

КОНСТРУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ: ЭКОЛОГИЯ, МОРФОГЕНЕЗ, ЭВОЛЮЦИЯ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. В соответствии с образом жизни водные и сухопутные черепахи обладают разными конструктивными чертами строения панциря. Цель исследования – на основе сравнительного анализа хода онтогенеза карапакса у водных и сухопутных черепах установить морфогенетические причины появления конструктивных различий и определить их эволюционное значение.

Материалы и методы. Основным материалом послужила коллекция разновозрастных особей болотной (*Emys orbicularis*) и средиземноморской (*Testudo graeca*) черепах из фондов СПбГУ. Изготовлены и изучены тотальные препараты, окрашенные ализарином и просветленные в глицерине. Дополнительным материалом послужили коллекции панцирей взрослых черепах, хранящиеся в ЗИН РАН.

Результаты и выводы. Конструктивные различия в строении костного панциря у водных и сухопутных черепах связаны с различной степенью развития роговых производных – щитков и борозд. Установлено, что погружение борозд в дерму может приводить к локальным изменениям ее структуры и создавать условия для ускорения процесса оссификации. Водные черепахи обладают относительно тонкими роговыми покровами и их борозды не оказывают заметного влияния на рост костных пластинок. В результате кости карапакса разрастаются по периферии относительно равномерно. Это обуславливает единообразие элементов костальной и невральнй серий, узкую форму невральнй пластинок и их частую редукцию, формирование широких, выходящих (медиально) за рамки маргинальных щитков периферальных пластинок. У сухопутных черепах (*Testudinidae*) роговые покровы значительно толще и их борозды оказывают влияние на рост костных элементов. В результате костные пластинки разрастаются в дерме неравномерно, быстро расширяясь в зонах под роговыми бороздами и медленно вне этих зон. Это обуславливает основные отличительные черты карапакса тестудинид: попеременную клиновидность костальных пластинок, чередование восьми- и четырехугольных невральнй пластинок, ограничение роста периферальных пластинок плевромаргинальными бороздами. В отличие от водных черепах карапакс тестудинид обладает значительной эволюционной стабильностью, что обусловлено наличием дополнительного морфогенетического фактора, связанного с гипертрофией эпидермальных структур и усилением их влияния на дермальный остеогенез.

Ключевые слова: водные и сухопутные черепахи, панцирь черепах, морфогенез, эволюция.

¹ Исследование поддержано грантом РФФИ № 18-04-01082.

© Черепанов Г. О., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

CONSTRUCTIVE FEATURES OF THE TORTOISE SHELL: ECOLOGY, MORPHOGENESIS, EVOLUTION

Abstract.

Background. In accordance with ecology, aquatic and terrestrial turtles have different structural features of their shell. The purpose of the study is to carry out a comparative analysis of the bony carapace development in ecologically different turtles, to identify morphogenetic causes of structural differences and their evolutionary significance.

Materials and methods. The main material is a collection of specimens of *Emys orbicularis* and *Testudo graeca* of different ages stained with alizarin and located at St. Petersburg State University. Additional materials are shells of adult turtles from the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences.

Results and conclusions. Differences in the shell design of aquatic and terrestrial turtles are associated with degree of development of horny scutes and sulci. It was found that invagination of the sulci into the dermis can lead to local changes of dermal structure and to acceleration of ossification process. Aquatic turtles have relatively thin horny integument and their sulci do not have a noticeable effect on the growth of bony plates. As a result, the carapace bones grow relatively evenly around the periphery. This determines the uniformity of the costals and neurals, the narrow shape of the neurals and their partial reduction, the formation of wide peripherals that go medially beyond the marginal scutes. In terrestrial turtles (Testudinidae), horny scutes are thick and their sulci have a morphogenetic effect on bone formation. As a result, the bony plates grow unevenly, rapidly expanding in the areas under the sulci and slowly outside these zones. This determines the main distinctive features of testudinids: alternatively wedge-shaped costals, alternation of octagonal and tetragonal neurals and peripherals limited by pleuro-marginal sulci. The paper describes the specific mechanism of correlative links between the habitat, ontogenesis and definitive organization of the turtle shell.

