

## ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Обзорная статья

УДК 611.013; 591.4; 591.3+611.018; 591.8+576.31+576.32/.36  
doi:10.18499/2225-7357-2023-12-3-103-112  
1.5.22 – клеточная биология



## Основные направления преобразований органов половой системы в ходе эволюции позвоночных

Н. Н. Шевлюк✉

Оренбургский государственный медицинский университет, Оренбург, Россия

**Аннотация.** В статье представлен анализ основных направлений преобразований органов половой системы в ходе эволюции позвоночных на различных уровнях иерархической организации позвоночных – клеточном, тканевом, органном, организменном, популяционном. В процессе эволюции позвоночных происходила олигомеризация гонад, уменьшение численности гермафродитных видов, снижение относительной массы гонад в организме, наблюдался переход от изогамии к гетерогамии (оогамии). У позвоночных сформировалось 4 типа структурно-функциональной организации мужских гонад: фолликулярный тип, фолликулярно-цистный тип, канальцево-цистный тип, канальцевый тип. У представителей различных классов позвоночных преобразование яичников шло в разных направлениях. Крупные, гроздьевидной формы яичники сформировались в ходе эволюции у рыб, амфибий, рептилий, птиц и клоачных млекопитающих. Эти яичники непосредственно перед сезоном размножения могут занимать почти всю брюшную полость. Яичники плацентарных млекопитающих имеют небольшие размеры, форма их чаще всего овальная, поверхность гладкая. Одним из направлений эволюционного преобразования гонад явилась компартментализация структур мужских и женских половых желез, при этом произошло структурное и топографическое разделение на собственно половые железы и половые пути, которые сформировались на основе структур первичной почки. У высших позвоночных имеются хорошо развитые придаточные половые железы. В гонадах произошло четкое топографическое разграничение эндокринных и герминативных структур. На фоне возрастания числа видов с внутренним оплодотворением, на фоне формирования сложно организованных влагалища и матки у самок млекопитающих произошло формирование и усложнение копулятивных органов самцов.

**Ключевые слова:** семенник; яичник; эволюция; позвоночные; сперматогенный эпителий; клетки Лейдига; матка; яйцевод; придаточные половые железы; регуляция репродукции

**Конфликт интересов:** автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

**Для цитирования:** Шевлюк Н.Н. Основные направления преобразований органов половой системы в ходе эволюции позвоночных // Журнал анатомии и гистопатологии. 2023. Т. 12, №3. С. 103–112. <https://doi.org/10.18499/2225-7357-2023-12-3-103-112>

## REVIEW ARTICLES

Review article

## The Main Patterns of Transformation in Organs of Reproductive System During the Evolution of Vertebrates

N. N. Shevlyuk✉

Orenburg State Medical University, Orenburg, Russia

**Abstract.** The article presents an analysis of the main directions of transformations of the organs of the reproductive system during the evolution of vertebrates at various levels of the hierarchical organization of vertebrates - cellular, tissue, organ, organism, population. During the evolution of vertebrates, gonadal oligomerization occurred, a decrease in the number of hermaphrodite species, a decrease in the relative mass of gonads in the body, and a transition from isogamy to heterogamy (oogamy) was observed. In vertebrates, 4 types of structural and functional organization of male gonads have been formed: follicular type, follicular-cystic type, tubular type. In representatives of different classes of vertebrates, the transformation of the ovaries proceeded in different directions. Large, grape-shaped ovaries have evolved in fish, amphibians, reptiles, birds, and cloacal mammals. These ovaries, just before the breeding season, can occupy almost the entire abdominal cavity. The ovaries of placental mammals are small in size, their shape is most often oval, the surface is smooth. One of the directions of the evolutionary transformation of the gonads was the compartmentalization of the structures of the male and female gonads, while there was a structural and topographic division into the actual gonads and the genital tract, which were formed on the basis of the structures of the primary kidney. Higher vertebrates have well-developed accessory sex glands. In the gonads, there was a clear topographical distinction between endocrine and germinal structures. Against the background of an increase in the number of species with internal fertilization, against the background of the formation of a complexly organized vagina and uterus in female mammals, the formation and complication of the copulatory organs of males occurred.

**Keywords:** testis; ovary; evolution; vertebrates; spermatogenic epithelium; Leydig cells; uterus; oviduct; accessory sex glands; regulation of reproduction

**Conflict of interests:** the author declares no conflict of interests.

**For citation:** Shevlyuk N.N. The main patterns of transformation in organs of reproductive system during the evolution of vertebrates. Journal of Anatomy and Histopathology. 2023. V. 12, №3. P. 103–112. <https://doi.org/10.18499/2225-7357-2023-12-3-103-112>

## Введение

Половое размножение свойственно всем эукариотам, основной формой размножения половое размножение является у большинства животных и высших растений. Редуцированной формой полового размножения является партеногенез. Большинство размножающихся половым путем организмов являются раздельнополыми, однако и гермафродитизм характерен для значительного числа организмов. Для раздельнополых видов характерен половой диморфизм, проявляющийся прежде всего в различной морфологии гонад, а также в различии ряда некоторых других морфофункциональных параметров организма [1, 2, 7, 9, 12, 17, 18, 26].

В связи с большим разнообразием животных организмов, несмотря на то, что вопросам морфофункциональной характеристики органов репродуктивной системы позвоночных посвящен ряд фундаментальных работ [5, 16, 19, 30, 33, 34, 38, 42, 43, 46, 47, 48, 50, 52 и др.], ощущается дефицит работ по вопросам морфологии и физиологии репродукции, вопросам преобразований репродуктивной системы в ходе эволюции позвоночных. Так, в частности, Э. Рузен-Ранге [19] указывал, что сперматогенез и сегодня исследован едва ли у 0,001% существующих животных.

Важнейшая черта живых форм состоит во включенности их в эволюционный процесс, необходимость которого для существования жизни определяет в конечном итоге, принципиальную структуру органического мира с выделением таких уровней организации, как молекулярно-генетический, клеточный, онтогенетический, популяционно-видовой, биогеоценотический. В силу специфики решаемых задач названные уровни характеризуются собственными элементарными действующими структурами и явлениями [21, 29].

