

В. Ефремов

ЖИВОРОЖДЕНИЕ  
у  
ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

2020 г

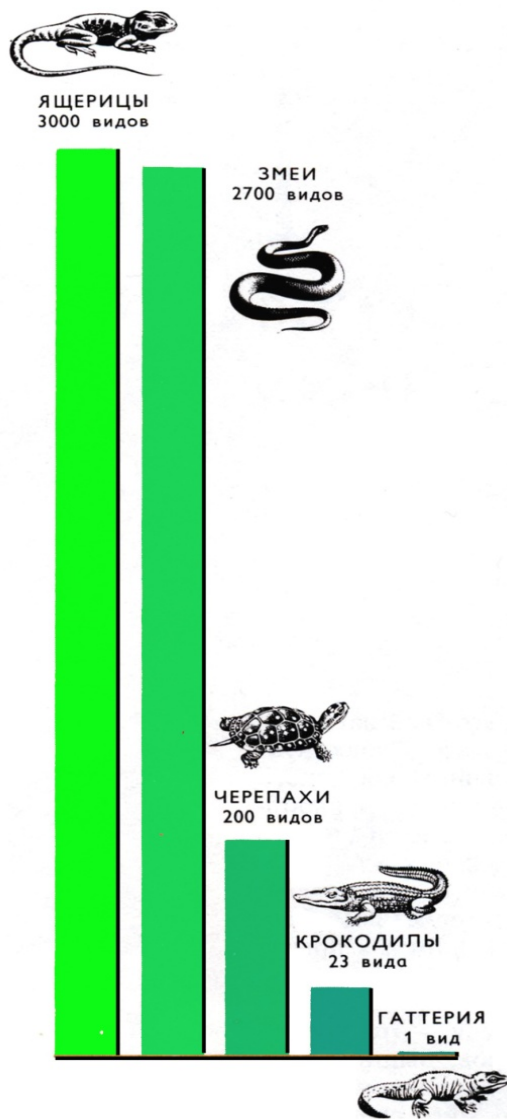
Замечательные примеры высочайших специализаций внутренних органов самки, с одной стороны, и желточного мешка зародышей - с другой, при живорождении мы обнаруживаем у некоторых Рептилий. Именно, «освоение» живорождения позволило этим всё еще пойкилотермным животным, отказавшимся в свое время от относительно стабильной в отношении температурного режима водной среды, широко распространиться на суше, включая и самые «прохладные» её зоны.

Вряд ли кто-либо из специалистов по истории жизни на земле станет отрицать, что появление Рептилий на нашей планете было одним из выдающихся явлений. Первые истинно наземные позвоночные – древние Рептилии – не только достигли поразительного разнообразия в эпоху своего процветания, но и продемонстрировали ряд драматических развязок в истории Жизни на Земле, как, например, расцвет и падение **Динозавров**. Именно рептилии впервые освоили эмбриональное развитие на суше с помощью такого нового замечательного приобретения, каким оказалось **«амниотическое» яйцо** и дали начало Птицам и эпохе весьма долгого эволюционного становления Млекопитающих. Да, Рептилии были первыми **«яйцекладущими»** на суше. В свете сказанного извечный вопрос: кто появился первым – **курица или яйцо?** – просто теряет смысл, поскольку курица – всё-таки птица; и вопрос разумнее переадресовать к истории Рептилий. Полагают, что Рептилии произошли ещё в *карбоне* от представителей давно вымершего отряда **Котилозавров** (Cotylosauria) – группы во всём кроме усовершенствованного размножения очень архаичной (Ромер и Парсонс, 1992). Вышли на сушу Рептилии в *пермский период*, когда суша превратилась во вполне пригодную

среду обитания (температура, влажность, насекомые).

\* — Одной из черт, отличающей Ящериц и Змей от других рептилий, является тип редукции костей в височной области черепа, что достигает своего крайнего выражения у Змей. Другим отличительным признаком может служить форма клоаки, которая у всех Чешуйчатых открывается в виде поперечной щели, тогда как у Крокодилов и Черепах она открывается продольно. Кроме того Змеи и Ящерицы обладают парным совокупительным органом и имеют особый набор чувствительных клеток в крыше ротовой полости, образующих орган Якобсона. Что касается различий между Змеями и Ящерицами, то большинство Ящериц могут прикрывать глаза веками, тогда как глаза Змей лишены век и защищены прозрачными роговыми «очками». Именно этим и объясняется их характерный «немигающий» взгляд, в котором многие усматривают нечто сверхъестественное. Однако самым характерным различием между типичными Ящерицами и Змеями следует считать отсутствие конечностей у последних.

# Видовое представительство современных Рептилий



Из 16 отрядов рептилий, известных по ископаемым остаткам, только четыре дожили до настоящего времени.

Самый большой отряд – чешуйчатые (Squamata) – объединяет ящериц и змей с общим числом видов около 5700.

Черепаш насчитывается всего 200 видов, 23 вида крокодилов и один вид – гаттерия, обитающая только в Новой Зеландии.

И только в отряде Squamata зарегистрированы живородящие виды.

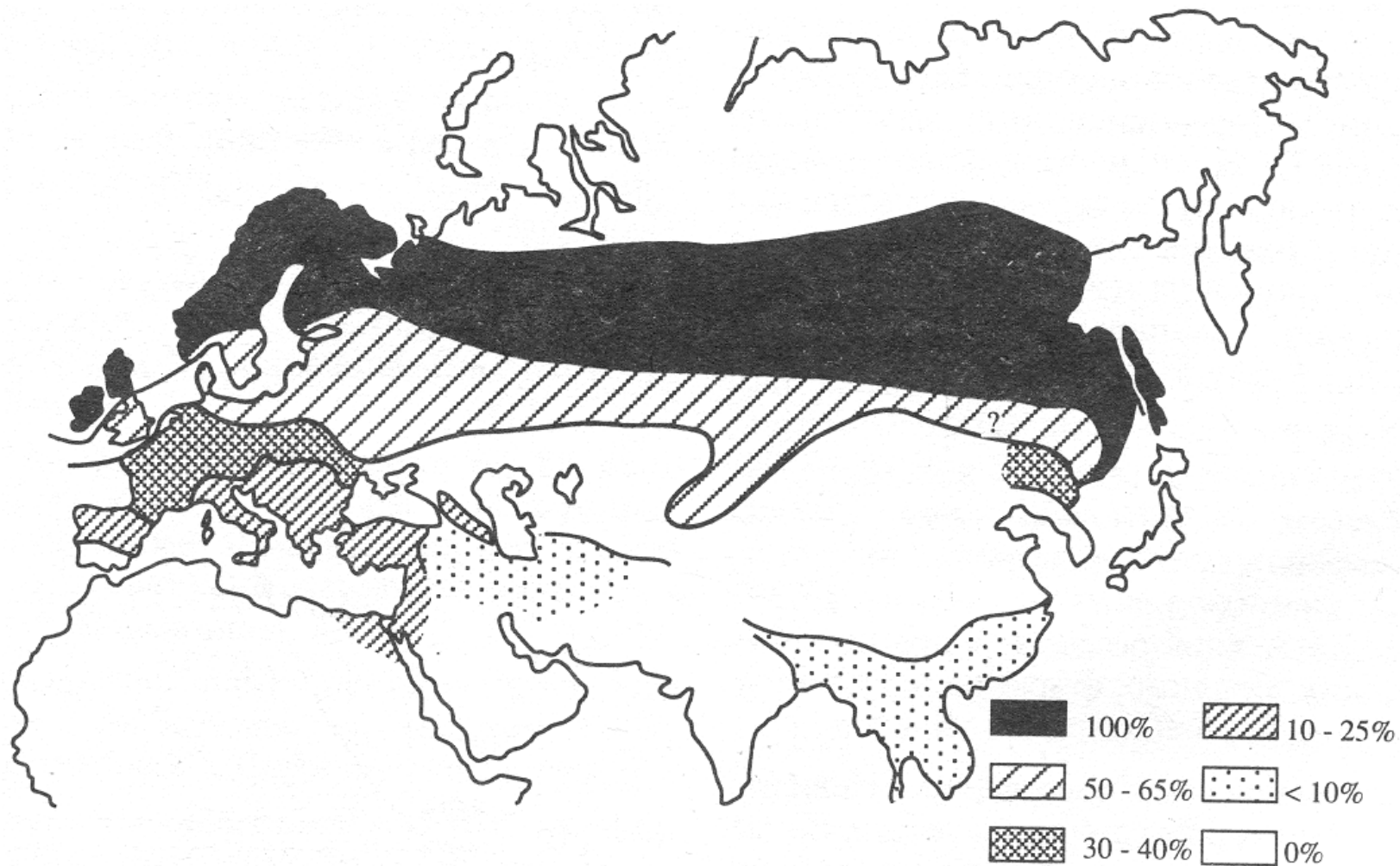
## Яйцерождение и живорождение у Squamata



Живорождение у Чешуйчатых возникло в эволюции, по меньшей мере, 100 раз; и имеется множество примеров, когда яйцекладущие и живородящие виды входят в один общий род. Например, у австралийских ядовитых змей рода *Pseudechis*, *Pseudechis colletti* (А) является яйцекладущим видом, тогда как *Pseudechis porphyriacus* (Б) – типичный яйцеживородящий вид. Уже на представленных фотографиях можно видеть принципиальную разницу. На фото А запечатлен момент вылупления из крупных яиц с белой непрозрачной скорлупой. На нижнем фото показано высвобождение из тонких полупрозрачных яйцевых оболочек сразу после рождения.

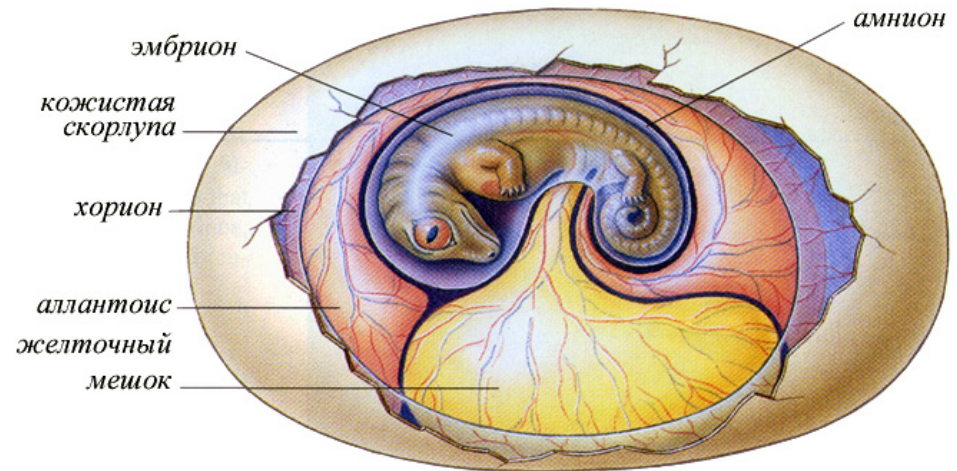
В холодном климате умеренных широт яйцекладущие *Squamata* встречаются чаще, чем живородящие виды (Shine, 1985).

Географическое распределение живорождения среди Squamata в Евразии («широтное» распределение) по Сергеев (1940)