Keywords: aquatic and terrestrial turtles, turtle shell, morphogenesis, evolution.

Введение

Черепашки характеризуются консервативным планом строения костного панциря. Однако их адаптация к различным условиям обитания привела к его конструктивному полиморфизму, выражающемуся в разнообразии формы слагающих панцирь костных пластинок [1, 2]. В соответствии со средой обитания – водной или наземной – черепахи обладают двумя конструктивными морфотипами панциря. При этом у морских и пресноводных черепах преобладают его гидродинамические характеристики, повышающие эффективность плавания [3], у сухопутных (в частности, у представителей семейства Testudinidae) – механические свойства, определяющие устойчивость к физическим нагрузкам [4, 5]. Эти морфофункциональные различия проявляются, главным образом, в строении спинного щита – карапакса (рис. 1). У водных черепах карапакс имеет обтекаемую форму и сформирован единообразными в каждой категории костными пластинками (костальные – прямоугольные или слабо клиновидные, невральные – как правило, шестиугольные). Панцирь этих черепах покрыт относительно тонкими роговыми покровами, причем у представителей ряда семейств (Carettochelyidae, Dermochelyidae, Trionychi-

дае) роговые щитки вообще отсутствуют. У большинства Testudinidae карапакс отличается высокой куполообразной формой. Его слагают разнообразные по форме костные пластинки: костальные – резко клиновидные с попеременно расширенными проксимальными и дистальными концами, невральные – чередующиеся четырех- и восьмиугольные. На панцире всегда присутствуют щитки с толстым и нарастающим с годами роговым слоем.

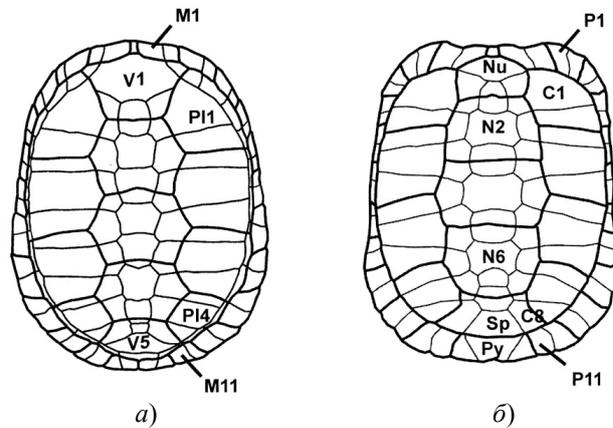


Рис. 1. План строения карапакса *Emys orbicularis* (а) и *Testudo graeca* (б) и номенклатура роговых щитков (а): М – маргинальный, Р – плевральный, V – вертебральный; и костных пластинок (б): С – костальная, N – невральная, Nu – нухальная, P – периферальная, Py – пигальная, Sp – супрапигальная; 1–11 – порядковые номера элементов

Чтобы выявить природу указанных различий, мы поставили перед собой следующие задачи: 1) провести сравнительное исследование онтогенеза карапакса у водных и сухопутных черепах; 2) установить морфогенетические причины появления конструктивных различий; 3) определить их эволюционное значение.

Материалы и методы

В качестве основных объектов исследования выбраны два вида черепах: болотная – *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), семейство Emydidae; и средиземноморская – *Testudo graeca* Linnaeus, 1758; семейство Testudinidae. Для указанных видов изготовлены серии препаратов, тотально окрашенных ализарином и просветленных в глицерине. Для выяснения variability костных пластинок изучены коллекции панцирей взрослых черепах из фондов Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ) и Зоологического института РАН (ЗИН РАН). Номенклатура щитков и пластинок карапакса дана по Р. Цангерлу [6] (см. рис. 1).

