

УДК-611-019+612-019:599.2+599.3

КОРЕННЫЕ РАЗЛИЧИЯ В СТРОЕНИИ И РАЗВИТИИ СУМЧАТЫХ И ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Г. А. Шмидт

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР)

Данные о строении и развитии сумчатых (*Metatheria*) и плацентарных (*Eutheria*) млекопитающих указывают на то, что их родство достаточно отдаленное. Допустимо предположение, что каждая из групп произошла независимо от юрских млекопитающих группы *Pantotheria*. В развитии сумчатых сохранились многие древние признаки, полученные ими от яйцекладущих млекопитающих и терапсидных рептилий. Например, мочеточники у сумчатых, как и у всех рептилий, проходят по внутреннему краю мюллеровых каналов, мешая их сращиванию (Buchanan, Fraser, 1918; Nelsen, Maxwell, 1942; Sharman, 1959). Сохранились третичные яйцевые оболочки (белковая оболочка как продукт питания, скорлуповая оболочка как опорный элемент), которые используются в развитии зародыша. Как и у яйцекладущих, яйцо у сумчатых проходит по яйцеводу в течение суток. Дробление яйца начинается в матке (Sharman, 1959). Размер яйца резко уменьшился, но течение процессов развития зародышевых закладок то же, что и у яйцекладущих. Серозный слой бластоцисты сумчатых, так же, как и у рептилий, птиц и яйцекладущих млекопитающих, является продолжением закладки зародыша. Формирующаяся энтодерма расположена под закладкой зародыша и под серозой. Амнион сумчатых, как у всех высших позвоночных, образуется из складок эктодермы и соматоплевры. Как правило, энтодермальный аллантаоис у сумчатых не связан с серозой: он находится в центре зародыша и окружен со всех сторон энтодермой. Лишь в редких случаях аллантаоис достигает серозы, формируя крошечную аллантаоидную плаценту (сем. *Pegamelidae*) (Hill, 1895). В первую половину беременности зародыши сумчатых питаются белковой оболочкой, а во вторую — продуктами секреции маточных желез, сначала посредством серозной оболочки, а позднее посредством желточной плаценты. Все внутриутробное развитие сумчатых проходит в пределах одного полового цикла (от 13 до 33 суток) (Sharman, 1959).

Новорожденный сумчатых представляет собою ранний предплод, обладающий способностью перемещаться от влагалища к соску, на котором он укрепляется с помощью ротового жома (McCrady, 1938). Новорожденный слепой и глухой, но обладает достаточно развитым обонянием, которое позволяет ему ориентироваться в своих движениях. Мышцы передней половины тела новорожденного развиты гораздо больше, чем мышцы задней половины; передние конечности более развиты, чем задние. Раскачивая голову вправо и влево, новорожденный помогает своему продвижению вперед.

Поскольку у новорожденного недоразвита ротовая полость и нет достаточно мощной сосательной мускулатуры, он не может сосать молоко. Оно вбрызгивается ему в рот за счет сокращения брюшных мышц матери. Таким образом, природа позаботилась о том, чтобы осуществить живорождение в условиях сохранения древних терапсидных особенно-

стей строения и развития. Внутриутробное развитие остается коротким, т. к. при отсутствии плацентарных гормонов оно осуществляется за счет желточной плаценты и не может продолжаться более одного полового цикла. По этой причине новорожденный сумчатых очень маленький — от нескольких миллиметров (виргинский опоссум) до двух сантиметров (гигантский кенгуру). Рожденный на стадии раннего предплода и вынужденный ползти от влагалища до соска по брюху матери, он не должен переохладиться. Поэтому все сумчатые могут жить только в умеренно-теплом климате. У плацентарных внутриутробное развитие протекает совершенно иначе и заканчивается рождением более или менее доношенного детеныша, который может быть помещен в гнезде.

