

ANNA PECIO^{1*} , ANNA M. DYMEK² 

* Autor korespondencyjny / Corresponding author: anna.pecio@uj.edu.pl

¹ Zakład Anatomii Porównawczej, Instytut Zoologii i Badań Biomedycznych, Wydział Biologii, Uniwersytet Jagielloński, Gronostajowa 9, 30-387 Kraków

Department of Comparative Anatomy, Institute of Zoology and Biomedical Research, Faculty of Biology, Jagiellonian University, Gronostajowa 9, Kraków 30-387, Poland

² Zakład Hodowli Drobego Inwentarza, Instytut Zootechniki – Państwowy Instytut Badawczy, 32-083 Balice k. Krakowa

Department of Small Livestock Breeding, National Research Institute of Animal Production, 32-083 Balice n. Kraków, Poland

Bezsporne kryteria współczesnej klasyfikacji rozrodu zwierząt

Ultimate criteria for the modern classification of animal reproduction

DOI: <https://doi.org/10.12775/KOSMOS.2025.031>

Abstrakt

Obecna klasyfikacja rozrodu na jajorodność i żyworodność stosuje następujące kryteria: produktu uwalnianego przez samice (gametę/jajo *versus* zarodek) oraz źródła pokarmu/energii dla rozwoju zarodka. Jajorodność, pierwotna strategia występuje w każdej z gromad kręgowców. Charakteryzuje się składaniem jaj lub rozwijających się zarodków w osłonkach zawierających obligatoryjnie żółtko powstałe podczas witellogenety. Żyworodność wykształciła się z jajorodności poprzez wydłużanie czasu przetrzymywania zarodków w organizmie samicy. Początkowe formy żyworodności (obecnie ż. lecytotroficzna) sprawiały trudności w klasyfikacji, zwłaszcza u ryb chrzęstnoszkieletowych, płazów i gadów, u których stosowano dawniej termin „jajożyworodność”. Żyworodność pojawiła się niezależnie u przedstawicieli każdej z gromad kręgowców, z wyjątkiem ptaków, charakteryzując się coraz dłuższym przetrzymywaniem zarodków w drogach układu

rozrodczego samicy (ciąża) po wyczerpaniu się żółtka. Sprzyjało to ochronie, wzrostowi masy ciała oraz zaawansowaniu rozwoju zarodka, kosztem dostarczania substancji odżywczych przez samicę (matrotrofia), wchłanianych przez powierzchnię ciała, pobieranych przez układ pokarmowy lub przekazywanych przez łożyska. Podobne adaptacje wytworzyły niektóre gatunki ryb i płazów inkubując zarodki poza układem rozrodczym samicy.

Słowa kluczowe: jajorodność, żyworodność, kręgowce, lecytotrofia, matrotrofia, inkubacja zarodków

Abstract

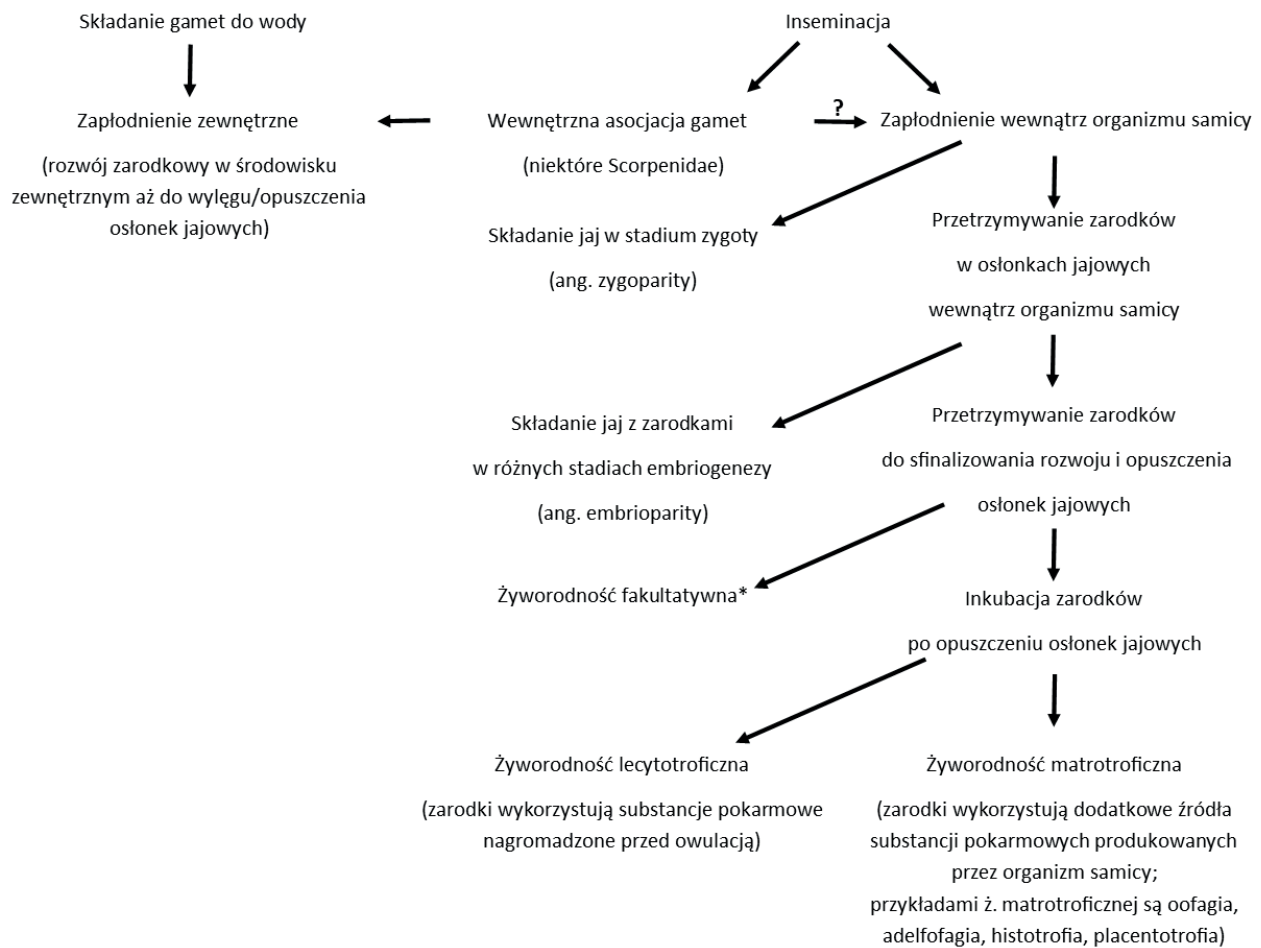
Modern classification of animal reproduction into oviparity and viviparity is based on two criteria: the product that exits the female (a gamete or egg/an neonate), and the source of fetal nutrition (yolk/matrotrophy). Oviparity, present in all vertebrate classes, involves depositing gametes or embryos in yolk-filled envelopes formed during vitellogenesis. Viviparity evolved from oviparity through extended embryonic retention. Early forms of viviparity, now termed lecithotrophic viviparity, were difficult to classify, especially in cartilaginous fishes, amphibians, and reptiles, previously grouped as “ovoviviparous.” Viviparity arose many times and independently in all vertebrates, except birds and is defined by prolonged gestation, also after yolk depletion. This shift enhanced fetal protection, increased body mass, and allow for more advanced development. It also required maternal nutrient delivery (matrotrophy), taking through absorption, ingestion, or placental exchange. Similar protective strategies evolved in some fish and amphibians, that incubate embryos outside the female reproductive tract.

