

УДК 591.3:599.735.1

В. Е. Бондаренко, Г. А. Шмидт, В. Г. Шагаева, Ю. П. Баптиданова

## ВАЖНЕЙШИЕ ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИУТРОБНОГО РАЗВИТИЯ ДВУГОРБОВОГО ВЕРБЛЮДА

Двугорбый верблюд (*Camelus bactrianus*) обладает внутриутробным развитием, характеризующимся следующими особенностями: в течение всего внутриутробного развития зародыш с провизорными органами развивается свободно в полости матки, не будучи связан с ее слизистой; лишь примерно с 4-го месяца внутриутробного развития в слизистой матки образуются небольшие углубления, ограниченные септами, в которые и погружаются ворсинки хориона; амнион, как и у всех зауропсидных рептилий, птиц, сумчатых и яйцекладущих млекопитающих, формируется из складок трофобласта; желточный мешок и желточная плацента длительно существуют; энтодермальный аллантоис хорошо развит; сохраняется примитивный способ образования энтодермального аллантоиса.

Сохранившиеся древние особенности внутриутробного развития двугорбого верблюда, новые данные о его сравнительной анатомии и палеонтологии позволили выделить мозолоногих в особый отряд, отдаленно родственный парнокопытным, и, наоборот, близко родственный южноамериканским первично-копытным отряда Litopterna (Хавесон, 1961, 1963).

У двугорбого верблюда складчатый амнион формируется медленно. Закладка амниона происходит у зародыша, имеющего всего несколько пар сомитов, а полностью он сформирован лишь у зародыша в возрасте 27 суток. Трофобластический пузырек — специфический провизорный орган плацентарных — является самым ранним провизорным органом, обеспечивающим питание и дыхание зародыша и содействующим образованию и дальнейшему развитию энтодермального аллантоиса. Питание трофобласта начинается еще под защитой яйцевых оболочек. После освобождения от них поглощение трофобластом пищи усиливается, вскоре трофобласт начинает расти и отходит от энтодермы. В образующуюся между ними полость вырастает целомическая мезодерма. На несколько более поздних стадиях развития в полость целома погружается энтодермальный аллантоис, в дальнейшем одевающийся спланхноплеврой. Закладка энтодермального аллантоиса происходит поздно и протекает медленно. Мешковидный энтодермальный аллантоис усиленно растет и представляет основу аллантоидной плаценты.

Важнейшей чертой внутриутробного развития двугорбого верблюда является характер развития желточного мешка. Его развитие, как и образование желточной плаценты, свидетельствуют о сохранении у двугорбого верблюда древних признаков. Длительное существование желточной плаценты представляет собой примитивную особенность развития двугорбого верблюда по сравнению с развитием крупного рогатого скота, где желточная плацента существует лишь короткий срок (21—24 суток развития). У двугорбого верблюда желточный мешок и желточная плацента функционируют с 32-х суток развития в зародышевом периоде и весь предплодный период — до 90-х суток. На той стадии, когда желточный мешок полностью сформирован, он состоит из высокого энтодер-

мального эпителия, покрытого эпителием спланхноплевры. Энтодермальный и спланхноплевральный листки тесно связаны. Участки спланхноплеврального эпителия, из которых формируются кровяные островки, внедряются в энтодермальный эпителий. Последний имеет значение индуктора в образовании кровяных клеток. Кровяные клетки происходят из спланхноплевры, формируясь под индукционным влиянием энтодермы (Айзенштадт, 1957). Желточное кроветворение является ранней фазой красного кроветворения. Синусоидные расширения кровеносных сосудов представляют собой места, где осуществляется кроветворение, так как в расширениях кровеносных сосудов ток крови замедлен (Айзенштадт, 1958). Первоначально кровяные островки (группы формирующихся красных кровяных клеток) представляют собой ранние стадии формирования красных кровяных клеток — эритробластов. Кровяные клетки вначале имеют неправильную угловатую форму, плотную базофильную плазму, светло окрашивающееся ядро. Лишь в плодном периоде развития появляются безъядерные кровяные клетки.

