

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ
ЧЕШУЙЧАТЫХ РЕПТИЛИЙ (*SQUAMATA*) ЯЩЕРИЦЫ ЖИВОРОДЯЩЕЙ
ZOOTOCA VIVIPARA JACQ.1787 (*SAURIA*) И ВЕРЕТЕНИЦЫ ЛОМКой
ANGUIS FRAGILIS LINNAEUS 1758 (*ANGUIDAE*)**

© 2009 С. В. Жердева

*кандидат биологических наук,
e-mail: svetlana_zherdeva@yahoo.com*

Курский государственный университет

В лабораторных условиях наблюдался отдельный случай яйцеживорождения у веретеницы ломкой и проявления заботы о будущем потомстве у живородящей ящерицы. На основе известных представлений о способах размножения рептилий и особенностях их развития рассматриваются яйцевые и зародышевые оболочки у веретеницы ломкой. Выносятся на обсуждение вопросы, связанные с обнаруженными зародышевыми приспособлениями. Описание иллюстрируется авторскими фотографиями.

Ключевые слова: описание процесса живорождения, веретеница, забота о потомстве у живородящей ящерицы, биология размножения рептилий, эмбриональное развитие, яйцевые и зародышевые оболочки, контакт между эмбрионом и плацентой.

Биология ящериц родов *Zootoca* и *Anguis* интересна для внимания специалистов как в решении зоологических, так и ряда общебиологических вопросов. Эти виды достаточно хорошо изучены с различных точек зрения [Терентьев 1961; Банников и др. 1971; Ануфриев Бобрецов 1996; Ананьева и др. 1998]. В то же время о процессе яйцеживорождения у веретеницы ломкой известно очень мало. Краткие сведения о сути этого процесса у чешуйчатых рептилий порой противоречивы и не сопровождаются иллюстрациями [Полежаев 1945; Банников, Михеев 1956, Bellairs 1969; Белик 1995; Бутов 2003; Жердева, Жердев 2005]. Нами была предпринята попытка, выяснить некоторые детали процесса яйцеживорождения, эволюционно связанного у пресмыкающихся как с яйцерождением, так и с живорождением. В пределах этой группы наблюдается большое разнообразие приспособлений к обеспечению развития зародыша [Шмидт 1953]. Ввиду исключительной важности вопроса для развития амниот, нами преследовалась цель достаточно подробно изучить процесс яйцеживорождения у представителей родов *Lacerta* и *Anguis*. В описываемом наблюдении результатом рождения стали не только жизнеспособные детеныши веретеницы ломкой, но и яйцо с недоразвившимся эмбрионом, поэтому появилась возможность рассмотрения особенностей строения его зародышевых оболочек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В условиях Центрального Черноземья известны 5 видов рептилий, способных к яйцеживорождению [Северцов 1855; Птушенко 1934; Власов, Власова 2001; Жердева 2001, 2006]. К ним относятся: *Zootoca vivipara*, *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca* Laur. 1768, *Vipera berus* (L.1758), *Vipera ursini* (Bonap,1835) (*V. renardi* (Christoph 1861)). Материалом для настоящей статьи послужили наблюдения и сборы автора, выполненные в июне-июле 2001 г. и в июле-августе 2006 г. в Курской области. Беременная самка живородящей ящерицы была поймана 11 июня 2001 г. в многочисленной синтопической популяции с ящерицей прыткой, на остепненном плакоре. Беременная самка веретеницы ломкой была отловлена 22 июля 2006 г. в

лесной подстилке нагорной дубравы на берегу небольшой реки. Визуальные наблюдения проводились в лаборатории зоологии позвоночных кафедры зоологии и теории эволюции Курского государственного университета. С целью установления сроков рождения детенышей и уточнения некоторых особенностей яйцеживорождения рептилий содержали в террариуме. Идентификацию видов по диагностическим признакам производили по «Определителю земноводных и пресмыкающихся фауны СССР» [Банников и др. 1977]. Промеры выполнены с помощью штангенциркуля, взвешивание – на электронных весах с точностью до 1 мг. Последовательность событий, связанных с размножением ящериц, была зафиксирована с помощью видеокамеры и цифрового фотоаппарата (модель DMC – FZ 20, тип ACDSee Pro JPEG Image), на фотографиях относительные размеры объектов показаны с помощью линейки (цена деления 1 мм).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ящерица живородящая. Длина туловища отловленной для наблюдений самки *живородящей ящерицы* от кончика морды до края клоакальной щели (L) составляла 75 мм. Длина хвоста (L. cd) – 110 мм, $L:L.cd = 0,68$. Число горловых чешуй (G.) – 13, число поперечных спинных чешуй (Sq.) – 25, число бедренных пор (P.fm.) – 6. Наблюдения проводились в течение 60 суток: 6 суток до момента откладки яиц и 54 – после. Самка живородящей ящерицы отложила 6 яиц 17 июня (время 16.23) в норке, сделанной ею в углу террариума для укрытия. Сразу же после откладки яиц ящерицей нами была предпринята попытка измерить их. Однако самка бросилась на защиту будущего потомства. Она проявляла агрессивное поведение: шипела и бросалась в сторону протянутой руки. Затем она схватила из кладки яйцо и устремилась в другую часть террариума (рис. 1). Одно яйцо было вскрыто. Оно оказалось неоплодотворенным. В строении яйца необходимо отметить наличие не только желтковой и кожистой оболочек, но и белковой (водной). Средние размеры яиц: 15–16 мм X 7–8 мм, они были покрыты упругой кожистой оболочкой белого цвета. В дальнейшем не удалось сохранить кладку, ящерица была выпущена. По результатам наблюдений за *ящерицей живородящей* можно предполагать, что некоторые популяции этого вида, обитающие в Центральном Черноземье, яйцекладущие. Во-вторых, в строении яиц ящериц закладываются все характерные для амниот оболочки, в том числе и белковая (водная).