Мочеточники у плацентарных млекопитающих, в отличие от всех остальных высших позвоночных, проходят по внешнему краю мюллеровых каналов и могут срастаться. Поэтому у всех плацентарных одиночное влагалище, позволяющее пройти крупному новорожденному. У большинства плацентарных матка двуокая или двураздельная. У представителей трех отрядов одиночная матка — американские неполнозубые, часть рукокрылых, высшие приматы. В пяти отрядах двойная матка — зайцеобразные (*Lagomorpha*), шерстокрыл (*Dermoptera*), некоторые рукокрылые (*Chiroptera*) — у них может быть также двуокая и одиночная матка, некоторые насекомоядные (*Insectivora*), трубкозубы (*Tubulidentata*) (Strauss, 1964—1966).

У всех плацентарных нет третичных яйцевых оболочек. И этим они резко отличаются от остальных высших позвоночных. Вместо третичных яйцевых оболочек у них имеется ранний провизорный орган, который принято называть трофобластом (Hubrecht, 1888). Трофобласт и осуществляет питание раннего зародыша. Образование трофобласта начинается на стадии дробления яйца. В отличие от сумчатых у плацентарных дробление яйца начинается в яйцевом, или даже в яичнике (Strauss, 1938), и при вхождении в матку зародыш состоит из 16—20 клеток (бластомеров). Трофобласт выполняет две важнейшие функции — функцию питания и снабжения кислородом зародыша и функцию подготовки образования энтодермального аллантаоиса (Шмидт, 1954, 1960, 1968).

Аллантаидная плацента у плацентарных является одновременно органом обмена и эндокринным органом. Благодаря тому, что плацента осуществляет гормональные функции яичника, желтого тела и гипофиза, внутриутробное развитие плацентарных не ограничивается одним половым циклом, а проходит на протяжении многих половых циклов.

Впервые специфические особенности трофобласта плацентарных отметил Эмиль Зеленка (Selenka, 1900). Закладка трофобласта проходит несколько стадий. На самой ранней из них трофобластический пузырек состоит из наружного клеточного слоя и внутренней клеточной массы. На этой стадии трофобластическая масса, как правило, плотная, иногда в виде пузырька (Bluntchli, 1937; Horst, 1942). Далее внутренняя клеточная масса превращается в плотный зародышевый узел, позже — в нем появляется полость. На определенной стадии (у разных плацентарных по-разному) эта полость прорывается наружу и дно зародышевого узла становится зачатком зародышевого диска. Вскоре после образования зародышевого диска трофобласт начинает усиленно расти (мозоленогие, парнокопытные, хищные и многие другие) и покидает энтодерму. Между нею и трофобластом образуется первичная полость, в которую вырастает закладка целомической мезодермы (из первичной полоски). Образующийся энтодермальный аллантаоис вырастает в сформированную полость целома. У высших человекообразных приматов и у человека контакта между энтодермой и трофобластом нет.

Развитие плацентарных идет по разнообразным направлениям. Прежде всего это относится к развитию провизорных органов. Например, значительно варьирует развитие амниона. Наряду с первоначальным способом (из складок трофобласта и соматоплевры) отмечены другие способы, из которых наиболее уклоняющийся от первоначального — образование полости амниона из щели в зародышевом узле, а эктодермальной стенки амниона из стенки зародышевого узла. Это же относится и к любой другой зародышевой закладке. Так, первоначально способ образования энтодермального аллантоиса заключался в следующем. В результате быстрого роста трофобласта между ним и энтодермой образовывалась полость, в которую вращались целомические мешки. Ко времени закладки энтодермального аллантоиса, они были уже достаточно развиты и энтодермальный аллантоис вращался в целомический мешок, сразу же накрываясь спланхноплеврой. Далее происходил рост энтодермального аллантоиса и на его основе образование аллантоидной плаценты. Существуют, однако, и другие способы образования аллантоидной плаценты. В одном из особых способов энтодерма с самого начала не связана с трофобластом: в этом случае никак не проявляет себя тормозящая роль энтодермы, которая в свое время у сумчатых имела такое трагическое для развития аллантоидной плаценты значение.