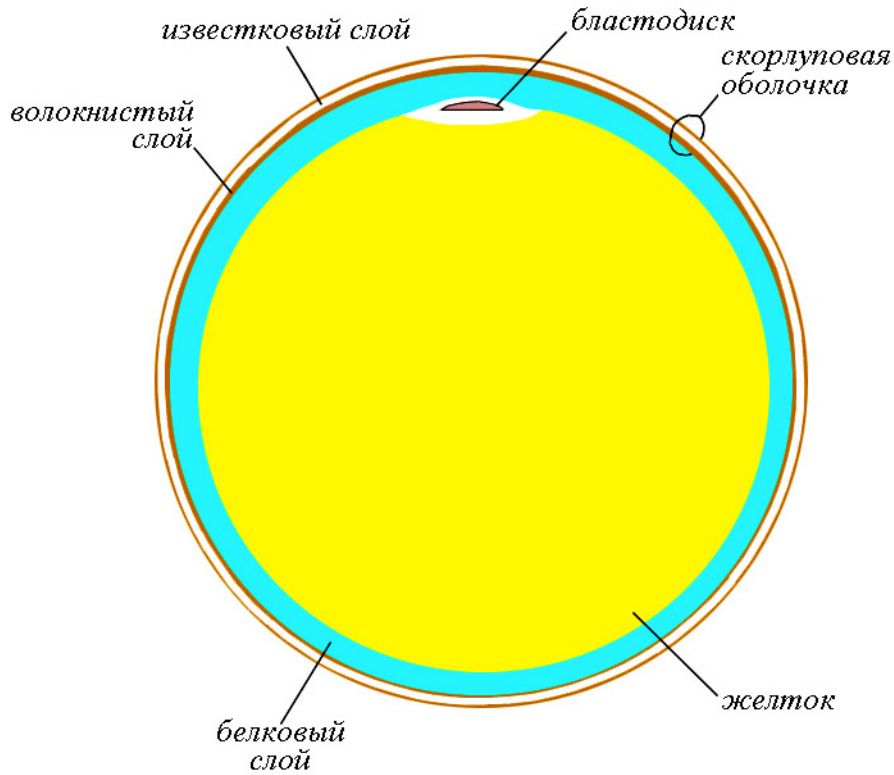


# Отложенные яйца пресмыкающихся

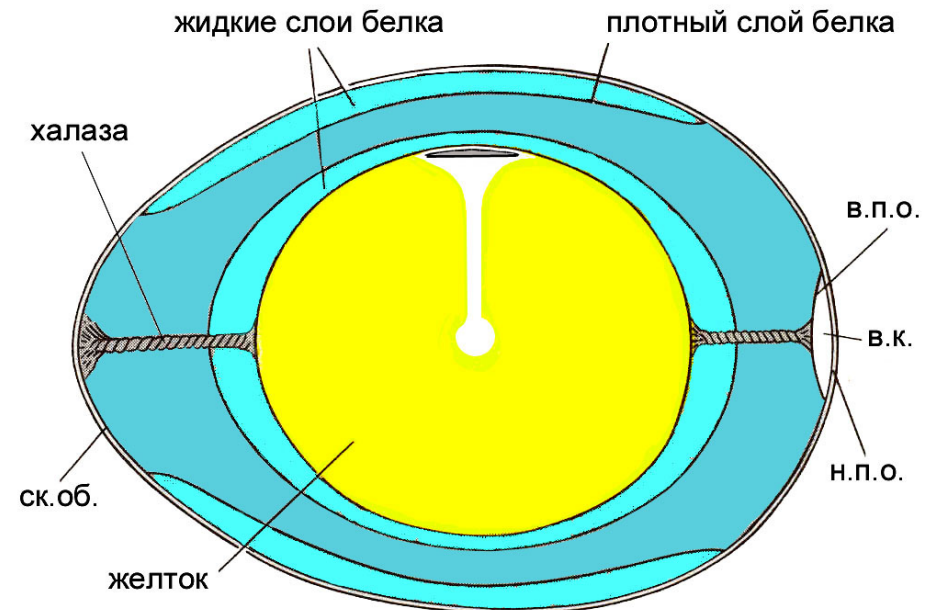


Слева фото кладки из шести яиц Нильского крокодила, *Crocodylus niloticus*. Справа изображение эмбриона нильского крокодила во вскрытом яйце. Хорошо показаны внезародышевые, провизорные органы: хорион, амнион, аллантоис и желточный мешок.

# Сравнение строения яиц Рептилий (черепаха) и Птиц (курица)



← Яйцо черепахи (в разрезе)



Яйцо курицы (в разрезе) →



**Строение яиц Рептилий.** Яйца сферической (Черепахи, Ящерицы) или эллипсоидной (Крокодилы, Змеи) формы содержат в центре желточную сферу с маленьким диском свободной от желточных включений цитоплазмы (бластодиск). Типичные теллецитальные яйца содержат много желтка. Желточная сфера окружена относительно *тонким слоем белка* и не имеет халаз. Отсутствует в яйце Пресмыкающихся и *пуга*. Снаружи яйцо окружено так называемой *скорлуповой оболочкой*, которая состоит либо из внутренней фибриллярной (волокнистой) оболочки и наружного известкового слоя, либо только из волокнистой мембраны пергаментной консистенции (Ящерицы, Змеи). Известно, например, что у живородящей Подвязочной змеи (*Thamnophis sirtalis*) эта мембрана состоит из *кератина*.

**Оплодотворение, биология размножения, модусы развития.** Оплодотворение у всех Рептилий *внутреннее*, для его обеспечения существуют специализированные органы совокупления (кроме Гаттерии). Как правило, *полиспермия*. У Рептилий, а именно среди Ящериц отмечен *феномен естественного партеногенеза* (Кавказская скальная ящерица, Гекконы и Агамы).

**Количество откладываемых за кладку яиц** не велико, обычно 8-16, но у Крокодилов, например, Миссисипского аллигатора, может колебаться от 20 до 60 яиц величиной с куриное или гусиное яйцо, покрытых достаточно прочной скорлупой. Зелёная («суповая») черепаха (*Chelonia mydas*) за один раз откладывает до 200 штук шарообразных яиц диаметром 5 см, покрытых кожистой оболочкой. Варьирует и количество кладок в году. Например, у большинства Змей всего одна кладка; у Гекконов – две; у некоторых Ящериц и Черепах – 3-4 и более кладок в году. Яйца откладываются в почву, в кучи перегнивших растительных остатков («гнезда» Крокодилов), либо в прогретый песок. Температура в непосредственных местах развития тем или иным способом повышается до + 20-30° С.

## Переход к живорождению

Предрасположенность к живорождению у Рептилий обусловлена тем, что зародыши многих яйцекладущих видов проходят почти половину эмбрионального периода в половых путях самки.

Яйцекладущие и живородящие виды нередко встречаются в пределах одного рода.

Более того, в пределах одного вида существуют и яйцекладущие, и живородящие популяции животных. Например, у **Тибетской круглоголовки** (*Phrynocephalus theobaldi*) на высоте 2000 м над уровнем моря отмечена обычная откладка яиц, тогда как на высоте 4000 м – живорождение.

Продолжительность развития всецело зависит от температуры воздуха. Развитие может начинаться при + 12-15°C. В то же время температура + 40-42°C оказывается губительной для эмбрионов. В умеренных широтах сроки развития составляют 2-3 месяца; у Туатары, живущей в условиях довольно сурового климата развитие продолжается один год.

Явление живорождения. Яйцеживорождение и истинное живорождение среди рептилий известно чрезвычайно давно (первые указания встречаются ещё у Аристотеля). Живорождение как модус развития присущ исключительно Чешуйчатым (Ящерицам и Змеям). В сводке Ярон (Jaron, 1985) упоминаются 24 вида живородящих ящериц (к числу которых относится *Lacerta vivipara*, многие Сцинковые, 3 вида Гекконов и др.) и 13 змей (Гадюка – *Vipera berus*, Уж – *Natrix natrix*, некоторые водяные змеи – Hydrophiidae).

Живорождение отмечено только у форм с относительно мягкими яйцевыми оболочками.

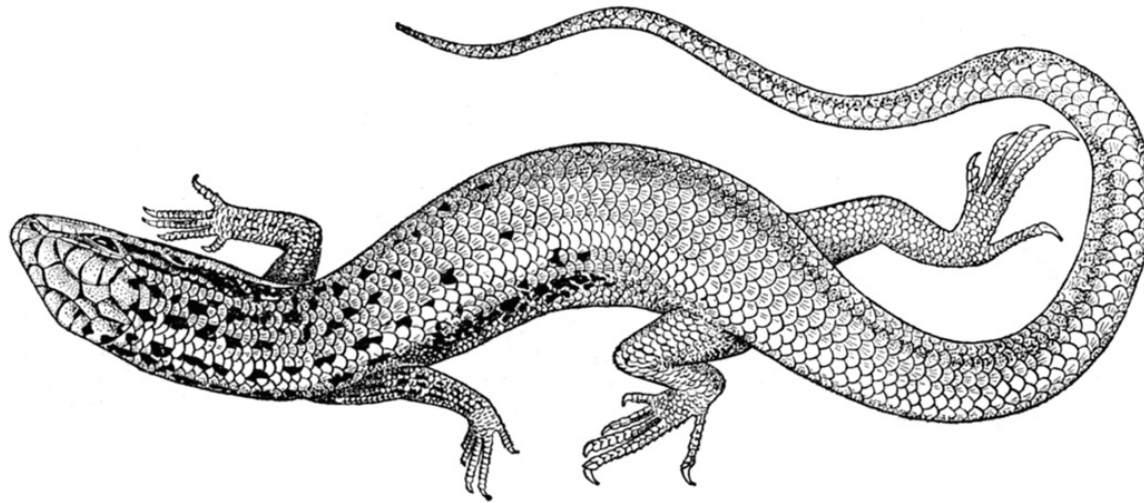
## Количество желтка в яйце и живорождение



Вызывает удивление, что даже у видов, имеющих плацентарные структуры, в яйцах содержится много желтка, запасы которого не истощаются до конца эмбрионального развития.

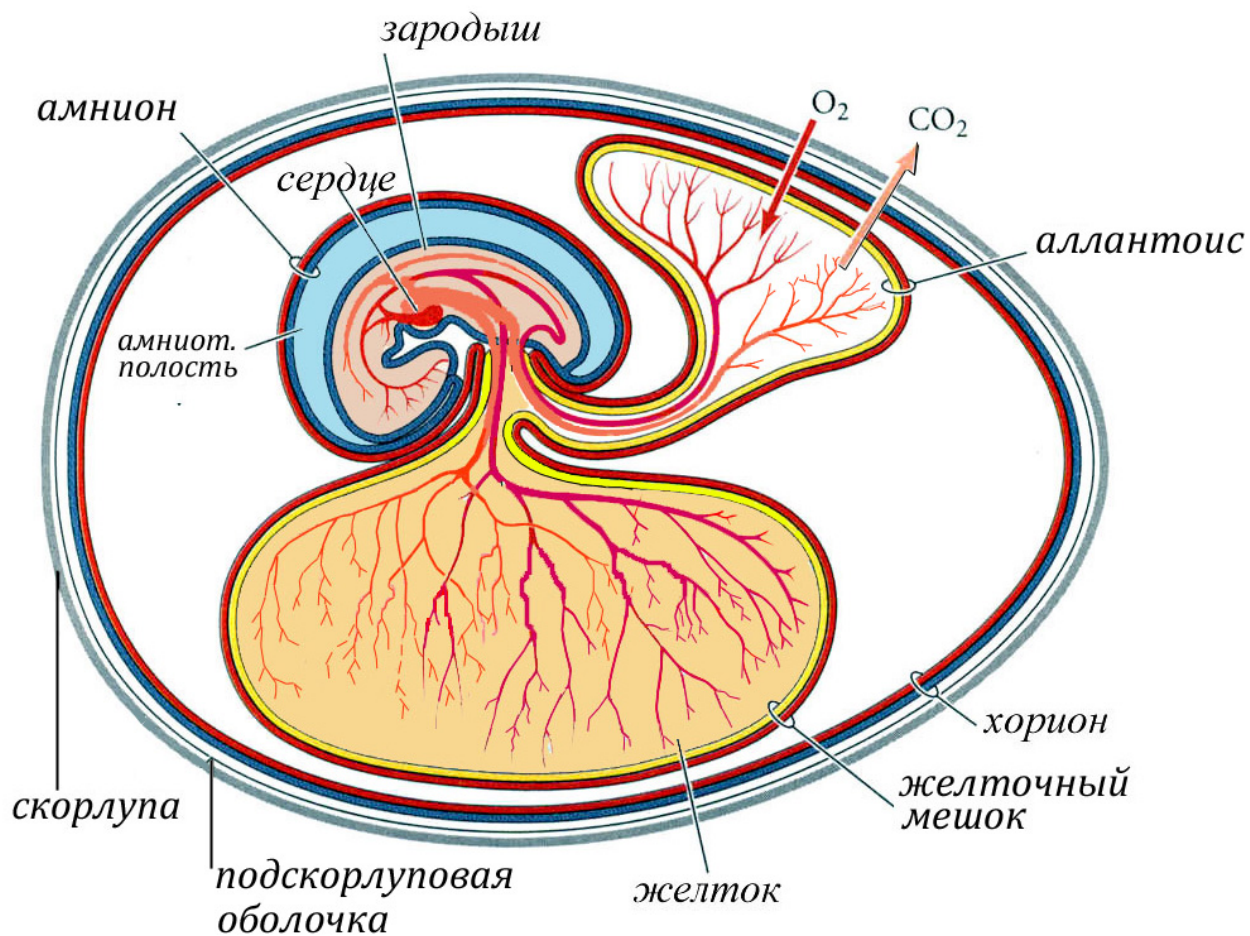
Так в теле новорождённых гадюк (например, у Кавказской гадюки, *Vipera kaznakowi*) сохраняется столько желтка, что его хватает на 7-8 месяцев (правда, половина этого срока приходится на зимнюю спячку).

Учитывая сказанное, большинство специалистов признаёт, что в разных эволюционных линиях Чешуйчатых живорождение возникло независимо (Weekes, 1935; Jaron, 1985 и др.). Некоторые из авторов (Сергеев, 1995; Shine, 1985) склоняются к мнению, что живорождение является адаптацией к прохладному климату, так как температура тела беременной самки на несколько градусов выше температуры окружающей среды.



