

Сезонная динамика уровней половых гормонов у *Elaphe dione* (Pallas 1773) (Colubridae, Reptilia) в северной части ареала

А. А. Клёнина^{1✉}, Е. В. Кузнецова²

¹ Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10

² Научно-исследовательский институт морфологии человека имени академика А. П. Авцына
ФГБНУ «Российский научный центр хирургии имени академика Б. В. Петровского»
Россия, 117418, г. Москва, ул. Цюрупы, д. 3

Информация о статье

Оригинальная статья

УДК 598.115.31:591.4

[https://doi.org/10.18500/1814-6090-](https://doi.org/10.18500/1814-6090-2025-25-3-4-144-154)

2025-25-3-4-144-154

EDN: BJIBGP

Поступила в редакцию 13.10.2023,
после доработки 25.02.2025,
принята 05.03.2025

Аннотация. Проведено исследование сезонных изменений концентрации половых гормонов в плазме крови самцов (тестостерон) и самок (прогестерон и эстрадиол) узорчатого полоза *Elaphe dione* (Pallas 1773) на северной границе ареала. Отлов змей (21 самец, 17 самок) проводили с мая по август 2022 г. на Самарской Луке (Самарская область, Россия). Часть особей (4 самца, 11 самок) после отлова содержали в террариумах на протяжении двух месяцев, затем отпускали в места поимок. Кровь брали непосредственно после отлова змей, а у содержащихся в террариумных условиях – не чаще двух раз в месяц. Всего собрано 88 образцов (55 от самок и 33 от самцов). Концентрацию половых стероидов в плазме крови определяли с помощью твердофазного гетерогенного иммуноферментного анализа. У беременных самок уровень прогестерона достигал максимума и снижался после откладки яиц, а уровень эстрадиола плавно возрастал после окончания брачного периода. Сезонные изменения концентрации тестостерона у самцов свидетельствовали о диссоциированном репродуктивном паттерне, при котором половое поведение самцов совпадает с регрессией гонад и низким уровнем половых гормонов в период размножения (весной), а сперматогенез происходит в летний период. Полученные данные вносят вклад в изучение репродуктивной биологии такого малонизученного вида, как *E. dione*, и могут использоваться при разработке программ по охране данного вида.

Ключевые слова: Colubridae, *Elaphe dione*, прогестерон, эстрадиол, тестостерон

Финансирование: Исследование выполнено в рамках темы государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского научного центра РАН (регистрационный номер 1021060107212-5-1.6.20;1.6.19).

Образец для цитирования: Клёнина А. А., Кузнецова Е. В. 2025. Сезонная динамика уровней половых гормонов у *Elaphe dione* (Pallas 1773) (Colubridae, Reptilia) в северной части ареала // Современная герпетология. Т. 25, вып. 3/4. С. 144 – 154. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2025-25-3-4-144-154>, EDN: BJIBGP

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

ВВЕДЕНИЕ

Половые гормоны, такие как эстрогены, прогестерон и андрогены, играют важную роль в регуляции сезонных изменений поведения, физиологических перестроек и развитии вторичных половых характеристик у рептилий (Hamlin et al., 2014; García-Valdez et al., 2016). Установлено, что эстрадиол необходим для нормального развития яичников, вителлогенеза в печени и депонирования желтка в фолликулах, а также способствует гипертрофии железистой ткани и гладкой мускулатуры в яйцеводах для подготовки к овуляции (Custodia-Lora et al., 2004; Taylor et al., 2004). Про-

гестерон влияет на поддержание беременности (Bonnet et al., 2001; Custodia-Lora, Callard, 2002; Taylor, DeNardo, 2011; Bertocchi et al., 2018), подавляя сократимость матки, что позволяет задерживать яйцеклетки при прохождении по яйцеводу для покрытия их оболочкой у яйцекладущих рептилий; он также ингибирует синтез вителлогенина в печени, что, в свою очередь, приводит к замедлению роста фолликул на протяжении беременности (Guillette et al., 1981; Bennett, Jones, 2002). Тестостерон участвует в стимуляции полового поведения, развитии полового сегмента почки, а также регулирует сперматогенез (Hau 2007; Taylor, DeNardo, 2011).

✉ Для корреспонденции. Лаборатория зоологии и паразитологии Института экологии Волжского бассейна РАН.

ORCID и e-mail адреса: Клёнина Анастасия Александровна: <https://orcid.org/0000-0002-8997-3866>, colubrida@yandex.ru; Кузнецова Екатерина Владимировна: <https://orcid.org/0000-0001-9861-1878>, kuznetsovaekvl@gmail.com.

Уровень половых гормонов у рептилий подвержен сезонной изменчивости. Например, для змей характерно увеличение концентрации эстрадиола в период вителлогенеза (Ho et al., 1982; Bonnet et al., 2001), который у многих представителей Colubridae начинается после окончания зимней спячки и завершается к моменту овуляции (Aldridge et al., 2009). Для видов с диссоциированным репродуктивным паттерном характерны низкие уровни тестостерона в весенний период, совпадающий с временем размножения, и высокие показатели в летний период, когда происходит сперматогенез (Taylor, DeNardo, 2011).

Исследования, посвященные изучению взаимосвязи между гормональными профилями рептилий и основными событиями из репродуктивного цикла, до сих пор остаются немногочисленными (Taylor, DeNardo, 2011). Большинство из них проведены зарубежными коллегами (например, Bonnet et al., 2001; Tumkiratiwong et al., 2012; Bertocchi et al., 2018). Единственной отечественной публикацией, которую удалось найти, стала статья В. В. Ярцева с соавторами (2019), содержащая сведения о динамике тестостерона у самцов *Zootoca vivipara* на юго-востоке Западной Сибири. Существуют также работы на русском языке, включающие изучение репродуктивной биологии змей семейства Colubridae без рассмотрения гормонального аспекта (например, Бакиев и др., 2004; Шляхтин и др., 2005; Клёнина, 2015).

Цель настоящей работы – выявить сезонные изменения гормонального статуса у одного из широко распространенных видов узовых змей – узорчатого полоза *Elaphe dione* (Pallas 1773), на протяжении активного весенне-летнего периода. Для этого решали следующие задачи: проанализировать динамику уровня тестостерона у самцов, а также уровней прогестерона и эстрадиола у самок; сопоставить гормональные профили особей с основными событиями репродуктивного цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сроки и место проведения исследования. Отлов змей проводили на Самарской Луке (Самарская область, Россия) в окрестностях с. Бахилова поляна Ставропольского района и с. Переволоки Сызранского района (усредненные координаты 53°25'59.7" N, 49°40'16.2"E и 53°14'25.0" N, 49°11'18.9"E соответственно) в период с мая по август 2022 г.

