

Г. О. Черепанов

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЩИТКОВ ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ: ЗАКОНОМЕРНОСТИ МОРФОГЕНЕЗА И ПРИРОДА АНОМАЛИЙ*

Исследован морфогенез рогового покрова панциря черепах. Показано, что положение зачатков щитков (эпидермальных плакод) детерминировано соматической сегментацией тела зародыша. Установлено, что зачатки щитков формируются исключительно в районах септальных углублений — мест крепления поперечных миосепт к кориуму кожи. Внутривидовая вариабельность фолидоза обусловлена наличием свободных от зачатков щитков септальных углублений, которые могут «заполняться» экстраординарными плакодами. Эти aberrации имеют высокую частоту встречаемости и, как правило, приводят к асимметрии фолидоза. Библиогр. 10 назв. Илл. 1.

Ключевые слова: панцирь черепах, роговые щитки, морфогенез, аномалии.

G. O. Cherepanov

VARIABILITY OF THE SCUTES OF THE TURTLE SHELL: MECHANISMS OF MORPHOGENESIS AND THE NATURE OF ANOMALIES

St. Petersburg State University, 7–9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation;
g.cherepanov@spbu.ru

The morphogenesis of the horny scutes in turtle shell was studied. It was shown that the position of the scute rudiments (epidermal placodes) is determined by somatic segmentation of the turtle embryo. It was found that scute rudiments are formed exclusively in the areas of septal depressions — in places where transversal miosepta attached to the skin. Intraspecific variability of foliodosis due to the presence of free septal depressions that can “fill” extraordinary placodes. These aberrations have a high frequency and, as a rule, lead to asymmetry of foliodosis. Refs 10. Figs 1.

Keywords: turtle shell, horny scutes, morphogenesis, anomalies.

Туловищный панцирь большинства черепах покрыт крупными эпидермальными чешуями, называемыми роговыми щитками. В типичном случае они организованы продольными рядами (непарным — центральным, парными — плевральным, маргинальным и пластральным) со строгим соблюдением билатеральной симметрии. Характерных для чешуйного покрова (= фолидоза) других рептилий (ящериц, змей, крокодилов) поперечных рядов щитки не образуют в силу относительно смещенного их расположения по поперечной оси и существенных размерных различий (рисунок, а).

План строения рогового панциря черепах характеризуется очень высоким уровнем филогенетической стабильности [1]. Со времени возникновения отряда черепах в позднем триасе этот план почти не претерпел изменений. Такая эволюционная консервативность выглядит парадоксальной, если сравнить ее с характерной для черепах внутривидовой лабильностью фолидоза. Как показали многочисленные исследования, эти животные обладают исключительно широкой индивидуальной изменчивостью мозаики щитков, причем как по числу вариантов уклонений

Г. О. Черепанов (g.cherepanov@spbu.ru): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9.

* Исследование выполнено при финансовой поддержке СПбГУ НИР № 0.38.292.201 и РФФИ в рамках научного проекта № 14-04-01507 а.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

от нормы, так и по их встречаемости. На сегодняшний день описаны сотни таких вариантов у особей черепах, принадлежащих почти всем современным и многим ископаемым видам [2–5].

Попытки объяснить феномен высокого уровня внутривидовой изменчивости щитков у черепах предпринимались неоднократно. Одни исследователи связывали появление аномалий с воздействием неблагоприятных факторов среды в период инкубации [4]. Другие предполагали их генетическую природу [1, 5, 6]. В некоторых аномалиях, в частности типа «зигзаг» с асимметричным расположением левых и правых плевральных щитков, между которыми вклиниваются асимметричные парные центральные щитки (рисунок, в), усматривали упорядоченность расположения роговых элементов [3, 7]. Однако механизмы, определяющие как устойчивость мозаики щитков, так и проявления ее изменчивости, оставались неясными.

В этой связи, нами было проведено гистологическое исследование эмбриогенеза двух видов черепах: *Testudo graeca* L. (Testudinidae) и *Emys orbicularis* L. (Emydidae) [8, 9]. Основные результаты его можно суммировать следующим образом.

