

Փ. Դ. ԴԱՆԻԵԼՅԱՆ

F. D. DANIELYAN

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО СРАВНИТЕЛЬНОМУ ЭМБРИОГЕНЕЗУ
БИСЕКСУАЛЬНЫХ И ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ФОРМ
СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ АРМЕНИИ

SOME DATA ON COMPARATIVE EMBRYOGENESIS OF BISEXUAL AND PARTHENOGENETIC FORMS OF ROCK LIZARDS OF ARMENIA

При изучении некоторых вопросов размножения скальных ящериц мы заметили различия в продолжительности инкубационного периода развития яиц у бисексуальных и партеногенетических форм [1, 2], позволяющие предположить наличие у них расхождений и в ходе эмбриогенеза. Для изучения этого вопроса, представляющего, кроме того, значительный самостоятельный интерес, нами было проведено специальное исследование, результаты которого излагаются в настоящей статье.

В доступной нам литературе мало сведений об эмбриональном развитии яйцекладущих пресмыкающихся [4, 9, 13]. Кроме того, не приводится сравнение темпов эмбрионального развития бисексуальных и партеногенетических ящериц, в связи с чем остается неясным вопрос об особенностях эмбриогенеза партеногенетических ящериц.

В данной работе мы ограничились описанием стадий развития, начиная с 10-го дня инкубации двух видов ящериц: *Lacerta armeniaca* (партеногенетический), *Lacerta saxicola nairensis* (бисексуальный), а также триплоидных гибридов между партеногенетическими *Lacerta unisexualis* и бисексуальными *Lacerta saxicola valentini* видами.

Взяв за основу стадии развития эмбрионов *L. viviparae*, предложенные Дюфором [12], мы считаем полезным прибавить к ним еще ряд морфологических признаков, более полно характеризующих каждую стадию развития в отдельности.

Используя таблицу стадий развития, уже можно с большей достоверностью судить о темпах развития партеногенетических, бисексуальных и триплоидных стерильных гибридов.

Таким образом, цель нашей работы состояла, во-первых, в расширении числа морфологических признаков, характеризующих стадии развития, и, во-вторых, в сопоставлении темпов эмбриогенеза трех перечисленных форм скальных ящериц для выявления различий между партеногенетическими и бисексуальными видами в плане становления ряда органов, включая конечности и вторичное небо.

Материал и методика. Работа проводилась в Армении на стационарах в окрестностях села Лчашен, где обитает бисексуальный подвид *L. sax. nairensis*, и в окрестностях села Такярлу, где встречаются партеногенетические виды *L. armeniaca* и *L. unisexualis*. Для получения триплоидных гибридов в изолированную популяцию *L. arme-*

зиаса и *L. unisexualis* в Мисхане нами были выпущены самцы *L. sax. valentini*. Самки со следами спаривания, оставляемыми челюстями самцов, вылавливались приблизительно за 1,5—2 недели до начала кладки. Всего здесь было выловлено 210 ящериц, в том числе 60 со следами спаривания. Все пойманные самки по одной размещались в отдельные банки с песком, где они откладывали яйца. В общей сложности нами было получено, таким образом, около 1300 яиц. Все они инкубировались параллельно в одинаковых условиях при температуре 20—23°C и определенной влажности, необходимой для инкубирования.

В процессе инкубации через каждые 5 дней яйца вскрывались для извлечения эмбрионов. На каждый период развития было взято в среднем по 10 эмбрионов, впоследствии с 10 по 20 день анализировалось в среднем по 20 зародышей. При изучении развития триплоидных гибридов для каждого периода удалось получить лишь по 2—3 эмбриона, в связи с чем этот материал статистической обработке не подвергся, до вскрытия яйца измерялись и взвешивались. Извлеченные эмбрионы тоже взвешивались (вес эмбрионов во всех случаях приводится в мг), фиксировались в жидкости Буэна и в дальнейшем переносились в 70° спирт. Показателем триплоидии служили большой вес, размеры яйца, размеры и вес эмбриона, размеры эритроцитов у эмбрионов в возрасте 20—40 дней, а также наличие следов спаривания на брюхе самки, от которой были получены яйца.

Под бинокулярной лупой МБС-2 рассматривалось состояние внешних органов зародышей; производилось измерение длины тела без хвоста и длины передних конечностей с помощью рисовального аппарата (длина тела и длина конечностей определялись в мм). Особое внимание уделялось изучению наружных покровов (время появления щитков, пигментации), глаз, конечностей, половых органов, вторичного неба, нижней челюсти, языка, носовой перегородки, наружного уха и ряду других признаков.