Keywords: oviparity, viviparity, vertebrate, lecithotrophy, matrotrophy, incubation

WPROWADZENIE

Ponad 540 mln lat ewolucji kręgowców wytworzyło niezwykle zróżnicowane strategie rozrodcze, umożliwiające prawidłowy rozwój i przeżycie potomstwa do czasu uzyskania dojrzałości płciowej i osiągnięcia przez nie sukcesu rozrodczego. W każdej z gromad obserwujemy dominację jednej ze strategii rozrodu, czyli jajorodności lub żyworodności, w których liczba potomstwa oraz długość rozwoju zarodkowego i stan jego dojrzałości po wylęgu lub porodzie przedstawia szerokie spektrum stadiów – np. stadium larwalne, osobniki niedojrzałe i wymagające opieki oraz dostarczania im pokarmu po osobniki samodzielne. Ewolucję strategii rozrodczych wśród kręgowców zobrazowano na Rycinie 1, natomiast zestawienie występowania poszczególnych strategii rozrodczych w różnych taksonach zwierząt kręgowych przedstawiono w Tabeli 1. Opuszczanie osłonek jajowych może mieć miejsce zaraz po złożeniu jaja, a czasem może się zdarzyć, że wylęg

poprzedzi poród. W takiej sytuacji uwolnione organizmy mają prawie identyczny stan rozwoju, ale produktem finalnym samicy jest jajo lub noworodek, a więc strategie rozrodu w powyższym przykładzie są definiowane odpowiednio jako jajorodność lub żyworodność, co ilustruje jak obie strategie mogą się przenikać i zmieniać w zależności od sytuacji i warunków środowiska życia danego gatunku. Takich przykładów dostarczają strategie niektórych gatunków ryb chrzęstnoszkieletowych (np. *Galeus arae*) oraz gadów łuskonośnych. Przykładem są dwa gatunki scynków, *Lerista bougenvillii* i *Saiphos equallis* (Fairbairn i in., 1998; Parsons i Candleri, 1986; Qualls i Shine, 1980; Whittington i in., 2022) oraz jaszczurki żyworódki *Zootoca vivipara* (Heulin i in., 1993), u których obserwujemy zarówno jajorodność jak i żyworodność. Obecność obu strategii oznacza, że długość przetrzymywania zarodków jest zależna od czynników środowiskowych. Populacje, które występują w najbardziej południowych obszarach zasięgu są zazwyczaj jajorodne, co ozna-



*te same gatunki w różnych oddalonych od siebie populacjach mogą być jajorodne lub żyworośćne

Ryc. 1. Schemat przedstawiający losy rozwijających się zarodków po zapłodnieniu zewnętrznym i inseminacji

cza, że samice krócej przetrzymują zarodki w drogach rodnych. Ten sposób rozrodu zapewne daje możliwość uchronienia się obciążonym zarodkami samicom przed drapieżnikami, a nie zmniejsza ich sukcesu rozrodczego, gdyż wysoka temperatura rejonów południowych Europy zapewnia szybki rozwój zarodków i ich wczesne wylęganie. W rejonach północnych ciężarne samice poddają się solaryzacji (nagrzewaniu w słońcu), przyspieszając w ten sposób rozwój zarodków i poród, który ma umożliwić młodym osobnikom nagromadzenie zasobów energetycznych na przeżycie najbliższej zimy. Powyższe gatunki są niezwykle cennymi obiektami badań w tworzeniu scenariusza ewolucji żywo-

rodności, gdyż reprezentują stan przejściowy zależny od czasu inkubacji zarodków.

Niewątpliwie najbardziej pierwotnym rodzajem rozrodu była jajorodność, w której haploidalne gamety uwalniane były do wody, w następstwie czego ich fuzja następowała w środowisku zewnętrznym. Materiał energetyczny umożliwiający rozwój zarodka pochodził z żółtka zdeponowanego w oocyocie w trakcie oogenezy (witellogenezy), a więc przed zapłodnieniem. Po pojawieniu się inseminacji, czyli wprowadzenia plemników do dróg układu rozrodczego samicy, pojawiała się możliwość zapłodnienia jaj wewnątrz jej układu rozrodczego. Składanie jaj mogło następować od razu lub po upływie pew-

nego czasu. Ten etap ewolucji eliminował w dużej mierze marnotrawienie gamet, szczególnie kosztownych energetycznie oocytów, wynikający z ich rozpraszania się w wodzie. Kolejnym etapem była możliwość magazynowania plemników zachowujących zdolność do zapłodnienia przez dłuższy czas, która umożliwiła fuzję gamet i składanie jaj niezależnie od obecności samców w najbardziej korzystnym czasie i miejscu zapewniającym dalszy bezpieczny rozwój zarodków (Dymek i Pecio, 2018; Pecio, 2001, 2010). Zapłodnienie wewnętrzne umożliwiało też wydłużanie czasu przechowywania zarodków chroniąc je w okresie, w którym są najbardziej narażone na presję drapieżników i zmienne warunki środowiska. Składanie jaj, z których w krótkim czasie po złożeniu wylęgłyby się bardziej zaawansowane w rozwoju osobniki, wymagało deponowania coraz większych ilości zapasów energetycznych, zapewniających długotrwały rozwój w drogach układu rozrodczego samic. Żyworodność ewoluowała z jajorodności, w której wydłużał się czas przetrzymywania zarodków zaopatrzonych w wystarczającą ilość substancji energetycznych, zapewniających kompletny rozwój narządów, głównie zmysłów i ruchu. Pierwsze etapy ewolucji żyworodności dotyczyły organizmów wykorzystujących żółtko jako substrat energetyczny (patrz dalej: żyworodność lecytotroficzna). To właśnie te przykłady sprawiały problemy w definiowaniu rodzaju rozrodu w przypadkach wielu gatunków ryb chrzęstnoszkieletowych, płazów i gadów. Najczęściej ten rodzaj rozrodu określano terminem jajożyworodność. W pierwotnym zamiarze miał on oznaczać całkowity rozwój zarodka wykorzystującego zapasy oocytu, który odbywał się wewnątrz osłonek jajowych, a poród był równoczesny z wylęgnięciem się. W literaturze na temat biologii rozrodu zwierząt pojawia się wiele spektakularnych przykładów, gdyż niektórzy badacze nadal używają terminu jajożyworodność w odniesieniu nie tylko do powyżej opisanego przykładu. Badacz nie zawsze dysponuje bezpośrednią obserwacją finalnego etapu rozrodu, stąd w jego mniemaniu termin jajożyworodność wydaje się zasadny w odniesieniu do gatunków, które składają jaja, jak i rodzą żywe

organizmy. Wprowadza to wiele rozbieżnych danych, które są następnie wielokrotnie powielane. Przedstawione poniżej kryteria w klasyfikacji rodzajów rozrodu na jajorodność i żyworodność z uwzględnieniem źródeł składników odżywczych, zapewniających rozwój zarodków, są wystarczającymi terminami definiującymi rozmnażanie się zwierząt.

JAJORODNOŚĆ I ŻYWORODNOŚĆ – DYCHOTOMICZNA KLASYFIKACJA ROZRODU WG ARYSTOTELESA I OBECNIE

Pierwsze wzmianki dotyczące dwóch rodzajów rozrodu zwierząt, czyli jajorodności i żyworodności, spotykamy w dziełach Arystotelesa (384–322 p.n.e.). Ten znakomity badacz prowadził swoje obserwacje niezwykle starannie i wszechstronnie, wzbudzając zachwyt „*bogactwem zaobserwowanych przez niego szczegółów, rozległością poruszanych problemów oraz ich wnikliwą interpretacją*” (Siwek 1979). W traktacie *De generatione animalium* („O rodzeniu się zwierząt”) Arystoteles wymienia zwierzęta żyworodne pisząc: „...do nich należą ludzie, konie, psy i wszystkie zwierzęta pokryte włosiem, a spośród zwierząt wodnych delfiny, wieloryby i walenie”, a także dodaje, że... „*Chrzęstkowate (Cartilaginea) oraz żmije wydają na świat jestestwa żywe...*”. Pisał on też o różnicach w anatomii macic zwierząt jajo- i żyworodnych, o ich położeniu i umięśnieniu. Oryginalne rękopisy Arystotelesa zaginęły. Te, które znamy dzisiaj, pochodzą z późniejszych kopii, głównie z około X wieku. W średniowieczu dzieła Arystotelesa zostały przetłumaczone na język łaciński, co stało się kluczowe dla rozpowszechniania jego wiedzy. Pierwsze znane manuskrypty Arystotelesa pochodzą z IX–X wieku. Dzisiejszy stan badań nad spuścizną arystotelesowską nie budzi wątpliwości dotyczących autentyczności traktatu *De generatione animalium*. Problemem jednak nadal pozostaje kwestia, czy pewne ustępy zachowują wiernie myśl Arystotelesa i są wiarygodne po 1200 latach czy też mogły zostać przekształcone w odległej przeszłości (Siwek 1979).

