

УДК 598.132(574.52)

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ САМЦОВ СРЕДНЕАЗИАТСКОЙ ЧЕРЕПАХИ (*TESTUDO HORSFIELDI*) В КАЗАХСТАНЕ

БРУШКО З. К.

Гистологическое исследование семенников 34 самцов среднеазиатской черепахи показало, что весной гонады находятся в неактивном состоянии и оплодотворение осуществляется за счет сперматозондов, хранящихся в придатках. Сперматогенез возобновляется в середине мая, нарастает в июне-июле, а в августе начинается отток половых клеток в придатки. У животных с укороченным периодом активности заблаговременная подготовленность самцов к брачному сезону и длительная жизнеспособность сперматозондов, видимо, способствует раннему спариванию и оплодотворению самок, овулирующих в начале и конце периода размножения. Полноценность сперматогенетического цикла зависит от упитанности животных. Установлены различия в характере накопления питательных веществ в печени особей разного пола, связанные с функциональной активностью гонад, которая у самцов и самок не совпадает. Приведены материалы по брачному поведению черепах.

Изучению размножения среднеазиатской черепахи *Testudo horsfieldi* посвящено много работ, однако исследователи основное внимание уделяют развитию половых продуктов самок (Сергеев, 1941; Параскив, 1956; Чернов, 1959; Яковлева, 1964; Брушко, 1978)¹. Материалы же о самцах ограничиваются описанием брачного поведения, данными о размерах семенников и наступлении периода полового созревания.

В зарубежной и отечественной литературе сперматогенез чешуйчатых рептилий освещен достаточно полно, но сравнительно мало сведений относительно черепах, а для среднеазиатской черепахи данные такого характера совершенно отсутствуют. Гистологические изменения половых желез в сезонном аспекте прослежены у *Trionyx sinensis* (Lofts, Tsui, 1977), *Chrysemys picta* (Callard et al., 1976) и у *Chelydra serpentina* (Mugrhy, 1973). Установлена обратная связь между сперматогенетической активностью семенных канальцев и секрецией интерстициальной ткани, где содержание липидов и гонадотропного гормона не остается постоянным. Изменение накопляемости липидов в цитоплазме интерстициальных клеток обнаружено и у *Testudo graeca* (Unsicker et al., 1975).

В настоящей работе с помощью гистологического метода исследования прослежен сперматогенетический цикл среднеазиатской черепахи и приведены материалы об особенностях брачного периода животных.

Материал собран в пустынных районах в среднем течении р. Или (Алма-Атинская обл.). Использованы семенники и придатки 22 особей, отловленных с марта по август 1975—1977 гг., и гонады 12 самцов, содержавшихся в неволе. Половые железы фиксировали в спирт-формалине, заливали в парафин, срезы толщиной 8—10 мкм окрашивали гематоксилином Бёмера — эозином и по Маллори. Средний диаметр семенных канальцев высчитан по 15—20 измерениям. Исследованы мазки из семенников, придатков и выводящих половых путей самок. Проведены наблюдения за поведением животных в брачный сезон.

¹ Среднеазиатскую черепаху предлагалось выделить в род *Agrionemys* (Khozatzky et Mlynarsky, 1966), однако в новом определителе пресмыкающихся СССР этот вид по-прежнему относят к роду *Testudo* (Банников и др., 1977).