Все стадии развития эмбрионов фотографировались фотоаппаратом «Зенит» при увеличении 15×1 (общий вид) и 15×2 (конечности). После описания развития челюстей у эмбрионов удаляли нижнюю челюсть и язык, что позволяло рассмотреть состояние небных пластинок под бинокулярной лупой.

В свое время Лотош [5], изучая развитие вторичного неба у эмбрионов мышей, выделили три стадии в его развитии: стадия вертикальных небных пластинок, если принимать поперечную ось языка за горизонтальную поверхность; горизонтальных небных пластинок; сросшихся небных пластинок.

В эмбриогенезе ящериц в этом отношении можно выделить только две первые стадии, так как у этих пресмыкающихся не происходит смыкания небных пластинок—они остаются в горизонтальном положении над языком на протяжении всей жизни [6].

Для сравнения нами использовались литературные данные по эмбриогенезу живородящей ящерицы (*L. vivipara*), веретенницы (*A. fragilis*) и некоторых других видов пресмыкающихся [4, 7—17], в частности использовались данные по развитию зародышей на разных этапах эмбриогенеза.

Стадии развития партеногенетического вида *L. armeniaca* бисексуального *L. sax. nairensis* и триплоидных гибридов между *L. unisexualis* × *L. sax. valentini*.

Как было сказано выше, изучение эмбрионального развития ящериц было начато с 10 дня инкубации. Этот период инкубации совпадает с 30 стадией развития эмбрионов *L. vivipara* по Дюфору [12].

Сопоставление эмбриональных стадий развития *L. vivipara* (по Дюфору) с эмбрионами скальных ящеров по дням инкубации

Дни вскрытия	Примеры эмбрионов	Партеногенетический вид			Бисексуальный вид			Триплоидный гибрид					
		предел вариации	размеры		стадии по Дюфору	предел вариации	размеры		стадии по Дюфору	размеры			
			М	±m			М	±m			стадии по Дюфору		
10	вес эмбриона длина тела длина конечностей вес эмбриона	10—20 10—15	10,5 мг 13,2 мм 1 мм	+0,2 +0,9 —	0,45 1,8	30 (рис. 1—1a)	10—18 10—16	13 мг 14,5 мм 0,7 мм	±1,6 ±0,27 —	3,2 0,81	30	15 мг 14 мм 1 мм	34—35
13	длина тела длина конечностей	— —	20 мг 13 мм 1 мм	— — —	— — —	31—32 (рис. 2—2a)	20—43 13—15,8	36 мг 15,1 мм 1,73	+0,1 ±0,5	0,58 1,73	31 (рис. 10—10a)	40 мг 14 мм 1,3 мм	36
15	вес эмбриона длина тела длина конечностей	20—45 13—16	40 мг 14,9 мм 1 мм	+3,1 ±0,2	1,31 0,88	33 (рис. 3—3a)	20—43 13—15,8 1,2—1,6	36 мг 15,1 мм 1,5 мм	+0,1 ±0,5 ±1,1	0,58 1,73 3,76	31 (рис. 10—10a)	40 мг 14 мм 1,3 мм	36
18	вес эмбриона длина тела длина конечностей	40—60 15—18	54,5 мг 16 мм 1 мм	±0,3 ±0,1	0,74 0,4	33—34 (рис. 4—4a)	30—70 15—18	52 мг 17,7 мм 2,05 мм	+0,5 ±0,4 ±0,8	1,73 1,49 2,98	36 (рис. 12—12a)	100 мг 19 мм 3,2 мм	37
20	длина тела длина конечностей	50—90 15—20	70 мг 17 мм	+0,2 ±0,2	1,11 1,15	35—36 (рис. 5—5a)	30—70 15—18 1,5—2,5	17,7 мм 2,05 мм 89,4 мг	+0,5 ±0,8 ±0,6	1,73 1,49 1,75	34—35 (рис. 11—11a)	19 мм 3,2 мм 139 мг	37
25	вес эмбриона длина тела длина конечностей	2—3 60—130 17—20,8	2,6 мм 90,6 мг 19,6 мм	+1,1 ±0,4 ±0,3	5,14 2,04 1,28	37—38 (рис. 6—6a)	70—110 17—20 3—4	89,4 мг 19 мм 3,4 мм	+0,6 ±0,2 ±1,0	1,75 1,21 4,34	36 (рис. 12—12a)	21 мм 4,3 мм 227 мг	38—39
30	вес эмбриона длина тела длина конечностей	3—4,4 150—180 21—25	3,8 мм 164 мг 23 мм	+1,2 ±0,3	4,7 1,48 1,21	39 (рис. 7—7a)	110—160 20—23 3,2—4,2	129,7 мг 21,1 мм 3,5 мм	+0,8 ±0,3 ±1,3	2,83 1,24 4,98	37—38 (рис. 13—13a)	22 мм 5,1 мм 287 мг	39
35	вес эмбриона длина тела длина конечностей	4,7—5,3 170—260 21—25	5 мм 215 мг 23,1 мм	+0,4 ±1,1 ±0,5	1,99 3,76 1,8	39 (рис. 8—8a)	160—190 20—22 3,4—4,4	161 мг 20,3 мм 3,7 мм	±0,6 ±0,3 ±0,3	2,32 1,4 1,3	39 (рис. 14—14a)	23 мм 5,9 мм 413 мг	40
40	вес эмбриона длина тела длина конечностей	5,5—5,8 230—350 19—24	5,6 мм 272,5 мг 21 мм	+1,5 ±2,76	4,89 5,59 0,26	40 (рис. 9—9a)	190—240 22—24 4,4—5,0	195,5 мг 23 мм 4,6 мм	+0,3 ±0,4 ±0,9	0,98 1,33 3,1	39—40 (рис. 15—15a)	25 мм 6,7 мм	40
45	вес эмбриона длина тела длина конечностей	5,5—5,9	5,9 мм	±0,68	2,73			234 мг 23 мм 5,1 мм					