Результаты

В эмбриогенезе *E. orbicularis* и *T. graeca* роговые щитки и кости панциря закладываются на сходных стадиях и развиваются примерно одинаково [7]. Различия появляются на постнатальных стадиях и выражаются в характере роста костных пластинок.

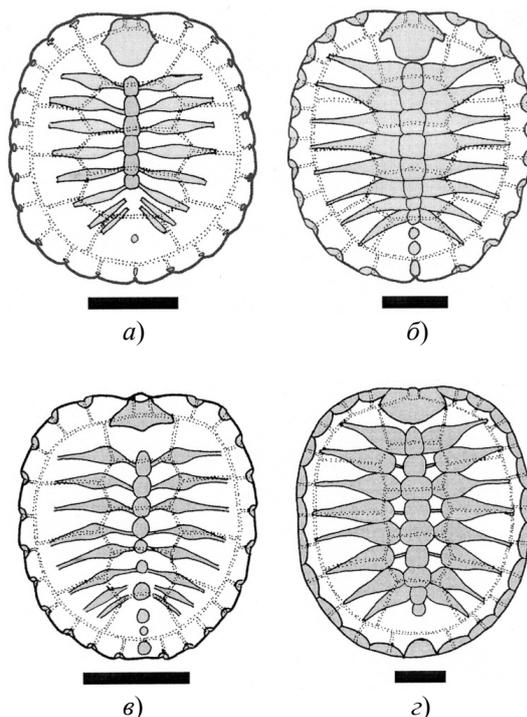


Рис. 2. Строение карапакса у молодых особей *Emys orbicularis* (а, б) и *Testudo graeca* (в, з) в возрасте: а, в – 2 месяца, б – 6 месяцев, з – 3 года. Костные пластинки затушеваны, роговые борозды показаны пунктиром. Масштаб 1 см

У *E. orbicularis* (рис. 2а, б) в возрасте 2 месяцев невральные супрапигальная и пигальная пластинки имеют овальную форму. Костальные пластинки ланцетовидные, одинаковые вне зависимости от положения роговых борозд. Периферальные пластинки лежат строго под интермаргинальными бороздами. Все пластинки свободные, шовных контактов не образуют. К шестому месяцу жизни костальные пластинки образуют контакты с невральными и между собой, консолидируя центральную часть карапакса. Дистальные отделы костальных пластинок разделены фонтанелями. Периферальные, пигальная и супрапигальные пластинки остаются свободными. В возрасте 4–6 лет консолидация костных элементов значительно возрастает, но еще сохраняются узкие косто-периферальные фонтанели. В 7-летнем возрасте карапакс полностью консолидирован. Невральных пластинок обычно семь, первая из них прямоугольная, остальные шестиугольные с короткими переднебоковыми сторонами. Костальные пластинки прямоугольные или слабо клиновидные независимо от расположения борозд (в норме у большинства видов черепах интерverteбральные борозды пересекают нечетные (I, III, V, VII) невральные пластинки, интерплевральные – проходят по четным (II, IV, VI) костальным элементам). Периферальные пластинки широкие, медиально выходящие за рамки маргинальных щитков.

У *T. graeca* (рис. 2в, з) в возрасте двух месяцев невральные пластинки имеют овальную форму, передние из них образуют короткие контакты (швы). Костальные пластинки расширены под плевровебральными бороздами в местах пересечения последних с интерverteбральными и интерплевраль-

