

УДК 619:636:294

ГИСТОАРХИТЕКТОНИКА ПЛАЦЕНТЫ НА ПОСЛЕДНИХ СРОКАХ БЕРЕМЕННОСТИ У ВАЖЕНОК ДОМАШНЕГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*RANGIFER TARANDUS*)

В. С. Авдеенко^{1*}, Е. В. Пестерев², Д. И. Сафронов¹, К. Р. Нифонтов²

¹Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины (ул. Черниговская, 5, Санкт-Петербург, Россия, 196084), *avdeenko0106@mail.ru

²Арктический государственный агротехнологический университет (3-й км Сергеляхского шоссе, 3, Якутск, Республика Саха (Якутия), Россия, 677007)

Проведен анализ 15 образцов плацентом (1×1 см), полученных от трех 4-летних важенок домашних северных оленей непосредственно в родах. Образцы тканей были помещены в 10% раствор нейтрального формалина для фиксации. Далее проводилась их дегидратация путем последовательного погружения в спиртовые растворы возрастающей концентрации. После подготовки образцов их обработали хлороформом на гистологическом процессоре Cytadel 2000 (Shendon) для просветления, а затем залили в парафин HistoMix («Биовитрум»), чтобы подготовить к дальнейшему анализу. Парафиновые блоки нарезали на тонкие срезы с помощью микротомы MICROM HM340E. Микроскопическое исследование и документирование полученных срезов проводилось на микроскопе AxioScope.A1 (ZEISS), оборудованном цифровой камерой AxioCam MRc5. Анализ микропрепаратов не выявил прямого контакта между ворсинками хориоаллантаиса и эпителиальными клетками матки. Исследование установило достаточно хорошее кровоснабжение плаценты, включая амниотическую оболочку и ворсины хориоаллантаиса (как стволые, так и терминальные). Коллагеновые волокна составляли основу как утолщенной стромы амниотической оболочки, так и различных типов ворсин хориоаллантаиса. Во всех исследованных образцах плаценты были замечены выросты амниотической оболочки, покрытые многослойным эпителием. Этот эпителий был представлен высокими призматическими клетками, характеризующимися наличием множества длинных микроворсинок на апикальной поверхности, формирующих выраженную щеточную кайму. Цитоплазма этих клеток содержала значительное количество вакуолей и бурых включений, которые оказались ШИК-позитивными. Основным компонентом межклеточного вещества были кислые мукополисахариды. В соединительной ткани ворсинок хориоаллантаиса обнаружено значительное количество макрофагов. Наблюдаемые особенности гистоархитектоники плаценты важенок домашнего северного оленя отражают адаптивные механизмы жвачных млекопитающих, связанные с успешным вынашиванием и рождением потомства в экстремальных условиях климата Арктической территории Республики Саха (Якутия).

Ключевые слова: плацента домашнего северного оленя; ворсины хориоаллантаиса котиледонов; крипты карункулов; гистохимические методы

Для цитирования: Авдеенко В. С., Пестерев Е. В., Сафронов Д. И., Нифонтов К. Р. Гистоархитектоника плаценты на последних сроках беременности у важенек домашнего северного оленя (*Rangifer tarandus*) // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 5. С. 29–39. doi: 10.17076/eb2232

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 25-16-20118 (<https://rscf.ru/project/25-16-20118>).

**V. S. Avdeenko^{1*}, E. V. Pesterev², D. I. Safronov¹, K. R. Nifontov².
THE HISTOARCHITECTURE OF THE PLACENTA IN THE LAST STAGES
OF GESTATION IN DOMESTICATED REINDEER (*RANGIFER TARANDUS*)**

¹ St. Petersburg State University of Veterinary Medicine (5 Chernigovskaya St., 196084 St. Petersburg, Russia), *avdeenko0106@mail.ru

² Arctic State University of Agrotechnology (3 Sergelyakhskoe Shosse 3rd km, 677007 Yakutsk, Republic of Sakha (Yakutia), Russia)

Fifteen placenta samples (1×1 cm) obtained from three 4-year-old domestic reindeer during delivery were analyzed. Tissue samples were fixed in 10% neutral formalin. Next, they were dehydrated by successively immersing them in alcohol solutions of rising concentrations. After the preparations, the samples were clarified with chloroform on a Cytadel 2000 histological processor (Shendon) and embedded in Histomix paraffin (Biovitrum) for subsequent analysis. The paraffin blocks were cut into thin slices with a MICROM HM340E microtome. Microscopic examination and documentation of the sections was carried out using an AxioScope.A1 (ZEISS) microscope with an AxioCam MRc5 digital camera. Analysis of the micro-preparations revealed no direct contact between chorioallantoic villi and uterine epithelial cells. The study established a rich and fairly good blood supply to the placenta, including the amniotic membrane and chorioallantoic villi (both stem and terminal). Collagen fibers formed the bulk of both the thickened stroma of the amniotic membrane and various types of chorioallantoic villi. Outgrowths of the amniotic membrane covered with multilayer epithelium were observed in all the studied placenta samples. This epithelium was represented by tall prismatic cells featuring a multitude of long microvilli on the apical surface, forming a pronounced brush border. The cytoplasm of these cells contained a substantial number of vacuoles and brown inclusions, found to be PAS-positive. The main component of the intercellular substance was acidic mucopolysaccharides. A significant number of macrophages were found in the connective tissue of chorioallantoic villi. These features of the placental histoarchitecture in domesticated reindeer reflect the species-specific adaptive mechanisms for successful gestation and birth of offspring in ruminant mammals in the extreme Arctic climate conditions of Yakutia.

Keywords: reindeer placenta; chorioallantoic villi of cotyledons; caruncular crypts; histochemical methods

For citation: Avdeenko V. S., Pesterev E. V., Safronov D. I., Nifontov K. R. The histoarchitecture of the placenta in the last stages of gestation in domesticated reindeer (*Rangifer tarandus*). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 5. P. 29–39. doi: 10.17076/eb2232

Funding. The study was funded by a Russian Science Foundation grant (<https://rscf.ru/project/25-16-20118>).

Введение

Важным эпизоотическим, эпидемиологическим и экономическим аспектом является сохранение репродуктивного здоровья маточного стада и получение биологически безопасной животноводческой продукции [Федоров и др., 2020; Sohn et al., 2021; Авдеенко и

др., 2024а; Крутикова и др., 2024]. Существует ряд факторов риска [Chen et al., 2019; Lee et al., 2022], предрасполагающих животных к бесплодию на почве патологических беременности и/или родов, однако патогенетический механизм данного состояния остается неясным по причине его многофакторной природы и слабых корреляционных связей.

