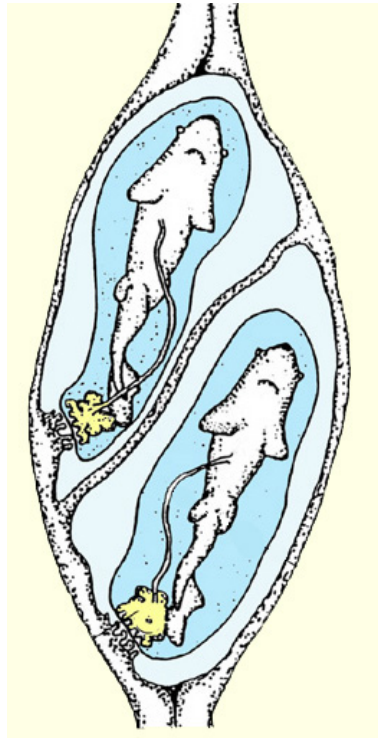
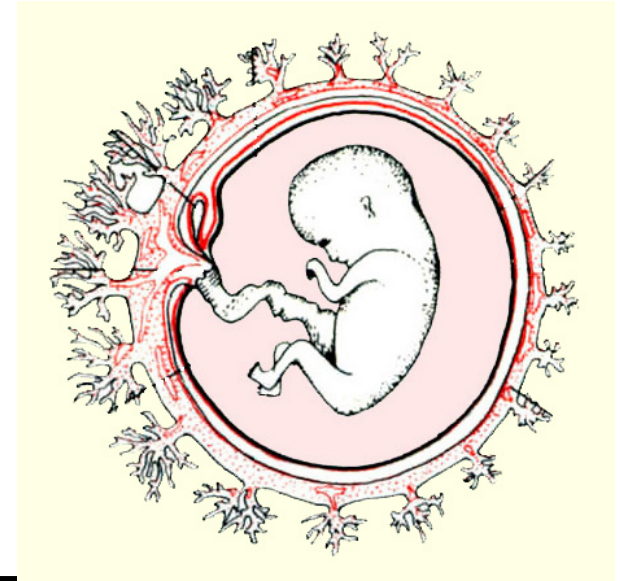


В.И. Ефремов



**ЖИВОРОЖДЕНИЕ
И ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ
АДАПТАЦИИ К
ВНУТРИУТРОБНОМУ РАЗВИТИЮ
У ПОЗВОНОЧНЫХ**



2019 г.

Владимир Иванович Ефремов

(кандидат биологических наук, доцент)

В 1962 году окончил Ленинградский госуниверситет по кафедре эмбриологии и до настоящего времени постоянно работал в системе нашего Университета (лаборатория экспериментальной эмбриологии БиНИИ университета, кафедра цитологии и гистологии, кафедра эмбриологии).

Круг научных интересов:

- *Развитие «целого» из диссоциированных клеток ранних эмбрионов амфибий;*
- *Роль пролиферации и митотических циклов в росте и морфогенезе ранних зародышей птиц.*
- *Значение поляризации клеток в ранних морфогенезах (нейруляция и формирование кишки) у эмбрионов костистых рыб*

Преподавательскую деятельность начал на кафедре эмбриологии в 1963 году.



Телефон: 8 911 232 45-22

Создание этого курса было инициировано выдающимся русским эмбриологом, профессором Ленинградского университета Ольгой Михайловной Ивановой-Казас

Ольга Михайловна – автор фундаментального труда по сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных. По обилию фактического материала, ясности изложения, богатству иллюстративного материала аналогов этому шеститомнику не было и до сего дня нет в мировой науке.

Логическим продолжением СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭМБРИОЛОГИИ, продемонстрировавшим удивительное многообразие типов развития, стала «ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ» (Иванова-Казас, 1995), — ещё одно уникальное произведение в мировой эмбриологической литературе. В этой книге О. М., глубокий знаток индивидуального развития представителей всех типов животных, используя широкий спектр объектов, рассматривает эволюционные аспекты гаметогенеза, оплодотворения, дробления, формирования зародышевых листков, гастрюляции. Большой интерес вызывает изложение проблемы постэмбрионального развития, где анализируется возникновение непрямого развития с личинкой и метаморфозом.



О.М. Иванова-Казас
(1913 – 2015)

«ЖИВОРОЖДЕНИЕ И ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ К ВНУТРИУТРОБНОМУ РАЗВИТИЮ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ» – ЭТО ОТНОСИТЕЛЬНО МОЛОДОЙ КУРС НА НАШЕЙ КАФЕДРЕ. НЕСМОТРЯ НА ОЧЕВИДНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПРИНЦИПОВ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ, ТОЛЬКО В 2011 ГОДУ ПЕРВАЯ ГРУППА СТУДЕНТОВ-ЭМБРИОЛОГОВ ПОЛУЧИЛА АТТЕСТАЦИЮ ПО ЭТОМУ ПРЕДМЕТУ. И СРАЗУ ОБНАРУЖИЛСЯ НЕПОДДЕЛЬНЫЙ ИНТЕРЕС К НЕМУ, ЧТО, ВИДИМО, БЫЛО СВЯЗАНО С ОПРЕДЕЛЕННОЙ НОВИЗНОЙ ПРОБЛЕМЫ ЖИВОРОЖДЕНИЯ ВООБЩЕ И ЭВОЛЮЦИИ И ФИЛОГЕНИИ ЭТОГО ЯВЛЕНИЯ В ЧАСТНОСТИ.

ПО МЕРЕ НАКОПЛЕНИЯ НОВЫХ ДАННЫХ В ЭТОЙ ОБЛАСТИ МИРОВОЙ ЭМБРИОЛОГИИ РАЗВИВАЛСЯ И НАШ КУРС; РОСЛА И ЕГО ПОПУЛЯРНОСТЬ. И ЕСЛИ РАНЬШЕ ПРЕПОДАВАТЕЛИ СЕТОВАЛИ НА ОТСУТСТВИЕ ИЛИ ЯВНУЮ НЕДОСТАТОЧНОСТЬ КОНКРЕТНЫХ ДАННЫХ В ОТДЕЛЬНЫХ ГРУППАХ ЖИВОРОДЯЩИХ ПОЗВОНОЧНЫХ, ТО СЕЙЧАС, СОСТАВЛЯЯ ПРОГРАММУ, ПРИХОДИТСЯ ДУМАТЬ, КАК СОХРАНИВ В КУРСЕ ГЛАВНЫЕ И АКТУАЛЬНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ, В ТО ЖЕ ВРЕМЯ ПОСТАРАТЬСЯ НЕ ЗАГРОМОЖДАТЬ ИЗЛОЖЕНИЕ ИЗБЫТОЧНЫМ КОЛИЧЕСТВОМ ФАКТОВ.

