

УДК 598.1;591.134

РАЗВИТИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ РОСТА РЕПТИЛИЙ В НАПРАВЛЕНИЯХ, ОПРЕДЕЛЕННЫХ А.М. СЕРГЕЕВЫМ

© 2012 г. Э. М. Смирин¹, Е. С. Ройтберг²

¹ Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва 119991, Россия
e-mail: elsmir@mail.ru

² Университет Кобленц–Ландау, Отделение биологии, Кобленц 56070, Германия
e-mail: eroit@web.de

Поступила в редакцию 10.04.2012 г.

Обсуждаются основные направления и методики исследования постнатального роста рептилий. Главное внимание уделено развитию метода скелетохронологии, благодаря которому стало возможно определение индивидуального возраста особей, обратное расчисление размеров тела за годы, прожитые животным до поимки, и построение кривых роста.

Ключевые слова: рептилии, рост, ростовые слои, скелетохронология.

Исследования А.М. Сергеева по росту рептилий и выявленные им общие закономерности

Отдавая дань памяти незаурядного молодого ученого, Алексея Михайловича Сергеева, так рано и трагически убранного из жизни в лагерях ГУЛАГА, мы хотим коснуться одного из аспектов его научной деятельности — изучения постнатального роста рептилий и проследить, как его идеи и эмпирические обобщения получали дальнейшее развитие в ходе последующих исследований в этой области.

Ко времени начала работы над этой проблемой, к середине 1930-х гг., как отмечал Сергеев (1937), рост амфибий и рептилий был изучен гораздо хуже, чем рост птиц, млекопитающих и в особенности рыб. Подчеркивая важность сравнительного изучения роста животных для установления общих его закономерностей, чему тогда почти не уделялось внимания, Сергеев стремился восполнить этот пробел и вскоре опубликовал в “Зоологическом журнале” два сообщения: “Материалы к вопросу о постэмбриональном росте рептилий” (1937) и “Материалы по постэмбриональному росту рептилий” (1939). В этих публикациях, обобщая имевшиеся к тому времени в литературе разрозненные данные и результаты собственных исследований, он отметил, что существует три способа получения данных по росту рептилий в естественных условиях. Первый — это долговременные исследования с индивидуальным мечением особей и последующими повторными отловами и измерениями. Второй — анализ размерного распределения: вариационных кривых или

гистограмм, построенных по длине тела особей, отловленных за короткий период в одном месте (отдельно для самцов и самок при наличии полового диморфизма). И третий способ, применимый только к черепахам, — метод ретроспективной оценки роста особей по ширине ростовых слоев, образующихся на щитках панциря, по которым определяют возраст особей.

Первый способ очень трудоемкий, кроме того в природе оценить динамику роста от рождения до смерти особи трудно, а чаще просто невозможно. С возрастом, если увеличение длины тела половозрелых особей и не прекращается, оно иногда столь незначительно, что ошибка измерения длины тела может превосходить величину годового прироста. В своих исследованиях, проведенных в Средней Азии, Казахстане, Украине, Крыму и средней полосе РСФСР, Сергеев пользовался главным образом двумя последними из указанных методов. Им был собран материал по девяти видам ящериц, двум видам черепах и одному виду змей:

болотная черепаха (*Emys orbicularis*),
средиземноморская черепаха (*Testudo graeca*),
степная агама (*Agama sanguinolenta* (= *Trapelus sanguinolentus*)),
ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus*),
такырная круглоголовка (*Ph. helioscopus*),
круглоголовка Радде (= закаспийская круглоголовка (*Ph. raddei*)),
круглоголовка-вертихвостка (*Ph. guttatus*),

песчаная круглоголовка (*Ph. interscapularis*),
серый варан (*Varanus griseus*),
сетчатая ящурка (*Eremias grammica*),
скальная ящерица /Крым/ (*Lacerta saxicola*
(=*Darevskia lindholmi*)),
степной удавчик (= восточный удавчик (*Eryx*
tataricus)).

Сергеев анализировал размерные распределения особей по длине тела в больших выборках из одной популяции и динамику этих распределений во времени. В качестве примера можно указать на проведенный им анализ гистограмм, построенных по промерам особей из трех выборок скальной ящерицы Крыма, взятых с начала апреля по конец августа (Сергеев, 1937, 1939а). В результате этого анализа он пришел к заключению, что крайняя левая мода полимодального распределения образуется неполовозрелыми особями и соответствует годовикам (ящерицам, родившимся в предыдущий сезон). В бимодальном размерном распределении половозрелых индивидуумов (как самцов, так и самок) левая мода, предположительно, соответствует дважды перезимовавшим ящерицам, которые, находясь еще в фазе активного роста, по крайней мере до середины лета не достигли полных размеров взрослых особей. Правая мода исследуемого распределения представляет собой несколько возрастных классов (особей, переживших три и более зимовок), которые достигли или почти достигли своих окончательных размеров. В пользу возрастной гетерогенности этой группы особей свидетельствовала как высокая вариабельность их размеров, так и их многочисленность в выборке, полученной путем неизбирательного отлова.

Сравнивая модальные значения распределения младших возрастных групп (сеголеток и годовиков) в выборках, собранных в разное время, Сергеев получал весьма грубую оценку скорости роста, которая тем не менее в отсутствие более точных данных, оказалась полезной при сравнении видов с резко различными паттернами постнатального роста.

Однако по промерам, как хорошо понимал и Сергеев, и последующие исследователи, надежно выделять в лучшем случае три возрастные группы: сеголетки, полувзрослые и взрослые. Многовершинность правой части вариационной кривой, особенно в не вполне однородной выборке, может и не иметь явной демографической основы. Растяннутость сроков размножения, вероятность нескольких кладок в год у одной самки и, соответственно, наличия нескольких пиков выхода молодых, а также большой размах индивидуальной изменчивости темпов роста приводят к

существенному перекрыванию размерных распределений у старших возрастных классов, что делает невозможным точное определение возраста и детальное исследование роста. Еще Клаубер (Klauber, 1937), изучая рост гремучих змей в Калифорнии, показал, что по длине тела уже после первого года жизни их невозможно разделять на возрастные классы. Естественная дисперсия маскирует возраст, и моды, соответствующие группам особей разного возраста, на кривой их размерного распределения не выделяются. Даже у молодых экземпляров более 25% особей одного возрастного класса превосходили средний размер особей следующего по возрасту класса.