Плацента жвачных животных имеет очень однородную структуру, основанную на локальных участках сращения плацентом. Однако нет единообразия ни в количестве или размере этих плацентом (6–150), ни в структуре ворсинок отдельных плацентом [Авдеенко и др., 20246]. Современные исследования [MacGeady et al., 2017; Oh et al., 2017; Wooding et al., 2018] рассматривают взаимосвязь между матерью и плодом как динамичную саморегулирующуюся систему. Эта система, согласно [Meng et al., 2014; Wilkerson et al., 2018], биологически запрограммирована на обеспечение здорового развития плода, рождение жизнеспособного новорожденного и реализацию генетического потенциала.

При этом на эффективность работы этой системы ключевое влияние оказывает среда, которую создает материнский организм [Holst et al., 2023]. Основными этиологическими факторами развития осложнения беременности на завершающей стадии являются факторы, относящиеся к экстрагенитальной патологии, это прежде всего гепато- и нефропатии, сопровождаемые эндогенной интоксикацией, изменением белкового и липидного состава крови, развитием оксидативного стресса. Помимо этого, группа исследователей [Oleński et al., 2018; Fedorov et al., 2019] выделяет такие патологические состояния, как снижение иммунной защиты, изменения в системе свертывания крови и нарушения кровотока на микроуровне в развивающейся плаценте. Иммунная система матки жвачных животных в период беременности активно функционирует и участвует в поддержании плодношения, обеспечении роста плода и защите от инфекционных агентов [Wilsher et al., 2019]. Фагоцитарные способности нейтрофилов в нормальных условиях в периферической крови у беременных жвачных сохраняются на высоком уровне как до, так и после родов, однако бактерицидный и бактериостатический потенциал, а также оксидативная активность этих клеток снижаются во время родового процесса [Wilsher et al., 2020]. Таким образом, защитные механизмы матки в значительной степени зависят от состояния иммунной системы роженицы [Sohn et al., 2021]. Более того, в научной литературе [Асифа et al., 2025] отмечается дефицит экспериментальных данных, позволяющих определить квинтэссенциальные молекулярные биомаркеры, связанные с состоянием котиледонной плаценты на последних сроках гестации у жвачных животных.

Цель работы – изучить особенности морфологических изменений в плаценте важенков домашнего северного оленя (*R. tarandus tarandus*) на последних сроках гестации.

Материалы и методы

Экспериментальные процедуры настоящего исследования выполнены с учетом стандартов Санкт-Петербургского университета ветеринарной медицины при проведении экспериментов на животных и получили одобрение Комитета по этике исследований и экспериментов на животных (Протокол № 19/2025-СПбГУВМ). Процесс гистологического анализа плаценты начинался с фиксации образцов в 10% нейтральном формалине при 4 °С в течение 4–5 дней. Ткани подвергались стандартизированной подготовке, общепринятой в гистологии. Сначала проводилась их дегидратация и последующее просветление в хлороформе с использованием автоматизированного гистопротессора Cytadel 2000 (Великобритания). После этого образцы заливались в парафин с помощью системы Histomix («Биовитрум», Россия). Полученные парафиновые блоки были нарезаны на тонкие срезы толщиной 5 микрон на микротоме MICROM HM340E (Германия) и закреплены на предметных стеклах. Для общей оценки клеточной и тканевой структуры срезы окрашивали гематоксилином и эозин-флоксин по стандартной процедуре. Для выявления и характеристики компонентов внеклеточного матрикса применялась окраска по Ван-Гизону. Исследование содержания кислых и нейтральных гликозаминогликанов проводилось с помощью двух методов: окрашивания альциановым синим (при pH 3,0) по Сиддмену (для идентификации сульфатированных мукоидных веществ, гиалуроновых кислот и сиаломуцинов при окрашивании в синий цвет) и ШИК-реакции по Мак-Манусу (для обнаружения гексозосодержащих мукопротеинов при окрашивании в ярко-малиновый цвет). Для лучшей визуализации ядер дополнительно применялся гематоксилин Майера. Микроскопическое исследование и документирование полученных изображений проводилось на микроскопе AxioScope.A1 (ZEISS, Германия), оснащенном цифровой камерой AxioCam MRc5 (Германия). Обработка изображений осуществлялась с помощью программного обеспечения ZENpro 2012 (ZEISS, Германия).

Результаты и обсуждение

При исследовании на стороне амниотической оболочки, прилежащей к плоду, выделены столбчатые эпителиальные клетки, верхняя часть которых была покрыта плотным слоем микроскопических ворсинок (рис. 1, а).

Амниотическая оболочка оказалась весьма толстой, ее ткань представляла собой плотное сплетение тонких коллагеновых нитей. В составе волокон обнаружены фибробласты и клетки, схожие с макрофагами (рис. 1, б). Интенсивное кровоснабжение плаценты домашнего северного оленя (важенки) обеспечивалось разветвленной сосудистой сетью, расположенной в пределах фетальных оболочек плода (хориональной, аллантоисной и амниотической).

Пуповина обеспечивает связь плода с материнским организмом, транспортируя кровь по двум артериям и одной вене. Наружные оболочки: и артерии, и вены имели оболочку, состоящую из рыхлой соединительной ткани, богатой коллагеновыми волокнами и фибробластами. Внутренний слой: эндотелий артерии, выстилающий ее, не имеет хорошо выраженной базальной мембраны, которая обычно отделяет эндотелий от следующего слоя. Сравнивая строение пуповинных сосудов, можно отметить существенные различия. Артерии характеризуются средним слоем толщиной не менее 1,2 мм, где гладкомышечные клетки и коллагеновые волокна находятся в равном соотношении, что позволяет отнести их к смешанному (переходному) типу. Вены же имеют значительно более тонкую стенку. У них четко разделены эндотелий и мышечный слой, толщина которого достигает 468 мкм. Состоит он преимущественно из гладкомышечных клеток, что является признаком вен мышечного типа. Таким образом, толщина стенки, особенности

базальной мембраны эндотелия и соотношение гладкомышечных клеток и коллагеновых волокон в мышечном слое являются ключевыми характеристиками пуповинных сосудов и сосудов хориональной оболочки у важенки, влияющими на их функциональные возможности.

В ходе морфологического исследования различных участков плаценты домашнего северного оленя не выявлено никаких специфических дополнительных структур в материнской части плаценты. Существует предположение, что такая особенность обуславливается тем, что ворсинки плода плаценты не имеют плотного взаимодействия со слизистым эпителием матки, что, в свою очередь, способствует отсутствию значительного отторжения эндометриальной ткани в процессе родов. Исследование фетальной части плаценты с помощью световой микроскопии выявило, что котиледоны во всех исследованных образцах характеризуются хорошо сформированной структурой ствольных ворсин. Эти ствольные ворсины дают начало ветвящимся ворсинкам второго и третьего порядка, которые относятся к промежуточному типу. Большая часть ствольных ворсин имеет вытянутую и утолщенную форму, их размеры варьируются от 205 до 650 микрометров, со средним значением 370 ± 115 микрометров (рис. 2). Однако в определенных участках, таких как линия раздела между двумя рогами, встречаются отдельные ствольные ворсины, длина которых существенно превышает средние значения и составляет от 29,25 до 41,35 мм (рис. 3).