Иначе развивается аллантоидная плацента на ранних стадиях у человека и человекообразных приматов. У зародыша человека в возрасте пятнадцати суток закладывается энтодермальный вырост аллантоиса, обращенный в сторону соединительного стебля. Вокруг стебля формируется проводной путь, по которому кровеносные сосуды вращаются в ворсинки хориона. Сначала ворсинки имеют одинаковую длину, а затем на стороне матки они становятся длиннее, разветвляются и здесь формируется плацента. В этом случае энтодерма не имеет никакого отношения к развитию аллантоидной плаценты.

Большой вариабильности подвержена желточная плацента. В примитивном случае она развита хорошо и существует длительно (зайцеобразные, лемуры — *Lemuridae*, немногие насекомоядные, мозолоногие — *Tyloroda*, непарнокопытные — *Perissodactyla* и другие). В противоположном случае желточная плацента вовсе не формируется (например, у зародыша человека): желточный мешок остается лежать в центре зародыша, и если она выполняет какую-нибудь функцию, то это — функция кроветворения.

Вариабельность различных органов можно проследить также и на насекомоядных. Как известно, у насекомоядных сохранилось много древних признаков, что позволяет рассматривать их как пережитки группы, исходной для всех плацентарных. В. Е. Соколов (1973), на наш взгляд справедливо полагает, что такие особенности насекомоядных, как небольшие размеры, стопоходящие конечности, слабогетеродонтные зубы, туберкулярные коренные зубы и недоразвитые слуховые барабаны позволяют считать их примитивнее всех других плацентарных. Следует также вспомнить о встречающейся лишь у насекомоядных, например у одного из мадагаскарских щетинистых ежей (*Ericulus setosus*), примитивной особенности развития яйца и встречи его со сперматозоидом (Strauss, 1938). У всех плацентарных яйцо развивается в графовом пузырьке и при разрыве его выбрасывается из яичника. Затем оно засасывается в ампулу яйцевода и здесь оплодотворяется. У *Ericulus setosus* графов пузырек отсутствует, и следовательно, яйцо из яичника не выбрасывается, оплодотворение происходит в яичнике, сквозь рыхлую ткань которого проникают сперматозоиды. Наружу выделяется зародыш на ранней стадии дробления. Совершенно особый случай представляет

южноафриканский прыгунчик *Elephantulus myurus* (Horst, 1942). У него одновременно из обоих яичников эволюируют 120 яиц. Оплодотворенные яйца попадают в матку на стадии четырех бластомеров (Хорст пишет о «четырёхклеточной бластуле»). Развиваются лишь те зародыши, которые попадают на так называемую «плацентарную площадку» (по одному зародышу в каждом из рогов матки), остальные гибнут.

У разных насекомоядных различная степень развития желточной плаценты: у большинства из них преобладает крупный желточный мешок и отсутствует выворот зародышевых листков (щетинистые ежи, златокрот — *Chrysochloridae*, землеройки — *Soricidae*), меньшинство имеет небольшой желточный мешок и разную степень инверсии (полная у щелезубов — *Solenodontidae*). Насекомоядные обладают приспособлением, отсутствующим у остальных плацентарных, так называемыми плацентарными подушками (истинными у тупайи — *Tupaiaidae*). Значительным вариациям подвержен амнион. Складчатый амнион встречается реже нескладчатого. Последний имеется во всех случаях, где трофобластический пузырек соединяется со слизистой матки — местом, в котором находится зародышевый узелок. Энтодермальный аллантаоис часто большой (мадагаскарские щетинистые ежи, выдровая землеройка — *Fotamogale velox*), но он может быть средней величины (южноафриканский златокрот — *Chrysochloris wintoni*, ежи, кроты обыкновенный — *Talpa europaea* и азиатский — *T. altaica*, тупайи) и маленьким (землеройка — *Sorex*, землеройка-белозубка — *Crocidura coerulea*). Аллантаидная плацента у насекомоядных чаще всего лабиринтовая, гемохориальная, дискоидальная или бидискоидальная (тупайи), реже диффузная. (американский крот — *Scalopus aquaticus*).