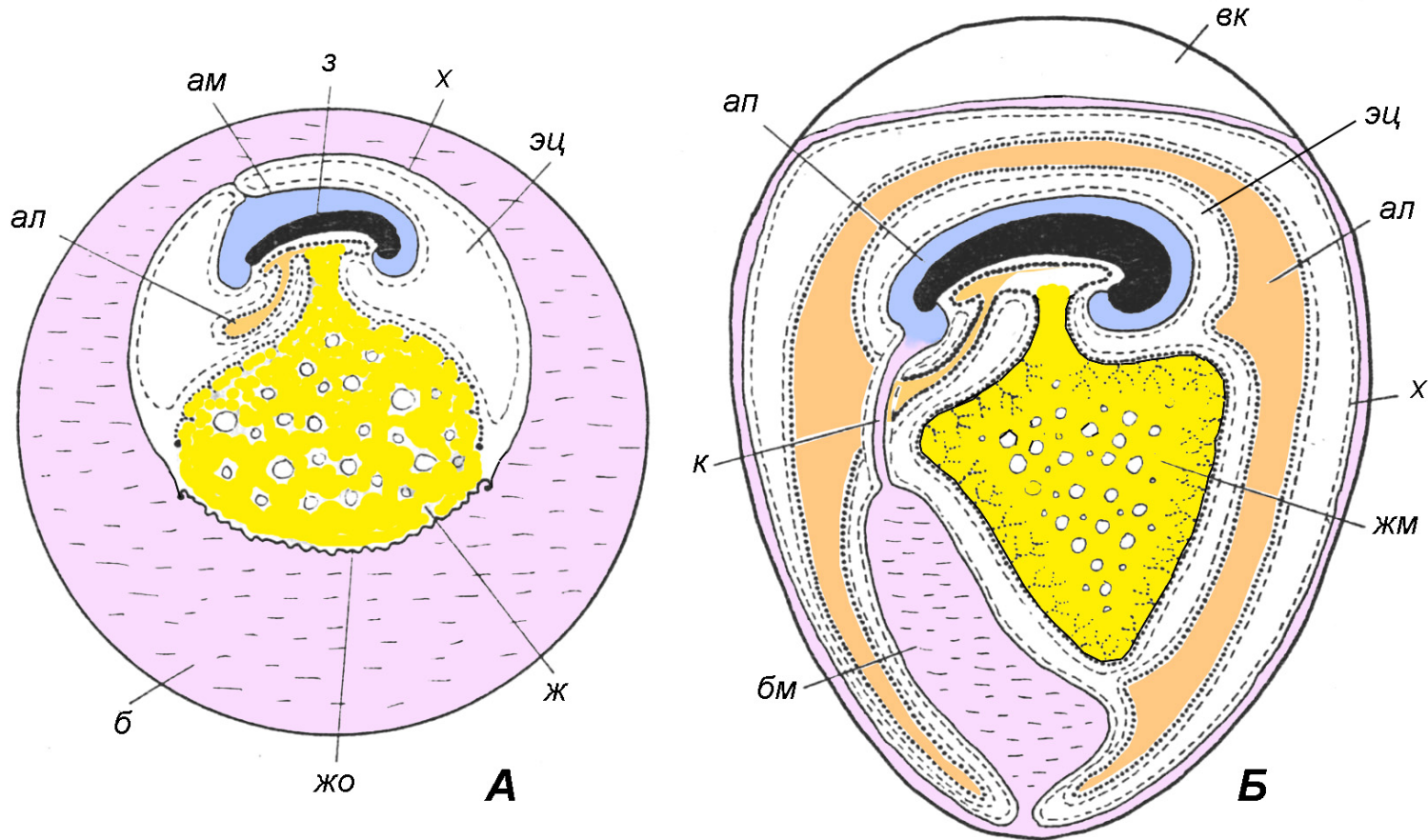
Список живородящих видов, для которых точно доказана матротрофия, невелик. К ним относится, например, ящерица *Mabuya heati*, имеющая самые мелкие яйца среди Рептилий (1 мм в диаметре), сухая масса неонатов превышает сухую массу овулировавшего яйца в 99 раз.

# Зародышевые оболочки в клейдоическом яйце птиц





## Расположение провизорных органов в курином яйце на разных стадиях развития (схема)



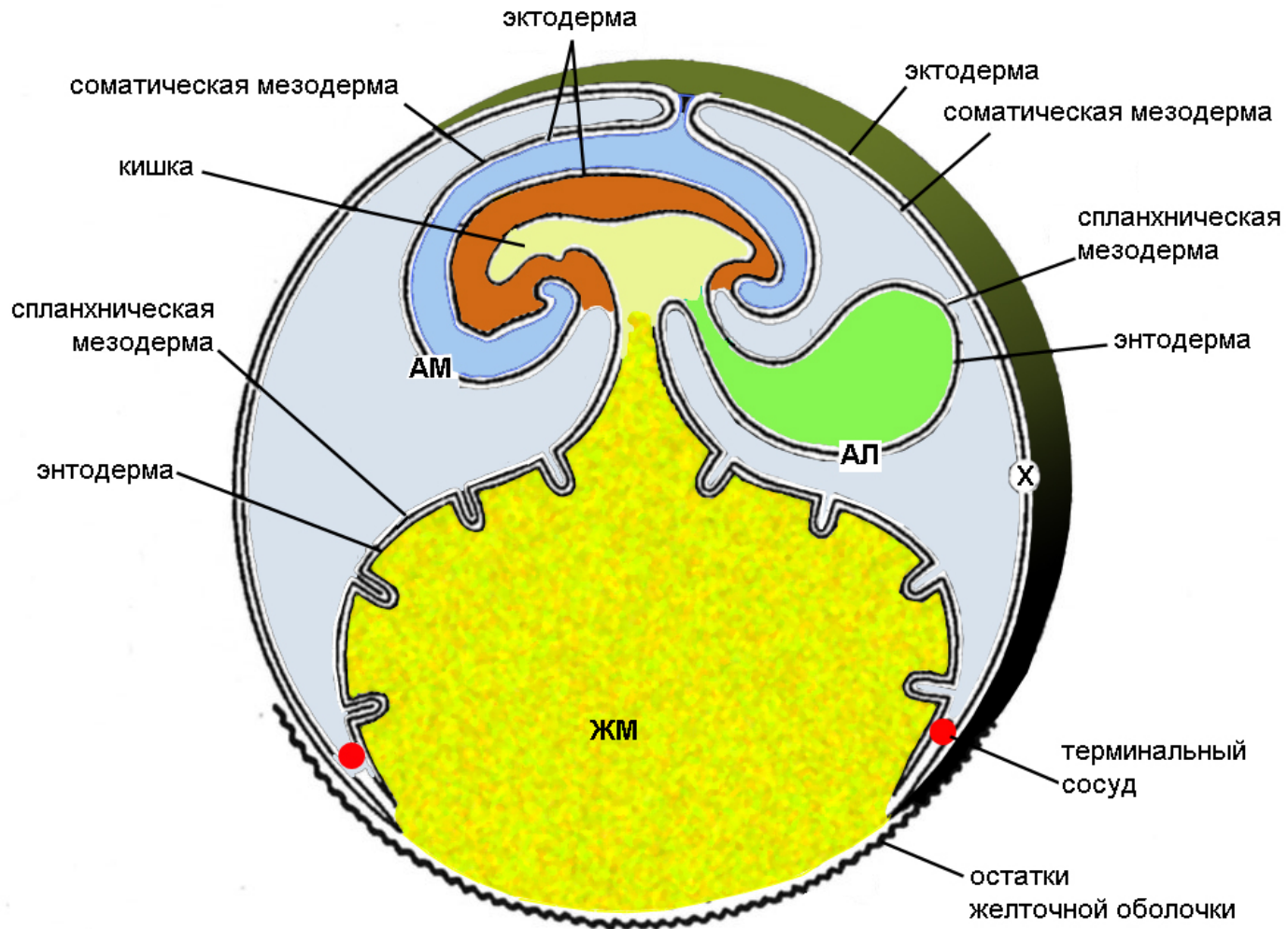
А – разрез через яйцо во время формирования эмбриональных оболочек, Б – продольный разрез приблизительно на 10-й день развития. Черным цветом обозначен зародыш, голубым – амниотическая полость, розовым – белок, желтым – желток и оранжевым – полость аллантаоиса.

Из Иванова-Казас (1995)

Особенности строения и  
образования  
экстраэмбриональных оболочек  
Squamata

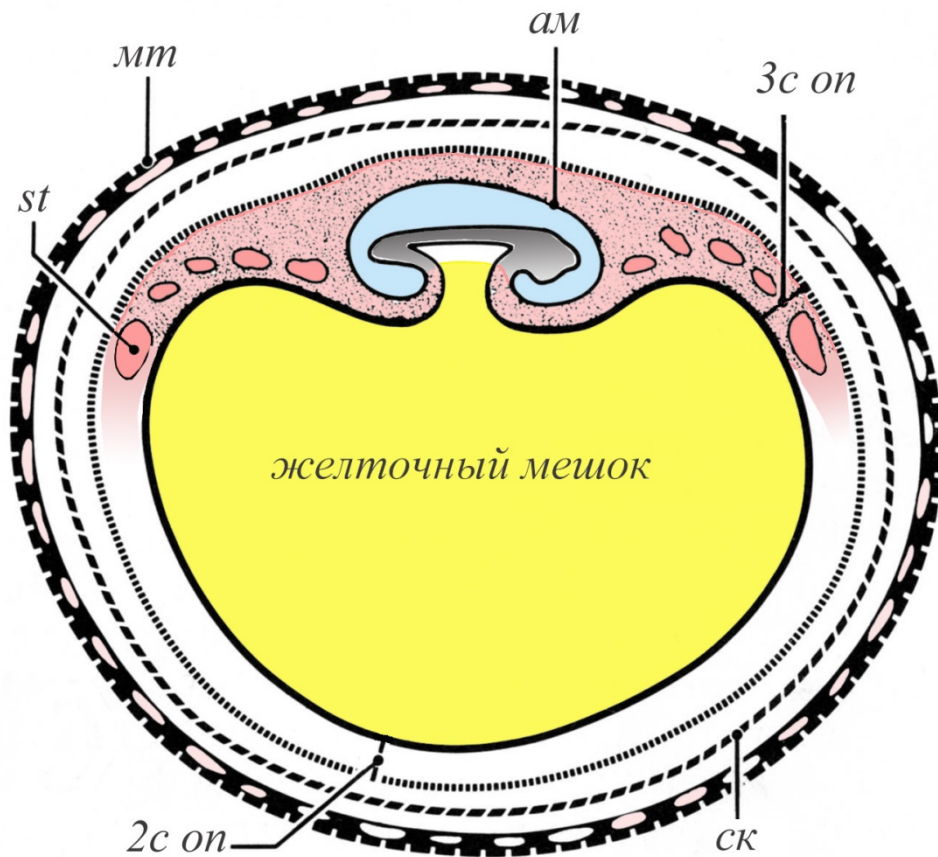
Поразительное разнообразие организации желточной плаценты у пресмыкающихся, несомненно, обусловлено особенностями строения желточного мешка и связанных с ним структур (амниона, серозы и аллантаиса). Процессы, приводящие к формированию ЖМ, аллантаиса и других фетальных оболочек сходны у всех Зауропсид и многих Млекопитающих (Lockett, 1977), тем не менее, у пресмыкающихся и особенно, у Squamata, эти процессы отличаются известными особенностями, определяющими своеобразие строения всей системы провизорных структур. Так же, как и у других Амниот, слои внезародышевой экто- и эндодермы разрастаются вокруг желточной сферы, образуя двухслойную омфалоплевру, которая отделяет желток от скорлуповой оболочки (слайды **28-29**). Внезародышевая мезодерма как организованная клеточная совокупность впервые появляется между экто- и эндодермой в составе *area pellucida* и внутреннего края *area opaca*. Здесь, в этой мезодерме со временем образуется особая зона, так называемая *area vasculosa* (сосудистое поле) – место первичного кроветворения. Развивающееся сосудистое русло представлено большим кольцевым сосудом *sinus terminalis* (маргинальной веной).

# Строение раннего зародыша *Alligator mississippiensis* в эмбриональных оболочках (схема)



по Huettner (1949)

# Образование многослойной омфалоплевры у рептилий



На представленной схеме вы можете видеть, как вслед за появлением между слоями двухслойной омфалоплевры, клеток мезодермы, усложняется композиция и самой омфалоплевры; теперь она становится трёхслойной (*3c оп*). Мезодерма появляется между экто- и эндодермой в *area pellucida* и на внутреннем крае *area opaca* в особой зоне *area vasculosa* (сосудистое поле – место первичного кроветворения).

Развивающееся сосудистое русло представлено большим кольцевым сосудом *sinus terminalis (st)* (маргинальной веной). С момента появления над желточной сферой мезодермы, двухслойная омфалоплевра (*2c оп*) становится трёхслойной (*3c оп*) омфалоплеврой. *mm* – выстилка матки; *ам* – амнион; *ск* – скорлуповая оболочка.

Васкуляризованная трехслойная омфалоплевра (хориовителлиновая оболочка) образуется из неваскуляризованной трёхслойной омфалоплевры по мере того, как в мезодерме последней образуется сеть кровеносных сосудов.

Последующая кавитация (образование просвета) мезодермального слоя разрушает трёхслойную омфалоплевру, в результате образуется наружная безсосудистая соматоплевра (экто- и мезодерма) т.е. хорион (сероза) и внутренняя васкуляризованная спланхноплевра (мезо- и эндодерма), представляющая настоящую оболочку ЖМ. При этом обычную для *Sauropsida* картину развития зародышевых оболочек нарушает у Чешуйчатых *инвазия* желточной мезодермой желточного мешка вентральнее S.T. Это явление, наблюдаемое у всех Чешуйчатых как яйцекладущих, так и живородящих, до сих пор не отмечено в других таксонах амниот. Суть его заключается в отделении некоторой доли массы желтка от основной желточной сферы с образованием внутренней изолированной желточной массы (ИЖМ) и начинается оно, когда порции клеток, возникающих из клеточных совокупностей на передовом краю S.T., мигрируют в желточный мешок впереди от места своего возникновения. Эти мезодермальные клетки инвазируют желточную сферу с образованием отчётливых структур, *типа клеточных тяжей*, параллельных окружности яйца. Более того, эти внутрижелточные клетки организуются в желточном мешке в двухслойный пласт, который разрастается в центр по всей ширине внезародышевого поля. В результате такого разрастания от главной желточной сферы отделяется некоторая порция желтка,



называемая специалистами изолированной (обособленной) желточной массой (ИЖМ или ОЖМ) а наружная граница остается не содержащей мезодерму. Впоследствии они образуют серии агрегаций, первоначально отделяющихся в виде: либо разрастающегося слоя клеток, который впоследствии разделяется, образуя или 1 щель или несколько маленьких щелей, затем сливающихся с образованием большой щели; либо монолитного единого слоя клеток, сохраняющегося в дальнейшем интактным. Полость этой ЖЩ отделяет наружную ИЖМ от желточного мешка, собственно.