ными. В соответствии со ступенчатым изгибом плевровебральных борозд расширенные участки четных костальных пластинок расположены более латерально в сравнении с нечетными (см. номенклатуру на рис. 1). Периферальные окостенения свободные, расположены под интермаргинальными бороздами. Супрапигальных пластинок две или три, они округлые, как и пигальная пластинка. У годовалых особей все невральные пластинки контактируют между собой. Костальные наиболее расширены под плевровебральными бороздами, здесь эти пластинки формируют швы, замыкая обширную невро-костальную фонтанель. Периферальные, пигальная и задние супрапигальные пластинки лежат свободно. В возрасте 3 лет расширенные под интервертебральными бороздами нечетные невральные пластинки образуют контакты с соответствующими костальными элементами. Таким образом, по бокам от отстающих в росте II, IV и VI невральных пластинок до этого единая невро-костальную фонтанель разделяется на три обособленных пары. Периферальные пластинки образуют контакты между собой. Дистальные части костальных элементов замыкают серию косто-периферальных фонтанелей. У 7-летних черепах панцирь консолидирован, его костные элементы приобрели типичную форму. Нечетные невральные пластинки прямоугольные, передняя удлинена, остальные почти квадратные, четные – широкие восьмиугольные (невральная формула: 4–8–4–8–4–8). Костальные пластинки клиновидные. В норме четные из них расширены в дистальных отделах под интерплевральными бороздами, нечетные – в проксимальных отделах под интервертебральными бороздами. При асимметричном расположении борозд нормальный характер клиновидности костальных пластинок нарушен и соответственно асимметричен. Периферальные пластинки образуют швы с костальными элементами строго под плевромаргинальными бороздами.

Обсуждение

Сравнительное исследование морфогенеза карапакса водных и сухопутных черепах показало, что своеобразная форма костальных и невральных пластинок у Testudinidae связана с особым строением их роговых покровов и, прежде всего, со значительным (в сравнении с водными таксонами) усилением роговых структур кожи – щитков и борозд. У *T. graeca* и *E. orbicularis* межвидовые различия в толщине и плотности рогового слоя становятся заметными на стадии вылупления. К этому времени кератинизированный слой щитков у *T. graeca* в два-три раза толще, чем у *E. orbicularis*, при этом роговые борозды у наземного вида в полтора раза глубже, чем у водного [7]. Эти количественные различия имеют принципиальное значение для процессов оксификации панциря черепах.

Общий механизм морфогенетического влияния эпидермальных производных на остеогенные процессы представляется следующим образом. Ограничивающие щитки карапакса роговые борозды в ходе развития постепенно вклиниваются в дерму и разделяют ее до этого гомогенный слой на региональные участки. Погружение борозд приводит к локальным изменениям строения дермы и, прежде всего, структуры ее коллагенового матрикса. В районах погружения борозд формируются крупные пучки коллагеновых волокон, чего нет в удаленных от борозд участках кожи. Известно, что коллагеновые волокна являются матрицей для осаждения остеобластов и кристал-

лов гидроксипатита – клеточной и минеральной основы кости [8]. Таким образом, характерная для черепах высокая потенция кожи к оссификации реализуется в первую очередь в этих зонах. Следовательно, эпидермальные борозды могут выступать в качестве морфогенетических организаторов, детерминирующих места закладки или направления роста костей панциря черепах. Это вполне очевидно в отношении периферальных пластинок, которые возникают исключительно в области борозд, разделяющих маргинальные щитки, и исчезают при их редукции, на пример, у Dermochelyidae и Trionychidae.

Что касается невральных и костальных пластинок, то у большинства видов черепах их форма и расположение не зависят от положения роговых производных. Это обусловлено, прежде всего, уникальной природой указанных элементов, которые развиваются за счет разрастания в дерме перихондральных костных манжеток остистых отростков позвонков и ребер [7, 9]. Очевидно, что их положение и форма задаются элементами осевого скелета, на базе которых они формируются. Ход оссификации невральных и костальных пластинок у ювенильных *E. orbicularis* подтверждает это заключение: все они разрастаются по периферии равномерно вне зависимости от мест расположения борозд. Это подтверждают данные по индивидуальной изменчивости: у *E. orbicularis* (наши данные) и *Graptemys geographica* [10] при асимметричном расположении борозд пластинки неврального и костальных рядов сохраняют типичную симметричную форму (рис. 3,а).