В республиках Средней Азии самцы в массе приступают к размножению не раньше 9-летнего возраста. Наиболее позднее половое созревание (13—14 лет) отмечено в Таджикистане (Чернов, 1959). Несколько раньше (в возрасте 11—12 лет) оно наступает в Туркмении и Киргизии (Сергеев, 1941; Яковлева, 1964). В районе нашего исследования самцы начинают размножаться в возрасте 11—12 лет при длине карапакса 112—117 мм и весе 380—480 г (Брушко, Кубыкин, 1977). В Белуджистане в условиях домашнего содержания полноценное спаривание отмечено в возрасте 7 лет (Roberts, 1975). Нами обнаружено, что созревание половых клеток имеет место у самцов в возрасте 8—9 лет, но сперматогенез не достигает обычной интенсивности, и продуцирование сперматозондов ослаблено, что не позволяет считать этих животных полноценными производителями. К тому же первый половой цикл не всегда сопровождается спариванием, а если оно случается, то мелкие особи почти всегда оказываются оттесненными более сильными и крупными самцами. Примечательно, что самцы становятся половозрелыми значительно раньше, чем самки.

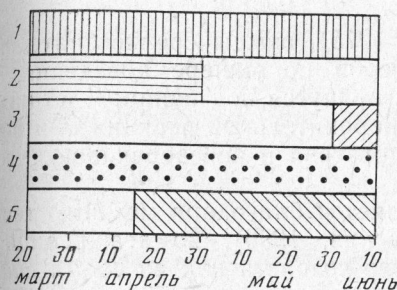


Рис. 1

Рис. 1. Половая ритмика среднеазиатской черепахи в период активности: 1 — сперматозоиды в придатках, 2 — период спаривания, 3 — возобновление сперматогенеза, 4 — фолликулы диаметром 20—28 мм, 5 — яйца в яйцеводах или отложены

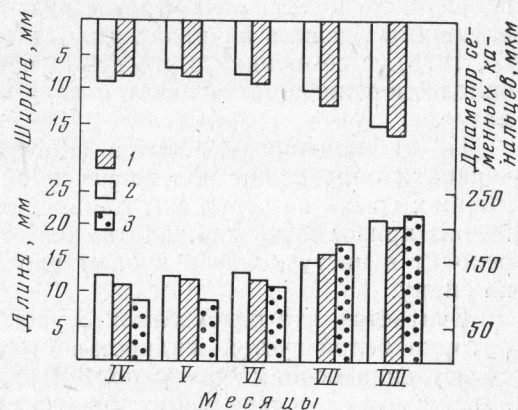


Рис. 2

Рис. 2. Сезонные изменения величины половых желез и диаметра семенных канальцев: 1, 2 — левый и правый семенники; 3 — диаметр семенных канальцев

Половой диморфизм, выражающийся в большей величине самок и в более длинном хвосте самцов, начинает проявляться в возрасте 5—7 лет (Сергеев, 1941; Яковлева, 1964; Брушко, Кубыкин, 1977). Кроме этих признаков, самцы выделяются значительной вогнутостью задней части пластрона и большей длиной коготка на кончике хвоста (Roberts, 1975).

Среднеазиатская черепаха ведет активный образ жизни с последней декады марта по 1-ю декаду июня. Остальное время она находится в спячке и на поверхности появляются лишь единичные особи и то на короткий промежуток времени.

Мнения исследователей о повторности спаривания расходятся. Одни полагают, что оно происходит перед каждой кладкой, т. е. 2—3 раза в сезон (Параскив, 1956; Чернов, 1959; Яковлева, 1964). Сергеев (1941) считает, что оно бывает лишь однажды. Наполненность придатков семенников сперматозоидами в течение всего периода активности свидетельствует в пользу растянутого и многократного спаривания (рис. 1), однако, судя по поведению черепах, оно ограничено коротким промежуток времени. В исследованном районе спаривание начинается почти

сразу после пробуждения черепах — в конце марта, достигает пика в апреле, а в начале мая спаривание становится исключением, хотя в прежние годы оно было зарегистрировано в середине мая и даже позже (Параскив, 1956).

Спаривающиеся самцы почти всегда меньше и моложе самок (Брушко, 1977). Дополнительный материал показывает, что самцы мельче в среднем на 4 см (2,7—6,7), разница в возрасте достигает 6—7 лет. Возрастные различия спаривающихся особей отражают общую закономерность структуры популяции, где в массе половозрелые самцы гораздо моложе самок (Брушко, 1977). Спаривание черепах разного возраста отмечено и в Копетдаге (Атаев, 1979).