На ранних стадиях развития желточный мешок срачивается с хорионом и образуется желточная плацента. В некоторых отношениях плацента у двугорбого верблюда имеет вторичные изменения. Так, в ней отсутствует краевой кровяной синус, который имеет значение первичного образования. У некоторых плацентарных краевой синус сохранился (кролик, лошадь). В конце зародышевого периода (44—45-е сутки развития) энтодермальный аллантоис значительно разрастается, частично обособливая желточный мешок от связи с хорионом. Однако эта связь сохраняется, и тем самым желточная плацента существует в течение всего предплодного периода развития.

Остановимся на особенностях развития аллантоидной плаценты. У двугорбого верблюда, как и у многих других плацентарных, сохранилась примитивная плацента неинвазивного типа. Кровеносные капилляры проникают в хорион, осуществляя, очевидно, более интенсивный газообмен (Шагаева, 1974; Шагаева, Курносов, 1974). Надо заметить, что степень участия энтодермального аллантоиса в образовании аллантоидной плаценты у различных плацентарных неодинакова. У некоторых плацентарных (непарнопалые, парнопалые, китообразные, ящеры, многие насекомоядные, зайцеобразные, низшие приматы, хищные, трубкакузубы), сохранивших, подобно верблюду, примитивные признаки, энтодермальный аллантоис обширный и длительное время представляет собой основу для формирования аллантоидной плаценты, у других (грызуны, высшие приматы) — он рано редуцируется. У двугорбого верблюда энтодермальный аллантоис к концу зародышевого периода достигает в длину 27, в толщину — 3 см. Тогда же начинается сращивание спланхноплевры аллантоиса с соматоплеврой хориона. Поверхностно расположенные кровеносные капилляры аллантоиса вступают в контакт с эпителием хориона. Перемещение поверхностных кровеносных капилляров аллантоиса под эпителий хориона становится возможным благодаря истончению соединительно-тканного слоя хориона. На более поздних стадиях развития стенка аллантоиса утолщается и количество коллагеновых волокон в ней увеличивается. Аллантоис богаче кровеносными сосудами, чем желточный мешок.

Аллантоидная плацента у двугорбого верблюда крайне примитивна. В течение всего внутриутробного развития она сохраняет вид обширного мешка. Длина мешковидного аллантоиса равна примерно длине плодного пузыря.

Поверхность хориона длительное время остается гладкой. В самом конце предплодного периода поверхность хориона образует невысокие

перегородки — септы. В хорионе, между ворсинками, образуются небольшие овальные образования — ареолы, которые находятся против углублений маточных желез. У 6-месячного плода резко увеличено количество кровеносных сосудов в плаценте, значительная гиперемия отмечается и в матке, плодный пузырь становится крупным. На стадии 9 месяцев ворсинки хориона расположены несколько выше, как и разделяющие их септы слизистой оболочки матки. В ворсинках хориона имеются многочисленные кровеносные сосуды. После рождения верблюжонка послед представляет собой мешок, покрытый громадным количеством красных от крови ворсинок. Описана доношенная плацента двугорбого и одногорбого (*Camelus dromaderius*) верблюдов и плацента южноамериканской ламы — *Lama glama* (Morton, 1961). Во всех случаях найдены межэпителиальные капилляры.

Аллантоидная плацента выполняет функцию органа обмена между зародышем и плодом и является так же эндокринным органом (Безруков, Шмидт, 1970; Гордеева, 1964; Гороховский, Шмидт, Шагаева, Баптиданова, 1974; Жемкова, 1949; Зыбина, Грищенко, 1970; Мейрамова, 1970). Кровеносные сосуды аллантоидной плаценты несут пищевые вещества и кислород. По ней же в обратном направлении от зародыша в матку выносятся продукты распада. Эндокринная функция аллантоидной плаценты установлена недавно.

Аморозо (Amoroso, 1949) одним из первых подчеркнул основное различие между сумчатыми и плацентарными, заключающееся в том, что у всех сумчатых период внутриутробного развития меньше продолжительности одного полового цикла, тогда как у плацентарных он не связан с длительностью полового цикла. Это возможно потому, что гормональные функции организма принимает на себя плацента. Нахождение эндокринных желез в аллантоидной плаценте двугорбого верблюда явилось важным событием именно потому, что аллантоидная плацента верблюда неинвазивна, между тем, у изучавшихся раньше объектов с инвазивной плацентой было невозможно разграничить гистолитическую функцию соответствующих клеток от ее эндокринной функции.