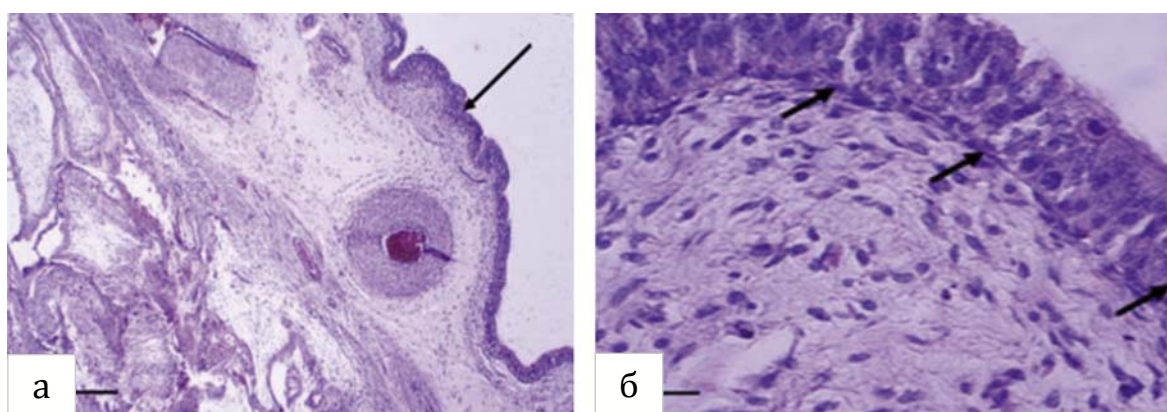


Рис. 1. Фетальная часть плаценты домашнего северного оленя на последних сроках гестации (эпителий амниона с частичным разрушением и перинуклеарной вакуолизацией, стрелки). Окраска: гематоксилин и эозин. Увеличение: а – $\times 100$, б – $\times 400$. Масштабная линейка: 50 мкм

Fig. 1. Fetal part of the placenta of a reindeer in the last stages of gestation (amnion epithelium with partial destruction and perinuclear vacuolization, arrows). The staining is hematoxylin and eosin. Magnification: а – $\times 100$, б – $\times 400$. Scale bar: 50 μm

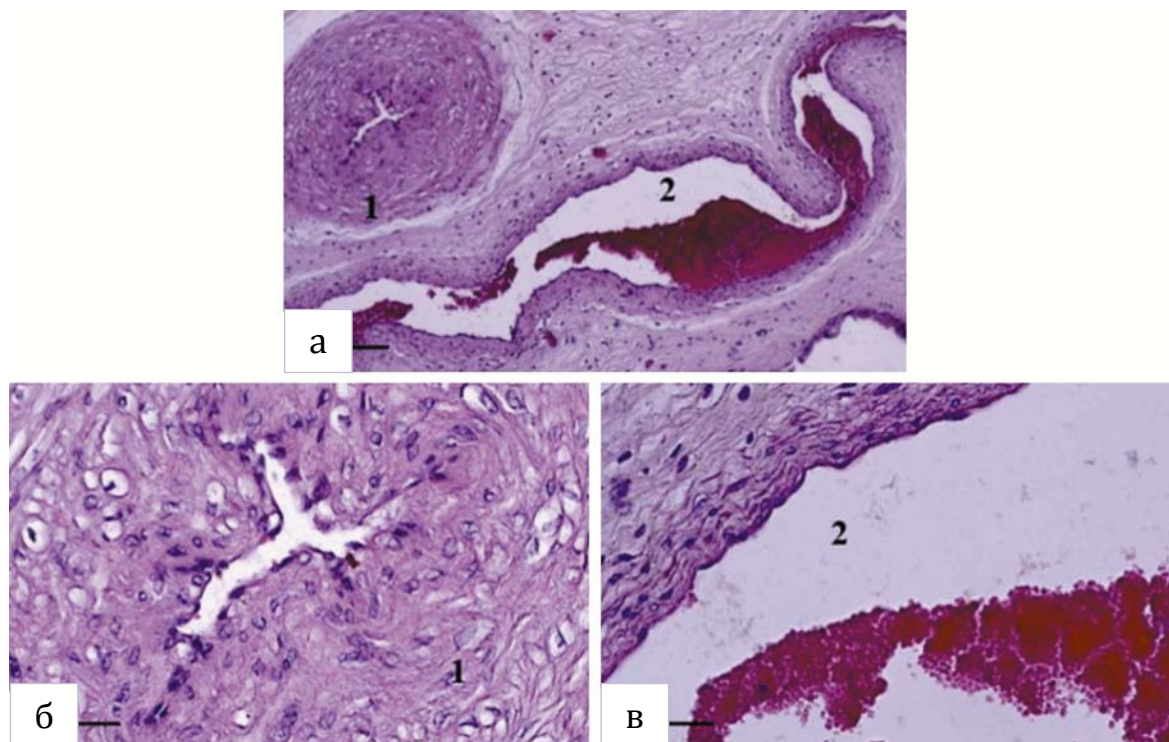


Рис. 2. Артерия (1) и вена (2) пуповины плодных оболочек важенки домашнего северного оленя. Окраска: гематоксилин и эозин. Увеличение: а – $\times 40$; б, в – $\times 400$. Масштабная линейка: 20 мкм

Fig. 2. Artery (1) and vein (2) of the umbilical cord of the fetal membranes of a domestic reindeer. The staining is hematoxylin and eosin. Magnification: а – $\times 40$, б and в – $\times 400$. Scale bar: 20 μm

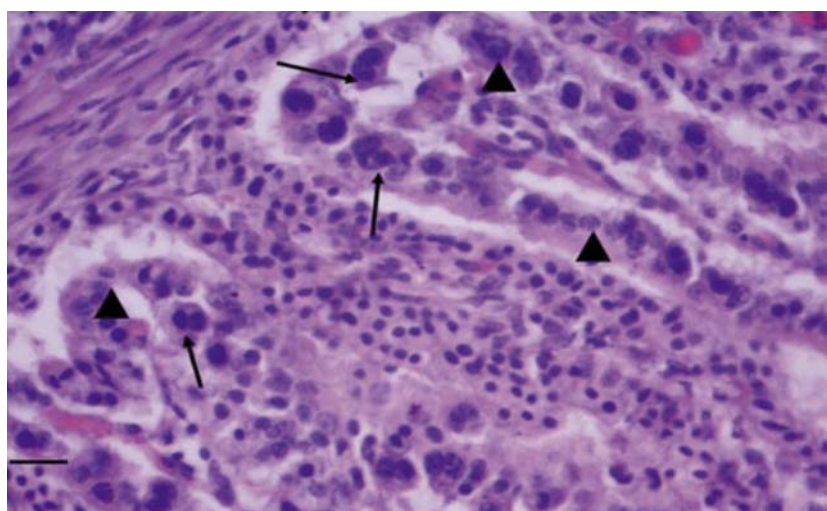


Рис. 3. Ворсинки хориоаллantoиса котиледона важенки северного оленя с расщепленным трофобластом. На представленной иллюстрации отчетливо видны различия между цитотрофобластом (выделен треугольными стрелками) и синцитиотрофобластом (обозначен стрелками). Использована комбинированная окраска: альциановый синий и ШИК-реакция по методике Мак-Мануса, дополнительно окрасили гематоксилином Майера. Увеличение: $\times 400$. Масштабная линейка 50 мкм