Ten dychotomiczny podział sposobów rozrodu na jajorodność i żyworodność został przyjęty

de novo przez badaczy zajmujących się biologią rozrodu kręgowców w aspekcie porównawczym wśród ryb chrzęstnoszkieletowych (Hamlett, 1989, 2005, 2008) i ryb o szkielecie kostnym, promieniopłetwych Actinopterygii (Wourms, 1977, 1981, 1994, 1997, 1998; Wourms i Lombardi, 1988, 1992), płazów (Wake, 1977, 1980a i b; 1992a i b; 2002) i owodniowców (Blackburn, 1982, 1985, 1992, 2005, Blackburn in., 2015; Blackburn i Zeller, 2003). Zaproponowali oni również wyeliminowanie trójdzielnego podziału włączającego termin jajożyworodność, który był stosowany nie tylko jako coś pośredniego między jajorodnością i żyworodnością, ale także w odniesieniu do przypadków i zjawisk nierozpoznanych i rzadkich (Angelini i Ghiara, 1984; Blackburn, 1994, 2000; Ostrovsky i in., 2016). Na początku XIX wieku stosowano go w odniesieniu do żyworodnych organizmów nie będących ssakami łożyskowymi, czyli dla odróżnienia żyworodności ssaków łożyskowych, wytwarzających łożysko typu kosmówkowo-omocznioowego (*chorioallantoic*) (Home, 1802) od zwierząt żyworodnych, których zarodki czerpały substancje odżywcze z innych źródeł, np. z zapasów nagromadzonych w oocycie, lub od matki, dzięki obecności innych typów łożysk, np. z łożyska woreczka żółtkowego czy też sekrecji z wyspecjalizowanych rejonów jajowodów. W roku 1834 Richard Owen (1804–1982), angielski biolog, anatom porównawczy i paleontolog zastosował termin jajożyworodność w odniesieniu do torbaczy, uznawanych za bezłożyskowe (w tym czasie nie wiadano, że wytwarzają one krótkotrwale łożysko woreczka żółtkowego), a także do stekowców (*sic!*), aby wyraźnie oddzielić je od żyworodnych ssaków łożyskowych (*sensu* Placentalia). To dziewiętnastowieczne podejście do terminologii nosiło wyraźnie antropocentryczny rys, dominujący wśród ówczesnych badaczy i podkreślający „wyższość” biologii rozrodu ssaków, a w szczególności człowieka w odniesieniu do gatunków innych taksonów, które były żyworodne z tego powodu, że naśladowały ssaki (Blackburn, 1992, 2000, 2015).

Na początku XX wieku termin jajożyworodność stosowano także do wielu gatunków ga-

dów i płazów, które składały jaja, zawierające widoczny zarodek w finalnym stadium rozwoju. Efektem tego zjawiska było szybkie wykluwanie się zarodków po złożeniu jaja, które wykorzystywały zapasy żółtka zdeponowanego w oocycie (Shine i Bull, 1979; Shine, 1985). Obecnie taki sposób rozrodu zostałby zdefiniowany jako jajorodność. Ale w przeszłości powszechnie termin ten odnosił się do gatunków, wśród których składanie jaj było równoczesne z wylęgiem (Turner, 1947). Wzorcem do stosowania terminu jajożyworodność był rozród salamandry plamistej (*Salamandra salamandra*), która rodziła larwy, a przeobrażenie następowało w środowisku zewnętrznym po osiągnięciu określonych wymiarów oraz sfinalizowaniu rozwoju niektórych narządów (np. tarczycy, mięśni, gonad) wymaganych do metamorfozy (Joly, 1968). Termin jajożyworodność stosowano także pod koniec XX wieku w odniesieniu do tych gatunków jajorodnych płazów z zapłodnieniem zewnętrznym, których rozwój był kontynuowany w żołądkach (np. gęborodna żaba *Rheobatrachus silus*) (Tyler i Carter, 1981), w workach rezonacyjnych u żaby Darwina (*Rhinoderma darwini*) (Cabeza-Alfaro i in., 2021), w zagłębieniach skóry na grzbiecie u grzbietoroda amerykańskiego (*Pipa pipa*) czyli wykazujących różne formy opieki nad potomstwem, w tym związane z inkubacją zarodków (Exbrayat, 2018; Rabb i Rabb, 1960).

Angelini i Ghiara (1984) definiują termin jajożyworodność w odniesieniu do gatunków ryb chrzęstnoszkieletowych, płazów i gadów, u których rozwój zarodkowy przebiega w obrębie mniej lub bardziej zredukowanych osłonek jajowych w wyspecjalizowanym odcinku jajowodu, zwanym macicą. Wykluczają oni w tej formie rozrodu obecność łożyska (*sensu* łożyska ssaków), ale nie wykluczają niewielkiego udziału substancji dostarczanych przez samice. Ta mnogość przypadków różnych form rozrodu określanych terminem jajożyworodność stosowanych raz w odniesieniu do zwierząt jajorodnych, a innym razem żyworodnych, powodowała zamieszanie z powodu braku jednoznacznych kryteriów. Termin jajożyworodność używany był przez wiele autorytetów świata naukowego, stąd utrwalenie się i powszechność przetrwała

w wielu obecnych publikacjach i bynajmniej nie dotyczy tylko cytowania, ale też bieżącego opisu rozrodu wielu gatunków bezkręgowców, a także kręgowców (Ostrovsky i in., 2016).

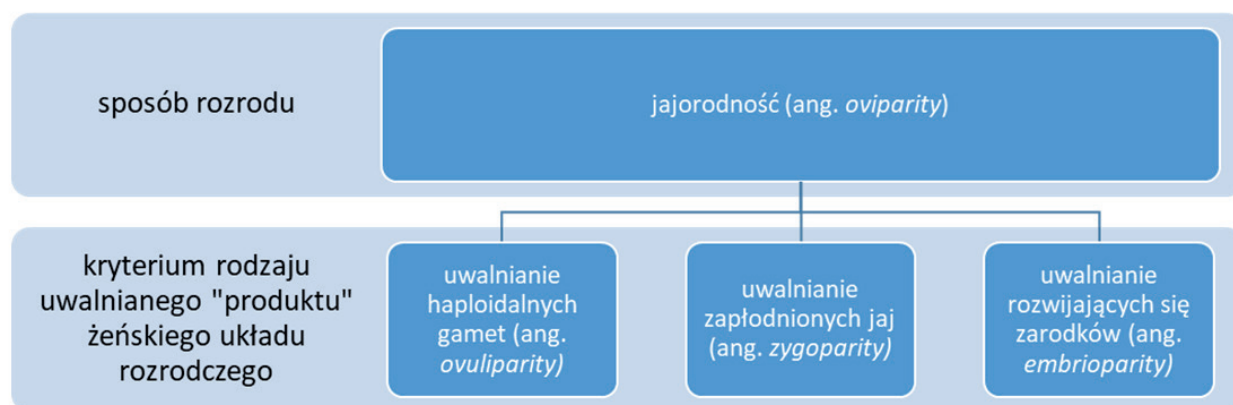
OBECNIE OBOWIĄZUJĄCE KRYTERIA KLASYFIKACJI ROZRODU KRĘGOWCÓW

Od lat 80. XX wieku jajorodność i żyworodność są terminami literalnie odnoszącymi się do produktu uwalnianego z układu rozrodczego samicy (Blackburn, 2000; Wourms, 1982). Jeśli samica uwalnia oocyt, zygotę lub zarodek w dowolnym stadium embriogenezy otoczony osłonkami galaretowatymi lub stwardniałymi (pergaminowymi, keratynowymi lub wapiennymi), to niezależnie od faktu czy jest to gameta haploidalna, czy rozwijający się zarodek – taki rodzaj rozrodu definiujemy jako jajorodność. Rodzaje jajorodności przedstawiono na Rycinie 2. Uwolniony z żeńskiego układu rozrodczego „produkt” jest pasywnym elementem w interakcji ze środowiskiem. W języku polskim nie ma terminu różniającego rozród gatunków z zapłodnieniem zewnętrznym składających haploidalne oocyty od gatunków z zapłodnieniem wewnętrznym, składających oocyty w asocjacji z plemnikami (ang. *gamete association*) lub jaja zapłodnione w różnych stadiach embriogenezy – od wczesnej blastuli do sfinalizowanej organogenezy. W języku angielskim stosuje się odpowiednio terminy *ovuliparity* dla uwalniania haploidalnych gamet, *zygoparity* – dla jaj zapłodnionych i *embrioparity* – dla zróżnicowanego rozwoju zarodków – od

blastuli do zaawansowanej organogenezy w momencie ich uwolnienia z układu rozrodczego. Te trzy wymienione terminy wchodzą w zakres terminu *oviparity*. Warto zaznaczyć, że jajorodność jest strategią pierwotną, a rozwój zarodka zależy wyłącznie od zgromadzonych w oocycie zapasów materiału energetycznego. Jest ona strategią dominującą ryb kostnoszkieletowych, płazów bezogonowych i gadów oraz jedyną strategią rozmnażania ptaków (Blackburn, 1999, 2015; Blackburn i Evans, 1986), co przedstawiono w Tabeli 1.

Stosowanie terminu żyworodność zakłada, że drogi układu rozrodczego samicy opuszcza noworodek będący autonomicznym organizmem. Poród kończy rozwój zarodkowy a uwolniony organizm może być organizmem w stadium larwalnym (np. płazy ogoniaste i bezogonie) lub osobnikiem podobnym do formy dorosłej, zdolnym do aktywnej interakcji ze środowiskiem, tzn. reagującym na bodźce otoczenia, poruszającym się w poszukiwaniu pokarmu, uciekającym przed rozpoznanymi zagrożeniami (ryby chrzęstnoszkieletowe, płazy ogoniaste, gady) lub też organizmem nadal wymagającym opieki rodzicielskiej i karmienia (ssaki). Powyższa klasyfikacja narzuca też dwa kolejne określenia stosowane adekwatnie do rodzaju rozrodu: wylęg, w przypadku jajorodności, i poród odnoszący się do żyworodności.