Образователями гормонов являются группы крупных клеток, расположенные среди обычных клеточных элементов в эпителии хориона (трофобласта). Такие расположенные в аллано-хорионе группы гигантских клеток появляются у двугорбого верблюда во второй половине зародышевого периода развития. По мере развития размер каждой группы и их количество возрастают. Каждая из групп гигантских клеток оплетена кровеносными сосудами (капиллярами). Плазма гигантских клеток пиронинофильна, что указывает на интенсивный обмен веществ. Плацента берет на себя гормональные функции яичников, желтого тела и гипофиза (Безруков, Шмидт, 1970). Она инкретирует в кровь большое количество гонадотропных гормонов. Плацента выделяет также эстроген, пролан и прогестерон.

Одной из важнейших особенностей внутриутробного развития двугорбого верблюда является непрерывный рост зародышевого, предплодного и плодного пузырей. Этот признак указывает на высокую примитивность развития двугорбого верблюда по сравнению с жвачными парнокопытными.

Остановимся на некоторых особенностях периодизации развития двугорбого верблюда. Как известно, внутриутробное развитие плацентарных млекопитающих делится на три периода: зародышевый, предплодный и плодный (Шмидт, 1954, 1960, 1968). Общая продолжительность беременности двугорбого верблюда 415 суток: зародышевый период — 45, предплодный — 45, плодный — 325 суток. Большая длительность

плодного периода развития объясняется необходимостью доносить крупного верблюжонка. Развитие двугорбого верблюда может служить одной из иллюстраций правильности положения о том, что высокая степень доношенности плода возможна как при примитивном, так и при специализированном типе плаценты (Шмидт, 1968).

В зародышевом периоде развития происходят крупнейшие качественные изменения: дробление яйца, образование трофобластического пузырька и его дальнейшее развитие, дифференцировка зародышевого диска и все последующее развитие до формирования предплода. Нам удалось получить трофобластический пузырек, покрытый первичной и вторичной яйцевыми оболочками, с плотным зародышевым узлом; трофобластический пузырек, освободившийся от яйцевых оболочек с полостью в зародышевом узле (Шмидт, Бондаренко, 1971); длинный до 10 см трофобластический пузырек; трофобластический пузырек в возрасте 22 суток с зародышем на стадии ранней нервной пластинки с 7 парами сомитов. Имеются также более поздние зародыши с 12 парами сомитов, с 17 парами (27 суток), зародыш в возрасте 33 суток, зародыш с полостью закрытой нервной трубкой (35 суток). Амнион сформирован у зародыша с 17 парами сомитов. В течение 35—38 суток развивается жаберный аппарат, резко увеличивается первичная почка (мезонефрос).

В течение 40—45 суток зародыш превращается в предплод. Ранний предплод весит 0,9 г, его длинная ось равна 1 см. У раннего предплода исчезает метамеризация туловищной мускулатуры, обособлено слуховое отверстие, окруженное закладками наружной раковины, намечены глазные орбиты, достаточно дифференцирован головной и спинной мозг; задние конечности имеют вид лопаточек, на их вершине появилось углубление между закладками третьего и четвертого пальцев. Дифференцируются лицевые части. В течение предплодного периода происходит бурный органогенез; вес предплода увеличивается до 24,5 г; внутренние органы энергично дифференцируются. Во второй половине предплодного периода пол определяется по наружным половым признакам. В конце предплодного периода исчезает физиологическая пупочная грыжа. Завершается формирование век. Становится отчетливо видна закладка двух горбов, конечности дифференцированы внешне не только на кисть и стопу, метакarpус и метатарзус, но видна вся конечность.

В плодном периоде значительно нарастает вес плода от 24,5 г (90 суток развития) до 35 кг (вес новорожденного). Длина плодного пузыря увеличивается от 90 см до 3 м. Наступает полное созревание всех необходимых для жизни органов. Новорожденный покрыт шерстью и родится в «сорочке», т. е. покрыт амнионом.