У различных отрядов плацентарных отмечается общая закономерность сохранения более примитивных отношений у древних по происхождению групп (мозолоногие, китообразные — *Cetacea*, непарнокопытные, низшие приматы, хищные — *Carnivora*) и вторично измененные у вторично измененных групп (грызуны — *Rodentia*). Большая древность непарнокопытных в сравнении с парнокопытными выражается также в процессах развития, за исключением некоторых вторичных специализаций (например, длительное сохранение первичной и вторичной яйцевых оболочек). Для мышевидных грызунов характерна резкая специализация развития. Весь цикл их индивидуального развития ускорен (у золотистого хомячка между зачатиями у матери и дочери проходит 72 суток). У крупных животных во многих случаях сохраняются примитивные признаки. Однако если у мелких предков в определенных условиях возникала инвазивность, то она, естественно, сохраняется и у крупных потомков (например дамамы — *Hungacoidea* и хоботные — *Proboscidea*). У более крупных видов беременность более длительная, чем у родственных мелких видов. Беременность морской свинки (*Cavia porcellus*) продолжается 68 суток, а у родственной ей более крупной южноамериканской водосвинки (*Hydrochoerus*) — 120 суток. Длительность беременности кошки (*Felis domesticus*) — 63, а леопарда (*F. pardus*) — 95 суток. Имеются и исключения: у кобылы беременность продолжается 330, у ослицы — 365 суток.

Резко отличны от сумчатых плацентарные тем, что их аллантаидная плацента является не только органом обмена, но также эндокринным органом, продуцирующим плацентарные гормоны, благодаря чему срок беременности не зависит от индивидуального полового цикла плацентарных. В то время как у сумчатых период внутриутробного развития не может превышать периода индивидуального полового цикла. Эндокринная функция плаценты была установлена следующими путями:

а) исследованием кровяных гормонов у беременных самок плацентарных (McDonald, Nickols, McNutt, 1932 — у коровы; Gros, 1935 — у кошки; Wilkinson, de Fremery, 1940 — у жирафы; Casida, Warwick, 1945 — у овцы; Buchanan, Enders, Talmage, 1956 — у самки броненосца; Butler, 1960 — у самки лемура; Шорт, Экштейн, 1961 — у самки макака; Галлинер, Херт — у того же объекта и у женщины, 1966); б) изучением так называемых гигантских клеток плаценты (Улезко-Стриганова, 1896; Sanson, 1927; Frobose, 1931; Жемкова, 1949; Гордеева, 1964; Зыбина, Грищенко, 1970. Большое значение имело проведенное в последние годы (Шмидт, 1968; Безруков, Шмидт, 1970; Шагаева, 1974, Шагаева, Курносов, 1974) изучение эндокринных желез, так называемых гигантских клеток, в неинвазивной плаценте двугорбого верблюда — *Camelus dromedarius* (Лазаренко, Селина, 1941; Карташова, Лазаренко, 1951; Канторова, 1956, 1960; Майрамова, 1970). Нахождение этих клеток в неинвазивной плаценте двугорбого верблюда позволило отделить ее эндокринную функцию от функции растворения слизистой матки при инвазивных плацентах. Гигантские клетки оплетены сетью кровеносных капилляров и имеют пиронинофильную плазму, что указывает на происходящие в них интенсивные процессы обмена веществ.

Следует отметить, что за последние десятилетия сделаны крупные успехи в палеонтологии млекопитающих. Остатки мелких млекопитающих почти не сохранились (сюда относятся юрские и меловые млекопитающие), тем не менее имеются находки, показывающие, что древность плацентарных и сумчатых млекопитающих должна быть отодвинута в глубь веков. В меловом периоде кроме насекомоядных найдены также первичнокопытные и приматы. Появилась надежда, что в дальнейших исследованиях наши знания по палеонтологии млекопитающих будут углублены (Хавесон, 1961, 1963).