Współczesna klasyfikacja rozrodu jest doprecyzowana dodatkowym parametrem, jakim jest źródło substancji odżywczych wykorzystywanych przez zarodek podczas jego rozwo-



Ryc. 2. Klasyfikacja jajorodności pod względem kryterium uwalnianego produktu przez samicę

Tab. 1. Dystrybucja różnych sposobów matrotrofii wśród kręgowców

Takson	Sposób dostarczania substancji pokarmowych zarodkom przez samicę				
	Oofagia	Adelfofagia	Histotrofia	Histofagia	Łożysko
Chondrichthyes	+	+	+	+	+
Osteichthyes	+	+	+	+	+
Amphibia	+	+	+	+	+?
Reptilia					+
Mammalia			+		+

? – brak zgodności wśród niektórych badaczy

Źródło: Na podstawie Ostrovsky i in. 2016

ju (Blackburn, 1985, 1992; Wourms, 1981), co zobrazowano na Rycinie 3. Natomiast sposoby dostarczania substancji pokarmowych przez samice w poszczególnych taksonach kręgowców przedstawiono w Tabeli 2. Najczęściej źródło substancji odżywczych stanowi żółtko, składające się z białek (witellogenin), węglowodanów (glikogenu), lipidów (fosfolipidów). Związki te są produkowane w wątrobie i transportowane do oocyty przez naczynia krwionośne w trakcie witellogenezy. Organizmy wykorzystujące wyłącznie żółtko na rozwój zarodkowy przed wylęgiem lub przed porodem określamy jako lecytotroficzne. Wśród kręgowców takich linii jest bardzo wiele, gdyż nagromadzone zapasy mogą być wystarczające do sfinalizowania kompletnego rozwoju. Jest to znakomita większość ryb kostnoszkieletowych (ok. 97%), wiele gatunków ryb chrzęstnoszkieletowych, większość płazów i gadów oraz wszystkie ptaki. Znakomitą przykładową wykorzystania ogromnych zapasów żółtka są ptaki, wśród których zagniazdowniki wkrótce po

wylęgu wyruszają na pierwszą wędrówkę w poszukiwaniu pokarmu. Ale tworzenie zapasów żółtka ma pewne ograniczenia i ptaki osiągnęły w tym zakresie wartości skrajne. Po pierwsze, tworzenie ogromnych zapasów jest bardzo obciążające i kosztowne energetycznie dla samicy, więc nie można ich wytworzyć wiele, dlatego najlepiej finalizować rozwój oocytów sekwencyjnie lub pojedynczo. Po drugie, trzeba wytworzyć „szkielet” dla wytworzonych zapasów, czyli wapienne twarde osłonki, co dodatkowo obciąża organizm samicy pozbywającej się jonów wapnia i fosforu. Wytworzenie kosztownych gamet nie oznacza przeżycia potomstwa i sukcesu rozrodczego.

W wielu liniach kręgowców selekcja popierała ograniczenie zapasów żółtka w oocytach do minimum wystarczającego na początkowe etapy rozwoju zarodka, a dalszy prawidłowy rozwój wspierany był dodatkowymi substancjami dostarczonymi w trakcie inkubacji zarodka przez organizm samicy, skąd wywodzi się termin matrotrofia (Ryc. 3).

**Ryc. 3.** Klasyfikacja żyworodności z uwzględnieniem kryterium rodzaju materiału zapasowego oraz sposobu odżywiania zarodka

Tab. 2 Dominujące strategie rozrodcze u współcześnie żyjących kręgowców w podziale na gromady.
* - Exbrayat 2018

Gatunki	Jajorodność w % liczby gatunków	Żyworodność matrotrofii	Przypuszczalna liczba powstania żyworodności	Inkubacja zarodków poza układem rozrodczym samicy
Ryby chrzęstoszkietowe Chondrichthyes	~45%	~55%	12 razy	
Ryby kościste Osteichthyes	~97%	2,5–3%	14	+ (np. Syngnanthiformes, Cichlidae, Aridae)
Płazy Amphibia	~99	~1%	8 (2x – Caudata, 2x – Anura, 4x - Apoda	+ (głównie płazy bezogonowe Anura; np. <i>Pipa pipa</i> , <i>Electonotus pygmaeus</i> , <i>Assa darlingtoni</i> , <i>Gastrotheca marsupiata</i> , <i>Rhinoderma darwini</i>)*
Gady Reptilia Squamata)	~80%	~20%	115	–
Ptaki Aves	100	–	–	–
Ssaki Mammalia	0,01	99,9	1	+ (Marsupialia)

Lecytotrofia i matrotrofia są terminami odnoszącymi do skrajnych możliwości w szerokim kontinuum wykorzystywania składników pokarmowych przez rozwijający się zarodek. Zasadniczo lecytotrofia jest obligatoryjna dla gatunków jajorodnych, ale wśród współcześnie żyjących żyworodnych gadów aż 80 % gatunków to organizmy lecytotroficzne. Matrotrofia dotyczy głównie organizmów żyworodnych, osiągających zwiększoną masę. Mamy też w świecie ssaków wyjątek, w którym jajorodne stekowce korzystają z mechanizmów matrotroficznych. W tym przypadku jaja kumulują dodatkowe substancje już po zapłodnieniu (Ferner i in., 2017; Hughes, 1993). Podczas przesuwania się zapłodnionego jaja wzdłuż jajowodu, jego nabłonek wytwarza sekrecję, która przenika przez błonę woreczka żółtkowego zarodka dostarczając mu dodatkowych zasobów. Tak więc w tym przypadku matrotrofia jest określeniem stosowanym wobec gatunku jajorodnego (Blackburn 1992, 2015).

W klasyfikacji rodzajów rozrodu badacze odnieśli się także do alternatywnych sposobów zwiększania ochrony i przeżycia potomstwa, określanych wcześniej jako pseudożyworod-

ność (ang. *pseudoviviparity*), kiedy to dochodzi do uwolnienia oocytów, ale po zapłodnieniu dalszą opiekę w formie inkubacji przejmuje jedno z rodziców (Ostrovsky i in., 2016; Stölting i Wilson, 2007). Wtedy dalsza inkubacja zarodków jest definiowana również jako ciąża, która ma miejsce poza układem rozrodczym samicy, np. w różnych miejscach na powierzchni ciała lub np. w części układu pokarmowego, zarówno samicy jak i samca. W miejscach tych zarodki są nie tylko chronione okresowo, ale tworzone jest też dla nich odpowiednie środowisko do rozwoju, wymiany gazowej a także dostarczane są składniki odżywcze, stąd też w literaturze adekwatne terminy, karmienie rodzicielskie lub parentotrofia (ang. *parent* – rodzice) czy patrotrofia (łac. *pater* – ojciec), jeśli opiekę nad potomstwem po zapłodnieniu jaj pełnią samce. Wiele takich przykładów dostarczają gatunki ryb kostnoszkietowych, ale przede wszystkim płazów, inkubujących zarodki w różnych strukturach wytwarzanych przez powierzchnie skóry (torby lęgowe na brzusznej części ciała u Syngnanthidae, zrośnięte płetwy brzuszne u Solenostomidae) czy też w jamie gębowej

u Ariidae i Cichlidae (Stölting i Wilson, 2007; Whittington i in., 2025). Niezwykle spektakularnego przykładu dostarczył opis inkubacji zarodków u australijskiej żaby gęborodnej południowej (*Rheobatrachus silus*) opisany pod koniec XX wieku, kiedy to zmniejszył się zasięg i liczebność przedstawicieli tego gatunku do kilku osobników. Wówczas to ostatnie osobniki przeniesiono do laboratorium, w którym udało się zaobserwować rozród (Tyler i Carter, 1981). Samica połykała zapłodnione jaja, a ich dalszy rozwój, trwający 6–7 tygodni, odbywał się w żołądku. Zarodki wydzielaly prostaglandynę PRG_2 –, która hamowała wydzielanie kwasu żołądkowego na okres inkubacji zarodków (Tyler, 1983). Przeobrażone osobniki, odżywiające się zawartością żółtka, były uwalniane pojedynczo odruchem wymiotnym przez kilka dni.