Исследуя рост рептилий, в частности черепах, Сергеев впервые не просто описывал характер роста, последовательно сопоставляя ширину ростовых слоев, но, определив возраст каждой особи, проводил обратное расчисление размеров ее тела в каждом возрасте до поимки (см. ниже).

В результате исследований Сергеев (1937, 1939) сформулировал следующие общие закономерности роста рептилий.

Постэмбриональный рост рептилий идет с непостоянной скоростью.

Скорость роста с возрастом постепенно падает; у некоторых видов рост по достижении известного возраста прекращается.

Половая зрелость не сопряжена с существенными изменениями темпа роста, который продолжается долгое время после ее наступления.

У большинства рептилий рост не беспредельный, длящийся всю жизнь, а ограниченный.

Особь мелких видов появляются на свет очень крупными, относительно размеров взрослых, они быстро достигают размеров последних и половой зрелости, тогда как у крупных видов, наоборот, вылупляясь относительно мелкими, молодые долго растут и созревают поздно.

Несмотря на “выпадение” из онтогенеза рептилий стадии свободно живущей личинки, характер постэмбрионального роста у рептилий такой же, как у амфибий.

1 Развитие направления скелетохронологии в герпетологии

Отмечая слабые стороны методов исследования роста рептилий (за исключением черепах), в

¹ Термин “скелетохронология”, так же как и термин “LAG”, были введены Жаком Кастане с соавторами (Castanet al., 1977). В ихтиологии и териологии при определении возраста и исследовании роста по слоистым структурам обычно используют термин “регистрающие структуры” (Мина, Клевезаль, 1970).

работе “Материалы к познанию динамики популяций у рептилий” Сергеев (1939а) писал, что “вопрос был бы разрешен в том случае, если бы у ящериц имелись какие-либо отметки роста, подобные кольцам на чешуе рыб”, но, к сожалению, “на просмотренной чешуе, различных щитках и на лопатках чего-либо подобного обнаружить не удалось”. Очевидно, в то время Сергеев еще не знал результатов первых исследований в этой области. Между тем Емельянов (1929) на Дальнем Востоке обнаружил ростовые слои на шлифах позвонков амурского полоза (*Elaphe schrenckii*). Брюзгин (1939), работавший на Украине, обнаружил ростовые слои на просветленных в глицерине костях черепа (*os transversum* и *os supra angularae*) четырех видов змей: *Natrix natrix*, *N. tessellata*, *Coluber jugularis* (= *C. caspius*), *Vipera renardi*. Сопоставление размеров тела, величины исследуемой кости и числа слоев в кости привело Брюзгина к заключению, что видимые слои отражают сезонную цикличность роста и по ним можно определять возраст особей и изучать рост змей. Сообщения о наличии слоев в костях рептилий и до этого появлялись в зарубежной литературе. Зейц (Seitz, 1907), Уоллис (Wallis, 1928), Мэттокс (Mattox, 1935) описывали слоистость компактной зоны диафиза трубчатых костей у нескольких видов вымерших и современных рептилий (черепа, крокодилов, ящериц) и уже высказывали предположение, что в основе формирования слоистой структуры кости лежит сезонная периодичность ее роста.

Позже герпетологи, занимающиеся изучением процессов роста и определением возраста амфибий и рептилий², в своих исследованиях все чаще обращались к исследованию ростовых слоев в кости. С середины 20 в. публикаций, в которых сообщается о фактах наличия слоев в костях многих видов и современных, и ископаемых амфибий и рептилий, становится все больше (Senning, 1940; Petter-Rousseaux, 1953; Saint Girons, 1957 и 1965; Peabody, 1958, 1961; Thireau, 1967; Warren, 1963; Schroeder and Baskett, 1968; Клейненберг, Смиринна, 1969; Castanet et al., 1970; и др.).

Анализируя картину расположения слоев в кости и их число, а затем сопоставляя полученные данные с размерами животных и другими косвенными признаками возраста, все авторы приходят к выводу, что формирование новых отложений костной ткани, продолжающееся в течение жизни животного, фиксирует сезонную периодич-

ность роста и основные изменения его темпа. В климатических поясах с выраженными сезонными изменениями температуры широкие зоны костной ткани соответствуют сезонам активного роста пойкилотермных животных в теплый период года, а узкие, так называемые линии склеивания (LAGs – “lines of arrested growth” в англоязычной литературе) – сезонам его остановки в период спячки. Вместе эти две зоны слагают один годовой слой. У тропических видов, у которых также происходит образование слоев в кости, их формирование, по мнению Уоррена (Warren, 1963), может быть связано с чередованием сухого и влажного сезонов или с эндогенными (в частности, с репродуктивными) циклами. Таким образом, наличие ростовых слоев в костях амфибий и рептилий, отражающих цикличность роста, давало основание полагать, что по этим слоям возможно не только определять точный возраст особей, но и исследовать характер их роста, подобно тому как это уже делали ихтиологи и териологи по слоям, формирующимся на чешуе и отолитах рыб, в зубах и костях многих видов млекопитающих (см. сводки: Чугунова, 1959; Клевезаль, Клейненберг, 1967).

В те же годы появился ряд публикаций, где были высказаны сомнения в возможности проведения такого рода исследований на основе изучения слоистой структуры костной ткани амфибий и рептилий (Griffiths, 1962; Suzuki, 1963; Enlow, 1969; Dobie, 1971). Основные возражения сводились к следующему.

Во-первых, в трубчатых костях, кроме отложения со стороны периоста новых слоев костной ткани, со стороны эндоста в процессе роста идет резорбция ранее отложившейся кости, в результате чего первые слои не сохраняются.

Во-вторых, применение этой методики, считали оппоненты, возможно лишь тогда, когда число слоев во всех костях каждого исследуемого экземпляра одинаково. Однако такого соответствия, по имеющимся в то время данным, в костях черепа не обнаруживалось.

В-третьих, вследствие образования на костях бугорчатостей и искривления в процессе роста ствола трубчатых костей, в разных участках одной кости можно видеть разное число слоев. У крупных видов рептилий слои могут в большей или меньшей степени разрушаться вследствие перестройки костной ткани при формировании остеонов вокруг проникающих в кость кровеносных сосудов.

Эти возражения стимулировали дальнейшее исследование формирования ростовых слоев. Была изменена методика исследования. Вместо

² Поскольку и характер роста, и структура костной ткани амфибий и рептилий имеют много общего (Румянцев, 1958; Enlow, Brown, 1958), в этой области исследования на животных обоих классов шли параллельно.