В основе эволюции органов лежит возможность количественных и качественных изменений органов и свойственных им функций. В применении к функционированию того или иного органа в процессе эволюции одна и та же функция в филогенезе может проявляться с большей или меньшей интенсивностью. Чаще всего, в ходе эволюции число известных функций, присущих тому или иному органу, имеет тенденцию увеличиваться [17, 18, 20].

Факторы окружающей среды являются ведущими факторами эволюционных преобразований организмов. Так, например, переход из водной среды к наземному существова-

нию обусловил замену жаберного дыхания на легочное, привел к формированию у позвоночных новых органов дыхания – легких. В связи с переходом к наземному существованию в эмбриогенезе рептилий, птиц и млекопитающих ведущее значение приобрела амниотическая оболочка [12, 17, 18, 20, 26]. Что же касается репродуктивной системы, то в ходе эволюции позвоночных и в репродуктивной системе произошел ряд существенных преобразований, анализу которых и посвящена эта статья.

Целью работы явился анализ основных направлений преобразований органов размножения в ходе эволюции позвоночных.

На основе анализа собственных данных по вопросам морфофункциональной характеристики органов репродуктивной системы представителей различных классов позвоночных (амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие), а также на основе анализа данных отечественной и иностранной литературы, нами представлены основные направления преобразования органов репродуктивной системы в ходе эволюции позвоночных.

## Основные направления эволюционных преобразований структурной организации органов репродуктивной системы

### Олигомеризация гонад. Снижение доли гермафродитных видов

В процессе эволюции животных произошло уменьшение количества половых желез в организме. Так, у беспозвоночных (например, у нематод и кишечнодышащих) наблюдается множественность закладок гонад [7, 8, 9, 26]. У бесчерепных имеется несколько десятков пар гонад (как у самцов, так и самок), а у позвоночных их количество уменьшилось до одной пары. Причем, у самок многих видов (например, у ряда рептилий и птиц) при наличии двух яичников развитым и функционирующим является только один [7, 9, 12, 17, 18].

Эти преобразования укладываются в разработанный В.А. Догелем [8, 9, 15] принцип олигомеризации как один из эволюционных механизмов. В.А. Догель на обширном сравнительном материале выявил, что в ходе эволюции у Protozoa реализуется принцип полимеризации, а у Metazoa – принцип олигомеризации. Согласно В.А. Догелю, полимеризация у простейших заключается в филогенетическом преобразовании, выраженном в увеличении числа равноценных структур

клетки (ядра, органеллы) или их комплексов. Олигомеризация у многоклеточных заключается в том, что в процессе эволюции происходит постепенное уменьшение числа гомологичных органов. Следует подчеркнуть, что в филогенезе происходит не только олигомеризация числа гомологичных образований, но также и интенсификация функций этих органов, повышение уровня их интеграции. По мнению В.А. Догеля [8, 9], явления олигомеризации и полимеризации представляют собой приспособительные эволюционные изменения, обеспечивающие организмам существенные биологические и физиологические преимущества.

В процессе эволюции позвоночных наблюдается тенденция снижения численности гермафродитных видов. Гермафродитизм – явление, при котором у одной особи одновременно имеются и мужские и женские половые железы. Описаны различные формы гермафродитизма: естественный, функциональный, афункциональный, временный, аномальный, псевдогермафродитизм [7, 17, 18]. При естественном гермафродитизме в организме одновременно образуются как яйцеклетки, так и сперматозоиды, причем способностью к оплодотворению обладают либо оба вида половых клеток, либо какой-то один из них. При функциональной форме гермафродитизма организм животного продуцирует преимущественно один вид половых клеток и лишь иногда – другой, либо выполняет функцию самцов и самок одновременно. Так, естественный гермафродитизм свойственен многим видам беспозвоночных и низших позвоночных. Среди позвоночных состояние естественного гермафродитизма наблюдается у некоторых рыб, а практически все высшие позвоночные являются раздельнополыми [17, 18, 26], что свидетельствует о прогрессивном значении раздельнополости.

#### *Изменение относительной доли массы гонад в организме. Локализация семенников и яичников в организме позвоночных*

У низших позвоночных относительный размер гонад выше в сравнении с высшими позвоночными. Кроме того, диапазон колебаний массы гонад у них значительно больше. Так, например, у многих осетровых рыб в период нереста мужские и женские гонады могут занимать почти все пространство брюшной полости, при этом пищеварительная система не функционирует (так как эти рыбы задолго до нереста и непосредственно во время нереста не питаются). В период репродуктивного покоя у этих животных масса гонад уменьшается в десятки раз [11, 33].

Одним из ведущих факторов снижения относительной массы гонад, фактором стабилизации относительных размеров гонад в ходе онтогенеза и в процессе сезонной динамики

репродукции является снижение плодовитости на фоне возрастания заботы о потомстве. В связи с этим у большинства млекопитающих уже нет резких колебаний объема семенников и яичников, в том числе и у животных с сезонным характером репродукции. Масса гонад млекопитающих составляет доли процента от массы тела организма [22, 25].

Тенденция уменьшения относительных размеров гонад у млекопитающих, например, особенно рельефно проявляется у животных, ведущих подземный образ жизни, в сравнении с наземными млекопитающими. Одновременно с этим в мужских гонадах животных, ведущих подземный образ жизни (например, малый и рыжеватый суслики, сурок байбак, обыкновенная слепушонка, крот и др.), отмечено уменьшение диаметра извитых семенных канальцев [13, 25]. Одной из причин снижения массы гонад (а, соответственно, и интенсивности репродуктивной активности) может быть более высокая продолжительность жизни животных, ведущих подземный образ жизни. Так, если большинство мышевидных грызунов имеют продолжительность жизни не более полутора лет, то у млекопитающих, ведущих подземный образ жизни, срок жизни достигает 6–8 лет [7, 12]. То есть, реализация репродуктивного потенциала у них растянута на более длительные сроки в связи с большей продолжительностью жизни.