Вес, длина тела и передних конечностей эмбрионов приводятся в таблице, где, кроме того, дается и состояние эмбрионов, извлеченных из яиц в определенные дни инкубации

Стадия 30. По Дюфору—глазная чаша имеет форму сферы и широкие края. Начинается пигментация глаз.

По нашим данным—верхнечелюстные отростки широко раздвинуты, намечается обособление нижней челюсти. Конечности имеют вид почкообразных выростов, при этом у части эмбрионов на наружной стороне их зачатков хорошо видна выпуклость.

Стадия 31. По Дюфору—конечности уплощены на краях. В этой уплощенной области или «лапке» формируются первые зачатки пальцев. Гребешок, имеющийся на почке конечности, в предыдущей стадии образует край «лапки». Глаза пигментированы и выпуклы.

По нашим данным—копулятивные выросты в виде двух маленьких бугорков.

Стадия 32. По Дюфору—дифференциация лапки четкая.

По нашим данным—небные пластинки едва заметны по бокам языка в форме очень маленьких выступов. Носовой перегородки еще не видно. Обособлялись зачатки пальцев.

Стадия 33. По Дюфору—контур лапки извилист и отчетливо видны 3 пальца. Формируется нижняя челюсть. Пенис сформирован и сходен у обоих полов.

По нашим данным—язык больших размеров и соединен с нижней челюстью, которая еще отстаёт в развитии по сравнению с верхней. Угол между верхней и нижней челюстями сглажен. Между образовавшимися пальцами заметны перепонки.

Стадия 34. По Дюфору—в лапке дифференцируется 5 пальцев. Формируются ноздри.

По нашим данным—лапка имеет зубчатую форму. Небные пластинки вертикальные.

Стадия 35. По Дюфору—пальцы образованы и объединены перепонкой. Внутренний край века зубчатый. Формируется барабанная перепонка. Пальцы покрыты точками пигментина, особенно концентрированы эти точки у концов пальцев. Точки пигментации заметны и на голове. Нижняя челюсть вполне сформирована.

По нашим данным—небные пластинки вертикальные, видны хоаны, обособление носовой перегородки только начинается. Мозг закрыт перепонкой. Появились носовые отверстия и слуховая перепонка.

Стадия 36. По Дюфору—лапка зубчатая. Она прогрессивно исчезает снаружи внутрь, при этом значительно быстрее на передних конечностях, чем на задних. Пальцы легко сгибаются. На концах пальцев закладываются чешуи. В участках закладки чешуи и на каждом звене пальцев сильно концентрированы точки пигментина. На теле начинают дифференцироваться чешуи. Диморфизм пениса у самок и самцов делается заметным.

По нашим данным—небные пластинки вертикальные, видны хоаны. Обособление носовой перегородки только начинается.

Стадия 37. По Дюфору—пальцы передних и задних конечностей полностью выделяются. Чешуи дифференцируются на всей лапке и лопатке. Глазные яблоки менее выпуклы, веки развиваются, их внутренний край овален. Голова очень густо покрыта точками пигментина. На теле хорошо видны чешуи.

По нашим данным—голова сильно пигментирована, у части зародышей заметно образование щитков на морде. Слуховая перепонка хорошо выражена. На этой стадии развития у одних эмбрионов небные пластинки вертикальные, а у других—горизонтальные и расположены по бокам языка. Носовая перегородка хорошо видна. Отчетливо выражена полость между крышей черепа и небными пластинками. Когти хорошо видны. Копулятивные выросты ввернуты во внутрь. У бисексуальных эмбрионов можно различить пол зародышей: у самцов вершины копуля-

тивных выростов разделяются на две самостоятельные головки, а у самок они убираются во внутрь. У партеногенетических эмбрионов отчетливо видно, что все они являются самками.