ТЕМА I

Живорождение – одна из форм реализации репродуктивной стратегии

Саморегуляция и самовоспроизведение (репродукция) – главные характеристические свойства живых существ.

Главными характеристическими свойствами живых существ, отличающими их от неживой материи, являются **саморегуляция** и **самовоспроизведение** (т.е. размножение) и, конечно же, **индивидуальное развитие (онтогенез)**, смысл которого, в самом общем виде, заключается в подготовке к размножению. Профессор нашей кафедры Галина Павловна Короткова справедливо полагала, что первоначально индивидуальное развитие сводилось некогда к восстановительным процессам после деления клетки, но позднее с возникновением Metazoa, у последних онтогенез приобрёл более сложные формы.

Назначение размножения (репродукции) заключается в поддержании численности вида на определённом уровне, в противовес непрерывной гибели части особей, вызванной различными внешними причинами. При половом размножении процесс воспроизведения особи всегда начинается с оплодотворенной яйцеклетки (зиготы), которая сама по себе весьма уязвима по отношению к факторам внешней среды, как, впрочем, и эмбрионы и личинки, из неё развивающиеся. Поэтому естественный отбор в эволюции должен был совершить выбор варианта способа репродукции, обеспечивающего в конкретных условиях решение фундаментальной задачи поддержания численности вида на определенном уровне, в противовес непрерывной гибели части особей, вызванной различными внешними причинами.

Репродуктивные стратегии в мире животных.

Однако, несмотря на существование **общей** **схемы** **полового** **размножения**, ведущей всегда к достижению одного результата – сохранению вида, пути и способы достижения этого результата у разных представителей животного царства могут существенно различаться набором разнообразных приспособлений (адаптаций), делающих процесс репродукции не только реальным, но и наиболее эффективным в конкретных условиях. Содержание этих наборов составляет разные **репродуктивные стратегии** (способы решения фундаментальной задачи) или совокупность связанных с размножением адаптаций. Термин «стратегия» в данном случае заимствован из «теории игр» (Lewontin, 1961). В характеристику репродуктивной стратегии каждого вида входят такие признаки, как:

размеры и количество откладываемых яиц и, следовательно, особенности онтогенеза (голобластического или меробластического типов);

размеры взрослого организма;

возраст наступления половой зрелости особей;

однократное или многократное размножение в жизненном цикле;

наличие пелагической личинки или прямое развитие;

различные формы заботы о потомстве (в широком смысле слова);

особенности репродуктивного поведения (например, моногамное или полигамное)

размеры и количество откладываемых яиц;

размеры взрослого организма;

возраст наступления половой зрелости особей;

однократный или многократный нерест;

уровень энергетических затрат на репродуктивную активность

В зависимости от сочетания всех этих признаков различают два основных типа стратегии размножения: **r**-стратегия и **k**-стратегия

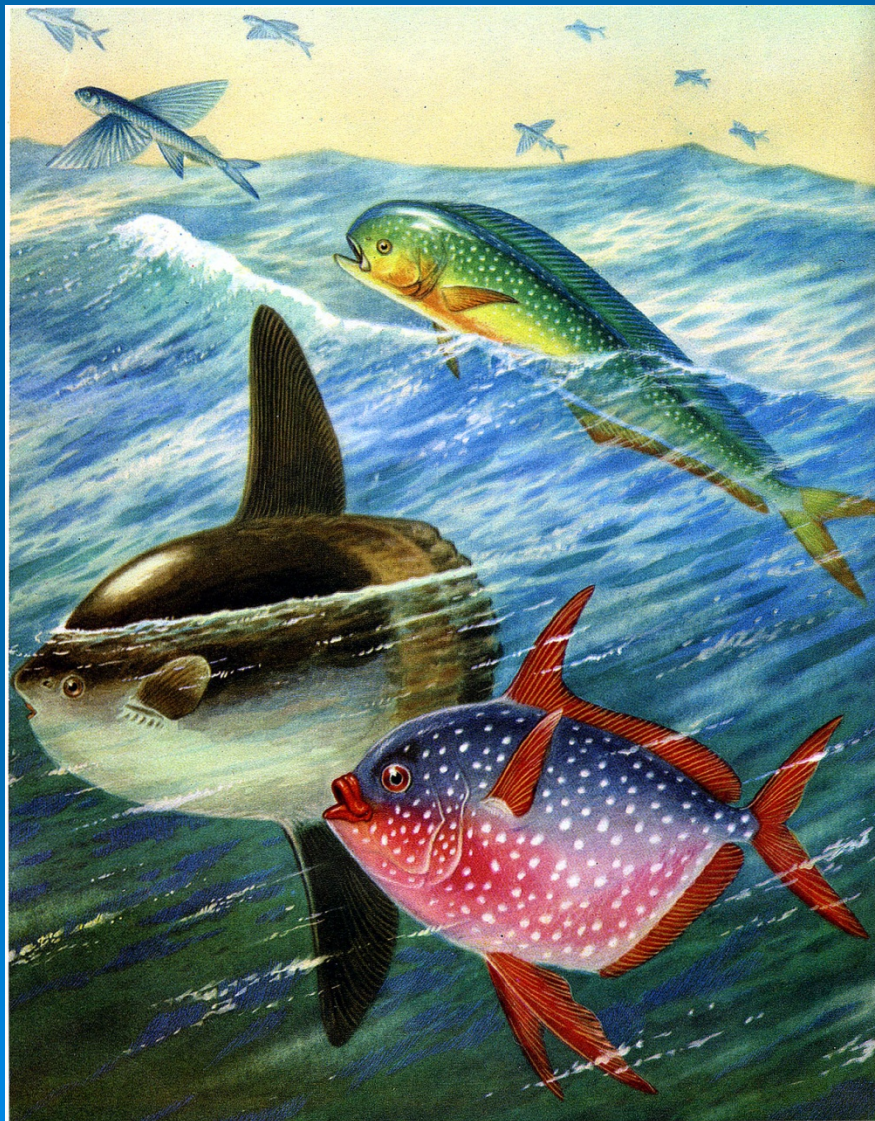
Репродуктивная стратегия I типа

Суть стратегии первого типа (*r-стратегии*) сводится к принципу – *количество яйцеклеток компенсирует потери от неблагоприятного влияния внешних факторов.*

Реализуется этот принцип в форме производства и вымётывания в окружающую среду огромного количества мелких, часто бедных желтком яиц, из которых вылупляются и переходят к самостоятельной жизни *личинки* на разных стадиях развития.