Экспериментальные группы. Пол пойманных взрослых особей определяли визуальным методом, пол молодых змей – по совокупности морфологических признаков (Клёнина и др., 2019). Все

отловленные змеи поделены на несколько групп в соответствии с предполагаемым физиологическим статусом. Самцов разделили на 3 группы: репродуктивно активные, репродуктивно неактивные, готовящиеся к зимовке. У самок были выделены 5 групп: репродуктивно активные, репродуктивно неактивные, беременные, после откладки яиц, готовящиеся к зимовке. Репродуктивно активными считали самцов и самок, пойманных в первой половине мая, на основании данных о периоде размножения полозов в Поволжье (Бакиев и др., 2004; Шляхтин и др., 2005). К репродуктивно неактивным относили особей, отловленных вне периода размножения (в июне и июле). В группу готовящихся к зимовке включали змей, у которых образцы крови собраны в августе. Беременность у самок определяли методом пальпации или визуально по увеличенным яйцеводам, которые при заполнении крупными яйцами сильно растягиваются и занимают почти всю полость тела. От беременных самок ($n = 3$), содержащихся в дальнейшем в террариумах, были получены кладки.

Исследование одобрено комитетом по биоэтике Института экологии Волжского бассейна РАН (№ 11/24; 4 апреля 2024 г.). Работу с животными проводили в соответствии с Европейской конвенцией по защите позвоночных животных, используемых в экспериментальных и других научных целях (Директива 2010/63/EU).

Условия содержания животных. Для повторного взятия крови в течение сезона из природы в лабораторию временно были изъяты 15 особей (11 самок и 4 самца). Змей содержали в индивидуальных вентилируемых террариумах размером 50×40×30 см, оборудованных согласно общим рекомендациям по содержанию рептилий в неволе. Полупрозрачные террариумы располагали на этажерках в непосредственной близости от окон, чтобы фотопериод соответствовал естественному для Самарского региона. В качестве источника тепла под половиной террариума размещали термоковрик 14 W 28×28 см, обеспечивающий прогрев животных. Температура в теплом углу террариума составляла 30°C, в холодном – 22°C. Змей облучали на солнце в течение 10 минут с периодичностью не реже одного раза в неделю. В качестве корма змеям предлагали перепелиные яйца и кормовых грызунов (лабораторные мыши). Кормление осуществляли один раз в неделю. В каждый террариум помещали поилку, чтобы обеспечить постоянный доступ животного к воде. В конце августа всех особей вернули в места отлова.

Сбор образцов крови. Кровь у змей брали непосредственно после отлова, а у содержащихся в террариумных условиях – не чаще 2 раз в месяц.

Для получения образцов крови предварительно прогретых с помощью термоковриков животных брали в руки и некоторое время держали вниз головой. Затем в ротовую полость змеи вносили несколько капель раствора гепарина (5000 МЕ/мл, Московский эндокринный завод ФГУП) в стерильном шприце без иглы для предотвращения гемолиза в образцах крови. После этого стерильной иглой (23G; 0.6×30 мм) производили пункцию (прокол) верхнечелюстной вены и собирали кровь в чистые полипропиленовые микроцентрифужные пробирки типа эппендорф (кат. номер 1003/G, Aptaka S.P.A., Италия). В случаях, когда после пункции кровь продолжала сворачиваться и не стекала в пробирку, гепарин применяли повторно. Объем взятой крови от каждой особи составлял не более 0.5 мл. После взятия крови ротовую полость змеи обрабатывали 0.05%-ным водным раствором хлоргексидина биглюконата (Самарская фармфабрика, Россия) для профилактики инфекции в месте пункции. Образцы крови центрифугировали в микроцентрифуге Type-320a (Poland) в течение 10 мин при 3200 g.

Всего собрано 88 образцов гепаринизированной плазмы крови (55 от самок и 33 от самцов).

Определение концентрации половых гормонов. Концентрации тестостерона в плазме крови самцов, прогестерона и эстрадиола в плазме крови самок определяли с помощью твердофазного гетерогенного иммуноферментного анализа с использованием коммерческих наборов реактивов компании ООО «Хема» (Москва, Россия) («Тестостерон-ИФА», каталожный номера K209; «Прогестерон-ИФА», кат. номер K207; «Эстрадиол-ИФА», кат. номер K208). Все измерения проводили в дубликатах. Оптическую плотность растворов в лунках планшета измеряли при длине волны 450 нм с помощью планшетного спектрофотометра Multiskan FC (ThermoFisher Scientific Inc., США). Минимальные концентрации гормонов, определяемые с помощью наборов, составляли не более 0.15 нмоль/л для тестостерона, не более 0.25 нмоль/л для прогестерона и не более 0.025 нмоль/л для эстрадиола.

Методы статистической обработки данных. Распределения данных по концентрациям прогестерона и эстрадиола в сыворотке крови самок *E. dione* не соответствовали нормальному закону (Shapiro–Wilk’s W test, $p < 0.05$) и нормализованы с помощью логарифмического преобразования. Сравнивали уровень прогестерона и эстрадиола у самок в разные месяцы (май, июнь, июль, август) с помощью однофакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA) и анализировали выборки для разных сезонов как независимые, так как лишь единичных особей удалось проследить на протяжении всего года. Для последующего попарного сравне-

ния разных групп использовали апостериорный тест Тьюки (Tukey’s test). Различия в уровне половых гормонов (эстрадиол, прогестерон) между самками, находящимися в разном физиологическом состоянии, анализировали с помощью непараметрического критерия Краскала – Уоллиса (Kruskal–Wallis test) ввиду небольшого числа особей в каждой из таких групп. Для последующего попарного сравнения разных групп использовали тест Данна (Dunn’s test). В случае нескольких проб от одной и той же особи за один сезон брали в анализ среднее значение для этих проб.

Распределения данных по концентрациям тестостерона в сыворотке крови самцов также не соответствовали нормальному закону (Shapiro–Wilk’s W test, $p < 0.05$). Кроме того, среди самцов *E. dione* выявлены особи ($N = 13$ из $N = 30$), у которых концентрации этого гормона в сыворотке крови выходили за пределы шкалы используемой иммуноферментной тест-системы (0.15 – 100 нмоль/л). Разведение образцов какими-либо растворами для получения точных результатов измерения концентрации тестостерона в них запрещено производителем набора реагентов. Поэтому значения концентрации тестостерона ниже предела чувствительности набора условно принимали равными 0.15 нмоль/л ($N = 11$ из $N = 30$), а значения, превышающие концентрацию верхней калибровочной пробы, – равными 100 нмоль/л ($N = 2$ из $N = 30$). Различия в уровне тестостерона между месяцами, а также между группами самцов с разным физиологическим статусом анализировали с помощью непараметрического критерия Краскала – Уоллиса (Kruskal–Wallis test). Для последующего попарного сравнения разных групп использовали тест Данна (Dunn’s test).