Стадия 38. По Дюфору—пальцы хорошо сгибаются. Внутренний край века доходит до хрусталика.

По нашим данным—голова сильно пигментирована. Слуховая перепонка отчетливо видна. На хвосте и на брюшной стороне видны поперечные чешуи.

Стадия 39. По Дюфору—лапка и пальцы покрыты вполне дифференцированной чешуей. Веки чешуйчатые. Начинается пигментация чешуй на спине. Щитки начинают дифференцироваться на морде и на нижней челюсти. Остальная часть головы еще не покрыта чешуей.

По нашим данным—на висках появились височные щитки, на морде хорошо выражены межчелюстные и лобносовые щитки. Большие щитки дифференцированы и на голове, нижней челюсти и на горле. Теменные отчетливо выражены, но резких границ между ними нет. Небные пластинки в горизонтальном положении, язык спаян в задней своей части с нижней челюстью, которая полностью сформирована, хорошо видны хоаны и носовые отверстия. Края век дошли до зрачка, при этом они пигментированы. Появились преанальные и анальные щитки. Чешуи на теле хорошо видны. Вся спина пигментирована, заметны начальные стадии образования рисунка.

У самок копулятивные выросты ввернуты во внутрь, у самцов они принимают характерный вид раздвоенных мужских гемипенисов.

Стадия 40. По Дюфору—чешуи на конечностях вполне дифференцированы и пигментированы. Эмбрион приобретает пигментацию, которая сохраняется при рождении. На голове дифференцируются большие головные чешуи. Чешуи на теле также вполне дифференцированы. На верхней челюсти видны слегка возвышающийся яйцевой зуб, используемый эмбрионом при разрезании яйцевой оболочки.

По нашим данным—веки хорошо развиты, образовались верхнересничные и нижнересничные чешуи. Видны бедренные поры. На голове и на теле как щитки, так и чешуи вполне развиты. К этому сроку эмбрион приобретает отчетливую пигментацию, характерную для данного вида. Хорошо виден рисунок спины, который несколько бледнее, чем во время вылупления.

Как видно из таблицы и рисунков 1—16а, темпы эмбрионального развития партеногенетического вида *L. armeniaca* (вес, длина тела и конечностей, появление пальцев, когтей, вторичного неба, щитков, пигментации, гениталиев) превосходят таковые у бисексуального вида *L. sax. valentini*. У *L. armeniaca* переход небных пластинок из вертикального положения в горизонтальное завершается до 30-го дня развития, тогда как у *L. sax. paigensis*—лишь к 35 дню; среди тридцатидневных эмбрионов имеются особи с вертикальными и горизонтальными небными пластинками. В то же время триплоидные эмбрионы по темпам развития опережают эмбрионы как партеногенетических, так и бисексуальных ящериц.

У гибридов процесс формирования вторичного неба не исследовался.

Из сказанного следует, что начальные стадии эмбрионального развития у партеногенетической *L. armeniaca* протекают быстрее, чем у бисексуальной *L. sax. paigensis*. Вполне возможно, что ускорение темпов начальной стадии эмбрионального развития *L. armeniaca* является одним из видов приспособлений, способствующих сохранению вида в суровых климатических условиях. Это согласуется с ранее полученными данными