ŹRÓDŁA ENERGII PODCZAS EMBRIOGENEZY – OD LECYTOTROFII DO WYTWORZENIA ŁOŻYSKA

Wraz z wydłużaniem się okresu inkubacji zarodków ewoluowały sposoby wymiany gazowej i przekazywania substancji energetycznych do zarodka po wyczerpaniu się zapasów żółtka. Tworząc hipotetyczny scenariusz możemy sobie wyobrazić, że początkowe etapy przebiegały bez specyficznych modyfikacji tkanek, ale z czasem tkanki, głównie będące blisko siebie nabłonki zarodka i samicy, mogły modyfikować swoje funkcje i stawać się bardziej wydzielnicze ze strony samicy i bardziej absorpcyjne ze strony zarodka. W kolejnych etapach kontakt między ściankami tkankami zarodka i samicy stawał się coraz bardziej ścisły, a wymiana substancji przebiegała między ich naczyniami krwionośnymi przy istnieniu zminimalizowanych barier w narządach zwanych łożyskami (Whittington i in., 2022; Wourms, 1998; Wourms i Lombardi, 1988; Wourms i in., 1988).

Pierwotnym źródłem energii wykorzystywanym podczas rozwoju i wzrostu zarodka jest żółtko. W przypadku jajorodności jest to żółtko nagromadzone w oocyocie, a więc jest nakładem energetycznym samicy. Epitetem stosowanym w odniesieniu do tego rodzaju substancji

jest termin lecytotrofia, co oznacza, że wszystkie gatunki jajorodne są obligatoryjnie lecytotroficzne. Ilość zdeponowanego żółtka determinuje długość rozwoju, a tym samym najczęściej stan rozwoju zarodka w jakim opuszcza osłonki. U organizmów żyworodnych, szczególnie w przypadku wielu gatunków ryb chrzęstnoszkieletowych i gadów żółtko jest często źródłem wystarczającym do zakończenia rozwoju zarodka do momentu porodu. Wówczas rozród określany jest terminem żyworodność lecytotroficzna (Ryc. 3). U wymienionych powyżej grup zwierząt żółtko czasem może być wykorzystywane tylko we wczesnych etapach rozwoju, a po jego wyczerpaniu się zarodek, który pozostaje w drogach układu rozrodczego samicy, może korzystać z wymiany gazowej i ochrony przed warunkami otoczenia zewnętrznego. Jeśli zarodek jest nadal inkubowany w układzie rozrodczym samicy, może dochodzić do przekazywania różnych substancji pozwalających na kontynuowanie jego rozwoju zarodkowego. Taki rodzaj żyworodności określany jest terminem żyworodność matrotroficzna (Ryc. 5). Dotyczy on zarówno organizmów początkowo wykorzystujących żółtko i w minimalnym stopniu wykorzystujących dodatkowo tworzone sekrecje, jak i takie organizmy jak ssaki łożyskowe, tworzące alecytalne jaja i podlegające wczesnej implantacji w nabłonku macicy. Spektrum sposobów wytwarzania substancji odżywczych i struktur umożliwiających przekazanie ich zarodkom jest wśród kręgowców bardzo szerokie i różnorodne. Pomimo, że dominującym źródłem energii dla zarodków jest żółtko nagromadzone w trakcie oogenezy (przed zapłodnieniem), to dla zwierząt żyworodnych przedłużających swój czas inkubacji rozwinęły się różne formy transferu substancji odżywczych do zarodka (po zapłodnieniu), od prostych, nie wymagających modyfikacji – do złożonych, wymagających okresowych zmian w strukturze i fizjologii obu organizmów, zarodka i samicy.

Ze strony zarodka strukturami umożliwiającymi absorpcję substancji odżywczych najczęściej są: cienki nabłonek powierzchni ciała we wczesnych stadiach, woreczek żółtkowy, skrzelka, uzewnętrznione jelito, woreczek osierdzio-

wy, a u owodniowców, kosmówka i omocznia. W organizmach samic ryb chrzęstnoszkieletowych, płazów i owodniowców modyfikacje dotyczą głównie warstwy nabłonkowej jajowodu, a w szczególności wyściółki jego zmodyfikowanego fragmentu zwanego macicą, natomiast u ryb kostnoszkieletowych, u których brak jajowodów (*sensu* przewodów Müllera) dotyczą one jajnika/ pęcherzyka jajnikowego, gdzie przebiega ciąża (Uribe i in., 2009, 2019; Wourms, 1981; Wourms i in., 1988), która może zachodzić w ich świetle, ale w niektórych przypadkach do zapłodnienia dochodzi przed owulacją.

Jedną z najprostszych form przekazywania substancji odżywczych do zarodka jest nieprzerwana produkcja kolejnych generacji oocytów bogato zaopatrzonych w żółtko (Ryc. 3). Trafiają one do jajowodów, a tym samym miejsca przetrzymywania rozwijających się zarodków, które traktują je jako pokarm. Taki rodzaj dostarczania substancji odżywczych przez samicę nazywany jest oofagią. Jest to jeden z najczęstszych sposobów występujący u ryb chrzęstnoszkieletowych (Gilmore i in., 2005), ale znane są też przykłady wśród ryb kostnoszkieletowych (Wourms i in., 1988) oraz płazów (Polis i Myers, 1985). Oocyty mogą być zjadane w całości lub fragmentarycznie, dlatego konieczne jest wykształcenie u zarodków funkcjonalnego układu pokarmowego i chwytnych szczęk. Niektóre z oocytów podlegają zapłodnieniu, gdyż początkowy odcinek jajowodu, tzw. gruczoł skorupowy, jest u nich miejscem magazynowania plemników. Jeśli ilość jaj jest nadmiarowa, w niektórych z nich rozwój zarodków dobiega do końca i z osłonek wylęgają się znacznie młodsze zarodki. Wówczas i one stanowią źródło pokarmu, a taki rodzaj matrotrofii określany jest jako embriofagia (= adelofagia) lub kanibalizm rówieśniczy. Oba te sposoby są częstym zjawiskiem występującym u ryb chrzęstnoszkieletowych w rzędzie lamnowatopształtnych (Lamniiformes) oraz żarłaczopształtnych (Carcharhiniformes) w rodzinie Pseudotriakidae (Gilmore i in., 2005), a także u płazów ogoniastych (Buckley i in., 2007; Greven, 1998) oraz u dwóch gatunków ryb kostnoszkieletowych (Meisner i Burns, 1997). Te sposoby często są wzajemnie zastępowane, a także mogą łą-

czyć się w różnym czasie z innymi sposobami matrotrofii opisanymi poniżej.

Kolejne możliwości transferu substancji odżywczych wiążą się z wytwarzaniem sekrecji, tzw. histotrofu, przez nabłonki narządów w miejscach inkubacji zarodków określanych jako histotrofia (Ryc. 3). Dotyczy to nabłonków jajowodów lub tylko wyspecjalizowanych fragmentów tworzących odcinki zwane macicami. Czasami rejon te mogą wytwarzać dodatkowe struktury w postaci okresowych spłaszczonych wypustek, tzw. trofonemat, np. u płaszczyk z rzędu orleniopształtnych (Myliobatiformes) (Hamlett i in., 1985). Ze strony zarodka nabłonki w wielu rejonach stają się silnie ściennie (np. nabłonek pokrywający ciało, nabłonek skrzelii lub nabłonek jelita, który ulega eksterioryzacji), aby ich powierzchnia ułatwiała absorpcję sekrecji tworzących „mleczko maciczne”. Sekrecje są bogate w aminokwasy, tłuszcze, tak więc stanowią istotne źródło energii dla zarodka. Innym sposobem wykorzystania histotrofu jest histofagia, czyli konsumowanie (= zjadanie poprzez pobieranie jamą gębową) dostępnych sekrecji tworzonych przez samice (Wourms i in., 1988). Histofagia obejmuje też zjadanie przez zarodki tkanek narządu samicy, w którym są inkubowane. Najczęściej dotyczy to śluzówki jajowodu, stąd czasami ta forma matrotrofii jest określana jako matrofagia lub epiteliofagia. Opisane formy wykorzystania sekrecji przez zarodki mogą występować równocześnie u danego gatunku. Ich pojawianie się w różnych taksonach świadczy o konwergentnych sposobach dostarczania pokarmu zarodkom i obecnie spotykamy je wśród ryb kostnoszkieletowych, chrzęstnoszkieletowych, a także u płazów beznogich (Blackburn 2015; Wake, 1993; Wourms i in., 1988).