Данные на графиках представлены в виде средних значений и стандартного отклонения ($\bar{X} \pm SD$). Результаты тестов во всех случаях считали достоверными, если уровень значимости строго меньше 0.05. Статистический анализ данных проводили в программе Statistica 12.0 (StatsSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика уровня половых гормонов у самок. У всех самок не обнаружено достоверных изменений уровня прогестерона на протяжении весенне-летнего периода ($N = 42$, $F = 1.02$, $df = 3$, $p = 0.4$) (рис. 1, а). Его концентрация в плазме крови самок сохранялась на одном уровне с мая по июль, а в августе отмечалась тенденция к ее снижению ($p > 0.05$). Физиологический статус самки оказывал достоверное влияние на динамику уровня прогестерона ($N = 42$, $H = 15.4$, $p = 0.004$) (см. рис. 1, б). Беременные самки обладали самым высоким уровнем

прогестерона и достоверно отличались по этому показателю от репродуктивно неактивных самок (тест Данна, $p = 0.047$); концентрация прогестерона в плазме крови снижалась (недостоверно; тест Данна, $p > 0.05$) после откладки яиц и в период подготовки к зимовке. У репродуктивно активных самок уровень прогестерона оказался выше по сравнению с репродуктивно неактивными (недостоверно; тест Данна, $p > 0.05$).

Концентрация эстрадиола в плазме крови самок *E. dione* варьировала в зависимости от месяца года ($N = 42$, $F = 6.0$, $df = 3$, $p = 0.002$) (см. рис. 1, в). Уровень эстрадиола планомерно возрастал с мая по август. Максимальная концентрация эстрадиола в плазме зарегистрирована в августе (тест Тьюки, $p = 0.001$, по сравнению с маем). Уровень эстрадиола также достоверно менялся в зависимости от физиологического статуса самок ($N = 42$, $H = 18.4$,

$p = 0.001$) (см. рис. 1, з). Репродуктивно активные самки обладали достоверно более низкой концентрацией эстрадиола по сравнению с репродуктивно неактивными (тест Данна, $p = 0.01$) и готовящимися к зимовке самками (тест Данна, $p < 0.0001$). Не обнаружено достоверных различий по уровню эстрадиола между беременными самками и самками, отложившими яйца (тест Данна, $p > 0.05$).

Динамика уровня тестостерона у самцов.

Уровень тестостерона в плазме крови самцов достоверно изменялся в течение весенне-летнего сезона ($N = 30$, $H = 13.3$, $p = 0.004$) (рис. 2, а). Концентрация тестостерона планомерно повышалась от мая к августу, демонстрируя в августе максимальные концентрации этого гормона (тест Данна, $p < 0.01$, по сравнению с маем).

Самцы с разным физиологическим статусом достоверно отличались между собой по уровню тес-

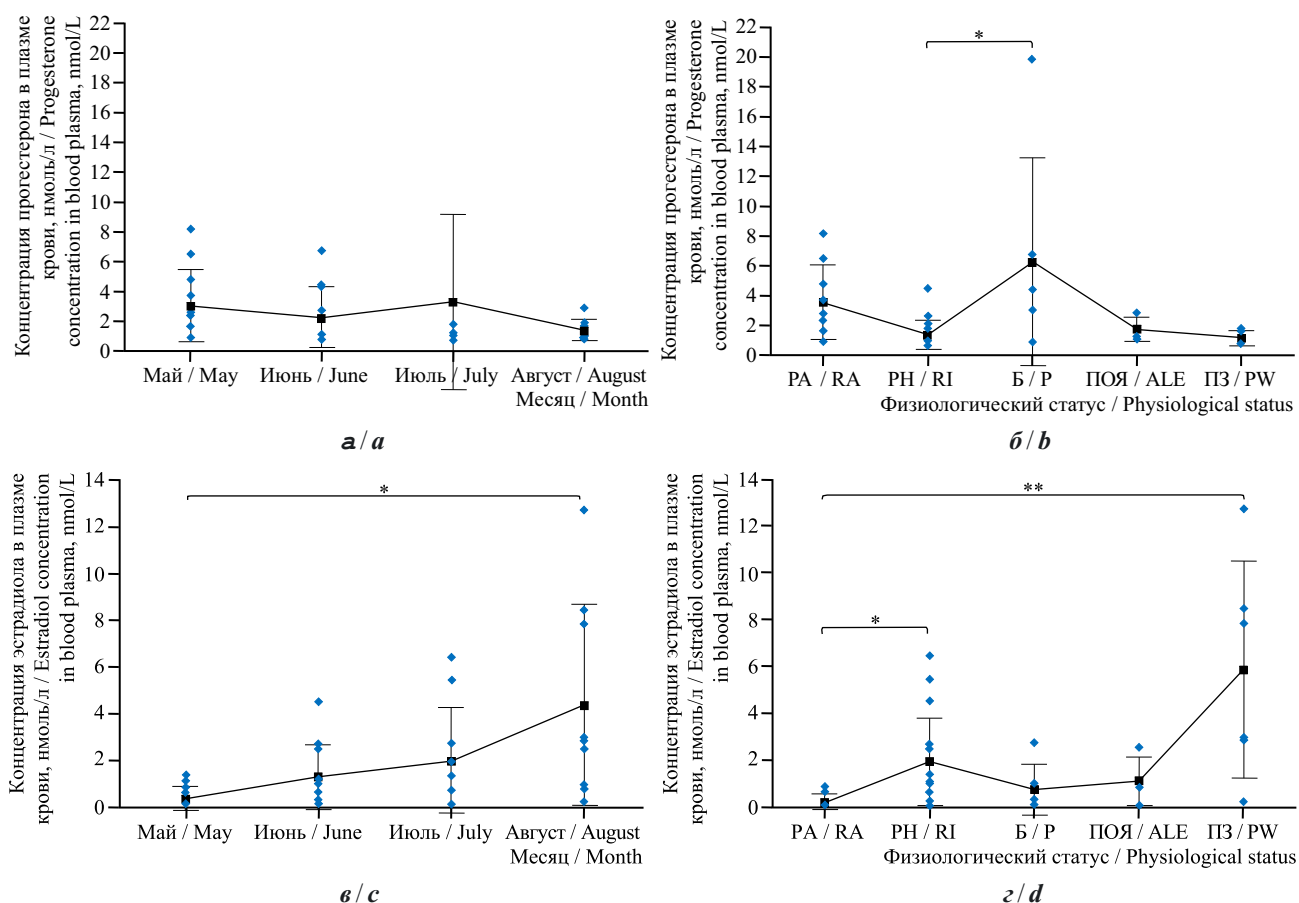


Рис. 1. Динамика уровня половых гормонов у самок *E. dione*: прогестерона (а – в разные месяцы года; б – у особей с разным физиологическим статусом (РА – репродуктивно активные, РН – репродуктивно неактивные, Б – беременные, ПОЯ – после откладки яиц, ПЗ – подготовка к зимовке), * $p < 0.05$); эстрадиола (в – в разные месяцы года, * $p < 0.05$; з – у особей с разным физиологическим статусом, * $p < 0.05$; ** $p < 0.0001$). Показаны средние значения (■) и стандартные отклонения; ♦ – индивидуальные значения особей