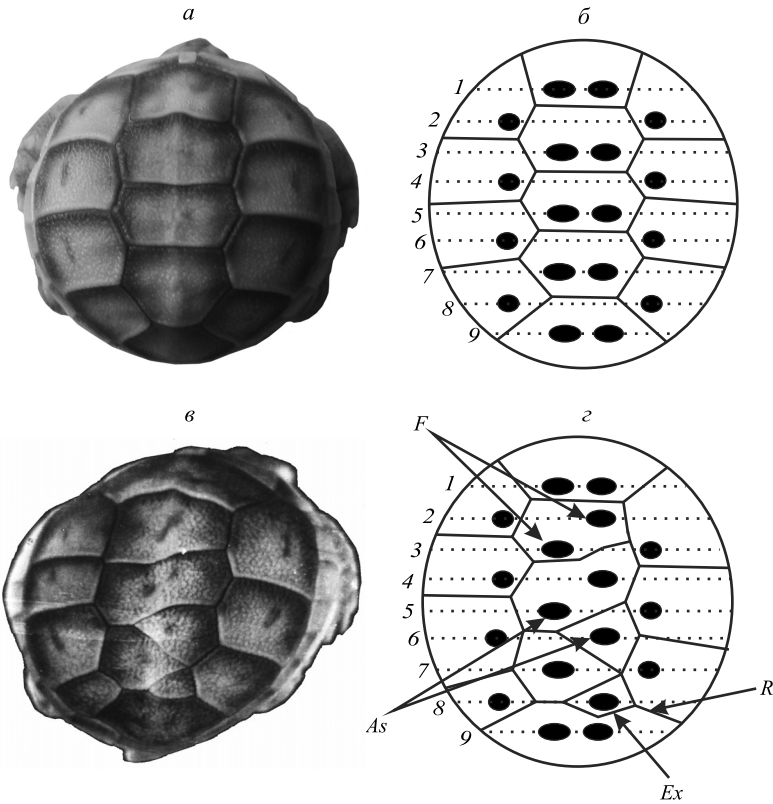
1. Зачатки щитков черепах возникают в виде небольших локально расположенных эпидермальных утолщений — плакод (рисунок, б). Установлено, что плакоды представляют собой обособленные морфогенетические модули с присущим им особым паттерном генной экспрессии [10].

2. В карапаксе местоположение плакод строго приурочено к поперечным складкам эмбриона — септальным углублениям покровов в местах прикрепления к эпидермису поперечных миосепт. При этом маргинальные плакоды (12 пар) лежат в каждом септальном углублении, а плевральные плакоды (4 пары) и центральные (5 пар) — с пропуском через одно септальное углубление в районах четных и нечетных миосепт соответственно. Положение пластральных плакод (6 пар) четкой привязки к септам не имеет.

3. Образование плакод происходит в строгой последовательности: первыми появляются маргинальные и плевральные плакоды карапакса; затем расположенные медиально центральные плакоды, каждая в виде левого и правого зачатков (позже сливающихся); последними обнаруживаются пластральные плакоды, возникающие по периферии брюшного щита.

Указанные закономерности хода нормального развития рогового панциря черепах позволяют понять природу возникновения его аномалий и, в том числе, многочисленных асимметричных вариантов строения. Нарушению симметрии в области центральных и плевральных щитков наибольшей степени способствует наличие «вакантных» (в норме свободных от зачатков щитков) септальных углублений. Именно поэтому, наиболее часто встречающимся типом аномалий является присутствие в фоллидозе дополнительных щитков, которые, по-видимому, появляются в этих вакантных местах даже при самых незначительных нарушениях онтогенеза.

Данные по морфогенезу позволили также установить причины коррелированного развития центральных и плевральных щитков. Как было сказано ранее, центральные плакоды появляются позднее плевральных парными (левым и правым) зачатками. В норме их положение в районах нечетных туловищных миосепт строго коррелирует с положением плевральных плакод, приуроченных к четным септальным углублениям (рисунок, б). Черезсегментный шахматный порядок расположения обсуждаемых роговых зачатков является базовым состоянием фоллидо-



Новорожденные экземпляры *Testudo graeca* с симметричным (а) и асимметричным (в) расположением центральных и плевральных щитков карапакса и схематическое изображение этих вариантов строения (б, з) с вероятным расположением центральных и плевральных плакод по сегментам тела.