Отсутствие или наличие белковой оболочки у некоторых рептилий признается и анализируется разными авторами по-разному. Ромер А. и Парсонс Т. (1992) не указывают на принципиальные различия в строении яиц пресмыкающихся и на отсутствие белковых оболочек у чешуйчатых рептилий. Другие авторы (Матвеев, 1940, Шмидт, 1953, Константинов и др., 2000) утверждают, что яйца ящериц и змей, покрытые кожистыми наружными оболочками, не имеют белковой оболочки. Связь между кожистой наружной оболочкой и отсутствием при этом белковой представляется в следующем. Только у форм с мягкими яйцевыми оболочками, благодаря которым яйца сохраняют возможность обмена, встречается яйцеживорождение.

Веретеница ломкая. Размеры пойманной взрослой самки: длина тела 185 мм (L), длина хвоста 220 мм (L.cd.), общая длина 405 мм. $L : L.cd = 0,841$. Она была отловлена в период начала линьки, линяла на протяжении 3-х дней, шкурка сошла несколькими большими кусками. При измерении произошло самокалечение, отломанная часть хвоста составляла 90 мм. В террариуме веретеница содержалась 30 суток, за это время регенерация произошла незначительная – 2 мм. В период линьки и в течение заключительного периода беременности веретеница не проявляла активного пищевого поведения. Рождение детенышей произошло 20 августа в короткий промежуток с 19.07. до 19.24 вечера. Беременность у *веретеницы ломкой* длится около 90 дней. Время

рождения молодняка варьирует: от конца июля до конца августа. Можно предположить, что пойманная нами самка спаривалась приблизительно с середины мая, поскольку яйцеживорождение зафиксировано 20 августа. Следовательно, спаривание происходит обычно в течение месяца после выхода из нор. *Веретеница ломкая* на юге России имеет прерывающийся ареал. Обширный сплошной ареал обитания веретеницы уходит на север до 65 ° с.ш. Род *Anguis* монотипический, единственный вид распространен на большей части Европы. Способ размножения *веретеницы ломкой* на юге и севере ее ареала один и тот же – яйцеживорождение.

Самка веретеницы, содержащаяся в лаборатории, произвела на свет 9 детенышей, один из которых был мертвым, и одно яйцо – с недоразвитым эмбрионом в полупрозрачной оболочке. Необходимо подчеркнуть, что детеныши появлялись вместе с остатками кожистых оболочек, небольших чехликов полулунной формы, напоминающих карманы. По структуре и толщине стенок они напоминали кожистые оболочки ящериц, темного цвета. Пленочных оболочек, окружающих эмбрионы, в момент рождения не было замечено. На месте рождения осталось 9 тонких, кожистых полусухих чехликов. Яйцо с неразвившимся эмбрионом появилось предпоследним. На фотографии (рис. 2) видно, что рядом с самкой, у клоаки находятся погибший детеныш и яйцо, а также уползающий здоровый детеныш, появившийся последним.

Несколько минут самка оставалась на месте родов, рядом с ней, у клоаки лежали погибший детеныш и яйцо. Затем она отползла в сторону от места родов. В поисках корма самка обнюхала яйцо и мертвого детеныша, вскоре нашла самого крупного дождевого червя и начала его заглатывать, после чего сполоснулась в ванночке с водой (проползла по дну).

Детеныши веретеницы ломкой отличаются окраской тела от взрослых особей (рис. 3). Черная полоса вдоль светлой спины начинается от черного треугольника на затылке. Новорожденные не обладали заметным запахом и сразу же расплзались. Самка не проявляла заботы о своем потомстве. Все последующее время они стремились покинуть место рождения. Ночь провели в террариуме, а наутро были выпущены. Веретеницы активны в сумеречное и ночное время, но в течение 12 часов после рождения (с 19.24 вечера 20 августа до 7.30 утра 21 августа) детеныши не питались.

Размеры детенышей варьируются от 93 мм до 111 мм (см. табл.). Мы производили общие измерения (длина тела с хвостом). Масса тела положительно коррелирует с длиной тела. Причем изменчивость массы тела более вариабельна по сравнению с длиной тела новорожденных особей. Погибшая особь заметно выделяется размерами.

Особи	Длина (общая) в мм	Масса в мгр
1	93	975
2	95	990
3	100	998
4	103	1000
5	105	1055
6	105	1060
7	106	1060
8	108	1080
9	111	1100
(погибшая)		
10	16	180
(яйцо)		

Погибшая особь (она погибла в период рождения) выглядела, как и все новорожденные, но заметно крупнее. Погибшие составили 20% от общего числа родившихся особей. Роды у рептилий обычно протекают в ночные и сумеречные часы, а мертворожденные детеныши в результате танатогенеза обычно составляют 1,7 % [Островских 2003].

У погибшей особи (рис. 4) хорошо заметны остаточные пупочные образования: стебелек, связанный с оставшимися зародышевыми оболочками (желтковой и хориоаллантоисной). Тонкий стебелек расположен на расстоянии около 10 мм от клоаки, в центре вентральной части туловища.