Несмотря на то, что весной все половозрелые самки имеют зрелые яйцеклетки и в одинаковой мере подготовлены к размножению, некоторые из них пользуются особым расположением самцов. В течение дня самцы могут спариваться с несколькими самками. У одних особей в это время фолликулы еще не овулировали, а другие черепахи имели яйца на разной стадии зрелости.

Отметим, что функциональная активность половых желез особей обоего пола имеет значительные различия (рис. 1). Так, в течение всего активного сезона в яичниках идет интенсивное развитие ооцитов (Брушко, 1978), а семенники в это время пребывают в относительном покое и оплодотворение обеспечивается сперматозоидами, хранящимися в придатке.

По наблюдениям Робертса (Roberts, 1975), самцы среднеазиатской черепахи определяют пол встреченной особи по манере поведения, а именно: самки не отражают нападения и прячутся под панцирь, но нам не раз приходилось наблюдать, как от оборонительной реакции они переходят в наступление — кусают преследователя и переворачивают его на спину.

Считается, что поиск самок осуществляется благодаря мечению территории белой густой жидкостью (Параскив, 1956), но эта реакция свойственна особям обоего пола и разного возраста как во время спаривания, так и в течение остального периода активности. Подобным образом ведут себя черепахи, появляющиеся на поверхности в июле-августе и при одиночном содержании в неволе. Вполне вероятно, что выделение анальных пузырей черепах разного пола и возраста в различных случаях играет разную роль.

Допуская возможность сохранения сперматозоидов в половых путях самок, что доказано для каролинской черепахи (Hattan et al., 1975) и предполагается для средиземноморской (Мухелишвили, 1970), мы исследовали мазки из разных отделов яйцеводов от 29 особей. У 17,2% самок мужские половые клетки обнаружены в маточном отделе яйцеводов и во влагалище в апреле, мае и 1-й декаде июня, когда спаривание было завершено. Сперматозоиды имелись у особей с развивающимися ооцитами, у самок с яйцами в известковой оболочке и в промежутках между кладками яиц. Видимо, такой способ размножения способствует более ранней овуляции и появлению раннего приплода. В наших условиях это приобретает значение в случае невозможности встречи партнеров из-за неблагоприятной погоды или низкой численности черепах.

В брачный период для самцов характерна повышенная двигательная активность. Занятые поисками и преследованием самки, они кормятся урывками и поспешно, но за короткое время успевают создать значительные энергетические запасы (см. таблицу), неодинаковые у особей разного пола. Несколько повышенный относительный вес печени самцов в апреле по сравнению с самками объясняется более ранним их выходом после зимовки. К тому же у самок в это время энергетические ресурсы идут на развитие половых продуктов, и значительное их увеличение наступает только в июне, когда завершаются формирование и откладка

Изменение относительного веса печени среднеазиатской черепахи

Пол	Индекс печени, %					
	апрель	n *	май	n	июнь	n
Самки	2,9±0,25	13	4,3±0,23	23	7,9±0,62	10
Самцы	4,1±0,23	12	6,1±0,11	9	7,9±0,92	3

* n — число обследованных особей.

яиц и функция яичников угасает. У самцов накопление запасных веществ в течение сезона протекает более равномерно. Ко времени залегания в спячку самцы и самки имеют одинаковый вес печени.

Парные семенники с примыкающими придатками и почками, как правило, располагаются в нижней части полости тела на одном уровне. Различия в величине правого и левого семенников незначительны (рис. 2). Среди особей одного возраста более крупные имеют несколько увеличенные гонады. Отметим, что функциональная активность гонад среднеазиатской черепахи отлична от другого сухопутного вида — средиземноморской, для которой установлено три спаривания, соответствующие трем пикам увеличения половых желез (Банников, 1951). У среднеазиатской черепахи в брачный период размер гонад незначителен. Их величина ощутимо возрастает в июле, когда животные находятся в спячке (рис. 1).