Недоразвитие трёхслойной омфалоплевры из-за образования ИЖМ у Чешуйчатых предотвращает разрастание внезародышевого целома (*экзоцелома*) и, следовательно, развитие на внезародышевом поле хориоаллантаоисной оболочки. Все эти события показаны на слайде. Однако такая ситуация характерна не для всех Чешуйчатых рептилий; у некоторых немногих видов в желточную щель проникает между изолированной желточной массой и желточным мешком, собственно, аллантаоис.

### **Рост внезародышевой мезодермы на абэмбриональном полюсе и развитие ИЖМ.**

Как известно, плацента любой формы в силу своей функциональной специализации характеризуется чрезвычайно обильным развитием кровеносной системы в противостоящих регионах зародыша и стенки матки. Поэтому понятно повышенное внимание к вопросу о наличие или отсутствии сосудистой мезодермы в местах предполагаемой плацентации. В настоящее время всё ещё нет единодушного мнения ни

относительно судьбы кровеносной внезародышевой мезодермы на абэмбриональном полюсе, ни о способах образования изолированной желточной массы. Расхождения касаются в основном вопроса, *двухслойна или трёхслойна омфалоплевра на абэмбриональном полюсе? Говоря другими словами, есть или нет там мезодерма? С этим вопросом связаны и другие, касающиеся уже плацентации; в частности, есть кровеносные сосуды в этой области или их там нет?*

Для понимания взаимоотношения между внезародышевыми слоями клеток в связи с образованием желточной щели в разное время были предложены три схемы.

(1) Грабовская ('26); Викис ('27b;'29); Ибрагим ('77); Люке('77); Стюарт ('85) полагали, что желточная щель образуется путём разделения слоя внутрижелтковой мезодермы и, таким образом, оказывается выстланной мезодермой со всех сторон.

(2) Бойд ('42) предложила свою версию образования ИЖМ у геккона *Hoplodactylus maculatus*. Она рассматривает пролиферацию мезодермы вентрально по отношению к S.T. как распространение клеточного материала в двух направлениях. Рост в одном из них обеспечивает развитие трёхслойной омфалоплевры на абэмбриональном полюсе.

Другая агрегация клеток распространяется параллельно омфалоплевре внутрь желтка. Эта внутрижелтковая мезодерма разрастается вдоль внутренней границы желточной щели, наружный край которой состоит из клеток свободной желточной эндодермы. Таким образом, мезодерма, в конце концов, окружает основную массу желтка в районе щели, сохраняя при этом свою монолитность. В неё врастают кровеносные сосуды. По сути своей версия Бойд отличается от других только источником клеток, участвующих в сходных морфогенетических процессах.

(3) Наконец, согласно схеме Грабовской ('26) – Люке,('77), основанной на наблюдениях Грабовской на *Lacerta vivipara*, желточная щель образуется в результате впячивания

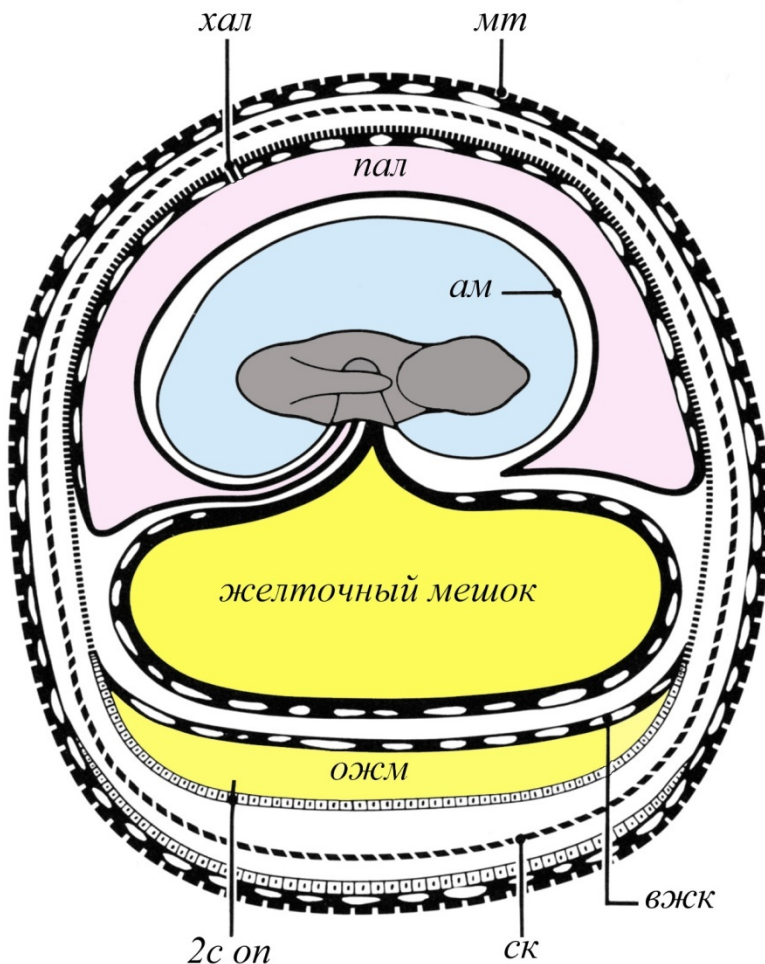
в желточную сферу полости экзоцелома, начиная с момента, когда СТ располагается вблизи экватора яйца. По мере развития в гнёздах внутрижелтковых клеток образуются фрагменты щели. Постепенно эти множественные щели объединяются вблизи яйцевого экватора в виде единой желточной щели, окружающей всю желточную сферу. Интерпретация этих событий Грабовской отличается тем, что она считает клетки, которые образуют ЖЩ, мезодермальной природы. На более поздней стадии аллантоис заполняет большую часть экстраэмбрионального целома (ЭЭЦ), который в свою очередь, разрастаясь, покрывает больше половины окружности яйца. Вентральнее внутрижелтковые клетки образуют внутреннюю границу желточной массы, которая снаружи ограничена двухслойной омфалоплеврой. Грабовская называет её **изолированной массой** или *пупочным пузырьком* желточной массы (dottersacknabelblase). В течение всего последующего развития ИЖМ остаётся связанной с желточным мешком с помощью расположенного в центре так называемого желточного пупка. Т.о. желточная щель не полностью отделяет изолированную желточную массу от желточного мешка, собственно.

В ходе последующего развития ИЖМ постепенно редуцируется; этот процесс сопровождается экспансией аллантоиса, так что, за 24 часа до рождения от ИЖМ остаётся лишь маленький рудимент, в то же время аллантоис заполняет почти полностью всё внутреннее содержимое яйца.

Резюмируя, можно сказать, что ЖЩ на поперечных срезах поначалу обнаруживается билатерально, а изолированная желточная масса сливается с ЖМ вдоль центральной продольной оси. На поздних стадиях развития парные щели конвергируют, образуя непрерывную щель.

На этом завершается полная изоляция изолированной желточной массы от желточного мешка. Единственным исключением из этой схемы являются подобные процессы у *Lacerta vivipara* (Hrabowski, '26), у которой парные щели никогда не сливаются, и ИЖМ остаётся связанной с ЖМ с помощью желточной ножки или стебелька (stem of yolk).

«Обособленная (изолированная) желточная масса» в яйце Рептилий  
[обобщающая схема по Stewari, 1993]



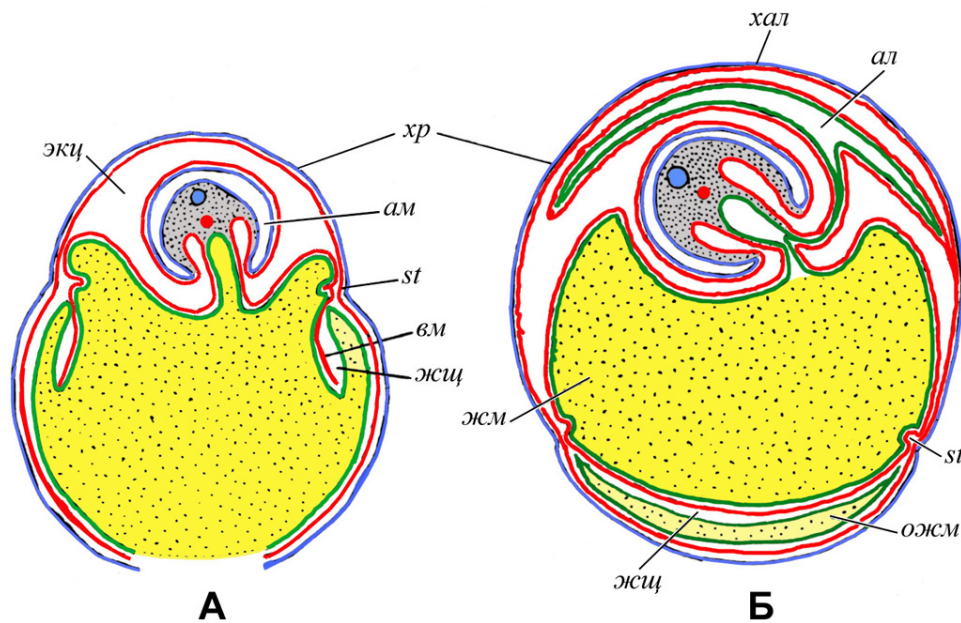
Характерное для *Squamata* разрастание мезодермы в абэмбриональном направлении от *sinus terminalis* – явление уникальное у Амниот. Мезодерма внедряется в желток в виде клеточных тяжей. Эти внутрижелточные клетки организуются в двухслойный пласт, отделяющий от основной массы желтка т.н. «обособленную (изолированную) желточную массу» (ожм или ижм). При этом наружная граница ИЖМ, как правило, не содержит мезодермальных клеток. Обозначения: *мт* – выстилка матки; *вжк* – внутрижелтковые клетки; *пал* – полость аллантаиса; *2с оп* – второй слой омфалоплевры; *ск* – скорлупа; *хал* – хориоаллантаис.

## Пояснения к предыдущему слайду:

- ▶ *ал* – аллантоис; *аэ* – эндодерма аллантоиса; *м* – мезодрема; *мзх* – мезенхима; *нт* – нейральная трубка; *па* – полость амниона; *пха* – полость хориоаллантоиса; *пр* – проктодеум; *зк* – задняя кишка; *ск* – средняя кишка; *спп* – спланхноплевра; *х* - хорда