Fig. 1. Dynamics of the progesterone levels in *E. dione* females: progesterone (a – in different months of the year; b – with different physiological status (RA – reproductively active, RI – reproductively inactive, P – pregnant, ALE – after laying eggs, PW – preparation for wintering), * $p < 0.05$); estradiol (c – in different months of the year, * $p < 0.05$; d – with different physiological status, * $p < 0.05$; ** $p < 0.0001$). Means (■) and standard deviations are shown; ♦ – individual values of snakes

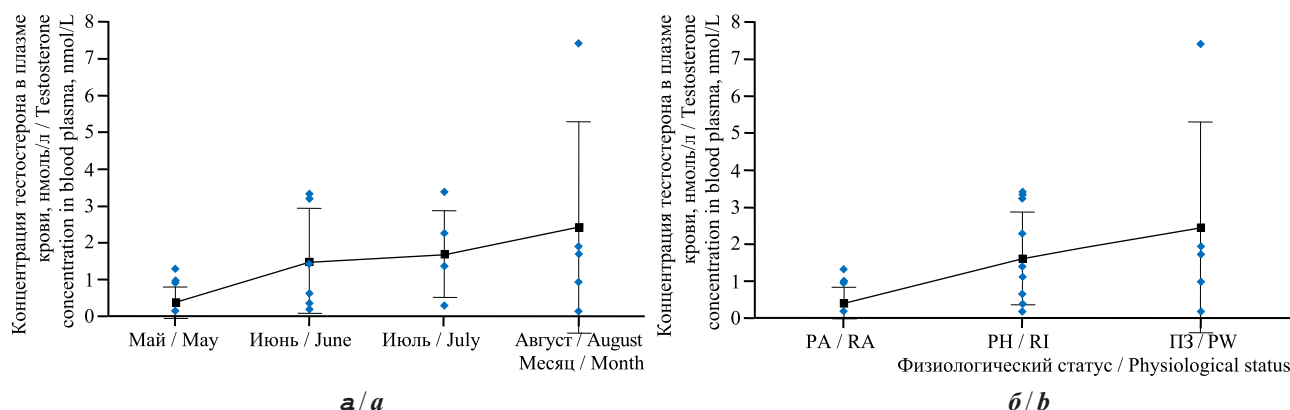


Рис. 2. Динамика уровня тестостерона у самцов *E. dione*: а – в разные месяцы года, б – с разным физиологическим статусом (РА – репродуктивно активные, РН – репродуктивно неактивные, ПЗ – подготовка к зимовке). Данные представлены в виде средних значений (■) и стандартного отклонения; ♦ – индивидуальные значения особей; $p < 0.05$

Fig. 2. Dynamics of the testosterone levels in *E. dione* males: а – in different months of the year; б – with different physiological status (RA – reproductively active, RI – reproductively inactive, PW – preparation for wintering). Data in both graphs are presented as means (■) and standard deviations; ♦ – individual values of snakes; $p < 0.05$

тестостерона ($N = 30$, $H = 13.0$, $p = 0.002$) (см. рис. 2, б). Минимальный уровень тестостерона отмечен у репродуктивно активных самцов; он достоверно отличается как от репродуктивно неактивных (тест Данна, $p = 0.02$), так и от готовящихся к зимовке самцов (тест Данна, $p = 0.005$). Максимальный уровень тестостерона регистрировали у самцов, условно отнесенных к готовящимся к зимовке.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сезонные изменения уровней половых гормонов. Полученные данные свидетельствуют об отчетливой сезонной динамике уровней половых гормонов у самок и самцов *E. dione*. Сезонные изменения концентрации прогестерона в плазме крови самок отличались от опубликованных данных для других змей. Концентрация прогестерона у самок не менялась на протяжении мая – июня, а в августе отмечалась небольшая тенденция к снижению. У многих змей, обитающих в умеренном климатическом поясе, уровень прогестерона увеличивается в период весеннего размножения, достигая максимальных значений летом (во время беременности), а затем снижается в период зимней спячки (Bonnet et al., 2001; Taylor, DeNardo, 2011). Отсутствие достоверных сезонных изменений уровня прогестерона у самок *E. dione* можно объяснить малой выборкой и высокой индивидуальной изменчивостью этого показателя.

Концентрация эстрадиола у самок *E. dione* являлась минимальной в мае и плавно возрастала к августу. Так как известно, что у змей уровень эстрадиола повышается во время вителлогенеза, регистрируемые высокие уровни эстрадиола у *E. dione* в августе указывают на происходящий в

этот период вителлогенез. Сроки вителлогенеза у змей весьма вариабельны. Вителлогенез I типа происходит весной (Aldridge, 1979; Taylor et al., 2004). Вителлогенез II типа начинается осенью, затем в зимний период происходит снижение активности фолликул, весной вителлогенез возобновляется и оканчивается к моменту овуляции (весна / лето) (Aldridge, 1979). Для большинства изученных видов подсемейства *Colubrinae* показано, что вителлогенез начинается весной, сразу после выхода из зимовальных убежищ, и достигает пика к моменту овуляции (Aldridge et al., 2009). Так как опубликованные данные о сроках и типе вителлогенеза у *E. dione* отсутствуют, полученные результаты могут указывать на вероятность вителлогенеза II типа. Однако необходимы дополнительные исследования особей из природных популяций, поскольку отбор проб в августе проводился у самок *E. dione*, содержащихся в террариумных условиях с поддержанием постоянного температурного режима. В отличие от большинства сезонно размножающихся млекопитающих и птиц, для которых основным фактором окружающей среды, регулирующим репродуктивную активность, является фотопериод, у рептилий, и, в частности, у змей, таким стимулом является температура (Taylor, DeNardo, 2011).