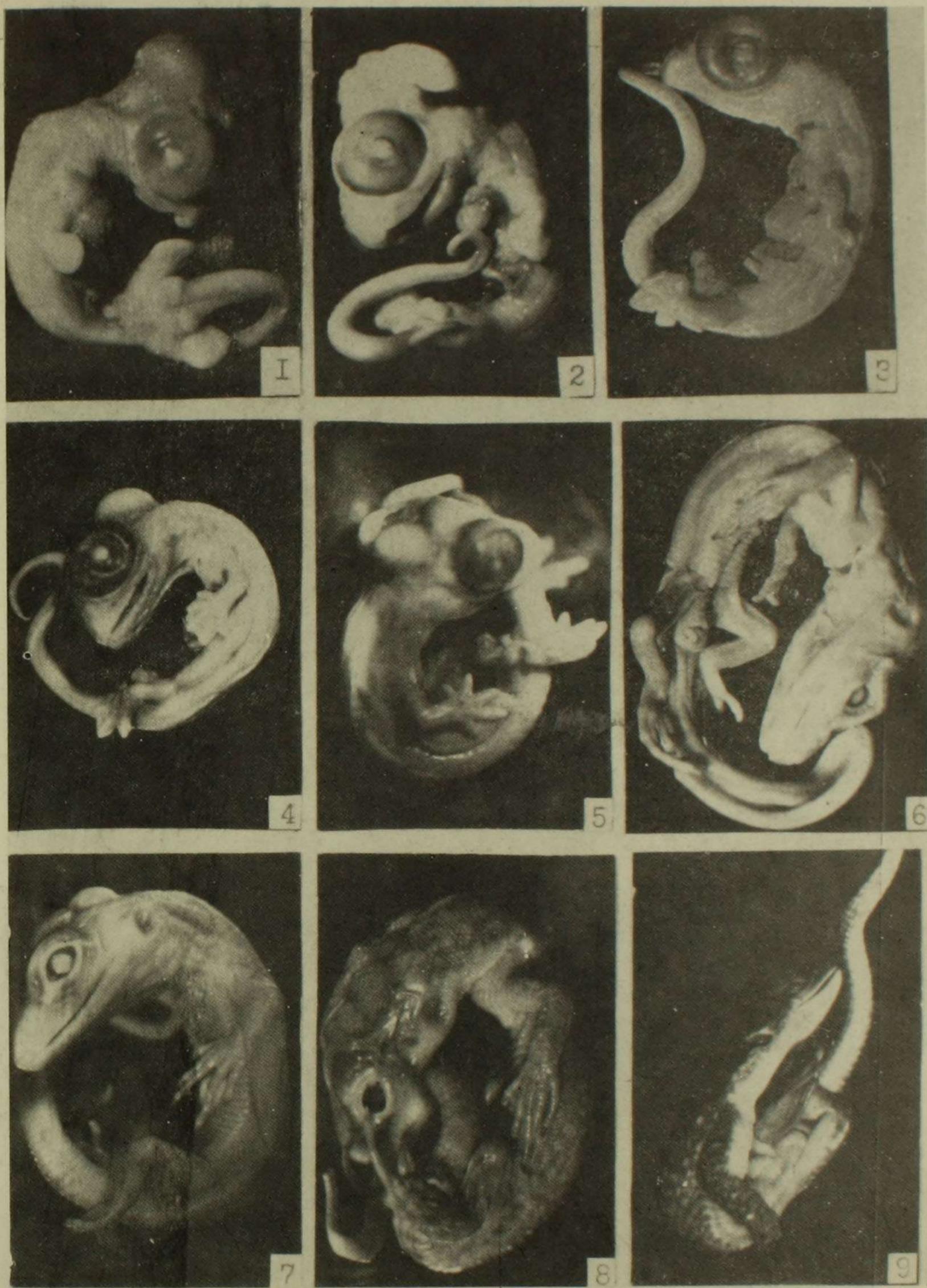


Рис. 1—9. Общий вид партеногенетического эмбриона *L. armeniacus* на разных стадиях развития.