Соответственно размерам семенников в конце марта — апреле сперматогенетическая активность половых желез не выражена. Семенные каналцы диаметром 88,6 мкм содержат неполный или 1—2, иногда 3 ряда сперматогониев (рис. 3, А). Полость каналцев заполнена остатками резорбированных клеток. В собирательных каналцах и в каналцах, расположенных по периферии органа, встречаются небольшие скопления сперматозоидов, оставшиеся после оттока их основной массы в придаток. Семенные каналцы разделены мощными прослойками интерстициальной ткани с обильно секретирующими эпителиальными клетками. При рассечении каналцев придатков из них извергаются густки сперматозоидов в виде светлых трубочек длиной 0,7—0,8 мм (рис. 3, Б). Наполненность каналцев сперматозоидами неодинакова. Некоторые из них совершенно опустошены, что, вероятно, связано с порционным поступлением половых клеток из семенника либо с их оттоком в период спаривания.

В середине мая у большинства самцов начинается активация герминативного эпителия, но на размерах гонад это еще не отражается. Происходит увеличение диаметра семенных каналцев (90,3 мкм) и возрастает их наполняемость. Плотно лежащие сперматогонии и сперматоциты образуют многослойный пласт высотой 30—35 мкм. В отдельных участках, где деление клеток особенно хорошо выражено, встречаются единичные сперматиды. Накопление клеток герминативного эпителия несколько увеличивается в конце мая. Примечательно, что интенсивность процесса сперматогенеза в разных частях гонады не всегда одинакова и это отражается на топографии клеток и диаметре семенных каналцев. Межуточные элементы развиты хорошо, и придатки полностью заполнены сперматозоидами. У отдельных особей процесс сперматогенеза протекает вяло. Митотические фигуры встречаются редко, и зародышевый эпителий представлен в основном сперматогониями.

В июне величина гонад почти не изменяется, хотя диаметр семенных каналцев несколько увеличивается (105 мкм). Наблюдается дальнейшее накопление сперматогониев и сперматоцитов, образующих слой 40—50 мкм. Сперматиды встречаются в умеренном количестве.