Низкий уровень эстрадиола у самок в мае предположительно связан со сдвигом начала размножения в 2022 г. в Самарском регионе на середину апреля из-за ранней весны. В таком случае пойманные в мае особи могли быть уже оплодотворены, что объясняет низкий уровень эстрадиола. Однако определение беременности на таких ранних сроках без использования инструментальных методов (например, ультразвуковой диагностики) представляется весьма затруднительным.

Изменения концентрации тестостерона у самцов *E. dione* в течение весенне-летнего периода указывало на то, что для вида характерен «диссоциированный» репродуктивный паттерн, при котором половое поведение самцов совпадает с регрессией гонад и низким уровнем половых гормонов в период размножения (весной), а сперматогенез происходит в летний период (Taylor, DeNardo, 2011).

По литературным данным (Песков и др., 2003; Бакиев и др., 2004; Клёнина, 2015) и оригинальным многолетним наблюдениям (2009 – 2022 гг.), *E. dione* на Самарской Луке выходит с зимовки начиная со второй половины апреля: самая ранняя весенняя встреча зарегистрирована в 2012 г. (16 апреля), самая поздняя – в 2022 г. (2 мая); последние находки возле мест зимовок отмечены с конца сентября (22.09.2022 г.) по вторую половину октября (17.10.2009 г.). За весь период наблюдений не удалось зарегистрировать спаривающихся особей в природе, но в первой половине мая отмечены самцы в активном поиске самки, а также найдены пары самец – самка, лежащие клубком в непосредственной близости друг от друга, но не копулирующие. Эти оригинальные наблюдения подтверждают опубликованные сведения из граничащей с Самарской Саратовской области, где брачный период начинается весной, вскоре после выхода змей из зимовальных убежищ, чаще в первой половине мая (Шляхтин и др., 2005). Известно, что на продолжительность сезона активности вида влияют температурные условия каждого конкретного года, что также сказывается на сроках размножения, например сдвигаются даты откладки яиц (Клёнина, 2015).

Гормональные профили и физиологический статус особи. Физиологический статус особей характеризовался определенными гормональными изменениями. Максимальный уровень прогестерона отмечен у беременных самок; после откладки яиц наблюдается его снижение. Поскольку высокие концентрации прогестерона у рептилий, как правило, связаны с активностью и продолжительностью функционирования желтого тела (Fergusson, Bradshaw, 1991; Flemming, 1994), увеличение уровня прогестерона в плазме крови беременных самок *E. dione* отражало развитие желтого тела, а снижение уровня прогестерона после откладки яиц свидетельствовало о лютеолизе. Полученные данные хорошо согласуются с опубликованными для других видов змей. Увеличение концентрации прогестерона в

плазме крови во время беременности и снижение его уровня после откладки яиц отмечено для отдельных таксонов, например *Python regius* (Bertocchi et al., 2018), *Crotalus atrox* (Taylor et al., 2004), *C. durissus terrificus* (Almeida-Santos et al., 2004), *Naja kaouthia* (Tumkiratiwong et al., 2012), *Agkistrodon piscivorus* (Graham et al., 2011). Известно, что прогестерон играет роль в поддержании беременности у рептилий (Bonnet et al., 2001; Custodia-Lora, Callard, 2002; Taylor, DeNardo, 2011; Bertocchi et al., 2018). У яйцекладущих чешуйчатых рептилий секреция прогестерона повышается после овуляции и быстро снижается до базального уровня во время короткой лютеиновой фазы (Custodia-Lora, Callard, 2002).

У самок рептилий эстрадиол синтезируется клетками гранулезного слоя в растущих превителлогенных фолликулах, поэтому изменения его концентрации в крови связаны с особенностями фолликулогенеза (Endo, Park, 2005; Hamtousse et al., 2007). Для змей характерно увеличение концентрации эстрадиола в период вителлогенеза (Ho et al., 1982; Bonnet et al., 2001), который у многих видов семейства Colubridae начинается после окончания зимней спячки и завершается к моменту овуляции (Aldridge et al., 2009). Было показано, что уровень эстрадиола в плазме крови у *C. atrox* (Taylor et al., 2004), *N. kaouthia* (Tumkiratiwong et al., 2012) и *C. durissus terrificus* (Almeida-Santos et al., 2004) значительно выше во время развития фолликулов и в брачный период по сравнению с периодом беременности. Однако у *E. dione* репродуктивно активные особи характеризовались низким уровнем эстрадиола, а наиболее высокие уровни эстрадиола были зарегистрированы у репродуктивно неактивных и готовящихся к зимовке самок. Одним из объяснений низких концентраций эстрадиола у репродуктивно активных особей может являться смещение сроков размножения у *E. dione* в 2022 г. Кроме того, отдельные самки некоторых видов змей (в том числе Colubridae) могут пропускать от одного года до нескольких лет между кладками из-за недостатка энергетических ресурсов для запуска вителлогенеза (Taylor et al., 2004; Aldridge et al., 2009). При этом такие пропускающие размножение самки обладают крайне низкими уровнями эстрадиола (Taylor et al., 2004). Так как деление самок на физиологические группы осуществляли на основании данных о периоде размножения и некоторых визуальных признаках, нельзя исключить наличие в группе репродуктивно активных са-

мок особей, не участвующих в размножении в год проведения настоящего исследования. Для более точной диагностики физиологического состояния необходимо использование дополнительных методов прижизненного (ультразвуковое исследование) или посмертного мониторинга. Зарегистрированный пик концентрации эстрадиола перед зимовкой свидетельствует об интенсивном вителлогенезе у самок *E. diene*. Однако ввиду высокой индивидуальной изменчивости уровня эстрадиола в плазме крови, а также возможного влияния условий террариумного содержания, необходимы дальнейшие исследования на выборках с большим количеством особей. Низкий уровень эстрадиола у беременных и отложивших яйца особей согласуется с данными для других видов змей (Taylor et al., 2004; Graham et al., 2011).