Резкие качественные изменения в дальнейшей эволюции плацентарных выразились в мощных адаптивных радиациях, как в эволюции отдельных отрядов, так и в их эволюции в целом. Отдельные отряды сумчатых обычно слабо дифференцированы. Более или менее дифференцирован сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*) ныне, по-видимому, вымерший. Слабо дифференцированы «сумчатая куница» (*Dasyurus maculatus*), «сумчатые барсуки» (Peramelidae), «сумчатый медведь» — коала (*Phascolarctus cinereus*). Настоящей приспособленности к обитанию в водной среде у сумчатых нет. Отдельные признаки могут быть высокодифференцированными, как например, способность к усвоению грубых кормов у кенгуру (Macropodidae). Плацентарные, напротив, хорошо приспособлены к определенному образу жизни. Например, приматы, грызуны, хищные — обитание на деревьях; грызуны, рукокрылые, шерстокрыл — способность к полету; китообразные, сирены (Sirenia), ластоногие (Pinnipedia), морская выдра (*Enhydra lutris*), выдра (*Lutra lutra*), водяная полевка (*Arvicola terrestris*), бобры (Castoridae), бегемоты (Hippopotamidae) — водный образ жизни; кроты, златокрот, землеройка — подземный образ жизни. Высоко дифференцированы копытные (парно- и непарнокопытные, мозолоногие, даманы, хоботные, близкие к копытным трубказубы, многие отряды вымерших копытных), хищные (кошки, собачьи, мелкие хищники).

Отмеченные принципиальные различия в строении и развитии сумчатых и плацентарных млекопитающих позволяют поставить вопрос о ревизии систематического положения тех и других. По нашему мнению, их следует рассматривать представителями различных классов. Сумчатые и яйцекладущие млекопитающие относятся к классу низших, тогда как плацентарные относятся к классу высших млекопитающих.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Безруков Н. И., Шмидт Г. А. 1970. О некоторых возрастных и функциональных изменениях яичников и матки двугорбых верблюдиц. Архив АГЭ, т. 58, № 1.
- Гордеева А. Ф. 1964. Морфология изменения ядер в гигантских клетках трофобласта антиэпометральной части матки у беременной крольчихи (к вопросу о полиплоидии клеток у млекопитающих). Цитология, т. 6, № 3.
- Гороховский Н. Л. 1972. Материалы к сравнительному морфогенезу плаценты. Автореф. докт. дисс.
- Жемкова З. П. 1949. О гистогенезе «чудовищных» клеток в плаценте матки беременной кролика. Тез. докл. 5-го Всесоюз. съезда анатомов, гистологов, эмбриологов. Л.
- Зыбина Е. В., Грищенко Т. А. 1970. Полиплоидные клетки трофобласта в различных отделах плаценты белой крысы. Цитология, т. 12, № 5.
- Канторова В. И. 1956. Развитие плаценты коровы. Автореф. канд. дисс.
- Его же. 1960. Развитие плаценты у коровы. Тр. ИМЖ АН СССР, в. 30.
- Карташова Л. Н., Лазаренко Ф. М. 1951. К морфологии семиплаценты коров в различные периоды стельности. Тр. Чкаловского с.-х. ин-та, т. 4, в. 1.
- Лазаренко Ф. М., Селина Л. Н. 1941. Морфология карункулов коровы и их последовательные изменения в период беременности. Там же, т. 1, в. 1.
- Майрамова Р. Г. 1970. Гигантские клетки трофобласта коровы. Архив АГЭ, т. 58, № 2.
- Соколов В. Е. 1973. Систематика млекопитающих. М.
- Улезко-Строганова К. П. 1896. Гигантские клетки в последе, происхождение и вероятное значение их. Акушерство и женские болезни, т. 10, № 1.
- Хавесон Я. И. 1961. О положении *Tyloroda* в системе млекопитающих. Палеонтол. журн., № 2.
- Его же. 1963. Третичные и четвертичные верблюды восточного полушария. Автореф. докт. дисс.
- Шагаева В. Г. 1974. Некоторые особенности эмбриогенеза и развитие провизорных органов двугорбого верблюда. Автореф. дисс.
- Шагаева В. Г., Курносоев К. М. 1974. Морфогенез плаценты двугорбого верблюда (*Camelus bactrianus*) и его особенности. Зоол. журн., т. 53, в. 7.
- Шмидт Г. А. 1954. Наблюдения над внутриутробным развитием крупного рогатого скота. Тр. ИМЖ АН СССР, в. 12.
- Его же. 1960. Ранний эмбриогенез коровы. Там же, в. 30.
- Его же. 1968. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М.
- Bluntchli H. 1937. Die Fruhentwicklung eines Centetinen (*Hemicentetes semispinosus* Cuv.). Rev. Suisse de zoologie, vol. 4, N 14.
- Buchanan G. and Fraser E. A. 1918. The development of the urogenital system in the Marsupia with special reference to *Trichosurus vulpecula*. Pt. 1. Journ. of Anatomy, vol. 53.
- Buchanan G. D., Enders A. C. and Talmage R. V. 1956. Implantation in armadillo ovariectomized during the period of delayed implantation. Journ. Endocrin., vol. 14.
- Butler H. 1960. Some notes on the breeding cycle of the Senegal galago, *GALAGO senegalensis*, in the Sudan. Proc. Zool. Soc. London, vol. 135.
- Casida L. E. and Warwick E. J. 1945. The necessity of the corpus luteum for maintenance of pregnancy in the ewe. Anim. Soc., vol. 4.
- Hill J. P. 1895. Preliminary note on the occurrence of placental connection in *Perameles obesula*, and on the foetal membranes of certain *Macropoda*. Proc. Linnean Soc., N.S.W., vol. 10.
- Hill J. P. 1949. Discussion of paper on «Placentation of the Marsupialis» by Dr. J. Pearson — «The allantoic placenta of *Perameles*». Proc. Linnean Soc. London, vol. 161.
- Horst C. J. van der. 1942. Early Stages in the embryonic development of *Elephantulus*. S. Afr. J. Med., vol. 7, Biol.
- Hubrecht A. A. W. 1888. Keimblattbildung und Placentation des Igels. Anat. Anz., Bd.
- Gros G. 1936. Contribution à l'endocrinologie sexuelle. Le cycle genital de la chatte. Thèse pour le Doctorat en Médecine. Algier.
- Fröböse H. 1931. Über einkernige Riesenzellen in der Placenta und über die «glande myometriale endocrine». Zeitschr.f.mikrosk.-anat. Forschung. bd. 23.
- McDonald L. E., Nickols R. E., McNutt S. H. 1952. Studies on corpus Luteum ablation and progesterone replacement therapy during pregnancy in the cow. Amer. J. Vet. Res., vol. 13.
- McCready E. 1938. The embryology of the Opossum. Wistar Inst. Press. Philadelphia.
- Nelsen O. E., Maxwell N. 1942. The structure and function of the female opossum compared with the same region in other marsupialis. Journ. Morph., v. 71.