Как было отмечено ранее, у низших позвоночных в период размножения половые железы могут занимать всю брюшную полость [11, 33]. У высших позвоночных гонады имеют четкую локализацию в организме. В процессе эволюции у позвоночных сформировалось несколько разновидностей топографической локализации семенников. Так, семенники млекопитающих располагаются либо в брюшной полости, в ее задней части (насекомоядные, хоботные, китообразные, носороги), либо в мошонке (сумчатые, хищные, копытные, приматы). Следует также отметить, что у многих грызунов и рукокрылых семенники опускаются в мошонку только в период размножения, а после завершения размножения снова поднимаются в брюшную полость [7, 12, 26].

#### *Компартментализация структур мужских и женских половых желез*

Одним из направлений эволюционного преобразования гонад явилась компартментализация структур мужских и женских половых желез. Во-первых, произошло структурное и топографическое разделение на собственно половые железы и семявыносящие пути. Так, например, у круглоротых нет семявыносящих путей, а у более высокоорганизованных позвоночных сформировалась система семяотводящих путей на основе материала первичной почки [7, 12, 26]. В гонадах также произошло четкое топографическое разгра-

ничество эндокринных и герминативных структур [22, 25].

В ходе эволюции позвоночных сформировалось 4 типа структурно-функциональной организации мужских гонад: фолликулярный тип, фолликулярно-цистный тип, канальцево-цистный тип, канальцевый тип [2, 5, 16, 19, 22]. Среди вышеперечисленных разновидностей организации мужских половых желез наиболее выражена компартментализация в канальцевом типе. Именно у животных, для которых присущ канальцевый тип организации мужской гонады наблюдается наиболее выраженная изоляция развивающихся сперматогенных клеток, прошедших мейоз, от иммунных клеток организма. Изоляция сперматогенных и иммунных клеток достигается за счет формирования гематотестикулярного барьера. В состав этого барьера входят как структуры сперматогенного эпителия (базальная часть клеток Сертоли), так и компоненты наружной части стенки извитого семенного канальца, состоящей из клеточных (миоидные и фибробластоподобные клетки) и неклеточных слоев (ряд базальных мембран), а также структуры стенки кровеносных капилляров [5, 16, 22, 23, 25, 32, 35, 38, 39, 40, 44, 49, 51]. Основная роль в поддержании барьерной функции гематотестикулярного барьера принадлежит межклеточным контактам (базальная часть суспендоцитов, миоидные и фибробластоподобные клетки). Межклеточные контакты между суспендоцитами играют ведущую роль в создании этого барьера. Межклеточные контакты суспендоцитов обеспечивают разделение сперматогенного эпителия на две зоны – базальную и адлюминальную. В базальной зоне расположены различные виды сперматогоний, прелептотенные и лептотенные сперматоциты, в адлюминальной – сперматиды и формирующиеся сперматозоиды [5, 16, 25].

Следует обратить внимание на высокую пластичность гемато-тестикулярного барьера – его целостность и проницаемость весьма существенно варьируют в ходе онтогенетических и сезонных преобразований. Так, например, при сезонном угнетении репродуктивной активности у грызунов целостность гематотестикулярного барьера нарушается, а незадолго до наступления периода репродуктивной активности – восстанавливается [5, 16, 21, 25].

Сходные структуры для отграничения половых клеток от клеток иммунной системы имеются и в яичниках. Комплекс структур, обеспечивающих это отграничение, получил название гематофолликулярного барьера [5, 16, 19, 25, 30].

В условиях активного сперматогенеза в извитых семенных канальцах для семенника характерно наличие процессов временной компартментализации. Образующиеся компартменты (микрорайоны органа) включают в себя: извитой семенной каналец на той или

иной стадии цикла сперматогенного эпителия; кровеносные и лимфатические сосуды; группа клеток Лейдига, имеющих тот или иной уровень функциональной активности; стромальные соединительнотканые компоненты. Такая компартментализация обеспечивает оптимальное протекание этапов цикла сперматогенного эпителия, требующих соответствующего гормонального и трофического обеспечения, а также, возможно, способствует оптимальному протеканию репаративных процессов в извитых семенных канальцах.

### *Преобразования гамет в ходе эволюции*

В зависимости от характеристики участвующих в оплодотворении гамет различают несколько видов полового размножения: изогамия, гетерогамия и оогамия. При изогамии участвующие в оплодотворении мужские и женские гаметы морфологически не различаются. В случае гетерогамии мужские и женские гаметы различаются по форме, размеру, подвижности и др. Частной формой гетерогамии является оогамия, при которой участвующие в оплодотворении гаметы наиболее резко отличаются друг от друга по своим морфологическим, физиологическим и биохимическим свойствам. У всех позвоночных наблюдается гетерогамия (оогамия) [1, 2, 4, 27, 28, 36, 38, 45].

У беспозвоночных животных сперматозоиды отличаются большим разнообразием форм: жгутиковые, многожгутиковые, безжгутиковые, пузыревидные и др. Причем, безжгутиковые способны к амёбовидному движению [9, 19]. Вероятно, наиболее прогрессивной формой сперматозоидов является жгутиковая форма, в процессе эволюции в ходе естественного отбора эта форма оказалась единственной формой, присутствующей у позвоночных. То есть, еще на ранних этапах эволюции позвоночных сформировался тип мужской гаметы, который без особых изменений сохранился у всех высших позвоночных [11, 16, 19, 27, 28]. Анализируя эти преобразования, можно констатировать, что в ходе эволюции позвоночных мужские половые клетки демонстрируют сформулированный А.А. Заварзинным [3, 10] принцип параллелизма.

Если у беспозвоночных подвижностью могли обладать как мужские, так и женские гаметы, то у всех позвоночных подвижными являются только мужские половые клетки – сперматозоиды.

Одним из эволюционных направлений изменений на клеточном уровне является уменьшение размеров женских гамет. Это направление эволюционных изменений иллюстрируется на примере женских гамет млекопитающих. Противоположное направление эволюционных изменений женских гамет демонстрируют рептилии и птицы, у которых масса женских гамет может измеряться

десятками и сотнями граммов (в связи с большим запасом питательных веществ в яйцеклетке) [21, 30, 33]. У этих позвоночных яйцеклетки при продвижении по яйцеводу приобретают сложную систему оболочек.