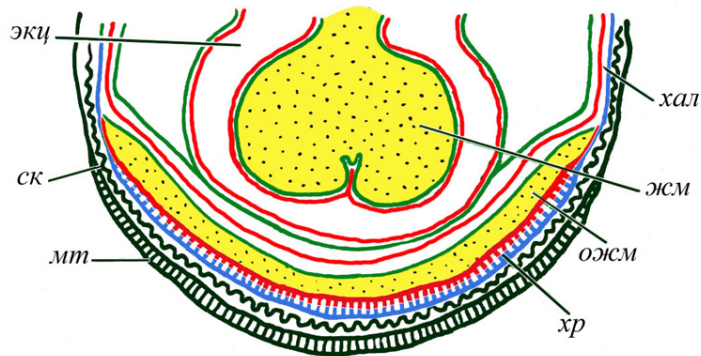


# Формирование ОЖМ у некоторых Squamata



**А**

**Б**



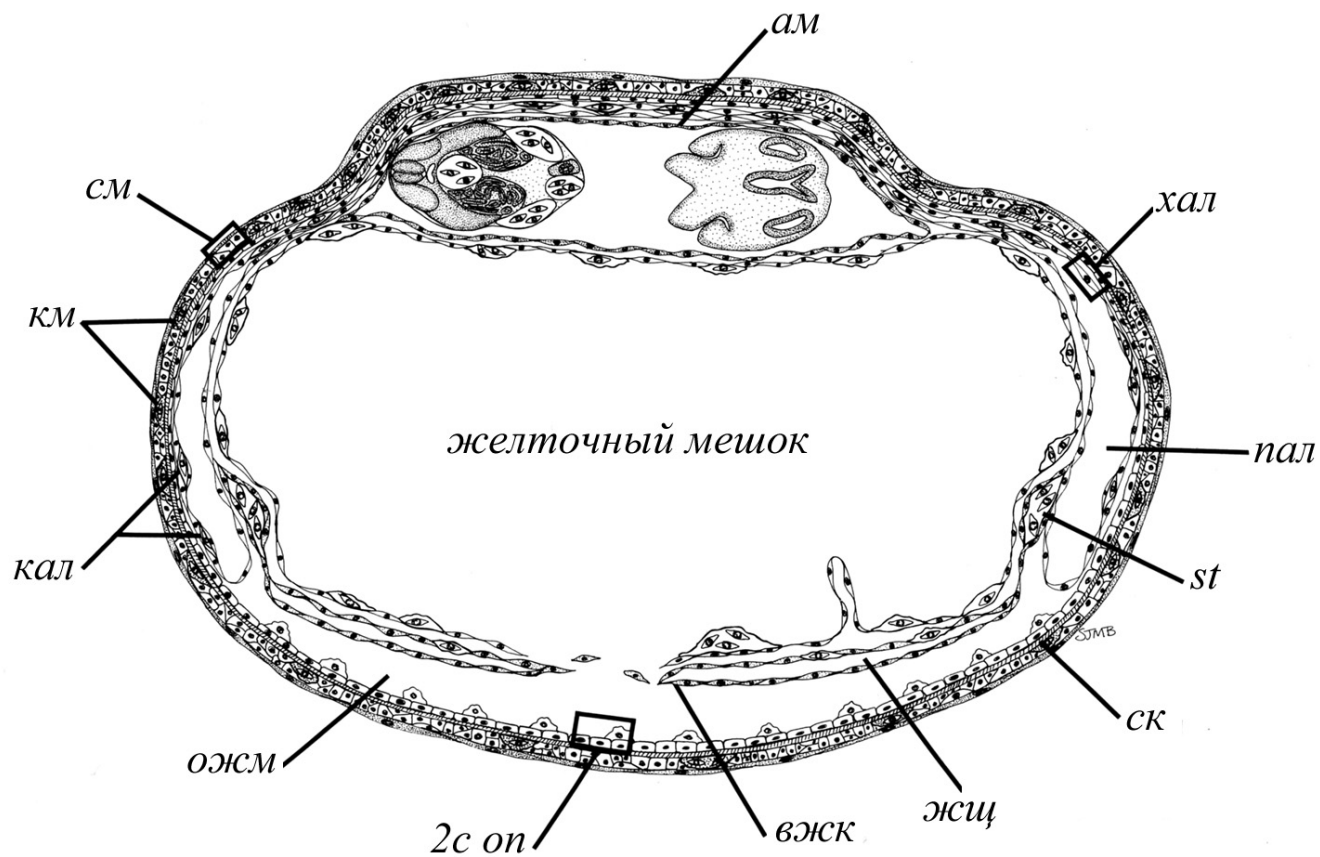
**В**

А и Б – две стадии образования ОЖМ у новозеландского геккона (*Haplodactylus maculatus*)

В – соотношения между желточным мешком и ОМЖ у обыкновенной подвзвочной змеи *Thamnophis sirtalis* во время формирования омфалоплаценты. Обратите внимание на сохранившуюся яцевую оболочку, которая в это время, по-видимому, обладает свойствами полупроницаемой мембраны.

ал – аллантаис, ам – амнион, вл – внутрижелточная мезодерма, жм – желточный мешок, жщ – желточная щель, ожм – обособленная желточная масса, ст – краевой синус, *sinus terminalis*, мм – стенка матки, хр – хорион, хал – хориоаллантаис, экц – экзоцелом, яо – яцевая оболочка.

# Формирование ОЖМ у некоторых Squamata



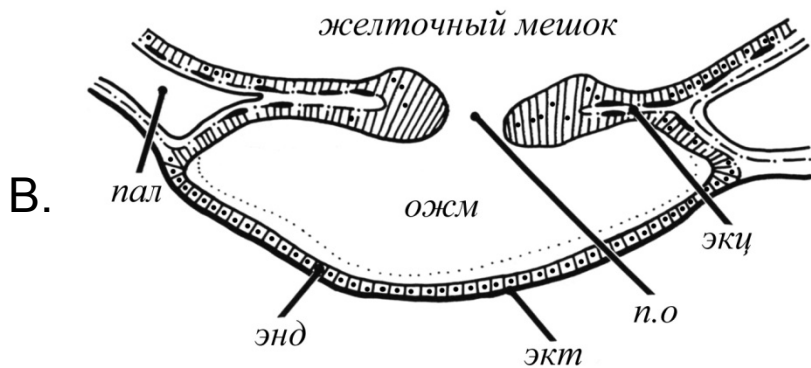
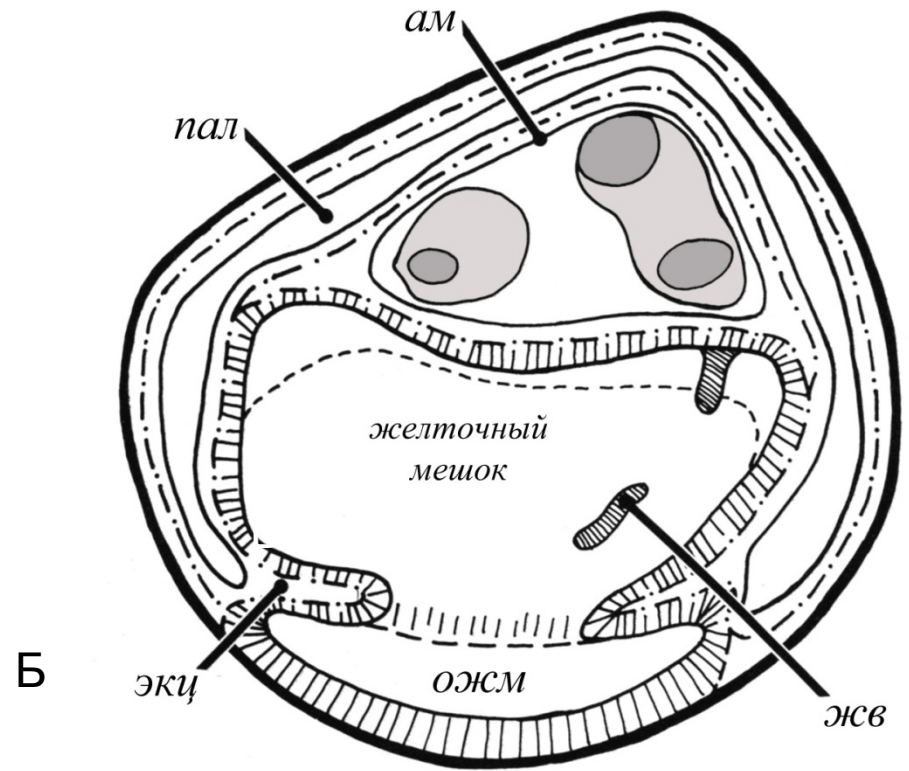
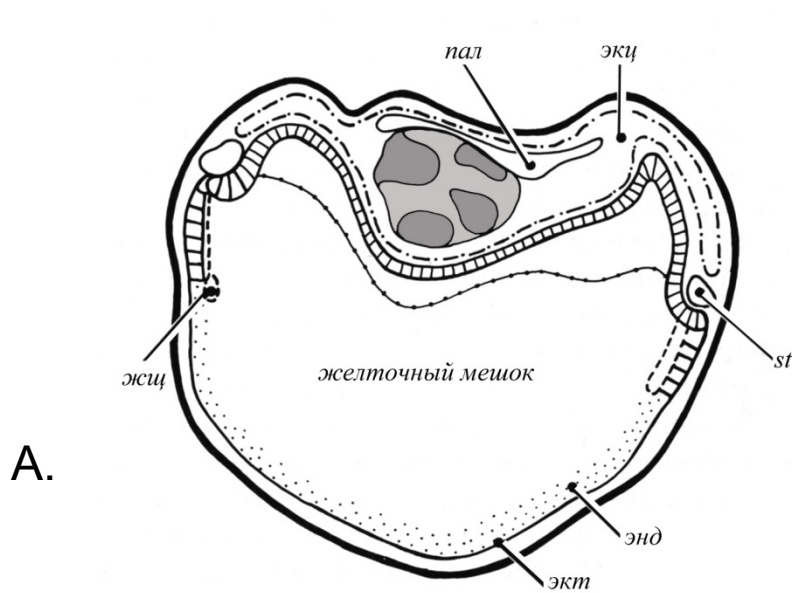
Полусхематическое изображение среза через развивающееся яйцо Элгарии (*Elgaria coerulea*) во время образования ОЖМ и желточной щели.

по Stewart (1985)

Условные обозначения на предыдущем слайде Формирование ОЖМ у некоторых Squamata  
Изображение среза через яйцо Элгарии

*ам* – амнион; *вжк* – внутренние желточные клетки; *жщ* – желточная щель; *км* – клетки матки; *кал* – клетки аллантоиса; *ожм* – обособленная желточная масса; *пал* – полость аллантоиса; *см* – стенка матки; *2с оп* – двухслойная омфалоплевра; *хал* – хориоаллантоис; *st* – sinus terminalis (кольцевая желточная вена).

# Формирование ОЖМ у некоторых Squamata



Последовательные стадии формирования ОЖМ у *Lacerta vivipara*

по Hrabowski (1926)

Условные обозначения на предыдущем слайде Формирование ОЖМ у некоторых Squamata  
Последовательные стадии формирования ОЖМ у *Lacerta vivipara*

*ам* – амнион; *жв* – желточная вена (фрагмент в плоскости среза); *жщ* – желточная щель; *ожм* – обособленная желточная масса; *пал* – полость аллантоиса; *по* – пупочный отросток; *экт* – эктодерма; *энд* – энтодерма; *st* – sinus terminalis (кольцевая желточная вена)

## ***Развитие аллантаиса и судьба ИЖМ.***

У всех Squamata *аллантаис* – это большая широко разрастающаяся структура, которая прорастает в экстраэмбриональный (внезародышевый) целом и первоначально контактирует на дорсальной стороне с хорионом, образуя хориоаллантаисную оболочку. Разнообразие формы роста может быть вызвано только поведением ИЖМ. И в этом отношении описаны три разные варианта:

1. аллантаис в своём развитии ограничен дорсальным краем ИЖМ и растёт по мере её регрессии (Грабовская,'26; Бойд,'42);
2. аллантаис распространяется только до края ИЖМ, которая постепенно расходуя желток, тем не менее, не уменьшается по окружности в ходе развития (Стюарт,'85);и
3. аллантаис внедряется в желточную щель и растёт между желточным мешком и ИЖМ, образуя в этом случае омфалоаллантаисную оболочку (Викис,'27b,'29,'30; Kasturirangan,'51a,b; Parameswaran,'62; Hoffman,'70; Baxter,'87; Villagran,'89; Стюарт,'90).

Во всех случаях ИЖМ на поздних стадиях развития истощается и уменьшается в размерах, но при этом нельзя забывать, что организация тканей на абэмбриональном полюсе разная. В первом варианте, экстенсия хориоаллантаисной плаценты по окружности яйца прогрессирует за счёт сокращения (расходования) омфалоплаценты. Во втором варианте, омфалоплацента в течение всей беременности сохраняется в виде широкой плацентарной зоны, при этом капилляры во внутрижелтковой мезодерме примыкают к эпителию матки по мере расходования ИЖМ. В третьем случае, омфалоплацента замещается омфалаллантаисной плацентой.



# Плацента у Squamata

Обращаясь к вопросу о формировании и функционировании плаценты у живородящих сквамата следует постоянно иметь в виду следующие обстоятельства.

1. Как известно, источником питающей субстанции в развитии пресмыкающихся исходно является масса желтка, и самые тесные трофические взаимоотношения между материнским и развивающимся организмом у рептилий непременно бывают связаны, прежде всего, с желточным мешком, и развивающаяся на основе желточного мешка плацента будет носить название *омфалоплаценты* (как у живородящих хрящевых рыб).

2. Поскольку питание развивающихся рептилий на продвинутых стадиях обычно гемотрофное, то понятно, что эффективность любой формы плацентации будет зависеть от кровоснабжения тканей зародыша.

3. В образовании плаценты у пресмыкающихся участвуют *хорион* и примыкающие к нему изнутри желточный мешок или *аллантоис* (точнее, их кровеносные сосуды). Соответственно, различают два главных типа плаценты: *желточную* (омфалоплаценту) и *аллантоисную*.

4. Обычно сначала, в раннем развитии функционирует первая, потом её сменяет вторая. Иногда сохраняются обе плаценты (Stewart, 1993). При этом самый значительный рост эмбриона обеспечивает именно аллантоисная плацента. Существует, по-видимому, несколько разновидностей в составе двух главных типов плаценты пресмыкающихся, различия между которыми определяются долей участия в этом органе ИЖМ.