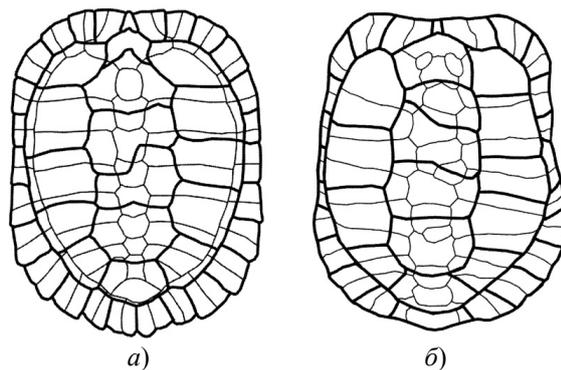


Рис. 3. Аномальные экземпляры *Graptemys geographica* (а) и *Testudo graeca* (б) с асимметричным расположением роговых борозд (а – по Х. Ньюману [10], б – из коллекции ЗИН РАН)

Иная ситуация наблюдается у Testudinidae. Как показало изучение онтогенеза *T. graeca*, перихондральные расширения ребер, образующие зачатки костальных пластинок, появляются в первую очередь в районах под плевровертебральными бороздами. В силу характерного для этих борозд изгиба зачатки костальных пластинок располагаются ступенчато: нечетные элементы более медиально, чем четные. В дальнейшем рост костальных пластинок осуществляется неравномерно: они быстро растут в зонах прохождения борозд и медленно вне этих зон. В результате костальные пластинки приобретают резко клиновидную форму с попеременно расширенными проксимальными (III, V и VII пары) и дистальными (II, IV, VI и VIII пары) конца-

ми. Описанный ход развития костальных пластинок типичен и для других исследованных на этот счет тестудинидных черепах [11, 12].

У аномальных особей *T. graeca* с асимметричным расположением роговых щитков клиновидность костальных пластинок тоже имеет асимметричный характер, причем их расширенные участки строго соответствуют зонам прохождения роговых борозд (рис. 3,б). Это подтверждают данные по изменчивости этих элементов панциря и у других видов Testudinidae [13, 14]. Таким образом, можно заключить, что у тестудинидных черепах форма костальных пластинок находится в прямой зависимости от расположения борозд.

У *T. graeca* на начальных стадиях развития нечетные невральные пластинки, расположенные под интервертебральными бороздами, растут более интенсивно, чем остальные. Они первыми формируют невро-костальные контакты, разделяющие до этого единую невро-костальную фонтанель на три части. В окружение этих отдельных фонтанелей лежат отстающие в росте II, IV и VI невральные пластинки. В дальнейшем формирование невро-костальных швов ограничивает рост нечетных невральных пластинок, в то время как четные продолжают расширяться внутри своих фонтанелей и в итоге становятся самыми крупными в серии. В дефинитивном состоянии они имеют восьмиугольную форму. Таким образом, в онтогенезе *T. graeca* наблюдается феномен реверсии размеров невральных пластинок, связанный со сменой значимости разных морфогенетических влияний. На первом этапе определяющим является расположение роговых борозд, инициирующих опережающий рост III, V и VII невральных элементов, на втором – наличие широких невро-костальных фонтанелей, обуславливающее итоговое расширение II, IV и VI невралей. В силу этих причин образуется характерное для Testudinidae чередование четырех- и восьмиугольных пластинок медиального ряда.