Все изложенное выше позволяет определить следующим образом особенности внутриутробного развития двугорбого верблюда. Верблюд сохраняет примитивный характер провизорных органов. Амнион и аллантоис формируются поздно, плацента лишена инвазивности. На всех стадиях развития зародыш с плодными оболочками развивается, не входя в тесный контакт с маткой. Благодаря этому рост зародышевого, предплодного и плодных пузырей происходит непрерывно. Желточная плацента длительно функционирует. Аллантоидная плацента сохраняет примитивный характер мешка. Наиболее характерно следующее: поздняя закладка амниона и аллантоиса, позднее формирование закрытого амниона, медленное формирование аллантоидной плаценты, роль которой на ранних стадиях в значительной степени выполняет желточная плацента. Все это резко отличает развитие мозолоногих от развития жвачных парнокопытных: инвазивная плацента, ускоренное развитие на ранних стадиях, кратковременность существования специфической желточной

плаценты. Различаются также механизм удержания в матке ранних зародышей: у двугорбого верблюда — путем перегибания трофобластического пузырька между рогами и телом матки, у коровы — путем укрепления вершин трофобластического пузырька в верхушках маточных рогов.

Существенность различий во внутриутробном развитии мозолоногих и жвачных парноногих подтверждает правильность вывода Я. И. Хавесона (1961, 1963) о том, что мозолоногие находятся в отдаленном родственном отношении со жвачными парноногими и стоят близко к первичнокопытным, особенно к подотряду *Mastigocheniidae* отряда *Litoptera* Южной Америки.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Айзенштадт Т. Б. О кроветворении в желточном мешке зародыша каракульской овцы.— ДАН СССР, 1957, 116, с. 337—340.
- Айзенштадт Т. Б. Наблюдения над ранними стадиями развития аллантохориона у эмбриона овцы.— ДАН СССР, 1958, 119, с. 189—192.
- Безруков Н. И., Шмидт Г. А. О некоторых возрастных и функциональных изменениях яичников и матки двугорбых верблюдиц.— Архив АГЭ, 1970, 58, вып. 1, с. 64—73.
- Гордеева А. Ф. Морфология изменения ядер в гигантских клетках трофобласта антимезометральной части матки у беременной крольчихи (к вопросу о полиплоидии клеток у млекопитающих).— Цитология, 1964, 6, № 3, с. 348—351.
- Гороховский Н. Л., Шмидт Г. А., Шагаева В. Г., Баптиданова Ю. П. Гигантские клетки плаценты двугорбого верблюда в плодном периоде развития.— Архив АГЭ, 1974, 68, вып. 9, с. 41—46.
- Жемкова З. П. О гистогенезе «чудовищных» клеток в плаценте матки беременного кролика. Тез. докладов 5-го Всесоюз. съезда анатомов, гистологов, эмбриологов, Л., 1949, с. 263—264.
- Зыбица Е. В., Грищенко Т. А. Полиплоидные клетки трофобласта в различных отделах плаценты белой крысы.— Цитология, 1970, 12, № 5, с. 585—595.
- Мейрамова Р. Г. Гигантские клетки трофобласта коровы.— Архив АГЭ, 1970, 58, вып. 2, с. 86—88.
- Хавесон Я. И. О положении *Tyloroda* в системе млекопитающих.— Палеонтолог. журн., 1961, № 2, с. 131—133.
- Хавесон Я. И. Третичные и четвертичные верблюды восточного полушария. Автореф. докт. дисс., М., 1963.
- Шагаева В. Г. Некоторые особенности эмбриогенеза и развитие провизорных органов двугорбого верблюда. Автореф. канд. дисс. М., 1974.
- Шагаева В. Г., Курносоев К. М. Морфогенез плаценты двугорбого верблюда (*Camelus bactrianus*) и его особенности.— Зоол. журн., 1974, 53, вып. 7, с. 1058—1065.
- Шмидт Г. А. Наблюдения над внутриутробным развитием крупного рогатого скота.— Труды ИМЖ АН СССР, 1954, вып. 12, с. 5—93.
- Шмидт Г. А. Ранний эмбриогенез коровы.— Труды ИМЖ АН СССР, 1960, вып. 30, с. 5—100.
- Шмидт Г. А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М., «Наука», 1968, с. 1—231.
- Шмидт Г. А. Различия в эмбриогенезе мозолоногих и жвачных парнокопытных.— Онтогенез, 1971, 2, вып. 1, с. 43—54.
- Шмидт Г. А., Бондаренко В. Е. Бластисты двугорбого верблюда (*Camelus bactrianus*).— ДАН СССР, 1971, 196, № 2, с. 482—485.
- Атогосо Е. С. Placentation. Marshall's Physiology of Reproduction. London, Longmans Green, 1949, vol. 2, p. 123—297.
- Morton W. B. M. Observation on the fullterm foetal members of the Camelidae (*Camelus dromaderius* L., *Camelus bactrianus* L., *Lama glama* L.).— J. Anatomy, 1961, 95, p. 2, p. 200—209.