анализа просветленных в различных жидкостях толстых шлифов недекальцинированных костей герпетологи, вслед за териологами, начали исследовать ростовые слои костной ткани на тонких срезах декальцинированных костей, окрашенных квасцовыми гематоксилинами, в частности гематоксилином Эрлиха (Клейненберг, Смирин, 1969; Смирин, 1972).

Первые доказательства годичной природы ростовых слоев, формирующихся в костях пойкилотермных животных с двухфазным ритмом годичного роста, были получены в результате двух экспериментов, проведенных в природе на травяных лягушках (*Rana temporaria*) (Смирин, 1972). Предварительно было показано, что картина на срезах всех 18 пальцев лягушек, на подвздошной кости и на уростиле одна и та же. В первом эксперименте сопоставляли число ростовых слоев на поперечных срезах фаланг пальцев, взятых в разные годы у одной и той же особи. Во втором — лягушкам в кость вводили прижизненную метку (тетрациклин и ализарин), повторно отлавливали через один и через два года после мечения и идентифицировали положение метки в кости по отношению к ростовым слоям, сформированным после введения метки. Результаты обоих экспериментов подтвердили годичную природу формирующихся слоев. Этот вывод был подтвержден и на других видах амфибий и рептилий в ходе аналогичных экспериментов, проведенных и в природе, и в лабораторных условиях, максимально приближенных к природным (Francillon, 1979; Hemelaar, van Gelder, 1980; Gibbons, McCarthy, 1983; Francillon, Castanet, 1985; Frazier, 1985a, b; Castanet, 1982, 1985; Ferguson, Joanen, 1989; Smirina, Tsellarius, 1996, 1998). Специальное внимание было уделено сравнительному исследованию разных костей одной особи. Было показано, что и у ящериц, и у змей число ростовых слоев и их взаиморасположение (pattern), в разных трубчатых костях и разных костях черепа одной и той же особи почти всегда одинаково (Клейненберг, Смирин, 1969; Смирин, 1976; Castanet, 1982; Castilla, Castanet, 1986; и др.). Однако иногда темп резорбции первых слоев в трубчатых костях одной особи может различаться (см. ниже). У черепах в костях и на щитках панциря, у крокодилов в костях и на остеодерах число слоев в подавляющем большинстве случаев также совпадает (Castanet, Cheylan, 1979; Germano, 1988; Hutton, 1986; Ferguson, Joanen, 1989).

Кроме того, была разработана методика определения темпа резорбции первых годовых слоев, которая происходит в трубчатых костях амфибий и рептилий при росте кости в ширину и расширении костномозговой полости. Оказалось возмож-

ным установить число слоев, которое успевает резорбироваться в кости до наступления половой зрелости, после чего темпы резорбции со стороны костномозговой полости резко снижаются или резорбция прекращается вообще (Смирин, 1974; Hemelaar, 1985; Смирин, Макаров, 1987). Было показано, что у ящериц темп резорбции в трубчатых костях ниже, чем у амфибий. У ящериц, даже у крупных особей, часто целиком или частично сохраняется не только линия склеивания, соответствующая первой зимовке, но и неонатальная линия, которая у сеголеток формируется после вылупления из яйца (Смирин, 1974; Castanet, 1978; Pilorge, Castanet, 1981; и др.). Иногда неонатальная линия формируется в кости даже до вылупления детеныша, как это было показано у серого варана (Smirina, Tsellarius, 1996).

Несмотря на то что в плоских костях черепа нет внутренних полостей и резорбции костной ткани в них не происходит, практически все исследователи пришли к заключению о том, что для работ по определению возраста и изучению роста рептилий целесообразнее использовать трубчатые кости, изготавливая поперечные срезы из середины диафиза, где наиболее широкий слой перистальной костной ткани (Смирин, 1976; Castanet, Smirina, 1990; Castanet, 1994).

Наличие ростовых слоев в фалангах пальцев позволило проводить прижизненное определение возраста и изучение роста ряда видов амфибий и рептилий (Смирин, 1972, 1983; Smirina, Tsellarius, 1996; Hemelaar, van Gelder, 1980; Castanet et al., 1988; и др.). Все это привело к накоплению фактических данных о продолжительности жизни рептилий в природе, о демографической структуре их популяций, а также об индивидуальных, локальных и других особенностях роста.

Многочисленные исследования ростовых слоев у рептилий выявили ряд трудностей. Выяснилось, что темп резорбции первых ростовых слоев в разных костях может быть разным. Так, сравнительное изучение пяти костей (бедренной, большой и малой берцовых, фаланги пальца и зубной кости) агамы Столички (*Laudakia stoliczkanus*) показало, что в более массивных бедренной и большой берцовой костях темп резорбции первых линий склеивания выше, чем в мелкой фаланге и очень тонкой малой берцовой кости (Smirina, Ananjeva, 2007). В фалангах пальцев линия склеивания, соответствующая первой зимовке, всегда сохранялась целиком, тогда как в малой берцовой кости она подвергалась частичной резорбции. В бедренной и большой берцовой костях резорбировались по две линии, соответствующие двум первым зимовкам: первая — всегда целиком, а соответствующая второй зимовке, в большинстве

случаев, — частично. Но, кроме того, было обнаружено, что рост мелких костей в толщину у старых особей может прекращаться (например, в фалангах пальцев), в то время как крупные кости продолжают расти. Несоответствие числа слоев в фалангах пальцев старых особей их возрасту было отмечено и у амфибий (Płutyicz, Bigaj, 1993; Wagner et al., 2011), и у рептилий (Saint Girons et al., 1989; Smirina, Ananjeva, 2007). Стало ясно, что для полного описания процесса роста нужно исследовать слои в нескольких костях, т.е. прижизненное исследование характера роста по ростовым слоям в фалангах пальцев возможно не во всех случаях. Оказался важным выбор не только кости, но часто и участка ее, поскольку разные участки одной кости могут различаться по продолжительности роста (Smirina, 1974; Castanet, Smirina, 1990). Например, при определении возраста и исследовании роста серого варана обнаружилось, что нарастание вновь образующейся костной ткани в фалангах пальцев, также как и резорбция ее со стороны костномозговой полости, происходит неравномерно в разных направлениях. Отложение костной ткани со стороны периоста было наиболее интенсивным в вентролатеральном направлении, тогда как эндостальная резорбция первоначально отложенной периостальной костной ткани наиболее интенсивна в вентральном направлении (Smirina, Tsellarius, 1996). Поэтому остаток линии склеивания, соответствующей первой зимовке, на дорсальной стороне сохраняется дольше, а иногда, так же как у игуаны (Zug, Rand, 1987) и гаттерии (Castanet et al., 1988), его можно видеть даже у взрослых особей.