*Закономерности эволюционных преобразований интерстициальных эндокриноцитов мужских гонад позвоночных. Становление и эволюция внутри- и внегонадных регуляторных механизмов*

В процессе эволюционного развития в семенниках позвоночных сформировалось несколько разновидностей структурной организации интерстиция, различающихся по степени представленности интерстициальных структур в органе, соотношению стромальных и эндокринных компонентов [22].

Регуляция воспроизводства в популяциях осуществляется комплексом механизмов, действующих на уровне клеток, органов, организмов и популяций [21, 22, 25, 33].

Основную роль во внутригонадной системе регуляции гистофизиологии гонад играют интерстициальные эндокриноциты семенников или клетки Лейдига. У представителей различных классов позвоночных прослеживаются общие закономерности в структурно-функциональной организации интерстициальных эндокриноцитов, наряду с этим можно выделить и ряд видоспецифических черт. Так, наблюдаются различия по характеру распределения эндокринных клеток в семеннике. У некоторых рыб и амфибий наблюдается концентрация эндокриноцитов только в определенных участках семенников, иногда такую совокупность клеток Лейдига именуют лейдиговской железой. Но у большинства позвоночных эндокринные клетки более или менее равномерно распределены по всему органу [22, 25, 30, 42, 48].

Секреторный процесс в эндокриноцитах семенников осуществляется в тесном единстве основных субклеточных стероидпродуцирующих компонентов клетки (гладкой эндоплазматической сети, митохондрий, липидных включений). Исходным материалом для синтеза андрогенов служат либо ранее запасенные липидные включения, либо липиды, поступающие в стероидпродуцирующие клетки в процессе секреторного процесса [25]. Начальные этапы стероидогенеза происходят в гладкой эндоплазматической сети, а заключительные этапы синтеза андрогенов осуществляются в митохондриях. Для интерстиция семенников большинства позвоночных характерны два варианта топографического распределения интерстициальных эндокриноцитов – кластерный (групповой) и одиночный [25].

На этапах онтогенеза в семенниках млекопитающих и ряда птиц происходит после-

довательная смена двух генераций эндокриноцитов – фетальной и дефинитивной (пубертатной). Появлению морфологических эквивалентов высокой секреторной активности эндокриноцитов в онтогенезе, как правило, предшествует активизации сперматогенеза в извитых канальцах семенников [22, 25].

Поддержание численности в популяции эндокриноцитов происходит исключительно за счет дифференцировки эндокриноцитов из их малодифференцированных предшественников (природа которых, однако, нуждается в уточнении) [25].

Выявлен широкий диапазон колебаний морфологической изменчивости интерстициальных эндокриноцитов семенников, характерный как для позвоночных с выраженной сезонностью в размножении, так и для позвоночных, репродуктивная активность которых мало зависит от сезона года. У животных с сезонностью в репродукции степень изменчивости ультраструктурных признаков эндокриноцитов всегда более глубока [13, 19, 25].

Анализ данных литературы свидетельствует о том, что система регуляции процессов репродукции сложилась уже на ранних этапах эволюции многоклеточных организмов. Основные эндокринные факторы регуляции морфофункциональной характеристики органов размножения присутствуют уже у беспозвоночных, они сохраняются у всех низших и высших позвоночных [41, 48], что указывает на проявление принципа параллелизма в эволюции морфофункциональной организации системы регуляции гистофизиологии органов репродуктивной системы.

Усложнение системы регуляции процессов репродукции проявилось в формировании и дифференцировке внутригонадных и внегонадных структур и механизмов. Отражением раннего проявления этих механизмов в ходе эволюции является раннее их возникновение в эмбриогенезе позвоночных. Касаясь нервной регуляции следует также указать на раннее ее возникновение в ходе эволюции. Известно, что катехоламины прошли через всю историю животного мира неизменными [14]. Известно также, что органы репродуктивной системы в значительной степени автономны от действий нервной и эндокринной систем. Так, при денервации, либо выключении центральных эндокринных влияний в гонадах продолжают процессы сперматогенеза и овогенеза, хотя и на значительно сниженном уровне [25].

*Формирование и эволюционная динамика преобразований половых путей в мужской репродуктивной системе. Придаточные половые железы мужской половой системы. Эволюция копулятивных органов самцов*

В ходе эволюции происходило формирование и развитие у самцов и самок сложной

системы – половых путей. Для беспозвоночных сложная система половых путей не характерна. Так, например, у немертин (которые являются раздельнополыми, каждая особь содержит несколько десятков пар половых желез). Каждая половая железа имеет короткий половой проток, который проходит сквозь стенку тела и заканчивается небольшим половым отверстием. У низших позвоночных, например, у круглоротых, половые пути отсутствуют и половые продукты выделяются в брюшную полость через разрывы в стенке гононад. У амфибий мочеточники одновременно выполняют и функцию семяпроводов. Из яичников амфибий яйцеклетки попадают в полость тела, затем через воронку яйцевода попадают в клоаку, из которой выводятся наружу. А у всех высших позвоночных на основе структур первичной почки сформирована сложная система половых путей, которые самостоятельными отверстиями открываются наружу [7, 12, 26].

Различные придаточные железы в половой системе имеются как у беспозвоночных, так и у позвоночных. Одним из направлений развития органов половой системы является появление и значительное развитие придаточных половых желез. У млекопитающих придаточные половые железы представлены семенными пузырьками, предстательной железой, уретральными и бульбоуретральными железами, а также железами, коагулирующими сперму и ампулярными железами. Секрет придаточных половых желез увеличивает объем эякулята (на долю секрета этих желез приходится около 95% объема эякулята), способствует продвижению сперматозоидов, вызывает усиление сокращения гладких мышечных клеток, стенок женских половых путей [12, 22].

Наличие или отсутствие придаточных половых желез у животных является видоспецифическим признаком. Среди млекопитающих семенные пузырьки хорошо развиты у некоторых грызунов, насекомоядных, ряда домашних животных (у крупного рогатого скота, свиней), приматов. Отсутствуют эти железы у клоачных, сумчатых, некоторых хищных, ряда насекомоядных, парнокопытных. Бульбоуретральные железы хорошо развиты у грызунов, рукокрылых, приматов, некоторых копытных [7, 12, 22, 26].