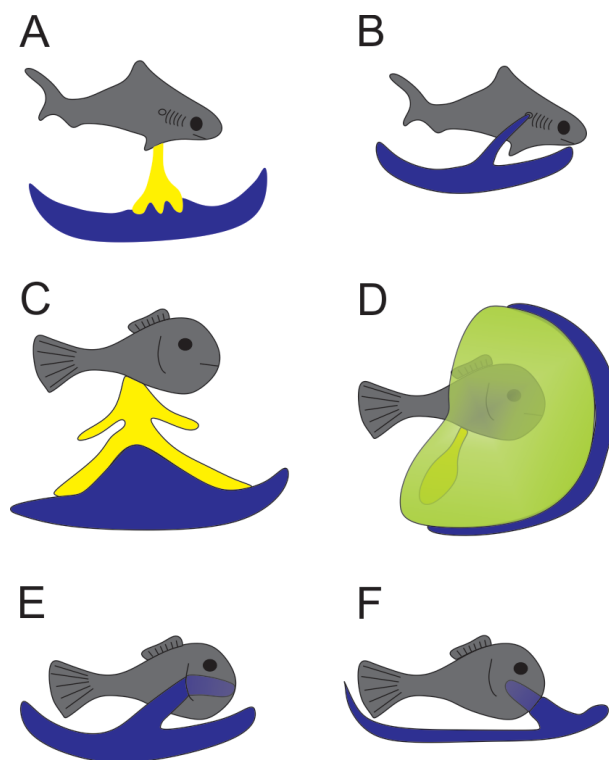
Powyżej opisanym sposobom transferu substancji wydzielin pomiędzy zarodkiem a samicą towarzyszy znaczne ścinienie nabłonków, pod którymi leżą obficie naczynia krwionośne. Jeśli dojdzie do ścisłego przylegania nabłonków, a nawet ich fuzji, nastąpi zminimalizowanie dystansu między nimi, ułatwiając w selektywny sposób przenikanie niskocząsteczkowych związków. Dodatkowo, większość substancji w naczyniach krwionośnych samicy, z wyjątkiem zbędnych

produktów przemiany materii, ma wyższe stężenie, co ułatwia przenikanie do zarodka tlenu oraz takich substancji jak: woda, wapń, aminokwasy, glukoza, kwasy tłuszczowe, przeciwciała, hormony, natomiast w kierunku przeciwnym – zbędnych produktów metabolizmu, czyli dwutlenku węgla, amoniaku, kwasów moczowych. Ten sposób przekazywania substancji spełnia kryterium fizjologicznej definicji łożyska jako narządu, który w przypadku szeroko rozpowszechnionego występowania żyworodności w różnych gromadach kręgowców przyjmuje różne formy anatomiczne, ale pełni funkcje wymiany fizjologicznej pomiędzy zarodkiem a organizmem rodzicielskim (Mossman, 1937).

Inkubacja zarodków ma miejsce głównie w wyspecjalizowanych odcinkach jajowodów tak więc jest to głównie wyściółka nabłonkowa macicy. Taka sytuacja dotyczy połowy współcześnie żyjących gatunków kręgowców, tj. ryb chrzęstnoszkieletowych oraz mięśniopłetwych, płazów, a także owodniowców. U ryb kostnoszkieletowych, u których brak przewodów Müllera, a jedynym narządem układu rozrodczego są jajniki, inkubacja zarodków ma miejsce wyłącznie w jajnikach.

Wśród żyworodnych gatunków ryb chrzęstno- i kostno-szkieletowych oraz płazów modyfikacje tkanek zarodka, jak na przykład nabłonek jamy gębowej, gardzieli, skrzelii, jelita czy też woreczka osierdziowego jest predysponowana do absorpcji i wykazuje preadaptacje do selektywnej absorpcji cząsteczek, a rodzaje łożysk są określane nazwą tworzącego je narządu, np. łożysko woreczka żółtkowego, ł. woreczka osierdziowego, ł. skrzelowe, ł. woreczka pęcherzykowego (Whittington i in., 2022). Rodzaje przekazywania substancji pokarmowych pomiędzy samicą a zarodkiem u ryb zilustrowano na Rycinie 4, natomiast te występujące u płazów na Rycinie 5. Zarodkowe adaptacje owodniowców dotyczą zazwyczaj woreczka żółtkowego i/lub kosmówki oraz omocznii, która jest unaczyniona. Zostały one zobrazowane na Rycinie 6.

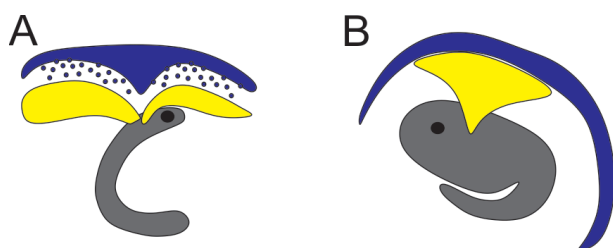
Najwcześniej i najlepiej rozpoznany pod względem morfologicznym, fizjologicznym, a ostatnio także genetycznym, są łożyska ssaków łożyskowych (Placentalia). Uwzględniając



Ryc. 4. Schemat ilustrujący przekazywanie substancji pokarmowych pomiędzy ściśle przylegającymi tkankami samicy (kolor ciemnoniebieski) i zarodka (kolor żółty) u ryb chrzęstnoszkieletowych (Chondrichthyes) (A–B) i kostnoszkieletowych (Teleostei) (C–F)

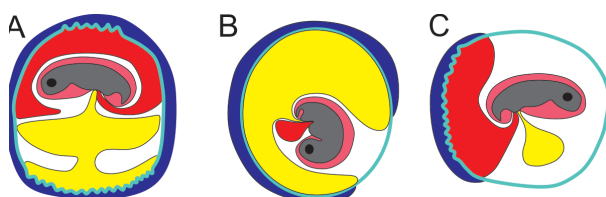
- Łożysko woreczka żółtkowego przylegające do unaczynionej ściany macicy.
- Trofonematy wnikaące przez tryskawkę do gardzieli (np. u płaszczyk).
- Trofoteniakontaktujące się z ścianą jajnika (np. Goodeidae).
- Łożysko woreczka osierdziowego (np. *Heterandria formosa*).
- Łożysko skrzelowe (np. *Jenynsia lineata*).
- Łożysko utworzone przez asocjacje tkanek samicy z gardzieli zarodka (np. *Zoarcus viviparus*). Na podstawie rycin z Whittington i in., 2022; zmienione.

połączenie pomiędzy tkankami zarodka i matki od najbardziej luźnego do ścisłego wyróżniono 4 rodzaje: łożysko nabłonkowo-kosmówkowe (*placenta epitheliochorialis*), łożysko łączno-kosmówkowe (*placenta syndesmochorialis*), łożysko śródbłonkowo-kosmówkowe (*placenta en-*



Ryc. 5. Schemat obrazujący przekazywanie substancji odżywczych u żyworodnych płazów beznogich i inkubujących zarodki płazów bezogonowych

- Absorbcja sekrecji nabłonka macicy (kolor ciemnoniebieski) przez skrzela zarodka (kolor żółty) u *Typhlonectes compressicauda*.
- Absorbcja przez dzwonowate skrzela zewnętrzne (kolor żółty) sekrecji nabłonka torby łęgowej (kolor ciemnoniebieski), w której inkubowane są kijanki *Gastrotheca riobambae*. Na podstawie rycin z Whittington i in., 2022; zmienione.



Ryc. 6. Schemat przedstawiający przykłady przekazywania substancji odżywczych przez łożyska u owodniowców (A–C)

- Łożysko rozszczepionego woreczka żółtkowego u jaszczurki *Pseudemaia entrecasteauxii*.
- Łożysko woreczka żółtkowego u przedstawiciela torbaczy (Marsupialia).
- Łożysko ssaków łożyskowych (Placentalia). Woreczek żółtkowy – kolor żółty, omocznia – kolor czerwony, kosmówka – jasnoniebieski, ściana macicy kolor ciemnoniebieski; owodnia – kolor różowy. Na podstawie rycin z Whittington i in., 2022; zmienione.

dotheliochorialis) i łożysko krwio-kosmówkowe (*placenta haemochorialis*) (Mess i Carter, 2007).

U wielu gatunków żyworodnych obserwuje się sekwencje przejść z jednego sposobu wykorzystania pokarmu do następnego. Na przykład

pojedynczy zarodek płaszczki *Rhinoptera bonasus* najpierw wykorzystuje żółtko oocyty, później w środkowym etapie ciąży rozwijają się trofone-maty tworzące lepłą wydzielinę zwaną mleczkiem macicznym do światła macicy (histotrof). W końcowym etapie inkubacji trwającej około 11 miesięcy u zarodków pojawiają się trofone-mety, zaopatrzone we własne naczynia krwionośne i wyspecjalizowane komórki sekrecyjne. Struktury te wnikają przez jedną ze szpar skrzelowych (tzw. tryskawkę, *spirakulum*) do gardzieli i przylegając do nabłonka gardzieli przekazują substancje odżywcze do naczyń krwionośnych (Hamlett, 2005). Taką asocjację nazywamy łożyskiem skrzelowym.