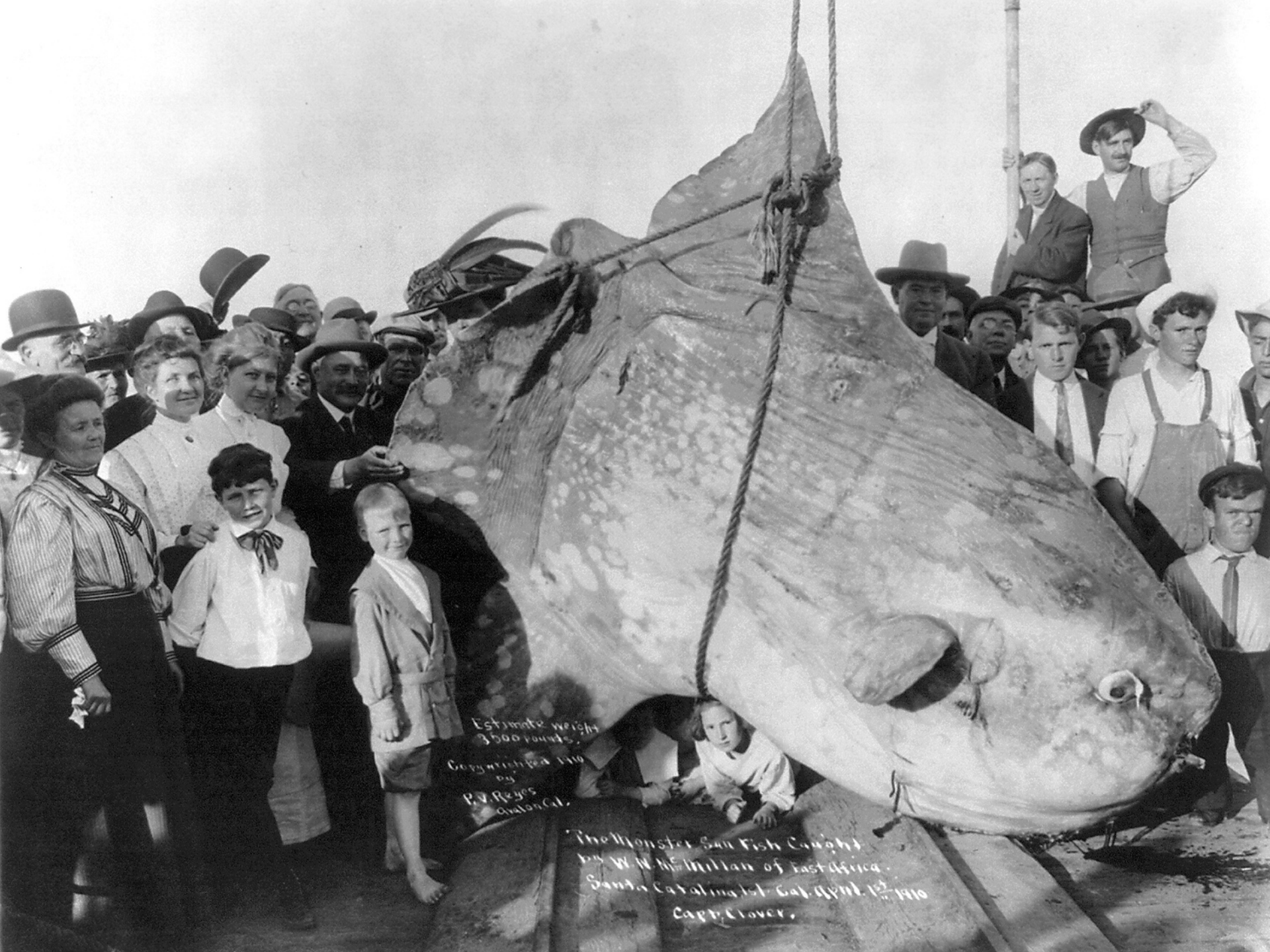
При таком модусе развития огромное количество яиц и личинок погибает из-за разных неблагоприятных факторов среды или становится жертвой хищников, но оставшихся в живых оказывается достаточно для сохранения вида.

Репродуктивная стратегия I типа



Выразительным примером репродуктивной стратегии этого типа может служить представитель Teleostei – *Луна-рыба*.

Луна-рыба (*Mola mola*), достигающая 3 - 5 м в длину и веса 1410 кг, является рекорсменом по плодовитости среди позвоночных. Одна самка этого вида вымётывает до **300 млн. икринок**.



Estimate weight
3500 pounds.
Copyrighted 1910
by
P. V. Reyes
Santa Catalina, Cal.

The Monster San Fish Caught
by W. N. McMillan of East Africa.
Santa Catalina Isl. Cal. April 12th 1910
Capt. Crocker.

