

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Гребенькова Н.В., Сковородин Е.Н.

МОРФОЛОГИЯ МАТКИ И ЯИЧНИКОВ
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В ОНТОГЕНЕЗЕ

УДК 619:618

ББК 48.76

Г 79

Рецензенты: директор Башкирского научно-исследовательского института сельского хозяйства, д.б.н. **В.М. Шириев**; зав. лабораторией электронной микроскопии отделения морфологии, ст. научный сотрудник Всероссийского центра глазной и пластической хирургии, д.б.н. **Л.А. Мусина**

Г 79 **Морфология матки и яичников крупного рогатого скота в онтогенезе: монография / Н.В. Гребенькова, Е.Н. Сковородин.**
– Уфа: Башкирский ГАУ, 2011. – 123 с.

ISBN 978-5-7456-0248-1

В монографии представлены данные о развитии органов размножения крупного рогатого скота в онтогенезе. Результаты исследований могут быть использованы научными сотрудниками, аспирантами, студентами ветеринарных, зоотехнических и биологических факультетов.

УДК 619:618
ББК 48.76

ISBN 978-5-7456-0248-1

© Башкирский государственный аграрный университет, 2011
© Гребенькова Н.В.,
Сковородин Е.Н., 2011

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
1 Периодизация роста крупного рогатого скота в онтогенезе	6
2 Развитие органов размножения коров в пренатальном онтогенезе.....	10
2.1 Развитие органов размножения во время раннего этапа.....	10
2.2 Развитие органов размножения во время среднего этапа	17
2.3 Развитие органов размножения во время позднего этапа пренатального онтогенеза	22
2.3.1 Рост массы тела и органов размножения	22
2.3.2 Развитие эндометрия матки и яичника	25
2.3.3 Рост и развитие желез эндометрия	67
2.3.4 Рост и развитие карункулов эндометрия	69
2.3.5 Рост и развитие миометрия матки	72
2.3.6 Рост и развитие периметрия матки.....	75
3 Морфология матки и яичников в период новорожденности.....	76
4 Развитие матки и яичников в постнатальном онтогенезе.....	81
5 Функциональная морфология матки и яичников во время полового цикла.....	91
Заключение	112
Библиографический список	116

Программа индивидуального развития каждого организма заложена в генах, ее реализация начинается с момента образования зиготы, приводя к образованию множества типов клеток, тканей, органов и, в конечном итоге, целостного организма (Аршевский И.А., 1982; Курочкин Л.И., 2002; Тельцов Л.П. и др., 2008). Управлять процессами развития животных можно только на основании знаний закономерностей морфофункционального роста животных и специфических свойств организма на каждом периоде (Тельцов и др., 2000; Тельцов, 2004, 2005; Давлетова Л.В., 2008).

Уровень питания, обмен веществ, двигательная активность, состояние здоровья материнского организма существенно влияют на формирование и развития плода, рождение здорового теленка, а также на внутриутробную патологию или даже гибель животного на любой стадии развития. Организм на всех этапах онтогенеза является зрелым и совершенным, позволяющим адаптивно соответствовать условиям среды (Донник И.М., 2002; Хаитов Р.М., Пинегин Б.В., 2003; Черешнев В.А., 2004; Галактионов В.Г., 2004; Хаитов Р.М., 2005; Ярилин А.А., Донецкова А.Д., 2006; Юдин В.А., 2007; Чомаев А.М., Митяшова О.С., 2009; Samonia G. et al., 2002; Overton T.R., 2002; Basic G. et al., 2007).

Управлять процессами развития животных можно только на основании знаний закономерностей морфофункционального роста животных и специфических свойств организма на каждом периоде (Тельцов и др., 2000; Тельцов, 2004, 2005; Давлетова Л.В., 2008).

Несмотря на то, что морфологические исследования половых органов млекопитающих проводились еще с конца 19 века и затрагивались в работах многих авторов (Хватов Б.П., 1955; Суетин В.Я., 1971; Дериглазова Н.А., 1971; Кюбар Х.В., 1983; Шантыз Г.С., 1992, 1994; Баймишев Х.Б., 2000), все же функциональная морфология матки изучена недостаточно. Имеющиеся работы посвящены деталям строения органа в определенные периоды онтогенеза или стадии полового цикла (Баженова Н.Б., 1978; Кюбар Х.В., 1983; Сковородин Е.Н., Иркина И.В., 1994; Дегай В.Ф., 2000; Митина Б.И., 2001; Тарасов А.И., 2001; Белобороденко А.М., 2007; Олейник А.В., 2007;).

Сведения литературы по морфогенезу матки крупного рогатого скота в утробный период немногочисленны и противоречивы (Тарасов А.И., 2001; Хрусталева И.В. и др., 2007; Васильев Ю.Г. и др.,

2009; Tanieke T. et al., 1991). Спорные вопросы сводятся к следующим аспектам: до сих пор нет четкого представления об эпителиальной выстилке матки в течение всего периода плодного развития. Данные о закладке карункулов, желез эндометрия, начале секреции эпителия, строении и дифференциации стромы слизистой оболочки, ферментативной активности также неоднозначны. Нет четкого представления о строении, начале закладки циркулярного и продольного мышечных слоев, промежуточного сосудистого слоя, их морфометрических показателях за весь период эмбриогенеза.

Также мало работ, посвященных морфологическим данным репродуктивной системы во время половых циклов, что особенно важно, так как нарушения в этих органах могут затормозить или даже расстроить воспроизводительную функцию всего организма (Нежданов А.Г., Мануйлов А.В., 2002; Казеев Г., 2002; Еремин С.П., 2004; Студенцовым А.П., 2005; Олейник А.В., 2007; Середин В.А., 2004, 2007; 2008).

1 ПЕРИОДИЗАЦИЯ РОСТА КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В ОНТОГЕНЕЗЕ

Существует не менее 12 концепций периодизации онтогенеза животных и человека.

В зародышевом периоде в процессе индивидуального развития происходит формирование из одноклеточного организма, которое представляет собой оплодотворенная яйцеклетка, многоклеточного. При этом организм претерпевает сложные изменения, проходя ряд стадий. Эмбриология на современном этапе подразделяет пренатальный онтогенез на следующие стадии (Васильев Ю.Г. и др., 2009).

1. Прогенез – это процесс образования, созревания половых клеток, за счет чего яйцеклетки и сперматозоиды дифференцируются, что ведет к образованию дифференцированных клеток с гаплоидным набором хромосом, которые способны к оплодотворению. В результате их слияния образуется зигота.

2. Эмбриональный период – происходит формирование многоклеточного зародыша.

2.1 Начальный период:

– оплодотворение (слияние яйцеклетки и сперматозоиды, образование зиготы – одноклеточный, одноядерный зародыш с диплоидным набором хромосом);

– дробление – митотическое деление зародыша с формированием морулы и бластулы. Формируется эмбрион и внезародышевые органы;

2.2 Собственно эмбриональный или зародышевый период:

– гастрюляция – формирование зародышевых листков и гастрюлы, осевых закладок органов;

– гистогенез и органогенез – закладка основных органов и систем организма; детерминация и частичная дифференцировка ведущих тканевых элементов органов;

3 Плодный период –

3.1 Ранняя плодная (фетальная) стадия – длится первую половину беременности;

3.2 Поздняя плодная (фетальная) стадия – вторая половина беременности.

На сегодняшний день периодизация раннего развития приводится в соответствие с другими вариациями.

В России распространена теория периодизация Шмидта Г.А. (1972): онтогенез животных разделен на два периода: зародышевый и постнатальный.

1. Прогенез

Зародышевый (эмбриональный):

1) зародышевый (оплодотворения – 34 сут.).

2) предплодный (35-60 сут.).

3) плодный (от 2 мес. – до рождения).

– раннеплодный этап – от 2 до 4 месяцев

– позднеплодный этап – от 4 месяцев до рождения.

Постнатальный.

Эта периодизация соответствует схемам периодизации англ. эмбриолога Hammond J. (1964) и российского ученого-акушера Студенцова А.П. и др. (1986): период плодоношения делится на 3 стадии:

1. Зародышевого пузыря (бластоциды), источником питания зародыша является секрет маточных желез;

2. Эмбриональная (стадия зародыша), формируется плацента, питание плацентарное;

3. Плодная (фетальная), плод по основным признакам становится подобием взрослой особи, идет развитие, рост тканей и органов.

Свечин К.Б. (1961, 1964) разделил постнатальное развитие на 5 периодов: 1. Новорожденность. 2. Молочное питание. 3. Половое созревание. 4. Морфофизиологическая зрелость и расцвет функциональной деятельности. 5 Старение.

Боголюбский С.Н. (1968) относит последние сутки внутриутробного развития плода и акт рождения к периоду новорожденности.

Аршавский И.А. (1982) ограничивает период новорожденности молозивным питанием.

Л.П. Тельцовым (2000) разработана концепция периодизации развития животных в онтогенезе, по следующим критериям 1. Развитие органов и систем плода и после рождения. 2. Смена функций органов в онтогенезе. 3. Смена генерации дефинитивных органов. 4. Смена питания и дыхания. 5. Смена уровня химической организованности в онтогенезе.

Выделяют 3 периода: эмбриональный, постнатальный (до формирования морфофизиологической зрелости) и зрелости (Л.П., 2001, 2007; Тельцов Л.П. и др., 2000, 2004). Все органы интенсивно развиваются только до формирования зрелости (Тельцов Л.П., 2005; Тельцов Л.П. и др., 2003). Некоторые органы (эпифиз, тимус) после наступления половой зрелости подвергаются инволюции, уменьшается ферментативная активность гормонов, замедляется рост тканей и органов.

Новая периодизация включает 3 периода, 9 этапов и 9 стадий

развития крупного рогатого скота в онтогенезе (Тельцов Л.П., 2005; Тельцов Л.П. и др., 2004, 2005).

Внутриутробный период – развитие от зачатия до рождения, состоит из 3 этапов, 9 стадий.

1. Начальный, ранний этап развития, включает 4 стадии: зигота (от времени оплодотворения до 1 сут.); дробление (от 2 до 12 сут.); гаструляция (от 3 до 19 сут.); закладка органов, состоит из 2 фаз: закладка осевых органов зародыша (от 20 до 23 сут.); закладка временных органов (от 20 до 34 сут.).

2. Средний этап развития состоит из 2 стадий: раннепредплодной (от 35 до 45 суток), во время которой происходит закладка и формирование органов зародыша 1-ой генерации; позднепредплодной (от 46 до 60 суток), осуществляется формирование систем органов 1-ой генерации.

3. Поздний, завершающий этап включает 3 стадии: раннеплодная (от 2 до 5 месяцев) – дефинитивная функция органов и систем 1-ой генерации; среднеплодная (от 5 до 7 месяцев) – формирования и функции органов зародыша 2-ой генерации; позднеплодная (от 7 месяцев до рождения) – формирования и функции органов и систем зародыша 3-ей генерации.

Постнатальный период делится на следующие этапы:

1. Новорожденности – от рождения теленка до 10-15 суток, формируются дефинитивные органы и системы организма 4-ой генерации.

2. Молочный – от 10-15 суток до 1-1,5 месячного возраста теленка (функция органов и систем организма 4-ой генерации).

3. Переходный – от 1-1,5 месяцев до 4-6 месяцев (формирование и функция органов и систем организма 5 генерации).

4. Полового созревания – от 4-6 месяцев до 16-18 месяцев (формирования и функция органов и систем организма 6 генерации).

5. Морфофункциональной зрелости – от половой зрелости до физиологической смерти.

6. Истинной зрелости – от 16-18 месяцев до 10-14 лет (формирование и функция органов и систем организма 7 генерации).

7. Старости, или геронтологический – от 10-14 лет и старше (формирование и функция органов и систем организма, этап старости).

Нарушения в процессе формирования и развития клеток ведут к тератогенезу – процесс формирования врожденных уродств, которые связаны с нарушениями развития зародыша и обусловлены наследст-

венными и ненаследственными факторами. Наследственные факторы – это генетические мутации, передающиеся из поколения в поколение. Ненаследственные факторы – это аномалии развития, обусловленные нарушениями нормальной генетической программы, не передающимися по наследству и приводящие к врожденным уродствам.

Тератогенные расстройства как аномалия связана с критическими моментами развития – срок развития, когда развивающиеся клетки наиболее чувствительны к внешним и внутренним факторам. Сроки, когда совпадает много критических моментов, называются критическими периодами или фазами, во время которых организм особенно чувствителен различным факторам внешней среды. Эти факторы подразделяются на три группы: повреждающие – приводят к патологическим изменениям или к смерти; модифицирующие – вызывают отклонение от норм (мутации, аномалии развития); закономерное – стрессовое действие среды обеспечивает «норму» развития организма (Добрынина И.В., 2008).

В настоящее время выделено несколько критических периодов развития, предложенных П.Г. Свеловым и дополненных другими исследователями:

- прогенез – изменения сопровождаются формированием мутаций и наследственной патологии;
- оплодотворение – определяется состав генетического материала у зародыша;
- имплантация – может быть нарушено, если эндометрий матки не способен принять зародыш. В этом случае зародыш может внедриться в рубцовую ткань матки, маточную трубу, в брюшную полость, что сопровождается опасностью как для развития зародыша, так и для материнского организма;
- плацентация – при проникновении сосудов в ворсины хориона и нарушении их формирования происходит нарушение трофики зародыша. Может быть нарушение во время закладки важных органов;
- период наиболее интенсивного развития головного мозга, высших центров эндокринной системы, формирования основных систем, дифференцировка полового аппарата;
- рождение и первые дни после рождения. При рождении возникают нарушения родовой деятельности, неправильное положение плода, родовые травмы, что ведет к рождению слабого организма и может приводить к его гибели.

О влиянии различных факторов внешней и внутренней среды и

ответной реакции организма, т.е. защитные приспособления животных на эти воздействия говорят многие исследователи (Чередеев А.Н., 1993; Дмитриев Н.Г., 2001; Черешнев В.А. и др., 2001, 2002; Хаитов Р.М. и др., 2000; Тотолян А.А., Фрейдин И.С., 2000; Черешнев В.А., 2004; Донник И.М., 2002; Хаитов Р.М., Пинегин Б.В., 2003; Галактионов В.Г., 2004; Хаитов Р.М., 2005; Ярилин А.А., Донецкова А.Д., 2006; Юдин В.А., 2007; Чомаев А.М., Митяшова О.С., 2009; Samonia G. et al., 2002; Overton T.R., 2002; Basic G. et al., 2007).

В эмбриональном периоде развития Тельцов Л.П. и др. (2006, 2008) выявляет 5 критических фаз: зиготы (от оплодотворения до 1 суток); имплантация (13-15 сутки эмбриогенеза); закладки временных органов и тканевых систем (20-34 сутки эмбрионального развития); формирования дефинитивных органов и систем организма 2 генерации (5-7 месяцев внутриутробного онтогенеза); перед рождением (5-7 суток до рождения).

После рождения выявлены 4 критические фазы: новорожденности (от рождения до 10-15 суток); формирования органов и систем организма 4 генерации (1-1,5 месяцев); формирования органов и систем организма 5 генерации (6-6,5 месяцев); формирования дефинитивных органов и систем организма 7 генерации (10-12 месяцев); функция дефинитивных органов и систем организма в начале этапа старости (10-14 лет).

Добрынина И.В. и др. (2008) добавляют 10-ю критическую фазу развития организма коров: геронтологическая фаза – функция органов и систем организма в начале этапа старости (10-14 лет).

2 РАЗВИТИЕ ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ КОРОВ В ПРЕНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

2.1 Развитие органов размножения во время раннего этапа

Ранний этап развития начинается с оплодотворения яйцеклетки, образования зиготы и продолжается до закладки провизорных органов и функционирования плаценты. Осуществляется имплантация зародыша в стенку матки и обратное возвращение его в просвет рога матки (Хватов Б.П., 1954, 1970). Организм матери является основным источником питательных веществ, поэтому в начале беременности необходимы полноценное, сбалансированное кормление, микроэле-

менты, витамины (Богданов Г.А., 1981, Кузнецов А.Ф. и др., 2007). Осложнения во время беременности нарушают развитие плода, течения родового акта и послеродового периода, рождению нежизнеспособного приплода (Нежданова А.Г., 2002).

Важным этапом дивергентной дифференциации пола является оплодотворение яйцеклетки, когда хромосома мужской половой клетки определяет генетический пол зиготы. Самки млекопитающих гомогаметны (XX-хромосомы), а самцы гетерогаметны (XY-хромосомы), только у птиц наоборот. Это первая критическая фаза развития половой системы, когда добавление или потеря к обычному хромосомному набору половых хромосом могут привести к уродствам и нарушениям воспроизводительной функции. В настоящее время имеются три основные гипотезы о механизмах формирования гонад: гормональная, дифференциального роста и о ведущей роли H-Y-антигена (Волкова О.В., 1983; Hunter R., 1980). Следует отметить, что ни одна из трех гипотез не может полностью объяснить многие аспекты органогенеза половой системы.

Однако наиболее перспективная гипотеза заключается в том, что первичный пол определяется присутствием или отсутствием H-Y-антигена на плазматической мембране половых клеток, который синтезируется в ответ на наличие Y-хромосомы (Wachtel S. et al., 1975; Nakahori Y., 1989; Weisenbach J., Rouyer F., 1990). Если антигена нет, яйцники образуются независимо от набора половых хромосом. Если экспериментальная индукция недостаточности H-Y-рецепторов идет с помощью антител у H-Y-гонадных клетках, то образуются фолликулы яйчника. При появлении XX-гонадных клеток с H-Y-антигеном образуются структуры, похожие на семенные каналцы яичек (Ohno W., 1964, 1978). Вторую критическую фазу становления гонадного пола завершает преобразование гонад в яйцники или семенники.

На раннем этапе пренатального онтогенеза половые органы находятся в виде шести зачатковых структур: парные гонады; парные первичные почки (мезонефрос); парные окольные протоки первичных почек (мюллеровы или парамезонефротические протоки); парные протоки первичных почек (вольфовы или мезонефротические протоки); непарный мочеполовой синус; половой бугорок, находящийся рядом с отверстием мочеполового синуса, половые складки и половой валик (Техвер Ю.Т., 1968). Органы размножения находятся в тесной связи с органами мочевого выделения.

По данным Zietzschmann O., Krolling O. (1955), индифферентные

зачатки гонад в виде гонаидальных валиков овальной формы расположены на медиальных сторонах первичных почек, будучи покрытых целомическим (зачатковым) эпителием. Целомический эпителий вместе с первичными половыми клетками вырастает в подлежащую мезенхиму. При дифференциации в женскую сторону, глубокие участки эпителиальных тяжей гонады редуцируются, а из периферических частей образуются клеточные скопления – яйценозные шары, в дальнейшем, развивающиеся в овариальные фолликулы. Протоки первичных почек (вольфовы) формируют мужские половые пути, а окольные протоки первичных почек (мюллеровы) – трубкообразные органы самок.

По данным Волкова О.В., Пекарский М.И. (1976), Кожухарь В.Г. (1979), Никитин А.И. (1985), Wartenberg H. (1982), Zamboni L. et al. (1972, 1980.), Byskov A.G. (1974, 1975, 1978), Gomercic H. (1975), Harrison R.S. (1977), Mauleon P. (1978), Priedkatres J. (1981), зачатки гонад возникают в виде утолщений (гонаидальных или половых валиков) на вентральной стороне мезонефроса. Индифферентный зачаток гонады содержит первичные половые клетки и три типа соматических элементов клеток: целомического эпителия, мезенхимы и мезонефроса. Мезонефрос влияет на пути дальнейшего развития соматических элементов и половых клеток в зачатках гонады.

У многих млекопитающих в зачатке яичника вначале формируются клеточные тяжи, в состав которых входят оогонии и соматические клетки. Они возникают вскоре после формирования половых валиков. Зачатки гонады самок и самцов схожи, отличаются они только наличием в текстикуле Лейдиговских клеток (Byskov A.G. et al., 1982). Зачаток яичника рано продуцирует стероиды, до формирования фолликулов.

Индифферентная гонада формируется у эмбрионов коров на 4-ой неделе. Первые гоноциты в зачатках гонад обнаружены у эмбрионов на 30-31 сутки (Попов А.П. и др., 1994; Sakai T., 1955). Гонады в сторону яичников дифференцируются в конце зародышевого этапа (Техвер Ю.Т., 1968; Хонина Г.А., 1984; Erickson В.Н., 1966; Gomercic H., 1975; Mauleon P., 1978). К концу 35 суток гонада представлена зачатковым эпителием, мезенхимой, формирующимися «эпителиальными тяжами» и гоноцитами. Развивается сеть яичника из мезонефротических клеток, которые мигрируют в развивающиеся гонады эмбриона (Wenzel J., Odendpal S., 1985, 1987).

Внегонадные половые структуры млекопитающих развиваются

из двух протоков – мезонефротического и паранефротического, которые после дифференцировки пола у животных разного пола используют по-разному (Гертвиг О., 1908; Фалин Л.И., 1968). У семенников под действием гормона тестостерона, секретлируемого фетальными клетками Лейдига, мезонефротические протоки развиваются в семявыносящие каналы, соединяющие семенники с мочеиспускательным каналом. От гормона зависит развитие предстательной и пузырьково-видных желез. Женские парамезонефротические протоки (закладываются позднее), дегенерируют под влиянием другого гормона семенников зародыша – мюллерова ингибирующего фактора (МИФ), синтезируемого клетками Сертоли (Parker M., 1990). Возможно, МИФ ингибирует развитие яичников (Vigier B., 1987). Генетически женские гонады не секретлируют МИФ и тестостерон. Мюллеровы протоки развиваются в яйцепроводы, матку, часть влагалища, мезонефротические протоки дегенерируют (Jost A., 1972). У плодов женского пола вольфовы протоки начинают рассасываться к концу 9 недели, а на 12 неделе их короткие тяжи едва различимы. Мюллеровы протоки преобразовываются в трубчатые гениталии без поддержки овариальных гормонов. Это этап становления морфологических признаков пола. Окончание половой дифференциации происходит в период полового созревания, когда появляются вторичные половые признаки под влиянием половых гормонов.

Фундаментальное мнение состоит в том, что воронки яйцепровода (фимбрии), яйцепроводы и рога матки образуются краниальными частями мюллеровых протоков, а тело, шейка матки и краниальная часть влагалища – слившимися каудальными частями (Ковальский П.А., 1957; Либерман Л.Л., 1966; Кнорре А.Г., 1967; Волкова О.В., Пекарский М.И., 1976).

Большие разногласия имеются по вопросам источников, места закладки и слияния паранефротических протоков, времени, способов трансформации в яйцеводы, матку и краниальную часть влагалища у человека и животных. Нет ясного представления об источниках и процессе формирования влагалища, роста и дифференцировки эпителия гениталий самок, о сроках и механизмах закладки гонад, заселении их гоноцитами.

По Хлопину Н.Г. (1934), мюллеров канал развивается из спланхнотомов вращением слепого конца первоначального воронкообразного углубления или постепенным отщуриванием.

У млекопитающих мюллеров канал образуется отщеплением от

вольфова канала плотного клеточного тяжа, приобретающего просвет (Кнорре А.Г., 1967; Ржевуцкая О.П., 1976).

Ш.Е. Чхартишвили (1957) установил, что у животных складки мюллеровых каналов развиваются на краниальной и каудальной частях мезонефроса, направлены они к средней ее части. Позднее, вследствие сращения краев складок, образуются мюллеровы каналы.

Данные о времени возникновения паранефротических протоков, месте, способах и времени их слияния у коров противоречивы. Чхартишвили Ш.Е. (1957, 1961) отмечает, что формирование мюллеровых каналов у плодов коров происходит у 2-месячных плодов.

Слияние мюллеровых протоков начинается с каудальных отделов, постепенно захватывая краниальные участки (Улезко-Строганова К.П., 1939; Пэттен Б.П., 1959; Левина Н.П., 1961).

Колосов М.А. (1936) считает, что слияние мюллеровых протоков начинается в области шейки матки.

Следует отметить, что на ранних сроках развития утеровагинальный канал представлен в виде полой трубки, позже появляется кольцевое вдавливание, которое отграничивает матку от влагалища. Однако по времени образования матки и ее отделов мнение исследователей также расходятся.

Федорова Н.Н., Минаков А.Д. (1981) утверждают, что граница между маткой и влагалищем намечается на 16 неделе развития плода.

В различные сроки происходит разграничение матки на отделы. Шичкова Г.В. (1970) утверждает, что у 2-месячных плодов коров матка не дифференцирована на отделы и представляет единую, с одинаковой окружностью трубку длиной 4,5-8 см. По данным Ржевуцкой О.П. (1954), обособление рогов матки от тела у коров заканчивается к 3 месяцам.

Эмбриогенез начинается внутри яйцепровода, а через несколько дней продолжается в матке, где плод остается до родов (Техвер Ю.Т., 1968; Токарева Э.А., 1973; Зыкин Н.А., 1975). Длина маточных труб коров колеблется от 22 до 30 см, у млекопитающих эта длина значительно варьирует даже у представителей одного вида (Александровская О.В. и др., 1987) и влияет на нормальное развитие беременности (Волкова О.В., 1983). Имплантация у млекопитающих возможна при незначительном сокращении длины яйцепровода, если сокращение происходит на 50% канала, имплантация может и сохраниться, но происходит в субпрацервикальном отделе матки, что резко снижает плодовитость (McComba P., Gomet., 1979).

В яйцепроводах выделяют следующие отделы: воронка, перехо-

дующая в расширенный участок – ампулу и узкий перешеек, за которым у таких животных, как лошадь, собака, а также и у человека уже интрамурально следует маточная часть (Акаевский А.И., 1984). В ампуле происходит оплодотворение, для чего необходима совместная синхронная деятельность как половых клеток, так и яйцепроводов. Через две суток начинается период дробления, который у коров длится 8 суток (4 суток – в яйцепроводе, 4 суток в матке). Зигота переходит из яйцепровода в матку, где развивается зародыш (Дыбан А.П., 1988).

Сведения о природе транспортного процесса и механизмах, которые очень жестко регламентируют его сроки у разных видов животных, противоречивы и носят, как правило, предположительный характер (Pauerstein С.Н. et al., 1979).

На 10-11 сутки развития зародыша, при формировании полости дробления, можно говорить о стадии бластулы. У многих млекопитающих, в том числе и у крупного рогатого скота, эта полость очень быстро растет. Ее поперечное сечение за одни сутки увеличивается в 4 раза, а объем зародыша в 64 раза. Бластула переходит в своем развитии в новую стадию, называемую гастролой. Здесь зародыш состоит из зародышевых листков. Наружный зародышевый пласт связан с образованием водной оболочки (амниона), а внутренний пласт связан с закладкой желточного мешка, поэтому очень трудно распознать данную стадию, зародыш представляет собой двухслойную пластинку (Шмидт Г.А., 1952).

Матка у коров двурогая, различают три отдела: шейку, тело и рога (Хрусталева И.В. и др., 2004; Климов А.Ф., Акаевский А.И., 2003). На 5 сутки из одного из яйцепроводов чаще всего, в правого, в соответствующий рог проникает дробящееся яйцо. Зародыш похож на прозрачное веретеноподобное образование. В одном из участков такой широкой части «веретена» появляется скопление клеток, превращающееся в зародышевый щит, в котором появляется продольное утолщение в виде полосы клеток. Они становятся более высокими, чем в остальной части зародышевого щита. Центральная часть этой полосы углубляется и образует продольную борозду. На переднем конце этой борозды видна ямка, от дна которой выселяются клетки, образуя головной отросток.

Зародышевый щит увеличивается, меняет форму от овальной до формы восьмерки. В передней половине зародышевого щита формируются два продольных утолщения, задние их концы охватывают пе-

редний конец первичной полоски. Этой уровень закладки будущей центральной нервной системы (ЦНС): спинного и головного мозга. На 21-22 день внутриутробного развития возникают 5 мозговых пузырей, из которых развиваются отделы головного мозга: продолговатый мозг, мозжечок, средний мозг, промежуточный и кора больших полушарий. Одновременно происходит закладка 12 пар черепно-мозговых нервов (Зыкин Н.А., 1975).

В период между 20-21 сутками формируется мускулатуры и скелета. Рядом с закладкой ЦНС закладывается мезодерма, в виде первичных позвонков и боковых пластинок, последние утончаются по мере удаления от нервной трубки. В месте перехода первичного позвонка в боковых пластинках (клеточные) располагаются столбик клеток, из которых развиваются органы выделения.

У 23-24-суточных зародышей в первичном позвонке зародыша возникают три части: внутренняя часть напоминает вид губки, средняя имеет вид тонкой пластинки, которая продолжает расти и утолщаться, наружная приобретает вид клеточной пластинки, распадающейся затем на отдельные клетки. Внутренняя «губчатая» часть сильно увеличивается, охрящевеет, из нее образуется скелет. К 1,5-2 месяцам эмбриогенеза скелет зародыша остается все еще хрящевым. Медиальная часть первичного позвонка превращается в скелетные мышцы туловища и мышцы грудной клетки. Мышцы головы и конечностей имеют мезенхимное происхождение.

На более ранних стадиях развития зародыш не имеет сердца и получает кислород и питательные вещества из желточного мешка. С 19-20 дня внутриутробного онтогенеза формируется кровеносная система, включающая сердце и кровеносные сосуды. Уже в возрасте 22-26 дней развитие сердца усложняется и образуется предсердие, желудочки, впервые появляются кровеносные сосуды в головном и спинном мозге, первичных почках и печени, позднее (35-40 дней) в скелетных мышцах.

Достоверных данных об имплантации зародыша к стенке матки нет. По Шмидту Г.А. (1952, 1955), зародыш в возрасте 12 суток соприкасается своей поверхностью с выстилкой матки, после чего его рост происходит гораздо быстрее.

Согласно нашим данным в конце начального этапа развития (от 20 до 34 суток пренатального онтогенеза) на стадии закладки осевых и временных органов у зародышей крупного рогатого скота появляются зачатки гонад. Вначале на вентромедиальной поверхности ме-

зонефроса отмечается пролиферация целомического эпителия. Ядра эпителиоцитов округлые или овальные, располагаются апикально или базально, содержат 2-3 ядрышка, мелкодисперсный хроматин.

В дальнейшем в результате деления мезенхимных и эпителиальных клеток, закладки гонад выявляются на вентромедиальной поверхности мезонефроса в виде небольших утолщений. Эпителий на поверхности сохраняет многорядное расположение ядер. Эти ядра имеют овальную или каплевидную форму, структурированный хроматин. Эпителий от подлежащей ткани отделен базальной мембраной, которая дает положительную реакцию на гликопротеиды. На апикальных поверхностях эпителиоцитов видны секреторные гранулы, содержащие белково-углеводные компоненты и являются продуктом апокриновой секреции.

Под базальной мембраной располагаются небольшие отростчатые клетки, отличающиеся от эпителиоцитов более темными ядрами и светлой цитоплазмой. Среди соматических клеток трудно обнаружить половые элементы, которые отличаются от мезенхимоцитов большими размерами, овальной или округлой формой, крупным пузырьковидным ядром с шаровидным ядрышком и сетевидным хроматином. Ядра оогоний обычно расположены эксцентрично, цитоплазма оптически пустая, а гистохимическими методами в ней выявляется высокое содержание гликогена, щелочной фосфатазы и рибонуклеопротеидов.

Таким образом, в недифференцированной гонаде зародышей крупного рогатого скота присутствуют целомический эпителий, мезенхимная основа, формирующаяся синусоидные капилляры и единичные оогонии. Эпителиоциты и мезенхимоциты митотически активно делятся, за счет чего гонады быстро растут и становятся вполне самостоятельными органами.

2.2 Развитие органов размножения во время среднего этапа

По данным Ржевуцкой О.П. (1949), в 3 месяца внутриутробного развития рога и тело матки обособляемы. Оболочки матки не достаточно хорошо выражены (эндометрий – 72 мкм, миометрий – 120 мкм, серозная – 88 мкм). К 4 месяцам начинают формироваться карункулы, оболочки хорошо выражены (эндометрий – 320 мкм, мышечная – 200 мкм, серозная – 80 мкм). Далее происходит увеличение толщины эндометрия и миометрия, толщина периметрия в плодный период практически не изменяется.

Баженова Н.Б. (1975) отмечает, что рога и тело матки в 3-месячном возрасте обособлены, но просвет рогов круглой и овальной формы. У 4-месячных плодов рога заметно толще за счет формирования и утолщения стромы эндометрия. Формируются карункулы.

Формирование яичников заканчивается к 1,5 месяцам пренатального онтогенеза, когда половые железы отделены от мезонефросов и связаны с ними воротами яичника (Теплякова Н.П., 1987; Erickson В.Н., 1966).

Нет единого мнения, касающегося времени и способов закладки маточных желез и карункулов в матке. По Ржевуцкой О.П. (1949, 1954) железы в рогах матки появляются только после рождения. У 3-месячных телок имеются эпителиальные тяжи, в которых появляется просвет. В слизистой тела матки железы обнаруживаются к 7 месяцам. Карункулы закладываются в 4-месячном возрасте.

Амантуров А.А. и др. (1975), Бутуханов Н.А. (1970), Баженова Н.Б. (1978) считают, что начало образования карункулов происходит у коров к 4 месяцам плодного развития.

Дериглазова Н.А. (1971) в слизистой тела и рогов матки коров не наблюдала желез в плодный период и сразу после рождения и высказала мнение, что их закладка происходит после рождения.

Баженова Н.Б. (1978) установила, что маточные железы закладываются по всей поверхности эндометрия впячиванием эпителия в строму.

Баймишев Х.Б. (2000) указывает, что масса матки новорожденных телок равна $11,80 \pm 0,49$ г (0,04 % массы тела). Масса матки 3-4-недельных телок – 12,3 г. К моменту рождения эндометрий имеет толщину $356,2 \pm 5,48$ мкм; миометрий – $500,7 \pm 8,76$ мкм, состоит из двух слоев, более мощным является циркулярный слой волокон (2/3 всей толщины); толщина периметрия – $77,6 \pm 2,78$ мкм, содержит кровеносные и лимфатические сосуды.

Согласно результатам наших исследований в раннепредплодную стадию среднего этапа развития (34-45 суток) первичную почку составляют регрессирующие каналцы, мезонефротические и парамезонефротические протоки. Мезонефротический проток дегенерирует на ранних стадиях развития плода.

По мере роста гонады происходит выпячивание валика. Постепенно появляющиеся и углубляющиеся борозды отделяют гонаду с латеральной стороны от первичной почки и с дорсомедиальной стороны от зачатка надпочечника. Таким образом, появляется брыжейка

гонады, которая остается связанной только со средней частью первичной почки (рис. 1, 2). В середине ножки обнаруживается довольно



Рис. 1. Тотальный срез через каудальную часть тела раннего предплода. Окраска гематоксилин и эозоном. Объект. 10, ок. 10

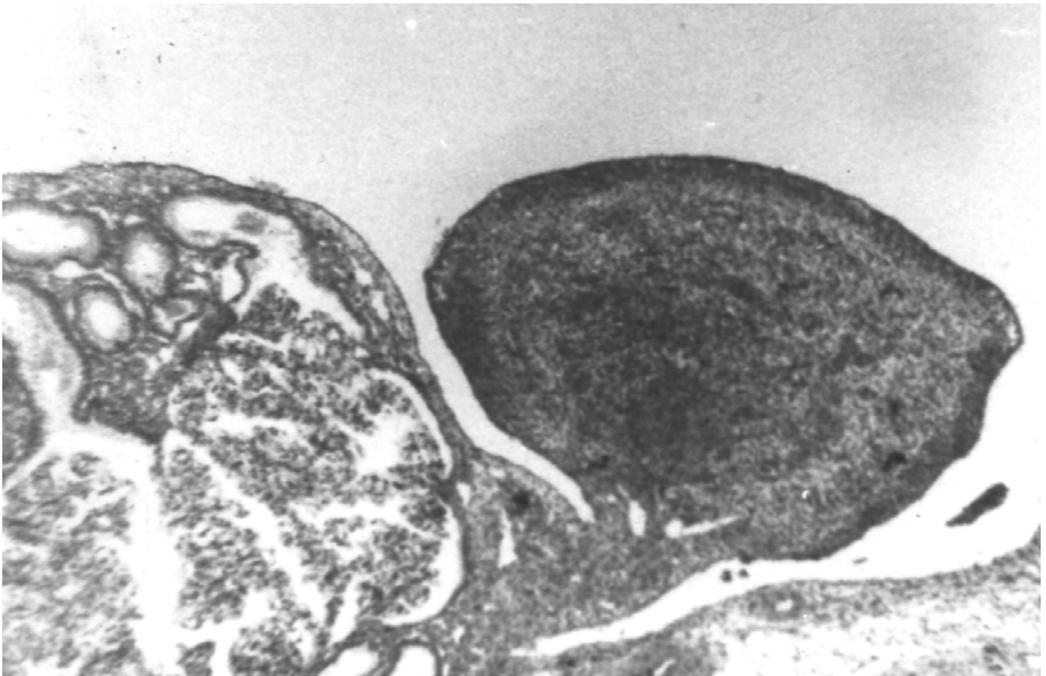


Рис. 2. Тотальный срез через каудальную часть тела 45-суточного плода. Яичник отделен от мезонефроса. Окраска гематоксилин и эозин. Объект. 10, ок. 10

большое количество сосудов, формирующих сосудистую сеть. Клетки мезонефросной ножки мелкие, ядра различной формы, окрашиваются основными красителями более интенсивно по сравнению с клетками гонады.