У рептилий тестостерон играет важную роль в стимуляции полового поведения, развитии вторичных половых характеристик, таких как половой сегмент почки, а также в регуляции сперматогенеза (Hau 2007; Taylor, DeNardo, 2011). Репродуктивно активные самцы *E. diene* обладали наиболее низким уровнем тестостерона среди всех экспериментальных групп, максимальный уровень отмечался у особей, готовящихся к зимовке. Таким образом, гормональная активность гонад во время брачного периода была гораздо ниже по сравнению с периодом подготовки к зимовке. Согласно общепринятой классификации репродуктивных циклов у самцов змей, подобные гормональные профили характерны для видов с диссоциированным репродуктивным паттерном (Aldridge et al., 2009; Taylor, DeNardo, 2011). Такой паттерн также обнаружен у многих представителей семейства Colubridae: сперматогенез у них начинается летом (после брачного сезона) на фоне высоких концентраций тестостерона в крови, затем в зимний период сперма хранится в семявыносящих протоках, весной (в период размножения) происходит регрессия семенных канальцев в семенниках, а концентрация тестостерона в крови снижается до базального уровня (Aldridge et al., 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены первые данные о сезонной динамике концентрации половых гормонов (прогестерона, эстрадиола и тестостерона) в плазме крови *E. diene* на северной границе ареала. Физиологический статус особи оказывал достоверное влияние на динамику уровней исследован-

ных гормонов. У беременных самок уровень прогестерона достигал максимума и снижался после откладки яиц. Концентрация эстрадиола была минимальной в мае и плавно возрастала к августу, что может свидетельствовать о вителлогенезе II типа и требует проведения дополнительных исследований. Выявить статистически значимые сезонные изменения уровня прогестерона не удалось, что можно объяснить малой выборкой и высокой индивидуальной изменчивостью этого показателя. Самцы с разным физиологическим статусом достоверно отличались между собой по уровню тестостерона. Сезонные изменения концентрации тестостерона у самцов свидетельствовали о диссоциированном репродуктивном паттерне.

Несмотря на то, что настоящая работа является пилотным исследованием с относительно небольшим объемом выборки, который не позволяет в полной мере проанализировать внутрипопуляционные различия между группами с разным физиологическим статусом, полученные данные вносят вклад в изучение репродуктивной биологии такого малоизученного вида, как *E. diene*, и могут применяться при разработке программ по охране данного вида.

Благодарности

Авторы выражают благодарности Т. Н. Атяшевой, А. Г. Бакиеву, В. А. Вехник, Е. П. Симону, В. В. Ярцеву, А. С. Поклонцеву, а также анонимному рецензенту за ценные замечания и помощь в подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара : Изд-во СамНЦ РАН. 192 с.
- Клёнина А. А. 2015. Ужовые змеи (Colubridae) Волжского бассейна: питание, размножение, состояние охраны / под ред. А. Г. Бакиева. Тольятти : Касандра. 106 с.
- Клёнина А. А., Бакиев А. Г., Павлов А. В. 2019. К морфологии ужовых змей Среднего Поволжья. Сообщение 1. Определение пола молодых особей // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (25). С. 61 – 71.
- Песков А. Н., Балтушко А. М., Бакиев А. Г., Епланова Г. В., Вехник В. П. 2003. К фенологии пресмыкающихся Жигулевского заповедника // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты : материалы Международной научной конференции. Жигулевск ; Бахилова Поляна : Жигулевский государственный заповедник им. И. И. Спрыгина. Т. 1. С. 38 – 40.

- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. 2005. Животный мир Саратовской области : в 4 кн. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов : Изд-во Саратовского университета. 116 с.
- Ярцев В. В., Куранова В. Н., Абсалямова Е. Н. 2019. Репродуктивный цикл самцов в популяции живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири // Современная герпетология. Т. 19, вып. 1/2. С. 56 – 67. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67>
- Aldridge R. D. 1979. Seasonal spermatogenesis in sympatric *Crotalus viridis* and *Arizona elegans* in New Mexico // Journal of Herpetology. Vol. 13. P. 187 – 192. <http://dx.doi.org/10.2307/1563927>
- Aldridge R. D., Goldberg S. R., Wisniewski S. S., Bufalino A. P., Dillman C. B. 2009. The reproductive cycle and estrus in the colubrid snakes of temperate North America // Contemporary Herpetology. № 4. P. 1 – 31.
- Almeida-Santos S. M., Abdalla F. M., Silveira P. F., Yamanouye N., Breno M. C., Salomao M. G. 2004. Reproductive cycle of the neotropical *Crotalus durissus terrificus*: I. Seasonal levels and interplay between steroid hormones and vasotocinase // General and Comparative Endocrinology. Vol. 139. P. 143 – 150. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.09.001>
- Bennett E. J., Jones S. M. 2002. Interrelationships among plasma progesterone concentrations, luteal anatomy and function, and placental ontogeny during gestation in a viviparous lizard (*Niveoscincus metallicus*: Scincidae) // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular and Integrative Physiology. Vol. 131, iss. 3. P. 647 – 656. [https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(01\)00495-0](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(01)00495-0)
- Bertocchi M., Pelizzone I., Parmigiani E., Ponzio P., Macchi E., Righi F., Di Girolamo N., Bigliardi E., Dentì L., Bresciani C., Di Ianni F. 2018. Monitoring the reproductive activity in captive bred female ball pythons (*P. regius*) by ultrasound evaluation and noninvasive analysis of faecal reproductive hormone (progesterone and 17 β -estradiol) metabolites trends // PLoS ONE. Vol. 13, iss. 6. Article № e0199377. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199377>
- Bonnet X., Naulleau G., Bradshaw D., Shine R. 2001. Changes in plasma progesterone in relation to vitellogenesis and gestation in the viviparous snake *Vipera aspis* // General and Comparative Endocrinology. Vol. 121, iss. 1. P. 84 – 94. <https://doi.org/10.1006/gcen.2000.7574>
- Custodia-Lora N., Callard I. P. 2002. Progesterone and progesterone receptors in reptiles // General and Comparative Endocrinology. Vol. 127, iss. 1. P. 1 – 7.
- Custodia-Lora N., Novillo A., Callard I. P. 2004. Regulation of hepatic progesterone and estrogen receptors in the female turtle, *Chrysemys picta*: Relationship to vitellogenesis // General and Comparative Endocrinology. Vol. 136. P. 232 – 240. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2003.12.016>
- Endo D., Park M. K. 2005. Molecular cloning of P450 aromatase from the leopard gecko and its expression in the ovary // The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology. Vol. 96. P. 131 – 140. <https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2005.02.015>
- Fergusson B., Bradshaw S. D. 1991. Plasma arginine vasotocin, progesterone, and luteal development during pregnancy in the viviparous lizard *Tiliqua rugosa* // General and Comparative Endocrinology. Vol. 82. P. 140 – 151.
- Flemming A. F. 1994. Seasonal variation in plasma and corpus luteum oestradiol-17 β and progesterone concentrations of the lizard *Cordylus p. polyzonus* (Sauria: Cordylidae) // South African Journal of Zoology. Vol. 29, iss. 2. P. 87 – 92.
- García-Valdez M. V., Chamut S., Jahn G. A., Arce O. E. A., Manes M. E. 2016. Plasmatic estradiol and progesterone variations during the reproductive cycle of captive female argentine red tegu lizards, *Tupinambis rufescens* // Herpetological Conservation and Biology. Vol. 11, iss. 1. P. 519 – 526.
- Graham S. P., Earley R. L., Guyer C., Mendonça M. T. 2011. Innate immune performance and steroid hormone profiles of pregnant versus nonpregnant cottonmouth snakes (*Agkistrodon piscivorus*) // General and Comparative Endocrinology. Vol. 174. P. 348 – 353.
- Guillette L. J., Spielvogel S., Moore F. L. 1981. Luteal development, placentation, and plasma progesterone concentration in the viviparous lizard *Sceloporus jarrovi* // General and Comparative Endocrinology. Vol. 43, iss. 1. P. 20 – 29.
- Hamlin H. J., Lowers R. H., Kohno S., Mitsui-Watanabe N., Amano H., Hara A., Ohta Y., Miyagawa S., Iguchi T., Guillette L. J. 2014. The reproductive hormone cycle of adult female American alligators from a barrier island population // Reproduction. Vol. 147, iss. 6. P. 855 – 863. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.09.015>
- Hammouche S., Gernigon-Spychalowicz T. H., Exbrayat J. M. 2007. Immunolocalization of estrogens and progesterone receptors within the ovary of the lizard *Uromastyx acanthinura* from vitellogenesis to rest season // Folia Histochemica Cytobiologica. Vol. 45, suppl. 1. P. 23 – 27.
- Hau M. 2007. Regulation of male traits by testosterone: Implications for the evolution of vertebrate life histories // BioEssays. Vol. 29, iss. 2. P. 133 – 144. <https://doi.org/10.1002/bies.20524>
- Ho S. M., Kleis-San Francisco S., McPherson R., Heiserman G. J., Callard I. P. 1982. Regulation of vitellogenesis in reptiles // Herpetologica. Vol. 38, № 1. P. 40 – 50.
- Taylor E. N., DeNardo D. F. 2011. Hormones and reproductive cycles in snakes // Hormones and Reproduction of Vertebrates: Reptiles / eds. D. Norris, K. Lopez. Massachusetts : Academic Press. P. 355 – 372.
- Taylor E. N., DeNardo D. F., Jennings D. H. 2004. Seasonal steroid hormone levels and their relation to re-