Fig. 3. Villi of the chorionalantois of the cotyledon of a female reindeer with a split trophoblast. The illustration clearly shows the differences between the cytotrophoblast (highlighted by triangular arrows) and the syncytiotrophoblast (indicated by arrows). Combined staining was used: Alcian blue and the PAS reaction according to the McManus method, additional staining was carried out with Mayer's hematoxylin. Magnification: $\times 400$. Scale bar: 50 μm

Средняя толщина терминальных ворсин составляла $39,0 \pm 4,9$ мкм. Основную поверхность ворсинок хориоаллантаоиса котиледона занимал двухслойный эпителий, известный как трофобласт. Этот эпителий состоял из двух четко выраженных слоев: цитотрофобласта и синцитиотрофобласта.

На рис. 4 стрелками показан цитотрофобласт – внутренний слой трофобласта, расположенный у базальной мембраны. Он состоял из плоских клеток с заметными ядрами,

которые образовывали извилистый, волнообразный контур. Такое строение обеспечивало плотное покрытие трофобластом ворсинок хориоаллантаоиса котиледона (рис. 5). Толщина синцитиотрофобласта на терминальных ворсинах в среднем составляла $36,7 \pm 0,3$ мкм. Наружный слой, синцитиотрофобласт, представлял собой многоядерную структуру, отдельные участки которой (цитоплазма с ядрами) проникали в углубления базальной мембраны и цитотрофобласта (рис. 6).

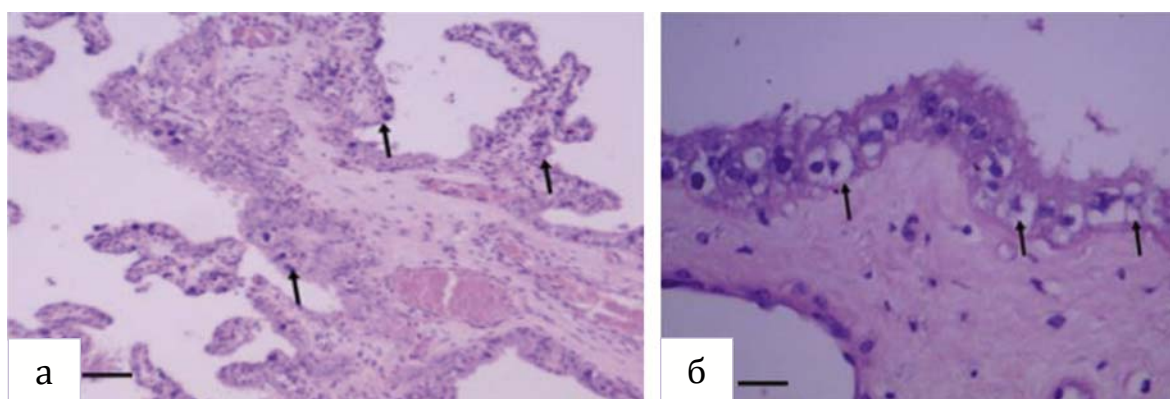


Рис. 4. Фрагмент ворсинки хориона домашнего северного оленя: а – плотный слой трофобласта, покрывающий поверхность ворсинки (стрелки); б – клетки трофобласта, имеющие призматическую форму, с выраженной вакуолизацией цитоплазмы и наличием пигментных включений бурого цвета (стрелки). Окраска гематоксилин-эозином. Увеличение: а – $\times 100$, б – $\times 400$. Масштабная линейка: 20 мкм

Fig. 4. A fragment of a chorionic villus from a domestic reindeer: photomicrograph a shows a dense trophoblast layer covering the villus surface (arrows); photomicrograph б shows prismatic trophoblast cells with pronounced cytoplasmic vacuolation and brown pigment inclusions (arrows). The staining is hematoxylin and eosin. Magnification: а – $\times 100$, б – $\times 400$. Scale bar: 20 μm

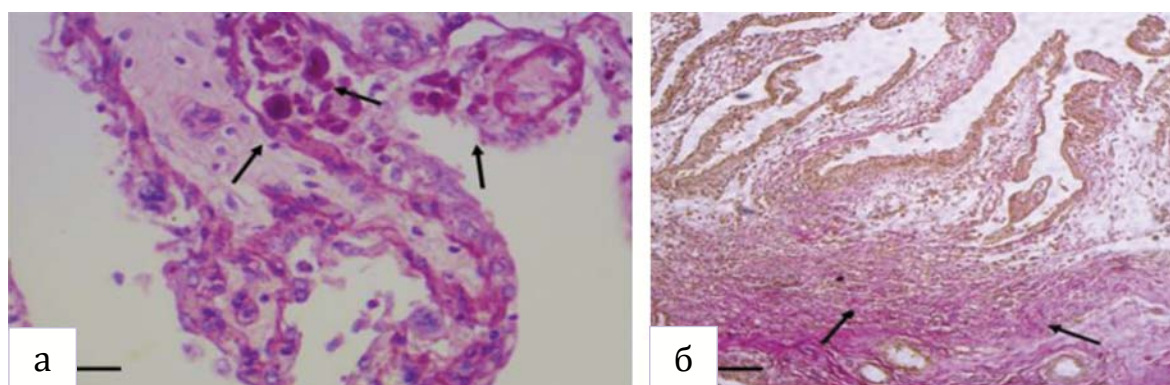


Рис. 5. а) Фрагмент ворсины хориона: цитоплазма высоких призматических эпителиоцитов содержит ШИК-позитивные включения. Окраска: альциановый синий, ШИК-реакция с последующей ядерной окраской гематоксилином Майера. Увеличение: $\times 400$. б) Строма ворсин хориона характеризуется высокой плотностью коллагеновых фибрилл (отмечены стрелками). Окраска по Ван-Гизону. Увеличение: $\times 100$. Масштабная линейка: 20 мкм