В зоне сгущения мезонефральных клеток, между хилусом и корковым веществом выявляются трубочки сети яичника. Между этими трубочками сети яичника и корковым веществом появляется небольшая прослойка из соединительнотканых элементов и происходит интенсификация процесса васкуляризации коркового вещества. Данный период характеризуется очень активным развитием соединительнотканной стромы мозгового вещества, в результате которого наблюдается прорастание соединительнотканых тяжей из мезовария в корковое вещество. В таком же направлении проходят тяжи мезонефральных клеток.

Таким образом, раннепредплодная стадия среднего этапа развития (34-45 суток) характеризуется формированием всех основных структур яичника. В эмбриональной гонаде 34-суточных предплодов начинается процесс дивергентной дифференциации пола, завершающийся к 45 суткам.

В позднепредплодную стадию среднего этапа онтогенеза (45-60 суток) происходит активный процесс размножения половых клеток в овариальных железах. В раннеплодную стадию позднего этапа онтогенеза (60-90 суток) яичник увеличивается в объеме почти в 18 раз. В конце второго месяца внутриутробного развития появляются парамезонефротические (мюллеровы) протоки, из которых образуются яйцепроводы, матка и влагалище рядом с протоками первичной почки, в результате желобообразного впячивания целомического эпителия в мезенхимную основу латеральной поверхности краниального полюса мезонефроса, которые идут параллельно протокам мезонефросов. Желобок (будущая воронка яйцепровода) каудальнее переходит в эпителиальный клеточный тяж, формирующийся за счет пролиферации клеток целомического эпителия и закрытия желобков на вентромедиальной поверхности мезонефротического протока.

Немного позднее начинает формироваться воронка мюллерова протока. Каудальнее воронки, в клеточном тяже парамезонефротического протока, появляется просвет, который не обнаруживается на уровне краниального полюса гонады, а клеточная масса вскоре исчезает. Часть мюллерова протока (от воронки до каудального конца мезонефроса) остается узкой и образует яйцепровод. Эпителий яйце-

провода за воронкой однорядный цилиндрический, а на уровне середины яичника остается многорядным.

После направляющей связки яичника мюллеров проток продолжается как рог матки, эпителий которого остается многорядным. Его стенка представлена 2-4 рядами мезенхимных клеток. Генитальный тяж, сформированный ранее, растет краниально и каудальная часть парамезонефротических протоков заключается в стенку тяжа, формируя в дальнейшем, будущее тело матки. На этом уровне мюллеровы протоки пока разъединены толстым слоем мезенхимных клеток. При приближении генитального тяжа к шейке мочевого пузыря протоки сближаются и теперь имеют одну общую медиальную стенку. На этом уровне образуется шейка матки.

Уже после окончания роста генитального тяжа в краниальном направлении можно определить границу между рогом и телом матки. На уровне шейки и каудального участка тела матки сливаются парамезонефротические протоки. Теперь половая трубка разделяется на яйцепровод, рог, тело и шейку матки. Усложняется строение стенки всех отделов половой трубки, но обособления оболочек нет.

К 90 суткам в яйцепроводе не обнаруживаются складки слизистой, а эпителий рога, тела и шейки матки преобразуется из многорядного в однорядный цилиндрический. Ядра эпителиоцитов овальной формы, лежат на разных уровнях, богаты хроматином. Поверхность эпителия волнистая. На апикальной поверхности клеток эпителия впервые обнаруживаются и отделяются в просвет секрет в виде капель. Констатируется выраженная реакция на щелочную фосфатазу эпителия эндометрия, особенно в апикальной части клеток. Кроме того, эпителиоциты характеризуются умеренной суданофилией и содержат значительное количество гликогена.

Таким образом, на этой стадии развития эпителий матки обладает выраженной способностью к секреции. Начинает формироваться миометрий. Отдельные мышечные клетки разделены толстыми тяжами сформировывающейся соединительной ткани. Сначала это преимущественно циркулярно расположенные пучки. Циркулярный слой прогрессивно увеличивается, однако остается слабо выраженным в области дна матки. Позднее появляется наружный слой, состоящий из продольных мышечных пучков.

2.3 Развитие органов размножения во время позднего этапа пренатального онтогенеза

2.3.1 Рост массы тела и органов размножения

Исследования изменений массы и размеров половых органов крупного рогатого скота во время эмбрионального онтогенеза посвящено несколько работ (Садовский Н.В., Телегин Г.Н., 1974; Лисевич В.П., 1970; Бирих В.К. 1972; Теплякова Н.П., 1978; Сквородин Е.Н., Менькова А.А., 2002), но посвящены они, в основном, яичникам.

Лисевич В.П. (1970) установил, что масса половых органов плодов коров начинается увеличиваться к 7 месяцам беременности и достигает максимума в 9 месяцев (63,0-82,9). Нарастание массы яичников идет параллельно увеличению у плодов массы других частей полового аппарата.

Садовский Н.В. и Телегин Г.Н. (1974) указывают, что максимальная абсолютная скорость роста массы яичников коров в конце плодного периода, относительная скорость роста – в начале его.

Уже к 2 месяцам беременности плод по основным особенностям похож на взрослое животное, длина от 6,5 до 8,5 см, вес около 14 г (Шмидт Г.А., 1952). Шея хорошо выражена, передний конец морды направлен прямо вниз (раньше голова была согнута и мордой прижата к груди). Брюшная мускулатура хорошо развита, отчетливо видна молочная железа.

К 9-месячному возрасту вся поверхность тела плода густо покрыта шерстью. Заканчивается окостенение черепа, прорезаются зубы. Вес плода в среднем равен 37 кг, длина тела достигает 85-87 см.

Бирих В.К. (1972), Суетин В.Я. (1971), Тельцов Л.П. (1993), Здоровинин В.А. (1994), Садовский Н.В., Телегин Г.Н. (1976), Сквородин Е.Н. (1993) отмечают, что абсолютная скорость роста массы плодов с возрастом увеличиваются, а относительный прирост, наоборот, уменьшается.

Телегин Г.Н. (1974) отмечает, что плоды интенсивно растут до 5 месяцев внутриутробного развития, затем масса снижается и следующий подъем в начале 9 месяца.

Суетин В.Я. (1971) утверждает, что наибольший вес плодов коров приходится на 3, 5 и 8 месяцы плодного развития. По Столярову В.А. (1993) масса плодов за раннеплодную стадию увеличивается от 24 до 3050 г, за среднеплодную – до 11950 г, за позднеплодную – до

30500 г. Наибольший относительный рост массы отмечается на раннеплодной стадии.

Здоровинин В.А. (1994) отмечает, что масса тела плодов со 2 по 5 месяцы развития увеличивается с 27 до 3200 г, с 5 по 7 месяцы до 12670 г, с 7 месяцев до рождения – до 29150 г. Относительный прирост понижен на 5, 9 месяцах, а повышен на 3-4 месяцах.

Сковородин Е.Н. (1999) установил, что рост массы тела сопровождается постепенным среднесуточным приростом и достигает максимального уровня к 7 месяцу (215,5 г) и к 9 месяцу (247,8 г) внутриутробного развития.

В результате наших исследований было установлено, что у плодов во время позднего этапа пренатального онтогенеза (от 2 месяцев до рождения) повышение массы тела сопровождается постепенным увеличением среднесуточного прироста. Во время внутриутробного развития организма наиболее значительное увеличение данных показателей начинается в 6 месяцев, а своего максимального значения достигает к 9-му месяцу, составив соответственно 25915,1 и 244,3 г. К моменту рождения телят масса тела увеличивается до 37069,9 г, а среднесуточный прирост до 371,8 г.

Живая масса тела и прирост не отражают взаимосвязи между скоростью роста и величиной растущего тела, поэтому данные показатели не могут характеризовать в полной мере сравнительную степень напряженности процесса роста у плодов крупного рогатого скота. Для сравнительной характеристики интенсивности роста за длительный период времени наиболее приемлемым является метод S. Brody (Свечин К.Б., 1961). При этом относительный прирост исчисляется не к начальной величине массы тела за рассматриваемый период, а к средней.

Сравнительный анализ показал, что наибольшая интенсивность роста массы тела животного отмечается к 4 месяцам пренатального онтогенеза, составляя 115%, в дальнейшем данный показатель снижается (до 87%) к 5 месяцам, а в 6 месяцев наблюдался наибольший подъем. Наиболее заметное снижение происходит в последние два месяца перед рождением.

Гонады у крупного рогатого скота формируются рано и в начале имеют индифферентную структуру. Согласно нашим данным, на гистологическом уровне яичник от семенника можно отличить у плодов старше 34-суточного возраста. Во время среднего этапа (34-60 суток) яичники довольно небольших размеров и имели с мезонефросом тес-

ную связь, что не позволило провести их измерение достаточно точно. Поэтому масса овариальных желез изучалась нами, начиная с 3-месячного возраста пренатального онтогенеза. Среднемесячный привес изучаемого органа увеличивался неравномерно, до 6-месячного возраста данный показатель изменялся от 0,03 до 0,04 г, затем наблюдалось его увеличение к 8 месяцам до 0,1, следующее увеличение отмечалось только на момент рождения.

Аналогичные закономерности отмечались при расчете относительного прироста массы яичника. Например, к 7- и 8-месячному возрасту пренатального онтогенеза этот показатель увеличился приблизительно в 2 раза, а к 9 месяцам наоборот снизился 3 раза больше.

Таким образом, масса яичника наиболее интенсивно увеличивалась до рождения в период, когда в яичниках активизировался фолликулогенез и появлялись крупные полостные фолликулы. За изученный срок внутриутробного развития масса тела плодов выросла в 171 раз, в то время как масса яичника всего лишь в 21 раз. При этом рост овариальных желез неравномерен в различные сроки онтогенеза и интенсификация этого процесса связана, прежде всего, с увеличением роста полостных фолликулов и формированием атретических тел.

Масса матки во время пренатального онтогенеза увеличивалась неравномерно, но необходимо учитывать, что биологические ритмы роста этого органа подчинялись иной закономерности, чем овариальные железы. Увеличение среднемесячного прироста происходило до 8 месяцев внутриутробного развития.

Но наиболее интенсивный относительный прирост массы органа был отмечен к 5 месяцам (124%), 6 месяцам (53%) и 8 месяцам (43%) внутриутробного развития. То есть наиболее интенсивно матка росла в конце раннего этапа и начале среднего этапа развития. Скорость роста яичников в это время уже снижалась. Увеличение роста массы матки во время позднего этапа тоже запаздывает по отношению к росту яичников.

Таким образом, в онтогенезе сначала ускоряется рост овариальных желез, а затем происходит подъем скорости роста массы матки, что может косвенно свидетельствовать о начале формирования маточно-овариальных отношений уже во внутриутробный период.

Масса яйцепровода, также как масса яичника и матки, неравномерно увеличивается в различные стадии онтогенеза. У 5 и 6 месячных плодов среднемесячный прирост массы яйцепровода достигает 0,05 и 0,04 г соответственно, а к 7 месячному возрасту данный пока-

затель снизился до 0,01 г. В 8 месяцев среднесуточный прирост резко увеличивается до 0,14 г, далее вновь снижается (0,08 г).

Рост массы яичника и яйцепровода в период раннеплодной стадии происходит неравномерно, асинхронно, в дальнейшем, начиная с 7 месяца эти органы развиваются синхронно, что связано более ранним формированием овариальных желез в онтогенезе и спецификой яйцепровода как органа, обеспечивающего встречу половых клеток и формированием ранних относительно коротких стадий развития нового организма.

Таким образом, показатели массы органов размножения свидетельствуют о том, что этот процесс, по сравнению с увеличением массы тела, развивается неравномерно и асинхронно. При этом увеличение массы яичника значительно коррелирует с образованием крупных полостных фолликулов и формированием полноценных половых циклов. Рост матки очень тесно связан с морфофункциональным состоянием яичников.

2.3.2 Развитие эндометрия матки и яичников

Матка – детородный мышечный полый орган, в котором у млекопитающих развивается зародыш или плод, и при его созревании выталкивается маткой наружу через родовые пути во время родов. Помимо детородной (генеративной) функции, включающей в себя ряд подфункций (питательную, дыхательную, выделительную), где важную роль играет слизистая оболочка, матка выполняет еще эстральную функцию, тесно связанную с секреторной функцией эндометрия. Именно благодаря циклическим изменениям слизистой оболочки матки, осуществляющейся подготовки к восприятию и развитию оплодотворенного яйца (Колосов М.А., 1936).

Сокращения матки обуславливают продвижению маточных секретов в каудальном направлении и очищению половых путей от микрофлоры и слущенного эпителия, т.е. санации органа. Антибактериальное действие осуществляется также путем усиления фагоцитоза, вызванного веществами полисахаридного характера (Killinbeck J. et al., 1963).

Данных об иннервации органов размножения самок крупного рогатого скота в литературе очень мало и они касаются в основном источников иннервации. Лучше этот вопрос изучен у лабораторных животных и человека (Разумовский М.О., 1881; Синицин А.Ф., 1917; Лаврентьев Б.И., 1913; Фельдман Н.Г., 1935; Беляев Н.Н., 1939; Колосов Н.Г., 1948).

Иннервация матки осуществляется вегетативной нервной системой, нервными сплетениями брюшной полости, парасимпатическим и симпатическим ее отделами, в состав которых входят двигательные и чувствительные волокна. Они формируют основные нервные сплетения во всех отделах и оболочках матки, идущие по ходу сосудов и мышечного слоя (Студенцова Т.Л., 1949; Яновский И.И., 1955; Лабзина М.В., 1998; Bell C., 1971). Нервные сплетения, прилегающие к рогам и телу матки, не содержат нервных клеток. Они находятся в ганглиях нижней и боковой поверхностей шейки матки (Tanieke T. et al., 1991). Гурвич А.С. (1960) обнаруживал нервные клетки только в паравагинальной клетчатке, в петлях, залегающего там сплетения, но не на стенке матки или внутри ее. Кикчеевым К.Х. и Сыворотько Ф.А. (1939) доказано наличие в матке механо- и барорецепторов. Крыжановская Е.Ф. (1947) обнаружила в матке хеморецепторы, раздражение которых вызывает изменение кровяного давления.

По данным других авторов (Колосов Н.Г., 1954; Яновский И.И., 1955; Чунаева М.З., Абдрахманов А.А., 1978; Лукьянова Т.С., 1987; Bell C., 1971; Flieger G. et al., 1984) репродуктивная система самок млекопитающих и человека имеет богатую иннервацию представленную двумя основными сплетениями: яичниковым и маточно-влагалищным. У коров они образованы нервными стволами, происходящими от каудального брызжжечного сплетения, подчревного нерва и сплетения от кресцовой части пограничных симпатических стволов, тазового, срамного и каудального прямокишечного нервов, сочетающих в себе элементы симпатической и парасимпатической природы (Яновский И.И., 1955; Flieger G. et al., 1984).

Кровоснабжение матки осуществляется краниальными парными, средними и каудальными маточными артериями (Вахид Абд Эль Азим Абдель Рахим, 1992). Сосуды матки проникают через мышечные слои. Более крупные идут между наружным и внутренним слоями круговых мышц. Ветви этих сосудов проникают перпендикулярно поверхности матки в слизистую, где распадаются на мелкие сосуды, капилляры которых оплетают железы и образуют капиллярные сети под эпителием и в основе карункулов (Хватов Б.П., 1954). Существует своеобразный сосудистый противоточный механизм, с помощью которого синтезируемые в матке простагландины транспортируются в прилежащий яичник. Эти вещества, таким образом, вызывают инволюцию желтого тела (Павлов В.А., 1984; Хантер Р., 1984; Бэйрд Д., 1987). К периоду половой зрелости количество нервных элементов и кровеносных сосудов увеличивается.

Степень развития циркулярного и продольного слоев миометрия у различных сельскохозяйственных животных варьирует. Это обусловлено длиной маточных рогов, одно- и многоплодностью животных, в связи с чем у коровы, у кобылы лучше развит внутренний циркулярный слой, а у свиньи, кошки, собаки – наружный продольный, или оба слоя одинаковы по своей толщине (Кацнельсон З.С., Рихтер И.Д., 1979).

На поверхности слизистой оболочки наблюдаются микроворсинки и реснички, которые определяют направление тока жидкости в полости репродуктивного тракта и ориентацию сперматозоидов и предупреждают адгезию сперматозоидов на стенках матки, позволяя им мигрировать до встречи с яйцеклеткой (Скопичев В.Г., Боголюбова И.О., 2007).

Структурными единицами мышечной оболочки являются гладкомышечные волокна, обычно имеющие веретеновидную форму. Наибольшего размера они достигают во время беременности. Каждая гладкомышечная клетка является самостоятельной морфологической единицей, однако тесные морфофизиологические взаимодействия миоцитов обеспечиваются существованием специализированных клеточных контактов, в частности типа нексусов (Dervey M., Barr L., 1962).

Серозная оболочка состоит из рыхлой соединительной ткани и мезотелия. Эти ткани образуют слои, расположенные в определенной последовательности: мезотелий, базальная мембрана, слой продольно ориентированных коллагеновых волокон, мало дифференцированный камбиальный слой и слабо развитый глубокий слой. У коров в постнатальный период и период беременности толщина серозы изменяется. В период половой зрелости слои ее утолщаются, причем более отчетливо выступает эластичная сеть волокон, а к старости (средний) слой эластиновых волокон выражен слабо (Техвер Ю.Т., 1968; Александровская О.В. и др., 1987).

В эмбриональном развитии полость матки покрыта низким цилиндрическим эпителием. По мере развития этот эпителий становится высоким, особенно в шейке матки (Волкова О.В., Пекарский М.И., 1976).

Описание эпителия у эндометрия плодов коров противоречиво. В диссертационной работе Ржевуцкой О.П. (1949) сказано, что эпителий матки состоит из высоких, очень узких клеток. У 3-месячных плодов его высота равна 36 мкм, в 7 месяцев – 24 мкм. Он является

многорядным. Лишь у 3-месячных телок покровный эпителий становится однослойным призматическим. Карункулярный эпителий у 7-месячных плодов состоит из одного слоя высоких клеток (24 мкм).

Хватов Б.П. (1955) пишет, что у плодов коров 30-32 см, слизистая оболочка матки покрыта эпителием, снабженным длинными ресничками, и является однослойным цилиндрическим. Ellenberger W. et al. (1926), Глаголев П.Н., Ипполитова В.И. (1926), Ковальский П.А. (1957), считают эпителий матки коров многослойным. Игумнов Г.А. (1968), Жеденов В.Н. (1965), Суетин В.Я. (1971), Заянчковский И.Ф. (1964), Гармс К. (1931), Hammond J. (1927) относят эпителий к однослойному цилиндрическому.

По сведениям Дериглазовой Н.А. (1971), изучавшей некоторые гистоморфологические и гистохимические показатели полового тракта крупного рогатого скота, покровный эпителий у 2-3 месячных плодов высокий, ровный цилиндрический. С 4 месяца развития эпителий высокий многорядный. На карункулах эпителий до конца плодного периода и после рождения остается однослойным цилиндрическим или кубическим. Наиболее низкие клетки находятся на их вершине.

Суетин В.Я. (1971) пишет, что у ранних плодов коров эпителий эндометрия однослойный цилиндрический. Баймишев Х.Б. (2000) также считает эпителий однослойный призматический, высота которого достигает у новорожденных телочек 20,8 мкм.

Баженова Н.Б. (1978) в своей диссертации отмечает, что с момента закладки на всем протяжении плодного периода и в течение 30 дней после рождения покровный эпителий однослойный призматический, с выраженной многорядностью, которая усиливается в конце эмбриогенеза. Эпителий карункул однослойный, однорядный кубический или низкопризматический. Железистый эпителий – однослойный, однорядный высокопризматический, с базальным расположением ядер.

Железистые образования впервые обнаруживаются в матке плода в возрасте 250 дней беременности (Atkinson В.А., 1984).

Szamborsky J., Laskowska H., (1968) установили, что в функциональном и морфологическом отношении формирование стромы эндометрия опережает развитие эпителия матки.

По данным Хватова Б.П. (1955) у плодов коров длиной 30-32 см (4-4,5 месяца) можно выявить основные оболочки стенки матки.

Данные Ржевуцкой О.П. (1949) свидетельствуют, что в матке 3-месячных плодов крупного рогатого скота можно обнаружить закладку 3 оболочек. Слизистая имеет ровную поверхность, толщина

которой достигает 72 мкм, мышечной – 120 мкм, серозной – 88 мкм. К 4-месячному возрасту происходит явное увеличение слизистой и мышечной оболочек (320 мкм и 200 мкм соответственно). Толщина периметрия равна 88-60 мкм.

Дериглазова Н.А. (1969), Баженова Н.Б. (1976) высказывают мнение, что начальная дифференцировка оболочек стенки матки коров наблюдается в конце третьего – начале четвертого месяца плодного периода. Дериглазова Н.А. пишет, что у 4-месячных плодов слой циркулярных мышечных волокон представлен рыхло лежащими пучками, к 5 месяцам утолщается. Сосудистый слой выражен слабо. Клетки стромы эндометрия располагаются теснее по сравнению с более поздними сроками беременности.

С увеличением возраста плодов коров гликогена в клетках эпителия и соединительно-тканых волокнах становится меньше, у новорожденных стабильно, как и у 9-месячных плодов (Суетин В.Я., 1971).

Дериглазова Н.А. (1971) отмечает, что в соединительной ткани влагалища и матки в плодный период развития гликогена больше, чем у телок, а в мышечной ткани наоборот.

Закономерность уменьшения гликогена с возрастом плодов также подтверждается. Концентрация его выявлена в верхней части стромы, в основном под эпителием. У 3-месячных плодов в клетках матки появляется щелочная фосфатаза. В середине беременности происходит ее заметное снижение, а к 7 месяцам – повторный подъем, который удерживается до конца плодного периода с небольшим снижением (Баженова Н.Б., 1978).

Кюбар Х.В. (1983) установил, что в первые месяцы после рождения в строме и эпителии матки коров происходит повышение содержания щелочной фосфатазы (в первую очередь в стенке мелких кровеносных сосудов) и гликогена.

К моменту рождения теленка стенка матки четко дифференцирована на слои. Слизистая оболочка выстлана однослойным многорядным призматическим эпителием, который активно секретирует в полость матки продукты, содержащие нейтральные гликозаминогликаны и белок. Железы эндометрия хорошо развиты и имеют дефинитивное строение. Мышечная оболочка состоит из трех слоев: мощного циркулярного, сосудистого и продольного (Сковородин Е.Н. и др., 2007).

Суетин (1971) указывает, что в постнатальном онтогенезе матка

и шейка покрыты однослойным эпителием. У млекопитающих эндометрий выстлан высоким призматическим эпителием (Дерниглазова, 1971; Малакшинова, 1998). Мышечная оболочка состоит из 2-х слоев: циркулярного и продольного. Степень васкуляризации миометрия зависит от функционального состояния матки. В период беременности сосудистый слой матки (Кюбар, 1983) увеличивается в 8-12 раз. Садирова (1993) отмечает, что у телок миометрий интенсивно увеличивается к 4-ому месяцу, за счет развития сосудистого слоя.

Н.А. Дерниглазова (1971) считает, что образование желез заканчивается в первые месяцы после рождения. Существует мнение, что в хороших условиях кормления рост и развитие матки заканчиваются в основном уже на десятом месяце жизни (Попов В.П., 1980; Кюбар, 1983; Игумнов, 1992; G. Desjardins, H. D. Nafs, 1968).

Стенка матки во время поздний, или завершающий этап эмбрионального развития (от 2 месяцев до рождения) претерпевает очень много изменений. Толщина ее увеличивается от 264,89 до 989,05 мкм.

Максимальный среднемесячного прирост толщины стенки матки отмечается на 4 и 5 месяцы пренатального онтогенеза и составляет соответственно 226,81 и 181,66 мкм. Затем данный показатель резко снижается к 7-месячному возрасту, достигая своего минимального значения – 31,52 мкм. Следующее увеличение среднемесячного прироста происходит уже к 8-му месяцу развития, составляя 116,79 мкм, а вот к 9-му месяцу внутриутробного развития наблюдается незначительное снижение до 112,51 мкм. У новорожденных толщина стенки матки уменьшается ($P < 0,05$).

Максимальный абсолютный прирост толщины стенки матки приходится 4 месяц внутриутробного развития (221,02 мкм). К 7-месячному возрасту данный показатель снижается до 24,47 мкм, затем увеличивается к 8 месяцу (120,4 мкм), после чего наблюдается незначительное снижение вплоть до рождения.

Относительный прирост толщины стенки матки достигает максимального значения у 4- и 5-месячных плодов, составляя 58,7 и 31,97% соответственно. Заметное снижение данного показателя наблюдается к 7-му месяцу эмбрионального развития, когда достигает своего минимального значения (3,04%). В 8-9 месяцев внутриутробного развития отмечается увеличение относительного прироста до 13 и 11% соответственно.

Все вышеизложенное позволяет нам утверждать, что увеличение

толщины стенки матки наиболее интенсивно происходит в раннеплодную стадию внутриутробного развития, а вот его снижение отмечается к концу среднеплодной стадии. Изменение данного показателя происходит синхронно с изменением массы матки.

Эндометрий матки коров с 2 месячного возраста до рождения увеличивается от 248,01 до 493,87 мкм. Наибольший уровень абсолютного прироста эндометрия наблюдался к 6 месяцу развития плодов и составил 144,4 мкм. В дальнейшем этот показатель резко снизился, составив к 8-месячному возрасту 25,9 мкм. К 9-месяцам внутриутробного развития происходило его незначительное увеличение (35,6 мкм). У новорожденных абсолютный прирост достигал минимального значения – 8,7 мкм.

Относительный прирост толщины эндометрия достигает наибольшего значения к 6-ому месяцу и составляет 46,2%. В дальнейшем, до конца исследуемого периода происходит его постепенное снижение до 1,7%.

Таким образом, интенсивное увеличение толщины слизистой оболочки матки отмечается в середине среднеплодной стадии пренатального онтогенеза, когда происходило образование, формирование и дальнейшее развитие основных структур эндометрия матки.

Матка 3-месячных плодов уже имеет разграничения на отделы (рога, тело и шейка). Кроме того, четко можно различить границы: рога и тела, тела и шейки матки. Просвет матки в этом возрасте имеет овальную форму, на некоторых срезах – округлую. Полость выстлана однослойным призматическим эпителием, многорядность четко выражена (рис. 3).

Высота эпителиоцитов в среднем достигает 39,81 мкм. Сами клетки узкие, очень тесно прижаты друг к другу, но границы между ними четкие. Высота эпителиоцитов в несколько раз превышает ширину. Большую часть клетки занимают ядра, внутри которых в виде мелких глыбок представлен гетерохроматин. Ядра располагаются преимущественно по центру клеток на разных уровнях (чаще всего в 2 или 3 ряда), таким образом, создается впечатление многорядности. Такое расположение ядер говорит о низкой дифференциации клеток слизистой оболочки матки. Относительно равномерно распределены в эпителиоцитах РНП. Между эпителиальными клетками очень редко встречаются лимфоциты.

В 3-месячном возрасте строма эндометрия представлена мезенхимой, которая в дальнейшем развивается в рыхлую соединительную

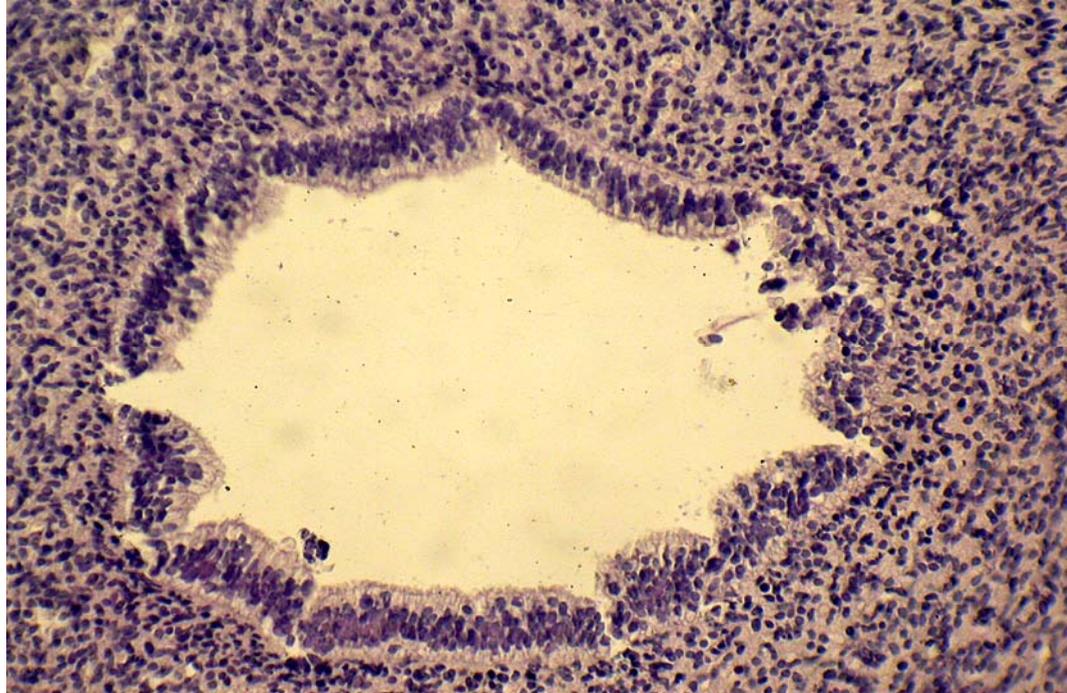


Рис. 3. Матка 3-месячного плода. Высокие клетки однослойного многорядного эпителия. Окраска гематоксилин и эозин.
Объект. 10, ок. 20

ткань. Клетки мезенхимы сравнительно мелких размеров, в основном они округлой формы и плотно прилегают друг к другу. Более плотное расположение клеточных элементов отмечается под базальной мембраной. В клетках имеют округлые крупные ядра, а цитоплазма наблюдается в виде небольшого ободка. Наблюдаются крупные единичные клетки с крупным светлым ядром и эозинофильной цитоплазмой. В промежутках между клетками располагается студенистое аморфное межклеточное вещество, где содержатся лимфоциты. При этом, наибольшее количество лимфоцитов наблюдается непосредственно под базальной мембраной. В расположении клеток мезенхимы нет четкого направления, но под базальной мембраной у этих клеток наблюдается круговое или косое направление.

Васкуляризация матки не выражена, так как выявляются лишь отдельные мелкие артериолы. Не наблюдается разграничения стенки матки телок на собственно слизистый, мышечный и серозный оболочки. Наибольшая часть стенки матки интенсивно окрашивается, однако поверхностный слой, который в более поздние сроки развития соответствует периметрию и наружному продольному слою гладкой мускулатуры, окрашивается гематоксилином менее интенсивно.

Сканирующая электронная микроскопия позволила увидеть

апикальную часть клеток поверхностного эпителия. На поверхности покровного эпителия видны апикальные поверхности секреторных клеток, покрытых микроворсинками. Сами эпителиоциты куполообразно выступают в просвет органа (рис. 4).

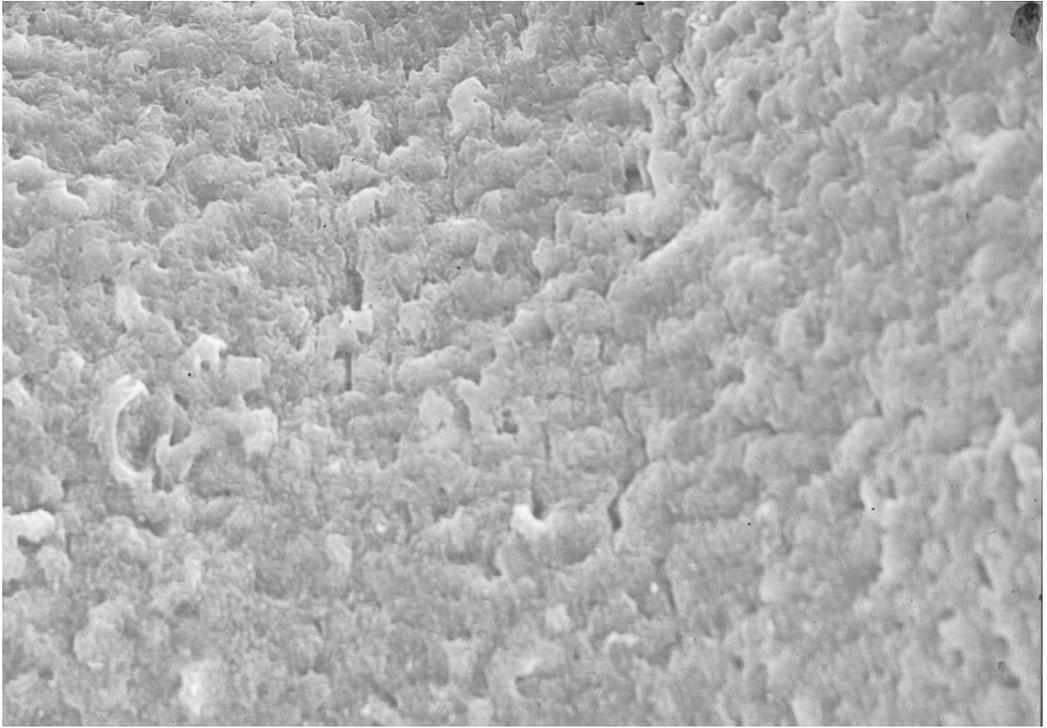


Рис. 4. Поверхность эпителиальной выстилки матки 3-месячного плода крупного рогатого скота. Сканирующая микроскопия. Увеличение $\times 700$

В строме эндометрия хорошо выражены коллагеновые волокна. Толщина волокон различная, от тонких нитей до очень крупных. Кроме того, эта толщина различается на всем протяжении волокна. Сильно переплетаясь, коллагеновые волокна образуют тесно сплетенную сеть (рис. 5).

Ультраструктурное исследование показало, что клетки покровного эпителия располагаются очень плотно друг к другу, образуя простой межклеточный контакт. Преобладают малодифференцированные эпителиоциты, в которых ядра очень крупные, занимают значительную часть цитоплазмы, а сами клетки располагаются очень плотно друг к другу.

Ядро эпителиоцитов имеет округлую форму с неровными краями, за счет небольших впадин и выступов. Ядерная оболочка четко выражена с многочисленными, четко выраженными порами. Внутри ядра находится хроматин в диффузном состоянии, но конденсируется

по центру, формируя ретикулярное ядрышко, и в небольших количествах по внутренней стороне ядра.

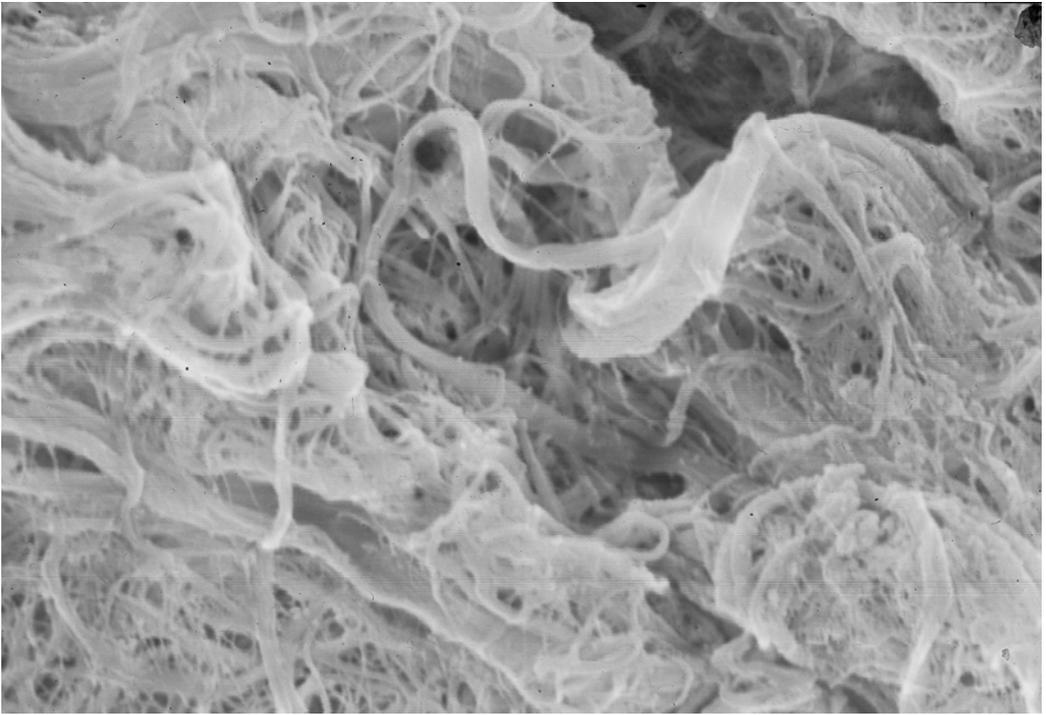


Рис. 5. Строма слизистой оболочки матки 3-месячного плода крупного рогатого скота. Сеть коллагеновых волокон. Увеличение $\times 3000$

Наблюдались клетки с различной степенью дифференцировки: юные, зрелые клетки и клетки с признаками апоптоза. В юных клетках ядро в основном округлой формы, очень светлое, хроматин располагается диффузно, практически равномерно. В зрелых клетках отмечается конденсация хроматина небольшими участками по центру ядра, а также по внутренней поверхности ядерной оболочки. При апоптозе клетки были отмечены характерные признаки распада клеточных элементов, в первую очередь ядра, когда ядерная оболочка теряет свою целостность, ядерные поры становились очень крупными, митохондрии тоже увеличивались, набухали.