Исследование роста по слоям в кости. Обратное расчисление роста

Таким образом, с преодолением в ходе работы трудностей, описанных выше, анализ ростовых слоев в костной ткани рептилий оказывается надежным методом изучения их роста. При этом, в зависимости от цели исследования, можно получить сведения разного рода.

Во-первых, можно определять точный возраст особей, размер которых в момент поимки известен; дальнейший анализ роста при этом может быть ограничен сравнением средних размеров животных соседних возрастных классов (Pilorge, Castanet 1981; Nouira 1992; Rohr, 1997; Buffrenil, Hemery 2002; Sinsch et al., 2002; Guarino et al., 2010; и др.) или вычислением усредненных для исследуемой выборки параметров уравнения Бергаланфи, логистической кривой или иной модели асимптотического роста (Мина, Клевезаль, 1976; Andrews, 1982).

Во-вторых, по относительной ширине ростовых слоев можно дать приблизительную оценку возрастных изменений темпа роста особи в течение жизни (Castanet, Baez 1991; Roitberg, Smirina 1995; Smirina, Tsellarius, 1996; и др.). В первые годы жизни в период активного роста формируются широкие слои костной ткани, затем ширина слоев уменьшается, что является отражением общего снижения темпа роста животного. Это уменьшение ширины слоев часто совпадает по времени с наступлением половой зрелости, хотя, как отмечал Сергеев (1937), у рептилий снижение темпа роста в этот период происходит не столь резко, как у млекопитающих. По изменению относительной ширины ростовых слоев можно выделить два типа возрастных изменений скорости роста: первый — быстрый рост до половой зрелости с резким уменьшением его темпа после созревания, и второй — медленный рост в первые годы жизни с более равномерным его снижением по мере взросления. Особей со вторым типом роста в популяциях обычно меньше, они часто мельче своих однолеток, но живут, как правило, дольше, поэтому в популяциях самые старые особи отнюдь не всегда самые крупные, что было показано во многих работах, выполненных на репрезентативных выборках (Смирин, 1974; Zug, Rand, 1987; Castanet, Smirina, 1990; Smirina, Tsellarius, 1996; и др.). Иногда в разных популяциях одного вида, обитающих в пределах одной географической зоны, но в областях, различающихся по климатическим условиям, особи имеют разный преобладающий тип роста. Так, например, было в двух исследованных выборках луговой ящерицы — *Lacerta praticola* (= *Darevskia praticola*), взятых с побережья Черного моря в окрестностях Адлера с относительно мягкими климатическими условиями и в горной местности в районе пос. Хамышки, где климатические условия ближе к континентальным. В первой преобладали особи с более равномерным темпом роста (вторым типом), тогда как во второй выборке — особи с первым типом роста (Смирин и др., 1984).

У долгоживущих видов рептилий, у особей с разными типами роста, скорости роста с возрастом могут уравниваться. Так, у серого варана с продолжительностью жизни, по нашим данным, до 10–11 лет, достигающим половой зрелости в возрасте трех-четырёх лет, размеры годовых приростов костной ткани свидетельствуют, что скорость роста быстро- и медленно растущих особей уравнивалась примерно к 8–9 годам (Smirina, Tsellarius, 1996).

При использовании ширины ростовых слоев для оценки роста всего организма следует учитывать одно важное ограничение. Соотношение

размера регистрирующей структуры и размера тела подвержено индивидуальной и межпопуляционной изменчивости, что снижает точность реконструкций роста всего организма по росту довольно малой его части. Так, у взрослых самцов настоящих ящериц диаметр бедренной кости в среднем значительно больше, чем у самок с той же длиной тела (Roitberg, Smirina, 2005), следовательно, половые различия темпов роста, оцененные по диаметру кости, могут существенно отличаться от таковых, оцененных по длине тела. Различия по относительной толщине бедренной кости отмечали и между популяциями (Roitberg, Smirina, 2005).

И, в-третьих, наиболее информативные результаты по темпам роста дает уже упомянутое выше обратное расчисление длины тела особи на каждом году ее жизни, проводимое по ширине ростовых слоев. При отчетливой “записи” этих слоев в костной ткани можно получить индивидуальные кривые роста, охватывающие весь или почти весь постнатальный период.

Методика обратного расчисления разрабатывалась в основном ихтиологами. Ими были предложены различные формулы обратного расчисления (см. сводки Мина, Клевезаль, 1970; Francis, 1990; Magunouchi et al., 2000). Наиболее простая из них – формула Даля-Леа (Dahl-Lea formula) – представляет собой пропорцию: $L_i = L_c(D_i/D_c)$, где L_i и L_c – длина тела соответственно в момент формирования i -й линии склеивания, (см. стр. 6) и при поимке, а D_i и D_c – диаметр i -й линии склеивания и внешний диаметр регистрирующей структуры. Другие формулы моделируют более сложные формы взаимосвязи размеров тела и регистрирующей структуры и включают, наряду с L_c , D_i и D_c , также один или несколько параметров регрессии L на D (или D на L) в соответствующей популяции (Francis, 1990).

Поскольку показатели корреляции диаметра регистрирующей структуры и размеров тела часто весьма высоки (напр., Roitberg, Smirina, 2005), по росту регистрирующей структуры можно приблизительно судить о росте тела (Castanet, Baez, 1991; Roitberg, Smirina, 1995). Столь полную картину индивидуального роста не всегда дает даже интенсивный мониторинг популяции с мечением и повторными отловами.

Сергеев (1937) был первым, кто использовал процедуру обратного расчисления в исследованиях роста наземных позвоночных. К тому времени для многих видов черепах было установлено (см. обзор Wilson et al., 2003), что концентрические борозды на поверхности роговых щитков панциря образуются с годовой периодичностью. Сергеев

воспользовался формулой, которая ранее была предложена Эйнарсом Леа (Lea, 1910) для расчисления роста рыб. Этот способ дал возможность Сергееву провести ретроспективный анализ темпов роста черепах, т.е. устанавливать размеры тела особи на каждом году ее жизни по ширине соответствующего ростового слоя. Измерение нескольких сотен разновозрастных особей болотной черепахи, пойманных осенью в одном локалитете, позволило вычислить средние размеры для каждого возрастного класса и показать картину их роста. Эти данные Сергеева демонстрируют асимптотический характер роста болотной черепахи, т.е. его затухание по мере увеличения размеров животного (кривая роста средиземноморской черепахи такого замедления роста с возрастом не показывала, что могло быть обусловлено недостаточным числом старых особей, имевшихся в его распоряжении.)