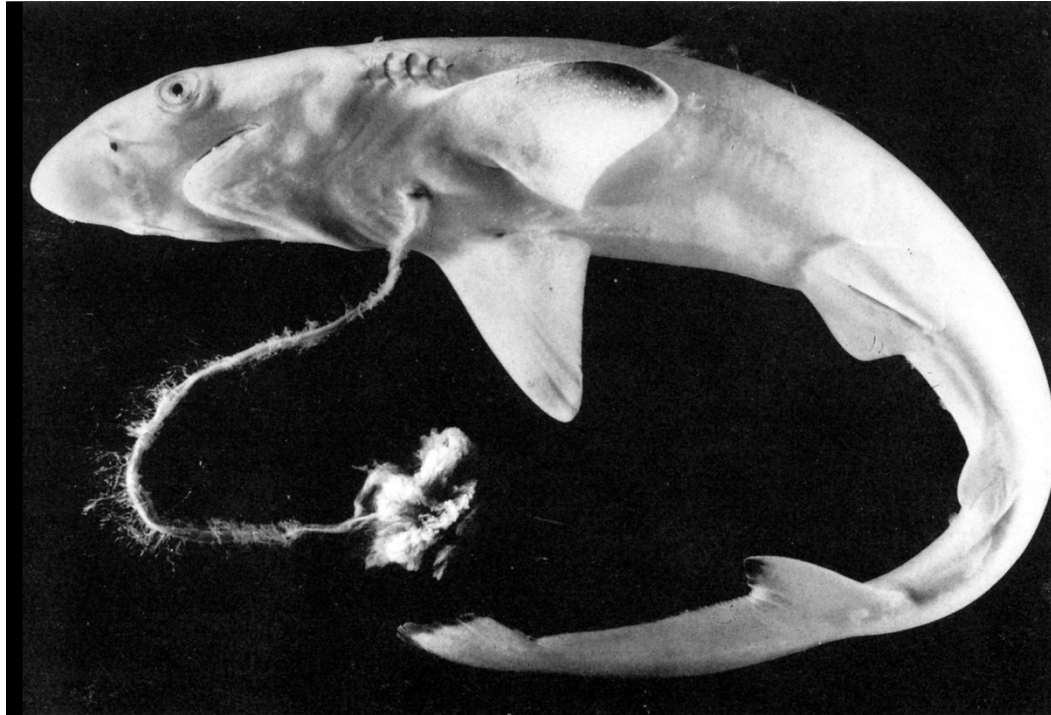
Репродуктивная стратегия II типа

Реализация стратегии II-го типа (*k*-стратегии) предполагает возникновение разнообразных адаптаций, предупреждающих чрезмерную гибель потомства вида на ранних стадиях онтогенеза.

Половозрелые особи в этом случае производят немного, обычно, крупных, богатых желтком яиц, которые к тому же часто вынашиваются в теле матери или в специальных инкубационных сумках, либо бдительно охраняются родителями.

Развитие, как правило, завершается вылуплением продвинутой *лецитотрофной личинки* или рождением *ювенильной формы*, которая уже обладает основными чертами плана строения взрослой особи и значительными размерами, позволяющими молодежи успешно противостоять неблагоприятному влиянию внешних факторов как биотической, так и абиотической природы.

Репродуктивная стратегия II типа



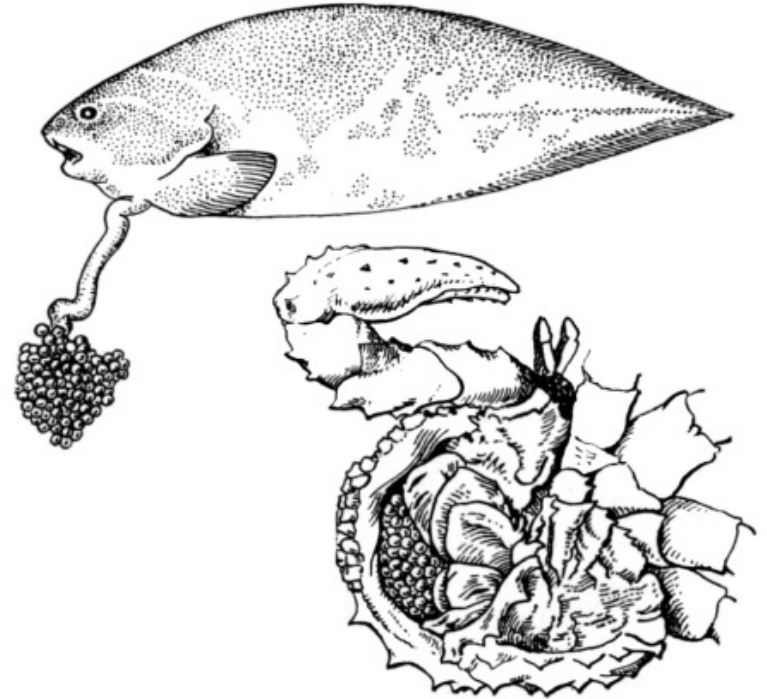
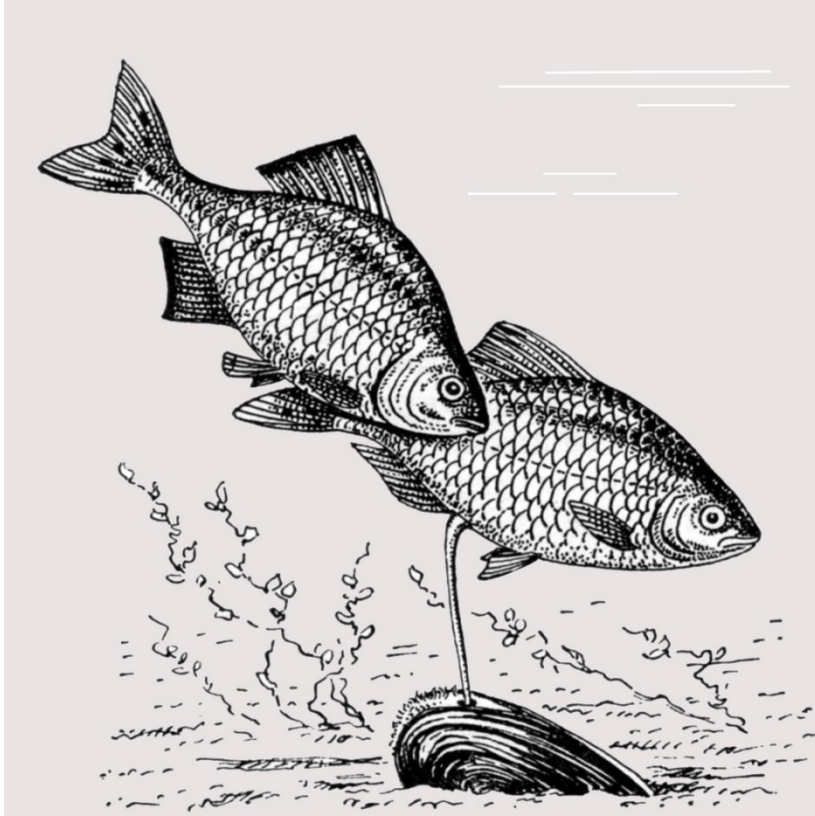
Примером к-типа репродукции может служить размножение узконосой живородящей акулы, *Rhizoprionodon terraenovae*. По прошествии 11-12 месяцев беременности рождаются 2-7 вполне жизнеспособных акул длиной 29-32 см. Длина тела взрослых особей 99-102 см.