Еще одна уникальная черта панциря Testudinidae (за исключением примитивных представителей семейства) – точное топографическое совпадение плевромаргинальных борозд и косто-периферальных швов. Эта морфологическая особенность, по-видимому, также связана с усилением мощности рогового слоя и его производных у сухопутных черепах. При сравнении онтогенезов *T. graeca* и *E. orbicularis* становится очевидным, что у первого вида, не смотря на наличие широких косто-периферальных фонтанелей, рост периферальных пластинок ограничен плевромаргинальными бороздами, тогда как у второго вида эти пластинки легко преодолевают плевромаргинальный рубеж. Таким образом, глубокие роговые борозды Testudinidae, по-видимому, играют роль не только организаторов и усилителей процессов дермальной оссификации, но могут и являться преградой для роста кожных костей.

Суммируя вышесказанное, можно заключить, что в соответствии с экологией черепахи обладают двумя траекториями постнатального развития костного карапакса. Первый генерализованный путь характерен для водных черепах, тонкие роговые покровы которых не оказывают влияния на динамику роста костей, и пластинки карапакса разрастаются относительно равномерно во всех направлениях. Это обуславливает: 1) унифицированную форму костальных и невральных пластинок (первые, как правило, прямоугольные, вторые – шестиугольные) 2) узость невро-костальных фонтанелей и частую ре-

дукцию невральных пластинок, 3) формирование широких, выходящих за рамки маргинальных щитков периферальных пластинок.

Второй путь развития является эволюционно продвинутым. Он характерен для сухопутных черепах (Testudinidae), глубокие роговые борозды которых задают направление роста костных элементов. В результате пластинки карапакса разрастаются неравномерно, быстро расширяясь в зонах под бороздами и медленно вне этих зон. Это обуславливает: 1) разнокачественную форму костальных и невральных пластинок – попеременную клиновидность у первых и чередование четырех- и восьмиугольных элементов у вторых; 2) наличие широких долго не зарастающих невро-костальных фонтанелей и отсутствие редукции невральных пластинок; 3) ограничение роста периферальных пластинок плевромаргинальными бороздами. В отличие от водных черепах карапакс тестуидинид обладает значительной эволюционной стабильностью конструктивного морфотипа. По-видимому, это обусловлено появлением в эволюции сухопутных черепах нового морфогенетического фактора, связанного с гипертрофией эпидермальных структур и усилением их влияния на дермальный остеогенез.

Библиографический список

1. **Хозацкий, Л. И.** Филогенетическое значение конструкции панциря черепах / Л. И. Хозацкий // Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. – Ленинград, 1965. – Т. 17. – С. 196–227.
2. **Pritchard, P. C. H.** A survey of neural bone variation among recent chelonian species, with functional interpretations / P. C. H. Pritchard // Acta Zool. Crac. – 1988. – Vol. 31 (26). – P. 625–686.
3. **Rivera, G.** Ecomorphological variation in shell shape of the freshwater turtle *Pseudemys concinna* inhabiting different aquatic flow regimes / G. Rivera // Integr. Comp. Biol. – 2008. – Vol. 48. – P. 769–787.
4. **Auffenberg, W.** The genus *Gopherus* (Testudinidae): Pt. 1. Osteology and relationships of extant species / W. Auffenberg // Bull. Flor. Mus. Nat. Hist. Biol. Sci. – 1976. – Vol. 20. – P. 47–110.
5. **Dosik, M.** Size, Shape, and Stress in Tortoise Shell Evolution / M. Dosik, T. Stayton // Herpetologica. – 2016. – Vol. 72 (4). – P. 309–317.
6. **Zangerl, R.** The turtle shell / R. Zangerl // Biology of the Reptilia / ed. by C. Gans, A. d'A. Bellairs, T. S. Parsons. – London ; New York : Acad. Press, 1969. – Vol. 1. – P. 311–339.
7. **Черепанов, Г. О.** Панцирь черепах: морфогенез и эволюция / Г. О. Черепанов. – Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2005. – 184 с.
8. **Moss, M. L.** The vertebrate dermis and the integumental skeleton / M. L. Moss // Amer. Zool. – 1972. – Vol. 12. – P. 27–34.
9. **Hirasawa, T.** The endoskeletal origin of the turtle carapace / T. Hirasawa, H. Nagashima, S. Kuratani // Nature Comm. – 2013. – Vol. 4 (2107).
10. **Newman, H. H.** The significance of scute and plate “abnormalities” in Chelonia / H. H. Newman // Biol. Bull. – 1905. – Vol. 10 (2). – P. 68–114.
11. **Procter, J. B.** A study of the remarkable tortoise *Testudo loverigii* Blgr., and the morphogeny of the chelonian carapace / J. B. Procter // Proc. Zool. Soc. Lond. – 1922. – P. 483–526.
12. **Gerlach, J.** Skeletal ontogeny of Seychelles giant tortoises (*Aldabrachelys/Dipsochelys*) / J. Gerlach // Sci. Research and Essays. – 2012. – Vol. 7 (9). – P. 1083–1099.
13. **Farke, C. M.** Ontogeny and abnormalities of the tortoise carapace: a computer tomography and dissection study / C. M. Farke, C. Distler // Salamandra. – 2015. – Vol. 51 (3). – P. 231–244.