Сергеев не имел данных о размерах исследуемых им особей в периоды, предшествующие поимке, поэтому не мог оценить точность расчисленных размеров тела напрямую. Однако он тщательно проанализировал доступную ему информацию и получил весьма убедительные косвенные подтверждения эффективности обратного расчисления длины карапакса по ростовым слоям на его щитках. Во-первых, он сравнил значения длины панциря, расчисленные по диаметру годовых колец на разных щитках одной и той же особи, и получил весьма хорошее соответствие этих значений. Во-вторых, отметив относительно низкую индивидуальную изменчивость размеров тела недавно вылупившихся черепах, он справедливо заключил, что средняя длина карапакса, рассчитанная по небольшой выборке особей этого возрастного класса, является приемлемой контрольной величиной для расчисленных значений данного промера в соответствующем возрасте у старших особей. Установленное в его исследовании сходство средних величин непосредственных измерений у первой группы и обратно расчисленных значений у второй группы животных той же популяции послужило подтверждением пригодности метода – по крайней мере, для задач, не требующих высокой точности.

Последний из этих двух подходов Сергеева использован в появившихся много десятилетий спустя скелетохронологических исследованиях на бесхвостых амфибиях (Смирин, 1983) и ящерицах (Roitberg, Smirina 2006). Объектами последнего из этих исследований были прыткая (*Lacerta agilis*) и полосатая (*L. strigata*) ящерицы, у которых изучали ростовые слои на поперечных срезах бедренной кости. Косвенная оценка применимости используемых формул состояла в сопоставлении

пределов варьирования, полученных при расчислении значений длины тела в момент вылупления (по диаметрам соответствующих линий склеивания (LAGs), взрослых и полувзрослых особей), с пределами варьирования значений длины тела, полученных при непосредственном измерении только вылупившихся особей. Диапазон значений длины тела после вылупления, рассчитанных по формуле Даля – Леа, совпал с результатами измерений (30.7–37.2 и 30–37 мм) (Roitberg, Smirina, 2006). При использовании более популярной у ихтиологов (Francis, 1990) и применяемой в имеющихся немногочисленных работах по амфибиям и черепахам (Caetano, Leclair, 1996; Leclair, Laurin, 1996; Klinger, Musick, 1992) формулы Фрейзера – Ли (Frazer – Lee) рассчитанная длина тела новорожденных достигала 40 мм, т.е. с большой вероятностью была существенно завышена (Ройтберг, Смирин, неопубликованные данные).

Единственное известное нам исследование на эктотермных наземных позвоночных, в котором рассчитанную длину тела сверяли с ее действительными значениями, полученными при предыдущих отловах соответствующих особей, было проведено на японской лягушке (*Rana japonica*). Все 8 использованных в ходе этого исследования формул давали некоторое завышение рассчитанных значений, но минимальное (и статистически не значимое) расхождение с данными непосредственных измерений получилось при использовании формулы Даля – Леа. (Marunouchi et al., 2000).

Обобщения А.М.Сергеева в свете современных представлений о росте рептилий

Ниже мы коснемся тех уточнений выводов Сергеева, которые были сделаны в результате накопления данных по индивидуальным траекториям роста, полученных путем многолетнего мониторинга модельных популяций (индивидуальное мечение и повторные измерения), и проведения скелетохронологических исследований.

Во-первых, ключевым фактором уменьшения скорости роста в ходе онтогенеза является, по всей видимости, не столько хронологический возраст, сколько “онтогенетическая продвинутость” особи, оцениваемая в данном случае как доля уже достигнутого размера тела от дефинитивного размера, то есть возможного для данной особи в данных условиях. Именно поэтому рост рептилий часто хорошо описывается уравнением Бергаланфи, интервальная форма которого (Fabens, 1965) позволяет рассчитать параметры модели по индивидуальным приростам (начальный и

конечный размер за определенный интервал времени) особей неизвестного возраста.

Во-вторых, рост рептилий (как и амфибий) продолжается после наступления половой зрелости, но часто, хотя и не в такой мере, как у большинства птиц и млекопитающих, половая зрелость у рептилий сопровождается существенным снижением его темпа.

Остановимся еще на одной установленной Сергеевым закономерности, которая, вероятно, не имеет прямой связи с собственно темпами роста, но является одной из фундаментальных характеристик изменчивости и эволюции размеров тела и касается жизненных циклов [life history] рептилий. Речь идет об относительно больших размерах яиц и новорожденных особей у видов с малыми размерами взрослых животных и непропорционально малых размерах детенышей у крупных видов. В англоязычной литературе этот паттерн известен как отрицательная аллометрия размеров потомства (negative allometry of offspring size) (Andrews, 1982; Bauwens, Dias-Uriarte, 1997; Kratochvíl, Frynta, 2006). Указанная тенденция особенно резко выражена у черепахах и крокодилов, и в меньшей степени, но весьма отчетливо – у чешуйчатых рептилий (Andrews, 1982). Адаптивное значение крупных размеров новорожденных у мелких форм понятно: уменьшение размеров сложно устроенного организма, каким является наземное позвоночное животное, ниже определенного предела сопровождалось бы значительным уменьшением его приспособленности (Шмальгаузен, 1968; Kratochvíl, Frynta, 2006). Адаптивное значение относительно мелких детенышей у более крупных видов менее очевидно и является предметом дискуссий в эволюционно-экологических публикациях последних десятилетий (Bauwens, Dias-Uriarte, 1997; Kratochvíl, Frynta, 2006).