Яйцо с неразвившимся зародышем находилось приблизительно на средней стадии развития. Размеры его составляли 16 мм X 9 мм. Оно покрыто прозрачной серозной оболочкой и с одного полюса – зачатком кожистой оболочки полулунной формы в виде небольшого чехлика размером 8 мм X 2 мм (рис. 5). Полулунный чехлик темно бурого цвета, соединен со студенистой серозной оболочкой, покрывающей эмбрион с другими зародышевыми оболочками. С дорзальной стороны зародыша (в правой его части на фотографии, рис. 6) расположен чехлик, на его поверхности заметно пятно, окруженное небольшими образованиями (выростами), похожими на каналы. Чехлик покрывает небольшую дорзальную часть зародыша. Большая часть эмбриона покрыта хориоаллантоисной оболочкой с густой сетью кровеносных сосудов. Яйцо вскрыли (рис. 7), полулунный зачаток кожистой оболочки (чехлик) темного цвета был отделен пинцетом от дорзальной части зародыша (она на фотографии слева, с более ясно просвечивающимися кровеносными сосудами). Желточная оболочка беловато-желтого цвета с плохо просматриваемыми кровеносными сосудами, отдельной частью вентрально примыкает к зародышу. Чехлик имеет острую дорзо-вентральную наружную грань и внутреннее карманообразное углубление, куда помещается только небольшая часть зародыша. На наружной поверхности чехлика, в центре, имеется пятно около 3-х мм в диаметре. Стенки чехлика сравнительно плотные, толщиной около 0,1 мм. Пятно на чехлике, окруженное выростами с порами (рис. 6), вероятнее всего, является местом соединения яйца со стенкой яйцевода. Это зародышевое приспособление, несомненно, к фиксации каждого яйца на своем месте в яйцеводе и контакту между материнским и зародышевым организмом через выросты «детского места». Таким образом, на примере внутриутробного развития *веретеницы ломкой*, можно предположить, что биологическое значение кожистой наружной оболочки при яйцеживорождении имеет определенную функцию – участвует в развитии зародыша в тесном контакте с материнским организмом. Кожистая оболочка редуцируется и выполняет функцию «детского места», соединяющего эмбрион и его оболочки со стенкой яйцевода. Следовательно, общеизвестное утверждение о том, что развитие эмбрионов при яйцеживорождении идет только за счет запасных питательных веществ в яйце, а не за счет материнского организма, подвергается сомнению. В данном случае яйцеживорождение – это не просто задержка яиц в яйцеводах материнской особи до момента вылупления.

Нашими наблюдениями не подтверждается убеждение о том, что при яйцеживорождении детеныши *веретеницы ломкой* выходят из яйцевых оболочек тотчас же после откладки яиц во внешнюю среду. Более подходит другое определение яйцеживорождения – это один из способов развития зародыша в теле матери, при котором он освобождается от яйцевых оболочек до откладки яйца. Нам удалось показать, что на заключительном этапе яйцеживорождения происходят следующие события. Отслоенные от яйцеводов чехлики (одновременно с разрывом серозных оболочек) в момент родов выходят вместе с молодыми особями из клоаки. Этим

событиям предшествует завершение процесса втягивания внутрь остатков желтковой и хориоаллантоисной оболочек и формирования перехода к самостоятельному дыханию. Заставляет задуматься механизм запуска родов в процессе яйцеживорождения у веретеницы ломкой, поскольку потомство в яйцеводах находилось на разных стадиях созревания. Большая часть (8 особей) нормально завершили развитие и очевидно, одновременно. Две особи к этому времени прекратили свое развитие под действием общих процессов, происходящих в тканях яйцеводов и вызывающих отслоение чехликов и роды.

В наблюдаемом нами случае точно не известны причины гибели одной родившейся особи и незавершенного развития другой. Как одну из возможных причин замедления темпов развития эмбриона можно рассматривать потерю получения необходимого для своего развития количества питания, в связи с неполным охватом кровеносными сосудами желтковой оболочки. Гибель одного из детенышей не была связана, очевидно, с потерей возможности получать необходимое для своего развития количество пищи. На фотографии видно (рис. 4), что желточная оболочка запустела, и питания было достаточно для развития самой крупной особи. Можно предположить, что развитие, в связи с крупными размерами, происходило с задержкой и не успели втянуться внутрь остатки зародышевых оболочек, а также не сформировался переход к самостоятельному дыханию. То есть к моменту родов не было завершено внутриутробное развитие. Можно высказать еще одно предположение: у рептилий, скорее всего, отсутствует механизм взаимной стимуляции синхронного развития между зародышами, матерью и зародышами, как это наблюдается у птиц с помощью голосовой стимуляции [Тихонов 1986]. У земноводных же известен механизм ингибирования развития личинок младшего возраста старшими. В то же время необходимо подчеркнуть, что 8 жизнеспособных особей, то есть большая часть, укладывающаяся в размерный интервал от 93 до 108 мм, развивались относительно синхронно. Логично предположить, что размеры яиц (в свою очередь зависящие от запаса питательных веществ и влияющие на окончательные размеры новорожденных) отражаются на темпах развития эмбрионов. Неодновременность оплодотворения и место фиксации яиц в яйцеводах, возможно, влияют на ход развития эмбрионов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольший интерес исследователей проявляется к процессу яйцеживорождения [Полежаев 1945; Котенко 1981; Хорн, 1982; Белик 1995; Стариков, Волынчик 2004; Зиненко 2005] и живорождения [Flemming, Blackburn 2003; Pizzatto 2005] у пресмыкающихся. Он характерен из *Lacertidae*, обитающих в Центральном Черноземье, только для *живородящей ящерицы*. На протяжении многих лет мы проводили наблюдения за чешуйчатыми рептилиями в лабораторных условиях [Жердева 1993, 1994]. На основе наших наблюдений можно предположить, что в Центрально-Черноземном регионе *живородящая ящерица* способна к откладке яиц и проявлению защитного рефлекса, связанного с охраной кладки. При анализе необходимо разделять *живородящих ящериц* из синтопических популяций на юге и востоке Курской области с *живородящими ящерицами* резидентных, «чистых» популяций, встречающихся на севере области. Известно [Банников 1977], что *живородящая ящерица* не на всей площади ареала яйцеживорождает. Численность *живородящей ящерицы* повсеместно невелика, а биология и особенности ее обитания в Центральном Черноземье малоизученны. Поведение ящерицы, возможно, было спровоцировано стрессовым состоянием [Семенов 2003] или необычайно высокой температурой воздуха, стойко удерживавшейся все лето с начала июня 2001 г. (как и в предыдущий год).