Transport do oocyty tworzonej w wątrobie witellogeniny (Vtg) następuje przez naczynia krwionośne i jest on archeotypicznym sposobem tworzenia Vtg podczas witellogenezy i przekazywania substancji niezbędnych do rozwoju zarodka (Iida i in., 2019). Samice żyworodnego gatunku *Xenotoca eiseni* (Goodeidae) są unikalnym wśród ryb kostnoszkieletowych przykładem zaniku transferu witellogeniny podczas oogenezy w zamian za jej wysoki poziom w trakcie inkubacji zarodków w jajnikach. W ten sposób unikają nieefektywnego nakładu energetycznego na produkcję makrocytalnych oocytów, które nie zostałyby zapłodnione. Przekazują one łatwo przyswajalne białko poprzez naczynia krwionośne do światła jajnika, miejsca inkubacji zarodków. Tutaj jest ono absorbowane na drodze endocytozy przez komórki nabłonka trofoteniów, czyli wyrostków odbytowych uzewnętrznionego jelita tylnego. W taki sam sposób przyswajane jest dostarczane podczas ssania mleko w jelicie noworodków myszy i szczurów (Park i in., 2019). A więc powstałe konwergentnie mechanizmy wytwarzania prawie alecytalnych jaj przez ryby kostnoszkieletowe, a także przez kompletnie odległą ewolucyjnie linię ssaków żyworodnych (Theria), powstało poprzez wzmacnianie mechanizmów dostarczania substancji odżywczych zarodkom na bardzo wczesnym etapie ich rozwoju. U ssaków nastąpiło to dzięki wczesnej implantacji zarodków na etapie blastocysty, rozwój łożyska oraz obligatoryjną laktację, w której właściwości witellogeniny zastąpiła kazeina.

Wczesna implantacja zarodków i wytworzenie łożyska u ssaków żyworodnych (Theria) oraz laktacja są osiągnięciami ewolucyjnymi, które zastąpiły pierwotne odżywianie zarodka zdeponowanymi w oocycie zapasami żółtka, wynikającymi ze stopniowej utraty genów kodujących witellogeninę. Analizy biochemiczne wykazały, że geny kodujące główny składnik mleka – kazeinę, wykazują podobne właściwości jak witellogeniny. Znakomitym przejściem w tej transformacji są jajorodne stekowce, które jako pierwotne ssaki zachowują w genomie geny kodujące witellogeninę i wytwarzają znaczne zapasy żółtka do rozwoju zarodka (Brawand i in., 2008).

PODSUMOWANIE I PERSPEKTYWY DALSZEGO ROZWOJU BADAŃ

Ewolucja kręgowców doprowadziła do powstania dwóch głównych strategii rozrodczych: jajorodności i żyworodności, które zapewniają rozwój i przeżycie potomstwa w różnych warunkach środowiskowych, a ich klasyfikacja opiera się dziś przede wszystkim na źródle składników odżywczych dla rozwijającego się zarodka. Jajożyworodność była dawniej używana jako termin pośredni, opisujący rozwój zarodka wewnątrz osłonek jajowych i poród równoczesny z wylęgiem. Jednak jej niejednoznaczne stosowanie prowadziło do rozbieżności w danych, dlatego obecnie preferowany jest jasny podział na jajorodność i żyworodność.

OŚWIADCZENIA AUTORÓW

Wszyscy autorzy deklarują istotny wkład w powstawanie artykułu, zaakceptowali kolejność autorów i ostateczną wersję artykułu. Autorzy deklarują brak konfliktu interesów.

BIBLIOGRAFIA

Angelini, F., Ghiara, G., 1984. Reproductive modes and strategies in vertebrate evolution. *Bollettino di Zoologia* 51(1–2), 121–203. <https://doi.org/10.1080/11250008409439459>
Blackburn, D.G., 1982. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia I. Sauria. *Am-*

phibia-Reptilia 3(3), 185–205. <https://doi.org/10.1163/156853882X00031>
Blackburn, D.G., 1985. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia II. Serpentes. *Amphibia-Reptilia* 6(3), 259–291. <https://doi.org/10.1163/156853885X00045>
Blackburn, D.G., 1992. Convergent evolution of viviparity, matrotrophy, and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates. *American Zoologist* 32(2), 313–321. <https://doi.org/10.1093/icb/32.2.313>
Blackburn, D.G., 1994. Standardized criteria for the recognition of embryonic nutritional patterns in squamate reptiles. *Copeia* 1994(1), 66–74. <https://doi.org/10.2307/1446674>
Blackburn, D.G., 1999. Viviparity and oviparity: Evolution and reproductive strategies, w: Knobil, E., Neill, J.D. (Red.), *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press, San Diego, s. 994–1003.
Blackburn, D.G., 2000. Classification of the reproductive patterns in amniotes. *Herpetological Monographs* 14, 371–377. <https://doi.org/10.2307/1467051>
Blackburn, D.G., 2005. Amniote perspectives on the evolution of viviparity and placentation. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 304B(6), 578–590. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21072>
Blackburn, D.G., 2015. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis. *Journal of Morphology* 276(8), 961–990. <https://doi.org/10.1002/jmor.20272>
Blackburn, D.G., Evans, H.E., 1986. Why are there no viviparous birds? A comment. *American Zoologist* 26(2), 515–523. <https://doi.org/10.1093/icb/26.2.515>
Blackburn, D.G., Starck, J.M., Firth, B.T., Gist, D.H., Thompson, M.B., i in., 2015. Fetal nutritional adaptations: special issue introduction. *Journal of Morphology* 276(9), 1031–1034. <https://doi.org/10.1002/jmor.20401>
Blackburn, D.G., Zeller, U., 2003. Evolutionary transformations of fetal membranes and reproductive strategies. *Journal of Experimental Zoology A: Comparative Exper-*

- imental Biology 299A(1), 1–6. <https://doi.org/10.1002/jez.a.10287>
- Brawand, D., Wahli, W., Kaessmann, H., 2008. Loss of egg yolk genes in mammals and the origin of lactation and placentation. *PLOS Biology* 6(3), e63. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060063>
- Buckley, D., Alcobendas, M., García-París, M., Wake, M.H., 2007. Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Evolution & Development* 9(2), 105–115. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2007.00144.x>
- Cabeza-Alfaro, O., Valenzuela-Sánchez, A., Alvarado-Rybak, M., Serrano, J., Azat, C., 2021. First case of male alloparental care in amphibians: Tadpole stealing in Darwin's frogs. *Endangered Species Research* 45, 331–335. <https://doi.org/10.3354/esr01138>
- Dymek, A., Pecio, A., 2018. Poiseminacyjne losy plemników. Różne aspekty magazynowania plemników u samic w warunkach naturalnych i sztucznych. *Kosmos* 4, 841–853. https://doi.org/10.36921/kos.2018_2410
- Exbrayat, J.M., 2018. From Oviparity to Marsupialism: Strange Modes of Reproduction in Amphibians. *International Journal of Zoology and Animal Biology* 1, 1–8. DOI: 10.23880/izab-16000108
- Fairbairn, J., Shine, R., Moritz, C., Frommer, M., 1998. Phylogenetic Relationships between Oviparous and Viviparous Populations of an Australian Lizard (*Lerista bougainvillii*, Scincidae). *Molecular Phylogenetics Evolution* 10, 95–103. <https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0468>
- Ferner, K., Schultz, J.A., Zeller, U., 2017. Comparative anatomy of neonates of the three major mammalian groups (monotremes, marsupials, placentals) and implications for the ancestral mammalian neonate morphotype. *Journal of Anatomy* 231(6), 798–822. <https://doi.org/10.1111/joa.12689>
- Gilmore, R.G., Putz, O., Dodrill, J.W., 2005. Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes. CRC Press, Boca Raton.
- Gilmore, R.G. Jr., Putz, O., Dodrill, J.W., 2011. Oophagy, intrauterine cannibalism and reproductive strategy in lamnoid sharks, w: Hamlett, W.C. (Red.), Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes. CRC Press, Boca Raton, s. 445–472.
- Greven, H., 1998. Survey of the oviduct of salamandrids with special reference to the viviparous species. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 282(4–5), 507–525.
- Hamlett, W.C., 1989. Evolution and morphogenesis of the placenta in sharks. *Journal of Experimental Zoology* 252(S2), 35–52. <https://doi.org/10.1002/jez.1402520406>
- Hamlett, W.C., 2005. Reproductive strategies in cartilaginous fishes. *Italian Journal of Anatomy and Embryology* 110(2 Suppl 1), 175–181. PMID: 16101036
- Hamlett, W.C., 2008. Functional Anatomy of Reproductive Systems in Chondrichthyans, w: Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes. CRC Press, s. 1–65.
- Hamlett, W.C., Wourms, J.P., Smith, J.W., 1985. Stingray placental analogues: structure of trophonemata in *Rhinoptera bonasus*. *Journal of Submicroscopic Cytology* 17(4), 541–550.
- Heulin, B., Ghielmi, S., Sindaco, R., Surget-Groba, Y., Guillaume, C.P., 1993. Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variation in the oviparous and viviparous forms of *Lacerta vivipara*. *Ecography* 16(2), 129–136. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1993.tb00206.x>
- Home, E., 1802. A description of the anatomy of the *Ornithorhynchus paradoxus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 4, 67–84.
- Hughes, R.L., 1993. Monotreme development with particular reference to the extraembryonic membranes. *Journal of Experimental Zoology* 266(6), 480–494. <https://doi.org/10.1002/jez.1402660606>
- Iida, A., Arai, H.N., Someya, Y., Sano, K., i in., 2019. Mother-to-embryo vitellogenin transport in a viviparous teleost *Xenotoca eiseni*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(44), 22359–22365. <https://doi.org/10.1073/pnas.1913012116>