У большинства низших позвоночных (бесчерепных, оболочников, круглоротых, рыб, амфибий) копулятивные органы отсутствуют [7]. Среди рыб имеются копулятивные органы (птеригоподии) у хрящевых рыб, у которых оплодотворение внутреннее, у некоторых костных рыб, например, у представителей семейств фаллостетовые и неостетовые. У представителей этих семейств копулятивный орган – приапий – расположен на нижней части головы на стебельчатом выросте. Скелет приапия образован элементами плече-

вого и тазового поясов (анальное отверстие у этих самцов расположено тоже на приапии). У некоторых видов рыб с внутренним оплодотворением сперма вводится в половые пути самки с помощью сильно развитого генитального сосочка (у бычков подкаменщиков) или при помощи гоноподия – измененного участка анального плавника (многие карпозубообразные) [12]. У самцов большинства видов рептилий имеется копулятивный орган. Он представляет собой выпячивание каудальной части стенки клоаки. Отсутствует копулятивный орган у самцов новозеландской гаттерии. У всех птиц и млекопитающих имеются копулятивные органы, морфология которых не очень вариабельна.

Сложное строение имеет копулятивный орган (половой член, пенис) млекопитающих. Основу полового члена составляет так называемая пещеристая ткань. У ряда млекопитающих, например, у грызунов, ластоногих в половом члене присутствует костная ткань (бакулум или *os penis*), степень развития которой варьирует в широких пределах [12, 22, 26]. Ряд авторов предлагает использовать морфологию бакулума в качестве дополнительного диагностического критерия, что указывает на возможность применения данных по морфологии бакулума в таксономических целях.

Формирование и усложнение копулятивных органов самцов происходило на фоне возрастания видов с внутренним оплодотворением, на фоне формирования сложно организованных влагалища и матки у самок млекопитающих.

#### *Структурно-функциональные преобразования яичников и женских половых путей в ходе эволюции позвоночных*

Яичники многих беспозвоночных и низших позвоночных, например, бесчерепных, имеют мешковидную форму, внутренняя эпителиальная выстилка служит основой для развития яйцеклеток. Яичники позвоночных являются более дифференцированными структурами, в яичниках выделяют корковое и мозговое вещество. В корковом веществе идет дифференцировка фолликулов, содержащих развивающуюся яйцеклетку. В интерстиции органа всегда присутствуют эндокринные структуры, вырабатывающие женские половые гормоны [7, 12, 11, 33].

Если строение семенников позвоночных не отличается большой вариабельностью, то структура яичников позвоночных отличается большим разнообразием (по форме, размеру, локализации в организме), это разнообразие в первую очередь определяется количеством и величиной одновременно созревающих яйцеклеток (яиц). Так, например, у некоторых рыб и амфибий в яичнике одновременно созревают десятки и сотни тысяч яйцеклеток. В ходе

эволюции позвоночных сформировались две основных формы яичников. Так, крупные, гроздьевидной формы яичники сформировались в ходе эволюции у рыб, амфибий, рептилий, птиц и клоачных млекопитающих. Эти яичники непосредственно перед сезоном размножения могут занимать почти всю брюшную полость. Яичники плацентарных млекопитающих имеют небольшие размеры, форма их чаще всего овальная, поверхность гладкая [7, 11, 33].

Яйцеводы – протоки, служащие для выведения зрелых яиц (яйцеклеток), образовавшихся в яичнике. У большинства позвоночных яйцеводы открываются одним концом во вторичную полость тела, а другим – в клоаку (у большинства позвоночных) или наружу. У большинства костистых рыб яйцеводы срастаются с яичниками. У млекопитающих в структуре половых путей в ходе эволюции сформировался специальный орган для вынашивания эмбрионов и плодов – матка. Подходящие к матке части яйцеводов, в которых происходит оплодотворение яиц (яйцеклеток), у млекопитающих носят название маточные трубы. У плацентарных млекопитающих средние отделы яйцеводов образуют матку, а задние – влагалище [7, 12, 26]. У яйцекладущих позвоночных в яйцеводе у яйцеклеток формируются третичные оболочки.

Матка позвоночных имеет в составе своей стенки большое количество мышечных элементов, орган хорошо кровоснабжается. Стенка матки представлена тремя оболочками – эндометрием, миометрием и периметрием [6, 24, 46].

Матка млекопитающих является первично парным органом, развивающимся из яйцеводов. У низших млекопитающих имеется два яйцевода и две матки. У клоачных млекопитающих два яйцевода продолжают в две матки, которые открываются каждая самостоятельным отверстием в клоаку. У большинства сумчатых имеется два яйцевода, две матки, и два влагалища. С усложнением уровня организации млекопитающих (у всех плацентарных) отмечается тенденция сращения двух маток (частичное, например, у большинства грызунов), или полное, например, у приматов и рукокрылых. У насекомых матка является двурогой (то есть, правая и левая матки срастаются наполовину своей длины) [6, 7, 24, 46]. Развитие плода в матке у ряда крупных млекопитающих продолжается до двух лет.

#### *Формирование и развитие плаценты*

Усложнение у позвоночных системы взаимодействий плода и материнского организма привело к формированию плаценты. Плацента – это орган, осуществляющий связь между организмом матери и зародыша в период внутриутробного развития. В плаценте

выделяют две части – материнскую и плодную. Материнская часть представлена функциональным слоем эндометрия, а плодная часть образована ворсинами хориона, в которые вырастают кровеносные сосуды желточного мешка или аллантоиса. В зависимости от этого различают желточную и аллантоидную плаценту. Желточная плацента имеется у некоторых живородящих рыб (например, у акул), амфибий, рептилий (у них также образуется и аллантоидная плацента). Наибольшего развития плацента достигла у млекопитающих [7, 12].