Fig. 5. а) A fragment of a chorionic villus: the cytoplasm of high prismatic epitheliocytes contains PAS-positive inclusions. Combined histochemical staining (Alcian blue, PAS reaction) followed by nuclear staining with Mayer's hematoxylin was used. Magnification: $\times 400$. б) The stroma of chorionic villi is characterized by a high density of collagen fibrils (marked with arrows). Van Gieson staining. Magnification: $\times 100$. Scale bar: 20 μm

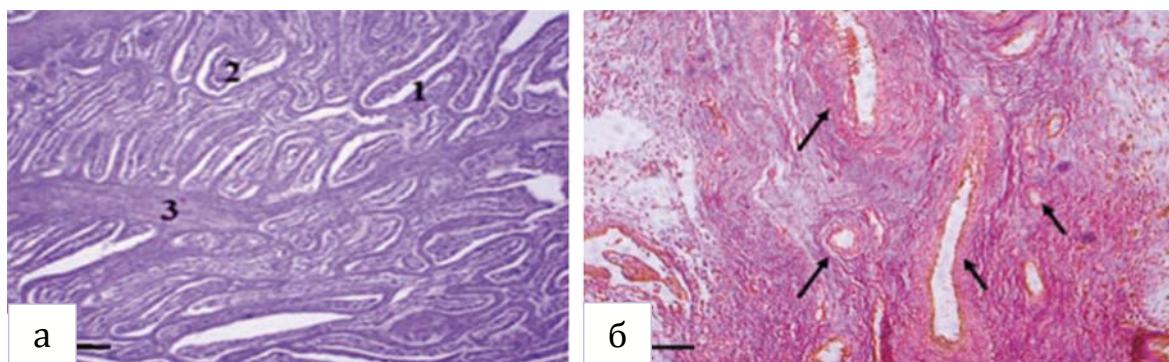


Рис. 6. а) Поперечный разрез карункула с котиледоном, демонстрирующий: 1 – крипты, 2 – ворсины хориона, 3 – перегородки. Окраска: гематоксилин-эозин. Увеличение: $\times 40$. Масштаб: 20 мкм. б) Кровеносные сосуды в ворсинах хориона домашнего северного оленя (обозначены стрелками). Окраска по Ван-Гизону. Увеличение: $\times 100$. Масштабная линейка: 20 мкм

Fig. 6. а) Transverse incision of a caruncle with a cotyledon, demonstrating: 1 – crypts, 2 – chorionic villi, 3 – septa. The staining is hematoxylin and eosin. Magnification: $\times 40$. Scale bar: 20 μm . б) Blood vessels in the villi of the chorion of the reindeer (indicated by arrows). Van Gieson staining. Magnification: $\times 100$. Scale bar: 20 μm

Анализ образцов плаценты выявил наличие выступов амниотической оболочки, покрытых многослойным эпителием. Этот эпителий состоял из высоких призматических клеток, напоминающих железистые структуры. На их верхней поверхности располагалось множество длинных микроворсинок, образующих плотный щетинистый слой. Внутри этих клеток обнаружены многочисленные пузырьки (вакуоли) (рис. 4). Двойное окрашивание на гликозаминогликаны (ГАГ) с использованием альцианового синего и модифицированной реакции ШИК Мак-Мануса показало, что эти включения положительно реагируют на ШИК-реакцию (рис. 5). Это свидетельствует о синтезе нейтральных мукополисахаридов данными клетками и их секреторной активности. В ходе исследования не выявлено признаков острых нарушений кровообращения между маткой и плацентой, таких как обширные кровоизлияния или инфаркты плаценты, а также склеротические изменения стромы или фибриноидная дегенерация ворсин хориона. Тем не менее были замечены некоторые изменения, включая расслоение и отторжение клеток трофобласта ворсин хориона, а также отечность отдельных ворсин. Эти наблюдения, вероятно, свидетельствуют о естественных изменениях плацентарных структур, происходящих перед родами, а не о патологической плацентарной недостаточности на поздних сроках беременности. Основная часть ворсин хориоаллантоиса была покрыта типичным двухслойным эпителием (трофобластом), состоящим из цитотрофобласта

и синцитиотрофобласта. Под ним располагалась хориальная пластинка из ретикулярной волокнистой соединительной ткани. Клетки цитотрофобласта имели различную форму: кубическую, округло-овальную трехъядерную и уплощенную многоугольную двуядерную. Также были обнаружены клетки фибробластического ряда с умеренной или выраженной внутриклеточной вакуолизацией, что придавало им вид колец или просветленных структур. Это указывает на наличие вакуольной дистрофии в эпителиальных клетках ворсин хориоаллантоиса (см. рис. 6).

Отмечается рассеянная полиморфноклеточная инфильтрация в рыхлой волокнистой соединительной ткани ворсин хориона и стромальных элементах. Наблюдается резко выраженная гиперемия капиллярного русла ворсин. Эпителий ворсин хориона кубический, с умеренной внутриклеточной вакуолизацией, поэтому клетки приобретают перстневидную и просветленную морфологию. В клетках фибробластического ряда обнаружены многочисленные полости, заполненные жидкостью (внутриклеточная вакуолизация). Из-за этого клетки теряют свою обычную форму, становясь похожими на кольца (перстневидная морфология) или более прозрачными (просветленная морфология). Эти изменения свидетельствуют о нарушении клеточного метаболизма, известном как вакуольная дистрофия, в эпителиальных клетках, выстилающих ворсины хориона. В отдельных случаях наблюдается отрыв эпителиального слоя от нижележащей соединительной ткани.

Под эпителием находится обильная разветвленная сеть мелких кровеносных сосудов (капилляров), которая переполнена кровью (полнокровие). Распределение процессов разрушения внеклеточного матрикса и начало родов могут регулироваться совместным действием плода и материнских тканей. Вместе с тем причины отслойки плодных оболочек после рождения детеныша у домашнего северного оленя почти не исследованы, а существующие гипотезы не подтверждены иммуногистохимическими методами.