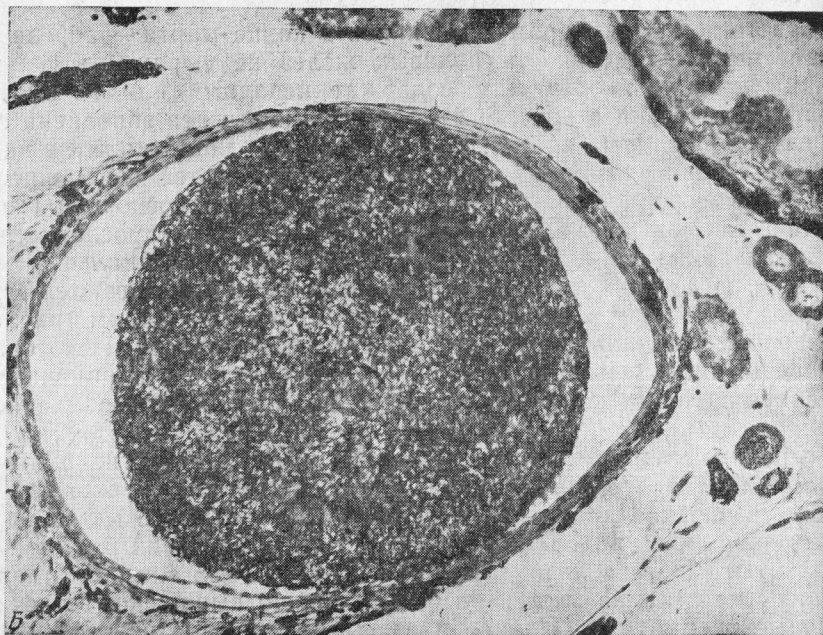
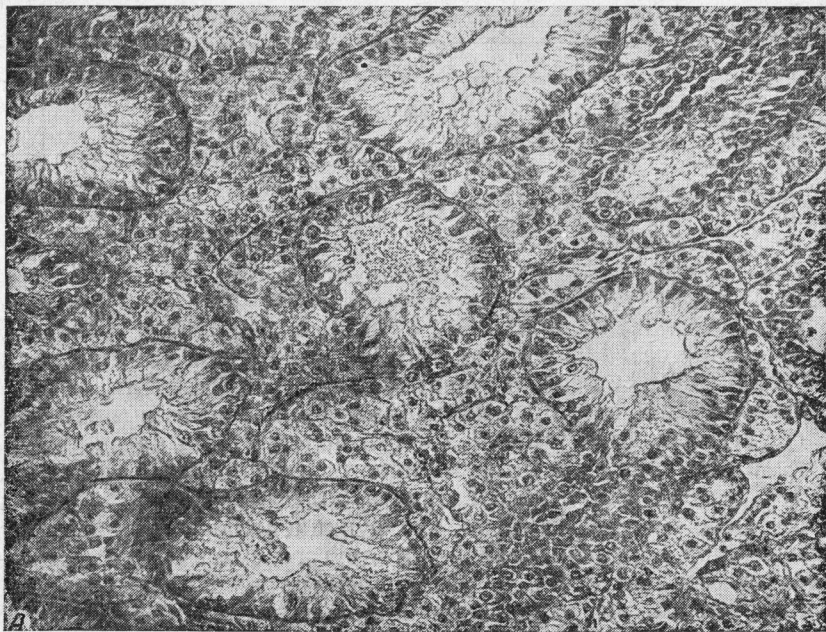
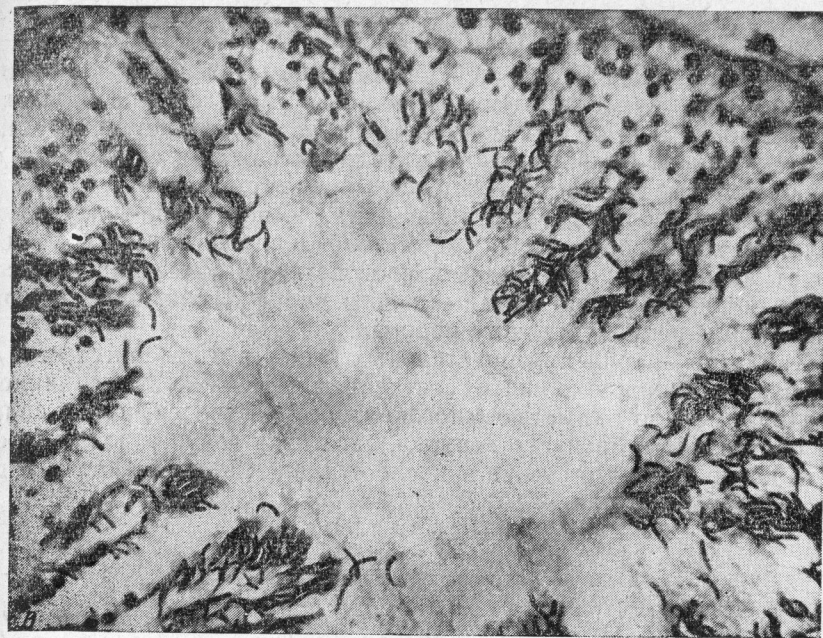