V. E. Bondarenko, G. A. Shmidt, V. G. Shagaeva, Ju. P. Baptidanova

THE MOST IMPORTANT PECULIARITIES OF *CAMELUS BACTRIANUS*  
INTRAUTERINE DEVELOPMENT

## Summary

The authors show the most important primitive peculiarities in intrauterine development of the Tylopoda order to which *Camelus bactrianus* belongs; they are: free development of the amnion in the uterine cavity; folding of the amnion, prolonged existence of the yolk-sac placenta, high degree of entodermal allantois development; primitive character of the allantoid placenta; presence of the primitive system of placental hormones. According to all the mentioned characters, development of Tylopoda sharply differs from the development of even-toyed ungulate ruminants.

Institute of Evolutionary Morphology  
and Ecology of Animals, Academy of Sciences, USSR

---

---

*Критика и библиография***И. З. ЛИВШИЦ, В. И. МИТРОФАНОВ. РАСТЕНИЕОБИТАЮЩИЕ КЛЕЩИ**  
(Иллюстрированный определитель семейств)

Труды государственного Никитского ботанического сада, т. 66, Ялта, 1975, 182 с.

Бурное развитие акарологических исследований, которое наблюдается в последние годы, связано с насущными потребностями практики здравоохранения и сельского хозяйства. Накопленные фаунистические материалы по различным группам клещей требуют их безотлагательной обработки и научного анализа. Однако работу многих учреждений, связанных с изучением клещей, затрудняет отсутствие справочной литературы.

Монография И. З. Лившица и В. И. Митрофанова «Растениеобитающие клещи» представляет собой первую попытку дать практическим работникам удобный определитель высших таксонов клещей применительно к фауне Советского Союза. До настоящего времени подобных определителей в отечественной литературе нет. Изданное в 1955 г. руководство Э. Бэкера и Г. Уартона «Введение в акарологию», к которому продолжают еще обращаться исследователи клещей, в значительной мере устарело и, кроме того, оно представляет уже библиографическую редкость. Иллюстрированные определительные ключи и атласы клещей, которые периодически появляются за рубежом (типа Klie zvirenyu, CSSR, Dil. IV, 1971, Praha; An atlas of Acari, 1968. Ohio S. Univ. и др.) для практических работников малодоступны.

Определитель «Растениеобитающие клещи» по замыслу авторов предназначен для начинающих акарологов, ищущих первоначальные сведения о вредных и полезных клещах, обитающих на растениях, в продуктах их переработки и органических остатках, на травянистой растительности, в лесной подстилке, в зерне и сухофруктах.

В монографии представлены определительные таблицы для 186 семейств клещей, составленные по морфологическим признакам самок. После каждой таблицы приведены краткие диагнозы семейств. Определительному ключу предпослана методика сбора клещей и приготовления препаратов, а также приведена краткая морфологическая характеристика клещей отдельных отрядов, подотрядов и серий. Иллюстрации к определителю занимают более половины объема книги и даны в виде приложения, включающего 91 иллюстративную таблицу. Большое количество хорошо подобранных оригинальных и заимствованных рисунков облегчает пользование определителем.

При общем положительном впечатлении от знакомства с книгой бросаются в глаза некоторые положения, которые хотя и не влияют на существо изложенного материала, однако вызывают недоумение. Например, на с. 9 авторы при определении подкласса Acari указывают, что у клещей «тело разделено на головку (гнатосома), грудь...», хотя это противоречит изложенному авторами ранее, да и термин «головка» в данном случае неудачен при обозначении гнатосомы (или гнатемы). Непонятно, для чего на с. 13 дана сноска «В определительную таблицу не включены семейства, объединяющие виды с паразитическим образом жизни», в то время как в определительные таблицы включены гамазовые, иксодовые, аргасовые и др. паразитические клещи.