Переход к репродуктивной стратегии II-го типа может быть связан с появлением реакции «заботы о потомстве»

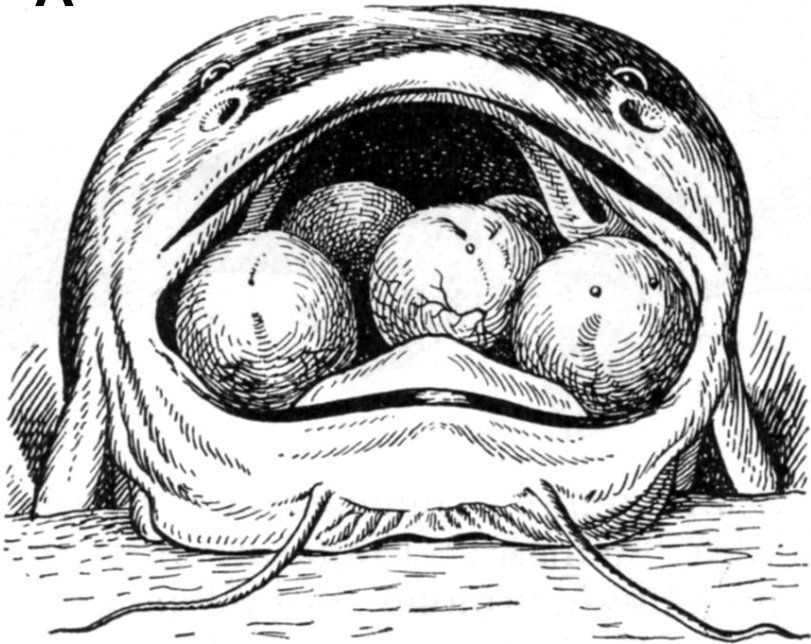


Одной из форм этой реакции является довольно сложное защитное поведение самца трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*)

«Живые инкубаторы» в мире костистых рыб

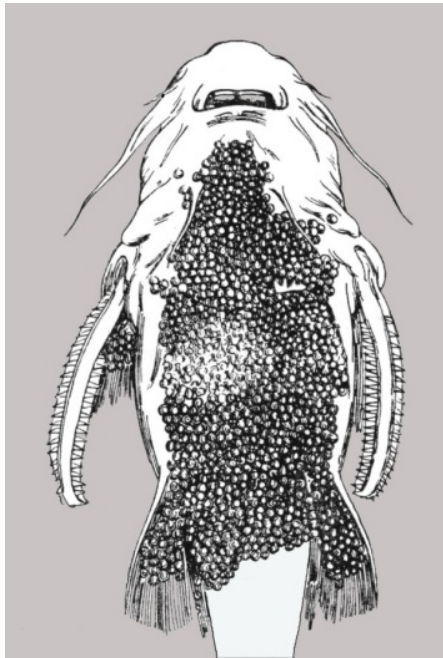


Помещение икры в полости тела организмов других видов обеспечивает её сохранность и оптимальные условия развития зародышей. На рисунке горчак (*Rhodeus sericeus*) и карепрокт камчатский (*Careproctus sp.*), откладывающие икру в раковину перловицы (слева) и под панцирь краба (справа). Но связано ли это приспособление, хотя бы в принципе, с живорождением?

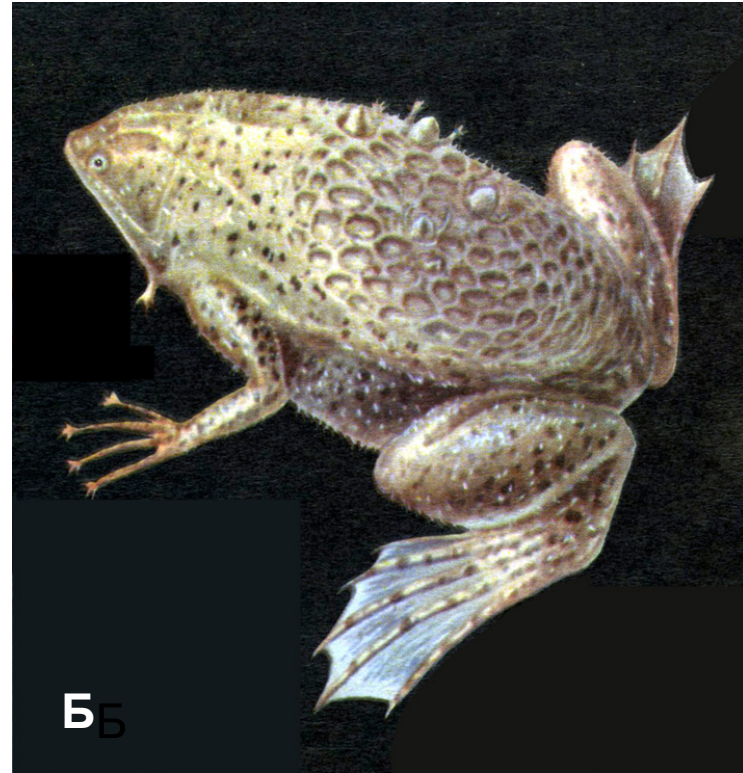
А**Б**

Некоторые животные используют в качестве «инкубаторов» полости собственного тела, как это делают самцы сома *Galeichthys felis* (А), вынашивающие икру в ротовой полости, или самки австралийской амфибии *Rheobatrachus* (Б), инкубирующие свое потомство даже в желудке