production in the Western Diamond-backed Rattlesnake, *Crotalus atrox* (Serpentes: Viperidae) // General and Comparative Endocrinology. Vol. 136. P. 328 – 337. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.01.008>

Tumkiratiwong P., Meesuk W., Chanhom L., Aowphol A. 2012. Reproductive patterns of captive male and female monocled cobra, *Naja kaouthia* (Lesson, 1831) // Zoological Studies. Vol. 51. P. 692 – 700.

Seasonal dynamics of sex hormone levels in *Elaphe dione* (Pallas 1773) (Colubridae, Reptilia) in the northern part of the range

A. A. Klenina ¹✉, E. V. Kuznetsova ²

¹ Samara Federal Research Center of RAS,
Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences
10 Komzina St., Togliatti 445003, Russia

² Avtsyn Research Institute of Human Morphology of Federal State Budgetary Scientific Institution
“Petrovsky National Research Centre of Surgery”
3 Tsyurupy St., Moscow 117418, Russia

Article info

Original Article

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2025-25-3-4-144-154>
EDN: BJIBGP

Received October 13, 2023,
revised February 25, 2025,
accepted March 5, 2025

Abstract: We investigated seasonal changes in the plasma levels of sex hormones in males (testosterone) and females (progesterone and estradiol) of *Elaphe dione* (Pallas 1773). Snakes (21 males and 17 females) were captured from May to August 2022 on the Samarskaya Luka (Samara Region, Russian Federation). Some individuals (4 males and 11 females) after capture were kept under controlled laboratory conditions for two months, then they were released at the capture sites. Blood was sampled immediately after capture. In the snakes kept in laboratory conditions, blood was drawn no more than 2 times per month. In total, 88 samples were collected (55 from females and 33 from males, respectively). The concentration of the sex steroids in plasma was measured by an enzyme-linked immunosorbent assay. The progesterone concentration reached maximum values in pregnant females and then decreased after egg laying, while the estradiol levels gradually increased after the end of the mating season. The seasonal dynamics of male testosterone levels indicated a dissociated reproductive pattern, when the spring breeding period coincided with low androgen concentrations and testicular regression, while spermatogenesis occurred in the summer. We believe that our findings shed light on *E. dione* reproductive biology and could be helpful for possible conservation efforts in relation to this poorly studied species.

Keywords: Colubridae, *Elaphe dione*, progesterone, estradiol, testosterone

Acknowledgements: The study was carried out within the state task of the Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS – a Branch of the Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (No. 1021060107212-5-1.6.20;1.6.19).

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

For citation: Klenina A. A., Kuznetsova E. V. Seasonal dynamics of sex hormone levels in *Elaphe dione* (Pallas 1773) (Colubridae, Reptilia) in the northern part of the range. *Current Studies in Herpetology*, 2025, vol. 25, iss. 3–4, pp. 144–154 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2025-25-3-4-144-154>, EDN: BJIBGP

REFERENCES

Bakiev A. G., Garanin V. I., Litvinov N. A., Pavlov A. V., Ratnikov V. Yu. *Zmei Volzhsko-Kamskogo kraja* [Snakes of the Volga-Kama Region]. Samara, Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ., 2004. 192 p. (in Russian).

Klenina A. A. *Uzhovye zmei (Colubridae) Volzhskogo basseina: питание, размножение, состояние охраны. Pod red. A. G. Bakieva* [Snake Snakes (Colubridae) of the Volga Basin: Nutrition, Reproduction, State of Protection. Ed. by A. G. Bakiev]. Togliatti, Kassandra, 2015. 106 p. (in Russian).

Klenina A. A., Bakiev A. G., Pavlov A. V. To the morphology of Colubrid snakes in the Middle Volga region. Message 1. Determination of the sex of young individuals. *University Proceedings. Volga Region. Natural*

Sciences, 2019, no. 1 (25), pp. 61–71 (in Russian). <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-7>

Peskov A. N., Baltushko A. M., Bakiev A. G., Eplanova G. V., Vekhnik V. P. On the phenology of reptiles of the Zhiguli Nature Reserve. In: *Reserve Business of Russia: Principles, Problems, Priorities: Materials of the International scientific conference*. Zhigulevsk, Bakhilova Polyana, Zhigulevsky State Nature Reserve named after I. I. Sprygin Publ., 2003, vol. 1, pp. 38–40 (in Russian).

Shlyakhtin G. V., Tabachishin V. G., Zavyalov E. V., Tabachishina I. E. *Animal World of the Saratov Region. Book 4. Amphibians and Reptiles*. Saratov, Saratov State University Publ., 2005. 116 p. (in Russian).