Строма матки представлена клетками соединительной ткани (фибробласты, макрофаги, нейтрофилы), клетками гладкомышечной ткани, нервными волокнами и межклеточным веществом.

В реактивном состоянии находятся фибробласты. Ядро занимает большую часть клетки. В них очень хорошо развита эндоплазматическая сеть, что говорит о высоком уровне белкового синтеза. Также достаточно высокую активность проявляют макрофаги, которые выполняют защитную функцию, являются секреторной клеткой; участ-

буют в обменных процессах и в фагоцитировании апоптозных телец. Макрофаги характеризуются округлой формой с неровными краями и с почковидным или овальным ядрами. В цитоплазме видны многочисленные вакуоли, свободных рибосом и полисом, а также лизосомы, слабо развита эндоплазматическая сеть, митохондрии активны и достаточно многочисленны. Лимфоциты стромы эндометрия имеют относительно крупное ядро, занимающее большую часть цитоплазмы, расположение хроматина, в основном, краевое. Цитоплазма содержит небольшое количество органелл.

Межклеточное пространство заполнено аморфным веществом, в котором располагаются пучки преколлагеновых волокон. При этом обнаруживаются различные стадии фибриллогенеза: аморфный хлопьевидный материал, микрофибриллы без периодичности, но с четкообразной структурой, тонкие коллагеновые волокна с нечеткой периодичностью. А вот «зрелые» коллагеновые волокна с четким периодом с дополнительными полосами обнаруживаются редко.

Уровень васкуляризация соединительной ткани матки низкий, с помощью электронного микроскопирования выявляются отдельные мелкие капилляры. Стенка кровеносных капилляров состоит из двух эндотелиальных клеток, образующими между собой стыки по типу «замка» и зоны слипания. Эндотелиальные клетки расположены на хорошо выраженной базальной мембране, контактирующей с отростками окружающих фибробластов, преколлагеновых волокон и аморфным веществом, что говорит о высокой проницаемости капилляра (рис. 6).

Ядра эндотелиальных клеток характеризуются крупными размерами относительно цитоплазмы. Они относительно светлые. Гетерохроматин располагается по периферии ядра, а в центральной части он мелкодисперсный. Органеллы немногочисленны и располагаются в околоядерной зоне. Кроме того, в цитоплазме наблюдается большое количество пиноцитозных пузырьков, которые представляют собой форму транспорта макромолекулярных веществ, направляющихся в капилляры или из них. Края эндотелиальных клеток неровные, так что смежные клетки сплетаются своими выступами и образуют зубчатые контакты, но чаще всего плотные контакты.

Внутриорганный нервная система матки представлена нервными стволами сплетения, состоящими преимущественно из пучков безмиелиновых нервных волокон, которые представлены осевыми цилиндрами, окруженными шванновскими клетками (рис. 7).

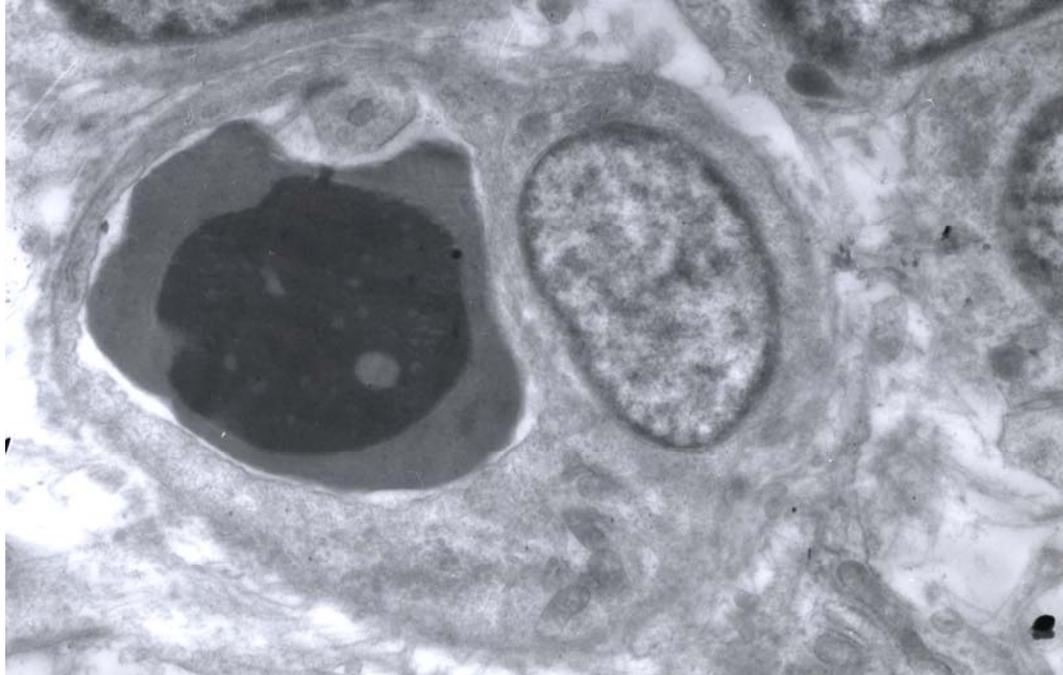


Рис. 6. Матка 3-месячного плода крупного рогатого скота. Капилляр стромы эндометрия, четкое выраженное ядро эндотелиальной клетки. Электроннограмма. Ув. $\times 20000$

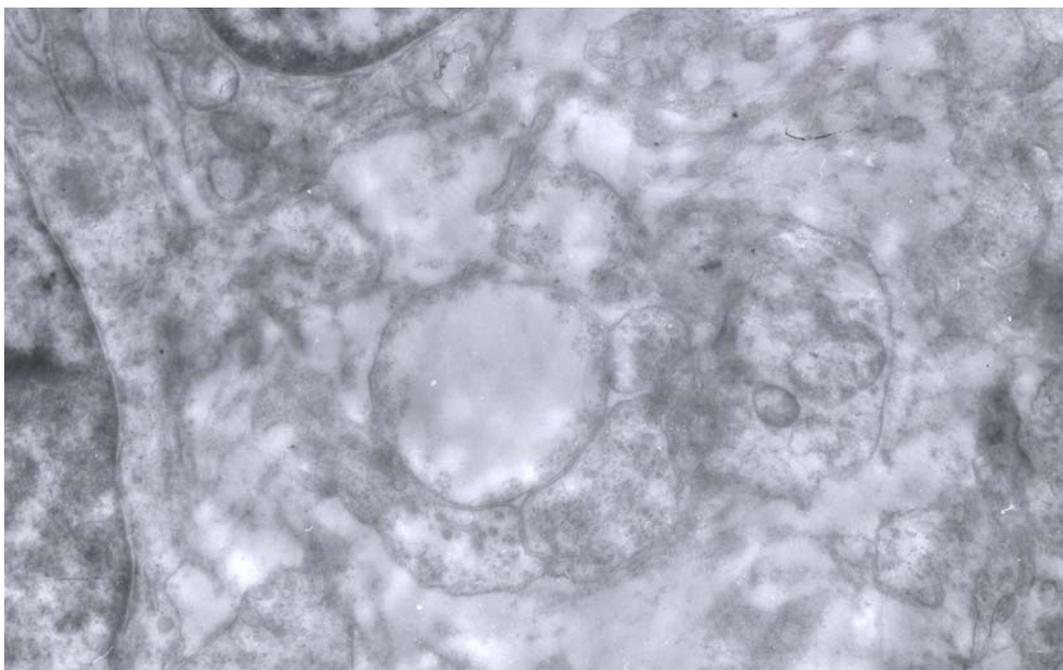


Рис. 7. Матка 3-месячного плода крупного рогатого скота. Безмиелиновое нервное волокно. Осевой цилиндр окружен шванновскими клетками. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

Яичник плодов в конце третьего месяца пренатального онтогенеза имеет однослойный покровный эпителий, в эпителиоцитах

крупные ядра. В отдельных участках покровный эпителий образует небольшие углубления. Количество гликопротеидов в различных участках поверхности яичников значительно отличается.

Белочная оболочка, так называемый «скелет» яичника, формируется у плодов крупного рогатого скота в 3-месячном возрасте. Наблюдается разделение яичника на корковое и мозговое вещество, располагаясь на брыжейке. В корковом веществе интенсивно происходит процесс деления половых клеток, которые образуют крупные скопления. Они окружены при этом префолликулярными клетками, а также тонкими прослойками соединительной ткани. Соединительнотканые тяжи под покрывным эпителием идут циркулярно. Как бы повторяя контур поверхности яичника. Эти волокна становятся при дальнейшем развитии белочной оболочкой. Вследствие множества малодифференцированных клеток и небольшого количества межклеточного вещества создается неверное впечатление, что под покровным эпителием тяжей нет. Однако, при использовании специальных методов окрашивания (по Маллори и серебрения по Футу) зачаток белочной оболочки хорошо виден, особенно ближе к воротам яичника.

По мере исчезновения в поверхностных зонах оогоний, укрупнения яйценосных шаров, а также развития соединительнотканых оболочек у этих структур, белочная оболочка становится более выраженной.

В структуре коркового вещества преобладают яйценосные шары с содержанием большого количества интенсивно делящихся оогоний. Величина яйценосных шаров увеличивается по мере углубления, самые крупные располагаются ближе к мозговому веществу. Выявляются единичные фолликулярные стадии половых клеток.

Структура соединительной ткани, расположенной вокруг яйценосных шаров, в значительной степени зависит от их размеров. Более толстые волокна соединительной ткани располагаются в поверхностных зонах коркового вещества яичника, а более тонкие в глубоких участках овариальных желез. Большое количество фибробласт содержат крупные овальные ядра с гранулами гетерохроматина, расположенными преимущественно по периферии и 2-3 ядрышками. В составе соединительнотканых пучков идут хорошо заметные кровеносные сосуды. Таким образом, формируются своеобразные ячейки, в них и происходит деление половых клеток.

Мозговое вещество развито сравнительно слабо. Основной объем в середине яичника занимает, окруженная толстыми циркулярными

ми волокнами, соединяющая часть сети яичника. Иногда встречаются единичные оогонии. У фибробластов ядра вытянуты. Хорошо развиты кровеносные сосуды. Соединительная ткань ближе к корковому веществу рыхлая, волокна располагаются в виде сеточки, с расположенным в ячейках аморфным межклеточным веществом. Здесь ядра фибробластов крупные овальные и расположены менее плотно. В этих участках много содержится синусоидных кровеносных сосудов, которые идут в корковое вещество, уменьшаясь в диаметре.

В 4-месячном возрасте у плодов телок просвет матки становится звездчатым. Это происходит за счет утолщения стромы и начала формирования карункулов. Уже можно проанализировать разграничение матки на оболочки: слизистую, мышечную и серозную, благодаря Разной интенсивности окрашивания.

Слизистая оболочка матки выстлана однослойным призматическим эпителием. Высота эпителиальных клеток несколько снижается по сравнению с эпителиоцитами 3-месячных плодов до 32,36 мкм.

Клетки эпителия остаются узкими и тесно прижатыми друг к другу. Ядра располагаются так же в центре в 2-3 ряда. В некоторых эпителиоцитах они перемещаются ближе к базальной части клетки. Содержание гетерохроматина остается также небольшим и он располагается по периферии в виде мелких глыбок. Четко выражена тонкая базальная мембрана. Между эпителиоцитами на некоторых срезах встречаются лимфоциты. Однако следует отметить, что в 4-месячном возрасте покровный эпителий продолжает секретировать, что заметно по ярко окрашенному мелкозернистому секрету, который проявляет ШИК-положительную реакцию. В апикальной части эпителиальных клеток уровень РНП повышается.

Толщина стромы слизистой оболочки в 4 месячном возрасте практически не изменяется по сравнению данным показателем в 3-месячном возрасте. Она мало дифференцирована, но наблюдается разделение на три оболочки (слизистая, мышечная и серозная). Клетки стромы между собой располагаются плотно, однако по мере углубления клетки располагаются более рыхло. Слои клеток (до 6 рядов), располагающийся под базальной мембраной имеет ядра, которые более мелкие, округлой формы. Клетки, располагающиеся ближе к мышечному слою имеют более крупные, овальные ядра, где обнаруживается небольшое количество гетерохроматина в виде мелких глыбок. Здесь его количество меньше, чем в ядрах покровного эпителия матки. Между клетками мезенхимы редко встречаются лимфоциты и

коллагеновые волокна. Значительно увеличивается количество кровеносных сосудов, которые располагаются радиально. Их диаметр уменьшается ближе к эпителию.

Покровный эпителий яичников в 4-месячном возрасте плодов кубический. В области ворот поверхность яичника формирует довольно глубокие каналы, которые проникают в толщу органа. Цитоплазма эпителиоцитов содержит большое количество рибонуклеопротеидов, ядра эпителиоцитов крупные, светлые, гетерохроматин конденсируется в виде небольших глыбок. У клеток образуются отростки, которые проникают в толщу коркового вещества яичника. На поверхности яичника появляется небольшое количество кислых гликозаминогликанов, их уровень в последующем немного увеличивается.

Белочная оболочка не формирует сплошного слоя под покровным эпителием, часть оогоний располагаются под базальной мембраной покровного эпителия.

В строме яичника прослойки соединительной ткани, которые идут между яйценосными шарами, утолщены и более разветвлены. Они разделяют яйценосные шары на более мелкие доли, в которых содержатся более крупные половые клетки. Размер яйценосных шаров, по мере углубления, еще более уменьшается, а прослойки соединительной ткани, наоборот, утолщаются. Увеличивается количество фолликулов на границе коркового и мозгового вещества. При этом соединительнотканые волокна утолщаются, располагаются более плотно. Ядра фибробластов приобретают вытянутую форму, гранулы гетерохроматина располагаются по всей кариоплазме. Снижается плотность расположения клеток соединительной ткани. Можно легко отличить фибробласты от прегранулезных клеток, которые имеют округлые ядра и располагаются между оогониями.

По сравнению с предыдущим возрастом, мозговое вещество развито значительно лучше за счет увеличения относительного объема рыхлой соединительной ткани. Эта ткань богата клеточными элементами и аморфным межклеточным веществом. Волокна соединительной ткани приобретают определенную направленность хода, их толщина и плотность расположения увеличивается. Фибробласты дифференцируются.

Покровный эпителий слизистой оболочки матки 5-месячных плодов однослойный призматический. Многорядность расположения ядер (2-3 ряда) в его клетках сохраняется.

Ядра располагаются в центре клеток, однако большая их часть сосредоточивается несколько ближе к базальной мембране, не дости-

гая ее. Клетки также тесно прижаты друг к другу, тем не менее их ширина по отношению к высоте увеличивается. Небольшие гранулы гетерохроматина располагаются в ядрах маргинально. Количество лимфоцитов между эпителиоцитами, значительно увеличивается по сравнению с предыдущим сроком развития. Слизистый эпителий активно секретирует, выделяемое вещество содержит значительное количество нейтральных и кислых гликозаминогликанов. Несколько утолщается базальная мембрана.

Значительным отличием этого возраста является уменьшение высоты клеток слизистой оболочки – до 23,57 мкм. Увеличивается количество и высота карункулов, благодаря чему вся поверхность эндометрия становится волнистой.

Строма эндометрия матки 5-месячных плодов представлена клетками рыхлой соединительной ткани. Клетки имеют различную форму и располагаются менее плотно по сравнению с предыдущим возрастом. Соединительнотканые клетки имеют ядра овальной формы, с небольшим содержанием гетерохроматина. Подэпителиальная зона в этом возрасте более плотная. Так же здесь сосредоточивается большое количество мелких кровеносных сосудов, которые продолжают из мышечной оболочки. В строме встречаются макрофаги. Эти клетки крупных размеров, имеют большие ядра и ярко окрашиваемые цитоплазмы. Ближе к мышечному слою располагаются более толстые коллагеновые волокна.

В яичниках у 5 месячных плодов поверхность складчатая, а у некоторых животных наблюдаются глубокие инвагинации в глубь органа. Покровный эпителий кубический, в углублениях он становится многорядным. Ядра эпителиальных клеток светлые, с хорошо выраженным ядрышком.

В 5 месячном возрасте белочная оболочка яичника уже имеет слабо выраженную слоистость, в которой поверхностные волокна идут циркулярно, а глубокие волокна устремлены в глубь коркового вещества в виде своеобразных арок, под которыми находятся группы половых клеток яйценосных шаров. Подобное «арочное» строение волокон сохраняется и при дальнейшем развитии. Сама белочная оболочка представлена фибробластами, в которых ядра овальной формы, гомогенное межклеточное вещество и тонкие волокна. единичные оогонии лежат под базальной мембраной, не делятся и имеют признаки апоптоза.

Величина яйценосных шаров продолжает уменьшаться. Они за-

нимают почти половину объема коркового вещества и располагаются в основном в поверхностных зонах овариальных желез. Прослойки соединительной ткани в этих участках тонкие. Фолликулы располагаются значительно глубже и окружены они более толстыми прослойками соединительной ткани. Половые клетки лежат группами и отделены от соединительной ткани клетками гранулезы. Соединительнотканые волокна утолщаются, лежат плотно между структурами коркового вещества. Ядра фибробластов вытянуты, принимают несколько извитую форму, гранулы гетерохроматина располагаются по периферии.

Еще больший относительный объем занимает мозговое вещество по сравнению с предыдущим возрастом. Рыхлая соединительная ткань содержит значительное количество аморфного вещества. У фибробластов ядра овальные, крупных размеров.

Слизистая оболочка матки 6-месячных плодов так же характеризуется однослойным призматическим эпителием с выраженной многорядностью. Высота клеток эпителия несколько увеличивается до 26,30 мкм. Многорядность эпителия не увеличивается. Цитоплазма клеток неоднородна, что особенно заметно по тому, как интенсивно окрашивается эозином их апикальная часть (рис. 8).

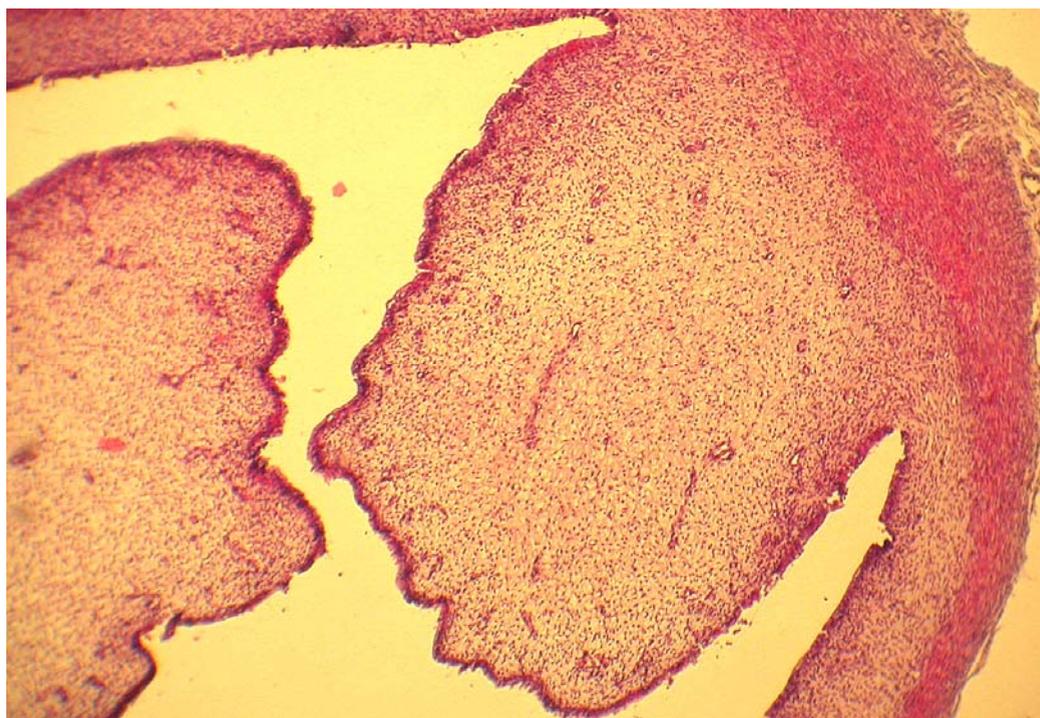


Рис. 8. Матка 6-месячного плода. Стенка органа, карункулы. В строме эндометрия находятся маточные железы. Окраска гематоксилин и эозин. Объект. 4, ок. 7

В этой зоне наблюдается высокий уровень РНП и нейтральных гликозаминогликанов. Ядра клеток овальной формы, вытянутые и содержат небольшое количество гетерохроматина. В этом возрасте расположение ядер срединное и базальное. В апикальной части цитоплазмы выявляются мелкие гранулы гликогена. Следует отметить, что имеет место увеличение количества лимфоцитов, располагающихся, в основном, между клетками в базальной части. Базальная мембрана хорошо заметна и высоко ШИК-положительна, так как возрастает количество секрета, дающего ШИК-положительную реакцию.

РНП в цитоплазме покровного эпителия располагаются в большей степени в апикальной части клеток в виде мелких гранул. Часто встречаются клетки в состоянии апоптоза.

Толщина стромы матки плодов в этом возрасте значительно увеличивается. Коллагеновые волокна сосредотачиваются около формирующихся желез, как бы оплетая их. Количество кровеносных сосудов, представленных капиллярами продолжает увеличиваться, а в подслизистой зоне появляются более крупные кровеносные сосуды. Количество лимфоцитов небольшое. Также в умеренном количестве наблюдается содержание нейтральных гликозаминогликанов. Ядра клеток в данной зоне мелкие и не содержат большого числа гетерохроматина. Некоторые клетки имеют ядра более крупных размеров овальной или вытянутой формы, которые лежат в циркулярном направлении. В единичном количестве выявлены тучные клетки, лежащие ближе к поверхностному эпителию, в более глубоких зонах они встречаются значительно реже. Тканевые базофилы имеют светлые, крупные ядра с маргинально расположенным гетерохроматином. Цитоплазмы содержит гранулы с кислыми гликозаминогликанами.

В средней и поверхностной зонах стромы слизистой оболочки матки форма и размер клеток варьирует от малых округлых до вытянутых веретеновидных средних. Эти клетки располагаются менее плотное, межклеточные структуры представлены бесструктурным желеобразным веществом и коллагеновыми волокнами.

С помощью сканирующей электронной микроскопии было установлено, что поверхность эпителиальной выстилки матки 6-месячного плода имеет волнистую поверхность и небольшие углубления с наличием капель секрета на поверхности эпителиоцитов. Клетки эпителия апикальной поверхностью выступают в просвет матки, при этом отчетливо можно увидеть границу каждой клетки (рис. 9).

Ультраструктурный анализ строения матки 6-месячного плода свидетельствует о том, что эпителиоциты призматического эпителия

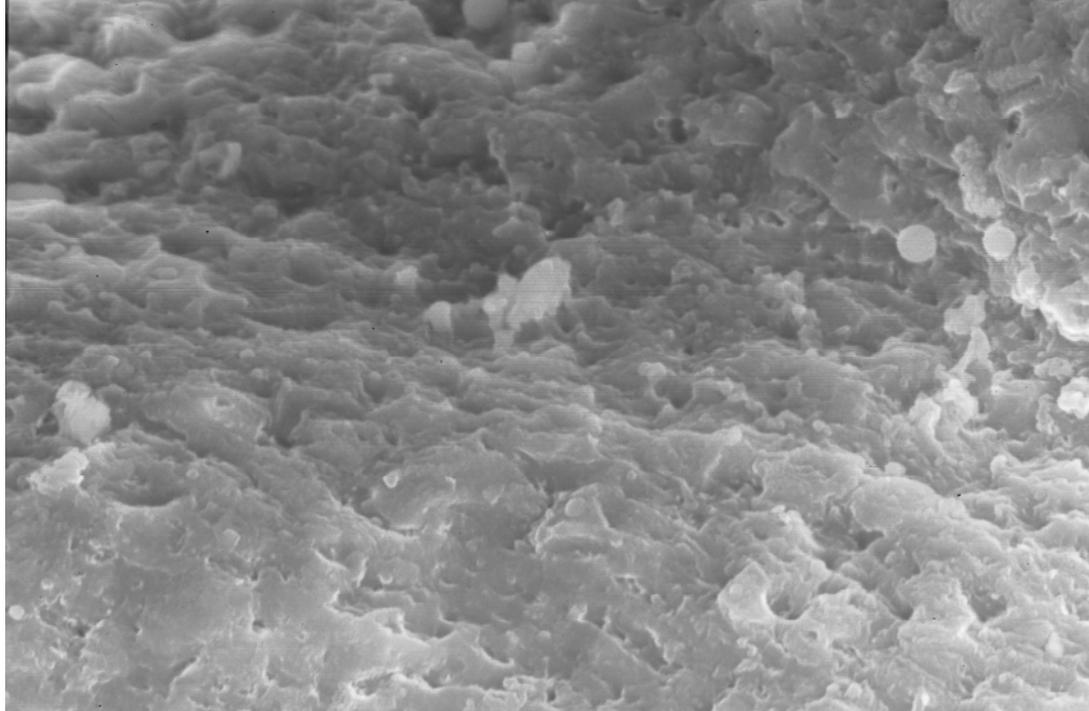


Рис. 9. Поверхность эпителиальной выстилки матки 6-месячного плода крупного рогатого скота (фрагмент рис. 30). Хорошо выражены границы между эпителиоцитами. Увеличение $\times 1500$

образуют между собой несколько типов межклеточных контактов. Первый, наиболее распространенный, простой контакт, который характерен для двух соседних клеток. При этом в отдельных случаях ширина щели между мембранами клеток была значительной, образуя расширения или даже полости с низкой электронной плотностью. При этом крупные щели образовывали своеобразные изгибы, внедряясь в соседние клетки в виде гриба. В тоже время встречались участки с высокой электронной плотностью, которые можно охарактеризовать как плотный контакт.

Довольно часто встречается вид межклеточного контакта, который можно охарактеризовать, как отростчатый, который наблюдается между эпителиоцитами призматического эпителия и клетками стромы, а также непосредственно между клетками собственной пластинки. В данном случае наблюдается сильно расширенное межклеточное пространство, а цитоплазматическая мембрана соседних клеток имеет узкие, длинные отростки, различной толщины и длины. Эти отростки располагаются либо параллельно друг другу, либо образуют между собой сложные сплетения на тангенциальных (на перпендикулярных) срезах.

Апикальная часть клеток поверхностного эпителия имеет мно-

Гочисленные, плотно расположенные ворсинки. Эти ворсинки представляют собой сравнительно невысокие выросты клеточной мембраны. При этом мембрана самих ворсинок существенно отличается от клеточной мембраны: она значительно тоньше, её внутреннее содержимое гомогенно, не содержит никаких структур и имеет среднюю электронную плотность. Высота ворсинок неодинаковая (рис. 10).

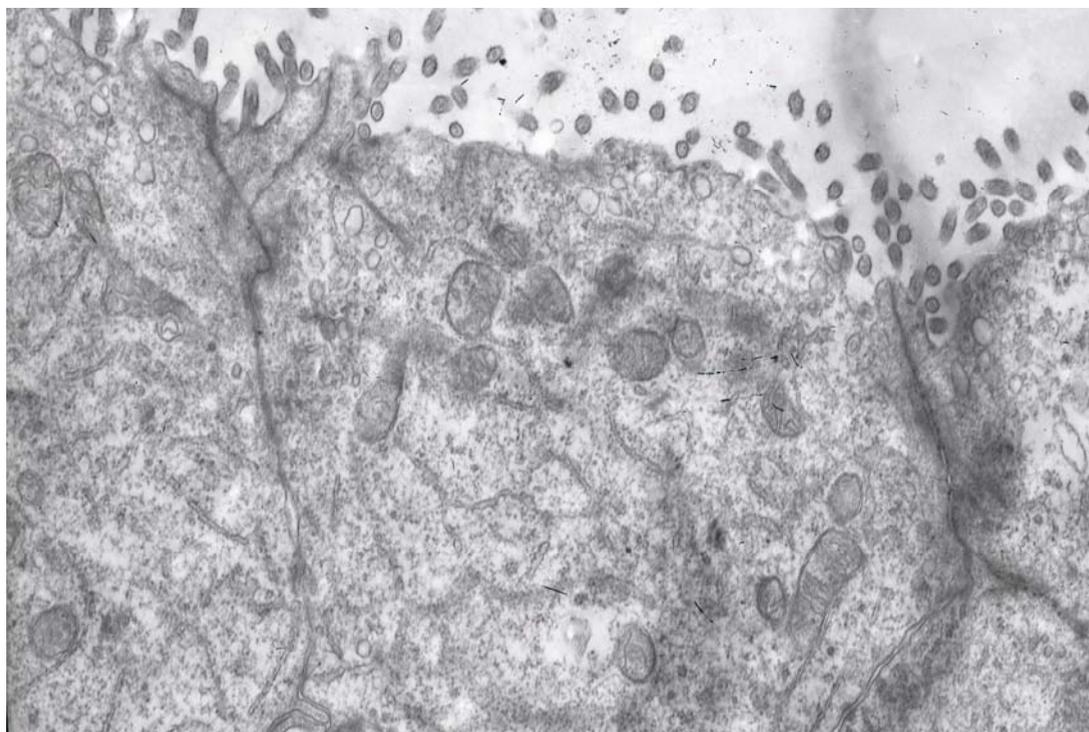


Рис. 10. Эндометрий 6-месячного плода крупного рогатого скота. Плотный контакт между эпителиоцитами, на поверхности располагаются микроворсинки. Электроннограмма. Ув. $\times 20000$

Ядра клеток довольно сильно отличаются по форме, расположению в цитоплазме и степени зрелости. Ядро клетки имеет округлую или овальную форму с неровными краями, за счет небольших впадин и выступов. Величина ядер варьирует от небольших, занимающих около 50% общего объема клетки, до крупных, заполняющих почти весь объем клетки, в результате чего очень трудно проанализировать состояние органелл. Это связано с тем, что срезы проходили на разных уровнях клеток. Внутри ядра находится гетерохроматин в диффузном состоянии, но конденсируется по центру и в небольших количествах по внутренней стороне ядра. Ядрышко имеет ретикулярную структуру (рис. 11).

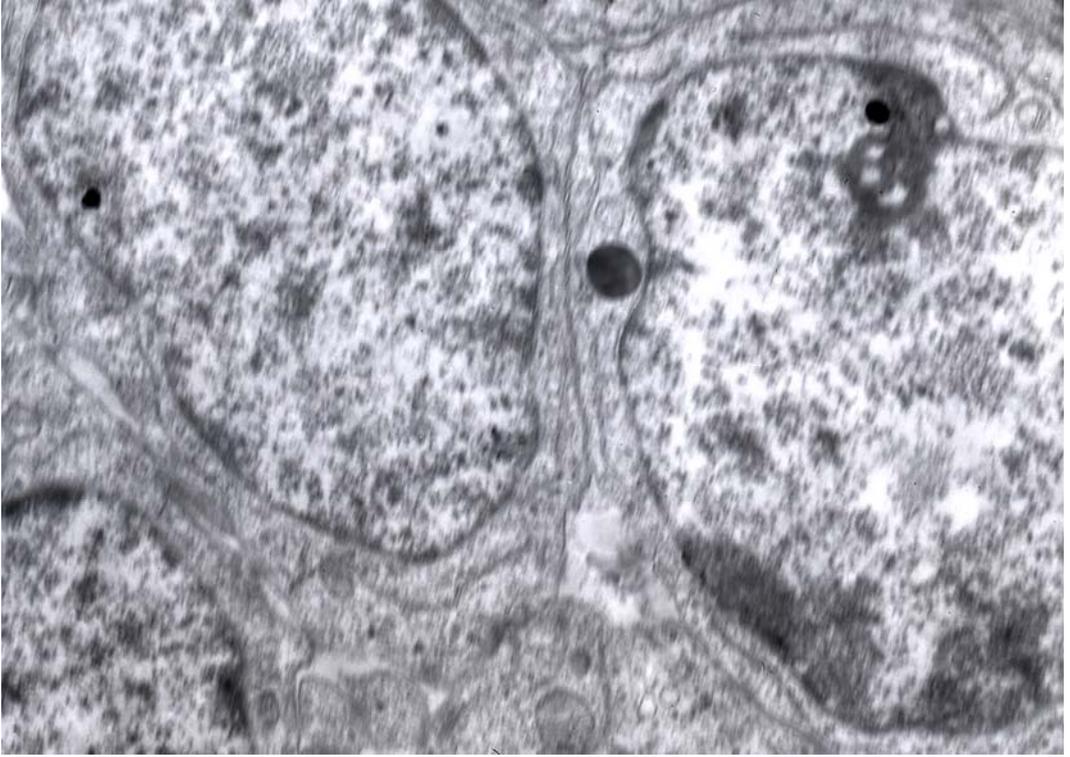


Рис. 11. Эндометрий матки 6-месячного плода крупного рогатого скота. Ядра клеток занимают большую часть цитоплазмы, органеллы хорошо выражены. Электроннограмма. Ув. $\times 20000$

По степени зрелости клетки различаются на юные, зрелые и с признаками апоптоза. В юных клетках ядро в основном округлой формы, очень светлое, хроматин располагается диффузно, практически равномерно. В зрелых клетках отмечается конденсация хроматина небольшими участками по центру ядра, а также по внутренней поверхности ядерной оболочки. Ретикулярное ядрышко четко сформированное. Ядро занимает большую часть цитоплазмы, органеллы немногочисленны. При апоптозе клетки нами были отмечены характерные признаки распада клеточных элементов, в первую очередь ядра, когда ядерная оболочка теряла свою целостность, ядерные поры становились очень крупными, фрагменты ядра и цитоплазмы фрагментировались в апоптозные тельца.

Цитоплазма клеток стромы эндометрия имеет значительные отличия, даже в пределах соседних клеток. Так, цитоплазма одних клеток имеет большой объем и все органеллы четко выражены (в первую очередь это митохондрии, эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи), относительный объем органелл в цитоплазме других клеток очень небольшой, так как клетки малодифференцированы.

Проанализируем цитоплазму первой группы клеток. Здесь со-

держится большое количество органелл и включения. Органеллы цитоплазмы представлены свободными рибосомами, эндоплазматической сетью, комплексом Гольджи, центриолями, окаймленными пузырьками, лизосомами. Митохондрии имеют вытянутую, овальную форму, располагаются разрозненно, имеют четко выраженные кристы (рис. 12).