В ходе эволюции сформировались различные типы плацент. В зависимости от формы плаценты выделяют следующие типы плацент (анатомическая классификация плацент): дискоидальная, диффузная, множественная (котиledonная), поясная (зонарная). В зависимости от структуры плаценты и способов взаимодействия плодной и материнской частей (гистологическая классификация) выделяют следующие типы плацент: эпителиохориальная, десмохориальная, вазохориальная (эндотелиохориальная), гемохориальная. В зависимости от наличия или отсутствия ворсин на хорионе плаценты подразделяют на ворсинковые и безворсинковые. В зависимости от того, какие сосуды вырастают в ворсины хориона, различают желточную и аллантоидную плаценту [46, 49, 51, 52]. По наличию или отсутствию отторжения материнской части плаценты после родов плаценты подразделяют на отпадающую и неотпадающую.

#### **Заключение**

Преобразования морфофункциональной организации структур репродуктивной системы прослеживаются на различных уровнях иерархической организации позвоночных – клеточном, тканевом, органном, организменном, популяционном. В процессе эволюции наблюдался переход от изогамии к гетерогамии (оогамии).

При переходе от беспозвоночных к позвоночным отмечается значительное возрастание числа видов, которым присуще только половое размножение.

Анализ собственных данных и имеющихся в литературе сведений свидетельствует о выраженном эволюционном консерватизме морфофункциональной организации органов мужской репродуктивной системы позвоночных (в том числе и мужских половых клеток). В ходе эволюции в органах мужской половой системы позвоночных сформировалась новая ткань – сперматогенный эпителий. Наблюдаемые различия и сходства в морфофункциональной организации мужских гонад свидетельствует о том, что в процессе эволюции позвоночных в ходе преобразований репродуктивной системы выявляется проявление параллелизма дивергентных изменений.

В ходе эволюционного процесса у позвоночных наблюдается разнонаправленное изменение размеров и структуры женских половых клеток. Так, у подавляющего большинства представителей класса млекопитающих яйцеклетки имеют микроскопические размеры. Содержание питательных веществ в них минимальное. Для всех птиц присущи крупные яйцеклетки. В ходе эволюции млекопитающих наблюдается тенденция уменьшения относительных размеров гонад у млекопитающих, ведущих подземный образ жизни, в сравнении с наземными млекопитающими.

Изменения морфофункциональной организации структур репродуктивной системы отражают различные уровни адаптационных эколого-эволюционных преобразований организмов к меняющимся условиям среды.

### Список источников / References

- Барреси М.Дж.Ф., Гилберт С.Ф. Биология развития. М.: Лаборатория знаний; 2022. Barresi M.Dzh.F., Gilbert S.F. *Biologiya razvitiya*. Moscow: Laboratoriya znanii; 2022. (In Russ.)
- Белоусов Л.В. Введение в общую эмбриологию. М.: Изд-во МГУ; 1980. Belousov LV. *Vvedenie v obshchuyu embriologiyu*. Moscow: Izd-vo MGU; 1980 (In Russ.)
- Браун А.А., Михайлов В.П. Теория тканевой эволюции А.А.Заварзина и Н.Г.Хлопина. Архив анатомии. 1958;35(3):8–18. Braun AA, Mikhailov VP. *Teoriya tkanevoi evolyutsii A.A.Zavarzina i N.G.Khlopina*. Arkhiv anatomii. 1958;35(3):8–18. (In Russ.)
- Брюхин Г.В., Антонов С.Д. Характеристика жизнеспособности сперматозоидов у потомства самок крыс с экспериментальным сахарным диабетом 1 типа при действии иммобилизационного стресса. Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2020;106(1):55–65. EDN: TOHRSG. doi: 10.31857/So869813920010033 Bryukhin GV, Antonov S.D. *Characterisation of Sperm Viability in the Offspring of Female Rats with Experimental Type 1 Diabetes under the Influence of Immobilization Stress*. Russian Journal of Physiology. 2020;106(1):55–65. (In Russ.) doi: 10.31857/So869813920010033
- Габаева Н.С. К сравнительной гистологии фолликулярного эпителия семенников позвоночных. Архив анатомии. 1970;58(4):20–37. Gabaeva NS. *K sravnitel'noi gistologii follikulyarnogo epiteliya semennikov pozvonochnykh*. Arkhiv anatomii. 1970;58(4):20–37. (In Russ.)
- Григорьева Ю.В., Ямщиков Н.В., Чемидронов С.Н., Ваньков В.А., Качаев О.Ю. Морфология стенки тела и шейки матки крысы и кролика. Актуальные вопросы ветеринарной биологии. 2014;4:37–41. EDN: TBXMPT Grigorjeva JuV, Yamshchikov NV, Chemidronov SN, Vankov VA, Kachaev OJu. *Morphology of the Uterine Body and Cervix Walls of Rats and Rabbit*. Actual Questions of Veterinary Biology. 2014;4:37–41. (In Russ.)
- Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В. Зоология позвоночных. М.: Издательский центр «Академия»; 2013. Dzerzhinskii FYa, Vasil'ev BD, Malakhov VV. *Zoologiya pozvonochnykh*. Moscow: Izdatel'skii tsentr «Akademiya»; 2013 (In Russ.)
- Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во ЛГУ; 1954. Dogel' VA. *Oligomerizatsiya gomologichnykh organov kak odin iz glavnykh putei evolyutsii zhivotnykh*. Leningrad: Izd-vo LGU; 1954 (In Russ.)
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. Под ред. проф. Ю.И.Полянского. 7-е издание, перераб. и дополн. М.: Высшая школа; 1981. Dogel' VA. *Zoologiya bespozvonochnykh*. Pod red. prof. Yu.I.Polyanskogo. 7-e izdanie, pererab. i dopoln. Moscow: Vysshaya shkola; 1981. (In Russ.)
- Заварзин А.А. Об эволюционной динамике тканей. Архив биологических наук. 1934;36(1):1–64. Zavarzin AA. *Ob evolyutsionnoi dinamiki tkanei*. Arkhiv biologicheskikh nauk. 1934;36(1):1–64. (In Russ.)
- Калайда М.Л., Нигметзянова М.В., Борисова С.Д. Общая гистология и эмбриология рыб. 2-е изд., исправл. и доп. СПб.: Изд-во «Лань»; 2018. Kalaida ML, Nigmatzyanova MV, Borisova SD. *Obshchaya gistologiya i embriologiya ryb*. 2-e izd., ispravl. i dop. Saint-Petersburg: Izd-vo «Lan'; 2018. (In Russ.)
- Наумов Н.П., Карташев Н.Н. Зоология позвоночных. Часть 1. Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы, земноводные. М.: Высшая школа; 1979. Naumov NP, Kartashev NN. *Zoologiya pozvonochnykh. Chast' 1. Nizshie khordovye, beschelyustnye, ryby, zemnovodnye*. Moscow: Vysshaya shkola; 1979 (In Russ.)
- Новиков Е.А. Физиологическая цена адаптаций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) к подземному образу жизни в сравнении с наземными видами грызунов: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск; 2005. Novikov EA. *Fiziologicheskaya tsena adaptatsii obyknovЕННОй slepushonki (Ellobius talpinus Pall.) k podzemnomu obrazu zhizni v sravnenii s nazemnymi vidami gryzunov: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk*. Novosibirsk; 2005. (In Russ.)
- Перцева М.Н. Современные представления об эволюции системы гормон-гормональный рецептор. Успехи современной биологии. 1988;105(3):439–49. Pertseva MN. *Sovremennye predstavleniya ob evolyutsii sistemy gormon-gormonal'nyi retseptor*. Uspekhi sovremennoi biologii. 1988;105(3):439–49. (In Russ.)
- Полянский Ю.И. Полимеризация и олигомеризация гомологичных органов в эволюции. Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы). Ответств. ред. С.Р. Микулинский и Ю.И. Полянский. Л.: Наука. Ленинградское отделение; 1983. Polyanskii YuI. *Polimerizatsiya i oligomerizatsiya gomologichnykh organov v evolyutsii. Razvitie evolyutsionnoi teorii v SSSR (1917–1970-e gody)*. Otvetstv. red. S.R. Mikulinskii i Yu.I. Polyanskii.