- Sansom G. S. 1927 The gigants cells in the placenta of the rabbit. Proc. Roy. Soc. London: Ser. B, vol. 101.
- Selenka E. 1900. Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. H. 8, Menschenaffen. Entwicklung des Gibbons (Hylobates und Siamanga). Wiesbaden.
- Sharmán G. B. 1959. Marsupial reproduction. Biogeography and Ecology in Australia, vol. VII.
- Strauss Fr. 1938. Die Befruchtung und der Vorgang der Ovulation bei Ericulus aus der Familie der Centetinen. Bio-Morphosis, vol. fas. 3/4.
- Strauss F. 1964—1966. «Weibliche geschlechtsorgane». Handbuch der Zoologie gegründet von W. Kukenthal. Bd. 8, Lfg. 36 und 40.
- Wilkinson J. F., de Fremery P. 1940. Gonadotropic hormones in the urine of the giraffe, Nature, vol. 146, 491, London.

FUNDAMENTAL DIFFERENCES IN THE STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF MARSUPIALS AND PLACENTALS

G. A. Schmidt

(A. N. Severtsov Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals,
Academy of Sciences, USSR)

Summary

The paper deals with four main groups of distinctions between marsupials and placentals: 1) absence of tertiary egg membranes; 2) sharp differences in the structure of the female urogenital organs in the placentals and marsupials; 3) absence of placental hormones in the marsupials; 4) acute variability in ways of larval organs development in the marsupials. All the above-mentioned peculiarities of the placentals are connected with their adaptation to cold climate.