Исследование, посвященное морфологии плаценты у корейского водяного оленя (*Hydropotes inermis argropus*), выявило сходство его с морфологией северного оленя (*R. tarandus tarandus*) [Sohn et al., 2021]. Плаценты у этих видов обладают овальной формой и сложной структурой ворсин, разделенных на три distinct layer: глубокий, средний и поверхностный. В случае с северным оленем биноклеарные клетки трофобласта в основном концентрируются в глубоком слое, что согласуется с синэпителиохориальным типом плаценты. Установлено, что трехъядерные клетки эпителия матки свидетельствуют о миграции двуядерных клеток трофобласта белохвостого оленя и являются маркерами динамики двуядерных клеток плаценты у различных диких жвачных животных [Wooding et al., 2018]. Наша работа также показала, что у домашнего северного оленя плацентомы важенок содержат двуядерные клетки трофобласта (15–20 %), которые способны мигрировать и сливаться с клетками, выстилающими крипты карункулов матки, формируя тринуклеатные гибридные клетки и синцитиальные бляшки. В отличие от водяного оленя у северного оленя под эпителием располагается густая разветвленная сеть капилляров с выраженным полнокровием (гиперемией) [Foster et al., 2025]. Капилляры ворсин сильно наполнены кровью, что свидетельствует о ярко выраженной гиперемии. Гипоксия, или недостаток кислорода, негативно влияет на репродуктивные процессы у млекопитающих, вызывая осложнения во время беременности [Qumsiyeh, Handal, 2022]. Известно, что гипоксия, то есть недостаток кислорода, может негативно сказываться на репродуктивной системе млекопитающих, приводя к осложнениям в период беременности. При изучении плацентации у голубой антилопы гну (*Connochaetes taurinus*) [Wilsher et al., 2019] установили, что шейка матки разделена на левую и правую части, это ограничивает плацентацию одним ипсилатеральным рогом. Плацента типичная для жвачных животных синэпителиохориальная макрокотиледонная,

с многочисленными плоскими плацентами, развивающимися в роге беременной матки. В просвете как беременного, так и небеременного рога матки накапливалось значительное количество экзокринной секреции, а между плацентами наблюдалось разрастание трофобласта в предполагаемые ворсинки. Клетки трофобласта межлепесткового, но не лепесткового аллантохориона интенсивно окрашивались, что указывает на вероятную секрецию прогестерона. Исследование охватило анализ маток пяти беременных импал, находившихся на сроке от 49 до 113 дней, что составляет период с начала беременности до ее завершения (190 дней) [Wilsher et al., 2020]. Анализ проводился с использованием гистологического и иммуногистохимического подходов. Структура плацентации у импал, как и у других жвачных животных, демонстрирует глубокое проникновение ворсин эмбриональной ткани в крипты материнской плаценты. Несмотря на общий тип плацентации, по структуре и биохимическим характеристикам плацента импалы значительно отличается от плаценты других жвачных животных, в том числе домашнего северного оленя. При изучении структуры плаценты важенок домашнего северного оленя выявили особенность в строении опорной ткани (стромы) котиледона, которая была рыхлой и состояла из тонких коллагеновых волокон (см. рис. 4). Основным компонентом межклеточного вещества были кислые мукополисахариды. В соединительной ткани ворсин хориоаллантоиса присутствовало небольшое количество макрофагов. Однако, в отличие от результатов исследования плацент крупного и мелкого рогатого скота, клетки, подобные клеткам Кащенко – Гофбауэра, обнаружены в очень малом количестве. Сосудистая сеть котиледона была представлена тонкими капиллярами, в которых находилось множество эритроцитов. Большинство фетальных капилляров располагались в центре ворсин и под эпителием (см. рис. 5). Стенки этих капилляров состояли из одного слоя эндотелиальных клеток. Визуальный анализ показал, что большинство основных и конечных ворсин были зрелыми и имели хорошее кровенаполнение.

Выводы

Анализ структуры плаценты северного оленя на поздних сроках беременности выявил ряд следующих характерных особенностей.

Строение ворсин и их взаимодействие:

– ворсины хориоаллантоиса в котиледонах были равномерно распределены по всей поверхности плацентом;

– важно отметить, что между этими ворсинками и железистым эпителием маточных крипт (карункулов) не наблюдалось плотного слияния;

– на основании этих данных эмбриональный орган северного оленя на поздних стадиях беременности можно классифицировать как син-эпителиохориально-аллантаоисную плаценту;

кровообращение и прочность:

– обнаружено, что фетальная часть плаценты, в том числе амниотическая оболочка и различные типы ворсин хориоаллантаоиса, отличается высокой степенью развития кровеносных сосудов, что позволяет большому объему крови поступать в плаценту;

– плотная строма амниотической оболочки и ворсин хориоаллантаоиса, состоящая преимущественно из коллагеновых волокон, обеспечивает плаценте северного оленя высокую прочность;

функция трофобласта:

– обнаружены специфические трофобластические клетки, которые, предположительно, отвечают за синтез и секрецию нейтральных мукопротеинов, а также, возможно, гликогена;

особенности плацентом и отделение плаценты:

– плацентомы у важенок домашнего северного оленя, как правило, различаются по размеру и количеству;

– у важенок северного оленя отделение плаценты происходит без существенного повреждения клеток обоих типов;

– трофобласт активно поглощают эритроциты, накапливая в себе железосодержащий пигмент;

– хориоаллантаоис плотно прилегает к амниону, но не срастается с ним;

двуядерные клетки трофобласта:

– плацентомы важенок северного оленя содержат двуядерные клетки трофобласта (15–20 %);

– эти клетки способны мигрировать и сливаться с клетками, выстилающими крипты карункулов матки, формируя тринуклеатные гибридные клетки и синцитиальные бляшки.

В целом выявленные особенности гистоархитектоники плаценты домашнего северного оленя, вероятно, являются отражением усиления адаптационных возможностей этого вида жвачных млекопитающих к успешному вынашиванию и рождению потомства в экстремальных условиях арктического климата Республики Саха (Якутия).

Литература

Авдеенко В. С., Горбаков М. Е., Мороз А. И. Распределение металлопротеиназ межклеточного матрикса ворсин аллантаохориона котиледонов и крипт

карункулов коров с плацентарной недостаточностью // Труды Карельского научного центра РАН. 2024а. № 7. С. 37–46. doi: 10.17076/eb1970

Авдеенко В. С., Мороз А. И., Сафронов Д. И., Финагеев В. Ю., Макавичик С. П., Моисеева К. А. Патоморфологические изменения и иммунолокализация матриксных металлопротеиназ в плаценте коров при задержании последа // Вестник российской сельскохозяйственной науки. 2024б. № 5. С. 94–101. doi: 10.31857/S2500208224050195

Крутикова А. А., Беликова А. О., Пегливанян Г. К., Ширяев Г. В., Никиткина Е. В., Мусидрай А. А., Богданова С. С. Особенности гормонального фона самок северного оленя (*Rangifer tarandus*) на разных стадиях полового цикла // Международный вестник ветеринарии. 2024. № 4. С. 467–473. doi: 10.52419/issn2072-2419.2024.4.467

Федоров В. И., Слепцов Е. С., Племяшов К. В. Особенности течения послеродового периода у важенок северных домашних оленей, ее морфофизиология и поведенческие реакции на Северо-Востоке России (Республика Саха) // Генетика и разведение животных. 2020. № 3. С. 99–105. doi: 10.31043/2410-2733-2020-3-99-105