- Leningrad: Nauka. Leningradskoe отделение; 1983. (In Russ.)
16. Райцина С.С. Сперматогенез и структурные основы его регуляции. М.: Наука; 1985. Raitsina SS. Spermatogenez i strukturnye osnovy ego regulyatsii. Moscow: Nauka; 1985. (In Russ.)
17. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. В 2-х томах. Т.1. М.: Мир; 1992. Romer A, Parsons T. Anatomiya pozvonochnykh. V 2-kh tomakh. T.1. Moscow: Mir; 1992. (In Russ.)
18. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. В 2-х томах. Т.2. М.: Мир; 1992. Romer A, Parsons T. Anatomiya pozvonochnykh. V 2-kh tomakh. T.2. Moscow: Mir; 1992. (In Russ.)
19. Рузен-Ранге Э. Сперматогенез у животных. М.: Мир; 1980. Ruzen-Range E. Spermatogenez u zhivotnykh. Moscow: Mir; 1980. (In Russ.)
20. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1939. Severtsov AN. Morfologicheskie zakonomernosti evolyutsii. Moscow- Leningrad: Izd-vo AN SSSR. 1939. (In Russ.)
21. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. Издание второе, перераб. М.: Наука; 1977. Timofeev-Resovskii NV, Vorontsov NN, Yablokov AV. Kratkii ocherk teorii evolyutsii. Izdanie vtoroe, pererab. Moscow: Nauka; 1977. (In Russ.)
22. Шевлюк Н.Н. Сравнительная гистология мужской репродуктивной системы позвоночных. Оренбург: Изд-во ОрГМУ; 2017. Shevlyuk NN. Sravnitel'naya gistologiya muzhskoi reproduktivnoi sistemy pozvonochnykh. Orenburg: Izd-vo OrGMU; 2017. (In Russ.)
23. Шевлюк Н.Н., Бекмухамбетов Е.Ж., Мамырбаев А.А., Джаркенов Т.А., Умбетов Т.Ж., Боков Д.А. Биология размножения, стратегия выживания и механизмы адаптации позвоночных антропогенных ландшафтов. Оренбург: Изд-во ОрГМУ; 2016. Shevlyuk NN, Bekmukhambetov EZh, Mamyrbaev AA, Dzharckenov TA, Umbetov TZh, Bokov DA. Biologiya razmnzheniya, strategiya vyzhivaniya i mekhanizmy adaptatsii pozvonochnykh antropogennykh landshaftov. Orenburg: Izd-vo OrGMU; 2016. (In Russ.)
24. Шевлюк Н.Н., Блинова Е.В. Морфофункциональная характеристика матки грызунов (морфогенез, структура, циклические изменения, действие различных негативных факторов среды обитания). Журнал анатомии и гистопатологии. 2022;11(3):82–92. Shevlyuk NN, Blinova EV. Morphofunctional features of the uterus of rodents: morphogenesis, structure, cyclic changes, impact of various negative environmental factors. Journal of Anatomy and Histopathology. 2022;11(3):82–92. (In Russ.) doi: 10.18499/2225-7357-2022-11-3-82-92
25. Шевлюк Н.Н., Стадников А.А. Клетки Лейдига семенников позвоночных (онтогенез, ультраструктура, цитофизиология, факторы и механизмы регуляции). Оренбург: Изд-во ОрГМА; 2010. Shevlyuk NN, Stadnikov AA. Kletki Leidiga semennikov pozvonochnykh (ontogenez, ul'trastruktura, tsitofiziologiya, faktory i mekhanizmy regulyatsii). Orenburg: Izd-vo OrGMA; 2010. (In Russ.)
26. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии. М.: Советская наука; 1947. Shmal'gauzen II. Osnovy sravnitel'noi anatomii. Moscow: Sovetskaya nauka; 1947. (In Russ.)
27. Шмидт Г.А. Эмбриология животных. Часть 1. Общая эмбриология. М.: Советская наука; 1951. Shmidt GA. Embriologiya zhivotnykh. Chast' 1. Obshchaya embriologiya. Moscow: Sovetskaya nauka; 1951. (In Russ.)
28. Шмидт Г.А. Эмбриология животных. Часть 2. Частная эмбриология. М.: Советская наука; 1953. 404 Shmidt G.A. Embriologiya zhivotnykh. Chast' 2. Chastnaya embriologiya. Moscow: Sovetskaya nauka; 1953. (In Russ.)
29. Ярыгин В.Н. Некоторые проблемы дарвинизма на современном этапе. Архив анатомии. 1982;83(11):7–17. Yarygin VN. Nekotorye problemy darvinizma na sovremennom etape. Arkhiv anatomii. 1982;83(11):7–17. (In Russ.)
30. Aire TA. Anatomy of the testis and male reproductive tract. In: Jamieson BGM, editor. Reproductive Biology and Phylogeny of Birds. 6A. New Hampshire, USA; Plymouth, UK: Science Publishers, Inc; 2007.
31. Callebaut M, Van Nassauw L, Harrisson F. Comparison between oogenesis and related ovarian structures in a reptile, *Pseudemys scripta elegans* (turtle) and in a bird *Coturnix coturnix japonica* (quail). Reproduction Nutrition Development. 1997 Jan 1;37(3):233–52.
32. Cheng CY, Mruk DD. The biology of spermatogenesis: the past, present and future. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2010 May 27;365(1546):1459–63. doi: 10.1098/rstb.2010.0024
33. Dettlaff TA, Ginsburg AS, Schmalhausen OI. Sturgeon Fishes. Developmental Biology and Aquaculture. Berlin: Springer-Verlag & Heidelberg; 1993.
34. Egea-Serrano A, Relyea RA, Tejedo M, Torralva M. Understanding of the impact of chemicals on amphibians: a meta-analytic review. Ecology and Evolution. 2012 Jun 8;2(7):1382–97. doi: 10.1002/ece3.249
35. Ehmkcke J, Schlatt S. A revised model for spermatogonial expansion in man: lessons from non-human primates. Reproduction. 2006 Nov;132(5):673–80. doi: 10.1530/rep.1.01081
36. Extavour CG, Akam M. Mechanisms of germ cell specification across the metazoans: epigenesis and preformation. Development. 2003 Dec 15 [cited 2020 Jun 2];130(24):5869–84. doi: 10.1242/dev.00804
37. Gilbert SF. Developmental biology. Sunderland: Sinauer Ass. Inc.; 2006.
38. Gribbins K. Reptilian spermatogenesis: A histological and ultrastructural perspective. Spermatogenesis. 2011 Jul;1(3):250–69. doi: 10.4161/spmg.1.3.18092
39. Gribbins KM, Else RM, Gist DH. Cytological evaluation of the germ cell development strategy within the testis of the American alligator, *Alligator mississippiensis*. Acta Zoologica. 2006 Mar 16;87(1):59–69. doi: 10.1111/j.1463-6395.2006.00220.x
40. Gribbins KM, Gist DH. Cytological evaluation of spermatogenesis within the germinal epithelium of the male European wall lizard, *Podarcis muralis*.