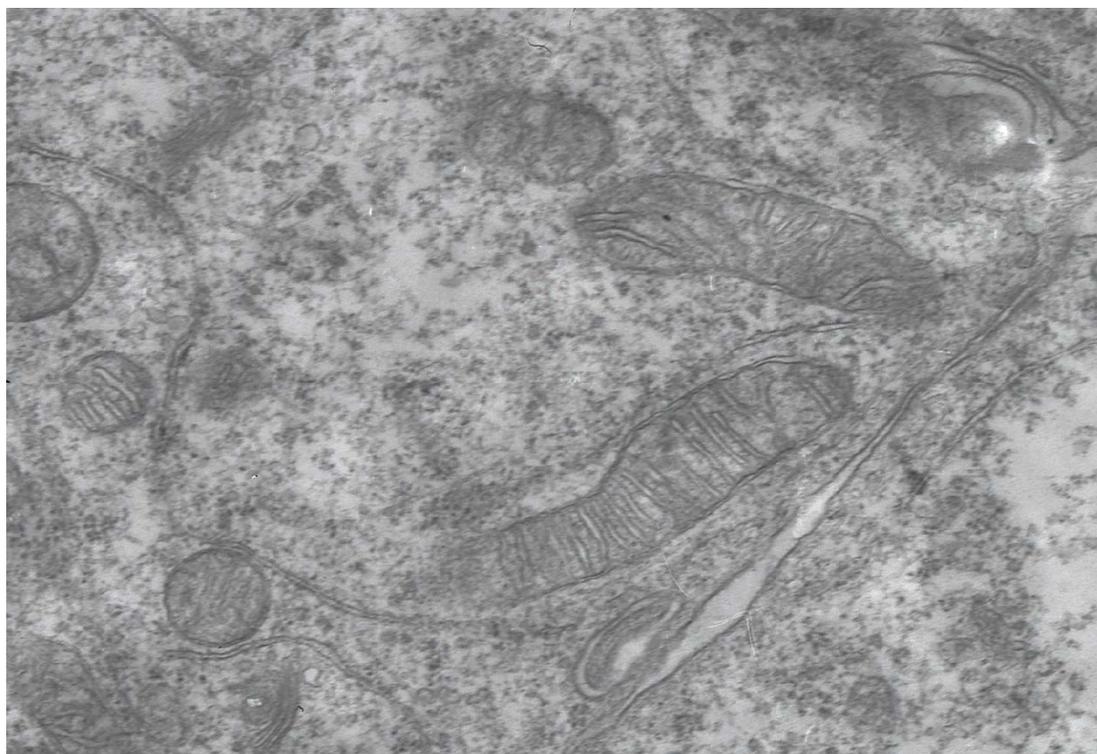


Рис. 12. Матка 6-месячного плода крупного рогатого скота. Митохондрии клеток стромы эндометрия хорошо выражены, с четкими кристами. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

Данная картина свидетельствует о том, что в эпителиоцитах 6-месячных плодов протекают активные синтетические процессы, для которых организму требуется большое количество энергии, вырабатываемой митохондриями в цикле Кребса-Эмбдема-Миергофа.

Высокая синтетическая активность характерна и для эндоплазматической сети (рис. 13). Об этом можно судить по большому количеству рибосом, в которых происходит синтез белков. В недифференцированных клетках рибосомы в цитоплазме не связаны с мембранами эндоплазматической сети. Они в виде полисом заполняют гиалоплазму и лишь в незначительной степени связаны с мембранами.



Рис. 13. Матка 6-месячного плода крупного рогатого скота. Строма эпителия. Хорошо выражена эндоплазматическая сеть. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

Рибосомы в составе полисом гиалоплазмы синтезируют белки, необходимые для собственно клеточных нужд, для поддержания и обеспечения жизнедеятельности данной клетки. А рибосомы, связанные с мембранами эндоплазматической сети, участвуют в синтезе «экспортируемых» белков, выводимых из клетки. При этом белок не просто накапливается в полостях эндоплазматической сети, а перемещается и транспортируется по каналам и вакуолям от места синтеза в другие участки клетки, в вакуоли аппарата Гольджи, откуда он переходит в другие вакуоли и выводится из клетки.

При этом в гранулярной эндоплазматической сети синтезируются не только белки, но и активно синтезируется липидный компонент мембран. Мембранные белки и липиды затем встраиваются в мембрану эндоплазматической сети и аппарата Гольджи.

Аппарат Гольджи располагается возле ядра в виде вытянутых тяжей. Об его высокой синтетической активности говорит наличие большого количества вакуолей и лизосом. В аппарате Гольджи синтезируются полисахариды, которые в дальнейшем вступают во взаимосвязь с белками, синтезируемыми эндоплазматической сетью, в результате образуются мукопротеиды. Те вещества, которые синтезируются и накапливаются в эндоплазматической сети (белки, липиды), выводятся за пределы клетки непосредственно в аппарате Гольджи

(экзоцитоз) и в виде вакуолей.

Высокую активность проявляют лизосомы. Они округлой формы, мелкие или довольно крупных размеров. Внутреннее содержимое лизосом неоднородно, о чем свидетельствует их различная электронная плотность. Это происходит потому, что данные структуры участвуют в процессах внутриклеточного переваривания, образуют сложные пищеварительные вакуоли экзогенного (внеклеточного) и эндогенного происхождения. Поэтому можно наблюдать как первичные, так и вторичные лизосомы, которые содержат компоненты, захваченные в процессе эндоцитоза.

В апикальной части клетки располагаются вакуоли, которые имеют округлую форму, небольшую величину и лежат очень плотно (рис. 14).

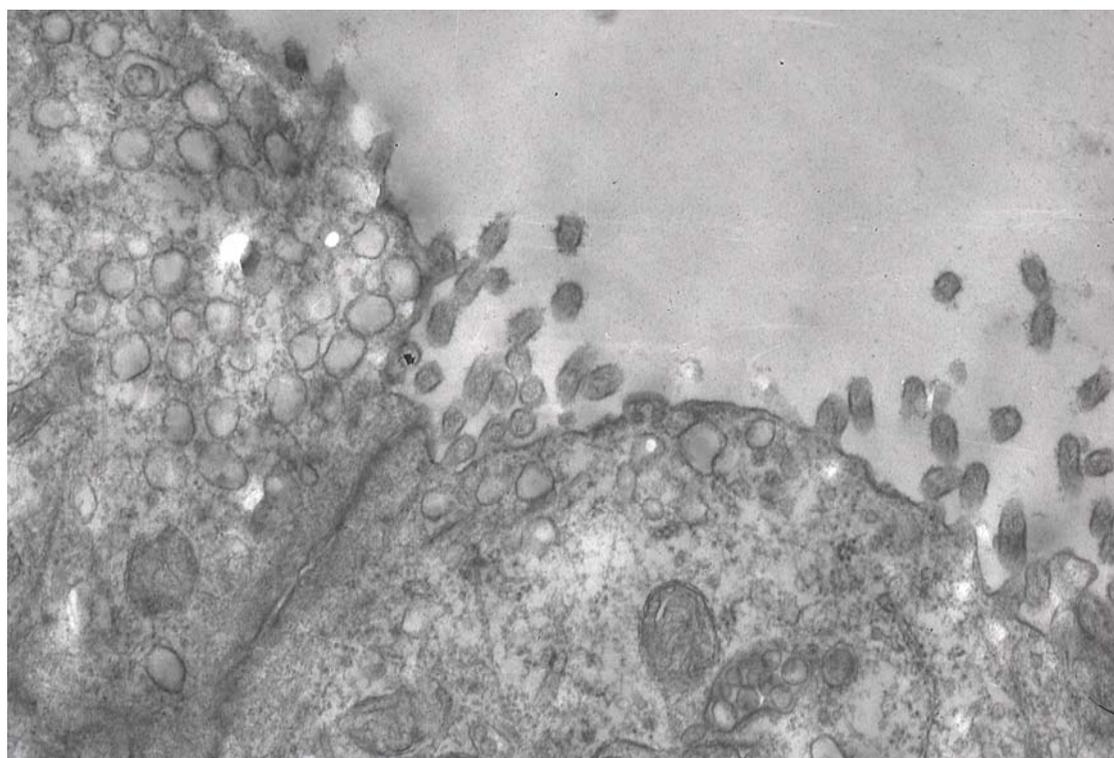


Рис. 14. Матка 6-месячного плода крупного рогатого скота.

Апикальная поверхность эпителиоцитов. В цитоплазме располагается много вакуолей. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

Внутренне содержимое некоторых вакуолей имеет низкую электронную плотность, другие наоборот высокую электронную плотность, так как эти вакуоли участвуют в процессе выведения за пределы клетки не только «отработанных» веществ, но и продуктов секреции. Одновременно мембраны вакуолей сливаются с цитоплазматическими мембранами.

ческой мембраной и тем самым участвует в росте эпителиоцитов.

Строма эндометрия представлена клетками соединительной ткани (фибробласты, макрофаги, лимфоциты, нейтрофилы), волокнами и гладкомышечной тканью.

Фибробласты синтезируют коллаген, липиды, ряд ферментов, простогландины, циклические нуклеотиды, являются местом метаболизации кортизона. Это отростчатые клетки вытянутой формы, содержат овальные, крупные ядра, имеющие выступы и впадины. Ядра, как правило, занимают большую часть клетки. В цитоплазме хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть.

В процессе созревания фибробласты переходят в фиброциты. Эти клетки характеризуются веретеновидной формой, ядро занимает большую часть объема клетки, а сама цитоплазма очень бедна органеллами. Слабо выражены эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи. Часто обнаруживаются лизосомы, липидные вакуоли и липо-пигментные гранулы.

Макрофаги выполняют защитную функцию, являются секреторной клеткой, участвуют в обменных процессах и в фагоцитировании апоптотных телец. Макрофаги характеризуются округлой формой с неровными краями, с почковидным или овальным ядром. В цитоплазме видны многочисленные вакуоли, свободные рибосомы и полисомы, а также лизосомы. Эндоплазматическая сеть не сильно развита, представлена узкими и короткими цистернами с умеренным числом фиксированных рибосом. Митохондрии в клетках многочисленны, крупных размеров.

Лимфоциты служат главной задаче, которую решает иммунная система – реализации специфического клеточного или гуморального иммунитета. При этом реакции клеточного иммунитета определяет Т-система и реализуется с помощью Т-лимфоцитов. Реакции гуморального иммунитета связаны с В-системой и осуществляется с помощью В-лимфоцитов. Т-лимфоциты отличаются обилием лизосом, поверхность их гладкая, содержит крупное ядро с краевым расположением хроматина. В-лимфоциты содержат ядро богатое хроматином, хорошо выраженную эндоплазматическую сеть. Поверхность клетки ворсинчатая благодаря множеству цитоплазматических выростов. В слизистой оболочке матки 6-месячного плода наблюдаются преимущественно Т-лимфоциты. При этом они характеризуются высокой активностью участия в иммунном ответе всего организма, о чем свидетельствовало наличие большого количества межклеточных

контактов лимфоцитов при непосредственном участии макрофагов.

Волокнистые элементы соединительной ткани матки представлены пучками коллагеновых волокон. Они погружены в аморфное вещество и располагаются между клетками. Пучки переплетаются, но располагаются в одном направлении. Такой характер хода волокон позволяет увеличиваться органу только в определенном направлении. Формируются новые коллагеновые волокна. При этом обнаруживаются различные стадии фибрилlogenеза: аморфный хлопьевидный материал, микрофибриллы без периодичности, но с четкообразной структурой, тонкие коллагеновые волокна с нечеткой периодичностью (преколлагеновые волокна). «Зрелые» коллагеновые волокна с четкой периодичностью, в котором видны дополнительные полосы, обнаруживаются редко.

Клеточные и волокнистые компоненты соединительной ткани погружены в основное вещество, состоящим из тончайшей сети волокон и мелких гранул, который представлен преимущественно аморфным хлопьевидным материалом и микрофибриллами без периодичности, но с четкообразной структурой. Тонкие коллагеновые волокна встречаются реже.

Строма эндометрия матки хорошо кровоснабжается. Помимо капилляров, она пронизана довольно крупными сосудами (рис. 15). Стенка кровеносных капилляров состоит из двух эндотелиальных клеток, образующими между собой стыки по типу «замка» и зоны слипания.

Эндотелиальные клетки расположены на хорошо выраженной базальной мембране, контактирующей с отростками окружающих фибробластов, коллагеновых волокон и аморфным веществом, что свидетельствует о высокой проницаемости капилляра. В отдельных участках хорошо видна фенестра. Ядра эндотелиальных клеток характеризуются крупными размерами относительно цитоплазмы. Они довольно светлые. Гетерохроматин располагается по периферии ядра, а в центральной части он мелкодисперсный. Органеллы немногочисленны и располагаются в околоядерной зоне.

Цитоплазматическая мембрана, расположенная внутри капилляра, покрыта слоем гликопротеидов (параплазмолеммальный слой) и образует хорошо выраженные «ворсинки», которые увеличивают поверхность эпителия. Все это свидетельствует об интенсивном транспорте веществ через стенку капилляра. Вдоль внутренней и наружной поверхностей эндоплазматических клеток располагаются пиноцитоз-

ные пузырьки, отображающие трансэндотелиальный транспорт различных веществ и метаболитов.

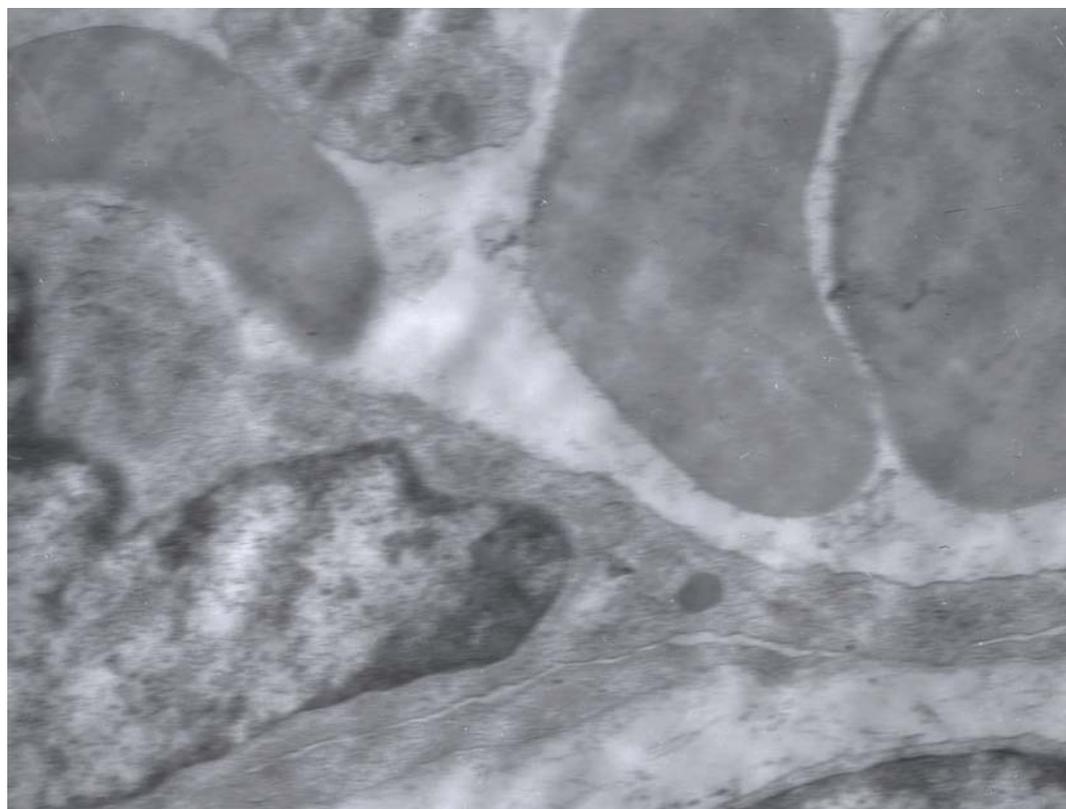


Рис. 15. Матка 6-месячного плода крупного рогатого скота. Капилляр стромы эндометрия. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

Капилляры образуют петли, которые увеличивают поверхность и позволяет более интенсивно обмениваться веществами с окружающей тканью, что имеет большое значение для роста органа и изменения его архитектоники. Наружная поверхность сосудов снабжена хорошо выраженными отростками, цитоплазма которых содержит свободные рибосомы. Мембрана ядра эндотелиоцита с инвагинациями и выступами и многочисленными порами.

В строме эндометрия мы выявляли нервные элементы (рис. 16). Ядра нервных клеток крупные, округлые или слегка овальные, располагаются в центре клетки. Ядерный хроматин находится в диффузном состоянии, но конденсируется в виде небольших скоплений вблизи ядерной оболочки. Цитоплазма клеток характеризуется обилием различных органелл, что соответствует их высокой функциональной активности. Так очень высокую активность проявляет эндоплазматическая сеть, митохондрии, лизосомы. Митохондрии крупные, имеют хорошо выраженные кристы. Большое их количество говорит о зна-

чительной энергетической потребности нейронов, которые обеспечивают аэробный метаболизм. О высокой активности гранулярной эндоплазматической сети свидетельствует четкая мембрана и большое количество рибосом, как на поверхности мембраны, так и в цитоплазме клеток. Лизосомы перикариона подразделяются на первичные и вторичные. Они имеют разную внутреннюю электронную плотность, так как участвуют в процессах внутриклеточного переваривания.

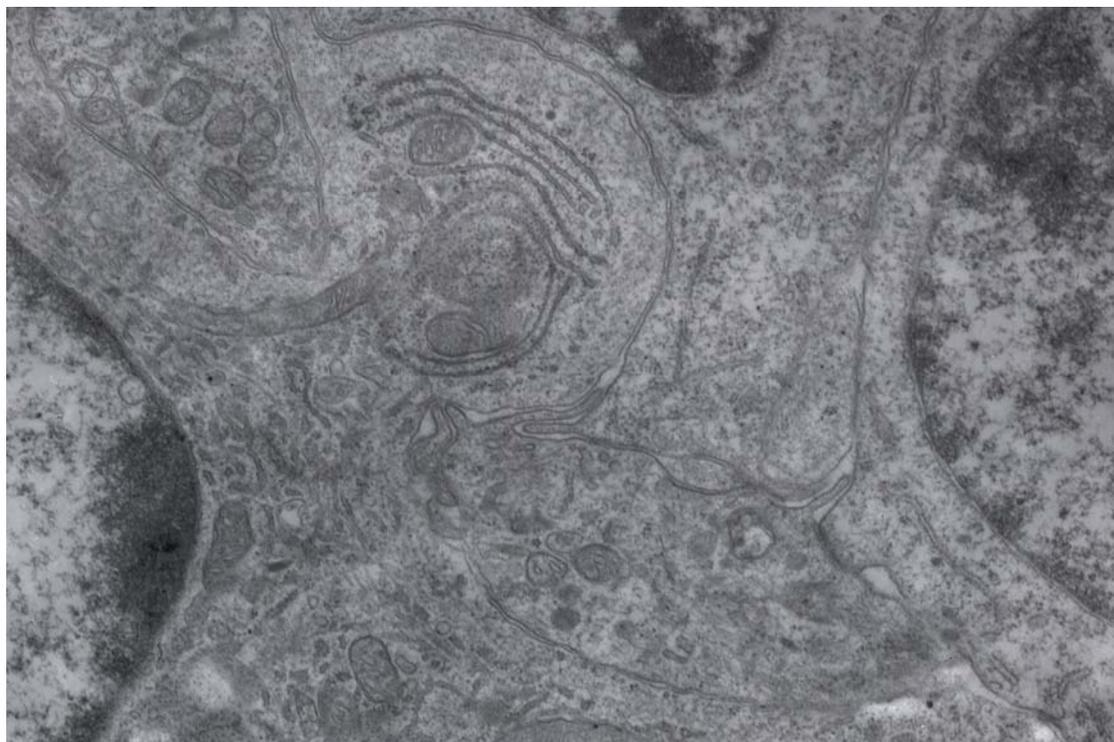


Рис. 16. Матка 6-месячного плода крупного рогатого скота. Нервный ганглий. Хорошо выражены эндоплазматическая сеть, лизосомы нервной клетки. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

Яичник в 6-месячном возрасте характеризуется ровной поверхностью с небольшими углублениями, эпителий кубический. Ядра клеток эпителия значительно темнее, чем в 5-месячном возрасте. Внутри ядра наблюдаются крупные зерна хроматина.

В 6 месяцев увеличивается толщина и количество волокон, которые формируют белочную оболочку. Фибробласты отличаются вытянутыми ядрами, мелкозернистым хроматином и развитыми ядрышками. Значительно увеличивается толщина пучков соединительной ткани. При появлении полостных фолликулов значительно ускоряется дифференциация белочной оболочки. Помимо фибробластов, появляются фиброциты с сильно вытянутыми ядрами. После исчезнове-

ния яйценосных шаров «арочность» слабо выражена. Структура белочной оболочки и отходящие от нее пучки волокон существенно отличаются от соединительной ткани коркового вещества.

Заметно уменьшается ширина коркового вещества. Почти исчезают яйценосные шары, а большинство половых клеток окружены соединительной тканью и фолликулярными клетками. Соединительная ткань богата клеточными элементами и представлена плотно лежащими волокнами. На границе с мозговым веществом прослойки соединительной ткани толстые, содержат крупные кровеносные сосуды.

Мозговое вещество, образованное рыхлой соединительной тканью, представлена тонкими ретикулярными волокнами, между ними расположено аморфное межклеточное вещество. Фибробласты имеют крупное овальное ядро с мелкодисперсным гетерохроматином. В мозговом веществе яичников располагается большое количество каналов соединяющей части сети яичника, кровеносных сосудов, окруженных более плотной соединительной тканью.

Слизистая оболочка матки 7-месячных плодов однослойным призматическим эпителием, многорядность которого сохраняется, высота клеток снижена до 22,47 мкм. Ядра клеток покровного эпителия располагаются в средней и базальной частях. Чаще всего они имеют овальную форму, реже округлые. Ядра светлые, гетерохроматин располагается маргинально.

Эпителиоциты располагаются очень плотно по отношению друг к другу, поэтому трудно определить границы между ними. Часто встречаются клетки с неокрашенной цитоплазмой, создавая впечатление наличия пустот в эпителии. Увеличивается количество лимфоцитов, которые располагаются в базальной и в средней части эпителиального пласта.

При окраске по Мак-Манусу отмечается увеличение количества гранул гликогена и их величины, особенно ближе к апикальной части клеток. Резко повышается и уровень РНП, также сосредотачивающиеся в апикальной части клеток. В базальной части клеток расположены ядра с хорошо окрашивающими ядрышками.

Продолжает увеличиваться в толщину строма матки. Васкуляризация хорошо выражена, мелкие капилляры сосредоточиваются в подэпителиальном слое, а более крупные кровеносные сосуды располагаются радиально в наружном и среднем слоях. Именно с этого времени строма начинает отчетливо подразделяться на слои, причем каждая из них обладает своими особенностями.

Подэпителиальная зона узкая (35-40 мкм), клетки лежат неплотно, по сравнению с 6-месячным и плодами. Ядра крупные, овальной и веретеновидной формы, располагаются в циркулярном направлении, содержат гетерохроматин, в количестве меньшем, чем в покровном эпителии.

Клетки средней зоны стромы эндометрия более мелких размеров, располагаются строго в продольном направлении. Пространство между клетками заполнено аморфным веществом. Толщина коллагеновых волокон заметно увеличивается по сравнению с предыдущим возрастом. Этот слой хорошо васкуляризирован. Лимфоциты встречаются редко.

Для наружной зоны характерно более рыхлое расположение клеточных элементов, промежутки между клетками заполнены бесструктурным веществом, которое имеет сетчатое строение. Ядра овальной и округлой формы, без строго определенного направления в их расположении.

У 7-месячных плодов поверхность яичника складчатая, при этом отдельные складки очень глубоко проникают в толщу органа. Покровный эпителий кубический имеет крупные темные гиперхромные ядра, эпителиальные клетки в углублениях складок более высокие, чем на высоких участках яичника. Наблюдается формирование в корковом веществе полостных фолликулов, которое сопровождается заметным увеличением количества гликопротеидов, выделяемых клетками покровного эпителия.

У 7-месячных плодов волокна белочной оболочки приобретают волнообразность на участках, расположенных ближе к воротам яичника, где отсутствуют крупные полостные фолликулы, а степень натяжения поверхностных структур не высокая.

Примордиальные фолликулы лежат группами по 2-5, располагаются близко друг к другу и отделены фолликулярными клетками и тонкими прослойками соединительной ткани. Фибробласты имеют сильно вытянутые ядра. По своей микроархитектонике мозговое вещество отличается от коркового вещества обилием кровеносных сосудов и более рыхлым строением соединительной ткани.

В 8-месячном возрасте эпителий матки однослойный призматический. Высота клеток составляет 22,46 мкм. Ядра преимущественно овальной формы, располагаются в середине эпителиоцитов.

Хорошо васкуляризирована строма эндометрия матки. Кровеносные сосуды крупные, кровенаполнены.

Количество светлых клеток в эпителии увеличивается. Отчетливо выражена базальная мембрана. Гранулы РНП располагаются равномерно, но в апикальной части эпителиоцитов их количество несколько больше. В основном, уровень РНП в эпителиоцитах стабилизируется или даже несколько уменьшается по сравнению с предыдущим возрастом.

Строма эндометрия у плодов 8-месячного возраста продолжает дифференцироваться и, в результате, за счет разрастания наружной зоны увеличиваться в толщину. Она представлена клетками рыхлой соединительной ткани, которая состоит из фибробластов и ретикулярных волокон. Отчетливо выражены эластические волокна. Хорошо васкуляризирована строма матки, крупные сосуды проникают в узкую подэпителиальную зону, состоящий из клеток овальной и округлой формы, которые располагаются в циркулярном и косом направлении. В промежуточной зоне выявляется большое количество плотно расположенных коллагеновых волокон. Клетки теряют продольное расположение. В наружной зоне ядра в клетках округлой и веретеновидной формы и крупных размеров. Располагаются они хаотично. Количество лимфоцитов в строме невелико.

Овариальные железы 8 месячных плодов имели крупные размеры за счет развития в них нескольких полостных фолликулов. Поэтому поверхность яичников была бугристая. Эпителий яичников плоский.

Полостные фолликулы, располагаясь в глубине, проникают в мозговое вещество. Появляется значительное количество атретических тел и лютеиновых структур. Мозговое вещество, окружая эти образования, достигает поверхностных участков яичников. В результате создаются благоприятные условия для роста неполостных фолликулов, которые «выдавливаются» крупными структурами ближе к хорошо кровоснабжаемым зонам коркового вещества. Атретические тела замещаются соединительной тканью, которая по своей структуре близка к соединительнотканной строме коркового вещества. За счет этого происходит увеличение органа в объеме. При этом продолжается рост рыхлой соединительной ткани мозгового вещества, где увеличивается количество и величина кровеносных сосудов.

У 9-месячных плодов эпителий слизистой оболочки однослойный призматический. Высота эпителиоцитов равна 21,15 мкм. Клетки располагаются неплотно, границы между ними нечеткие. Ядра располагаются в апикальной части цитоплазмы. Эпителий активно секре-

тирует, секрет выходит в просвет матки. Сохраняется апикальный градиент РНП, но выражен он не так четко как в 7-месячном возрасте. Количество лимфоцитов не увеличивается и располагаются они под базальной мембраной. Базальная мембрана выражена менее четко.

Строма эндометрия 9-месячных плодов по-прежнему утолщается. Особенностью этого возраста является расширение промежуточной зоны. Подэпителиальная зона стромы эндометрия также утолщается. Клетки здесь крупные, расположение их хаотичное, около крупных кровеносных сосудов наблюдаются скопления.

Меняется структура промежуточной зоны. Клетки стромы эндометрия становятся веретеновидными, сильно вытягиваясь, но могут встречаться мелкие округлые ядра. Клеточные элементы располагаются менее плотное. В этом слое содержится большое количество коллагеновых волокон.

Наружная зона стромы эндометрия рыхлая. Ядра фибробластов крупные, овальной и округлой формы, гетерохроматин содержится в виде мелких глыбок. Соединительная ткань пронизана крупными кровеносными сосудами, часто кровенаполненные.

По сравнению данными сканирующей микроскопии эпителия матки 3-х и 6-ти месячных плодов поверхность эпителия 9-месячных плодов имеет очень широкие и глубокие вдавливания, поэтому поверхность выглядит более рельефной. Апикальные поверхности клеток эпителия очень сильно выступают в просвет матки. Границы между эпителиоцитами четко выражены (рис. 17).

На поверхности эпителиоцитов выявляются многочисленные, плотно расположенные ворсинки. Эти ворсинки представляют собой сравнительно невысокие отростки клеточной мембраны. На поверхности были обнаружены своеобразные выросты, напоминающие морские звезды, микроворсинки на этих выростах отсутствуют.

Эпителиоциты образуют между собой два типа межклеточных контактов: простой и по типу десмосомы. Между клетками преобладает простой контакт. Однако очень часто соседние клетки, соединенные простым контактом, образуют между собой щели, характеризующиеся низкой электронной плотностью, что хорошо видно с помощью сканирующей микроскопии. Также имеются участки высокой электронной плотности, которые можно охарактеризовать как контакт по типу десмосомы.

Ядра клеток довольно сильно отличаются по форме, расположению в цитоплазме и степени зрелости. Ядра клеток имеет округлую

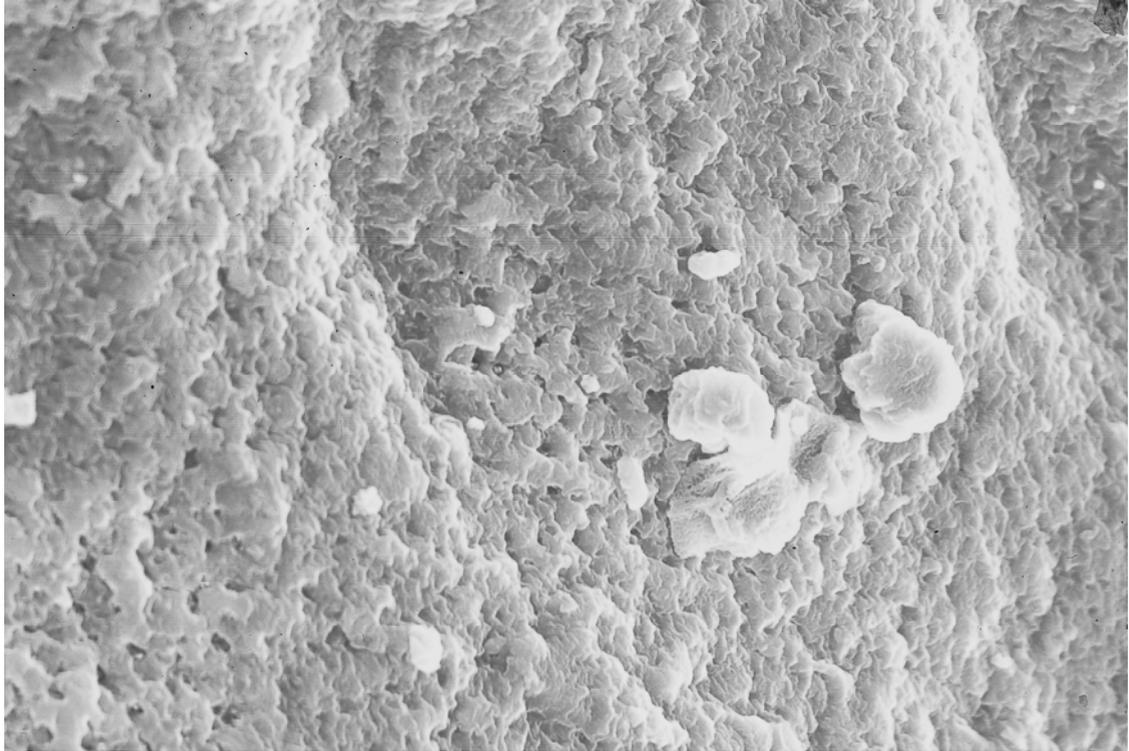


Рис. 17. Эпителиальная выстилка матки 9-месячного плода крупного рогатого скота. Апикальные поверхности эпителиоцитов покрыты невысокими микроворсинками. Ув. $\times 800$

или овальную форму, но с неровными краями, за счет небольших впадин и выступов. Ядра, в зависимости от различной степени зрелости клеток, имеют либо небольшой размер (около 50% общего объема клетки), либо крупный, заполняющий почти весь объем клетки. Малодифференцированные клетки отличались небольшим объемом цитоплазмы и крупным ядром (рис. 18).

Ядра эпителиоцитов имеют округлую или слегка овальную форму. Ядерная оболочка целостная, хорошо выражена, имеет значительное количество четких ядерных пор. Гетерохроматин внутри ядра находится, в основном, в диффузном состоянии. Однако отмечается тенденция к конденсации его преимущественно в трех местах на периферии (периферический хроматин), внутри ядра в виде небольших скопления (хроматиновые островки) и довольно большое количество конденсированного хроматина тесно связано с ядрышком (околоядрышковый хроматин) (рис. 19).

Клетки стромы имеют значительные отличия, даже в пределах рядом лежащих. Так, цитоплазма одних клеток имеет большой объем и все органеллы четко выражены, в объем цитоплазмы других клеток небольшой.

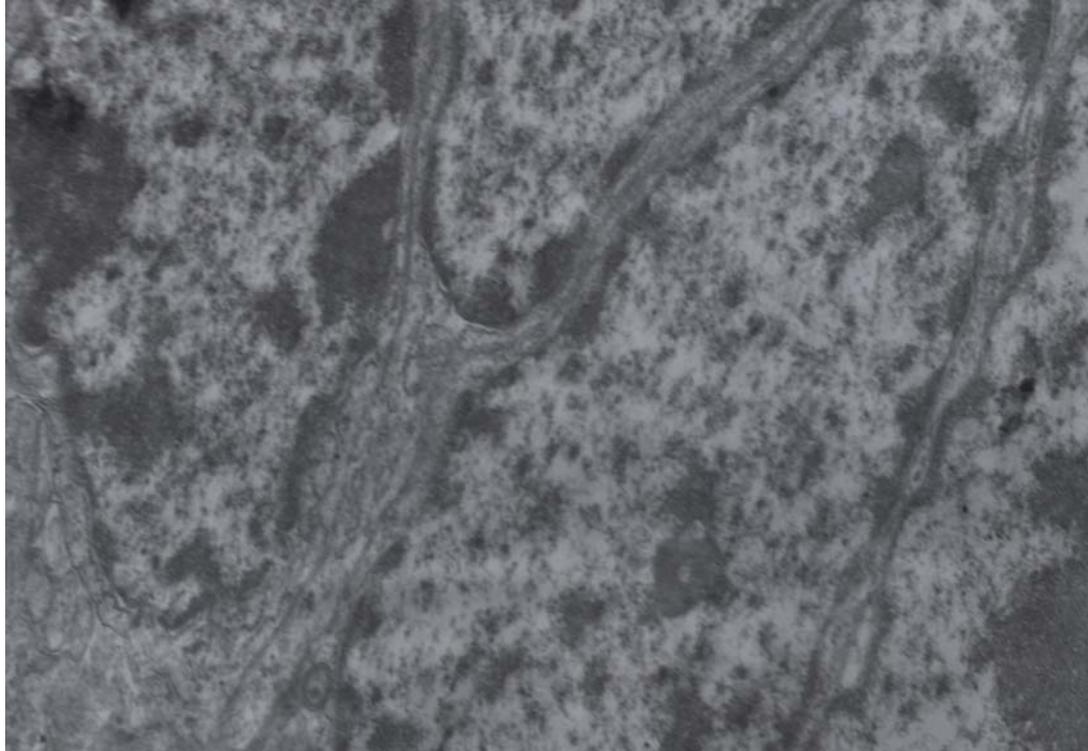


Рис. 18. Матка 6-месячного плода крупного рогатого скота. Мало-дифференцированные эпителиоциты. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

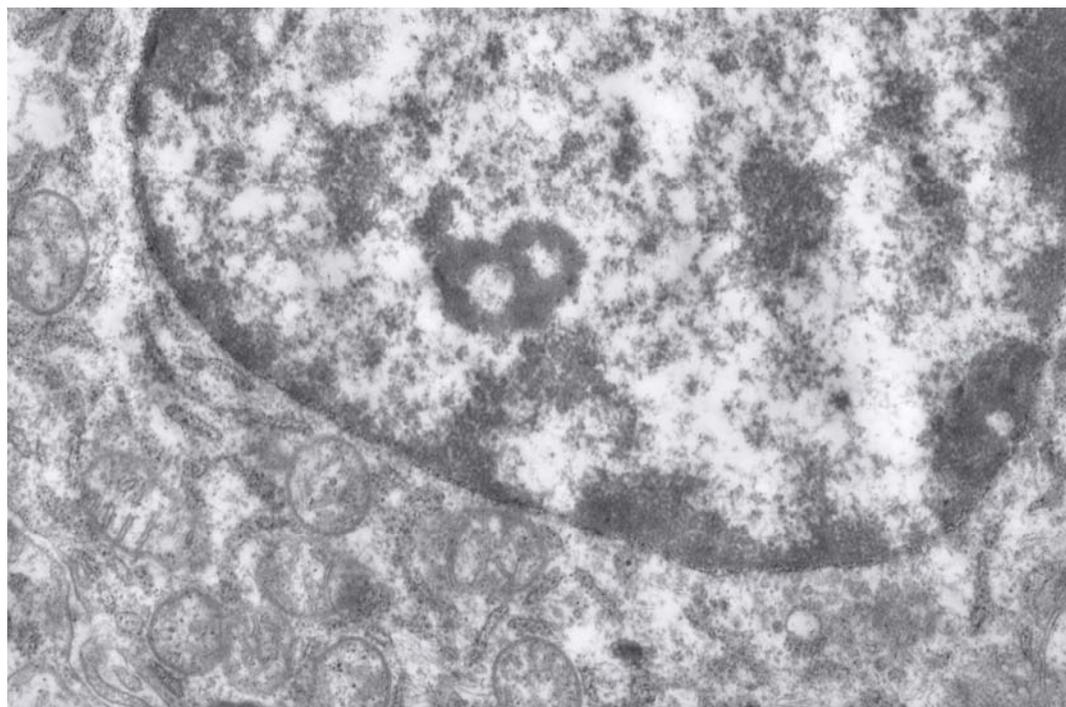


Рис. 19. Матка 9-месячного плода крупного рогатого скота. Ядро эпителиоцита. Четко выражены ядро, митохондрии, эндоплазматическая сеть. Электроннограмма. Ув. $\times 20000$

Клетки первого типа содержат (митохондрии, гранулярный и гладкий эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли, окаймленные пузырьки, свободные рибосомы и полисомы, микротрубочки, центриоли и фибриллярные структуры) (рис. 20). Митохондрии имеют вытянутую, овальную форму, располагаются преимущественно около ядра, имеют четко выраженные кристы характерного пластинчатого строения, это говорит об активно протекающих синтетических процессах в клетках 9-месячных плодов, для чего требуется большое количество энергии.