Рис. 3. Семенные каналцы среднеазиатской черепахи; окраска гематоксилином Бёмера — эозином: А — самец, добытый в апреле, герминативный эпителий представлен в основном сперматогониями (увеличение $\times 250$); Б — поперечный срез каналца придатка семенника в период спаривания, просвет заполнен сперматозоидами ($\times 250$); В — семенные каналцы в период формирования сперматозоидов в конце июля ($\times 600$)

В июле заметное увеличение размеров семенников и семенных каналцев происходит за счет возрастания числа сперматоцитов и сперматид, находящихся на разной стадии зрелости. Тестикулярный цикл вступает в фазу спермиогенеза (рис. 3, В). Зрелые половые клетки свободно плавают в просветах каналцев и начинают заполнять придаточные



железы. Наблюдается значительное уменьшение междуточных элементов железы. Интересно, что очень старые самцы тоже имеют высокий уровень сперматогенетической активности и наравне с более молодыми обеспечивают воспроизводство популяции.

В августе семенные каналцы продолжают оставаться сильно расширенными (220 мкм), хотя их содержимое ввиду снижения митотической активности и эвакуации сперматозоидов в придаток уменьшается. Зародышевый эпителий состоит в основном из сперматид и сперматозоидов на разной стадии формирования. Интерстициальная ткань сохраняется в виде тонких прослоек между плотно прилегающими друг к другу семенными каналцами.

О процессах, происходящих в гонадах в последующий период, в какой-то степени можно судить по половым железам черепах, добытых в апреле-мае и содержавшихся в виварии до весны следующего года. Условия их содержания, к сожалению, были далеки от оптимальных. К тому же не удалось обеспечить летнюю и зимнюю спячки животных, вынужденных бодрствовать в течение всего периода пребывания в неволе. Несмотря на одинаковые условия содержания, степень нарушения функции половых желез у различных особей оказалась неодинаковой. Среди животных, забитых в октябре, ноябре, январе и марте, дегенеративные процессы были глубже выражены у более истощенных. Это проявилось в сильном угнетении паренхимы (сужении семенных каналцев и утолщении их оболочки) и массивном развитии междуточных элементов гонады. У другой группы животных герминативный эпителий был представлен гораздо богаче, а междуточная ткань развита умереннее. Придатки этих самцов содержали небольшое число сперматозоидов, сохранившихся от прежнего цикла размножения.

Изложенные результаты позволяют сделать следующие выводы.

1. В отличие от самок, овуляторный цикл которых повторяется несколько раз в году, у самцов существует один половой цикл. Функциональная активность половых желез самцов и самок не совпадает. С конца марта до середины мая семенники находятся в состоянии относительного покоя и зрелые сперматозоиды содержатся в основном в придатке.

У самок же в это время происходит созревание фолликулов и формирование яиц.

2. Для размножения будущей весной сперматогенез возобновляется в середине мая, нарастает в июне-июле, достигая стадии образования сперматозоидов, а в августе начинается опустошение семенных канальцев; затем гонады остаются в относительном покое, и спаривание обеспечивают половые клетки, хранящиеся в придатке.

3. Заблаговременная подготовленность самцов к брачному сезону и длительная жизнеспособность сперматозоидов, способных сохраняться в придатках круглый год, видимо, способствуют более раннему спариванию и оплодотворению максимального числа самок, овулирующих в начале и конце репродуктивного периода.

4. Характер накопления питательных веществ в печени самцов и самок связан с функциональным состоянием семенников и яичников.

5. Принимая во внимание многократное участие самцов в спаривании и растянутасть брачного периода, заготовку черепаш следует осуществлять после брачного сезона и после откладки первой партии яиц, начиная со 2-й декады мая.