Необходимо подчеркнуть, что нам удалось рассмотреть неоплодотворенное яйцо, содержащее белковую оболочку. Утверждения об отсутствии белковых оболочек в яйцах чешуйчатых требуют проверки. У всех амниот яйцевод приобрел способность покрывать яйца белком и скорлуповой (кожистой) оболочкой. Оплодотворение происходит в верхних частях яйцеводов, до прохождения через *turbo uterine* в *uterus*, где последовательно формируется сначала яичный белок, затем скорлуповая оболочка. Закладка белковой оболочки у яйцеживородящих и яйцекладущих чешуйчатых должна происходить на стадии зародышевого диска или позже, сразу при формировании амниона. У яйцекладущих чешуйчатых рассмотреть яйцо с яичными оболочками сложно, так как ящерицы и змеи откладывают яйца уже с хорошо развитыми эмбрионами, а значит с уже сформированными зародышевыми оболочками. После откладки яиц часть воды проникает через кожистую наружную оболочку яйца из внешней среды (в случае яйцекладущих рептилий) или из яйцеводов (в случае яйцеживорождения и тем более живорождения). Поскольку яйца рептилий полилецитальные, часть необходимой для нормального развития эмбриона воды может высвобождаться в результате окисления жира, обильного в желтке (метаболическая вода).

Весьма характерной особенностью, связанной с возникновением пресмыкающихся, являются зародышевые оболочки и органы, среди которых видное место занимает водная оболочка, или амнион. Существует предположение, что образованию складчатого амниона рептилий послужило тесное прилегание к желтку волокнистой оболочки, т.е. отсутствие белковой оболочки. В справедливости последнего заключения есть основания усомниться. Возможно, однако, что неодинаковый объем белковой оболочки в каждом яйце вызывает изменения в закладке складчатого амниона.

Обеспечение развития зародыша высших позвоночных достигается совместным действием материнских и эмбриональных приспособлений. Обе категории защитных приспособлений находятся в теснейшем контакте. При этом возможны всяческие взаимопереходы и сочетания. Кожистая наружная оболочка яйца формируется стенками яйцевода, ее качества находятся в строгом соответствии со свойствами зародышевых оболочек и органов (овоадаптации и эмбриоадаптации, по Шмидту, 1953). У гадюки, у некоторых других змей и у живородящей ящерицы сколько-нибудь значительного соединения зародышевых оболочек со стенкой яйцевода не отмечается, происходит лишь газообмен между сосудами зародышевых органов (аллантоис) и сосудами стенок яйцевода [Шмидт 1953]. Главным источником снабжения зародыша кислородом и пищей при этом является сосудистое поле желточного мешка. В дальнейшем органом газообмена плода становится аллантоис, а питание происходит не только посредством желточного мешка, но и заглатыванием белка из полости амниона. Период питания жидким желтком завершается втягиванием желточного мешка в брюшную полость эмбриона. Процесс вылупления сопровождается запустеванием сосудов аллантоиса и началом дыхания атмосферным воздухом.

Надо полагать, что и у *веретеницы ломкой*, как и у вышеуказанных чешуйчатых происходит лишь газообмен между сосудами зародышевых органов (аллантоис) и сосудами стенок яйцевода. Длительность этой стадии и соответствующих морфофизиологических преобразований у веретеницы ломкой в известной нам литературе не упоминается.

Интересны для сравнения в данном случае исследования зарубежных авторов, касающиеся развития эмбрионов у живородящих чешуйчатых рептилий южного полушария. У некоторых видов сцинков и ящериц волокнистые яичные оболочки редуцируются, и часть яйцевода соприкасается с хорионом [Blackburn 2003]. На

средних стадиях беременности между зародышевыми и материнскими тканями еще сохраняется тонкий рудимент скорлуповой оболочки, но к концу беременности последняя фрагментируется у живородящих змей [Blackburn 2003]. У живородящих ящериц тот же автор обнаружил изменения в маточном поверхностном эпителии в течение разных стадий беременности, сходные с трансформацией плазматической мембраны у млекопитающих, когда формируется простая хориопланта. Выстилка матки связана с обособленной массой желтка и аллантоисом. На протяжении беременности зародышевые и материнские ткани разделены тонкой скорлуповой мембраной. Эволюция специализаций плаценты рассматривалась также у живородящих тропических ящериц. У некоторых живородящих сцинков была обнаружена тесная связь зародышевых и материнских тканей благодаря утрате яйцевой скорлуповой оболочки, развитие абсорбционного хориоаллантоиса и необычного для живородящих чешуйчатых рептилий строения желточного мешка, когда отсутствует изолированная желточная масса [Flemming, Blackburn, 2003]. Таким образом, в случае живорождения у чешуйчатых рептилий наблюдается полная или частичная редукция скорлуповой оболочки. Хорион может образовывать выступы-ворсинки, внедряющиеся в стенки яйцевода.