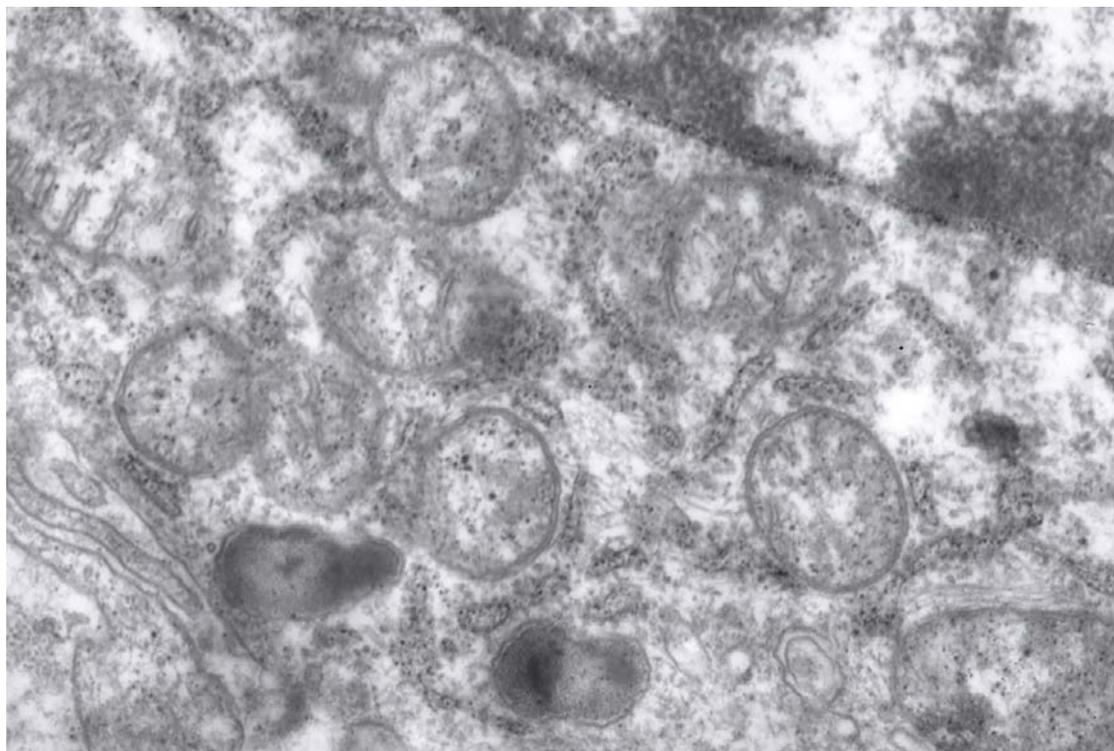


Рис. 20. Матка 9-месячного плода крупного рогатого скота. Органеллы эпителиоцита. Крупные митохондрии имеют отчетливые кристы, большое количество свободных рибосом и связанных с эндоплазматической сетью. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

К девятому месяцу дифференциация клеток в основном завершена. Значительная часть рибосом связана с мембранами эндоплазматической сети, формируя шероховатую эндоплазматическую сеть и обуславливая высокую синтетическую активность эндоплазматической сети. Рибосомы, связанные с мембранами эндоплазматической сети, участвуют в синтезе «экспортируемых» белков, выводимых из данной клетки. Большое количество свободных рибосом заполняют гиалоплазму клетки в виде полисом, участвуя в синтезе белков. В ше-

роховатой эндоплазматической сети синтезируются белки и липиды, которые затем встраиваются в мембрану эндоплазматической сети и аппарата Гольджи.

Аппарат Гольджи располагается возле ядра в виде вытянутых тяжей. Большое количество вакуолей и лизосом говорит об его высокой синтетической активности.

Большинство вакуолей имеют округлую форму, мелких или довольно крупных размеров (рис. 21). Вакуоли располагаются в апикальной части клетки. Внутренне содержимое некоторых вакуолей имеет низкую электронную плотность, другие, наоборот, высокую электронную плотность, так как эти вакуоли участвуют в процессе выведения за пределы клетки «отработанных» веществ и продуктов секреции. Мембрана вакуолей при соприкосновении с мембраной клетки и выбросе содержимого сливается с цитоплазматической мембраной, участвуя в росте эпителия.

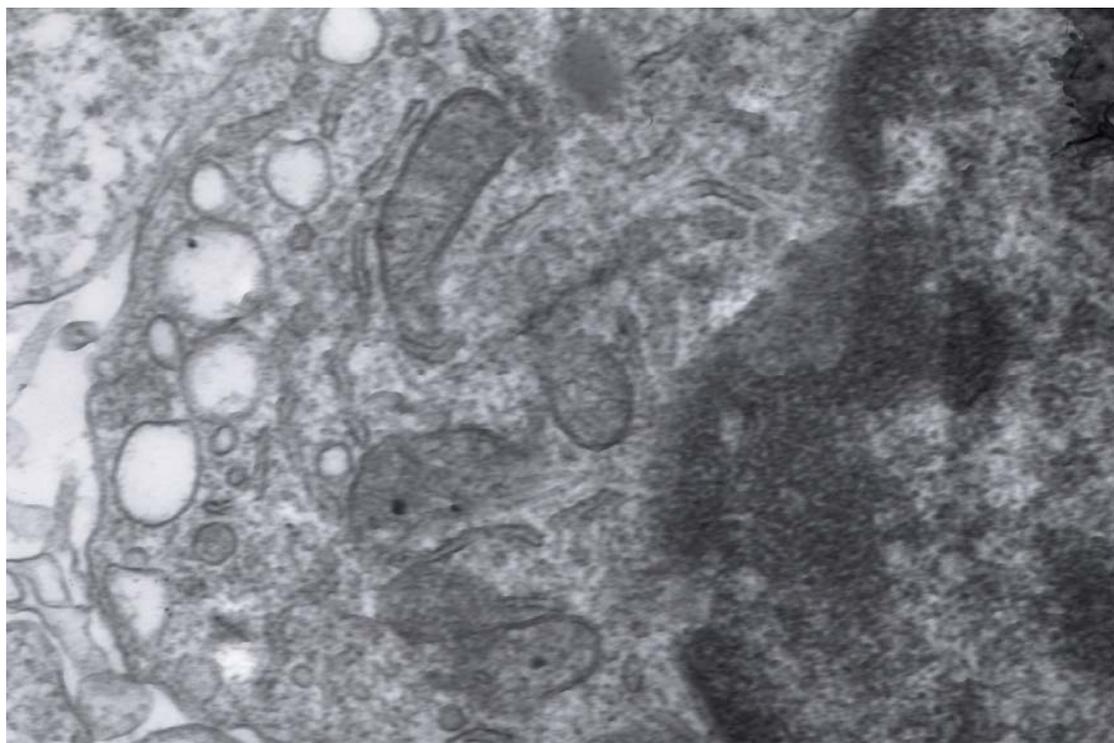


Рис. 21. Матка 9-месячного плода крупного рогатого скота. Апикальная поверхность эпителиоцитов. Крупные вакуоли с разной электронной плотностью, митохондрии, эндоплазматическая сеть. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

Лизосомы имеют, в основном, округлую форму, различной величины. Внутреннее их содержимое неоднородно (имеет различную

электронную плотность), вследствие участия лизосом в процессах внутриклеточного переваривания, образования сложных пищеварительных вакуолей. Поэтому наблюдаются первичные и вторичные лизосомы, которые содержат компоненты, захваченные в процессе эндоцитоза.

В клетках эпителия содержатся большое количество секреторных гранул, участвующих в процессе выведения продуктов синтеза. Величина их варьирует и располагаются они в цитоплазме очень плотно.

Соединительная ткань подэпителиальной зоны содержит клетки, незначительное количество миоцитов, лимфоциты, фибробласты, макрофаги и т.д. Наиболее подробно нами были изучены макрофаги, фибробласты, лимфоциты, тучные и плазматические клетки.

Макрофаги имеют разнообразную форму, но в основном характеризуются округлой формой, мембрана четко очерчена, но имеет неровные края, за счет многочисленных выступов и впадин. Величина клеток также варьирует от небольших до крупных размеров. Располагаются макрофаги одиночно. Ядро небольшое, чаще всего овальное или почковидное, содержит много глыбок гетерохроматина, в связи с чем оно более темное. В цитоплазме видны многочисленные вакуоли, свободных рибосом и полисом, а также лизосом. Гранулярная сеть почти не развита. Митохондрии и аппарат Гольджи более развиты в зрелых, активных макрофагах.

Лимфоциты представлены Т-лимфоцитами, отличающимися обилием лизосом, поверхность гладкая, крупное ядро с краевым расположением хроматина. Т-лимфоциты характеризовались высокой активностью участия в иммунном ответе всего организма.

Лимфоциты характеризуются овальной формой, ядро занимает большую часть цитоплазмы, хроматин конденсирован как по периферии, так и в центральной части ядра, объем цитоплазмы очень маленький.

Фибробласты, помимо коллагена, синтезируют липиды, ряд ферментов, простогландины, циклические нуклеотиды, являются местом метаболизации кортизона. Это отростчатые клетки веретеновидной формы, содержат овальные, крупные ядра, занимающие большую часть клетки, хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть.

В процессе созревания фибробласты переходят в фиброциты. Эти клетки характеризуются вытянутой формой, края неровные, в

следствии того, что цитоплазматическая мембрана имеет очень глубокие впадины и выступы. Ядро занимает большую часть объема всей клетки, цитоплазма бедна органоидами, эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи слабо выражены, часто обнаруживаются лизосомы, липидные вакуоли и липо пигментные гранулы.

Между клетками в большом количестве располагаются пучки коллагеновых волокон, в различных стадиях фибриллогенеза: аморфный хлопьевидный материал, микрофибриллы без периодичности, но с четкообразной структурой, чаще всего обнаруживаются тонкие коллагеновые волокна с нечеткой периодичностью, называемые преколлагеновыми волокнами (рис. 22).

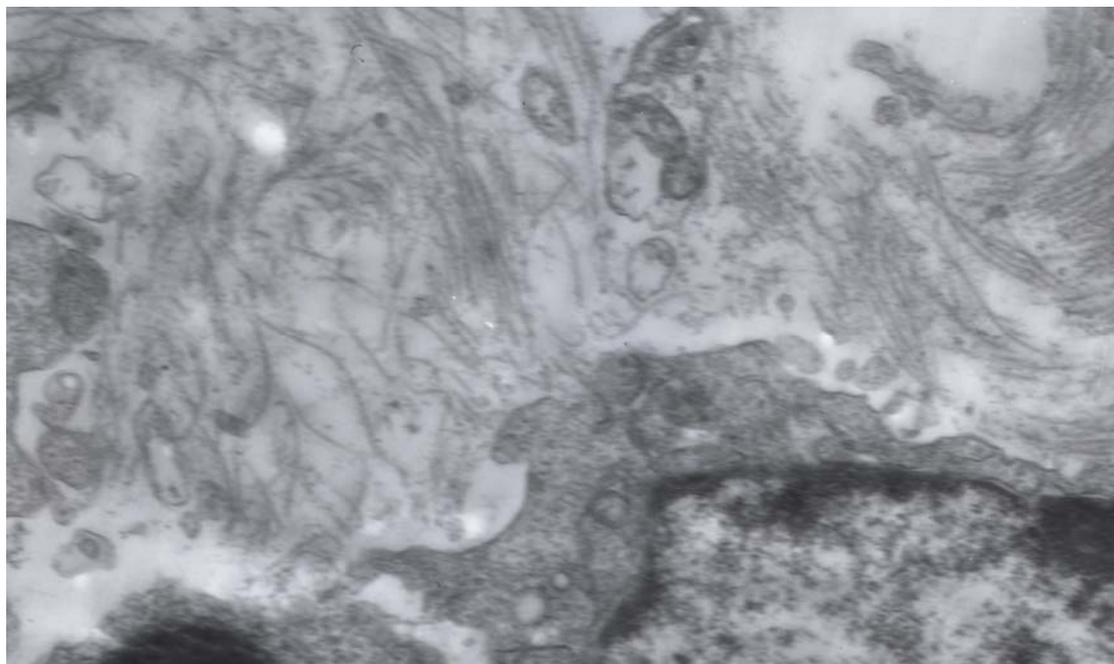


Рис. 22. Эндометрий 9-месячного плода крупного рогатого скота. Преколлагеновые волокна, аморфное межклеточное вещество и фибробласты. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

К 9 месяцу развития кровоснабжение матки плодов хорошо развито, обеспечиваясь за счет мелких (капилляров) и крупных (артериол и венул) кровеносных сосудов (рис. 23).

Эндотелиальные клетки стенки кровеносных капилляров расположены на хорошо выраженной базальной мембране и образуют между собой стыки по типу «замка» и зон слипания. В отдельных участках хорошо видна фенестра. Ядра эндотелиальных клеток крупные, светлым. Гетерохроматин в центральной части мелкодисперсный, основная его часть располагается по периферии ядра. В цитоплазме

располагается большое количество везикул, с помощью которых осуществляется обмен веществ. О высокой активности клетки говорят многочисленные митохондрии, слегка расширенные цистерны эндоплазматической сети.

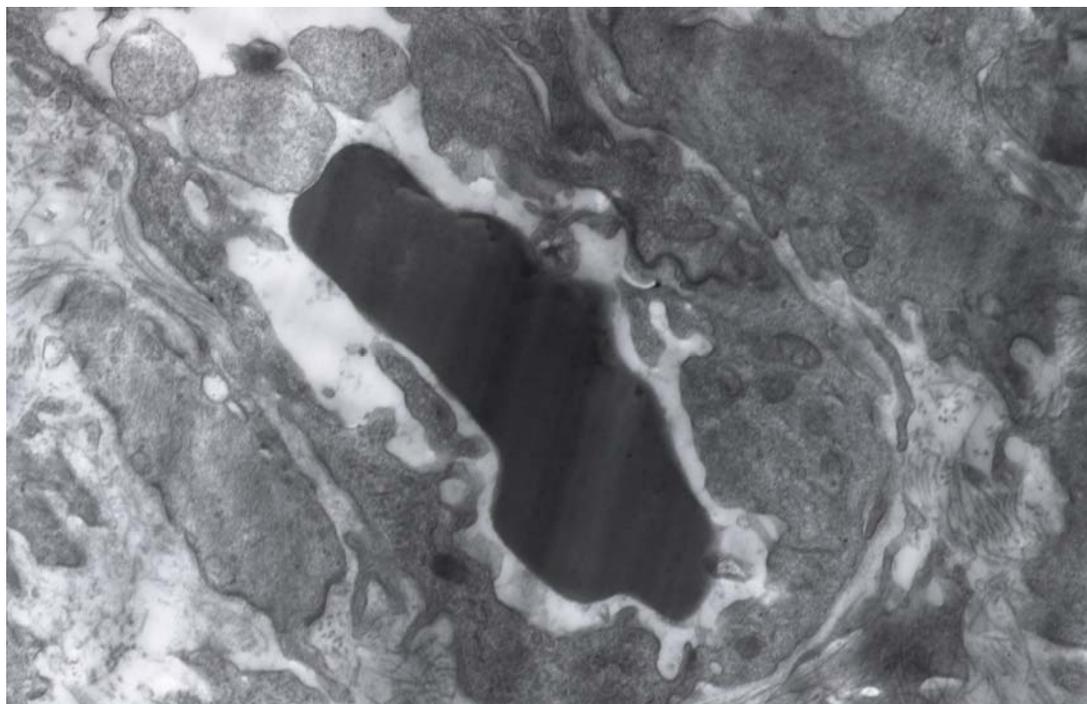


Рис. 23. Эндометрий 9-месячного плода крупного рогатого скота. Капилляр. Электроннограмма. Ув. $\times 16000$

Цитоплазматическая мембрана капилляра, покрыта параплазмолеммальным слоем, состоящим из гликопротеидов, и имеет на своей апикальной поверхности хорошо выраженные «ворсинки». Вдоль внутренней и наружной поверхностей эндоплазматических клеток располагаются пиноцитозные пузырьки.

Капилляры образуют петли, что способствует интенсивному обмену, а также росту органа и изменению его архитектоники. Наружная поверхность сосудов имеет хорошо выраженные отростки, в цитоплазме которых содержатся свободные рибосомы. Мембрана ядра эндотелиоцита характеризуется инвагинациями, выступами и многочисленными порами.

У артериол внутренняя оболочка состоит из эндотелия, расположенного на базальной мембране, и отдельных клеток подэндотелиального слоя. В средней оболочке сохраняется один ряд спирально расположенных клеток гладкомышечной ткани, между которыми имеются эластичные волокна. Наружная оболочка содержит отдель-

ные адвентициальные клетки и коллагеновые волокна.

Клетки гладкомышечной ткани располагаются не только вокруг кровеносных сосудов, но и в соединительной ткани собственной пластинки эндометрия, ближе к базальной поверхности (рис. 24). Форма миоцитов – веретеновидная, мембрана имеет многочисленные отростки. Цитоплазма содержит большое количество внутриклеточных везикул, которые, как было сказано выше, активно участвуют в обмене веществ. Для этих клеток характерно концентрация органелл у полюсов ядра. Хорошо развиты митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, рибосомы выражены незначительно, в клетках содержится большое количество лизосом. Сократительным аппаратом гладкомышечной клетки являются миофиламенты и «плотные тельца». Они расположены на периферии клетки в виде крупных скоплений, внутри располагаются «плотные тельца», состоящие из специфически организованных филаментов.

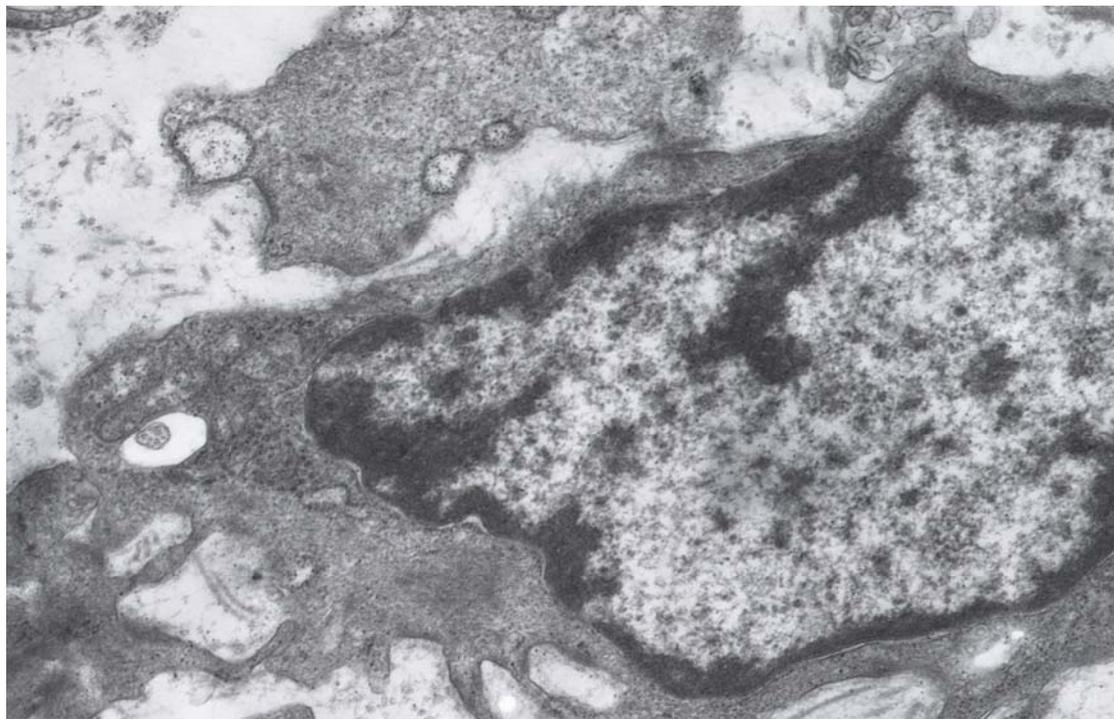


Рис. 24. Эндометрий 9-месячного плода крупного рогатого скота. Гладкомышечная клетка, располагается вокруг кровеносного сосуда. Электроннограмма. Ув. $\times 2000$

Вокруг каждой гладкомышечной клетки эндометрия из коллагеновых и эластических волокон формируется соединительнотканый футляр эндомизий, который обеспечивает соединение этих клеток.

Нервные волокна включают осевые цилиндры (отростки нерв-

ных клеток) и покрывающие их клетки олигодендроглии – нейролеммоциты. В матке 9-месячных плодов представлены безмиелиновые нервные волокна. В нервном волокне содержится несколько осевых цилиндров, а сближенные участки плазмолеммы леммоцита формируют сдвоенную базальную мембрану – мезаксон, на котором подвешен осевой цилиндр (рис. 25). Ядра нервных клеток крупные, округлые или слегка овальные, располагаются в центре клетки (рис. 26). Ядерный хроматин находится в диффузном состоянии, но конденсируется вблизи ядерной оболочки. Цитоплазма клетки имеет много органелл, что соответствует их высокой активности.



Рис. 25. Эндометрий 9-месячного плода крупного рогатого скота. Нервные волокна. Хорошо выражены осевые цилиндры. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

Яичники 9-месячных плодов имели гладкую или, наоборот, бугристую поверхность. Покровный эпителий над фолликулами содержит гиперхромные ядра.

Белочная оболочка имеет фибробласты с незначительно вытянутыми ядрами. Увеличивается относительное количество межклеточного вещества. Направление пучков волокон, как и в предыдущем возрасте, зависит от степени натяжения подлежащих структур. Эти пучки у ворот яичника образуют своеобразную сеть из сложно переплетенных между собой волокон, идущих волнообразно. Тем самым создается биомеханическая возможность для роста полостных структур под поверхностью яичника.

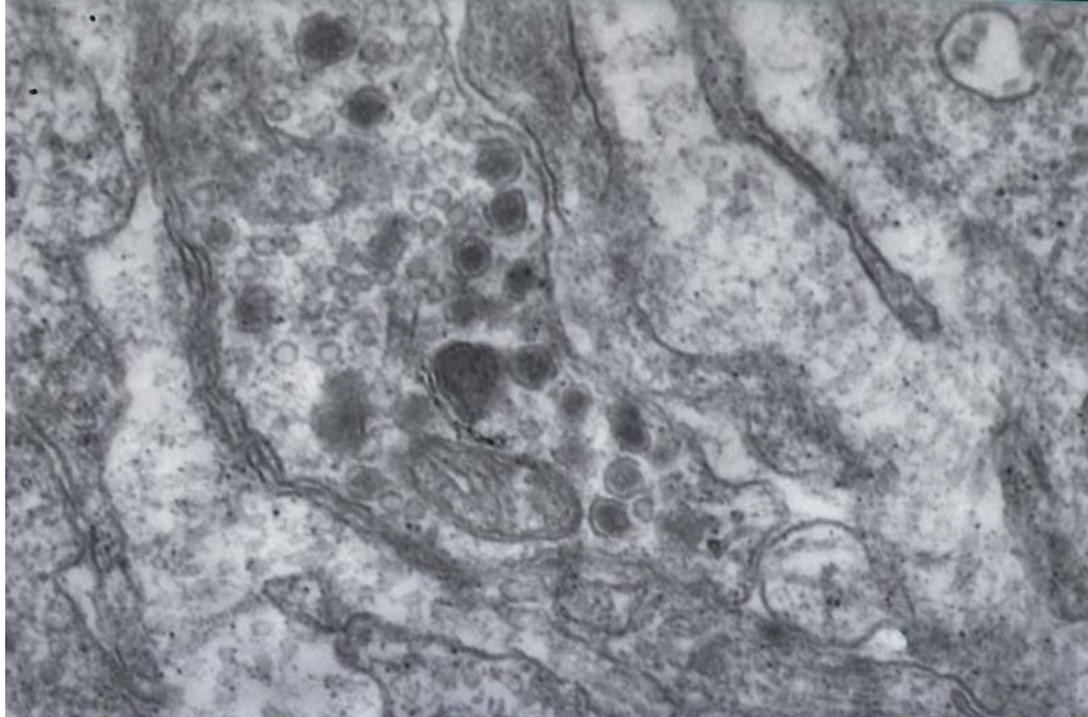


Рис. 26. Эндометрий 9-месячного плода крупного рогатого скота. Нервная клетка. В цитоплазме большое количество первичных и вторичных лизосом, митохондрий и эндоплазматической сети. Электроннограмма. Ув. $\times 27000$

К 9-месячному возрасту плода не наблюдается качественных перестроек архитектоники соединительной ткани как коркового, так и мозгового вещества. Из количественных изменений отмечается снижение плотности расположения примордиальных фолликулов на единице площади среза, расширение прослоек соединительной ткани между фолликулами, утолщение коллагеновых волокон, снижение плотности расположения клеток соединительной ткани. Мозговое вещество характеризуется ростом рыхлой соединительной ткани и кровеносных сосудов.

Таким образом, в период внутриутробного развития происходит интенсивная дифференциация эндометрия матки крупного рогатого скота. Постепенно появляются специализированные зоны, в которых клеточные элементы имеют свое особое строение и расположение. Увеличивается кровоснабжение и иннервация органа.

В яичнике отмечаются сложные процессы формирования стро-мы органа. Микроархитектоника соединительной ткани яичников наиболее интенсивно изменяется во время раннего и среднего этапов внутриутробного развития, что тесно связано с ростом, а затем исчез-

новением яйценосных шаров, а также формированием примордиальных и полостных фолликулов. Так, у 3-4-месячных плодов группы половых клеток окружены общей соединительнотканной оболочкой, а к 8-9 месяцам каждый фолликул имеет собственную теку. При этом у антральных фолликулов эта оболочка выполняет эндокринную функцию. Размножение, рост и развитие ооцитов стимулирует рост стромы, обеспечивая дифференциацию половых клеток.

Развитие мозгового вещества тесно связано с корковым веществом. При появлении полостных фолликулов происходит своеобразное «взаимопроникновение» коркового и мозгового вещества, в результате обеспечивается рост неполостных фолликулов. Образование и замещение соединительной тканью атретических тел способствует росту органа, усилению его биомеханических возможностей.

Все вышеизложенное позволяет сделать вывод о тесной взаимосвязи фолликулогенеза и формирования соединительнотканной стромы коркового и мозгового вещества. Не возможно деление половых клеток с образованием яйценосных шаров, формирование примордиальных и полостных фолликулов без интенсивной перестройки соединительной ткани, которая выполняет биомеханическую, трофическую, защитную и, скорее всего, структурообразовательную функции.

2.3.3 Рост и развитие желез эндометрия

Железы эндометрия являются структурами, которые формируются из эпителия, покрывающего строму эндометрия, поэтому целесообразно проследить характер развития эпителия желез с момента образования.

В эндометрии матки крупного рогатого скота железы начинают закладываться в конце 4-го – начале 5-го месяца пренатального онтогенеза. Формирование их происходит путем небольших впячиваний эпителия эндометрия в строму. При этом часть ядер клеток эпителия начинает перемещаться ближе к базальной зоне. Затем за счет пролиферации клеток эпителия и вдавливания в строму происходит образование просвета желез. С этого момента они принимают трубчатую форму, а потом происходит рост и, как следствие, их углубление в строму слизистой оболочки. У 4-месячных плодов количество желез очень небольшое и представлены они в виде впячиваний в строму, а апикальные части клеток при этом располагаются на уровне покровного эпителия.

Высота клеток равна 30,01-35,99 мкм. Следует отметить следующую закономерность – в области дна и средней части желез эпителий несколько выше, чем в устьевой части (данная тенденция прослеживается на протяжении всего исследуемого периода).

Железы в матке 5-месячных плодов встречаются в единичном количестве и представляют неглубокие впячивания складок слизистой оболочки. В данном случае выделить устье, середину и концевой участки желез невозможно. Высота клеток уменьшается до 22,47-26,88 мкм. Ядра содержат небольшое количество гетерохроматина, цитоплазма светлая.

К 6-месячному возрасту уровень желез увеличивается незначительно. Высота эпителия варьирует от 19,21 до 22,78 мкм. Здесь уже можно выделить устье, середину и дно. Диаметр устья, в среднем, составляет 49,7 мкм, середины – 70,8 мкм, дна – 61,9 мкм.

Количество желез к 7-месячному возрасту не увеличивается, большинство из них находится, в основном, на стадии закладки. Однако, некоторые железы прогрессируют в своем развитии и углубляются в строму эндометрия, в связи с чем возрастает их диаметр и глубина. Диаметр устья равен 62,5 мкм, середины – 67,4 мкм, дна – 65,1 мкм. Высота железистых клеток в среднем равна 24,89 мкм.

В 8-месячном возрасте количество желез в эндометрии остается на уровне 7-месячного возраста. Высота клеток немного увеличивается и составляет 26,22 мкм. Наибольшее количество желез располагаются в межуранкулярных участках, а в самих карункулах желез нет. Диаметр устья составляет 49,8 мкм, середины – 58,3 мкм, концевого участка – 57,4 мкм. Железы эндометрия выстланы однослойным однорядным эпителием. Клетки железистого эпителия имеют более светлую цитоплазму, чем клетки покровного эпителия. Ядра содержат гранулы гетерохроматина средней величины и располагаются в базальной части. Железистый эпителий активно секретирует.

Количество желез у телок в 9-месячном возрасте увеличивается на 30-33%. Диаметр устья, середины и дна составляет, соответственно, 59,5, 64,3 и 61,7 мкм. Высота клеток желез существенно не изменяется и равна 27,06 мкм. Железистый эпителий однослойный однорядный, ядра вытянутые, богаты гетерохроматином, располагаются базально. Активно выделяется секрет. Железы концевыми участками доходят до конца промежуточного слоя стромы эндометрия, где они оплетаются тонкими коллагеновыми волокнами. Часть желез находится в стадии закладки.

У новорожденных телок количество желез в эндометрии резко увеличивается – в среднем до 15-45, при этом часть желез достигает мышечного слоя матки, никогда не внедряясь в него. Самое большое их количество сосредоточивается в межкарункулярных участках. Высота клеток железистого эпителия равна 21,26 мкм. Ядра клеток овальной формы, цитоплазма более светлая по сравнению с покровным эпителием. Диаметр устья равен 76,6 мкм, середины – 95,2 мкм, дна – 105,6 мкм.

Закладка и рост желез слизистой оболочки у плодов варьирует, иногда наблюдается их отставание в развитии, в других случаях, наоборот, прогрессивное развитие, что, скорее всего, связано с гипоплазией органов размножения вследствие нарушений условий кормления матерей. Кюбар Х.В. (1983) также считает, что недоразвитие желез связано с плохим кормлением животных.

2.3.4 Рост и развитие карункулов эндометрия

В матке крупного рогатого скота карункулы закладываются на 4-м месяце пренатального онтогенеза в виде небольших возвышений эндометрия, однако их рост и развитие происходит неравномерно на всем протяжении внутриутробного развития.

Максимального значения абсолютный прирост высоты карункулов достигал к 6 и 9 месяцам пренатального онтогенеза, составив соответственно 395,6 и 431 мкм. Самое заметное снижение данного показателя наблюдался к 7- и 8-месячному возрасту.

При расчете относительного прироста высоты карункулов было установлено, что наиболее интенсивно они росли к 5 (47,4%), 6 (54,9%) и 9 (33,4%) месяцам (табл. 38), а к 7 и 8 месяцам, наоборот, происходило снижение данного параметра, т.е. в период, когда снижался прирост толщины стенки матки и прирост массы органа в целом.

Таким образом, карункулы матки телок наиболее интенсивно растут в начале и середине среднеплодной стадии (5-7 мес.) и перед рождением. В начале позднеплодной стадии (7-8 мес.) наблюдалось снижение высоты карункулов.

В 4-месячном возрасте карункулы имеют высоту 317,4 мкм. При этом они покрыты ровным однослойным однорядным эпителием. Высота клеток покровного эпителия составляет 17,98 мкм. Ядра эпителиоцитов овальной и округлой формы и располагаются, в основном, по середине клеток. Базальная мембрана тонкая, хорошо про-

матривается. Границы между клетками четко выражены. Строма карункулов представлена мезенхимой, которая содержит клетки средних размеров, расположенные не так плотно, как клетки стромы эндометрия. В средней части карункулов строма более светлая, т.к. клеточные элементы расположены более рыхло, чем на периферии. В пространстве между клетками находится бесструктурное межклеточное вещество. Формируются отдельные мелкие кровеносные сосуды, располагающиеся хаотично по всей строме.

Карункулы у 5-месячных плодов достигают в высоту 515,1 мкм и напоминают форму шляпки гриба, т.к. утолщены с боков. Покровный эпителий однослойный однорядный, в основании и до середины высоты карункулов он немного выше и ядра располагаться в 2, реже в 3 ряда. Высота покровного эпителия составляет $19 \pm 1,8$ мкм. Ядра клеток имеют округлую или овальную форму и располагаются ближе к центру клетки. Гетерохроматин содержится в небольшом количестве. Апикальная часть эпителиоцитов более светлая, чем базальная. Базальная мембрана четко выражена. Между эпителиоцитами обнаруживаются редкие лимфоциты. Строма карункулов представлена рыхлой соединительной тканью, которая отличается от мезенхимы тем, что появляются коллагеновые волокна, а сами клеточные элементы располагаются менее плотно. Цитоплазматическая мембрана клеток имеет многочисленные выросты, ядра овальной формы, с тонкой цитоплазмой. Не отмечается четкой направленности расположения клеток. Между клетками располагается аморфное межклеточное вещество, которое имеет зернистое строение. До середины высоты карункулов, под эпителием, наблюдается очень высокая концентрация клеточных элементов. Строма карункулов хорошо васкуляризирована, при этом мелкие кровеносные сосуды располагаются преимущественно под базальной мембраной. Под карункулами наблюдается несколько утолщенный миометрий.

Наиболее интенсивный рост карункулов происходит к 6-месячному возрасту внутриутробного развития до 910,7 мкм. Карункулы имеют грибовидную форму, некоторые имеют заостренную верхушку. В этот период образуются котиледоны (ямки), представляющие собой мелкие углубления в строму. Покровный эпителий, в основном, призматический однослойный однорядный, высота равна 17,16 мкм, но на вершине он кубический. Клетки эпителия плотно прилегают друг к другу, ядра округлой или овальной формы. Между клетками, в базальной и срединной частях увеличивается количество

лимфоцитов. Строма карункулов представлена рыхлой соединительной тканью. Ядра клеток стромы разнообразной формы: мелкие округлые или овальные вытянутые или веретеновидные. Клеточные элементы располагаются на значительном расстоянии друг от друга. Межклеточное пространство заполнено веществом, которое сетчатое строение. Под хорошо выраженной базальной мембраной наблюдается скопление лимфоидных клеток. По периферии и в основании карункулов клетки располагаются более плотно, чем по середине. Васкуляризация хорошо выражена, кровеносные сосуды образуют очень густую капиллярную сеть по всей поверхности карункулов. Миометрий под карункулами увеличен.

У плодов в 7-месячном возрасте высота карункулов продолжает увеличиваться, достигая 1059,3 мкм. Карункулы становятся широкими, приобретают куполовидную форму или шляпки гриба. Эпителий карункулов однослойный однорядный низкопризматический, на вершине кубический. Высота эпителиоцитов составляет 13,8 мкм, увеличивается и ширина. Границы между клетками выражены четко. Ядра округлой, реже овальной формы, крупные и занимают основную часть цитоплазмы. Снижается количество гетерохроматина по сравнению с 6-месячным возрастом. Клеточные элементы располагаются рыхло, за исключением основания карункулов. Также у основания обнаруживается густая сеть мелких и крупных кровеносных сосудов. Определенного направления в распределении клеточных структур и кровеносных сосудов не наблюдается. Строма карункулов представлена клетками соединительной ткани, которые располагаются рыхло и между ними обнаруживаются тонкие преколлагеновые волокна.