ЛИТЕРАТУРА

- Атаев Ч., 1979. Материалы по экологии среднеазиатской черепахи Копетдага.— В кн.: Охрана природы Туркменистана. Ашхабад: вып. 5, с. 161—167.
- Банников А. Г., 1951. Материалы к познанию биологии кавказских черепах.— Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та, т. 18, № 1, с. 129.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Шербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 415 с.
- Брушко З. К., 1977. Материалы по размножению среднеазиатской черепахи в Южном Прибалхашье. Герпетол. сб.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 74, с. 32—35.— 1978. Размножение среднеазиатской черепахи в Алма-Атинской области.— Изв. АН КазССР, сер. биол., № 2, с. 16—22.
- Брушко З. К., Кубыкин Р. А., 1977. Морфологические особенности среднеазиатской черепахи в некоторых популяциях Южного Прибалхашья.— Изв. АН КазССР, сер. биол., № 3, с. 30—37.
- Мухелишвили А., 1970. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 242 с.
- Параскив К. П., 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 328 с.
- Сергеев А. М., 1970. Материалы по биологии размножения степной черепахи (*Testudo horsfieldi* Gray).— Зоол. ж., т. 20, № 1, с. 118—134.
- Чернов С. А., 1959. Фауна Таджикской ССР. Пресмыкающиеся. Т. 18. Душанбе: Изд-во ТаджССР, 204 с.
- Яковлева И. Д., 1964. Пресмыкающиеся Киргизии. Фрунзе: Илим, 270 с.
- Callard I. P., Callard G. V., Lance V., Eccles S., 1976. Seasonal changes in testicular structure and function and the effects of gonadotropins in the freshwater turtle *Chrysemys picta*. Gen. and Compar. Endocrinol., v. 30, № 3, pp. 347—356.
- Hattan L., Gist D. H., 1975. Seminal receptacles in the eastern box turtle *Terrapene carolina*.— Copeia, № 5, pp. 505—510.
- Lofts B., Tsui H. W., 1977. Histological and histochemical changes in the gonads and epididymises of the male soft-shelled turtle, *Trionyx sinensis*.— J. Zool., v. 181, № 1, pp. 57—68.
- Khosatzky L. J. et Mlynarski M., 1966. *Agrionemys* n. g. (Testudinidae) nouvelle genre de tortue terrestre. Bull. Acad. Pol. Sci. C. I. II, 14(2), S. 123—152.
- Roberts T. J., 1975. A note on *Testudo horsfieldi* Gray, the Afghan tortoise or Horsfield's four-toed tortoise.— J. Bomlay Natur. Hist. Soc., v. 72, № 1, pp. 206—209.
- Unsicker K., Burnstock G., 1975. Myoid cells in the peritubular tissue (lamina propria) of the reptilian testis. Cell and Tissue Res., v. 163, № 4, pp. 545—560.
- White J. B., Murphy G. G., 1973. The reproductive cycle and sexual dimorphism of the common snapping turtle *Chelydra serpentina serpentina*.— Herpetologica, v. 29, № 3, pp. 240—246.

Институт зоологии
Академии наук
Казахской ССР
(Алма-Ата)

Поступила в редакцию
10 декабря 1979 г.

THE REPRODUCTIVE CYCLE OF THE HORSFIELD'S TERRAPIN (*TESTUDO HORSFIELDI*) MALES IN KAZAKHSTAN

BRUSHKO Z. K.

Institute of Zoology, Academy of Sciences of the Kazakh SSR (Alma-Ata)

Summary

A histological study of testes from 34 Horsfield's terrapin males has shown that in spring the gonads are inactive and fertilization is realized at the expense of spermatozoa kept in the appendages. The spermatogenesis is resumed in June, intensified in July, and the outflow of sex cells in the appendages begins in August. In the animals with the shortened period of activity, the early preparation of males for the nuptial season and long-term viability of spermatozoa appear to contribute to the early mating and fertilization of females ovulating in the beginning and end of the period of reproduction. The completeness of spermatogenic cycle depends on the «condition» of animals. Differences were established in the accumulation of nutrients in the liver of animals of different sex which are connected with the functional activity of gonads, different in males and females. The materials are given on the nuptial behaviour of terrapins.