Как у некоторых видов сцинков и ящериц южного полушария, у *веретеницы ломкой* между зародышевыми и материнскими тканями еще сохраняется тонкий рудимент кожистой оболочки (чехлик). Именно он выполняет определенную функцию связи зародышевых оболочек со стенкой яйцевода. На чехлике имеется пятно с выступами, способными внедряться в стенки яйцевода. Поскольку чехлик сохраняется до самого рождения, его функция необходима как обеспечивающая процессы жизнедеятельности развивающихся организмов. В период родов чехлики всех молодых особей отслаиваются от стенок яйцеводов, и в этот момент происходит одновременный выход детенышей из серозной оболочки и из материнского организма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам наших наблюдений можно полагать, что некоторые популяции *живородящей ящерицы* в Курской области являются яйцекладущими, а при формировании яйца закладываются все характерные для амниот оболочки, в том числе и белковая.

Можно предположить, что в ряду яйцекладущих, яйцеживородящих и живородящих рептилий существуют постепенные изменения и приспособления к развитию зародышей. Существенные отличия наблюдаются у яйцекладущих и живородящих. К концу беременности у последних рудимент скорлуповой оболочки фрагментируется. У яйцеживородящей *веретеницы ломкой* чехлик, как рудимент наружной кожистой оболочки, сохраняется до родов и функционирует, обеспечивая зародышевое дыхание через специальные выступы, внедряющиеся в яйцевод.

Если в южных широтах известны рептилии со всеми вышеуказанными вариациями развития, то в северных широтах пока речь шла только о двух: яйцекладущих и яйцеживородящих. Общеизвестно утверждение о том, что яйцеживорождение рептилий свойственно видам северных широт и основной причиной, вызывающей яйцеживорождение у пресмыкающихся, следует считать холодный климат. Из научной и учебной отечественной литературы также известно, что яйца чешуйчатых рептилий, лишенные известковой и белковой оболочек, являются примитивными и исходными. С точки зрения современных исследований возникает много вопросов относительно морфофизиологических приспособлений в развитии рептилий, пока можно только предполагать ответы с разной долей обоснованности.

БЛАГОДАРНОСТИ

В основе статьи лежат наблюдения, сделанные в период выполнения работ по гранту Ученого совета Курского государственного университета на проведение научных экспедиций в области естественных наук по теме «Исследование фауны наземных позвоночных животных разнообразных ландшафтов Курской области». В полевых исследованиях принимали участие студенты, выполнявшие курсовые и дипломные работы на кафедре зоологии и теории эволюции. Значительную работу в обеспечении фото- и видеосъемки, научных наблюдений и экспериментов проводил Н.В. Жердев. Автор глубоко благодарен всем участникам исследований вышеуказанного периода, выражает признательность Н.С. Малышевой за советы в написании статьи и помощь в организации лабораторных наблюдений.

Библиографический список

Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлова Н.Л. Энциклопедия природы России: Земноводные и пресмыкающиеся. – М.: АFB, 1998. – 574 с.

Ануфриев В.М., Бобрецов А.В. Фауна европейского северо-запада России: Амфибии и рептилии. Т.4. – СПб.: Наука, 1996. – 135 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. – М.: Мысль, 1971. – 304 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводные и пресмыкающиеся фауны СССР. – М.: Просвещение, 1977. – 415 с.

Банников А.Г., Михеев А.В. Летняя практика по зоологии позвоночных. – М.: Уч-пед.гиз, 1956. – С. 292–293.

Белик Т.В. Опыт содержания и развития степной гадюки в неволе // Вопросы экологии и ресурсов природы Ставропольского края и сопредельных территорий: материалы научно-практ. конф. – Ставрополь, 1995. – С. 106–107.

Бутов Г.С. Экология и биология земноводных и пресмыкающихся в урбанизированных условиях (на примере города Воронежа): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж: ВГУ, 2003. – 23 с.

Власов А.А., Власова О.П. Биология и распространение степной гадюки на северной границе ареала в Центрально-Черноземном регионе // Зоологические исследования в заповедниках Центрального Черноземья: тр. Ассоциации ООПТ Центрального Черноземья России. Вып. 2. – Тула, 2001. – С. 115–121.

Жизнь животных: Земноводные и пресмыкающиеся / под ред. А.Г. Банникова. Т. 5. Ч. 2. – М.: Просвещение, 1985. – С. 239–241.

Жердева С.В. Сараева Н. Уж обыкновенный // Биология в школе. – 1993. – № 3. – С. 52–53.

Жердева С.В. Некоторые аспекты изучения экологии животных в лабораторных условиях // Биология и экология в системе современного педагогического образования: материалы межвуз. науч.-практ. конф. Ч. 1. – СПб., 1994. – С. 92–93.