Высота карункулов у 8-месячных плодов незначительно увеличивается, достигая 1246,9 мкм. Карункулы интенсивно расширяются, а их вершина уплощается. Эпителий низкопризматический однослойный однорядный (высота равна 11,27 мкм), но на вершине карункулов высота клеток понижается и эпителий становится кубическим. Ядра клеток крупные, округлой или овальной формы, характеризуется высоким содержанием хроматина. В клетках у основания карункулов ядра располагаются в апикальной части, а на вершине – строго по середине клеток. Небольшое количество лимфоцитов располагается между эпителиоцитами в базальной части. Эпителий активно секретует. Строма представлена рыхлой соединительной тканью, клетки которой овальной вытянутой и веретеновидной формы, располагаются в строме равномерно и находятся друг от друга на большом рас-

стоянии. Строма хорошо васкуляризирована.

В 9-месячном возрасте внутриутробного развития карункулы матки резко увеличиваются в размерах и достигают в высоту 1677,9 мкм. Карункулы шарообразной формы, почти полностью закрывая просвет матки. Эпителий остается по-прежнему однослойным однорядным, но становится кубическим уже по всей поверхности, исключая участки у основания карункулов, высота составляет 12,48 мкм. Как и в предыдущем возрасте пренатального онтогенеза, поверхность эпителия ровная, ядра крупные, округлой, реже овальной формы, отмечается большое содержание гетерохроматина, располагающегося мелкими глыбками по периферии ядер. Эпителий также активно секретирует. Строма состоит из клеток рыхлой соединительной ткани, в которых клеточные элементы распределены равномерно. Ближе к основанию карункулов располагаются более крупные кровеносные сосуды. Миометрий под карункулами остается увеличенной.

У новорожденных телок высота карункулов недостоверно понижается до 1385,1 мкм. Эпителий однослойный однорядный, высота составляет 12,68 мкм. Границы между эпителиоцитами нечеткие. Ядра клеток крупные, овальной, чаще округлой формы, содержание гетерохроматина высокое. Ядра, в основном, располагаются в один ряд, у основания карункулов – в 2-3 ряда. Эпителий активно секретирует. По периферии наблюдается скопление клеточных элементов и мелких кровеносных сосудов, а в центре клеточные элементы расположены рыхло, в межклеточном пространстве много коллагеновых волокон. Ядра в клетках стромы имеют средние размеры, овальную и округлую форму, с высоким содержанием гетерохроматина. Миометрий под карункулами утолщен.

Таким образом, во время плодного этапа внутриутробного развития происходит закладка, дифференциация и рост эпителия и стромы карункулов. В момент рождения высота эпителия и карункулов снижается.

2.3.5 Рост и развитие миометрия матки

Толщина миометрия в раннеплодной стадии развития (2-5 мес.) увеличивается с 169,49 до 417,04 мкм, в среднеплодную стадию (5-7 мес.) этот показатель снижается до 381,86 мкм, в позднеплодную стадию (7-9 мес.) наоборот наблюдается его увеличение до 560,18 мкм. С момента рождения толщина мышечной оболочки равна 483,12 мкм.

Математические расчеты абсолютного прироста свидетельствуют о том, что в возрасте 5 месяцев толщина мышечной оболочки матки составляет 247,55 мкм, в дальнейшем этот показатель резко снижается и только в 8 месяцев происходит его повторный подъем до 92,87 мкм. Затем данный показатель вновь снижается на 9 месяцев внутриутробного развития.

Относительный прирост толщины мышечной оболочки матки телок (по Броди) характеризуется тем, что максимальные показатели интенсивности прироста отмечаются в 5 месяцев, когда составляют 84,3% и в 8 месяцев – 21,1%. В более поздние сроки пренатального онтогенеза происходит его снижение.

Таким образом, наибольшая интенсивность роста толщины мышечной оболочки матки отмечается в конце раннеплодной (5 мес.) и середине позднеплодной стадии (8 мес.), а наиболее заметное снижение происходит в среднеплодной стадии (6-7 мес.).

Отдельные мышечные волокна появляются в матки плодов в начале 4-го месяца пренатального онтогенеза. После этого клетки мышечной оболочки интенсивно дифференцируются, вследствие чего происходит постепенное увеличение миометрия в толщину. Мышечная оболочка матки 4-месячных плодов появляется преимущественно в боковых суженых частях просвета рогов матки и толщина ее составляет 169,49 мкм.

При этом отчетливо виден лишь циркулярный мышечный пучок, который представлен миообластами, располагающимися в круговом направлении. Средняя толщина циркулярного мышечного пучка 81,89 мкм.

Ядра клеток крупные, овальной формы, с развитой хроматиновой сетью. За циркулярным мышечным пучком располагается рыхлый, светлый слой мезенхимных клеток, являющийся предшественником будущего продольного слоя, толщина которого достигает 59,76 мкм. Его ядра округлой или овальной формы, содержание хроматина умеренное.

Межклеточное пространство представлено бесструктурным межклеточным веществом. Сосудистый (промежуточный) слой представлен мелкими кровеносными сосудами, они располагаются не по всей поверхности миометрия (очаговый характер расположения). Толщина – 27,84 мкм.

У плодов в 5-месячном возрасте наблюдается интенсивный рост толщины миометрия. Увеличение составляет более чем в 2 раза. Цир-

кулярный слой мышечной оболочки представлен крупными овальными малодифференцированными миоцитами, которые располагаются циркулярно. Клетки миоцитов тесно прижаты друг к другу. Ядра крупные и содержат умеренное количество гетерохроматина, располагающегося по периферии. Средняя толщина этого слоя равна 188,34 мкм. Сосудистый слой наблюдается только в отдельных участках мышечной оболочки матки и в качестве самостоятельного слоя не обособлен. Толщина составляет 96,45 мкм. В кровеносных сосудах увеличивается диаметр и количество. Происходит формирование наружного продольного мышечного слоя. Этот слой состоит из клеток округлой и овальной формы, которые располагаются более рыхло, чем клетки циркулярного слоя. Толщина слоя – 132,25 мкм.

У 6-месячных плодов толщина мышечной оболочки понижается до 395,15 мкм. Однако, толщина циркулярного слоя продолжает увеличиваться, достигая 230,57 мкм. Клетки миометрия в этом возрасте начинают приобретать ту форму, которая характерна для гладкомышечных клеток. Клетки начинают сильно вытягиваться, принимая веретеновидную форму, и тесно прижимаются друг к другу. Сосудистый слой равен 95,93 мкм и представлен мелкими сосудами, расположенными по всей поверхности и проникающими в циркулярный мышечный слой. В продольном слое клетки в 6-месячном возрасте располагаются более рыхло, чем в 5-месячном. Ядра клеток овальной и округлой формы, гетерохроматина содержится умеренное количество. Аморфное вещество, расположенное между клетками, имеет вид сетки. Толщина этого слоя – 68,65 мкм.

В 7-месячном возрасте толщина миометрия составляет 381,86 мкм. Циркулярный мышечный пучок представлен вытянутыми веретеновидными клетками, расположенными плотно в строго круговом направлении. В ядрах содержание гетерохроматина умеренное. Толщина данного слоя 235,74 мкм. Отдельные кровеносные сосуды внедряются в миометрий. Однако в этом возрасте сосудистый слой представляет собой отграниченный слой. Толщина слоя составляет 88,81 мкм. Продольный мышечный слой представлен округлыми и овальными клетками. Межклеточное пространство заполнено бесструктурным межклеточным веществом. Слой имеет толщину 57,31 мкм.

Толщина миометрия у 8-месячных плодов увеличена под карункулами (474,73 мкм). Особенно сильно увеличивается циркулярный слой мышечных волокон (толщина – 339,4 мкм). Клетки слоя вытянуты, плотно прилегают друг к другу. Гетерохроматина содержится

умеренное количество. Между пучками миоцитов наблюдается рыхлая соединительная ткань с кровеносными сосудами. Кровеносные сосуды в отдельных участках расположены плотно, представляют собой отдельно лежащую зону (сосудистый слой), который располагается между циркулярными и продольными мышечными пучками. Толщина этого слоя может достигать 75,19 мкм. Гладкомышечные клетки, формирующие стенки кровеносных сосудов, располагаются многорядно в круговом направлении. Очень хорошо выражены продольные мышечные пучки, их толщина практически не изменяется и равна 60,14 мкм, и лежат они в продольном либо косом направлении на большом расстоянии друг от друга. Эти пучки представлены мелкими овальными или округлыми клетками с крупным ядром и незначительным количеством цитоплазмы. Межклеточное вещество, содержащее большое количество коллагеновых волокон, имеет сетевидное строение.

Мышечная оболочка матки плодов достигает своей максимальной величины в 9-месячном возрасте (560,18 мкм). В отдельных участках гладкомышечные клетки циркулярного направления теряют свою строгую направленность. Они по-прежнему сильно вытянутой формы, плотно прилежат друг к другу, их толщина составляет 379,97 мкм. С циркулярным мышечным пучком соединена сосудистая зона, которая представлена крупными кровеносными сосудами, толщина этой зоны составляет 92,01 мкм. Слой продольно расположенных мышечных пучков представлен рыхло лежащими, овальными или округлыми клетками. Данный слой пронизывают более мелкие кровеносные сосуды и его толщина – 88,2 мкм.

У новорожденных телок миометрий матки по своей структуре мало чем отличается от мышечной оболочки 9-мышечных плодов. Наиболее значимые изменения коснулись только морфометрических данных. Толщина мышечной оболочки составляет 483,12 мкм, циркулярного слоя – 254,87 мкм, сосудистого – 141,01 мкм, продольного – 87,24 мкм.

2.3.6 Рост и развитие периметрия матки

Серозная оболочка матки плодов крупного рогатого скота во внутриутробный период развития имеет типичное строение. Периметрий образуется соединительной тканью, в которой преобладает бесструктурное межклеточное вещество. Снаружи серозной оболочки

располагается мезотелий. Его клетки с возрастом уплощаются, ядра вытягиваются и располагаются в циркулярном направлении. Полученные нами данные тощины периметрия частично расходятся с данными других исследователей. Ржевуцкая О.П. (1949) установила, что в 3-месячном возрасте утробного развития толщина серозной оболочки в среднем составляет 88 мкм, а в более поздние сроки ее толщина постепенно уменьшается до 60 мкм. Затем, у 3- и 4-месячных телок ее толщина составляет 18-15 мкм. Уменьшение толщины периметрия происходит до одного года, после чего, с двух лет постнатального онтогенеза, снова доходит до 60 мкм. Баймишев Х.Б. (2000) пишет, что у новорожденных толщина серозной оболочки равна 77,6 мкм.

В результате наших исследований было установлено, что с увеличением возраста плодов толщина периметрия уменьшается и достигает максимального значения за весь период внутриутробного развития к 4-месячному возрасту, составив 19,42 мкм. Затем до 7 месячного возраста толщина серозной оболочки динамично уменьшается до 12,5 мкм. Незначительное увеличение наблюдается на 8 месяцев пренатального онтогенеза и у новорожденных телят (14,0 и 13,7 мкм соответственно).

3 МОРФОЛОГИЯ МАТКИ И ЯИЧНИКОВ В ПЕРИОД НОВОРОЖДЕННОСТИ

Новорожденные телята в наших исследованиях подразделялись на две группы. В первую группу входили телята, полученные от здоровых коров, имевшие на время стельности полноценное и сбалансированное кормление, активный моцион.

Масса тела новорожденных телят составляла 37069,9 г, варьируя в пределах от 35011,2 до 39128,6 г, при этом среднесуточный прирост по сравнению с 9-месячным плодом составил 371,8 г. Масса яичников 0,68 г, матки – 8,9 г, яйцепроводов – 0,37 г.

Во вторую группу входили новорожденные телята, чьи матери во время стельности получали рационы несбалансированные и неполноценные, содержались без активного моциона, с признаками нарушения обмена веществ (ацидоз, нарушение минерального обмена, гиповитаминоз А), что приводило возникновению у новорожденных телят в первые сутки после рождения признаков диспепсии, дисбактериоза. У телят 1-15-суточного возраста это организма характеризу-

тся общим угнетенным состоянием, отказом от корма, усилением перистальтики кишечника, затем проявляется профузный понос, обезвоживание и развивается токсикоз.

Масса новорожденных 2 группы, по сравнению с аналогичным показателем телят 1 группы, была значительно ниже (23987,1 г). Однако, достоверной разницы мы не отмечали, что прежде всего связано с высокой индивидуальной изменчивостью этого показателя у данных животных. А среднесуточный прирост составил всего 278,2 г, что на 93,6 г ниже значения массы тела в первой группе животных. Масса органов размножения тоже уступала значениям здоровых телят: масса яичников – 0,37 г (снижение на 0,31 г), масса матки – 7,9 г (снижение на 1,0 г), масса яйцепровода – 0,29 (снижение на 0,8 г).

Стенка матки к моменту рождения составила 989,05 мкм, однако данная величина уступала показателю 9-месячного возраста, кроме того наблюдалось снижение среднесуточного прироста (– 65,62 мкм).

Морфологические характеристики матки и яичников новорожденных телочек 1 и 2 групп также отличались друг от друга.

У здоровых новорожденных стенка матки к моменту рождения составила 989,05 мкм, однако данная величина уступала показателю 9-месячного возраста, кроме того, наблюдалось снижение среднесуточного прироста (-65,62 мкм). Однако, характер эпителиального покрова после рождения значительно не изменяется. Высота клеток составляет 22,57 мкм. Границы между ними нечеткие. Ядра располагаются в 2-3, реже в 4 ряда. Апикальная часть клеток, в основном, свободна от ядер. Эпителий активно секреторирует в просвет матки. На многих срезах очень трудно отдельно выявить покровный эпителий, так как на всем его протяжении выявляются железы, которые находятся на различных стадиях формирования, либо уже сформированы. Базальная мембрана выражена нечетко.

У новорожденных телок толщина эндометрия достигает максимальных размеров. Структура стромы, в основном, не отличается от стромы 9-месячных плодов. Сохраняется концентрация клеточных элементов под базальной мембраной, васкуляризация хорошо выражена, коллагеновые волокна оплетают железы, которые доходят своими терминальными участками до мышечной оболочки. Базальная часть эндометрия более светлая.

К моменту рождения телят масса тела увеличивается до 37069,9 г, а среднесуточный прирост до 371,8 г. Относительный прирост массы тела составил 36%. Масса и относительный прирост яичников соста-

вили, соответственно, 0,68 г и 32%, матки: 8,9 г и 10%, яйцепровода: 0,37 г.

Толщина стенки матки на момент рождения составила 989,05 мкм, абсолютный прирост достигал минимального значения – 8,7 мкм, относительный прирост снизился до 1,7%.

У новорожденных телок уровень желез в эндометрии составляет в среднем до 15-45, при этом часть желез достигает мышечного слоя матки, никогда не внедряясь в него (рис. 1, 2). Самое большое их количество сосредоточивается в межкарункулярных участках.

Высота клеток железистого эпителия равна 21,31 мкм. Ядра клеток овальной формы, цитоплазма более светлая по сравнению с покровным эпителием. Диаметр устья равен 76,9 мкм, середины – 95,0 мкм, дна – 105,8 мкм.

Высота карункулов составляет 1393,27 мкм, абсолютный прирост – 285,11 мкм, относительный прирост – 18,5%. Высота карункулярного эпителия равна 12,67 мкм, абсолютный прирост 0,13 мкм.

У новорожденных телок особенностью карункулов является недостоверное понижение их высоты до $1393 \pm 127,9$ мкм. Эпителий однослойный однорядный, высота составляет $12,67 \pm 1,5$ мкм. Границы между эпителиоцитами нечеткие. Ядра клеток крупные, овальной, чаще округлой формы, содержание гетерохроматина высокое. Ядра, в основном, располагаются в один ряд, у основания карункулов – в 2-3 ряда. Эпителий активно секретирует. Незначительно изменяется структура стромы карункулов. По периферии наблюдается скопление клеточных элементов и мелких кровеносных сосудов, а в центре клеточные элементы расположены рыхло, здесь, в межклеточном пространстве, сосредоточены большое количество коллагеновых волокон. Ядра в клетках стромы имеют средние размеры, овальную и округлую форму. Очень высокое содержание гетерохроматина. Мышечный слой под карункулами остается утолщенным.

К моменту рождения толщина мышечной оболочки составляла 483,35 мкм, абсолютный прирост снизился до 76,39 мкм, а относительный прирост толщины мышечной оболочки матки до 14,6%.

У новорожденных телок миометрий матки по своей структуре мало чем отличается от мышечной оболочки 9-месячных плодов. Наиболее значимые изменения коснулись только морфометрических данных. Толщина мышечной оболочки составляет 483,35 мкм, циркулярного слоя – 254,2 мкм, сосудистого – 142,56 мкм, продольного – 86,59 мкм. Гладкомышечные клетки циркулярного направления те-

ряют свою строгую направленность, но остаются вытянутой формы и плотно прилежат друг к другу. Сосудистый слой представлен крупными кровеносными сосудами, толщина этого слоя составляет 92,53 мкм. Продольный слой имеет толщину 87,78 мкм и представлен рыхлыми, овальными или округлыми клетками и пронизан более мелкими кровеносными сосудами.

Серозная оболочка матки образуется соединительной тканью, в которой преобладает бесструктурное межклеточное вещество. Снаружи серозной оболочки располагается мезотелий. Толщина серозной оболочки у новорожденных телят составляет 13,70 мкм.

У телят 1 группы овариальные железы имеют неровную поверхность, в результате значительного количества инвагинаций, проникающих в орган. «Врастание» эпителия внутрь и участие эпителиоцитов в образовании половых клеток не наблюдалось. Хотя иногда оогонии и ооциты располагались близко к поверхностному эпителию, создавая впечатление о «зачатковой» роли эпителия, в большинстве эти клетки находились в состоянии дистрофии и апоптоза, что скорее всего является элиминацией генеративных элементов.

Эпителий кубический, большая часть продукта реакции на СДГ локализуется в базальной части эпителия, при этом в инвагинациях гранулы более крупные и располагаются они более концентрированно. По сравнению с другими структура наблюдалась наибольшая активность ЛДГ, что можно объяснить низким уровнем кровоснабжения эпителиоцитов, а также специфической, морфофункциональной характеристикой покровного эпителия. Продукт реакции на ЛДГ распределялся преимущественно в перинуклеарной зоне клеток, а минимальное количество было в инвагинациях.

Белочная оболочка относительно тонкая, мелкие ядра фибробластов вытянутые. Поверхностные пучки волокон соединительной ткани располагаются вдоль длины яичника, а глубокие (циркулярные) в глубь органа.

Соединительная ткань коркового вещества новорожденных не отличается от поздних плодов. Корковое вещество, содержащее примордиальные и первичные фолликулы, становится значительно уже и располагается по периферии органа. Неполостные фолликулы расположены, как правило, небольшими группами, а пучки коллагеновых волокон, расположенные между ними, имеют хорошую выраженную направленность. Эти коллагеновые пучки отличаются от соединительной ткани белочной оболочки более плотным расположением со-

единительнотканых клеток. Кроме того, эти клетки соединительной ткани содержат крупные ядра и имеют меньшую толщину волокон, направляющихся тангенциально к мозговому веществу.

Полостные фолликулы, располагающиеся более глубоко, погружены в мозговое вещество. Вокруг полостных фолликулов появляются волокна, проявляющие слабые фуксинофильные свойства при окраске по ван Гизону. При этом над поверхностью яичника полостные фолликулы почти не выступают. Наряду с фолликулами здесь располагаются атретические тела.

Мозговое вещество находится не только в глубине органа, но и проникает между полостными фолликулами и атретическими телами. По сравнению с поздними плодами крупные кровеносные сосуды проникают в корковое вещество близко к поверхности яичника, что свидетельствует о более интенсивном кровоснабжении всех участков органа.

Во 2 группе новорожденных телят масса органов размножения была значительно ниже, чем у здоровых телят. При этом отставание больше всего выражено по отношению к овариальным железам, чем к трубчатым гениталиям, в первую очередь матки. Такое функциональное состояние можно рассматривать как гипоплазию органов размножения, не компенсируемое даже к моменту полового созревания животного. Согласно данным морфометрии, патогенез гипоплазии органов размножения новорожденных телочек связан с нарушением развития мюллеровых каналов.

Белочная оболочка рыхлая, пучки коллагеновых волокон располагаются волнообразно, формируя сложный сетчатый ход. Соединительнотканые клетки слабо дифференцированы.

Полостных фолликулов у новорожденных 2 группы мало, кроме того, они подвергаются атрезии, не достигая крупных размеров. Мелкие атретические фолликулы длительное время заполняются соединительной тканью. Снижается рост коркового и мозгового вещества в результате слабого развития антральных фолликулов, что в свою очередь тормозит фолликулогенез.

4 РАЗВИТИЕ МАТКИ И ЯИЧНИКОВ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Постнатальный онтогенез крупного рогатого скота состоит из 6 фаз: новорожденности; молочного питания; полового созревания; морфо-и физиологической зрелости; расцвета и функциональной деятельности; старения (Свечин К.Б., 1967). В первые 3 фазы изменяются пропорции тела из-за разной степени развития отдельных тканей, органов, а также частей тела к рождению и последующие различия в скорости роста и созревания.

Постнатальный рост крупного рогатого скота разделяется на два периода по S. Brody (1945): до полового созревания («самоускоряющийся») и после полового созревания («самозамедляющийся»), вследствие последовательной смены процессов роста и дифференцировки, их интенсивность с возрастом снижается (S. Brody, 1945; Чирвинский Н.П., 1949; Пшеничный П.Д., 1955; Фёдоров В.И., 1958; 1968; Свечин К.Б., 1961).

Развитие половых органов коров в постнатальном онтогенезе протекает неравномерно. Эктов В.А. (1951), Малигонов А.А., Расходов Г.Ф. (1968), Шипилов В.С. (1977), Desjardins C et al. (1969) выделяют три периода роста яичников: 1) от рождения до 5 месяцев – интенсивный относительный рост массы яичников за счет значительного количества полостных фолликулов; 2) от 5 до 8 месяцев – снижение темпов роста массы органа за счет продолжающегося роста соединительнотканной стромы яичника вследствие чего снижается число антральных фолликулов; 3) от 8 до 12 месяцев – ускорение роста массы яичника с появлением эстральных циклов, формированием крупных полостных фолликулов и желтых тел.

Рост гениталий телок до полового созревания происходит неравномерно и асинхронно, а в условиях гиподинамии этот процесс замедлен (Грызлов В.П., 1973; Садирова У.А., Фараджов А.Ф. и др., 1993; Мамедов И.Б., 1995; Ошкина, 1996; Садирова У.А. и др., 1995; Белобороденко А.М., 2003).

Исследователи установили необычную вариабельность овариальной структуры. С. Desjardins et al. (1968) не обнаружили развивающихся фолликулов в яичниках новорожденных. D. Black, W. Hansel (1972) наблюдали рост полостных фолликулов и их атрезию у плодов. По Л.Ф. Курило (1985), фолликулообразование у плодов коров начинается в конце 3 месяца. У новорожденных единичные фол-

ликулы вступают в рост, достигая стадии многослойных вторичных полостных фолликулов.

Кровоснабжение яичников жвачных осуществляется яичниковой артерией (Грызлов В.П., 1979; Шишонков Н.И., 1983; Холодова Л.И., 1998; Shaw W.E., 1965; Wyrost P., 1986).

Наши исследования показали, что масса телят с рождения и до 18-месячного возраста увеличивалась равномерно с 37069,9 г до 345544,9 г. Среднесуточный прирост достигает максимального уровня (699,8 г) к 6 месяцам после рождения, а в дальнейшем данный показатель постепенно снижается и достигает 438,1 г у 18-месячных телок.

Таким образом, кривая роста коров, учитывая возрастной фактор, состоит из двух фаз: фазы самоускоренного роста (в начальный период жизни, когда рост пропорционален массе теленка при рождении) и фазы самозамедленного роста (рост пропорционален уровню массы, которое животное имеет в зрелом возрасте. Точка перегиба приходится на возраст достижения половой зрелости, по нашим исследованиям в 6-ти месячном возрасте, затем показатель среднесуточного прироста постепенно снижается.

Живая масса и прирост не могут характеризовать сравнительную степень напряженности процесса роста у животных, т.к. они не отражают взаимосвязи между величиной растущего тела и скоростью роста (Кравченко И.О., 1973). При характеристике интенсивности роста за длительный период приемлемым является метод S. Brody (Свечин К.Б., 1964), который предложил исчислять относительный прирост не к начальной, а к средней величине массы животного за рассматриваемый период.

Расчеты показали, что интенсивность роста массы тела в постнатальном онтогенезе достигает максимального уровня у 3-месячных телок (76%) и постепенно снижается до 12% к 18-месячному возрасту.

Масса овариальных желез на протяжении периода постнатального онтогенеза увеличивалась неравномерно. После рождения прирост массы значительно увеличивался к 6-ти и 9-ти месяцам, но особенно большое увеличение наблюдалось к 12-месячному возрасту коров. В дальнейшем данный показатель резко снизился.

Таким образом, наиболее интенсивно масса яичника увеличивалась при формировании полноценных половых циклов, когда формируются желтые тела половых циклов и Граафовы пузырьки. Для того, чтобы сравнить скорость роста массы тела, массы и объема яичника мы принимали начальный показатель постнатального периодов (но-

ворожденные телята) за единицу и рассчитывали коэффициент роста (КР) за эти сроки онтогенеза (Некрасов и др., 1991). После рождения скорость роста массы овариальных желез превышала скорость роста массы тела в 4 раза, а скорость роста объема яичника превышала рост массы тела в 7 раз.

Увеличение относительного прироста массы матки телят наступал к 9 месячному возрасту, т.е. в более поздние сроки по сравнению с яичниками. Таким образом, сначала в постнатальном онтогенезе ускоряется рост овариальных желез, а только затем происходит подъем скорости роста массы матки, что косвенно свидетельствует о начале процесса формирования маточно-овариальных отношений уже во внутриутробный период. Коэффициент роста матки сразу после рождения (60) значительно превышает показатели массы тела (9) и массы яичника (34) на за то же время.

Масса яйцепровода после рождения снижалась и увеличение данного показателя отмечали только к 9 и 12 месяцам постнатального онтогенеза (0,38 и 0,56 г соответственно), затем наблюдалось его обратное снижение. Расчет относительного прироста яйцепровода по Броди показывает, что интенсивность роста наиболее высока у 6 месячных телок.

Таким образом, рост массы яичника и яйцепровода во время постнатального онтогенеза происходит синхронно. Это связано с тем, что после рождения возрастает функциональная значимость яйцепровода как органа, обеспечивающего встречу половых клеток.

Полноценные рационы с оптимальным содержанием макро- и микроэлементов обеспечивают более полноценное кормление животных, что способствует повышению среднесуточных приростов, более полноценному формированию органов размножения телок, что отражается в весовых и линейных показателях матки, яйцепроводов и яичников. Так масса яйцепровода увеличивается с момента рождения теленка до 18 месяцев постнатального онтогенеза в 13 раз, масса яичника в 34 раза, масса матки в 60 раз, а масса тела в 9 раз.

Эти данные подтверждали гистологические исследования стенки матки. Было установлено значительные отличия по толщине эндометрия, миометрия, степени развития эпителиальных структур (например, желез эндометрия) и гладкой мышечной ткани.

Яйцепроводы представляют собой измененную краниальную часть мюллерова канала зародыша и являются тонкой трубкой, которая открывается маточным отверстием в начальный участок матки.

Задний конец яйцепровода переходит расширяющийся рог матки, между ними трудно провести строгую границу. Тонкостенный яйцепровод у коров начальным участком окружает часть яичника и по всей своей длине сравнительно слабо извивается. Его бахромка незначительно развита, а ампулообразное расширение канала небольшое. Оно занимает краниальную половину яйцепровода, затем идет суженный участок. Брыжейкой яйцепровода яичниковая бурса, которая довольно широкая, но не глубокая.

В яйцепроводах половозрелых животных толщина покровного эпителия максимальна во время охоты. Она резко снижается с 4-го по 6-й дни полового цикла и достигает минимума на 10-13 дни, а начиная с 15-16-го дня, повышается. Соотношение реснитчатых и секреторных клеток в середине трубы равно 1:2. Гистохимическими методами отмечается снижение количества гликогена после течки.

У половозрелых коров матка двурого типа. Рога матки изогнуты спирально и заострены, отклонены латерально, выпуклой стороной обращены вверх, крипты – вперед, а вогнутая – вниз и назад. Тело матки снаружи длинное, а внутри в большей части разделено перегородкой. Не разделяется только небольшая часть тела матки спереди шейки матки на протяжении 5-6 см. Шейка матки длинная (7-11 см), толстостенная, обособлена и от тела матки, и от влагалища. На слизистой оболочке рогов и тела матки выступают четыре ряда маточных карункулов по 10-14 в ряду. На карункулах нет маточных желез, имеются только маточные крипты – ямки, куда входят ворсинки плодных оболочек.

Матка выполняет ряд функций, которые осуществляются под действием овариальных гормонов (эстрогенов, прогестеронов) и нервной регуляции. В матке развивается зародыш, поэтому матка вместе с хорионом и аллантоисом участвует в обеспечении зародыша кислородом, водой, питательными элементами и выделении продуктов обмена.

С помощью сокращения матки происходит продвижение секрета маточных желез в каудальном направлении, способствуя очищению половых путей от инфекции, при беременности это способствует правильному положению зародыша, а во время родов сокращения участвуют в выталкивании плода из матки.

Стенка матки состоит из эндометрия, миометрия и периметрия. Эндометрий (слизистая оболочка) покрыт цилиндрическим эпителием, который представлен мерцательными и секреторными клеткам.

Секреторные клетки выделяют слизистый и серозный секрет. Строение стромы эндометрия варьирует и зависит от периодов полового цикла и напрямую зависит от содержания в крови гормонов эстрогенов и прогестерона. Поверхностный эпителий погружается в строму эндометрия и формирует трубчатые разветвленные железы мерокриного типа, по строению они схожи с клетками эпителия.

У взрослых коров покровный эпителий матки псевдодвурядный, его толщина составляет 19,8 мкм. Границы эпителиоцитов четко выражены, ядра светлые, цитоплазма имеет пенистый вид. Небольшое количество глыбок гетерохроматина располагаются в основном на периферии. В базальной части цитоплазмы выявлено низкое количество гликогена. Также в цитоплазме эпителиоцитов обнаружены нейтральные, кислые сульфатированные гликозаминогликаны и общий белок. В тоже время концентрация рибонуклеопротеидов в цитоплазме очень высокая, нежели в других структурах эндометрия. Между клетками наблюдаются лейкоциты.

Эпителиоциты имеют четкие границы, цитоплазма пенистая с небольшим количеством эозинофильных гранул. Покровный эпителий переходит в железистый и, становясь более высоким, формирует устья желез. Однако в более глубоких слоях эндометрия эпителий желез становится более низким.

Ядра эпителиоцитов располагаются очень близко к базальной мембране волнообразно на двух уровнях (псевдодвурядно). Ближе к концевой части ядра расположены, как правило, в один ряд. Ближе к устью желез ядра клеток эпителия крупные, светлые, овальной формы с небольшим количеством крупных гранул гетерохроматина. В средней и концевой частях желез ядра уменьшаются в объеме и становятся более темными, приобретая округлую форму.

Между клетками железистого эпителия, также как и в покровном эпителии располагаются лимфоциты. Количество гликогена несколько выше, чем в покровном эпителии, а рибонуклеопротеидов меньше.

Строма эндометрия представлены фибробластами, лимфоцитами, небольшим количеством тучных клеток, а также волокнами и межмышечным веществом.

Железы в апикальной части эндометрия имеют прямой ход, а в более глубоких участках извиваются и ветвятся, достигая мышечной оболочки, однако, никогда не проникая в нее.

Под покровным эпителием располагается собственный слой, ко-

торый образуется рыхлой соединительной тканью, отличающейся очень общим количеством клеточных элементов (лимфоцитов, фибробластов, тучных клеток). В апикальной части подэпителиальной зоны соединительнотканые волокна располагаются в одном направлении очень плотно наряду с клеточными элементами. В более глубокой зоне эндометрия толщина соединительных волокон постепенно уменьшается и располагаются они более рыхло. Ближе к мышечной оболочке расположение этих волокон становится сетчатым, приобретая вид рыхлой соединительной ткани, а железы плотно окружены циркулярно направленными волокнами, которые образуют своеобразную капсулу.

По мере углубления в строму эндометрия величина кровеносных сосудов увеличивается, они становятся более извитыми и располагаются в виде небольших скоплений.

Под базальной мембраной покровного эпителия обнаружены тучные клетки, располагающиеся, в основном, в 3-4 ряда. Гликоген в строме эндометрия выявляется чаще всего в стенке кровеносных сосудов. Фибробласты, расположенные ближе к эпителию, наиболее богаты рибонуклеопротеидами, а в более глубоких зонах стромы эндометрия общее количество этих веществ снижается.

Миометрий матки коров не имеет четкого деления на слои, однако, можно выделить внутренний, сосудистый и наружный слои. Внутренний слой состоит из циркулярных мышечных волокон, а сосудистый и наружный, из продольных волокон. Мышечные волокна располагаются очень плотно, хорошо выражены ретракция. Между мышечными пучками наблюдаются прослойки соединительной ткани, которые изобилуют эластическими волокнами. В саркоплазме мышечных клеток содержится небольшое количество гликогена. Толщина продольного слоя миометрия значительно меньше циркулярного. Кровеносные сосуды чаще пустые.

Серозная оболочка матки образована слоем соединительной ткани, сравнительно небольшого количества кровеносных сосудов и покрыта однослойным кубическим эпителием.

К моменту рождения овариальные железы имеют неровную поверхность. На срезе обнаруживается большое количество инвагинаций, глубоко проникающих в орган. На поверхности, между инвагинациями, поверхностный эпителий яичников плоский, а в тех участках, которые располагаются вблизи инвагинаций или внутри, характер покровного эпителия меняется и он становится кубическим. В

участках инвагинаций обнаруживали эозинофильное белоксодержащее вещество, несмотря на то, что снижается выделение секрета, содержащего ШИК-положительное вещество.

У телок в 3 месячном возрасте поверхность яичника неровная. Покровный эпителий на выступающей части фолликулов кубический. В эпителиоцитах ядро занимает основной объем цитоплазмы и содержит небольшие глыбки хроматина, которые располагаются в основном по периферии. В углублениях поверхностный эпителий ложномногорядный призматический. Здесь эпителиоциты содержат очень крупное ядро, располагающееся по середине клетки. Апикальные участки эпителиоцитов базофильны, на поверхности находятся капли секрета, представляющие гликопротеиды. Базальная часть истончается и в виде своеобразной ножки достигает базальной мембраны. Поверхность яичника сглаживается и, несмотря на увеличение объема органа, остается покрытой эпителием.

У 6 месячных телок поверхность овариальных желез становится более ровной за счет увеличения количества фолликулов и атретических тел. Покровный эпителий кубический, а в углублениях однорядный призматический. Ядра эпителиоцитов за счет увеличения числа и величины глыбок гетерохроматина становятся более темными. Базофильность апикальной части цитоплазмы эпителиоцитов сохраняется.

У 9-месячных телок высота покровного эпителия овариальных желез заметно снижена, кроме того, над поверхностями полостных фолликулов и желтыми телами эпителий плоский, а в углублениях, наоборот, кубический. Так же, как у 6-месячных телок, базофилия апикальной части цитоплазмы сохраняется, а вот количество секрета увеличивается. Для этого возраста характерно появление в некоторых клетках вакуолей.

В яичниках 12-месячных телок покровный эпителий яичников неоднородный, состоит из призматических, кубических и большого количества плоских клеток. Среди них можно обнаружить как митотически делящиеся клетки, так и клетки с признаками апоптоза.

В 15-месячном возрасте в яичниках телок преобладает плоский и кубический эпителий, при этом плоские эпителиоциты располагаются на поверхности полостных фолликулов и желтых тел. В ядрах клеток увеличивается содержание гетерохроматина, располагающегося очень компактно, по этому ядра становятся более темными.

У 18-месячных телок покровный эпителий яичников не отличается от органов 15-месячных телок. Яичники покрыты базофильным

кубическим эпителием. Базальная мембрана ровная с содержанием большого количества полисахаридов и отличается повышенной аргорофилией.

Активность СДГ увеличивается от момента рождения до 18 месяцев в 1,8 раза, достоверную разницу по данному показателю наблюдали в 9-месячном возрасте, что связано с изменением гормонального гомеостаза в период полового созревания.