# Феномен плацентации у Squamata

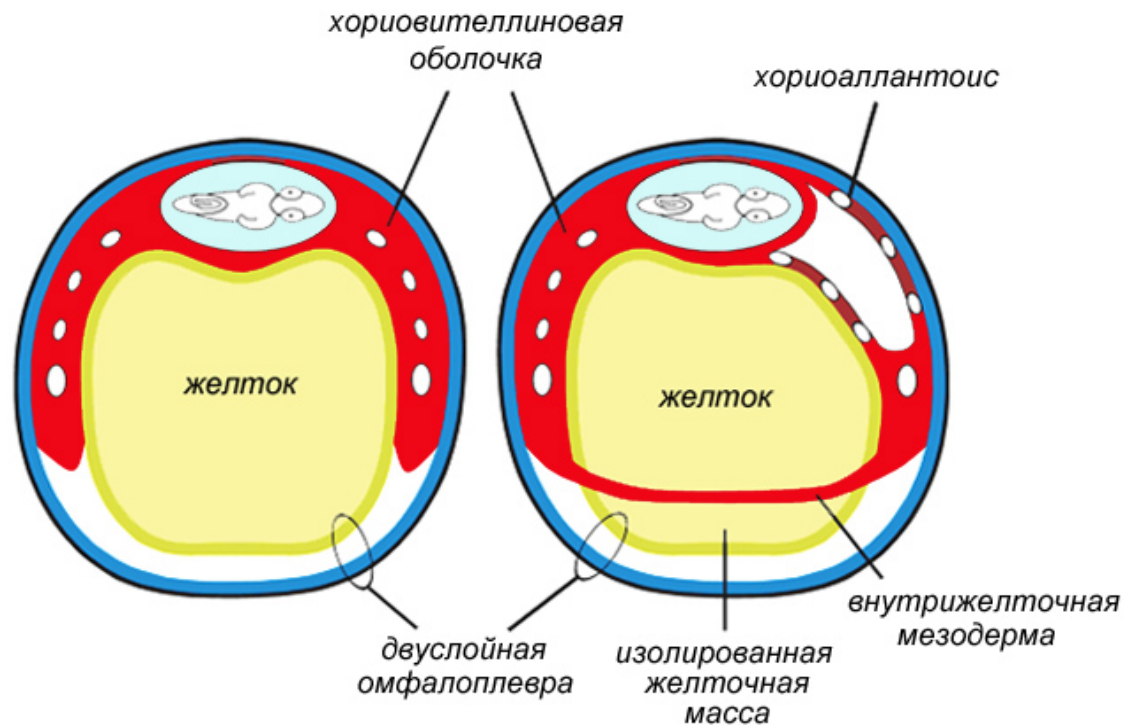
Название плаценты	Тканевые компоненты плаценты	Источник
• <i>Хориоплацента</i>	Соматоплевра (эктодерма + мезодерма)	Mossman (1937)
• <i>Хориовителлиновая плацента</i>	Трёхслойная омфалоплевра (эктодерма, мезодерма area васкулёза, энтодерма)	Mossman (1937), Stewart (1985)
• <i>Омфалоплацента</i>	Эктодерма, энтодерма ИЖМ, желточная мезодерма, ЖМ (мезодерма, энтодерма)	Weekes (1927a)
• <i>Омфалаллантоисная плацента</i>	Экто- и энтодерма ИЖМ, желточная мезодерма, стенка аллантоиса (мезо- и энтодерма)	Stewart and Blackburn (1988)
• <i>Хориоаллантоисная плацента</i>	Соматоплевра + стенка аллантоиса	Harrison and Weekes (1925)

### ***Хориовителлиновая плацента.***

Ранняя стадия пролиферации экстраэмбриональной мезодермы выделяется наличием особой зоны (*area vasculosa*), которая разрастается по поверхности желтка от зародыша в сторону *sinus terminalis*. Итоговая васкуляризованная трёхслойная омфалоплевра, хориовителлиновая оболочка являются общим признаком развития экстраэмбриональной оболочки у Зауропсид. Хориовителлиновая плацента представляет собой ранний плацентарный орган в онтогенетическом развитии у многих Чешуйчатых и в том числе, у Элгариин. ХВП, описанная у этих видов, обильно васкуляризована за счёт капилляров как плода, так и материнского организма. Неклеточная скорлуповая оболочка располагается между тканями матки и эмбриона.

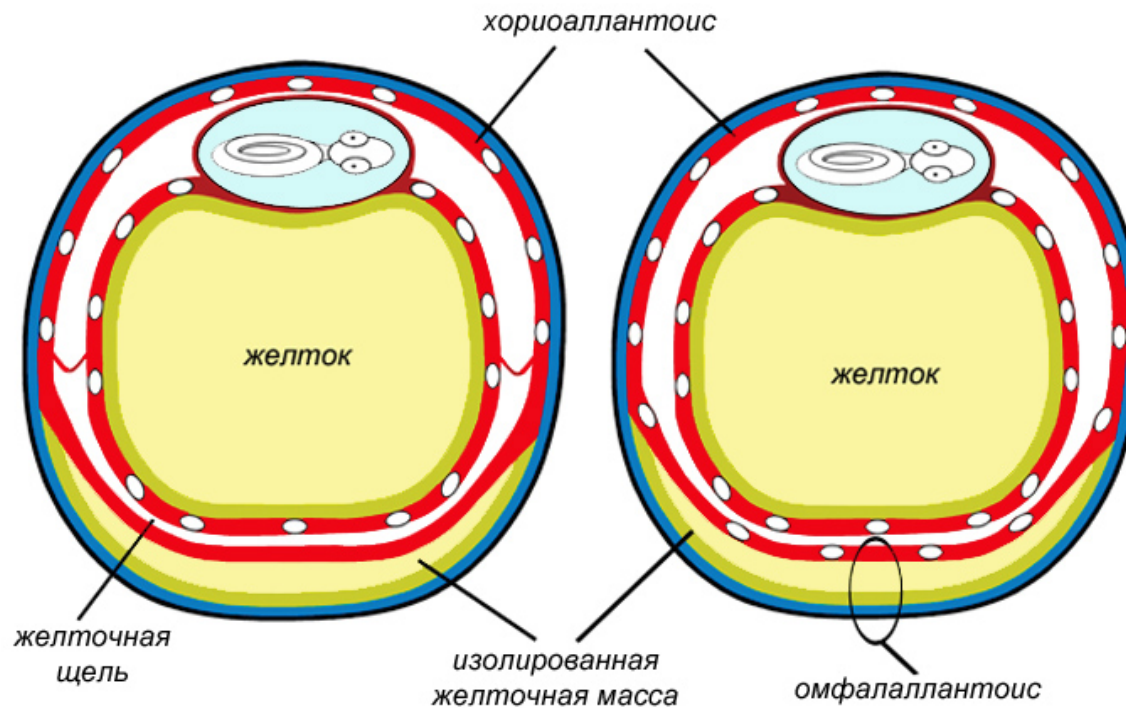
Хориовителлиновая оболочка территориально ограничена областью дорсальнее *sinus terminalis* и прекращает свое существование в результате расщепления мезодермы *area vasculosa* при образовании экстраэмбрионального целома (Lockett, '77b; Stewart, '85, '90; Baxter, '87). В стенке ЖМ абэмбрионально по отношению к *sinus terminalis* отсутствует слой мезодермы, и поэтому эта стенка становится двухслойной омфалоплеврой. Эта лишенная сосудов двухслойная омфалоплевра является характерной особенностью абэмбрионального поля на протяжении всего последующего периода развития.

## Раннее развитие плодных мембран у живородящих *Thamnophis sirtalis*



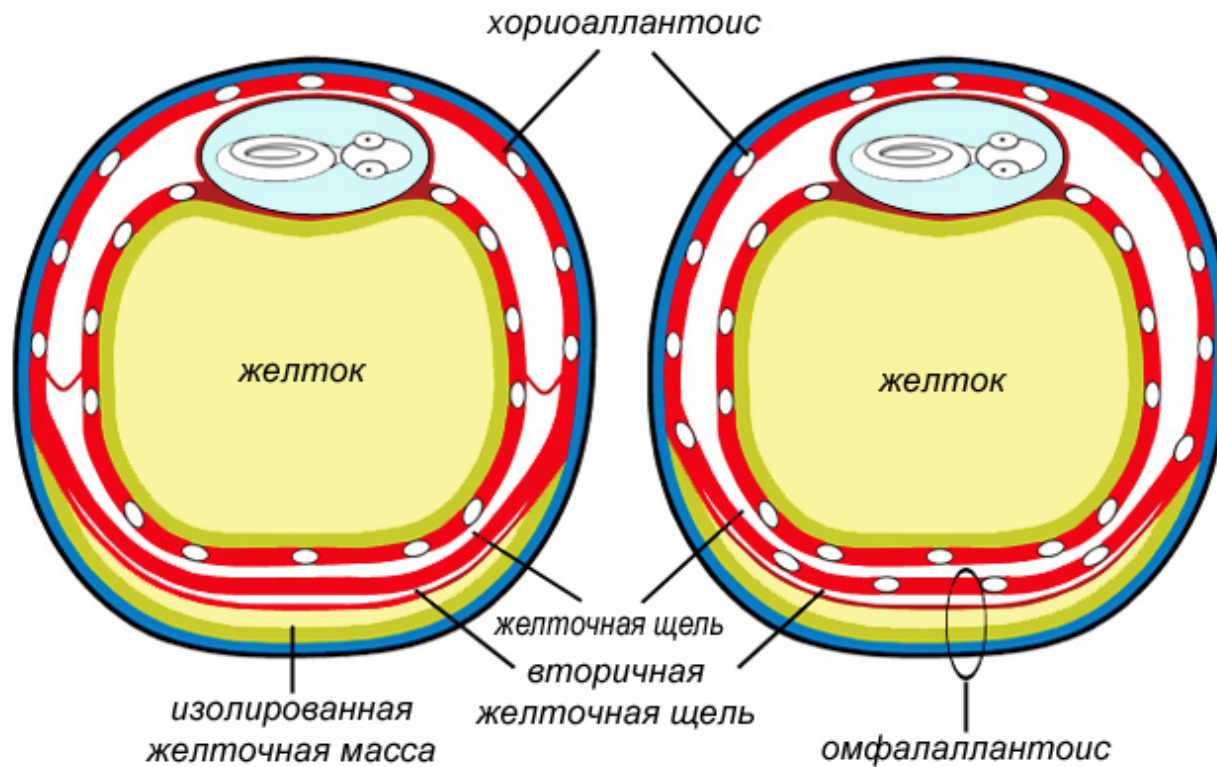
**На левом рисунке** хориовителлиновая мембрана содержит сосудистую мезодерму (красная), лежащую между внезародышевой эктодермой (голубая) и энтодермой (желтая). Двухслойная омфалоплевра (эктодерма + энтодерма) размещается на абэмбриональном полюсе. **На правом рисунке**, хориоаллантоис постепенно замещает хориовителлиновую мембрану. Инвазия внутрижелточной мезодермы отсекает изолированную желточную массу (ИЖМ).

## Последующее развитие плодных мембран у *Thamnophis sirtalis*



На **левой** схеме, хориоаллантоис распространился до границы дорсального полушария яйца. Абэмбриональное полушарие выстлано двухслойной омфалоплеврой и изолированной желточной массой (ИЖМ). Позднее она отделяется с помощью желточной щели от желтка. На **правой** схеме, распространение аллантоиса в желточную щель приводит к образованию омфалааллантоисной мембраны (омфалааллантоис). Цветовая гамма на этом рисунке та же, что и на предыдущем.

## Фетальные мембраны у развивающихся *Virginia striatula*



**Слева.** Дальнейшее развитие желточной щели; теперь вторичная желточная щель расщепляет ИЖМ. **Справа.** В результате экспансии аллантоиса в желточную щель, формируется омфалааллантоисный комплекс. Теперь контакту аллантоиса с омфалоплеврой препятствует вторичная щель.



## Омфалоплацента

Существование *изолированной желточной массы* и итоговая структурная аранжировка на абэмбриональном полюсе вот факторы, служащие основанием для формирования здесь специализированного типа плаценты желточного мешка (омфалоплаценты). Омфалоплацента, несомненно, является специфической принадлежностью всех Squamata, но у некоторых видов она является также переходной структурой. Так, омфалоплацента сохраняется до конца беременности у *Elgaria coerulea*. Несмотря на существующие разногласия, относительно источника (происхождения) специфических клеточных слоёв изолированной желточной массы, предлагаемые описания общих особенностей омфалоплацентации удивительно однотипны. Наиболее характерной особенностью этого типа плаценты является отсутствие интимного сосудистого контакта между системами плода и материнского организма.

## Омфалоллантоисная плацента

Омфалоллантоисная плацента характерна для всех змей, но редко отмечалась у ящериц. Ей всегда предшествует стадия омфалоплацентации, поскольку омфалоллантоисная плацента формируется путём соединения аллантоиса с внутренним краем омфалоплаценты. Аллантоис начинает внедряться в желточную щель на 27-й эмбриональной стадии у змей *Thamnophis sirtalis* (Обыкновенная подвязочная змея, Америка, яйцеживорождение) и *Virginia striatula* (Hoffman,'70; Stewart,'90).

Как и в омфалоплаценте, кровеносная система омфалоллантоисной плаценты плода отделена от материнских сосудов, благодаря ИЖМ. Во время поздних стадий развития, когда ИЖМ заметно истощена, две кровеносные системы могут оказаться расположенными гораздо ближе друг к другу. *Капилляры аллантоиса омфалоллантоисной плаценты (ОАП) никогда не достигают тесной близости с капиллярами матки,* что характерно для хориоаллантоисной плаценты, но расстояние между кровеносными системами плода и матки существенно уменьшается по мере истощения ИЖМ. У *Virginia striatula* разделение двух кровеносных систем подстраховывается формированием вторичной желточной щели, что проявляется в развитии клеточного мостика, который покрывает внутренний край ИЖМ.

В двух работах (Викес ('27b) и Parameswaran ('62) показано, что энтодерма ИЖМ полностью абсорбируется на поздних стадиях беременности и омфалоллантоисная плацента замещается хориоаллантоисной плацентой.

