увеличивающегося пупочного отверстия.

Еще позднее у болотной черепахи костная спайка между пластроном и карапаксом замещается кожистой. Начинается это замещение в 3-летнем возрасте и заканчивается к половой зрелости (6—7 лет). До

этого времени костная спайка, форма и расположение пластрона, а также его размеры у болотной черепахи очень напоминают таковые у каспийской. Пластрон и боковые спайки болотной черепахи, таким образом, рекапитулируют пластрон и боковые спайки каспийской черепахи на очень поздних постэмбриональных стадиях.

Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
18 IV 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ L. Agassitz, Contributions to the Natural History of the USA, 3, 1857.
² А. Булдовский, Тр. Д.-В. фил. АН СССР, 1, 62 (1936). ³ Б. С. Матвеев, Зоол. журн. 24, № 1, 3 (1945). ⁴ А. Сергеев, Зоол. журн., 30, № 1, 118 (1941).
⁵ А. Сергеев, Эволюция эмбриональных приспособлений, 1943.