Не только защита, но и дыхание и питание



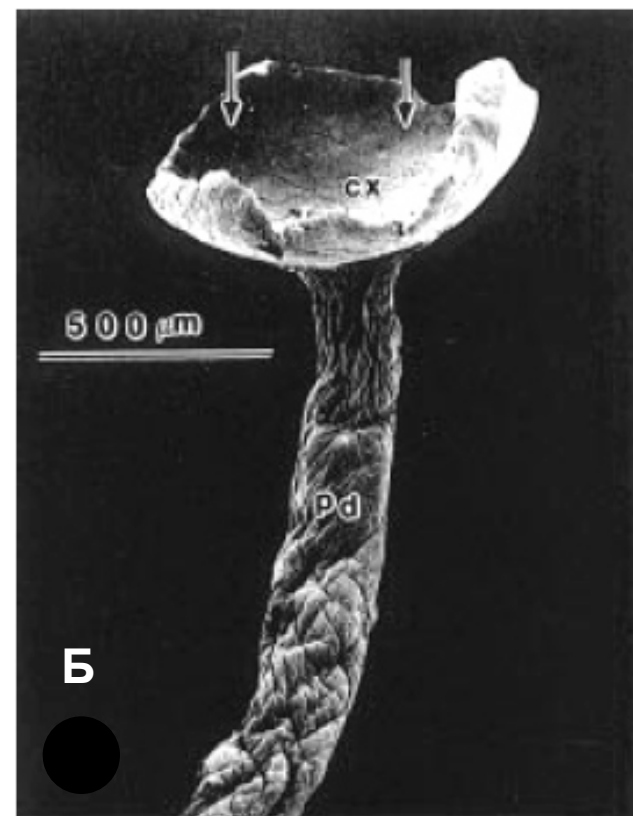
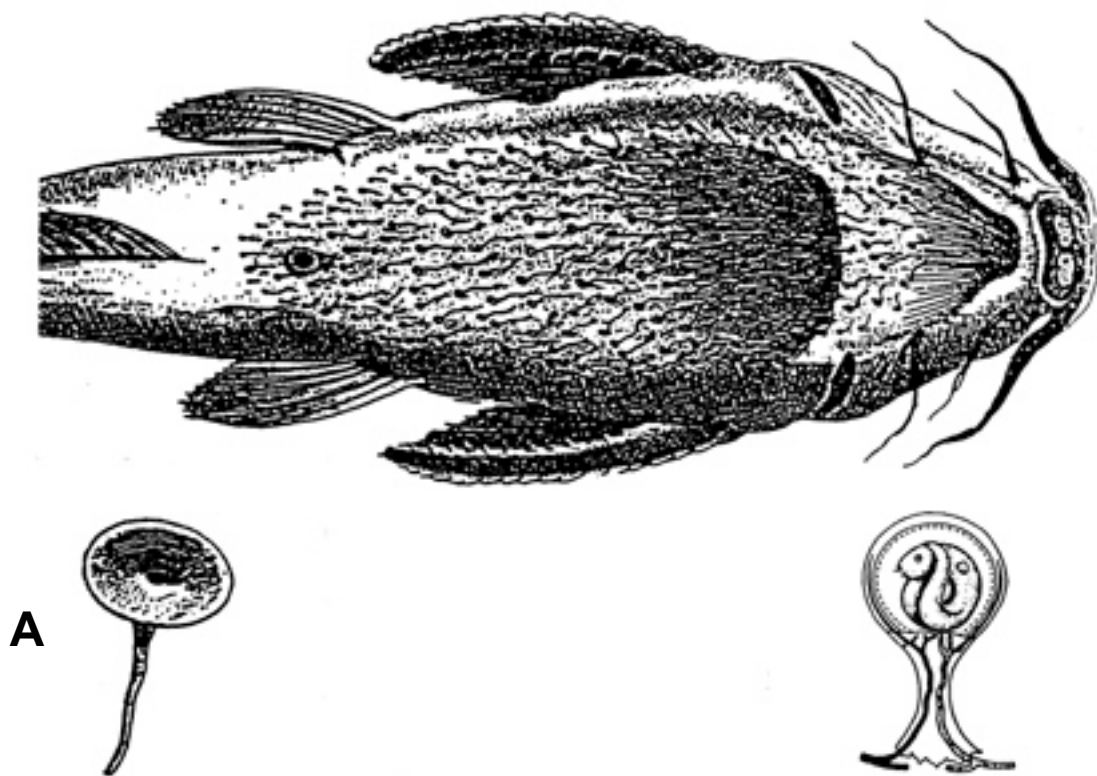
А



ББ

В некоторых случаях чадолюбивые родители стараются обеспечить для своего развивающегося потомства полный пансион, включая и питание. Так поступают, например, сомы *Aspredo filamentosus* (А) посредством особых разрастаний кожи - *котицефоров* и суринамская жаба «пипа» (*Pipa pipa*) (Б)

Кожное вынашивание. Котилефоры у *Platystacus cotylephorus*



Котилефоры – временные разрастания ткани, возникающие только у вынашивающих рыб. Они состоят из стебелька (pedicle) (А), растущего от брюха или плавника, и окончания в виде апикальной чашевидной полости (calyx) (Б). Каликс прикрепляется к яйцевой оболочке, заключающей развивающийся зародыш.

Терминология

«ЖИВОРОЖДЕНИЕ», вивипария [VIVIPARITY: от лат. *vivus* = живой + лат. *parere* = рожать] у животных – модус (способ) воспроизведения потомства, при котором зародыш развивается от начала и до конца в материнском организме и рождается в виде более или менее развитой *ювенильной формы*, план строения которой, чрезвычайно близок к организации взрослого животного.

ЯЙЦЕРОЖДЕНИЕ (ОВИПАРИЯ) И ЖИВОРОЖДЕНИЕ (ВИВИПАРИЯ) как формы репродукции

Оvipария

Форма репродукции, при которой самки откладывают неоплодотворенные или развивающиеся яйца. Таким образом, большая часть развития и, во всяком случае, выход из яйцевых оболочек происходит во внешней среде.