Положение плакод показано черными кружками; положение поперечных туловищных миосепт — пунктиром; 1–9 — порядковые номера миосепт; типы аномалий (F — слияние плакод, As — асимметричная закладка плакод, R — редукция регулярных плакод, Ex — появление дополнительных плакод) указаны стрелками.

за, унаследованным современными черепахами от предков. Несмотря на то, что это состояние не является абсолютно устойчивым, нами установлено, что, как правило, в случае асимметричной закладки плевральных щитков левые и правые зачатки центральных щитков развиваются тоже асимметрично, причем на каждой стороне тела в соответствии с указанным ранее шахматным порядком чередования (рисунком, з). Следовательно, положение зачатков центральных щитков определяется положением плевральных, а шахматный порядок расположения этих эпидермальных структур морфогенетически фиксирован строже, чем их билатеральная симметрия. В силу этого, разведенные на сегмент асимметрично заложенные парные зачатки центральных плакод чаще всего не сливаются по медиальной линии, а сохраняют самостоятельность, образуя в конечном итоге два ряда щитков центральной серии. Таким образом, можно заключить, что основная причина нарушения

симметрии фолидоза карапакса — это закладка плевральных щитков в билатерально несоответствующих сегментах тела, вызывающая впоследствии асимметрию закладки центральных щитков. Эти нарушения в дефинитивном состоянии проявляются как: асимметрия контралатеральных плевральных щитков, изменение их формы, размерных характеристик и числа; наличие билатерально асимметричных центральных щитков, образование их двойного асимметричного ряда.

Судя по результатам морфогенетических исследований, щиткование пластрона формируется независимо от щиткования карапакса. Это подтверждают и многочисленные данные по индивидуальной изменчивости [2, 5]. Во-первых, в пластроне щитки менее вариабельны, чем в карапаксе, и частота встречаемости уклонений от нормы значительно ниже. Во-вторых, аномалии в карапаксе чаще всего не сопровождаются тератологическими изменениями в пластроне. В-третьих, между вариабельностью карапакса и вариантами строения пластрона не обнаруживается корреляции. Вероятно, меньшая степень изменчивости пластральных щитков в сравнении с карапаксальными связана с более простой организацией фолидоза брюшного щита и меньшим числом слагающих его роговых элементов.

Исходя из морфогенетических данных, весь спектр изменчивости щитков панциря черепах обусловлен такими нарушениями эмбрионального развития как: асимметричная закладка контралатеральных эпидермальных плакод со сдвигом на сегмент или более, закладка дополнительных плакод в «свободных» септальных углублениях, атипичное слияние соседних эпидермальных плакод, отсутствие закладки регулярных эпидермальных плакод в типичных сегментах тела.