Yartsev V. V., Kuranova V. N., Absalyamova E. N. Male reproductive cycle in a population of the common lizard *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) from

✉ Corresponding author. Laboratory of Zoology and Parasitology of the Institute of Ecology of the Volga River basin of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Anastasia A. Klenina: <https://orcid.org/0000-0002-8997-3866>, colubrida@yandex.ru; Ekaterina V. Kuznetsova: <https://orcid.org/0000-0001-9861-1878>, kuznetsovaekvl@gmail.com.

- Southeast of Western Siberia. *Current Studies in Herpetology*, 2019, vol. 19, iss. 1–2, pp. 56–67 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67>
- Aldridge R. D. Seasonal spermatogenesis in sympatric *Crotalus viridis* and *Arizona elegans* in New Mexico. *Journal of Herpetology*, 1979, vol. 13, pp. 187–192. <http://dx.doi.org/10.2307/1563927>
- Aldridge R. D., Goldberg S. R., Wisniewski S. S., Bufalino A. P., Dillman C. B. The reproductive cycle and estrus in the colubrid snakes of temperate North America. *Contemporary Herpetology*, 2009, no. 4, pp. 1–31.
- Almeida-Santos S. M., Abdalla F. M., Silveira P. F., Yamanouye N., Breno M. C., Salomao M. G. Reproductive cycle of the neotropical *Crotalus durissus terrificus*: I. Seasonal levels and interplay between steroid hormones and vasotocinase. *General and Comparative Endocrinology*, 2004, vol. 139, pp. 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.09.001>
- Bennett E. J., Jones S. M. Interrelationships among plasma progesterone concentrations, luteal anatomy and function, and placental ontogeny during gestation in a viviparous lizard (*Niveoscincus metallicus*: Scincidae). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 2002, vol. 131, iss. 3, pp. 647–656. [https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(01\)00495-0](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(01)00495-0)
- Bertocchi M., Pelizzone I., Parmigiani E., Ponzio P., Macchi E., Righi F., Di Girolamo N., Bigliardi E., Denti L., Bresciani C., Di Ianni F. Monitoring the reproductive activity in captive bred female ball pythons (*P. regius*) by ultrasound evaluation and noninvasive analysis of faecal reproductive hormone (progesterone and 17 β -estradiol) metabolites trends. *PLoS ONE*, 2018, vol. 13, iss. 6, article no. e0199377. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199377>
- Bonnet X., Naulleau G., Bradshaw D., Shine R. Changes in plasma progesterone in relation to vitellogenesis and gestation in the viviparous snake *Vipera aspis*. *General and Comparative Endocrinology*, 2001, vol. 121, iss. 1, pp. 84–94. <https://doi.org/10.1006/gcen.2000.7574>
- Custodia-Lora N., Callard I. P. Progesterone and progesterone receptors in reptiles. *General and Comparative Endocrinology*, 2002, vol. 127, iss. 1, pp. 1–7.
- Custodia-Lora N., Novillo A., Callard I. P. Regulation of hepatic progesterone and estrogen receptors in the female turtle, *Chrysemys picta*: Relationship to vitellogenesis. *General and Comparative Endocrinology*, 2004, vol. 136, pp. 232–240. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2003.12.016>
- Endo D., Park M. K. Molecular cloning of P450 aromatase from the leopard gecko and its expression in the ovary. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 2005, vol. 96, pp. 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2005.02.015>
- Fergusson B., Bradshaw S. D. Plasma arginine vasotocin, progesterone, and luteal development during pregnancy in the viviparous lizard *Tiliqua rugosa*. *General and Comparative Endocrinology*, 1991, vol. 82, pp. 140–151.
- Flemming A. F. Seasonal variation in plasma and corpus luteum oestradiol-17 β and progesterone concentrations of the lizard *Cordylus p. polyzonus* (Sauria: Cordylidae). *South African Journal of Zoology*, 1994, vol. 29, iss. 2, pp. 87–92.
- García-Valdez M. V., Chamut S., Jahn G. A., Arce O. E. A., Manes M. E. Plasmatic estradiol and progesterone variations during the reproductive cycle of captive female argentine red tegu lizards, *Tupinambis rufescens*. *Herpetological Conservation and Biology*, 2016, vol. 11, iss. 1, pp. 519–526.
- Graham S. P., Earley R. L., Guyer C., Mendonça M. T. Innate immune performance and steroid hormone profiles of pregnant versus nonpregnant cottonmouth snakes (*Agkistrodon piscivorus*). *General and Comparative Endocrinology*, 2011, vol. 174, pp. 348–353.
- Guillette L. J., Spielvogel S., Moore F. L. Luteal development, placentation, and plasma progesterone concentration in the viviparous lizard *Sceloporus jarrovi*. *General and Comparative Endocrinology*, 1981, vol. 43, iss. 1, pp. 20–29.
- Hamlin H. J., Lowers R. H., Kohno S., Mitsui-Watanabe N., Amano H., Hara A., Ohta Y., Miyagawa S., Iguchi T., Guillette L. J. The reproductive hormone cycle of adult female American alligators from a barrier island population. *Reproduction*, 2014, vol. 147, iss. 6, pp. 855–863. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.09.015>
- Hammouche S., Gernigon-Spychalowicz T. H., Exbrayat J. M. Immunolocalization of estrogens and progesterone receptors within the ovary of the lizard *Uromastyx acanthinura* from vitellogenesis to rest season. *Folia Histochemica Cytobiologica*, 2007, vol. 45, suppl. 1, pp. 23–27.
- Hau M. Regulation of male traits by testosterone: Implications for the evolution of vertebrate life histories. *BioEssays*, 2007, vol. 29, iss. 2, pp. 133–144. <https://doi.org/10.1002/bies.20524>
- Ho S. M., Kleis-San Francisco S., McPherson R., Heiserman G. J., Callard I. P. Regulation of vitellogenesis in reptiles. *Herpetologica*, 1982, vol. 38, no. 1, pp. 40–50.
- Taylor E. N., DeNardo D. F. Hormones and reproductive cycles in snakes. In: Norris D., Lopez K., eds. *Hormones and Reproduction of Vertebrates: Reptiles*. Massachusetts, Academic Press, 2011, pp. 355–372.
- Taylor E. N., DeNardo D. F., Jennings D. H. Seasonal steroid hormone levels and their relation to reproduction in the Western Diamond-backed Rattlesnake, *Crotalus atrox* (Serpentes: Viperidae). *General and Comparative Endocrinology*, 2004, vol. 136, pp. 328–337. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.01.008>
- Tumkiratiwong P., Meesuk W., Chanhom L., Aowphol A. Reproductive patterns of captive male and female monocled cobra, *Naja kaouthia* (Lesson, 1831). *Zoological Studies*, 2012, vol. 51, pp. 692–700.