Вивипария

Форма репродукции, при которой самки не только производят яйцеклетки, но и обеспечивают все необходимые условия для развития и роста зародышей во время их вынашивания в половом тракте, который они покидают как вполне жизнеспособные ювенильные особи

Ововивипария (яйцеживорождение)

Форма репродукции, при которой зародыш развивается в половых путях самки, но яйцевые оболочки покидает только непосредственно перед или вскоре после выхода наружу. Ововивипария – понятие устаревшее и у специалистов ныне непопулярное.

Псевдоживорождение

Псевдоживорождение (*pseudoviviparity*) – это необычная форма яйцерождения, когда яйца оплодотворяются снаружи и затем вынашиваются в разных родительских структурах (в том числе и на теле самцов), таких как желудок, голосовые мешки, кожные карманы, жаберные мешки или гастроваскулярная полость. Эта форма описана у некоторых *Teleostei*, *Anura*, а из беспозвоночных у некоторых *актиний* и *моллюсков*.

Псевдоживорождение рассматривается как своеобразный вариант «заботы о потомстве».

Разновидности оvipарии (яйцерождения)

Овулипария (ovuliparity)

Репродукция путем откладывания *неоплодотворенных* яиц и их наружного оплодотворения. Например, развитие подавляющего большинства Костистых рыб и Земноводных

Зигопария (zygoparity)

Форма размножения с помощью откладки *оплодотворенных* яиц и последующего развития во внешней среде. Обязательным условием существования этой формы является *полостное осеменение*

Сохранение оплодотворенных развивающихся яиц (oviparous egg retention)

Форма оvipарии, при которой оплодотворенные яйца сохраняются и начинают развиваться внутри материнского репродукционного тракта, но затем откладываются и завершают свое развитие во внешней среде. Иногда этот вариант называют «*продленной оvipарией*». Например, развитие Зауропсид (Пресмыкающиеся, Птицы).

Паттерны питания эмбрионов по D. Blackburn'у. При описании живорождения у Позвоночных принято выделять *два основных способа питания развивающегося потомства*. У большинства животных зародыши питаются веществами, содержащимися в желтке яйца. Такая форма питания получила название «*лецитотрофии*». Ей противопоставляется форма, названная «*матротрофией*», при которой самка обеспечивает зародыш питанием с помощью плаценты («*плацентотрофия*») или её аналогов. *Лецитотрофия и матротрофия являются крайними состояниями непрерывного ряда вариантов*, например, питание раннего эмбриона совершается за счет желтка, а на поздних этапах из дополнительных плацентарных источников (о чем мы уже говорили чуть раньше).

Формы репродукции и паттерны зародышевого питания у разных групп Позвоночных. Можно выделить определенные комбинации модусов репродукции и паттернов питания (★).

Для большинства животных характерна *лецитотрофная овипария*, и в этих случаях отложенные самкой яйца в отношении получения питания автономны. *За исключением млекопитающих, большинство живородящих позвоночных также лецитотрофны*; несмотря на то, что при этом яйца сохраняются какое-то время в репродуктивном тракте самки, питание зародыша осуществляется исключительно за счет «овулировавшего желтка».

У животных с *матротрофным живорождением*, питание зародышу поставляется матерью в ходе беременности через плаценту или секреторную деятельность репродуктивного тракта (например, секреция стенок матки или яичника, потребление желтка сиблингов).

Классификация живорождения по способу питания эмбрионов



При *лецитотрофном живорождении* питание развивающегося потомства на всем протяжении беременности происходит желтком яйца (*лецитотрофия*, от греческого слова *lecithos*).

При *цитотрофном живорождении* дополнительное питание зародышей осуществляется переносом питательных субстанций из особых клеток материнского организма в специальные клетки на поверхности эмбриона, при этом никаких специализированных структур, подобных плаценте, не образуется.

При *аденотрофном живорождении* [лат. *ad* – дополнительный, греч. *trophe* – питать] источником питания зародышей на ранних стадиях служит желток, а позже они получают питание в виде выделений половых путей самки или специальных временных и постоянных образований. Термин первоначально был предложен Х.Р. Хаганом (1951) для насекомых. Ересковский с коллегами в пределах аденотрофного живорождения предлагают выделить два варианта:

Абсорботрофное живорождение [лат. *ab-sorbeo* – всасывать, впитывать], при котором питательные вещества поглощаются поверхностью развивающегося организма путем пиноцитоза или фагоцитоза.

При *деглютотрофном живорождении* [лат. *deglutio* – проглатывать] питательные вещества попадают в зародыш в результате активного их заглатывания, либо поступления в кишечник с помощью специализированных провизорных органов зародыша. *Выразительные примеры демонстрируют Пластинчатожаберные рыбы (акулы и скаты)*

Матротрофная овипария встречается очень редко, главным образом у однопроходных млекопитающих; ещё до откладки яйца абсорбируют значительные количества продуктов секреции яйцеводов. Сбивающее с толку устаревшее название «яйцеживорождение» предполагало раньше и овипарийную и вивипарийную лецитотрофию, но в настоящее время такое положение не поддерживается большинством специалистов репродуктивной биологии, которые отдают предпочтение двусторонней классификации, показанной в таблице 2.

К различным формам матротрофии мы вернёмся при рассмотрении живорождения у представителей разных таксонов Позвоночных.

Формы репродукции и паттерны зародышевого питания у разных групп Позвоночных

Оvipария

Вивипария

Лецитотрофия

Крокодилы, черепахи, птицы; большинство чешуйчатых и амфибий

Многие чешуйчатые, очень немногие земноводные; некоторые хрящевые и костные рыбы

Матротрофия

Однопроходные млекопитающие (утконос, ехидна)

Немногие чешуйчатые; некоторые червяги, лягушки и саламандры; некоторые хрящевые и костные рыбы, сумчатые и плацентарные млекопитающие

Что дает живорождение для вида

Живорождение. Преимущества

- 1) Компенсация низкой плодовитости;
- 2) Улучшенные условия для развития и роста потомства;
- 3) Умножение ниш (ареалов) репродукции во избежании конкуренции;
- 4) Освоение новых ареалов для жизни вида;
- 5) Увеличение энергетической эффективности, особенно при матротрофном живорождении

Живорождение – не единственный путь, обеспечивающий развивающимся яйцам защиту и благоприятные условия развития. ПТИЦЫ !!!