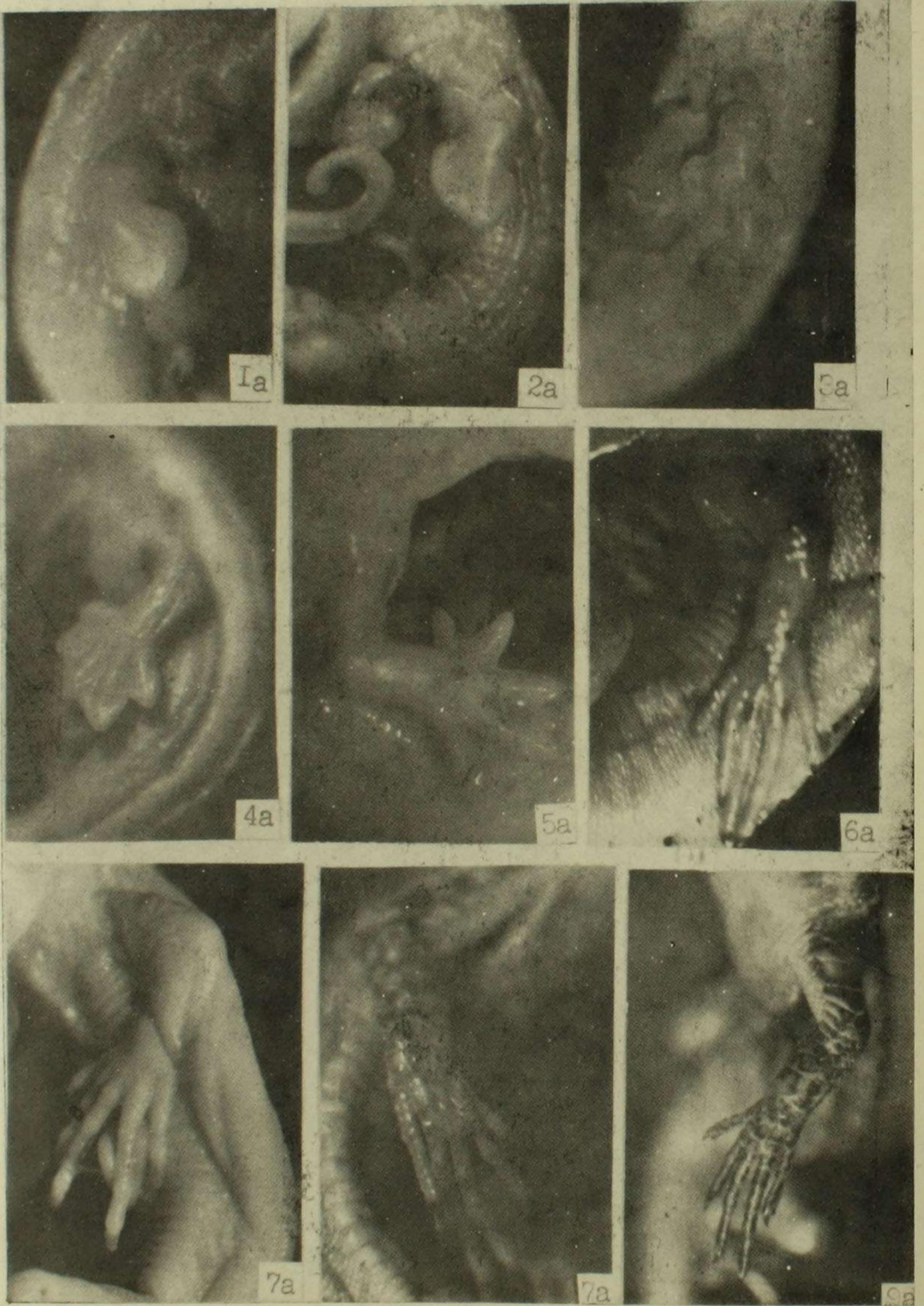


Рис. 1а—9а. Передние конечности партеногенетического эмбриона *L. armeniaca* на разных стадиях развития.