Жердева С.В. О современном состоянии популяций герпетофауны Курской области // Образование в решении экологических проблем: материалы международн. научн. конф. – Курск: КГПУ, 2001. – С. 108–110.

Жердева С.В. Жердев Н.В. Ящерица живородящая // Биология в школе. – 2005. – №6. – С. 67–68.

Жердева С.В. Редкие и малоизученные виды земноводных и пресмыкающихся Курской области // Исследования по Красной Книге Курской области: материалы науч.-практ. конф. – Курск, 2006. – С. 34–37

Зиненко А.И. Находка гермафродита живородящей ящерицы, *Lacerta vivipara* (Reptilia, Sauria, Lacertidae) в Харьковской области // Вестн. зоол. – 2005. – Вып. 39. – № 2. – С. 68.

Константинов В.М., Наумов С. П., Шаталова С.П. Зоология позвоночных. – М.: Academia, 2000. – 496 с.

Котенко Т.И. О степной гадюке на юге Украины // Вопросы герпетологии. – 1981. – №3. – С. 73.

Матвеев Б.С. Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса // Зоол. Журнал. – 1940. – Т. 19. – С. 1101–1109.

Матвеев Б.С. Курс зоологии. – М.: Советская наука, 1956. – Т. 2. – С. 198–199.

Северцов Н.А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. – 2 изд. – М.: АН СССР, 1855, 1950. – 308 с.

Островских С.В. Биология степной гадюки (*Vipera renardi* Cristoph 1861) на Северо-западе Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2003. – 23 с.

Хорн Г. Экологическая физиология животных. Ч. 1–3. – Л., 1979–82. – 398 с.

Птушенко Е.В. Амфибии и рептилии. Наземные позвоночные животные Курского края // Бюлл. МОИП, сер. биол. – 1934. – Т. 43. – Вып. 1. – С. 35–51.

Полежаев Л.В. Основы механики развития позвоночных. – М.–Л., 1945. – 215 с.

Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. Т. 2. М.: Мир. 1992. 406 с.

Семенов Д. В. Стрессы и размножение ящериц // Природа. – 2003. – №3. Стариков В.П., Волынчик С.И. Размножение змей в условиях Южного Зауралья // Сб. научн. трудов. Вып. 20. Естественные науки. – Сургут: Сургут. гос. ун-т, 2004. – С. 57–67.

Терентьев П.В. Герпетология. – М.: Высш. шк., 1961. – 336 с.

Тихонов А.В. Акустическая сигнализация и экология поведения птиц. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. – 240 с.

Шмидт Г.А. Эмбриология животных. Ч. 2. – М.: Советская наука, 1953. – С. 296–334.

Bellairs A. The Life of Reptiles. V. 1–2. – London, 1969. – 217 p.

Blackburn Daniel G., Lorenz Rachel L. Placentation EM of the chorioallantoic placenta of *Thamnophis radix* and *T. sirtalis* // J. Morphol. – 2003. – № 2. – P. 171–186, 187–204.

Flemming Alexander F., Blackburn Daniel G. Evolution of placental specializations in viviparous: African and South American lizarolsion Symposium “Evolutionary Transformations of Fetalmembranes and Reproductive Strategies” during 6 International Congress of Vertebrate Morphology. Jena. July 21–26, 2001 // J. Exp. Zool. – 2003. – A. 299. – №1. – P. 33–47.

Pizzatto L. Reproductive biology of the “Glass snake” *Ophiodes fragilis* (Squamata: Anguidae) in South-East Brazil // Herpetol. J. 15 – 2005. – № 1. – С. 9–13.



Рис. 1. Самка *живородящей ящерицы* в попытке спасти яйцо из только что отложенной кладки

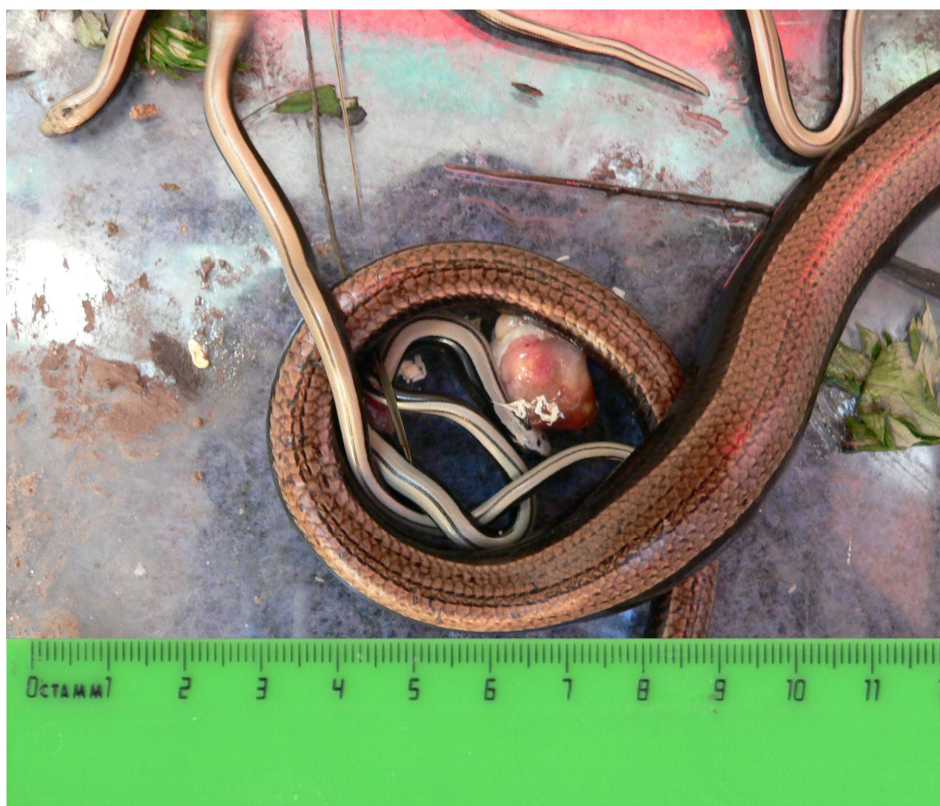


Рис. 2. Заключительная стадия родов у *веретеницы ломкой*. Появившийся на свет последний детеныш уползает, на месте рождения остаются погибший детеныш и яйцо с недоразвившимся зародышем