- **Живорождение. Негативные моменты**
- 1)Потенциальное снижение плодовитости;
- 2)Высокие энергетические и другие затраты беременных самок;
- 3)Большой риск потери всего приплода в случае гибели самки;
- 4)Снижение мобильности беременных самок, а вместе с ним и снижение успеха в добывании пищи и, следовательно, ухудшение питания развивающегося потомства;
- 5)Беременность может надолго задерживать наступление нового репродуктивного цикла

Филогенетическое распределение живорождения среди главных групп Позвоночных

Согласно расчетам Блэкборна живорождение в истории животных возникало **160** раз!

<i>Таксон</i>	<i>Частота (%)</i>	<i>Примеры живородящих видов</i>
Бесчелюстные	0	----
Хрящевые рыбы	65	сельдевые и плащеносные акулы, китовая акула, скаты-бабочки, гнусовые скаты
Костные рыбы	2,8	латимерия, морской окунь, пецилиевые, четырехглазка
Земноводные	3,0	пятнистая и черная саламандры, восточноафриканские лягушки, червяги
Черепахи	0	----
Чешуйчатые рептилии	20	ящерицы и змеи многих семейств
Крокодилы	0	----
Птицы	0	----
Млекопитающие	99	сумчатые и плацентарные

по Blackburn (1999)

Плацентарное живорождение – высшая форма живорождения у позвоночных

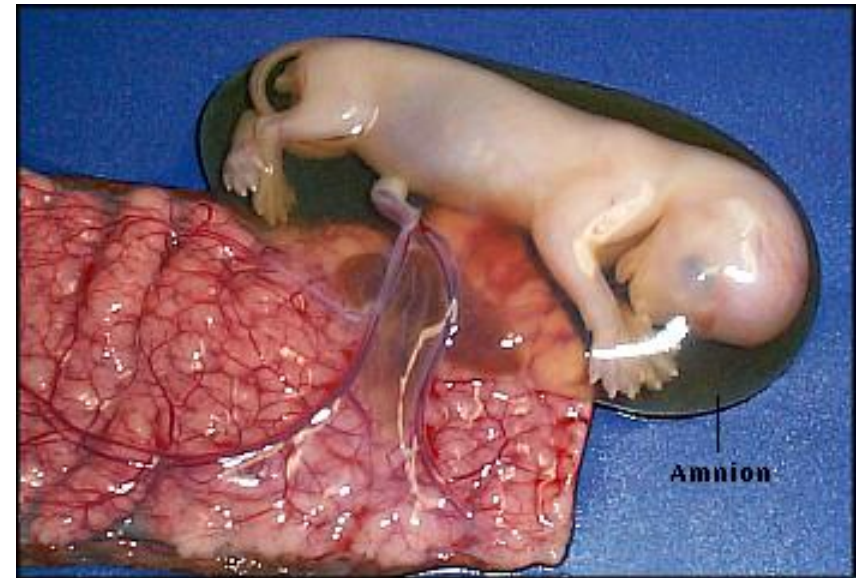
ПЛАЦЕНТА (лат. placenta, от греч. placús – лепёшка) – *детское место*, временный специализированный орган, развивающийся на определенном этапе беременности при активном участии двух взаимодействующих сторон (матери и плода), состоящий из их тканей и обеспечивающий наиболее приемлемые условия развития и роста развивающегося организма.

У Позвоночных через плаценту зародыш получает кислород, а также питательные вещества из крови матери, выделяя в неё продукты распада и углекислый газ.

Плацента выполняет и *барьерную функцию*, регулируя поступление различных веществ в зародыш.

В ней синтезируются гормоны (*хорионические гонадотропин★* и *соматомаммотропин, релаксин* и др.), а также ацетилхолин и другие вещества, воздействующие на организм матери.

★ *Только у приматов*



Планта плода кошки

Схема взаимоотношений между маткой и оболочками 5-месячно-го плода человека.

- 1 – *Decidua basalis*;
- 2 – *Chorion frondosum*;
- 3 – желточный мешок;
- 4 – *Decidua parietalis*;
- 5 – амнион;
- 6 – *Chorion leave*;
- 7 – железы шейки матки;
- 8 – слизистая пробка

Группа (таксон)	Оvipария	Оvививипария	Вивипария	
			гистотрофное	плацентарное
Mixini	+			
Cephalaspidomorphi	+			
Chondrichthyes	+	◎	▲	★
Actinopterygii	+	◎	▲	★
Lissamphibia	+	◎	▲	⌘
Testudines	+			
Lepidosauria	+	◎	⌘	★*
Archosauria	+			
Aves	+			
Prototheria	+			
Metatheria				★*
Eutheria				★*

Распространение плацентарного живорождения в мире позвоночных

◎ яйцеживорождение; ⌘ редко встречающийся модус развития; ▲ гистотрофное питание; ★ омфалоплацента; ★ хорио-вителлиновая плацента; * хорио-аллантаисная плацента.

Степень развития (размеры новорождённых) и продолжительность беременности



Отряд НАСЕКОМОЯДНЫХ (INSECTIVORA), семейство Землеройковые (Soricidae).
Обыкновенная бурозубка, *Sorex araneus* имеет длину тела 6-9 см и массу 6-15 г; беременность продолжается 20 дней. Вес новорожденных равен 7 г.



Степень развития (размеры) новорожденных и продолжительность беременности



У самок самого крупного сухопутного млекопитающего, африканского слона (*Loxodonta africana*) средний вес самок около 3 т и высота в холке около 4 м. Беременность длится 22 месяца. Новорожденные слонята имеют вес 100 кг и высоту до 1 м.



Хрящевые рыбы производят вполне жизнеспособное потомство, но беременность их может продолжаться от 2-3 месяцев (некоторые скаты) до 4 лет (суповая акула, *Galeorhinus*).

Среди евразийских хвостатых амфибий существует живородящий вид, Альпийская саламандра, *Salamandra atra*, неонаты которой претерпевают метаморфоз в яйцеводе, где они развиваются в течение 5 лет. Это, по-видимому, рекорд продолжительности беременности в мире животных.



ЗАВЕРШЕНИЕ ПРЕЗЕНТАЦИИ

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ