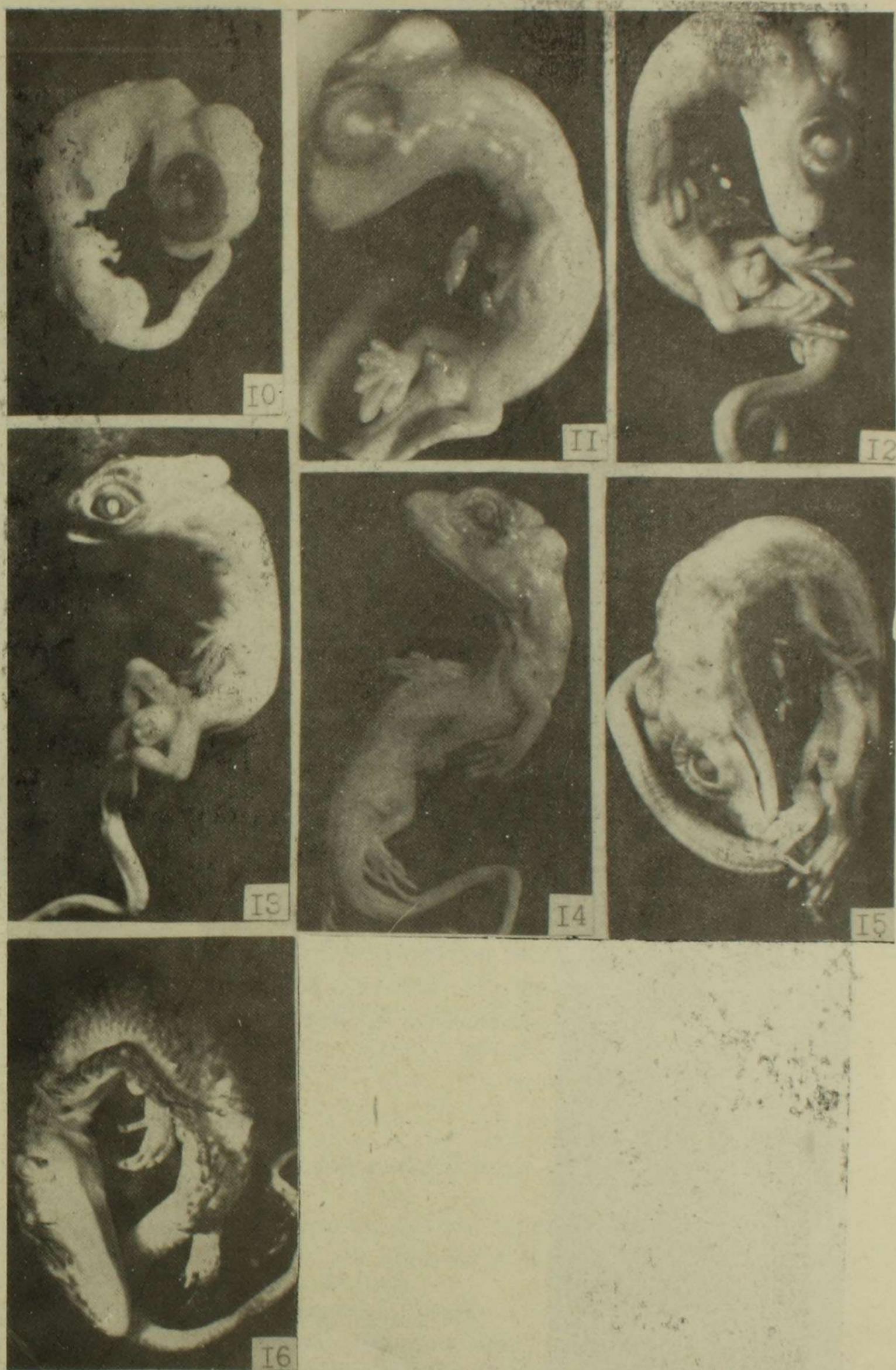


Рис. 10—16. Общий вид бисексуального эмбриона *L. s. pairensis* на разных стадиях развития.