Вместе с изменением концентрации гранул в эпителии меняется и их внутриклеточная локализация. Большое количество гранул локализуется в базальной части покровного эпителия. Такое изменение локализации гранул диформазана тесно связано с изменением топографии митохондрий в эпителий, а также свидетельствует о дифференциации клеток поверхностного эпителия яичников и изменении соотношения всасывательной и секреторной функции этой структуры.

Кроме того, была отмечена неравномерная активность СДГ в различных участках поверхности овариальных желез. В инвагинациях поверхностного эпителия гранулы более крупные и располагаются они более концентрированно.

Белочная оболочка у новорожденных телочек относительно тонкая. Фибробласты имеют вытянутые, мелкие ядра. Пучки волокон соединительной ткани имеют хорошо выраженную слоистость, при этом поверхностные волокна идут вдоль длины яичника, а глубокие отдают ветви в глубь органа. Увеличивается количество межклеточного вещества. Структура белочной оболочки телок в значительной степени зависит от выраженности роста антральных фолликулов, а также циклических изменений в яичниках.

У новорожденных структура соединительной ткани коркового вещества напоминает структуру яичников поздних плодов. Корковое вещество содержит примордиальные и первичные фолликулы, становится уже, располагаясь по периферии органа. Неполостные фолликулы располагаются небольшими группами, между которыми находятся хорошо выраженные пучки коллагеновых волокон, отличающиеся от соединительной ткани белочной оболочки более плотным расположением соединительнотканых клеток. Ядра соединительнотканых клеток содержат крупные ядра. Полостные фолликулы, расположенные более глубоко, погружаются в мозговое вещество. Наряду с фолликулами здесь располагаются атретические тела. Над поверхностью яичника полостные фолликулы не выступают.

Мозговое вещество находится в глубине органа, проникает меж-

ду полостными фолликулами и атретическими телами. Крупные кровеносные сосуды проникают в корковое вещество близко к поверхности яичника, что говорит об интенсивном кровоснабжении всех участков органа.

Яичники 3-месячных телок существенно отличаются от овариальных желез новорожденных животных по микроархитектонике соединительной ткани коркового и мозгового вещества. Существенно истончается корковое вещество, содержащее непустые фолликулы. Уменьшается плотность расположения в нем ооцитов. В более глубоких зонах располагаются антральные фолликулы, которые имеют приблизительно равную величину. Погружаясь в мозговое вещество, которое формирует наружную теку антральных фолликулов, эти структуры находятся в нем как в своеобразной нише. На вершине фолликула наружной теки нет, а внутренняя тека покрыта белочной оболочкой и сильно истонченным корковым веществом. Верхушка фолликула существенно отличается и по своим гистохимическим свойствам, вследствие недостаточного кровоснабжения.

Мозговое вещество представлено извитыми волокнами, между которыми расположено значительное количество аморфного межклеточного вещества. Волокна располагаются не в виде сеточки, а идут в составе пучков, которые направлены к корковому веществу. Фибробласты содержат небольшое овальное ядро с умеренным количеством гетерохроматина. Увеличивается количество крупных кровеносных сосудов.

У 6-месячных телок процессы роста полостных фолликулов усиливаются, снижается плотность расположения в корковом веществе примордиальных фолликулов. «Взаимопроникновение» коркового и мозгового вещества увеличивается. В мозговом веществе коллагеновые волокна становятся толстыми и располагаются в виде разнонаправленных пучков.

У 9-месячных телок число и величина полостных фолликулов и атретических тел значительно увеличивается. В поверхностных зонах коркового вещества снижается плотность расположения половых клеток, а соединительнотканые пучки, которые идут от белочной оболочки к мозговому веществу становятся еще более толстыми. Ядра фибробластов вытянуты и извиты. Соединительная ткань вокруг непустых фолликулов характеризуется большей плотностью расположения клеток соединительной ткани. Коллагеновые волокна более тонкие. Между ними располагается аморфное межклеточное ве-

щество. Ядра фибробластов крупные овальные.

Глубже располагаются полостные фолликулы и атретические тела, между ними до поверхностных участков проникает мозговое вещество. Часто наблюдается 2- и 3-«этажное» расположение фолликулов. Ат-ретические тела как бы сдавливаются полостными фолликулами и принимают своеобразную серповидную форму. Полостные фолликулы всегда образуются на границе коркового и мозгового вещества, где кровообращение лучше всего. Таким образом «отбор» неполостных фолликулов происходит вследствие создания локальных условий кровоснабжения между полостными фолликулами. Происходит своеобразное «выдавливание» коркового вещества между крупными полостными образованиями благоприятствующее их дальнейшему развитию.

В яичнике 12-месячных телок, которое не содержит желтое тело полового цикла, пучки соединительнотканых волокон становятся более мощными и разно направленными, вследствие возросшего биомеханического напряжения, возникающее при развитии значительного количества полостных фолликулов. В мозговом веществе коллагеновые волокна утолщаются, аморфное межклеточное вещество уменьшается. Волокна становятся волнистыми. Ядра фибробластов овальные, умеренно темные. «Взаимопроникновение» коркового и мозгового веществ четко выражено. Зона, где располагаются антральные фолликулы, становится очень широкой, плотно заполненной фолликулами и атретическими телами и кровеносными сосудами, которые проникают вместе с мозговым веществом. Такое чередование полостных фолликулов и атретических тел говорит о том, что условия для роста фолликулов создаются в глубоких зонах на границе коркового и мозгового вещества. Таким образом, развитие полостных фолликулов стимулирует в дальнейшем волну роста этих образований.

Яичники с желтым телом имеют меньшее количество полостных фолликулов. Желтое тело окружено капсулой, которая на поверхности представлена циркулярными волокнами. В глубоких зонах волокна располагаются рыхло, содержат больше клеток соединительной ткани и сосудов, затем плавно переходят в мозговое вещество. Белочная оболочка подходит к вершущке желтого тела, не образуя над ним сплошного слоя.

У 15- и 18-месячных телок архитектура соединительной ткани коркового и мозгового вещества яичников не отличается качественно от таковой у 12-месячных телок. Изменения касаются увеличения

числа кровеносных сосудов, утолщения волокон, снижения плотности расположения неполостных фолликулов в корковом веществе.

Таким образом, в постнатальном онтогенезе формирования стромы яичника определяется значительным увеличением объема органа, в результате формирования крупных полостных фолликулов и желтых тел. Увеличение биомеханических и трофических возможностей соединительнотканной стромы способствуют более оптимальному формированию органа в процессе полового созревания.

5 ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МАТКИ И ЯИЧНИКОВ ВО ВРЕМЯ ПОЛОВОГО ЦИКЛА

Путем наблюдения поведения животных, опыта их разведения было создано учение о половом цикле. В 1900 г. англ. зоолог Уолтер Хип (Heар) дал первую систематическую классификацию и ввел понятие «стадия цикла». Изменение поведенческой реакции самки в период половой активности обозначил термином «эструс». В половом цикле предложил различать четыре периода: проэстэус (подготовительная стадия), эструс (стадия половой активности), метэструс (стадия возвращения в состояние относительного покоя) и диэструс (стадия относительного покоя). Также было введено понятие «анэструс» (отсутствие половой цикличности). В русской транскрипции «эструс» – «течка».

А.П. Студенцовым (1953) половой цикл определен как сложный нейрогуморальный процесс, состоящий из стадий возбуждения, торможения и уравнивания, для их определения введены понятия: течка, общая реакция, охота и овуляция (табл. 1). В дальнейшем это было подтверждено исследованиями В.С. Шипилова и его учеников.

Таблица 1 Основные стадии полового цикла и их соотношение

Фолликулярная фаза		Лютеиновая фаза	
Прозэструс	Эструс	Метэструс	Диэструс (анэструс)
Стадия возбуждения		Стадия торможения	Стадия уравнивания

В.К. Милованов (1951) считал учение А.П. Студенцова о половом цикле самок ложной и утверждал, что проявления сексуальной

деятельности самок являются рефлексамии, а регуляция половых процессов осуществляется половой, материнской и лактационной доминантами.

Однако эти ученые были единокорны в том, что половой цикл (по А.П. Студенцову) и половая охота (по В.К. Милованову) является результатом реакции организма на внешние раздражители.

А.А. Ухтомский говорил, что внутреннее состояние животных выступает в качестве побудительного момента поведения и изменяет реакции живых существ на внешние воздействия.

П.К. Анохину, функциональные системы – это саморегулирующиеся организации, объединяющие центральную нервную систему, органы и ткани на основе нервных и гуморальных регуляций для достижения приспособительных результатов, удовлетворяющих различные биологические потребности организма, которые складываются под влиянием факторов внешней среды. Теория функциональных систем, по определению К.В. Судакова, определяет половое поведение животных внутренними потребностями.

В овариальных железах происходит атрезия антральных фолликулов (исчезновение полости), но у коров этот процесс изучен недостаточно (Техвер Ю.Т., 1968; Киршенблат Я.Д., 1973; Китаев Э.М., 1977; Сергеев Н.И., Смыслова Н.И., 1982; Боровая Т.Г., Харчевникова Г.В., 1996; Ingram D.L., 1962; Peluso J.J. et al., 1977; Guraya S.S., 1977; Weir B.J., Rowlands W., 1977; Hay M.F., Moor R.M., 1978; Byskov A.G., 1978, 1979; Bleukom V., Moota J.P., 1979; Ledwitz-Rigby F., Rigby B.W., 1981; Schwartz N.B., Hunzicker-Dunn M., 1981; Gougeon A., Lefewre B., 1984; Konig H.E., Amselgruber W., 1989). Атрезия начинается у плодов и продолжается всю жизнь самки. Установлено, что у коров 43,7 % антральных фолликулов – нормальные, а остальные 56,3 % – находятся на различных стадиях атрезии (Эрнст Л.К. и др., 1990; Галиева Л.Д., 1981; Свиридов Б.Е., 1991; Silvan G. et al., 1992; Hulshof S.C. et al., 1992). Наиболее активно атретические процессы происходят после рождения (80% полостных фолликулов становятся атретическими). С возрастом этот показатель снижается до 60%.

Морфологические изменения при различных состояниях репродуктивной системы свидетельствуют о выраженной секреторной активности. Активность зависит от трансформации эндокринных факторов (Wilson K.M., 1926; Moss S. et al., 1954; Settergren I., 1964; Shehata R., 1964; Donalson L.E., Hansel W., 1968; Archbald L.F. et al.,

1971; Miller R.I., 1977; Miller R.I., Campbell R., 1978; Wenzel J.G. et al., 1987).

На месте овулировавших фолликулов образуются желтые тела, классифицируемые на желтые тела беременности, циклические, персистентные и кистозные, имеющие однотипное строение и физиологические механизмы функционирования и регресса (Gasse H., 1983). У коров в яичниках может находиться 5-10 желтых тел и их остатков (Павлов В.А., 1984). Полость в желтом теле сохраняется и может превышать 10 мм у 79% циклирующих и стельных телок. Это не влияет на длительность межовуляторного интервала и стельность (Kastelic J.P. et al., 1990).

Паренхима желтого тела коров представлена крупными грануло-лютеиновыми клетками и мелкими – тека-лютеиновыми. Последние располагаются по периферии и проникают в толщу образования вместе с соединительнотканными прослойками (Долинина Э.В., 1977; Parry D.M. et al., 1980; Koos R.D., Hansel W., 1981; Chegini N. et al., 1984; Hansel W. et al., 1987; Weber D.M. et al., 1987; Shea J.D. et al., 1989).

Регрессия желтых тел у коров характеризуется диффузной инфильтрацией гистиоцитами, фибробластами и лимфоидными клетками. Лютеиновые клетки теряют форму и структуру, цитоплазма их лизируется, ядра подвергаются пикнозу. Кровеносные сосуды облитерируются, паренхима замещается соединительной тканью (Нежданов А.Г., 1983).

Лютеиновая ткань может образовываться и без овуляции (Киршенблат Я.Д., 1973; Студенцов А.П. и др., 1986; Павлов В.А., 1984; Хонин Г.А., 1984; Ingram D.L., 1962; Weir B.J., Rowlands W., 1977). Так в яичниках плодов желтое тело обнаруживается у коров (Weber D.M. et al., 1993), африканских антилоп и жирафов (Amoroso E.C., Fin C.A., 1962; Kayanja F.B., Blankenship L.H., 1973) и плодов зебу (Mbassa G.K., 1989). Функции этих структур не известны. Возможно они выполняют функцию интерстициальной железы (Eckstein P., 1977).

В яичниках, особенно в фолликулярном аппарате, в стадии возбуждения полового цикла усиливаются метаболические процессы: повышается активность окислительно-восстановительных и гидролитических ферментов в клетках фолликулярного эпителия и теки. В стадии торможения в одном из яичников образуется желтое тело, характеризующееся высоким уровнем метаболизма. В фолликулярном

аппарате активность СДГ, альфа-ГФДГ, Г-6-ФДГ остается на высоком уровне. В целом метаболические процессы заметно снижаются, но остаются выше, чем в стадию уравнивания. Реакции на кислую и щелочную фосфатазы выше в клетках гранулы (Матвеев И.М., 1967; Эванова Г.Б., 1971; Гулянский А.К., 1975; Зверева Г.В. и др., 1975; Михайлецкая О.З., 1975; Заузолкова И.В., Пронин Б.Г., 1977; Заузолкова И.В., 1981; Филанова Н.А. и др., 1990).

Nakama S. (1969) установил, что в растущих фолликулах при половом цикле клетки внутренней теки имели высокую активность кислой и щелочной фосфатаз. В атретических фолликулах активность ферментных систем была слабая.

Ереминым С.П. (2004) установлено, что в течение полового цикла в организме коров происходит непрерывный рост фолликулов и их лютеинизация, за счет этого в организме постоянно поддерживается определенный уровень прогестерона, в том числе и при инволюции желтого тела, когда прекращается его гормонопродуцирующая функция.

Priedkatres J., Weber A. (1968), установили, что в клетках внутренней теки во время эструса большое содержание СДГ-реактивной ткани. Во время диэструса крупные лютеиновые клетки формируют существенный уровень таких структур, а малые лютеиновые клетки во время проэструса и эструса наоборот низкое содержание. Активность СДГ является показателем роста клеток, указывает на степень стероидогенеза.

Недостаток информации о развитии и функциональной морфологии яичников коров в онтогенезе не позволяет адекватно оценивать патологию этих органов. Врожденные пороки яичников изучены на уровне их распространения в популяциях крупного рогатого скота (Лисевич В.П., 1970; Визнер Э., 1976; Эрнст Л.К., Жигачев А.И., 1990).

Маточные трубы – это тонкие, длинные, извивающиеся трубочки, расширенные в начальной части в виде воронки, с неровными, складчатыми краями (бахрома), в глубине воронки имеется отверстие. Воронка переходит в широкую краниальную часть – ампулу. У маточного конца маточная труба вступает в рог матки. (Schilling E., 1962; Жданова В.И., 1969; Васин А.Д., 1974; Willemse A.H., 1975; Roual L. et al., 1982). Матка, как и хорион и аллантаис, обеспечивает зародыш питательными веществами, кислородом, водой и выделяет продукты обмена (Полянцев Н.И., Подберёзный В.В., 1993; Сайко

С.Г., 1999; Дегай В.Ф., 2000).

Патологии маточных труб, даже незначительные приводят к нарушению воспроизводительной способности (Милованов В.К., 1980; Громова Л.А., 1980; Загитов Х.В., Голдырева Т.С., 1985; Литовченко Л.Н., 1988; Белобороденко А. М., Дунаев П. В., 1993; Зеленков П.И., 1995; Сиразиев Р.З., 1999; Баймишев Х.Б., 2000; Дегай В.Ф., 2000; Тарасов А.И., 2001; Митина Б.И., 2001).

Матка половозрелых телок имеет массу 150-200 г, а у коров может достигать до 300-350 г (Чередков, 1954). Длина тела матки у телок 5,0 см, коров – 2-6 см, а длина расправленных рогов 23-25 см. Один из рогов может быть короче другого (Студенцов А.П., 1953). Шейка матки обособлена, длина до 12 см, задняя ее часть с наружным отверстием выступает в полости влагалища на 2-4 см. Рога матки на определенном протяжении сливаются и образуют перегородку (Burns R.K., 1966). Отмечается более частая беременность у коров в правом роге (Varner D. D. et al., 1985).

С возрастом увеличиваются части, составляющие матку, а также просвет шейки матки, линейные промеры (длина шейки матки, рогов и тела). Наиболее сильно бурно увеличиваются размеры матки у телок в возрасте 12-18 месяцев при половом созревании (Грызлов В. П., 1973, 1979; Хибхенов Л.В., 2000; Дегай В.Ф., 2000; Митина Б.И., 2001).

Основу нормального полового цикла составляют циклические изменения в функциональной деятельности системы гипоталамус—гипофиз-яичники (рост, созревание фолликулов и овуляцией, формирование и функционирование желтого тела), при условии синхронности функциональной деятельности ЦНС с гипоталамусом, гипофизом, яичниками, матки, а также эндокринных желез. Составляющим компонентом изменений являются циклические изменения в матке, многообразные физиологические сдвиги в других системах и поведении животных.

При росте и созревании фолликулов яичники увеличивают выделение стероидных гормонов (эстрогенов), пик достигается за 24-48 ч до овуляции. Пик эстрадиола активизирует синтез и выброс гонадолиберина всего лишь в течение 12-24 ч. Ответная реакция аденогипофиза на действие нейрогормона проявляется резким увеличением секреции ЛГ, который обеспечивает дозревание фолликула и овуляцию, при формировании и функционировании желтого тела ЛГ выполняет лютеотропную функцию. Образование желтого тела и резкое

увеличение продукции прогестерона уменьшает ЛГ в крови, стимулирует секрецию ФСГ, активизируя рост фолликулов и продукции простагландинов маткой. Это снижает гормональную активность и регрессию желтого тела, повторный рост, созревание фолликулов и овуляции.

Нервные импульсы (ответ на внешние раздражители) контролируют гипоталамо-гипофизарно-гонадальный гормонорегуляторный механизм. Эта система обеспечивает регуляцию овариального и полового циклов, имеется три функциональных уровня гормональной обратной связи: длинная, короткая и ультракороткая петля. С их помощью каждый гормон регулирует скорость собственной секреции. Нейроэндокринная система обеспечивает автоматизм регуляции функции половых желез и половое поведение.

В стадии возбуждения полового цикла первая волна роста фолликулов в яичниках (11-14 день) не изменяет половое поведение, вторая волна формирует стадию возбуждения, пик концентрации эстрогенов приходится на период ярко выраженной течки и полового возбуждения, а тестостерона – на период проявления охоты (Нежданов А.Г., Соловьев Н.А., 1988).

Эстрогенные гормоны, воздействуя на матку, гипоталамус и центры полового поведения в центральной нервной системе, ответственны за проявление феноменов течки и полового возбуждения, а андрогенные гормоны обеспечивают наступление половой охоты и овуляции (Peters A.R., 1985). Прогестерон блокирует проявление полового цикла.

Таким образом, половой цикл является внешним проявлением внутреннего процесса, циклически протекающего в яичниках и в организме самки и завершающегося созреванием фолликула, овуляцией и формированием желтого тела. При нарушении в каком-то нервном или гуморальном звене этого сложного механизма, физиологические процессы, обеспечивающие воспроизводительную функцию, могут затормозиться или расстроиться (Нежданов А.Г., Мануйлов А.В., 2002; Казеев Г., 2002; Середин В.А., 2004, 2007; 2008; Олейник А.В., 2007).

Раскрытие механизмов регуляции половой функции позволило разработать научные основы и практические методы управления процессами размножения животных с использованием гормональных и гормоноподобных препаратов (Черемисинов Г.А., 1984; Буянов А.А., 1986; Нежданов А.Г., Мануйлов А.В., 2002; Нежданов А.Г., 2003).

Мы ориентировались на следующую классификацию полового цикла коров и телок, основанную на морфологических изменениях в яичниках: относительно длительная фаза желтого тела (лютеиновой) и непродолжительная фолликулярная фаза.

Лютеиновая фаза (фаза желтого тела) начинается после овуляции. В динамике полового цикла в яичниках происходят морфологические изменения, которые можно констатировать только при послеубойном исследовании органов размножения.

В норме покровный эпителий яичников коров располагается на тонкой мембране. Эта мембрана состоит из гомогенного вещества и фибрилл, которые дают интенсивную ШИК-реакцию. На большей поверхности яичника эпителиальные клетки имеют плоскую форму, а в отдельных участках, которые располагаются между фолликулами средней величины и желтым телом, они становятся цилиндрическими или кубическими. В яичники с функционально активным желтым телом почти весь эпителий плоский и хорошо сохранился. Ядра эпителиальных клеток крупные, овальной формы, гетерохроматин располагается внутри ядра в виде глыбок. Гликоген содержится только в некоторых клетках. Сравнительно небольшое количество рибонуклеопротеидов равномерно распределено в цитоплазме эпителиоцитов.

Под слоем покровного эпителия располагается тонкая белочная оболочка, которая состоит из нескольких слоев фибробластов и коллагеновых волокон. Ядра фибробластов волнистые с двумя-тремя изгибами, тонкие, расположены редко. Между фибробластами находится большое количество волокнистых образований, располагающихся послойно. При этом наружные и внутренние слои характеризуются поперечным направлением, а средний слой – продольное. Внутренний слой более толстый и плотный. В области мезовариума эти слои сливаются и переходят в брыжейку яичника. От внутреннего слоя коллагеновых волокон отходят хорошо выраженные тяжи в корковое вещество овариальной железы. Волокна пучков нежные, плотность расположения клеток здесь выше. Более тонкая оболочка располагается над фолликулами, над желтым телом она средней толщины, а наиболее толстая в местах отсутствия этих структур.

У коров тяжи коллагеновых волокон, отходящие от белочной оболочки, пересекаются, окружают фолликулы, желтые и атретические тела и образуют основу коркового вещества. Между тяжами располагается, богатая келочными элементами и содержащая аргирофильные, сетчатые волокна, ткань. Клетки коркового вещества

располагаются очень плотно друг к другу. Ядра светлые, продолговатые, несколько извитые, хроматин располагается по периферии кариоплазмы. Часто встречаются клетки с более округлыми ядрами, которые богаты ДНП с глыбчатой структурой и имеют слабо базофильную реакцию цитоплазмы. Коровое вещество содержит гистиоциты, тканевые базофилы и плазмоциты. В яичнике, имеющего желтое тело полового цикла, гликоген не обнаруживали, а в другом, парном яичнике полисахарид содержался в небольшом количестве. Рибонуклеопротеиды в цитоплазме фибробластов белочной оболочки мало, а вот в клетках коркового вещества их значительное количество, однако они неравномерно распределены по корковому слою. В фибробластах соединительной ткани рибонуклеопротеидов мало, а в интерстиции, особенно если много фолликулов, их уровень заметно повышается. В таких участках отмечали повышенное количество гликозаминогликанов.

Постепенно ткань переходит в мозговой слой, где волокна распределяются в виде сеточки. Соединительная ткань рыхлая, клеточные элементы располагаются очень редко. Ядра клеток светлые, овальные или округлые, с пылевидно расположенными дизоксорибонуклеопротеидов по периферии кариоплазмы. Находили умеренное количество гликогена.

Хорошо развиты сосуды мозгового слоя, имеющие мощную мышечную оболочку и сильную извитость. Четко выражена венозная система, так корковый слой хорошо васкуляризован и в его сосудах наблюдаются «подушечки» Эбнера. Склеротические процессы в стенке сосудов наблюдали только в остатках желтых тел прошлых половых циклов и полностью облитерированных фолликулах. Фиброз с последующим гиалинозом в таких участках, скорее всего, играет роль в исчезновении этих структур. В дальнейшем гиалинизированная соединительная ткань вероятнее всего рассасывается.

Примордиальные фолликулы в яичниках коров занимают большую часть, а первичные и вторичные фолликулы находятся в одинаковом соотношении. Количество атретических фолликулов увеличивается с увеличением диаметра пузырьков. Из примордиальных фолликулов коров всего 3% имеют признаки атрезии, 18% – из первичных и 30% – из вторичных. Наличие или отсутствие желтого тела не оказывает существенного влияния на соотношение фолликулярных типов. В яичниках коров с желтым телом отмечали повышение относительного количества примордиальных, а особенно – первичных

фолликулов с признаками атрезии.

У коров в лютеиновую фазу полового цикла небольшая соединяющая часть сети яичника. Она имеет слабую извилистость и небольшие септы. Эпителий не имеет строго определенной формы, и на базальной мембране клетки лежат беспорядочно одно- или многослойно. Цитоплазма клеток отростчатая, сетчатая, содержит гликоген в виде мелких гранул внутри клетки, ближе к апикальной поверхности размер гранул увеличивается до средних. Ядра клеток овальные, светлые, глыбки гетерохроматина расположены как по центру, так и по периферии кариоплазмы. Количество рибонуклеопротеидов в цитоплазме эпителиальных клеток небольшое. Цитоплазма эпителиоцитов довольно интенсивно окрашивается Суданом черным В. Рядом находятся каналы внутрияичниковой части сети, которые напоминают первичные фолликулы.

Циклическое желтое тело (ЦЖТ) достигает своего максимального расцвета на 10-12 сутки полового цикла. ЦЖТ покрыто соединительнотканной капсулой, от которой по направлению к центру располагаются тонкие прослойки, содержащие лимфатические и кровеносные сосуды. В середине желтого тела находится «сердцевина» или «ядро», которое формируется из соединительнотканых волокон. Нередко в середине ЦЖТ мы обнаруживали полость диаметром до 1 сантиметра. В полости находится мутная тягучая жидкость, содержащая слущенный эпителий и клетки крови. Сама полость выстлана плоским эпителием и окружена волокнами соединительной ткани. Между прослойками соединительной ткани располагаются паренхима желтого тела. Эта паренхима представлена крупными лютеиновыми клетками, имеющими диаметр 23,7 мкм (19,9-27,5 мкм). Лютеиновые клетки имеют зернистую цитоплазму и светлое округлое, расположенное по центру, ядро. В центре ядра располагается ядрышко, по периферии – гетерофроматин. Иногда встречаются крупные лютеоциты с вакуолизированной цитоплазмой, в них наблюдаются липиды.

Клеточный состав в различных участках ЦЖТ на протяжении всего полового цикла отличается. По периферии, как правило, преобладают мелкие лютеоциты, а вот ближе к центру – более крупные. В начале инволюции желтого тела деструктивные изменения обнаруживаются в более крупных лютеиновых клетках. Они характеризуются признаками белково-жировой дистрофии, развитием апоптоза, пикнозом ядра. Участки, где прежде располагались крупные лютеиновые клетки, заполняются клетками соединительной ткани. При

этом мелкие лютеоциты сохраняются длительное время без видимых изменений.

В первые три дня после овуляции на одном из яичников обнаруживают разорвавшийся фолликул (величина около двух сантиметров), в его полости наблюдается рыхлый красный сгусток крови. При этом, в яичниках находят 1-2 крупных (диаметр до 1 см) фолликула с утолщенной стенкой и густой жидкостью внутри, а в одном из яичников можно обнаружить желтое тело в состоянии поздней регрессии. Это желтое тело не выступает над поверхностью яичника, снаружи имеет беловатый оттенок, кровеносные сосуды не видны. На разрезе желтое тело имеет темно-желтый цвет, сухую консистенцию и хорошо выраженные соединительнотканые трабекулы.

Формирование желтого тела происходит в течение пяти дней, после чего оно начинает секретировать прогестерон.

На четвертые-шестые сутки цикла находят крупное желтое тело в одном из яичников, имеющего светло-красный или светло-желтый цвет с рыхлой верхушкой, который грибовидно возвышается над поверхностью яичника. Характерная дольчатость желтого тела на разрезе не проявляется. Также обнаруживают один-два крупных фолликула (диаметр 0,8-1,2 см).

На седьмые-девятые сутки полового цикла наблюдается развивающееся желтое тело плотной консистенции, с бугристой верхушкой. Лютеиновая ткань на разрезе дольчатая, серо-желтого цвета. Крупных фолликулов диаметром до 1 см не обнаруживаются, встречались только мелкие и средние фолликулы.

На десятые-двенадцатые сутки полового цикла наблюдается максимально развитое желтое тело, имеющее плотную консистенцию и выраженную сеть кровеносных сосудов на поверхности, которая не доходит до верхушки желтого тела. На разрезе лютеиновая ткань имеет хорошо выраженную дольчатость и ярко-желтый цвет. Иногда обнаруживают фолликулы диаметром около 1 см.

Все поверхность желтого тела на тринадцатые-пятнадцатые цикла очень хорошо васкуляризирована, сосудистая сеть достигает верхушки. За счет кровенаполнения сосудов желтое тело с поверхности иногда имело цианотичный оттенок, а на разрезе имело ярко-желтый цвет. В центре наблюдается небольшая, заполненная жидкостью, полость. Это в результате наступления регрессии желтого тела проявляются дистрофические процессы. На яичниках иногда обнаруживались крупные фолликулы диаметром около 1 см.

Функционирование желтого тела продолжается до 16-18 дня цикла. Если не произошло оплодотворение, то с 16-18 дня желтое тело начинает рассасываться. Желтое тело немного уменьшается в размерах и становится плотным, а при надавливании сравнительно легко отделяется от ткани яичника. На его месте остается рубец соединительной ткани (белое тело), постепенно также подвергающийся рассасыванию за последующие два-три половых цикла. Поверхностные сосуды у основания желтого тела переполнены застойной кровью, с цианотичным оттенком, а на верхушке желтого тела сосуды не просматриваются. Ткань на разрезе плотная, суховатая, ярко-желтого цвета, имеет слабовыраженную дольчатость, нередко обнаруживается, заполненная желтой жидкостью, полость. В лютеиновую фазу цикла в яичнике одновременно с наличием желтого тела в состоянии инвазии происходит рост фолликулов. Как правило, на поверхности яичников имеется один-два фолликула диаметром более 1 см.

Фолликулы яичников развиваются группами и волнообразно. У крупного рогатого скота, как правило, отмечаются три волны, но может быть две или четыре волны фолликулярного роста, примерно с семидневными интервалами. При этом каждая волна роста фолликулов содержит один большой «доминантный» фолликул (от 10 до 13 мм в диаметре) и 6-7 меньших (до 5 мм). Доминантный фолликул перед овуляцией увеличивается до 20 мм. Овулируют только доминантные фолликулы третьей волны (на 16-18 день цикла), а первой (на 2 день) и второй (на 8-10 день) волн подвергаются атрезии. Количество волн определяет продолжительность полового цикла после отела (от 18 до 24 дней). При двух волнах роста фолликулов продолжительность полового цикла короткая (18-20 дней), а при трех-четырех волнах, как правило, более продолжительная (21-24 дня).

Желтое тело на девятнадцатые – двадцать первые сутки полового цикла не часто выступает над поверхностью яичника. Оно характеризуется хорошо выраженными кровеносными сосудами и белесым оттенком. Оставшаяся лютеиновая ткань на разрезе темно-желтого цвета, сухой консистенции. В парном яичнике часто только один флюктуирующий фолликул.

В период инволюции желтого тела в яичнике происходит последняя волна роста фолликулов и лютеиновая фаза переходит в фолликулярную.

Фолликулярная фаза продолжается три-четыре дня. Начинается она с постоянного нарастания комплекса пролиферативных процес-

сов в половых органах под воздействием гормона эстрогена, развивающихся фолликулов и клинически проявляется течкой.

Вначале из половых путей выделяется немного жидкой полупрозрачной слизи, ближе к охоте она приобретает вид стекловидно-прозрачного тяжа. Выделение слизи, обладающей бактерицидными свойствами, способствует очищению половых путей и обеспечивает их резистентность к инфицированию во время осеменения, а также подготавливает половые пути для продвижения сперматозоидов. Выделение слизи наблюдается, в среднем, в течение 24 часов (от 6 до 50 часов).

В это время изменяется и поведение животного, они начинают усиленно искать контакты с другими животными. В течение двух дней до проявления рефлекса неподвижности в организме самки происходит увеличение уровня тестостерона (мужского полового гормона), пик которого наблюдается за 12-24 часа до рефлекса неподвижности. Поэтому в это время телки и коровы проявляют признаки мужского поведения: становятся беспокойными, нервными, агрессивными настроенными, беспрестанно передвигаются, совершают напрыгивания на других животных, но не допускают напрыгивания на себя. Слизистые оболочки вульвы в этот период краснеют и слегка отекают.

Эндометрий в различные фазы полового цикла имеет цитологические особенности, изучение которых проводилось на морфологическом и электронно-микроскопическом уровне. В результате исследований были получены следующие результаты. Эндометрий состоит из покровного и железистого эпителия, расположенного на собственной пластинке, состоящей из клеток соединительной и гладкомышечной ткани.

Эпителиальная выстилка представлена высокими призматическими однослойными клетками. Покровный эпителий выполняет очень большую секреторную и защитную функцию, а также обладает высокой способностью к регенерации.

Секреторную функцию выполняют не только клетки покровного эпителия, но и эпителий маточных желез. Протоки маточных желез извилистые, могут быть очень узкими или расширенными, плотность их расположения довольно высокая. Стенки маточных желез выстланы высоким призматическим эпителием, однако по высоте они ниже клеток покровного эпителия. Отчетливо наблюдается извилистость маточных желез. В строме эндометрия очень высокая плотность рас-

положения кровеносных сосудов, при этом все сосуды расширены и кровенаполнены.

Ультраструктурный анализ показал, что эпителиоциты матки коров представлены двумя типами клеток: секреторными и мерцательными. Оба этих типа клеток характеризовались неодинаковой синтетической и экзокринной активностью, структурно отличались друг от друга. Секреторные клетки эпителиоцитов образуют между собой межклеточные контакты, называемые зубчатыми или «замок». Между секреторными и мерцательными клетками образуются межклеточные контакты по типу «десмосома». Клетки мерцательного эпителия образуют между собой простой межклеточный контакт (рис. 28).

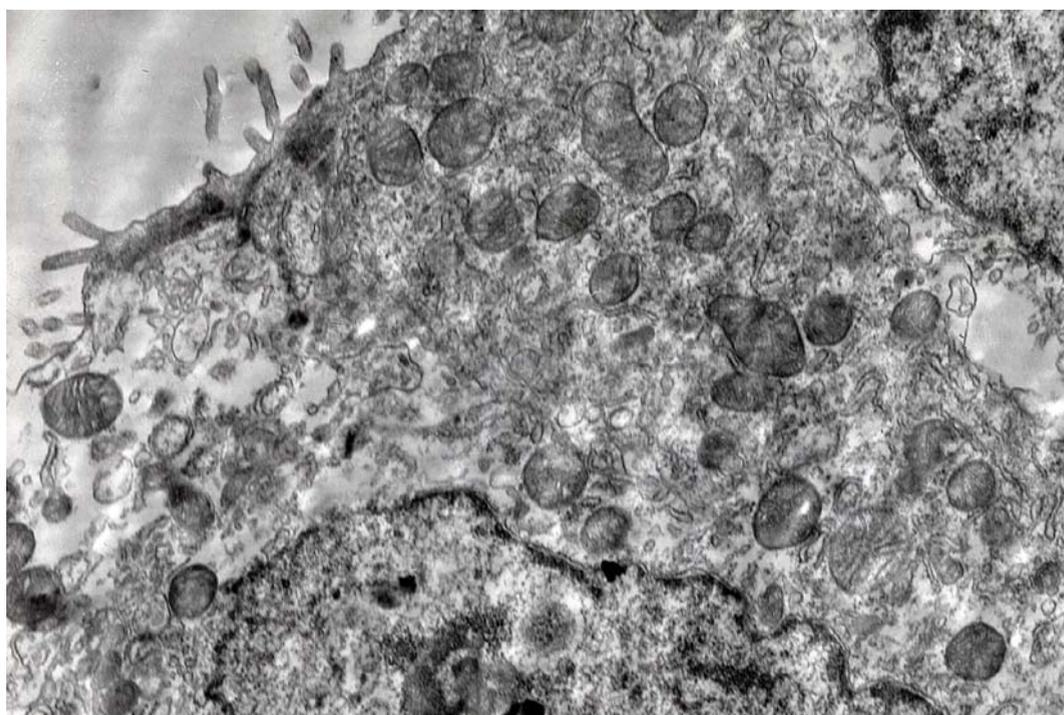


Рис. 28. Эндометрий коровы в фолликулярную фазу полового цикла.

Секреторные эпителиоциты имеют четко выраженные ядра и цитоплазму, богатую органеллами и включениями.

Электроннограмма. Ув. $\times 14000$

С помощью ультраструктурного анализа эпителиоцитов матки коров в фолликулярную фазу полового цикла установили, что секреторные клетки характеризуется признаками высокой синтетической и экзокринной активности.