- Joly, J., 1968. Donneés ecologiques sur la salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (L.). *Annales des sciences naturelles. Zoologie et biologie animale* 10, 301–366.
- Mess, A., Carter, A.M., 2007. Evolution of the placenta during the early radiation of placental mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 148(4), 769–779. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.01.029>
- Meisner, A.D., Burns, J.R., 1997. Viviparity in the halfbeak genera *Dermogenys* and *Nomorhamphus* (Teleostei: Hemiramphidae). *Journal of Morphology* 234(3), 295–317. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199712\)234:3<295::AID-JMOR7>3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199712)234:3<295::AID-JMOR7>3.0.CO;2-8)
- Mossman, H.W., 1937. Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures. *Contributions to Embryology Carnegie Institution No.* 158, 133–248.
- Ostrovsky, A.N., Lidgard, S., Gordon, D.P., Schwaha, T., Genikhovich, G., i współaut., 2016. Matrotrophy and placentation in invertebrates: a new paradigm. *Biological Reviews* 91(1), 1–27. <https://doi.org/10.1111/brv.12160>
- Park, J., Shcheglovitov, A., Bell, H., Lee, S., Chen, T., i in., 2019. Lysosome-rich enterocytes mediate protein absorption in the vertebrate gut. *Developmental Cell* 51(1), 7–20.e6. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2019.08.010>
- Parsons, G.R., Candileri, S.I., 1986. Observations on the reproductive biology of the marbled catshark, *Galeus arae antillensis*. *Northeast Gulf Science* 8(2), 149–150. <https://doi.org/10.18785/negs.0802.06>
- Pecio, A., 2001. Ewolucja żyworodności wśród ryb (Pisces). *Przegląd Zoologiczny*. (1–2): 29–47.
- Pecio, A., 2010. Morfologiczne modyfikacje związane z inseminacją w układzie rozrodczym samców ryb kłusaczowatych z podrodzin *Glandulocaudinae* i *Stevardiinae* (Teleostei: Characiformes: Characidae). Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego. Kraków
- Polis, G.A., Myers, C.A., 1985. A survey of intraspecific predation among reptiles and amphibians. *Journal of Herpetology* 19(1), 99–107. <https://doi.org/10.2307/1564426>
- Rabb, G.B., Rabb, M.S., 1960. On the mating and egg-laying behavior of the Surinam toad, *Pipa pipa*. *Copeia* 1960(4), 271–276.
- Qualls, C.P., Shine, R., 1980. Evolution of viviparity in lizards: a phylogenetic analysis of reproductive mode and life-history traits in squamates. *Journal of Evolutionary Biology* 13(5), 834–849. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00223.x>
- Shine, R., 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis, w: Gans, C., Billet, F. (Red.), *Biology of the Reptilia*, vol. 15. Wiley, New York, s. 605–694.
- Shine, R., Bull, J.J., 1979. The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *American Naturalist* 113(6), 905–923. <https://doi.org/10.1086/283445>
- Siwek, P., 1979. Wstęp, w: *Arystoteles. O rodzeniu się zwierząt*. PWN, s. IX – XXIX.
- Stölting, K.N., Wilson, A.B., 2007. Male pregnancy in seahorses and pipefish: beyond the mammalian model. *BioEssays* 29(9), 884–896. <https://doi.org/10.1002/bies.20626>
- Turner, C.L., 1947. Viviparity in teleost fishes. *Scientific Monthly* 65(6), 508–518.
- Tyler, M.J., 1983. Matrotrophy in amphibians: preliminary overview. *Journal of Embryology and Experimental Morphology Supplement* 7, 199–209.
- Tyler, M.J., Carter, D.B., 1981. Oral birth of the young in the gastric brooding frog *Rheobatrachus silus*. *Nature* 291, 657–659. <https://doi.org/10.1038/291657a0>
- Uribe, M.C., Grier, H.J., De la Rosa Cruz, G., García Alarcón, A., 2009. Modifications in ovarian and testicular morphology associated with viviparity in teleosts, w: Jamieson, B.G.M. (Red.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes (Agnathans and Bony Fishes)*. CRC Press, Boca Raton, s. 99–132.
- Uribe, M.C., De la Rosa Cruz, G., García Alarcón, A.G., Caballero, J.C.C., Bárcenas, M.G.G., 2019. Structures associated

- with oogenesis and embryonic development during intraovarian gestation in viviparous teleosts (Poeciliidae). *Fishes* 4(3), 35. <https://doi.org/10.3390/fishes4030035>
- Wake, D.B., 1977. The distribution of vertebrate animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 365–392. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.002053>
- Wake, D.B., 1980a. Reproductive modes and the evolution of amphibians. *Evolutionary Biology* 13, 87–112.
- Wake, D.B., 1980b. Morphological variation and evolution. *Evolutionary Biology* 13, 175–231.
- Wake, D.B., 1992a. Evolutionary morphology of amphibian reproductive systems. *Journal of Experimental Zoology* 261(2), 101–114. <https://doi.org/10.1002/jez.1402610203>
- Wake, D.B., 1992b. The reproductive biology of amphibians. *Journal of Experimental Zoology* 261(2), 115–120. <https://doi.org/10.1002/jez.1402610204>
- Wake, M.H., 1993. Evolution of oviductal gestation in amphibians. *Journal of Experimental Zoology* 266(6), 394–413. <https://doi.org/10.1002/jez.1402660602>
- Wake, D.B., 2002. A new paradigm for the evolution of viviparity in amphibians. *BioScience* 52(9), 845–856. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0845:ANPFTE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0845:ANPFTE]2.0.CO;2)
- Whittington, C.M., Buddle, A.L., Griffith, O.W., Carter, A.M., 2022. Embryonic specializations for vertebrate placentation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 377 (1865), 20210261. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0261>
- Whittington, C.M., Hodgson, M.J., Friesen, C.R., 2025. Convergent Evolution of Pregnancy in Vertebrates. *Annual Reviews of Animal Biosciences*(13), 189–209. <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-111523-102029>
- Wourms, J.P., 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *American Zoologist* 17(2), 379–410. <https://doi.org/10.1093/icb/17.2.379>
- Wourms, J.P., 1981. Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist* 21(2), 473–515. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.473>
- Wourms, J.P., 1982. Maternal-embryonic relationships in viviparous fishes. *American Zoologist* 22(2), 345–354.
- Wourms, J.P., 1994. Matrotrophy and placentation in fishes. *Journal of Experimental Zoology* 268(2), 123–135. <https://doi.org/10.1002/jez.1402680203>
- Wourms, J.P., 1997. The maternal-fetal relationship in viviparous fishes. *Journal of Experimental Zoology* 277(3), 219–232. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.473>
- Wourms, J.P., 1998. The evolution of viviparity and placentation in vertebrates. *Journal of Experimental Zoology* 282(6), 578–590.
- Wourms, J.P., Grove, B.D., Lombardi, J., 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes, w: Hoar, W.S., Randall, D.J. (Red.), *Fish Physiology*, vol. 11A. Academic Press, San Diego, s. 1–134. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60213-7](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60213-7)
- Wourms, J.P., Lombardi, J., 1988. Reflections on the evolution of piscine viviparity. *American Zoologist* 28(2), 443–457. <https://doi.org/10.1093/icb/28.2.443>
- Wourms, J.P., Lombardi, J., 1992. Reflections on the evolution of piscine viviparity. *American Zoologist* 32(2), 276–293. <https://doi.org/10.1093/icb/32.2.276>
- Wourms, J.P., Lombardi, J., 1992. Viviparity and placentation in fishes, w: Hamlett, W.C. (Red.), *Reproductive Biology of South American Vertebrates*. Springer, New York, s. 1–45.