Рис. 3. Самка веретеницы ломкой с потомством (8 живых детенышей, отличающихся не только размерами, но и окраской тела от взрослых особей). Черная полоса вдоль спины, начинается от черного треугольника на затылке

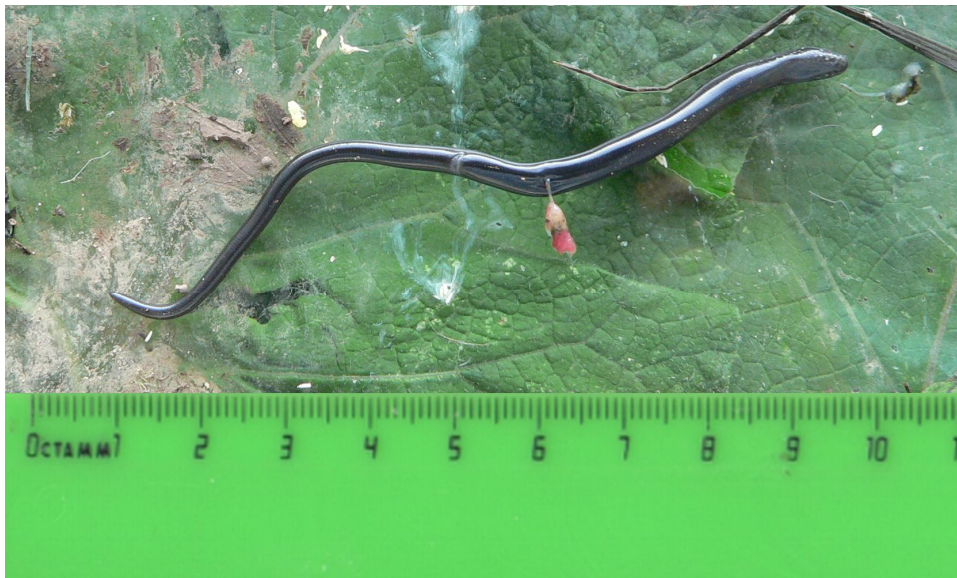


Рис. 4. Погибшая новорожденная особь веретеницы ломкой (вид снизу). На расстоянии около 10 мм от клоаки в центре вентральной части туловища находится стебелек, связанный с оставшимися зародышевыми оболочками (желтковой и хориоаллантоисной)