Следствием относительно больших размеров детенышей у мелких видов является уменьшение возраста наступления половой зрелости и средней продолжительности жизни. Значительный эволюционно-экологический интерес представляют крайние варианты такого ускоренного жизненного цикла – так называемые виды-эфемеры, в частности мелкие виды рода круглоголовок (*Phrynocephalus*), продолжительность жизни которых до недавнего времени считалась равной приблизительно году. По данным Сергеева (1939) и некоторых последующих исследователей (Богданов, 1962; Рустанов, Шаммаков, 1967; Салихбаев и др., 1967), мелкие виды круглоголовок (*Ph. helioscopus*, *Ph. raddei*, *Ph. guttatus* и *Ph. interscapularis*) достигают размеров взрослых фактически уже к концу осени первого года жизни, поло-

возрелости — в первую весну и погибают, не дожив до второй зимовки. Возможно, такое мнение у исследователей сложилось именно из-за малого размера этих ящериц: их детеныши, вылупляясь крупными (относительно размеров взрослых особей), очень быстро достигают размеров взрослых, и дальнейшее незначительное увеличение длины тела измерениями при повторных отловах, очевидно, не улавливалось. Но, как показали результаты работ Куликовой и Семенова (1984) с мечением песчаной круглоголовки (*Ph. interscapularis*), эти ящерицы (самые мелкие представители рода), имея при мечении размеры взрослых особей, доживали, по меньшей мере, до трех лет. При повторном отлове через два года в двух таких случаях из трех было зафиксировано увеличение размеров ящериц. Скелетохронологическое исследование (Ананьева, Смирин, неопубликованные данные) также показало, что эти ящерицы доживают в природе, по крайней мере, до трех лет, но разницы в размерах между особями, перезимовавшими два и три раза, при поимке весной не было. Немного более крупные круглоголовки — пестрая (*Ph. versicolor*) и зайсанская (*Ph. melanurus*) — доживают до 4–5 лет (Smirina, 1989; Смирин, Ананьева, 2001).

Возвращаясь к исследованиям Сергеева, следует подчеркнуть, что выявленные им общие закономерности постнатального роста рептилий нашли практически полное подтверждение в последующих исследованиях. Только в вопросе о конечности роста рептилий со времени Сергеева до сих пор остаются некоторые сомнения, хотя сам Сергеев (1939) считал, что “падение скорости роста у большинства форм происходит весьма постепенно и очень медленно приводит к полной остановке роста”.

Несмотря на все трудности, с которыми сопряжено определение индивидуального возраста рептилий и исследование их роста по слоям, формирующимся в костной ткани (как то резорбция первых слоев, слишком малая ширина последних ростовых слоев у долгоживущих видов, наличие дополнительных слоев), метод скелетохронологии на сегодняшний день дает большие возможности для углубленного изучения индивидуального роста особей, его особенностей и закономерностей на популяционном и видовом уровнях. Это, в свою очередь, расширяет возможности сравнительного изучения роста животных разных таксономических групп, чтобы, как хотел Сергеев (1937), “устанавливать ряд весьма существенных общих закономерностей” роста позвоночных.

История, как часто говорят, не знает сослагательного наклонения. Но даже краткий анализ опубликованных работ так рано ушедшего из

жизни А.М. Сергеева, касающихся только некоторых аспектов его научных исследований, приводит к мысли, что он, безусловно, мог бы стать одним из ведущих отечественных исследователей в области зоологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Г.А. Клевезаль, М.В. Мину и В.Ф. Орлову за ценные замечания и советы, высказанные в процессе работы с рукописью.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразие, инвентаризация, функции, сохранение”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданов О.П., 1962. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: АН СССР. 234 с.
- Брюзгин В.Д., 1939. К методике исследования возраста и роста рептилий // ДАН СССР. Т. 23. № 4. С. 402–404.
- Емельянов А.А., 1929. Змеи Дальнего Востока // Зап. Владивостокского Отд. Русс. Геогр. об-ва. Т. 3 (XX). № 1. 208 с.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука. 142 с.
- Клейнберг С.Е., Смирин Э.М., 1969. К методике определения возраста амфибий // Зоол. журн. Т. 48. № 7. С. 1090–1094.
- Куликова Г.С., Семенов Д.В., 1984. О продолжительности жизни и росте песчаной круглоголовки *Phrynocephalus interscapularis* // Зоол. журн. Т. 63. № 5. С. 786.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1970. Принципы исследования регистрирующих структур // Усп. совр. биол. Т. 70. № 3(6). С. 34–1352. — 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.
- Румянцев А.В., 1958. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей. М.: Из-во АН СССР. 375 с.
- Рустамов А.К., Шаммаков С.М., 1967. Экология такырной круглоголовки. (*Phrynocephalus helioscopus* Pallas) в Туркмении // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 5. С. 741–748.
- Салихбаев Х.С., Карпенко В.П., Каикаров Д.Ю., Остапенко М.М., Петрова А.А. и др., 1967. Экология позвоночных животных Каршинской степи. Ташкент: ФАН УзССР. 172 с.
- Сергеев А.М., 1937. Материалы к вопросу о постэмбриональном росте рептилий // Зоол. журн. Т. 16. № 4. С. 723–735. — 1939. Материалы по постэмбриональному росту рептилий // Зоол. журн. Т. 18. № 5. С. 888–902. — 1939а. Материалы к познанию динамики популяций у рептилий // Вопросы биологии и биоценологии. Вып. 4. С. 276–280.