Acuña F., Gualdoni G. S., Rivollier F., Barril C., Portiansky E. L., Barbeito C. G., Cebal E. Differential remodelling of endometrial extracellular matrix in the non-pregnant uterus of *Lagostomus maximus* as a potential mechanism underlying embryonic death // Animals. 2025. Vol. 15, no. 4. P. 542. doi: 10.3390/ani15040542

Chen L., Qiu Q., Jiang Y., Wang K., Lin Z., Li Z., Bibi F., Yang Y., Wang J., Nie W., Su W., Liu G., Li Q., Fu W., Pan X., Liu C., Yang J., Zhang C., Yin Y., Wang Y., Zhao Y., Zhang C., Wang Z., Qin Y., Liu W., Wang B., Ren Y., Zhang R., Zeng Y., da Fonseca R. R., Wei B., Li R., Wan W., Zhao R., Zhu W., Wang Y., Duan S., Gao Y., Zhang Y. E., Chen C., Hvilsom C., Epps C. W., Chemnick L. G., Dong Y., Mirarab S., Siegmund H. R., Ryder O. A., Gilbert M. T. P., Lewin H. A., Zhang G., Heller R., Wang W. Large-scale ruminant genome sequencing provides insights into their evolution and distinct traits // Science. 2019. Vol. 364. eaav6202. doi: 10.1126/science.aav6202

Fedorov V. I., Sleptsov E. S., Vinokurov N. V., Ippolitova T. V., Koryakina L. P., Iskandarov M. I. Birth and afterbirth period in mares of the Yakut breed // Reprod. Domest. Anim. 2019. Vol. 54, no. S3. P. 87–88. doi: 10.1111/rda.13528

Foster A., Heawood K., Ruder M., Ecroyd S. Reindeer // Deer Veterinary Medicine / A. Foster (ed.). West Sussex: John Wiley & Sons, 2025. P. 385–394. doi: 10.1002/9781394221370.ch31

Holst B. S., Engelman A., Gröndahl G., Gunnarsson L., Haaland A. H., Hielm-Björkman A., Moe L., Rhodin M., Rönnberg H., Strähle M., Toljander Y., Kristensen A. T., Gustavsson M. H. Companion animal and equine clinical research: a Nordic perspective // Acta Vet. Scand. 2023. Vol. 67, no. 1. P. 3. doi: 10.1186/s13028-024-00787-1

Lee J.-H., Oh M.-G., Kim S.-H. Reconstitution of caruncle placenta through the 20 α -HSD/Casp-3 apoptotic pathway during early pregnancy in bovines // Cells. 2022. Vol. 12(1). P. 162. doi: 10.3390/cells12010162

MacGeady T. A., Quinn P. J., Fitzpatrick E. S., Ryan M. T., Kilroy D., Lonergan P. Forms of implantation and placentation // *Veterinary Embryology*. 2nd ed. West Sussex: John Wiley & Sons, 2017. P. 92–111.

Meng X., Aryal A., Tait A., Raubenhiemer D., Wu J., Ma Z., Sheng Y., Li D., Liu F., Meng F., Wang P., Zeng Z., Guo Y., Ge X., Shi Q., Wang W. Population trends, distribution and conservation status of semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus*) in China // *J. for Nat. Conservation*. 2014. Vol. 22, no. 6. P. 539–546. doi: 10.1016/j.jnc.2014.08.008

Oh J., Kim Y. K., Yasuda M., Koyabu D., Kimura J. Cranial suture closure pattern in water deer and implications of suture evolution in cervids // *Mamm. Biol.* 2017. Vol. 86. P. 17–20. doi: 10.1016/j.mambio.2017.03.004

Oleński K., Kamiński S., Tokarska M., Hering D. M. Subset of SNPs for parental identification in European Bison Lowland-Białowieża line (*Bison bonasus bonasus*) // *Conserv. Genet. Resour.* 2018. No. 10. P. 1–6. doi: 10.1007/s12686-017-0768-3

Qumsiyeh M., Handal E. N. Adaptive nature of chromosome variation in placental mammals and applicability to domestication and invasiveness // *Hystrix*. 2022. Vol. 33, no. 2. P. 102. doi: 10.4404/hystrix-00509-2021

Sohn J. H., Yamane S., Saitoh Y., Kusakabe K. T., Kimura J., Kiso Y. Morphology of placentome in Korean water deer *Hydropotes inermis argropus* // *J. Vet. Med. Sci.* 2021. Vol. 83(7). P. 1081–1085. doi: 10.1292/jvms.21-0158

Wilkerson C. D., Mahoney S. P., Carr S. M. Post-glacial recolonization of insular Newfoundland across the Strait of Belle Isle gave rise to an endemic subspecies of woodland caribou, *Rangifer tarandus terranova* (Bangs, 1896): Evidence from mtDNA haplotypes // *Genome*. 2018. Vol. 61, no. 8. P. 575–585. doi: 10.1139/gen-2017-0199

Wilsher S., Greenwood R. E. S., Mahon G. D., Allen W. R. Placentation and hormonal maintenance of pregnancy in the impala (*Aepyceros melampus*) // *Placenta*. 2020. No. 95. P. 91–105. doi: 10.1016/j.placenta.2020.04.009

Wilsher S., Stansfield F., Allen W. R. Placentation in the blue wildebeest (*Connochaetes taurinus*) // *Placenta*. 2019. No. 82. P. 46–56. doi: 10.1016/j.placenta.2019.05.008

Wooding F. B. P., Osborn D., Killian G. J. Trinucleate uterine epithelial cells as evidence for White-tail Deer trophoblast binucleate cell migration and as markers of placental binucleate cell dynamics in a variety of wild ruminants // *Placenta*. 2018. Vol. 62. P. 34–42. doi: 10.1016/j.placenta.2017.12.012

References

Acuña F., Gualdoni G. S., Rivollier F., Barril C., Portiansky E. L., Barbeito C. G., Cebal E. Differential remodelling of endometrial extracellular matrix in the non-pregnant uterus of *Lagostomus maximus* as a potential mechanism underlying embryonic death. *Animals*. 2025;15(4):542. doi: 10.3390/ani15040542

Avdeenko V. S., Gorbakov M. E., Moroz A. I. Metalloproteinase distribution in the intercellular matrix of chorioallantoic villi and caruncular crypts in cows with

placental insufficiency. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024;7:37–46. (In Russ.). doi: 10.17076/eb1970

Avdeenko V. S., Moroz A. I., Safronov D. I., Finageev V. Yu., Makavchik S. P., Moiseeva K. A. Pathomorphological changes and immunolocalization of matrix metalloproteinases in the placenta of cows during after-birth retention. *Vestnik Rossijskoi sel'skokhozyaistvennoi nauki = Bulletin of Russian Agricultural Science*. 2024;5:94–101. (In Russ.). doi: 10.31857/S2500208224050195