- Journal of Morphology. 2003 Oct 23;258(3):296–306. doi: 10.1002/jmor.10143
41. Hampl R, Kubátová J, Stárka L. Steroids and endocrine disruptors—History, recent state of art and open questions. The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology. 2016 Jan;155:217–23. doi: 10.1016/j.jsbmb.2014.04.013
  42. Hayes TB, Falso P, Gallipeau S, Stice M. The cause of global amphibian declines: a developmental endocrinologist's perspective. Journal of Experimental Biology. 2010 Feb 26;213(6):921–33. doi: 10.1242/jeb.040865
  43. Jacobson ER. Infectious diseases and pathology of reptiles : color atlas and text. Boca Raton, FL: CRC/Taylor & Francis; 2007.
  44. Jamieson BGM. Avian spermatozoa. Structure and phylogeny. Vol. 6. Science Publishers; 2007.
  45. Lancaster K, Trauth SE, Gribbins KM. Testicular histology and germ cell cytology during spermatogenesis in the Mississippi map turtle, *Graptemys pseudogeographica kohnii*, from Northeast Arkansas. Spermatogenesis. 2014 May 4;4(3):e992654. doi: 10.4161/21565562.2014.992654
  46. Lombardi J. Comparative vertebrate reproduction. New-York: Springer; 1998.
  47. Malvasio A, Nascimento-Rocha JM do, Santos HD, Ataídes AG de, Portelinha TCG. Morfometria e histologia das gônadas de machos e fêmeas recém-eclodidos de *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemididae). Acta Scientiarum Biological Sciences. 2012 Jan 3;34(1):105–12. doi: 10.4025/actascibiolsci.v34i1.7257
  48. Norris DO, Lopez KH. Hormones and reproduction of vertebrates. Vol.3. Reptiles. Oxford: Academic Press; 2010.
  49. Ovalle WK, Nahirney PC. Netters Essential Histology. Philadelphia; 2008.
  50. Pudney J. Spermatogenesis in nonmammalian vertebrates. Microscopy Research and Technique. 1995 Dec 15;32(6):459–97. doi: 10.1002/jemt.1070320602
  51. Sánchez Ospina AC, Rodríguez B, Ceballos CP. Histological description of the reproductive tract of male and female hatchlings of the Magdalena river turtle (*Podocnemis lewysana*). Acta Biológica Colombiana. 2014 Jun 5;19(3):427–35. doi: 10.15446/abc.v19n3.42334
  52. Speakman JR. The physiological costs of reproduction in small mammals. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2007 Aug 8;363(1490):375–98. doi: 10.1098/rstb.2007.2145

#### Информация об авторах

✉ Шевлюк Николай Николаевич – д-р. биол. наук, профессор, профессор кафедры гистологии, цитологии и эмбриологии Оренбургского государственного медицинского университета; ул. Советская, 6, Оренбург, 460000, Россия; k\_histology@orgma.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9299-0571>

#### Information about the authors

✉ Nikolai N. Shevlyuk – Doct. Sci. (Biol.), Prof., Professor of histology, cytology and embryology department of the Orenburg State Medical University; ul. Sovetskaya, 6, Orenburg, 460000, Russia; k\_histology@orgma.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9299-0571>

Статья поступила в редакцию 19.06.2023; одобрена после рецензирования 4.08.2023; принята к публикации 26.06.2023.  
Submitted 19.06.2023; Revised 4.08.2023; Accepted 26.06.2023.