- Смирин Э.М., 1972. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. Т. 51. № 10. С. 1529–1534. — 1974. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоол. журн. Т. 53. № 1. С. 111–117. — 1976. Особенности структуры костной ткани амфибий и рептилий и проблема определения их возраста. Дис. ... канд. биол. наук. АН СССР. М. 147 с. — 1983. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. Т. 62. № 3. С. 437–444. — 1989. Некоторые данные о размножении и продолжительности жизни пестрой круглоголовки в Заалтайской Гоби // Вопросы герпетологии. Автореф. докладов VII Всес. герпетол. конф. Киев: Наука. С. 236–237.
- Смирин Э.М., Ананьева Н.Б., 2001. К вопросу об эфемерности мелких видов пустынных ящериц (на примере агамовых) // Зоол. журн. Т. 80. № 1. С. 115–117.
- Смирин Э.М., Макаров А.Н., 1987. Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей // Зоол. журн. Т. 66. № 4. С. 599–604.
- Смирин Э.М., Макаров А.Н., Орлова В.Ф., 1984. Об определении возраста и некоторых особенностях роста луговой ящерицы на Кавказе // Вид и его продуктивность в ареале. Материалы 4-го Всес. совещ. Ч. V. Свердловск. С. 36–37.
- Чугунова Н.И., 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. 164 с.
- Шмальгаузен И.И., 1968. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука. 224 с.
- Andrews R.M., 1982. Patterns of growth in reptiles // Biology of the Reptilia. V. 13. P. 273–320.
- Bauwens D., Diaz-Uriarte R., 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study // Amer. Natur. V. 149. P. 91–111.
- Buffrenil V. de, Hemery G., 2002. Variation in longevity, growth, and morphology in exploited Nile monitors (*Varanus niloticus*) from Sahelian Africa // J. Herpetology. V. 36. P. 419–426.
- Caetano M.H., Leclair R., 1996. Growth and population structure of red-spotted newts (*Notophthalmus viridescens*) in permanent lakes of the Laurentian Shield, Quebec // Copeia. № 4. P. 866–874.
- Castanet J., 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards // Acta Zool. (Stickh.). V. 59. P. 35–48. — 1982. Recherches sur la croissance du tissu osseux des reptiles. Application: la méthode squelettochronologique // Thèse Dr. ès Sciences. Univ. Paris VII. Paris. 246 p. — 1985. La squelettochronologie chez les Reptiles. 1. Résultats expérimentaux sur la signification des marques de croissance chez les lézards et les tortues // Ann. Sci. Natur. Zool. et Biol. Anim. Paris 7. P. 23–40. — 1994. Age estimation and longevity in reptiles // Gerontology. V. 40. P. 174–192.
- Castanet J., Baez M., 1991. Adaptation and evolution in *Gallotia* lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity // Amphibia–Reptilia. V. 12. P. 81–102.
- Castanet J., Cheylan M., 1979. Les marques de croissance des os et écailles comme indicateurs de l'âge chez *Testudo hermanni* et *Testudo graeca* (Reptilia, Chelonia, Testudinidae) // Can. J. Zool. V. 57. P. 1649–1665.
- Castanet J., Gasc J.P., Meunier F., De Ricqlès A., 1970. Calcium et nature des zones de croissance cyclique dans l'os des Vertébrés poïkilothermes // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D. V. 270. P. 2853–2855.
- Castanet J., Meunier F., Ricqlès A., 1977. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poïkilothermes: données comparatives et essai de synthèse // Bul. Biol. Fr. Belg. V. 111. P. 18–3202.
- Castanet J., Newman D.G., Saint Girons H., 1988. Skeletochronological on the growth, age and population structure of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, on Stephens and Lady Alice islands, New Zealand // Herpetologica. V. 44. P. 2–537.
- Castanet J., Smirina E., 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // Ann. Sci. Nat. Zool. Paris 13e Ser. V. 11. P. 191–196.
- Castilla A., Castanet J., 1986. Growth, age and longevity of *Lacerta lepida* (Lacertilia, Lacertidae) assessed by skeletochronology. In: Studies in Herpetology. Proc. Third Ord. Gen. Meet. S.E.H. Prague. P. 331–336.
- Dobie J.L., 1971. Reproduction and growth in the alligator snapping turtle, *Macrochelys temminckii* (Troost) // Copeia. № 4. P. 645–658.
- Enlow D.H., 1969. The bone of reptiles // Biology of the Reptilia. Ac. Press. N.Y. V. 1. P. 45–80.
- Enlow D.H., Brown S.O., 1958. A comparative histological study of fossil and recent tissues. Part III // Tex. J. Sci. V. 10. P. 187–230.
- Fabens A.J., 1965. Properties and fitting of the Von Bertalanffy growth curve // Growth. V. 29. P. 265–289.
- Ferguson M.W. J., Joanen T., 1989. Skeletal chronology of wild and captive bred alligator mississippiensis // 1st World Congr. Herpetol. Canterbury, 11–19 Sept. Abstr.
- Francillon H., 1979. Étude expérimentale des marques de croissance sur les humerus et les femurs des tritons crêtés (*Triturus cristatus* Laurenti) en relation avec la détermination de l'âge individuel // Acta Zool. Stockh. V. 60. P. 223–232.
- Francillon H., Castanet J., 1985. Mise en évidence expérimentale du caractère annuel des lignes d'arrêt de croissance squelettique chez *Rana esculenta* (Amphibia, anura) // C.R. Acad. Sci. Ser. 3. V. 300. P. 327–332.
- Francis R.I.C.C., 1990. Back-calculation of fish length: a critical review // J. Fish. Biol. V. 36. P. 883–902.
- Frazier J., 1985. A review of in vivo labels for studies of age determination and growth in amphibians and reptiles // Herpetologica. V. 41. P. 222–227. — 1985a. Tetracycline as in vivo label in bones of green turtles, *Chelonia mydas* (L.) // Herpetologica. V. 41. P. 228–234.
- Germano D.J., 1988. Age and growth histories of desert tortoises using scute annuli // Copeia. № 4. C. 914–920.