14. **Mautner, A.-K.** An Updated Description of the Osteology of the Pancake Tortoise *Malacochersus tornieri* (Testudines: Testudinidae) with Special Focus on Intraspecific Variation / A.-K. Mautner, A. E. Latimer, U. Fritz, T. M. Scheyer // *J. Morphol.* – 2017. – Vol. 278. – P. 321–333.

References

1. Khozatskiy L. I. *Ezhegodnik Vsesoyuznogo paleontologicheskogo obshchestva* [Yearbook of the All-Union Paleontological Society]. Leningrad, 1965, vol. 17, pp. 196–227. [In Russian]
2. Pritchard P. C. H. *Acta Zool. Crac.* 1988, vol. 31 (26), pp. 625–686.
3. Rivera G. *Integr. Comp. Biol.* 2008, vol. 48, pp. 769–787.
4. Auffenberg W. *Bull. Flor. Mus. Nat. Hist. Biol. Sci.* 1976, vol. 20, pp. 47–110.
5. Dosik M., Stayton T. *Herpetologica.* 2016, vol. 72 (4), pp. 309–317.
6. Zangerl R. *Biology of the Reptilia.* London; New York: Acad. Press, 1969, vol. 1, pp. 311–339.
7. Cherepanov G. O. *Pantsir' cherepakh: morfogenez i evolyutsiya* [Tortoise shell: morphogenesis and evolution]. Saint-Petersburg: Izd-vo Sankt-Peterburgskogo un-ta, 2005, 184 p. [In Russian]
8. Moss M. L. *Amer. Zool.* 1972, vol. 12, pp. 27–34.
9. Hirasawa T., Nagashima H., Kuratani S. *Nature Comm.* 2013, vol. 4 (2107).
10. Newman H. H. *Biol. Bull.* 1905, vol. 10 (2), pp. 68–114.
11. Procter J. B. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1922, pp. 483–526.
12. Gerlach J. *Sci. Research and Essays.* 2012, vol. 7 (9), pp. 1083–1099.
13. Farke C. M., Distler C. *Salamandra.* 2015, vol. 51 (3), pp. 231–244.
14. Mautner A.-K., Latimer A. E., Fritz U., Scheyer T. M. *J. Morphol.* 2017, vol. 278, pp. 321–333.

Черепанов Геннадий Олегович

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии позвоночных,
Санкт-Петербургский государственный
университет (Россия, г. Санкт-Петербург,
Университетская набережная, 7/9)

Cherepanov Gennadiy Olegovich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of vertebrate zoology,
Saint-Petersburg State University
(7/9 Universitetskaya embankment,
Saint-Petersburg, Russia)

E-mail: cherepanov-go@mail.ru

Образец цитирования:

Черепанов, Г. О. Конструктивные особенности панциря черепах: экология, морфогенез, эволюция / Г. О. Черепанов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 153–161. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-15.