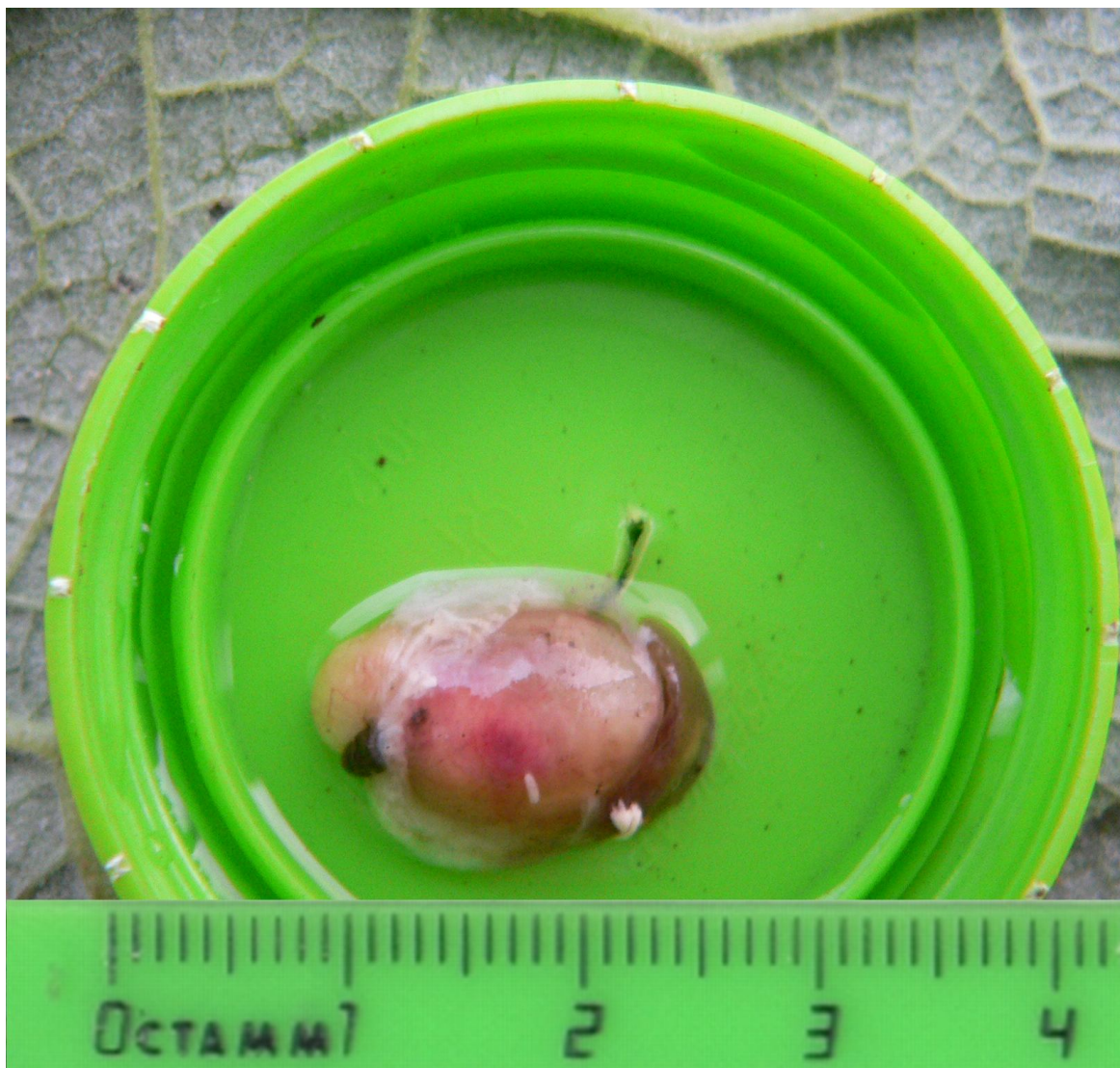


Рис. 5. Яйцо с неразвившемся зародышем *веретеницы ломкой*. В строении яйца хорошо просматриваются зародышевые оболочки. Оно покрыто прозрачной серозной оболочкой и с одного полюса (справа) – зачатком кожистой оболочки полулунной формы в виде небольшого чехлика. Полулунный чехлик темного цвета, соединен со студенистой амниотической оболочкой, покрывающей эмбрион. С противоположной стороны к зародышу прилегает желтковая оболочка



Рис. 6. С дорзальной стороны зародыша (справа) расположен чехлик, на его поверхности заметно пятно, окруженное небольшими выростами с порами («детское место»). Оно выполняет функцию прикрепления яйца к стенкам яйцевода и связи зародыша с материнским организмом

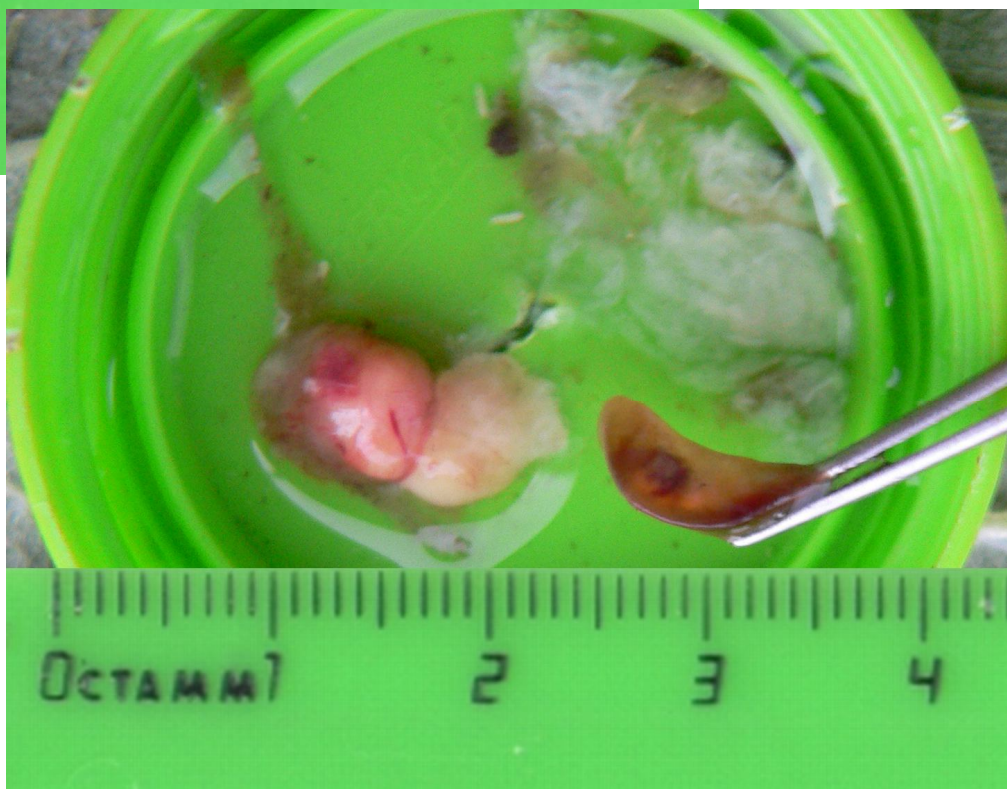


Рис. 7. Вскрытое яйцо веретеницы ломкой. Полулунный карман (чехлик) темно коричневого цвета, отделенный пинцетом от дорзальной части зародыша, имеет пятно в центре, ребристую наружную поверхность и внутреннее углубление. Дорзальная часть зародыша имеет более густую сеть кровеносных сосудов (слева на фотографии). Желточная оболочка беловато-желтого цвета с плохо просматриваемыми кровеносными сосудами лежит отдельной частью, вентрально примыкая к зародышу