- Gibbons M.M., McCarthy., 1983. Age determination of frogs and toads (Amphibia, Anura) from North-western Europe // Zool. Scripta. V. 12. P. 145–151.
- Griffiths J., 1962. Skeletal lamellae as an index of age in heterothermous tetrapods // Ann. Mag. Nat. Hist. London. Ser. 13. V. 4. P. 449–465.
- Guarino F.M., Di Già I., Sindaco R., 2010. Age and growth of the sand lizards (*Lacerta agilis*) from a high Alpine population of north-western Italy // Acta Herpetol. V. 5. P. 23–29.
- Hemelaar A. S. M., 1985. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L.) and its application to populations from different latitudes and altitudes // Amphibia-Reptilia. V. 6. P. 323–341.
- Hemelaar A.S.M., van Gelder J.J., 1980. Annual growth rings in phalanges of *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) from The Netherlands and their use for age determination // Neth. J. Zool. V. 30. P. 129–135.
- Hutton J.M., 1986. Age determination of living Nile crocodiles from the cortical Stratification of bone // Copeia. № 2. P. 332–341.
- Klauber L.M., 1937. A statistical study of the rattlesnakes // Occ. Pap. San Diego Soc. Nat. Hist. V. 23. P. 1–56.
- Klinger R.C., Musick J.A., 1992. Annual growth layers in juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*) // Bul. Mar. Sci. V. 5. P. 224–230.
- Kratochvíl L., Frynta D., 2006. Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal // Biol. J. Linn. Soc. V. 88. P. 527–532.
- Lea E., 1910. On the methods used in herring investigations // Cons. Int. Expl. Mer. Public. de Circ. № 53. P. 7–174.
- Leclair R., Laurin G., 1996. Growth and body size in populations of mink frogs *Rana septentrionalis* from two latitudes // Ecography. V. 19. P. 296–304.
- Marunouchi J., Kusano T., Ueda H., 2000. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // Curr. Herpet. V. 19. P. 81–89.
- Mattox N.T., 1935. Annual rings in the long bones of turtles and their correlation with size // Trans. Illinois St. Acad. Sci. V. 28. P. 255–256.
- Nouira, S., 1992. Estimation de l'âge et de la structure démographique de deux populations de *Mesalina olivieri* (Reptilia, Lacertidae) des îles Kerkennah (Tunisie) // Bul. Soc. Herpet. Fr. V. 62. P.
- Peabody F.E., 1958. A Kansas drought recorded in growth zones of a bullsnake // Copeia. № 2. P. 91–94. — 1961. Annual growth zones in living and fossil vertebrates // J. Morph. V. 108. P. 11–62.
- Petter-Rousseaux A., 1953. Recherches sur la croissance et la cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica* (Lacépède) // Terre et Vie. V. 100. P. 175–223.
- Pilorge T., Castanet J., 1981. Détermination de l'âge dans une population naturelle du lézard vivipare (*Lacerta vivipara*, Jacquin 1787) // Acta Oecologica. Oecol. Gener. V. 2. P. 3–16.
- Płytycz B., Bigaj J., 1993. Studies on the growth and longevity of the yellow-bellied toad, *Bombina variegata*, in natural environments // Amphibia-Reptilia. V. 14. P. 35–44.
- Rohr D.H., 1997. Demographic and life-history variation in two proximate populations of a viviparous skink separated by a steep altitudinal gradient // J. animal Ecol. V. 66. P. 567–578.
- Roitberg E.S., Smirina E.M., 1995. Age and size composition of some populations of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata* (Sauria, Lacertidae) from eastern North Caucasus // Scientia Herpetologica. Barcelona. P. 224–228. — 2005. The relationship between body length and femur bone thickness in *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata*. Implications for growth inferences from skeletochronological data // Herpetologia Petropolitana. SEH. St. Petersburg. P. 162–164. — 2006. Age, body size and growth of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata*: a comparative study of two closely related lizard species based on skeletochronology // Herpetological J. V. 16. P. 133–148.
- Saint Girons H., 1957. Croissance et fécondité de *Vipera aspis* (L.) // Vie et Milieu. V. 8. P. 265–286. — 1965. Les critères d'âge chez les reptiles et leurs applications à l'étude de la structure des populations sauvages // Terre et la Vie. V. 112. P. 342–358.
- Saint Girons H., Castanet J., Bradshaw S.D., Baron J.P., 1989. Démographie comparée de deux populations de *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) // Rev. Ecol. (Terre Vie). V. 44. P. 361–386.
- Schroder E.E., Baskett T.S., 1968. Age estimation, growth rates and populations structure in Missouri bullfrogs // Copeia. № 3. P. 583–592.
- Seitz L., 1907. Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. // Nova Acta Abh. kaiserl. leop. Carol. deutsch. Acad. Nat. V. 87. P. 230–370.
- Senning W.C., 1940. A study of age determination and growth of *Necturus maculosus* based on the parasphenoid bone // Am. J. Anat. V. 66. P. 483–494.
- Sinsch U., Martino A., di Tada I.E., 2002. Longevity and sexual size dimorphism of the Pampa de Achala copper lizard *Pristidactylus achalensis* (Gallardo, 1964) // Amphibia-Reptilia. V. 23. P. 177–190.
- Smirina E.M., 1989. Age structure of population of *Phrynocephalus versicolor* in the Transaltai Gobi // First World Congress of Herpetology. 11–19 Sept. 1989. UK. Canterbury. Abstracts.
- Smirina E.M., Ananjeva N.B., 2007. Growth layers in the bones and acrodont teeth of the agamid lizard *Laudakia stoliczka* (Blanford, 1875) (Agamidae, Sauria) // Amphibia-Reptilia. V. 28. P. 193–204.
- Smirina E.M., Tsellarius A.Yu., 1996. Aging, longevity, and growth of the desert monitor (*Varanus griseus*) // Rus. J. Herpetology. V. 3. P. 130–142. — 1998. Vital bone marking of Desert monitor (*Varanus griseus* Daud) in Nature // Rus. J. Herpetology. V. 5. P. 156–159.

- Suzuki H.K.*, 1963. Studies on the osseous system of the slider turtle // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* V. 109. P. 351–410.
- Thireau M.*, 1967. Analyse descriptive et biométrique de la colonne vertébrale du serpent marin *Enhydrina schistosa* Daudin (Hydrophiines). Caractères vertébraux des Hydrophiides // *Bul. Mus. Nat. Hist.* V. 39. P. 1044–1056.
- Wagner A., Schabetsberger R., Sztatecsny M., Kaiser R.*, 2011. Skeletochronology of phalanges underestimates the true age of long-lived newts (*Ichthyosaura alpestris*) // *Herpetol. J.* V. 21. P. 145–148.
- Wallis K.*, 1928. Zur Knochenhistologie und Kallusbildung beim Reptil (*Clemmys leprosa* Schweigg) // *Zeitschrift für Zellforschung und Mikrosk. Anat.* V. 6. P. 1–6.
- Warren J.W.*, 1963. Growth zones in the skeleton of recent and fossil vertebrates // *Diss. Abstr.* 24. P. 908.
- Wilson D.S., Tracy Ch.R., Tracy C.R.*, 2003. Estimating age of turtles from growth rings: A critical evaluation of the technique // *Herpetologica.* V. 59. P. 178–194.
- Zug G.R., Rand A.S.*, 1987. Estimation of age in nesting female *Iguana iguana*: testing skeletochronology in a tropical lizard // *Amphibia-Reptilia.* V. 8. P. 237–249.

ON INVESTIGATIONS OF THE REPTILIAN GROWTH IN THE DIRECTIONS SUGGESTED BY A.M. SERGEEV

E. M. Smirina¹, E. S. Roitberg²

¹ *Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow 119991, Russia*
e-mail: elsmir@mail.ru

² *University of Koblenz-Landau, Institute for Integrated Sciences, Department of Biology, Koblenz 56070, Germany*
e-mail: eroit@web.de

Principal trends and methods of investigating the postnatal growth in reptiles are discussed. Particular attention is paid to the development of the method of skeletochronology, which enables age determination of individuals, back-calculation of their body length in years before the capture, and reconstruction of growth curves based on such data.