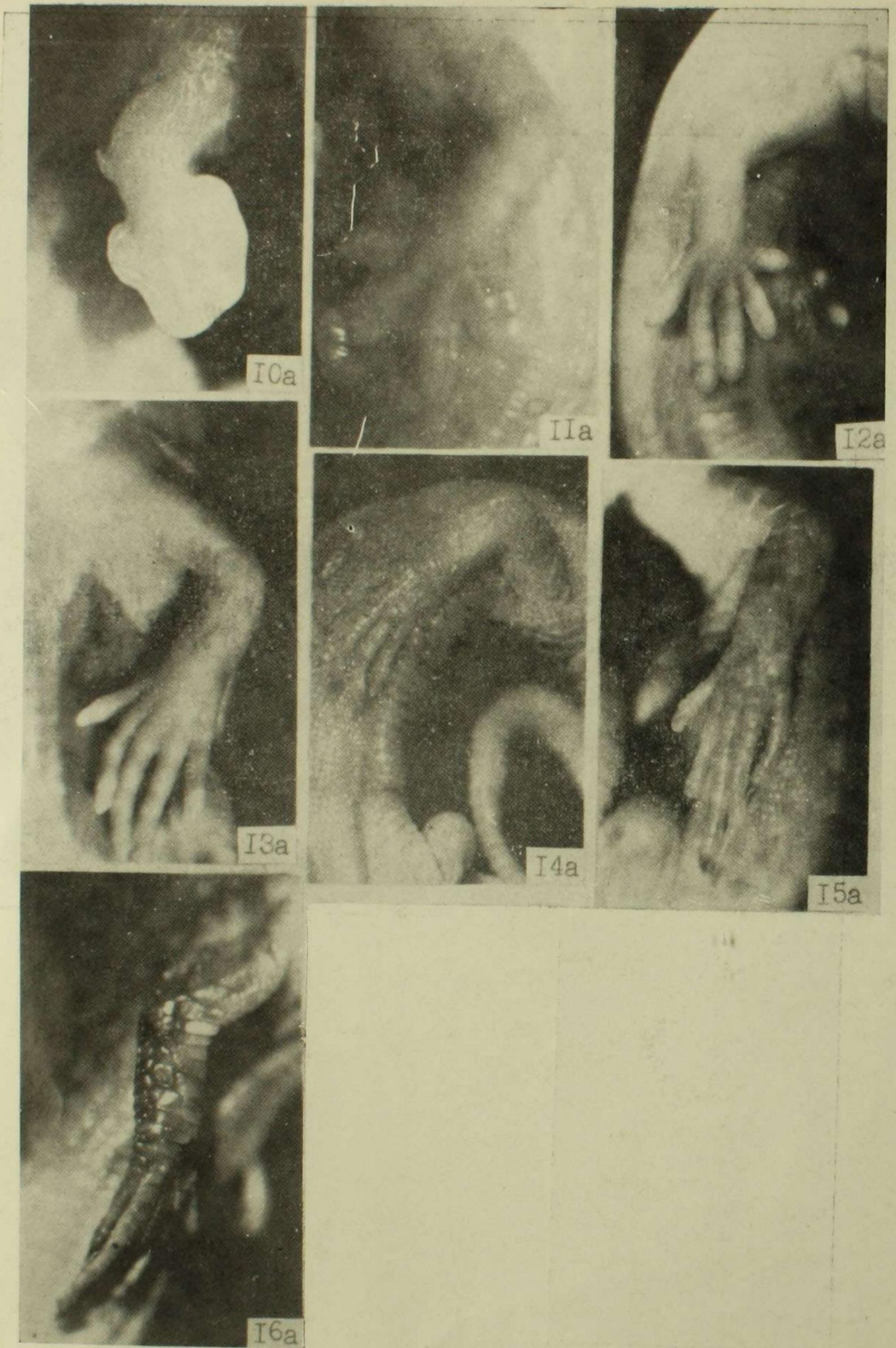


Рис. 10а—16а. Передние конечности бисексуального эмбриона *L. s. pairensis* на разных стадиях развития.

[3] о том, что численность партеногенетических форм в популяции выше, чем у бисексуальных.

Темпы эмбриогенеза у триплоидных эмбрионов намного опережают эмбриогенез партеногенетических, и особенно бисексуальных, ящериц. По-видимому, это обусловлено явлением обычного в таких случаях гетерозиса, происходящего в результате гибридизации.

Ереванский государственный университет,
кафедра зоологии

Поступило 13.IX 1970 г.

Ֆ. Գ. ԳԱՆԻԵԼՅԱՆ

ՈՐՈՇ ՏԵՂԵԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿՈՒՍԱԾԻՆ ԵՎ ԲԻՍԵՔՍՈՒԱԼ
ԺԱՅՌԱՅԻՆ ՄՈՂԵՍՆԵՐԻ ԷՄԲՐԻՈԳԵՆԵՏԻ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է երկու տեսակ ժայռային մողեսների, կուսածին *L. armeniaca*, բիսեքսուալ *L. s. nairensis* և նրանց տրիպլոիդ հիբրիդների համեմատական էմբրիոգենեզը՝ սկսած ինկուբացիայի 10-րդ օրից մինչև ձագերի դուրս գալը:

Հետազոտությունները ցույց տվեցին, որ կուսածին *L. armeniaca*-ի էմբրիոնալ զարգացման տեմպերը (կշիռը, մարմնի և վերջավորությունների երկարությունը, մատների, ճանկերի, երկրորդային քիմքի, վահանիկների, պիգմենտացիայի առաջացումը) գերազանցում են բիսեքսուալ *L. s. nairensis*-ի տեմպերին: Իսկ տրիպլոիդ էմբրիոնները, իրենց զարգացմամբ, գերազանցում են ինչպես բիսեքսուալ այնպես էլ կուսածին էմբրիոնների զարգացման տեմպերին, որը, ըստ երևույթին, կապված է հիբրիդիզացիայի ժամանակ առաջացող հետերոզիսի հետ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Даниелян Ф. Д. Зоологический журнал, т. 29, вып. 7, 1970.
2. (Даревский И. С. и Даниелян Ф. Д.) *Darevsky I. S. and Danieljan F. D. Journal of Herpetology* 2, 3—4:65—69, 1968.
3. Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа. 1967.
4. Корнева Л. Г. Зоологический журнал, 28, вып. 1, 1969.
5. Лотош Е. А. Экспериментальный анализ развития вторичного неба у эмбрионов мышей. Автореферат диссертации. Л., 1966.
6. Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии. М., 1938.
7. Bellairs A. d'A. *British J. Herpetol.* 2, 10, 171—176, 1960.
8. Bellairs A. d'A. *J. Zoo. London*, 153, p. 2, 1967.
9. Deraniyagala P. E. P. *Spolia Zeylanica*, 28, part II:161—166, 1958.
10. Dufaure J. P. *Compt. rend. Acad. Sci.* 253, 9:1130—1131, 1961.
11. Dufaure J. P. *Arch. d'anatomic microscopique et de morphologie experimentale* 55, 3:437—537, 1966.

12. *Dufaure J. P. et Hubert J.* Arch. d'anatomic microscopique et de morphologie experimentale, 50, 3:309—327, 1961.
13. *Dufaure J. P. et Hubert J.* Bull de la Soc. Zoo de France, 91, 4:779—788, 1966.^e
14. *Pasteels J. J.* Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique, 87:217—241, 1957.
15. *Raynaud A. C.* R. Acad. Sie. Paris, 255:2829—2831, 1969.
16. *Raynaud A. C.* R. Acad. Sie. Paris, 254:2436—2438, 1962.