## Одновременное функционирование разных плацент

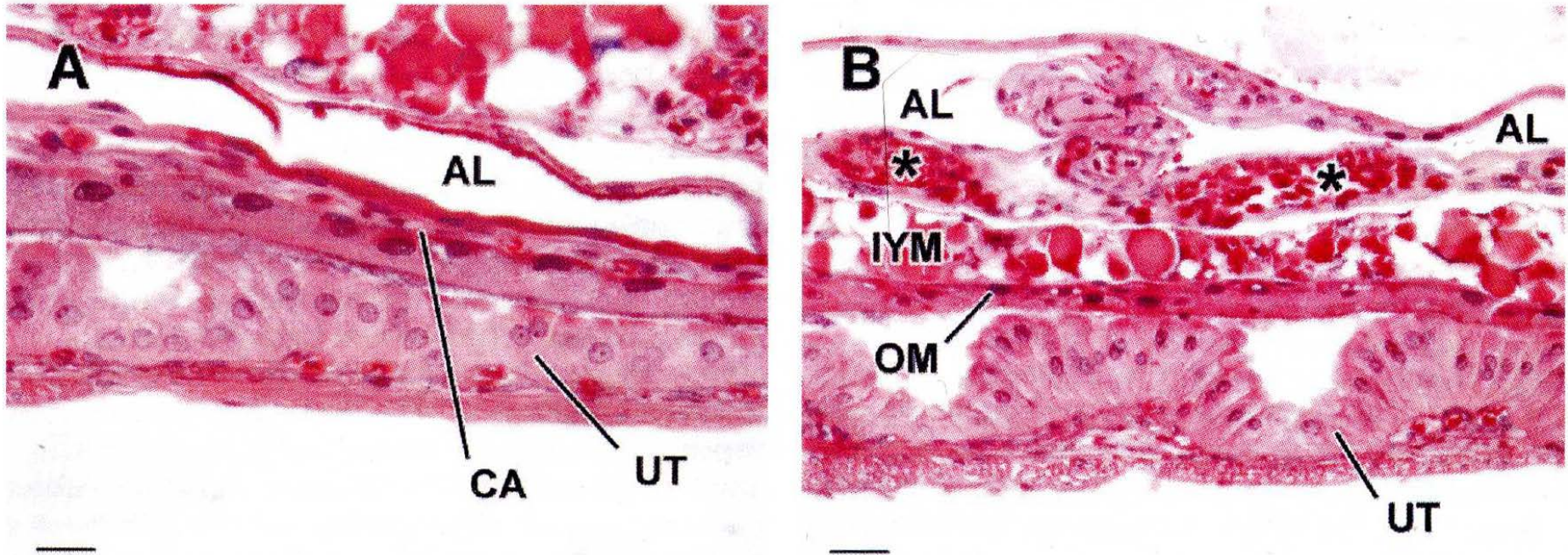


У многих из изученных змей, в частности, у миниатюрного Земляного ужа (*Virginia striatula*) уже на ранних стадиях развития одновременно функционируют разные типы плацент, например, хориоаллантоисная плацента, появившаяся раньше и омфалааллантоисная плацента (см слайд).

*Virginia striatula* (Земляной уж)



## Одновременное функционирование разных плацент



*Virginia striatula*. Embryonic stage 34. (A) Chorioallantoic placenta adjacent to the omphalallantoic placenta. (B) Omphalallantoic placenta. Scale bar = 25  $\mu\text{m}$ . AL, allantoic cavity; CA, chorioallantoic membrane; IYM, isolated yolk mass; OM, omphalopleure; UT, uterus. Asterisks, allantoic blood vessels.

*Virginia striatula*. Эмбрион на стадии 34. (А). Хориоаллантаисная плацента, примыкающая к омфалааллантаисной плаценте. (В). Омфалааллантаисная плацента. Шкала = 25  $\mu\text{m}$ . AL – полость аллантаиса; СА , хориоаллантаисная оболочка; IYM, изолированная желточная масса; OM, омфалоплевра; UT – активная область матки в виде фистонов клеток эпителия (характерная черта). Звездочкой (\*) обозначены кровяные островки аллантаиса.

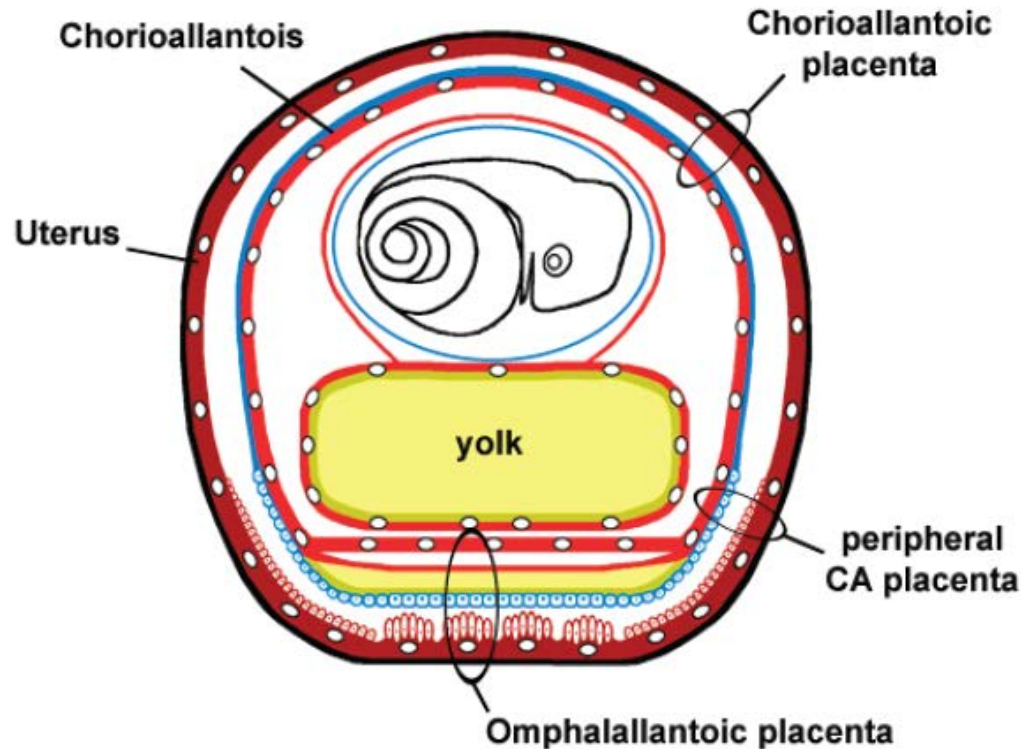


Американская  
подвязочная змея  
(*Thamnophis sirtalis*).

У американской Подвязочной змеи (*Thamnophis sirtalis*) (★), по описанию Гофмана, омфаллантоисная плацента сосуществует с развившейся к тому времени в анимальной части зародыша аллантоисной плацентой. Данные электронно-микроскопических и гистохимических исследований привели Гофмана к выводу, что у *Thamnophis sirtalis* омфалаплацента функционирует как гистотрофный орган (т.е. поглощает выделения и продукты распада тканей матки), аллантоплацента служит скорее для газообмена и, возможно, гемотрофного питания. При этом у этого вида сохраняется яйцевая оболочка, которая, по-видимому, обладает свойствами полупроницаемой мембраны.



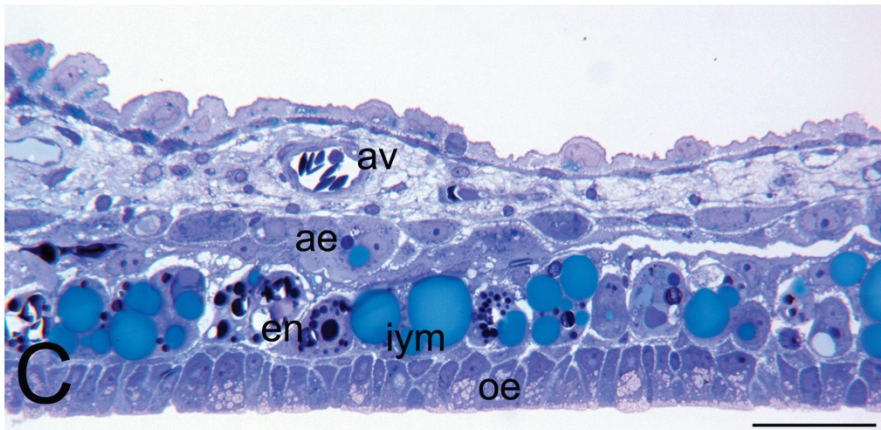
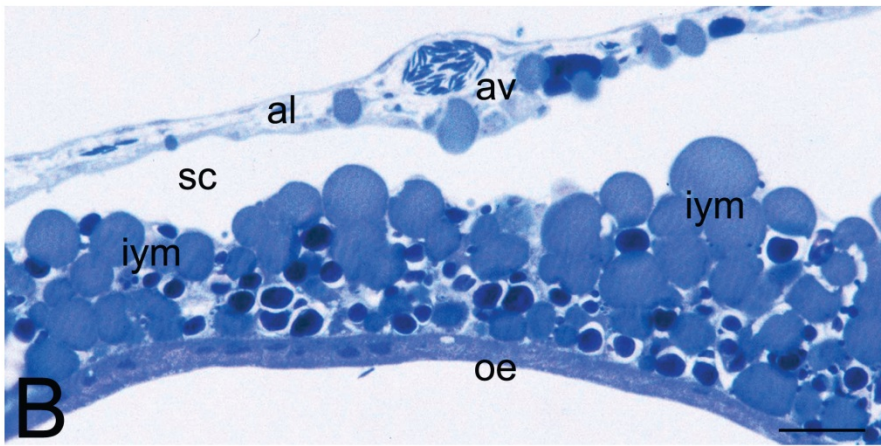
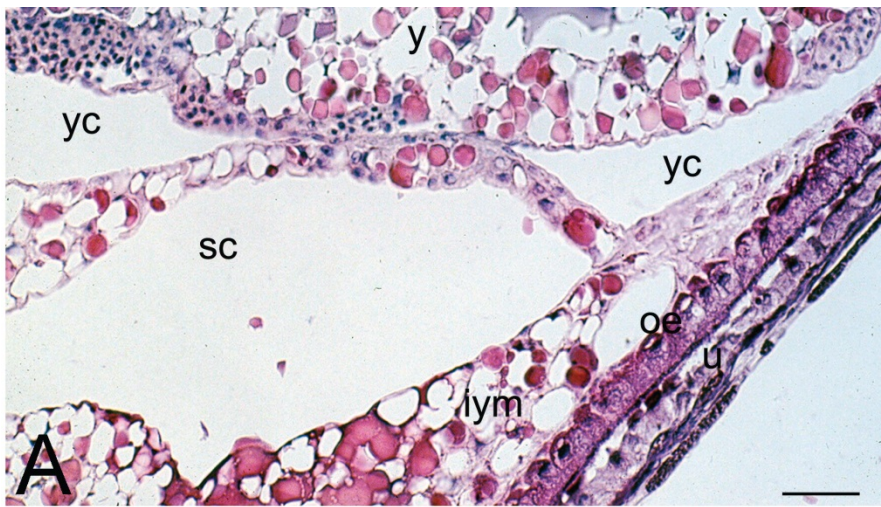
## Топография плацентарных мембран у зародыша



На схеме, в частности, показана зрелая хориоаллантаисная плацента, окружающая бóльшую часть концептуса, а омфаллантаисная плацента оккупирует вентральный полюс яйца. Плацента любого вида формируется на основе противостояния соответствующего участка плодной мембраны с определенным регионом выстилки матки. У *Virginia striatula* существует специализированный «периферический регион» хориоаллантаисной плаценты, не описанный у других тамнофинов.



## Структура омфалоплевры



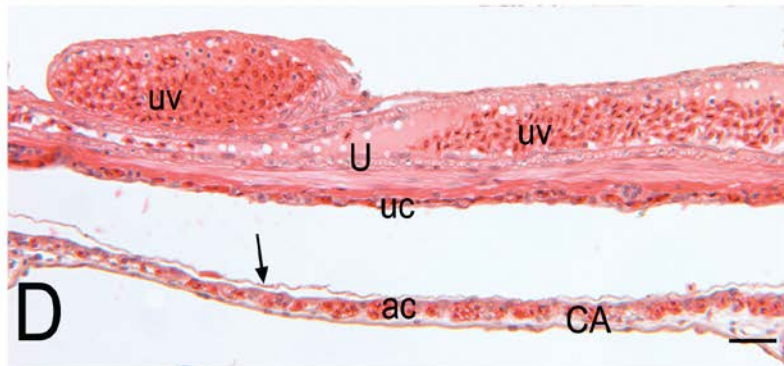
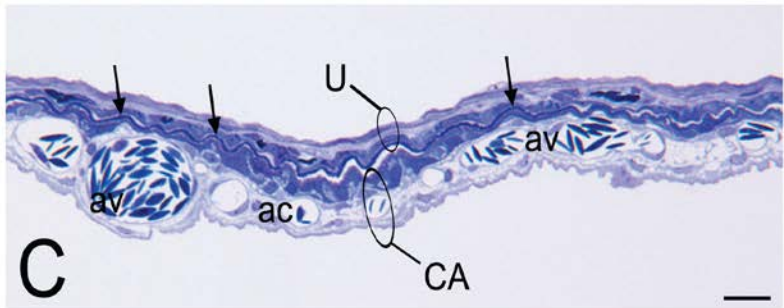
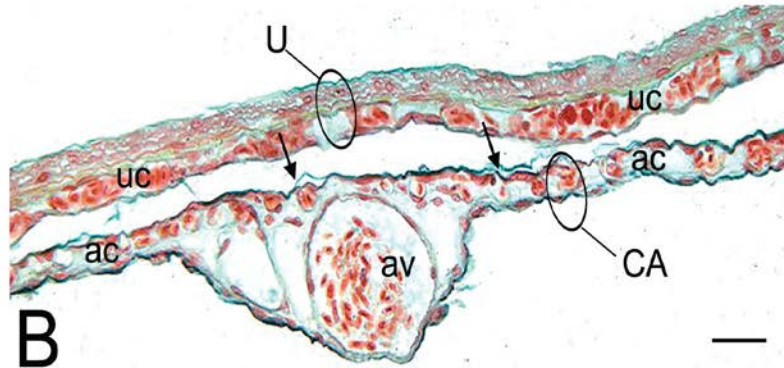
**A.** *Virginia striatula*, в середине развития; показана желточная щель. Гематоксилин и эозин. **B.** *Virginia striatula*, позднее развитие. Аллantoис (al), по-прежнему, отделен от изолированной желточной массы вторичной желточной щелью. Окраска толуидиновым синим. **C.** *Storeria dekayi* в середине развития; на фото показан состав омфалоплеврального комплекса. АзурII/метиленовый голубой. ae, аллantoидная энтодерма; av, аллantoисный кровеносный сосуд; en, желточная энтодерма; iym, изолированная желточная масса; oe, эпителий омфалоплевры; u, ткани матки; y, желток.