Chen L., Qiu Q., Jiang Y., Wang K., Lin Z., Li Z., Bibi F., Yang Y., Wang J., Nie W., Su W., Liu G., Li Q., Fu W., Pan X., Liu C., Yang J., Zhang C., Yin Y., Wang Y., Zhao Y., Zhang C., Wang Z., Qin Y., Liu W., Wang B., Ren Y., Zhang R., Zeng Y., da Fonseca R. R., Wei B., Li R., Wan W., Zhao R., Zhu W., Wang Y., Duan S., Gao Y., Zhang Y. E., Chen C., Hvilsom C., Epps C. W., Chemnick L. G., Dong Y., Mirarab S., Siegmund H. R., Ryder O. A., Gilbert M. T. P., Lewin H. A., Zhang G., Heller R., Wang W. Large-scale ruminant genome sequencing provides insights into their evolution and distinct traits. *Science*. 2019;364:eaav6202. doi: 10.1126/science.aav6202

Fedorov V. I., Sleptsov E. S., Plemyashov K. V. Peculiarities of the course of the postpartum period in domestic reindeer females, its morphophysiology and behavioral reactions in the North-East of Russia (Republic of Sakha). *Genetika i razvedenie zhivotnykh = Genetics and Animal Breeding*. 2020;3:99–105. (In Russ.). doi: 10.31043/2410-2733-2020-3-99-105

Fedorov V. I., Sleptsov E. S., Vinokurov N. V., Ippolitova T. V., Koryakina L. P., Iskandarov M. I. Birth and afterbirth period in mares of the Yakut breed. *Reprod. Domest. Anim.* 2019;54(S3):87–88. doi: 10.1111/rda.13528

Foster A., Heawood K., Ruder M., Ecroyd S. Reindeer. *Deer Veterinary Medicine*. West Sussex: John Wiley & Sons; 2025. P. 385–394. doi: 10.1002/9781394221370.ch31

Holst B. S., Engelman A., Gröndahl G., Gunnarsson L., Haaland A. H., Hielm-Björkman A., Moe L., Rhodin M., Rönnberg H., Strähle M., Toljander Y., Kristensen A. T., Gustavsson M. H. Companion animal and equine clinical research: a Nordic perspective. *Acta Vet. Scand.* 2023;67(1):3. doi: 10.1186/s13028-024-00787-1

Krutikova A. A., Belikova A. O., Peglivanyan G. K., Shiryayev G. V., Nikitkina E. V., Musidrai A. A., Bogdanova S. S. Features of the hormonal background of female reindeer (*Rangifer tarandus*) at different stages of the sexual cycle. *Mezhdunarodnyi vestnik veterinarii = International Bulletin of Veterinary Medicine*. 2024;4:467–473. (In Russ.). doi: 10.52419/issn2072-2419.2024.4.467

Lee J.-H., Oh M.-G., Kim S.-H. Reconstitution of caruncle placenta through the 20α-HSD/Casp-3 apoptotic pathway during early pregnancy in bovines. *Cells*. 2022;12(1):162. doi: 10.3390/cells12010162

MacGeady T. A., Quinn P. J., Fitzpatrick E. S., Ryan M. T., Kilroy D., Lonergan P. Forms of implantation and placentation. *Veterinary Embryology*. 2nd ed. West Sussex: John Wiley & Sons; 2017. P. 92–111.

Meng X., Aryal A., Tait A., Raubenhiemer D., Wu J., Ma Z., Sheng Y., Li D., Liu F., Meng F., Wang P., Zeng Z., Guo Y., Ge X., Shi Q., Wang W. Population trends, distribution and conservation status of semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus*) in China. *J. for Nat. Conservation*. 2014;22(6):539–546. doi: 10.1016/j.jnc.2014.08.008

Oh J., Kim Y. K., Yasuda M., Koyabu D., Kimura J. Cranial suture closure pattern in water deer and implications of suture evolution in cervids. *Mamm. Biol.* 2017;86:17–20. doi: 10.1016/j.mambio.2017.03.004

Oleński K., Kamiński S., Tokarska M., Hering D. M. Subset of SNPs for parental identification in European Bison Lowland-Białowieża line (*Bison bonasus bonasus*). *Conserv. Genet. Resour.* 2018;10:1–6. doi: 10.1007/s12686-017-0768-3

Qumsiyeh M., Handal E. N. Adaptive nature of chromosome variation in placental mammals and applicability to domestication and invasiveness. *Hystrix*. 2022;33(2):102. doi: 10.4404/hystrix-00509-2021

Sohn J. H., Yamane S., Saitoh Y., Kusakabe K. T., Kimura J., Kiso Y. Morphology of placentome in Korean

water deer *Hydropotes inermis argropus*. *J. Vet. Med. Sci.* 2021;83(7):1081–1085. doi: 10.1292/jvms.21-0158

Wilkinson C. D., Mahoney S. P., Carr S. M. Post-glacial recolonization of insular Newfoundland across the Strait of Belle Isle gave rise to an endemic subspecies of woodland caribou, *Rangifer tarandus terranovae* (Bangs, 1896): Evidence from mtDNA haplotypes. *Genome*. 2018;61(8):575–585. doi: 10.1139/gen-2017-0199

Wilsher S., Greenwood R. E. S., Mahon G. D., Allen W. R. Placentation and hormonal maintenance of pregnancy in the impala (*Aepyceros melampus*). *Placenta*. 2020;95:91–105. doi: 10.1016/j.placenta.2020.04.009

Wilsher S., Stansfield F., Allen W. R. Placentation in the blue wildebeest (*Connochaetes taurinus*). *Placenta*. 2019;82:46–56. doi: 10.1016/j.placenta.2019.05.008

Wooding F. B. P., Osborn D., Killian G. J. Trinucleate uterine epithelial cells as evidence for White-tail Deer trophoblast binucleate cell migration and as markers of placental binucleate cell dynamics in a variety of wild ruminants. *Placenta*. 2018;62:34–42. doi: 10.1016/j.placenta.2017.12.012

Поступила в редакцию / received: 03.10.2025; принята к публикации / accepted: 17.03.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Авдеенко Владимир Семенович

д-р вет. наук, профессор кафедры генетических и репродуктивных биотехнологий

e-mail: avdeenko0106@mail.ru

Пестерев Еремей Владимирович

студент

e-mail: uol.uol090909@gmail.com

Сафронов Данил Игнатьевич

канд. вет. наук, доцент кафедры биологии, экологии и гистологии

e-mail: danysafron@mail.ru

Нифонтов Константин Револьевич

канд. вет. наук, доцент, проректор по науке

e-mail: kosnif@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Avdeenko, Vladimir

Dr. Sci. (Vet.), Professor

Pesterev, Eremey

Student

Safronov, Danil

Cand. Sci. (Vet.), Associate Professor

Nifontov, Konstantin

Cand. Sci. (Vet.), Associate Professor, Vice Rector