Литература

1. Zangerl R. The turtle shell // *Biology of the Reptilia* / eds Gans C., Bellair A., Parsons T.S. London, New York: Acad. Press, 1969. V.1. P.311–339.
2. Zangerl R., Johnson R. G. The nature of shield abnormalities in the turtle shell // *Fieldiana*. 1957. Ser. Geol. Vol. 10, N 29. P.341–362.
3. Ewert M.A. The embryo and its eggs: development and natural history // *Turtle. Perspective and Research* / eds Harless M., Morlock H. New York: John Wiley & Sons, 1979. P.333–413.
4. Bujes C. S., Verrastro L. Supernumerary epidermal shields and carapace variation in Orbigny's slider turtles, *Trachemys dorbigni* (Testudines, Emydidae) // *Rev. Bras. Zool. Curitiba*, 2007. Vol. 24, N 3. P.1–10.
5. Cordero-Rivera A., Ayres Fernández C., Velo-Antón G. High prevalence of accessory scutes and anomalies in Iberian populations of *Emys orbicularis* // *Rev. Esp. Herp.* 2008. Vol. 22. P.5–14.
6. Velo-Antón G., Becker C. G., Cordero-Rivera A. Turtle carapace anomalies: the roles of genetic diversity and environment // *PlosOne*. 2011. Vol. 6 (4). P.1–11.
7. Pritchard P. C. H. Evolution and structure of the turtle shell // *Biology of turtles* / eds Wyneken J., Godfrey M. H., Bels V. Boca Raton, London, New York: CRC Press, 2007. P.45–84.
8. Черепанов Г.О. Панцирь черепах: морфогенез и эволюция. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2005. 184 с.
9. Cherepanov G. O. Ontogenesis and evolution of horny parts of the turtle shell // *Fossil turtle research* / eds Danilov I., Parham J. *Suppl. Russ. J. Herpetol. St. Petersburg*, 2006. P.19–33.
10. Moustakas-Verho J. E., Cherepanov G. O. The integumental appendages of the turtle shell: An evo-devo perspective // *J. Exp. Zool. Part B: Mol. Dev. Evol.* 2015. Vol. 324, N 3, P.221–229.

Для цитирования: Черепанов Г.О. Изменчивость щитков панциря черепах: закономерности морфогенеза и природа аномалий // *Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология*. 2016. Вып. 3. С. 170–174. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.328

References

1. Zangerl R. The turtle shell. *Biology of the Reptilia*. Eds C. Gans, A. Bellair, T.S. Parsons. London, New York, Acad. Press, 1969, vol. 1, pp.311–339.
2. Zangerl R., Johnson R. G. The nature of shield abnormalities in the turtle shell. *Fieldiana*, 1957. Ser. Geol., vol. 10, no. 29, pp. 341–362.
3. Ewert M.A. The embryo and its eggs: development and natural history. *Turtle. Perspective and Research*. Eds M. Harless, H. Morlock. New York, John Wiley & Sons, 1979, pp. 333–413.
4. Bujes C. S., Verrastro L. Supernumerary epidermal shields and carapace variation in Orbigny's slider turtles, *Trachemys dorbigni* (Testudines, Emydidae). *Rev. Bras. Zool. Curitiba*, 2007, vol. 24, no. 3, pp. 1–10.
5. Cordero-Rivera A., Ayres Fernández C., Velo-Antón G. High prevalence of accessory scutes and anomalies in Iberian populations of *Emys orbicularis*. *Rev. Esp. Herp.*, 2008, vol. 22, pp. 5–14.
6. Velo-Antón G., Becker C.G., Cordero-Rivera A. Turtle carapace anomalies: the roles of genetic diversity and environment. *PlosOne*, 2011, vol. 6 (4), pp. 1–11.
7. Pritchard P.C.H. Evolution and structure of the turtle shell. *Biology of turtles*. Eds J. Wyneken, M. H. Godfrey, V. Bels. Boca Raton, London, New York, CRC Press, 2007, pp. 45–84.
8. Cherepanov G.O. *Pantsir' cherepakh: morfogenez i evoliutsiia* [Turtle shell: morphogenesis and evolution]. St. Petersburg, St. Petersburg. Univ. Press, 2005. 184 p. (In Russian)
9. Cherepanov G. O. Ontogenesis and evolution of horny parts of the turtle shell. *Fossil turtle research*. Eds I. Danilov, J. Parham. Suppl. Russ. J. Herpetol. St. Petersburg, 2006, pp.19–33.
10. Moustakas-Verho J.E., Cherepanov G.O. The integumental appendages of the turtle shell: An evo-devo perspective. *J. Exp. Zool. Part B: Mol. Dev. Evol.*, 2015, vol. 324, no. 3, pp. 221–229.

For citation: Cherepanov G. O. Variability of the scutes of the turtle shell: mechanisms of morphogenesis and the nature of anomalies. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 3, pp. 170–174. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.328

Статья поступила в редакцию 15 января 2016 г., принята 8 апреля 2016 г.

Сведения об авторе:

Черепанов Геннадий Олегович — доктор биологических наук

Cherepanov Gennadi O. — Doctor of Biology