По Blackburn and Stewart (2011)



## Гистология плаценты у тамнофинов

**A.** Хориовителлиновая плацента *Virginia striatula*, состоящая из хориовителлиновой мембраны (CVM), противостоящей выстилке матки (U); **B.** Хориоаллантаисная плацента *Thamnophis sirtalis*, состоящая из хориоаллантаиса (CA), противостоящего выстилке матки (окраска нейтральным красным и прочным зеленым, чтобы можно было выявить аллантаисные капилляры и капилляры матки (ac) и (uc)). **C.** Хориоаллантаисная плацента, *Storeria dekayi*. **D.** Хориоаллантаисная плацента, *Nerodia sipedon*. (Гематоксилин с эозином). В примерах B и D хориоаллантаис и выстилка матки разделены искусственным пространством. av, аллантаисный сосуд; uv, желточные сосуды; стрелки, скорлуповая оболочка в поле плаценты.



По Blackburn and Stewart (2011)

## Пояснительный текст к слайду

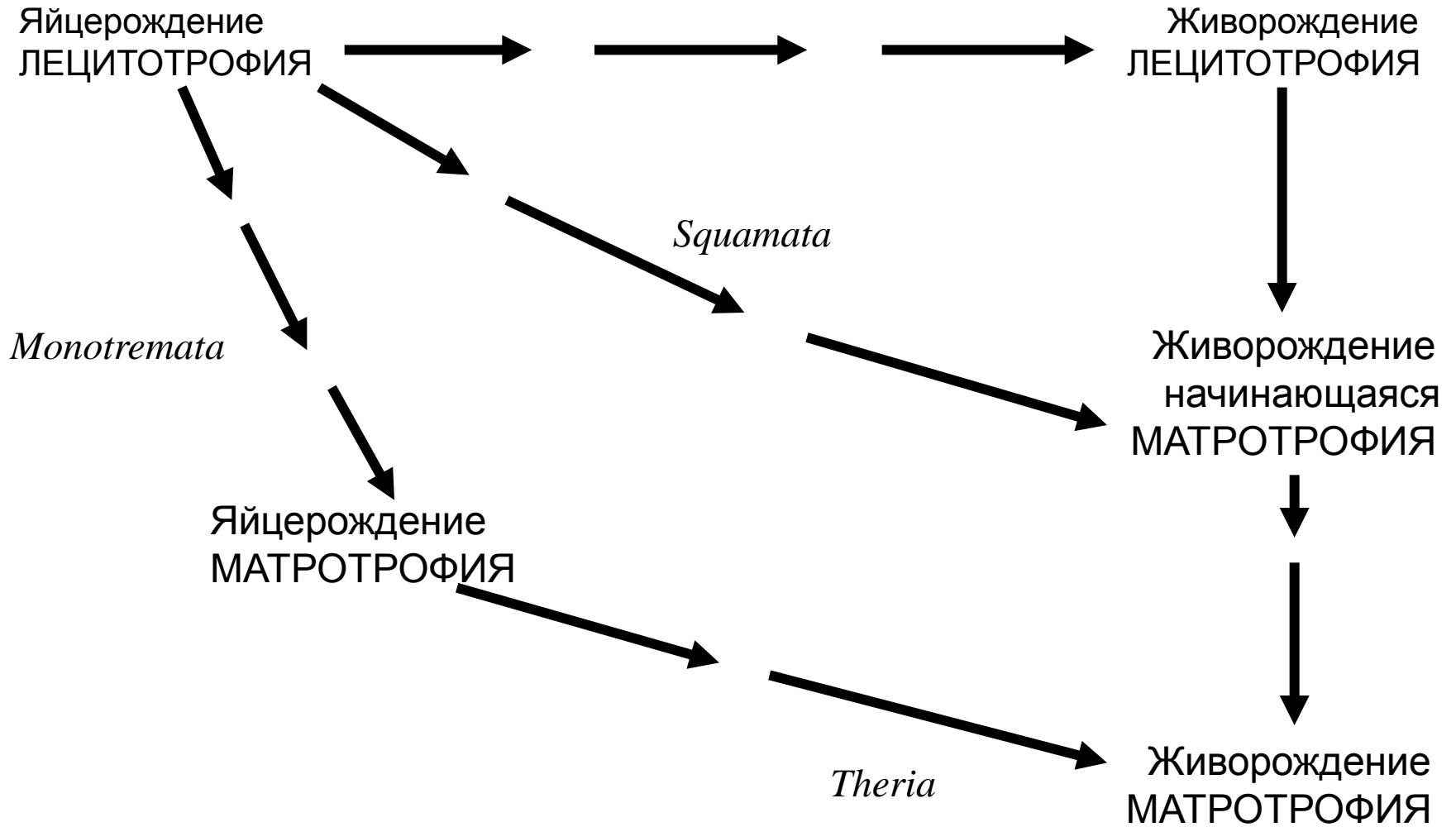
Омфалоплевральная структура. **A.** *Virginia striatula*, в середине развития; показана желточная щель. Гематоксилин и эозин. **B.** *Virginia striatula*, позднее развитие. Аллантаис (al), по-прежнему, отделен от изолированной желточной массы вторичной желточной щелью. Окраска толуидиновым синим. **C.** *Storeria dekayi* в середине развития; на фото показан состав омфалоплеврального комплекса. АзурII/метиленовый голубой. ae, аллантаидная энтодерма; АВ аллантаисный кровеносный сосуд; en, желточная энтодерма; IYM, изолированная желточная масса; oe, эпителий омфалоплевры; u, ткани матки; y, желток.

## Эволюционное возникновение Живорождения и Матротрофии среди Позвоночных

Таксон	<i>минимальное число возникновений</i>	
	<i>вивипария</i>	<i>матротрофия</i>
Osteichthyes	<b>15*</b>	<b>12</b>
Chondrichthyes	<b>20 (11)**</b>	<b>5</b>
Lissamphibia	<b>5</b>	<b>4</b>
Mammalia	<b>1</b>	<b>1</b>
Ichthyosauria	<b>1</b>	
Squamata	<b>&gt;100</b>	<b>3</b>
<b>ВСЕГО</b>	<b>&gt;142</b>	<b>25</b>



# Эволюция репродукции у амниот



# Некоторые соображения об эволюции матротрофного живорождения у Чешуйчатых рептилий

Чешуйчатые рептилии дают уникальную возможность исследовать и обсуждать функциональные способности зародышевых (внезародышевых, провизорных с труктур) оболочек амниот при разных условиях окружающей среды, возникающих при разных репродуктивных модусах. Развитие и общее строение зародышевых оболочек не зависит от модуса репродукции (Hrabowski,'26; Guilett and Jones,'85; Stewart,'85), и, следовательно, эволюционно консервативно у всех видов с внутриматочной беременностью.

Именно у Чешуйчатых понимание перехода от яйцерождения к живорождению существенно облегчается характерными свойствами яйцерождения. У большинства яйцекладущих Squamata яйца в яйцеводах находятся в течение более половины всего срока развития (Shine,'83). В то же время, согласно данным, полученным на живородящих видах (Hoffman,'70; Baxter,'87; Villagran,'89; Stewart,'90), внезародышевые оболочки у яйцекладущих видов к моменту откладки яйца всегда находятся на достаточно продвинутой стадии развития. **Скорлуповая оболочка, секретуемая стенками яичника, присутствует у всех сохранившихся до настоящего времени Lepidosauria (Packard et al.,'82; Packard and Hirsh,'86) независимо от модуса репродукции, хотя морфологическое строение этой оболочки варьирует у разных ви-**

дов в соответствии с репродуктивным модусом. Живородящие виды производят скорлуповую оболочку меньшей толщины и изменённого строения по сравнению с яйцекладущими видами. Функционально ранние стадии образования внезародышевых оболочек эквивалентны и у яйцекладущих, и у живородящих видов с телolecитальными яйцами. *Таким образом, на отбор специализаций для живорождения будет влиять структура завершивших свой морфогенез внезародышевых оболочек.* Размеры, которых достигают плодные оболочки (fetal membrane) на поздних стадиях развития, определяются, прежде всего, их ранним patter formation. Развитие экстраэмбриональных (плодных) оболочек было описано только у двух видов яйцекладущих Чешуйчатых, поэтому трудно делать какие-то широкие обобщения по этому вопросу. Но с большой долей вероятности можно предположить, что *аллантоис со временем вытесняет хориовителлиновую мембрану, а формирование ИЖМ завершается в яйцеводе и у яйцекладущих, и у живородящих видов.*

***Хориовителлиновая плацента.*** Для Squamata хориовителлиновая оболочка является ***плезиоморфной (примитивным признаком)***, так как она присутствует в развитии черепах, крокодилов, птиц и млекопитающих. Хотя изучению хориовителлиновой плаценты уделялось явно недостаточно внимания, тем не менее, *ни в одном из выполненных исследований никаких специализаций к живорождению ни в хориовителлиновой оболочке, ни в матке не было отмечено (Stewart,'85; Baxter,'87; Villagran,'89).*



Кроме того, следует иметь в виду то, что хориовителлиновая оболочка у живородящих видов в онтогенезе сохраняется недолго (Stewart,'85). Возможно, что у Squamata структура и функция этого маточно-фетального взаимоотношения не зависят от репродуктивного модуса.

***Омфалоплацента.*** *Изолированная желточная масса, несомненно, аутопоморфный признак (специализированный только для пресмыкающихся),* поскольку является характерной особенностью, как для яйцекладущих, так и для живородящих видов. К сожалению, очень мало известно относительно морфологических вариаций этой структуры среди таксонов. Однако вариации в строении фетального эпителия ИЖМ и противостоящего эпителия матки ассоциируются с живорождением (Stewart and Blackburn,'88). *Гипертрофированные клетки эпителия двухслойной омфалоплевры и эпителия матки принято рассматривать как составные элементы плацентарной специализации.*

**Хориоаллантаисная плацента.** Маточная беременность у чешуйчатых рептилий, как вы теперь знаете, встречается неоднократно. У большинства живородящих видов хориоаллантаисная оболочка содержит чешуйчатые эпителиальные клетки. Эти клетки покрыты двумя слоями аллантаисных кровеносных сосудов (Stewart,'92). Такие же структуры описаны и у яйцекладущих видов (Guillette and Jones,85; Stewart,'85). Эпителий матки в хориоаллантаисной плаценте (ХАП) живородящих видов также содержит чешуйчатые клетки, покрытые кровеносными сосудами. За исключением нескольких видов ящериц сем. Scincidae (Сцинковые), о вариациях структуры ХАП не

Напротив, наиболее значительные изменения и по размеру, и по форме клеток эпителия матки в двухслойной омфалоплевре и соседствующем с нею эпителии, являются широко распространёнными таксономическими особенностями среди Чешуйчатых. Таким образом, у многих видов плацента изолированной желточной массы характеризуется структурными вариациями, коррелирующими с живорождением в соединении с хориоаллантаоисной плацентацией, при которой специализации отсутствуют. Строение омфалоплаценты и ОАП согласуется с гипотезой, согласно которой эта область может служить объектом отбора для усиления гистотрофного обмена. Важной особенностью этой специализации является узнавание (распознавание) клетками эпителия матки двухслойной омфалоплевры, приводящее к региональному ответу со стороны матки. Возможно, также, что ассоциированные специализации в двухслойной омфалоплевре будут обнаружены, когда будут получены соответствующие физиологические и сравнительные данные.

Имеются наблюдения свидетельствующие в пользу гипотезы, согласно которой *плацента изолированной желточной массы (ПИЖМ), омфалоплаценты и ОАП филогенетически являются исходным местом плацентарной специализации среди Squamata.*

Двухслойная омфалоплевра (ОП), по-видимому, играет важную функциональную роль в физиологии яйца Чешуйчатых, и эта функция может исходно сохраняться при переходе от яйцерождения к живорождению. Сопутствующая гипотеза предполагает, что специализированная хориоаллантаоисная плацентация берет свое начало от видов со специализированной плацентацией желточного мешка. Эта гипотеза не может

быть проверена в настоящее время, поскольку имеющиеся данные по морфологии плаценты Squamata получены на небольшом числе таксонов, и сегодня мы не располагаем достаточной информацией по отдельным группам, для ответа на вопрос, имеем ли мы дело с разными модусами репродукции или перед нами очередной пример своеобразия в структуре плацентации.

Конец презентации

*Благодарю за внимание*