Ядро клетки светлое, овальной формы, края неровные, имеют небольшие впадины и выступы. Ядерная оболочка отчетливая, с хо-

рошо выраженной трехслойностью. Ядерные поры, с помощью которых осуществляется транспорт водорастворимых веществ, в т.ч. молекул РНК между ядром и цитоплазмой, обнаруживаются в умеренном количестве. Внутри ядра находится хроматин в диффузном состоянии, но конденсируется по внутренней стороне ядерной оболочки в виде небольших скоплений и отдельных глыбок, что свидетельствует об активно протекающих синтетических процессах, в т.ч. повышенном синтезе нуклеопротеидов. Ближе к центру располагается ретикулярное ядрышко.

Цитоплазма содержит большое количество органелл, представленных свободными рибосомами, гранулярной и гладкой эндоплазматической сетью, комплексом Гольджи, центриолями, окаймленными пузырьками, лизосомами (рис. 29).

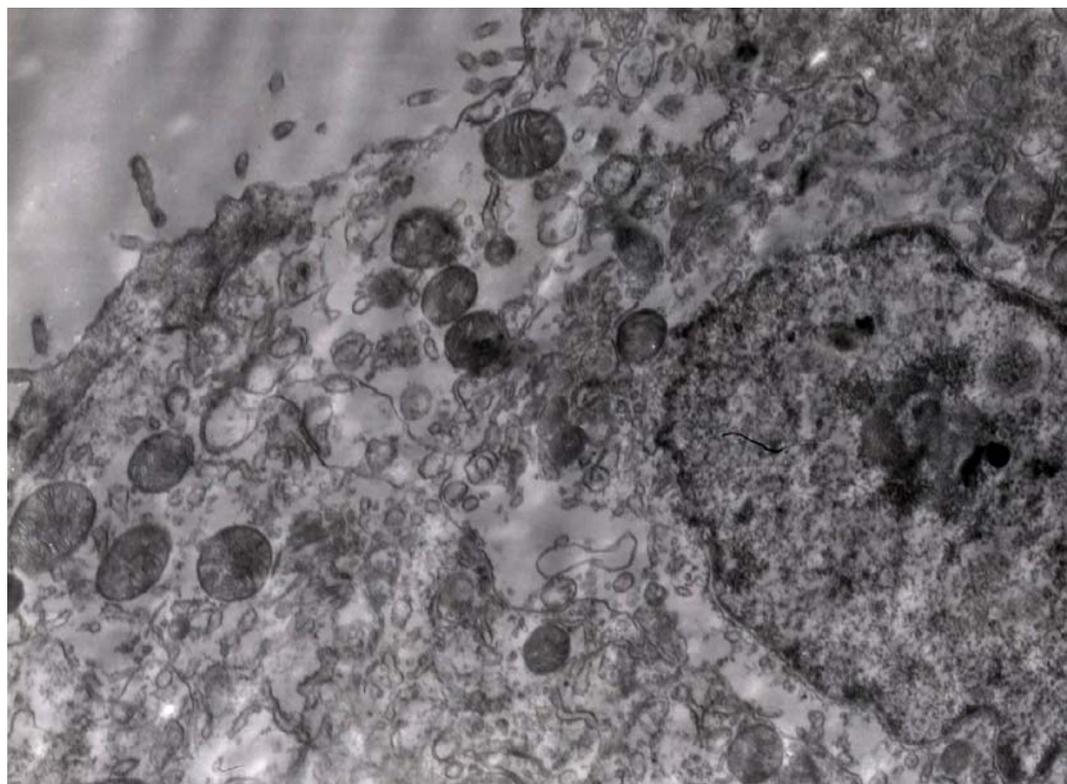


Рис. 29. Эндометрий коровы в фолликулярную фазу полового цикла. Апикальная часть секреторных эпителиоцитов имеет ворсинки. Органеллы располагаются плотнее ближе к поверхности. Электроннограмма. Ув. $\times 14000$

Рядом с ядром находится гранулярная эндоплазматическая сеть, которая содержит на своей наружной поверхности множество рибосом (рис. 30). Здесь происходит синтез белков для плазматической

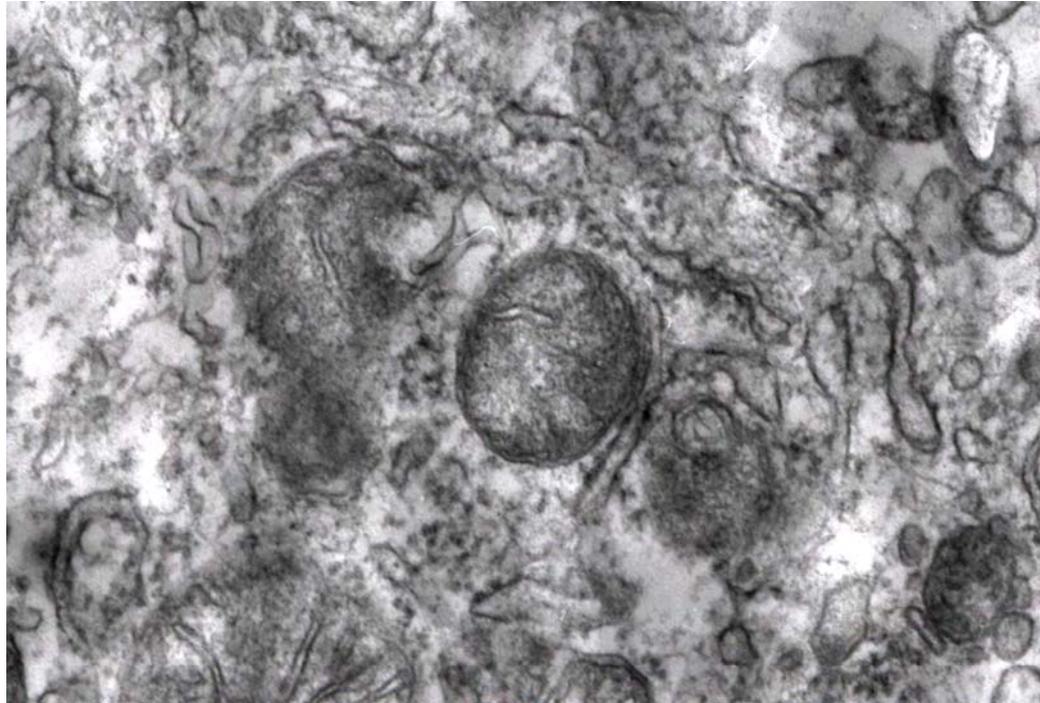


Рис. 30. Эндометрий коровы в фолликулярную фазу полового цикла. Строма секреторных эпителиоцитов. Гладкая и шероховатая эндоплазматическая сеть и митохондрии хорошо выражены. Электроннограмма. Ув. $\times 14000$

мембраны, лизосом, а также синтез белков на экспорт для экзоцитоза. В отличие от шероховатой на мембранах гладкой эндоплазматической сети нет рибосом. Объем гладкой эндоплазматической сети небольшой (8-10%) и локализуется главным образом в апикальной, верхней части клетки, вблизи участвуя в синтезе липидов и некоторых внутриклеточных полисахаридов. Ближе к периферии клетки гранулярная и гладкая эндоплазматическая сеть имеет расширенные профили, что свидетельствует об активных синтетических процессах.

Аппарат Гольджи располагается около ядра и имеет несколько расширенных профилей, что свидетельствует об интенсивно происходящих процессах синтеза полисахаридов и выделения готовых секретов за пределы клетки. Кроме того, аппарат Гольджи является источником лизосом, которые в данной стадии возбуждения полового цикла достаточно активны, осуществляя переваривание материала, расщепление белков, полисахаридов и липидов.

Митохондрии располагаются разрозненно, однако можно наблюдать их концентрацию по периферии, ближе к апикальной части клетки.

Митохондрии различаются по своей структуре; одни из них

электронно-плотные, с ярко выраженными параллельными кристами, другие – набухшие, светлые, с менее выраженными непараллельными кристами в виде лучей, отходящих от середины. Относительный объем митохондрий в секреторных клетках составляет 20-23%. Наблюдаемая картина свидетельствует об их неодинаковом морфофункциональном состоянии. В цитоплазме наблюдается небольшие островки просветления, расположенные чаще всего ближе к апикальному краю и вокруг крупных митохондрий.

На апикальной поверхности секреторных клеток расположено большое количество микроворсинок. Микроворсинки представляют собой короткие выросты плазматической мембраны длиной 0,5-1,3 мкм и диаметром 0,05-0,16 мкм. В большинстве случаев они прямые, иногда имеют извитую форму, но всегда ориентированы в радиальном направлении и характеризуются относительно равномерной плотностью распределения.

Кроме секреторных эндометриев содержит большое количество мерцательных клеток, характеризующихся наличием плотных расположенных ресничек. Эти реснички перемещают слизь с инородными частицами и остатками отмерших клеток и создают ток жидкости около клеточной поверхности. При этом реснички направляют ток жидкости к шейке матки. Реснички имеют цилиндрическую форму, они гораздо длиннее микроворсинок (до 5-8 мкм), почти вдвое толще (диаметром 0,1-0,2 мкм) и сгруппированы в пучки из 35-50 образований. В отличие от микроворсинок реснички одного пучка расположены практически параллельно друг другу и волнообразно изогнуты.

Мерцательные клетки характеризуется довольно однообразной структурой и содержат мелкие удлиненные митохондрии, рибосомы, субнуклеарно расположенный пластинчатый комплекс, лизосомы.

По данным Е. Schueller (1968), О.В. Волковой (1983), отсутствует строгое разграничение эпителия на два вида клеток. Мерцательные клетки могут проявлять способность к секреции. При этом изменяются их гистохимические и ультраструктурные характеристики. Вариации в количестве в количестве обусловлены изменением гормонального фона в организме. Возрастание числа мерцательных клеток наблюдается при повышении уровня эстрогенов, а при повышении уровня прогестерона и соответственно уменьшения эстрогенов отмечается обратный эффект.

Микрорельеф эпителиальной выстилки полости матки, характерный для преимущественно эстрогенного влияния, существенно

меняет свой вид с наступлением лютеиновой фазы полового цикла. В этот период для слизистой оболочки матки характерно наличие широких уплощенных складок, на вершине которых открываются многочисленные железы. В большинстве случаев эпителиоциты формируют плотный монослой с почти не различимыми клеточными границами, лишь в валике, окружающем устья протоков желез, отчетливо выделяются приподнятые клетки с четким контуром. На апикальной поверхности эпителиоцитов в этот период микроворсинки и реснички отсутствуют. Основными в рельефе апикальной поверхности эпителиоцитов являются сферические (0,2-0,3 мкм в диаметре) выпуклости и хорошо выраженные инвагинации, окруженные валиком с глубоким центральным вдавлением. Для лютеиновой фазы полового цикла весьма характерно и наличие на апикальной поверхности эпителия слизи, которая либо сконцентрирована в виде глобул диаметром 2-5 мкм, либо равномерно покрывает поверхность клеток.

Эти гормонозависимые изменения рельефа эпителиальной поверхности имеют глубокий физиологический смысл – наличие микроворсинок и ресничек не только определяет направление тока жидкости в полости репродуктивного тракта и ориентацию сперматозоидов, но и предупреждает адгезию сперматозоидов на стенках матки и позволяет им беспрепятственно мигрировать в яйцепроводе для встречи с яйцеклеткой. Соответствующий состав жидкости и наличие у клетки поверхностного отрицательного заряда, поддерживаемого определенным уровнем метаболизма и генерацией трансмембранного потенциала, служит, очевидно, той же цели – держать в отдалении от стенок репродуктивного тракта сперматозоиды и обеспечивать их продвижение к яйцеклетке.

В лютеиновой фазе полового цикла для nidации оплодотворенной яйцеклетки необходима соответствующая подготовка поверхности эпителиоцитов, в частности, секреторная трансформация эндометрия и устранение микроворсинок, обеспечивающих отрицательный заряд клеточной мембраны. Показано, что редукция отрицательного заряда апикальной мембраны эпителиоцитов эндометрия имеет непосредственное отношение к успешной имплантации яйцеклетки.

При смене гормонального фона – снижении содержания эстрогенов и повышении уровня прогестерона соответственно меняется и специализированная функция эндометрия. Сущность этих изменений теперь заключается в создании оптимальных условий для полноценной имплантации яйцеклетки, а именно – редукции микроворсинок и

разрыхлении эпителиального слоя.

В лютеиновую фазу желтое тело полового цикла начинает утрачивать функциональную активность и это приводит к ряду изменений в продуцировании гормонов и к исчезновению пролиферативных секреторных изменений в эндометрии, характерных для стадии возбуждения.

Клетки слизистой оболочки во время лютеиновой фазы полового цикла невысокие, их высота составляет 19,8 мкм. Покровный эпителий переходит в железистый и формирует устья желез. Клетки маточных желез превосходят клетки покровного эпителия по высоте, особенно в апикальной части стромы матки. При постепенном углублении в строму эндометрия высота железистого эпителия становится более низким. Апикальная поверхность клеток эпителия матки имеет четкие выраженные границы.

Узость и плотность расположения протоков маточных желез невысокая, по сравнению с фолликулярной фазой, что обусловлено низким содержанием эстрогенов. При этом высоким остается плотность расположения кровеносных сосудов, хотя они менее расширены и кровенаполнены. Величина кровеносных сосудов по мере углубления в строму эндометрия увеличивается, при этом они становятся более извилистыми, поэтому создается впечатление, что сосуды лежат небольшими группами.

Таким образом, цитофизиологические особенности эпителия матки имеют ярко выраженный гормонозависимый характер и зависят от фазы полового цикла.

Ультраструктурный анализ также показал существенные различия эпителиоцитов матки в различные фазы полового цикла.

Два типа клеток эпителиоцитов матки коров (секреторные и мерцательные) в лютеиновую фазу полового цикла не обладают такой же высокой синтетической и экзокринной активностью, как во время фолликулярной фазы. Также, они имеют существенные ультраструктурные отличия между собой, что говорит о различном морфофункциональном состоянии.

Секреторные клетки эпителиоцитов образуют между собой межклеточные контакты, называемые зубчатыми или «замок». Между секреторными и мерцательными клетками образуются межклеточные контакты собственно десмосома. Клетки мерцательного эпителия образуют между собой простой межклеточный контакт.

Некоторые эпителиоциты имеют меньшую электронную плот-

ность цитоплазмы, при этом светлыми тонами отличаются не только цитоплазма, но и ядра клетки. Кроме того, имеются клетки, ядра которых очень темные, в то время как цитоплазма клетки светлая.

Ядра клетки имеют различия, одни из них крупные, овальной формы, края почти ровные, другие – средней и малой величины, овальной формы с неровными краями, цитоплазматическая мембрана которых образует глубокие впадины и выступы. Ядерная оболочка нечеткая, трехслойность визуально не выражена. Ядерный хроматин в основном находится в диффузном состоянии, но имеются большие участки его концентрации по внутренней стороне ядерной оболочки и внутри ядра. При этом, в одних ядрах конденсированного хроматина больше, в других его наоборот меньше. Ретикулярное ядрышко располагается ближе к центру, размеры варьируют от больших, четко выраженных до едва различимых.

Некоторые клетки имеют крупные ядра и располагаются очень тесно друг к другу, при этом цитоплазма имеет малый объем. Другие клетки характеризуются нечеткими размытыми границами органелл, что свидетельствует о начале альтерации митохондрий, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи.

В секреторных эпителиоцитах хорошо выражены локальные скопления эндоплазматической сети, которая имеет вид узких каналов, расширенных цистерн, а также вытянутых мешков. При этом, объем гранулярной эндоплазматической сети больше чем гладкой.

Митохондрии располагаются в основном разрозненно, но иногда могут наблюдаться в виде небольших групп по 3-4 органеллы. Они имеют низкую электронную плотность, кристы не четкие. Относительный объем митохондрий в клетках составляет 22% (рис. 31).

Довольно часто встречаются гибнущие клетки. При этом в клетках можно наблюдать набухшие митохондрии, у которых отсутствуют кристы, но присутствуют включения внутри этих органелл.

Количество мерцательных клеток в лютеиновую фазу полового цикла значительно меньше, чем в фолликулярную фазу.

Среди соединительнотканых клетках эндометрия содержится большое количество макрофагов, лимфоцитов, тучных клеток, коллагеновых волокон и других клеток.

Макрофаги выполняют защитную функцию, являются секреторной клеткой; участвуют в обменных процессах и в фагоцитировании апоптотных телец, продуцируют ряд факторов, влияющих на иммунитет, метаболизм и регулирующих деятельность других клеток.

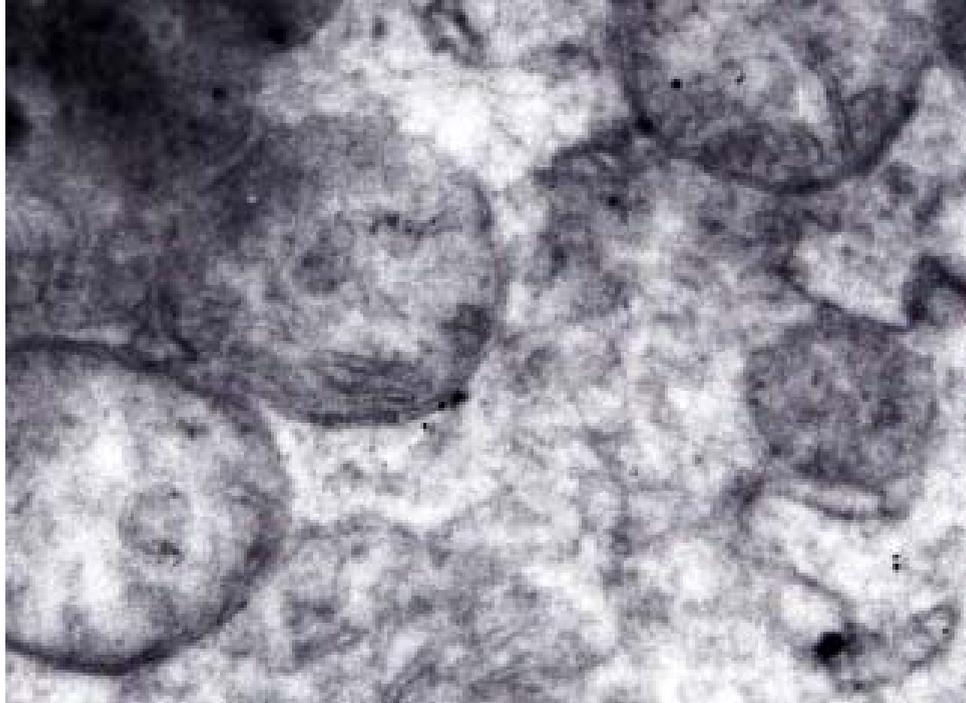


Рис. 31. Эндометрий коровы в лютеиновую фазу полового цикла. Секреторный эпителиоцит. Митохондрии выглядят набухшими, кристы выражены очень слабо. Электроннограмма. Ув. $\times 14000$

Макрофаги имеют разнообразную форму, но в основном характеризуются округлой формой, мембрана четко очерчена, но имеет неровные края, за счет многочисленных выступов и впадин. Величина клеток также варьирует от небольших до крупных размеров. Располагаются макрофаги одиночно. Ядро небольшое, чаще всего овальное или почковидное, содержит много глыбок гетерохроматина, в связи с чем оно более темное. В цитоплазме видны многочисленные вакуоли, свободных рибосом и полисом, а также лизосом. Гранулярная сеть почти не развита. В зрелых, активных макрофагах хорошо развиты митохондрии и аппарат Гольджи.

Тучные клетки имеют овальную форму. Ядро занимает небольшой объем цитоплазмы (примерно 30-34%), имеет угловатую форму. Отчетливый полиморфизм тучных клеток выражается в вариабельности количества, формы, размеров гранул, что отражает различную степень зрелости или функционального состояния клеток. У гранулированных тучных клеток гранулы занимают большой объем цитоплазмы.

Количество мерцательных клеток незначительное, меньше чем в период фолликулярной фазы, что обусловлено снижением уровня эстрогенов и высоким уровнем прогестеронов (рис. 32). Мерцательные

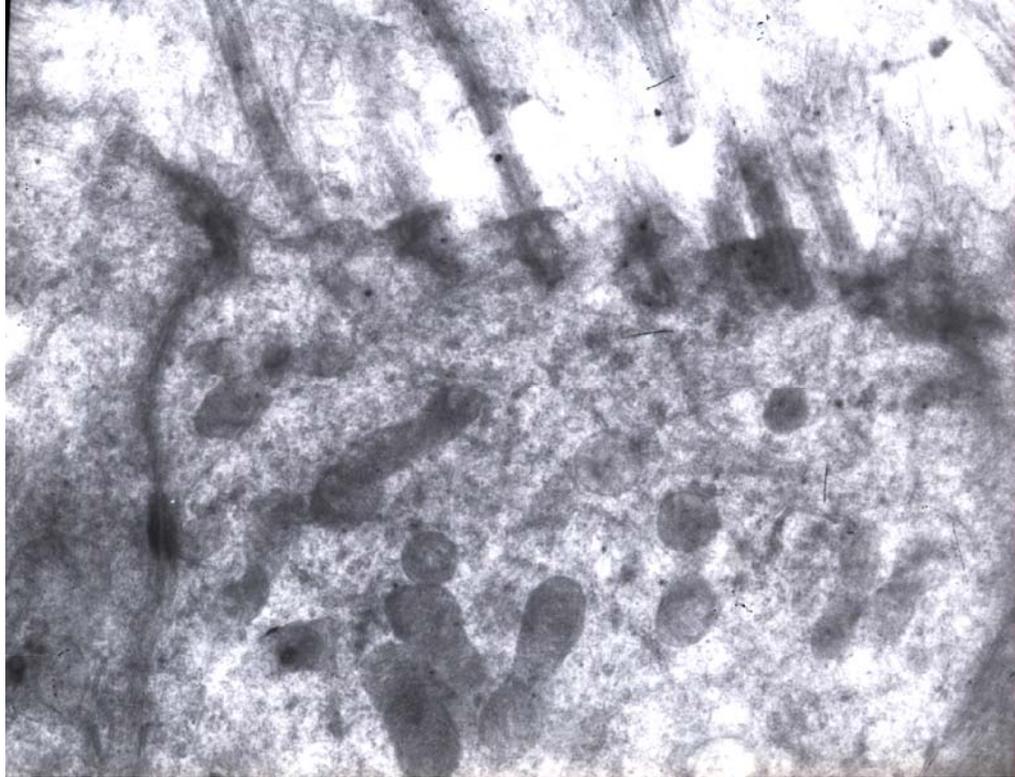


Рис. 32. Эндометрий матки крупного рогатого скота в лютеиновую фазу полового цикла Мерцательные клетки покровного эпителия.
Электроннограмма. Ув. $\times 14000$

клетки располагаются одиночно или скоплениями. Цитоплазматические органеллы, прежде всего, митохондрии располагаются ближе к апикальной части клеток. Митохондрии имеют гантелеобразную форму и сравнительно небольшие размеры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сведения литературы по морфогенезу матки коров в утробный период немногочисленны и противоречивы. Спорные вопросы сводятся к следующим аспектам: до сих пор нет полного представления не только об эпителиальной выстилке матки в течение всего периода плодного развития, но также в различные периоды полового цикла.

По нашим данным зачатки гонад появляются на 20-34 сутки пренатального онтогенеза. На 34-45 сутки регрессирующие канальцы, мезонефротические и парамезонефротические протоки составляют первичную почку. Осуществляется формирование всех основных структур яичника и завершается процесс дивергентной дифференциации пола. При дивергентной дифференциации пола в сторону яичников появляются парамезонефротические (мюллеровы) протоки, из которых образуются яйцепроводы, матка и влагалище. Анатомическое формирование половых органов заканчивается к 60 суткам, а гистологическая дифференцировка продолжается в последующие стадии онтогенеза.

Во время позднего этапа развития в яичнике происходит формирование фолликулов к 3-месячному возрасту. Интенсивный фолликулогенез сопровождается выраженными перестройками стромы яичника. С возрастом фолликулы развиваются и подвергаются атрезии.

Разграничение стенки матки на оболочки (слизистую, мышечную и серозную) у плодов можно проанализировать с 4-месяцев. Эпителий эндометрия матки однослойный, многорядный, призматический.

Впервые нами получены данные сканирующей микроскопии, которые позволили проанализировать апикальную часть клеток поверхностного эпителия матки. На поверхности покровного эпителия видны апикальные поверхности секреторных клеток, покрытых микроворсинками. Отчетливо видны границы клеток. А к 9-месячному возрасту поверхность имеет широкие и глубокие вдавливания, поэтому выглядит более рельефной. Апикальные поверхности клеток эпителия очень сильно выступают в просвет матки. Границы между эпителиоцитами четко выражены.

В 3 месячном возрасте выявляются мелкие капилляры, в дальнейшем появляются более крупные (артериолы и вены) кровеносные сосуды. Нервная система представлена единым нервным сплетением пучков безмиелиновых нервных волокон, состоящих из осевых

цилиндров и шванновских клеток. В дальнейшем характеризуется выраженными окологанглиями, маточно-влагалищного и яичникового сплетений, миелиновыми и безмиелиновыми нервными волокнами. На позднем этапе внутриутробного развития ганглиозные структуры половой системы развиваются асинхронно. Нервные волокна вырастают по ходу сосудов и формируют терминальные сплетения.

К девятимесячному возрасту внутриутробного развития дифференциация клеток, как правило, завершена. После рождения характер эпителиального покрова значительно не изменяется.

Железы эндометрия матки коров начинают закладываться в конце 4 – начале 5 месяца пренатального онтогенеза путем небольших впячиваний эпителия эндометрия в строму. Карункулы закладываются на 4-м месяце в виде небольших возвышений эндометрия.

Лютеиновая фаза (фаза желтого тела) начинается после овуляции. Циклическое желтое тело (ЦЖТ) достигает максимального расцвета на 10 – 12 сутки полового цикла. Впервые три дня после овуляции на одном из яичников обнаруживают разорвавшийся фолликул (около 2 см), в полости – рыхлый красный сгусток крови и 1-2 крупных (до 1 см) фолликула с утолщенной стенкой и густой жидкостью внутри, а в одном из яичников можно обнаружить желтое тело в состоянии поздней регрессии.

Формирование желтого тела происходит в течение пяти дней, после чего оно начинает секретировать прогестерон. На четвертые-шестые сутки цикла находят крупное желтое тело в одном из яичников, грибовидно возвышающееся над поверхностью яичника. Одновременно обнаруживают один-два крупных фолликула (диаметр 0,8-1,2 см). На седьмые-девятые сутки желтое тело плотной консистенции, с бугристой верхушкой, с мелкими и средними фолликулами.

Максимальное развитие желтого тела наблюдается на десяти-двенадцатые сутки. На тринадцатые-пятнадцатые цикла в центре желтого тела наблюдается небольшая, заполненная жидкостью, полость. Функционирование желтого тела продолжается до 16-18 дня цикла. Если не произошло оплодотворение, то с 16-18 дня желтое тело начинает рассасываться. Желтое тело на девятнадцатые – двадцать первые сутки в парном яичнике часто только один флюктуирующий фолликул.

В период инволюции желтого тела в яичнике происходит последняя волна роста фолликулов и лютеиновая фаза переходит в фол-

ликулярную, продолжающуюся три-четыре дня. Начинается она с постоянного нарастания комплекса пролиферативных процессов в половых органах под воздействием гормона эстрогена, развивающихся фолликулов, клинически проявляется течкой.

Эндометрий в различные фазы полового цикла имеет цитофизиологические особенности, изучение которых проводилось на морфологическом и электронно-микроскопическом уровне.

Два типа клеток эпителиоцитов матки коров (секреторные и мерцательные) в лютеиновую фазу полового цикла не обладают такой же высокой синтетической и экзокринной активностью, как во время фолликулярной фазы. Кроме того, они имеют существенные ультраструктурные отличия между собой, что говорит об их различном морфофункциональном состоянии.

В фолликулярную фазу полового цикла секреторные клетки характеризуется признаками высокой синтетической и экзокринной активности, а мерцательные клетки характеризовались плотно расположенными ресничками. Эти реснички перемещают слизь с инородными частицами и остатками отмерших клеток и создают ток жидкости около клеточной поверхности. При этом реснички направляют ток жидкости к шейке матки. Мерцательные клетки характеризуется довольно однообразной структурой и содержат мелкие удлиненные митохондрии, рибосомы, субнуклеарно расположенный пластинчатый комплекс, лизосомы.

Микрорельеф эпителиальной выстилки полости матки, характерный для преимущественно эстрогенного влияния, существенно меняет свой вид с наступлением лютеиновой фазы полового цикла. В этот период для слизистой оболочки матки характерно наличие широких уплощенных складок, на вершине которых открываются многочисленные железы. В большинстве случаев эпителиоциты формируют плотный монослой с почти не различимыми клеточными границами, лишь в валике, окружающем устья протоков желез, отчетливо выделяются приподнятые клетки с четким контуром. На апикальной поверхности эпителиоцитов в этот период микроворсинки и реснички отсутствуют. Для лютеиновой фазы полового цикла весьма характерно и наличие на апикальной поверхности эпителия слизи, либо в виде глобул диаметром 2-5 мкм, либо равномерно покрывает поверхность клеток.

Эти гормонозависимые изменения рельефа эпителиальной поверхности имеют глубокий физиологический смысл – наличие мик-

роворсинок и ресничек не только определяет направление тока жидкости в полости репродуктивного тракта и ориентацию сперматозоидов, но и предупреждает адгезию сперматозоидов на стенках матки и позволяет им беспрепятственно мигрировать в яйцепроводе для встречи с яйцеклеткой. Соответствующий состав жидкости и наличие у клетки поверхностного отрицательного заряда, поддерживаемого определенным уровнем метаболизма и генерацией трансмембранного потенциала, служит, очевидно, той же цели – держать в отдалении от стенок репродуктивного тракта сперматозоиды и обеспечивать их продвижение к яйцеклетке.

В лютеиновой фазе полового цикла для nidации оплодотворенной яйцеклетки необходима соответствующая подготовка поверхности эпителиоцитов, в частности, секреторная трансформация эндометрия и устранение микроворсинок, обеспечивающих отрицательный заряд клеточной мембраны. Показано, что редукция отрицательного заряда апикальной мембраны эпителиоцитов эндометрия имеет непосредственное отношение к успешной имплантации яйцеклетки.

Таким образом, полученные данные помогут понять процессы, протекающие в органах размножения крупного рогатого скота и решать проблему наиболее плодотворного использования коров и телок, способствуя тем самым наиболее продуктивному воспроизводству стада.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Акаевский, А.И. Анатомия домашних животных / А.И. Акаевский, Ю.Ф. Юдичев и др. – М., 1984. – 543 с.
2. Александровская, О.В. Цитология, гистология и эмбриология / О.В. Александровская, Т.Н. Радостина, Н.А. Козлов. – М., 1987. – 448 с.
3. Аршавский, И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития / И.А. Аршавский. – М., 1982. – 270 с.
4. Баженова, Н.Б. Развитие эндометрия у крупного рогатого скота в плодный и ранний постнатальный периоды: дис. ... канд. вет. наук / Н.Б. Баженова. – Л., 1978. 185 с.
5. Баймишев, Х.Б. Морфофункциональный адаптогенез половых органов телок в зависимости от степени локомоции в постнатальном онтогенезе: автореферат дисс. д-ра биол. наук. – Самара, 2000. – 37 с.
6. Белобороденко, М.А. Сравнительные морфофункциональные данные состояния репродуктивного аппарата коров, находящихся в различных условиях / М.А. Белобороденко // Сб. матер. конф. молодых ученых – Тюмень: Изд-во ТГСХА, 2003. – Ч. 2. – С. 5-6.
7. Бирих, В.К. Возрастная морфология крупного рогатого скота / В.К. Бирих. – Пермь, 1972. – 250 с.
8. Боголюбский, С.Н. Эмбриология сельскохозяйственных животных / С.Н. Боголюбский. – М.: Колос, 1968. – 255 с.
9. Васильев, Ю.Г. Цитология. Гистология. Эмбриология: учебник / Ю.Г. Васильев, Е.И. Трошин, В.В. Яглов. – СПб.: Лань, 2009. – 576 с.
10. Визнер, Э. Кормление и плодовитость сельскохозяйственных животных / Э. Визнер. – М.: Колос, 1976. – 158 с.
11. Грызлов, В.П. Особенности строения и кровообращения яичников и матки коров в функциональном и сравнительно-анатомическом освещении: автореферат дис. д-ра вет. наук / В.П. Грызлов. – Оренбург, 1979. – 32 с.
12. Дериглазова, Н.А. Некоторые гистоморфологические и гистохимические показатели полового тракта самок крупного рогатого скота в плодный и постнатальный периоды развития: дис. ... канд. биол. наук / Н.А. Дериглазова. – Улан-Удэ, 1971. – 153 с.
13. Добрынина, И.В. Онтогенез и критические фазы развития человека и животных / И.В. Добрынина, Л.П. Тельцов, Т.А. Романова,

- Е.О. Михайловская, А.Г. Красовская, И.Г. Музыка, А.И. Шадрина // Известия Оренбургского гос. агр. ун-та. – 2008. – № 4(20). – С. 73-75.
14. Дыбан, А.П. Раннее развитие млекопитающих / А.П. Дыбан. – Л., 1988. – 228 с.
15. Еремин, С.П. Функциональная морфология яичников у коров в онтогенезе, процессе развития послеродовой патологии, ее диагностика, профилактика и терапия: автореферат дис. ... д-ра вет. наук: 16.00.07, 16.00.02 / С.П. Еремин. – Санкт-Петербург, 2004. – 36 с.
16. Зыкин, Н.А. Внутриутробное развитие крупного рогатого скота черно-пестрой породы / Н.А. Зыкин // Профилактика и лечение болезней с.-х. животных. – Пермь, 1975. – С. 115-121.
17. Игумнов, Г.А. Некоторые гистоморфологические и гистохимические показатели полового тракта коров: автореферат дис. ... канд. ветеринар. наук / Г.А. Игумнов. – Улан-Удэ, 1968. – 16 с.
18. Казеев, Г. Учение о половом цикле – теоретическое обоснование организации искусственного осеменения коров / Г. Казеев // Животноводство. – 2002. – № 10. – С. 10-12.
19. Кацнельсон, З.С. Органы размножения (практикум по цитологии, гистологии и эмбриологии) / З.С. Кацнельсон, И.Д. Рихтер. – Л.: Колос, 1979. – С. 253-276.
20. Ковальский, Г.А. Частная гистология домашних животных с основами эмбриологии / Г.А. Ковальский. – М., 1957. – 127 с.
21. Кожухарь, В.Г. Дифференцировка эпителия зачатков гонад у ранних эмбрионов человека / В.Г. Кожухарь // Арх. анат., гистолог. и эмбриол. – 1979. – Т. 74. – № 4. – С. 64-90.
22. Климов А.Ф. Анатомия домашних животных / А.Ф. Климов, А.И. Акаевский. – СПб.: Лань, 2003. – 1040 с.
23. Криштофорова, Б.В. Морфофункциональные особенности новорожденных телят: учеб. пособие / Б.В. Криштофорова, И.В. Хрусталева, Л.Г. Демидчик. – М.: Моск. вет. акад., 1990. – 88 с.
24. Кюбар, Х.В. Морфометрическая характеристика гистоструктуры эндометрия коров и свиноматок в разных физиологических условиях: дисс. ... докт. вет. наук / Х.В. Кюбар. – Тарту, 1983. – С. 65-134.
25. Лабзина, М.В. Вегетативная иннервация половой системы в эмбриональном онтогенезе: автореферат дис. ... канд. мед. наук / М.В. Лабзина. – Саранск, 1998. – С. 18.
26. Мамедов, И.Б. Связь морфофункциональной асимметрии гонад и надпочечников у коров: автореферат дис. ... канд. биол. наук

/ И.Б. Мамедов. – Дубровицы, 1995. – 17 с.

27. Милованов, В.К. Биология воспроизведения и искусственное осеменение животных / В.К. Милованов. – М.:Сельхозиздат, 1962. – С. 139-148.

28. Митина, Б.И. Этиология, патогенез, патоморфология и профилактика бесплодия телок в постнатальном онтогенезе: автореферат дис. ... канд. вет. наук / Б.И. Митина. – Ставрополь, 2001. – 23 с.

29. Нежданов, А.Г. Воспроизводительная способность и перинатальная патология у коров в связи с иммунопрофилактикой инфекционных болезней / А.Г. Нежданов, А.В. Мануйлов // Актуальные проблемы болезней молодняка в совр. условиях: матер. междунар. научно-практ. конф. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 2002. – С. 25-29.

30. Нежданов, А.Г. Современное представление о половом цикле самок животных / А.Г. Нежданов // Ветеринария. – 2003. – № 11. – С. 32-36.

31. Никитин, А.И. Проблемы ранней дифференцировки гонад млекопитающих. Эмбриональный гистогенез и механизм регуляции / А.И. Никитин // Арх. анат., гистолог. и эмбриолог. – 1985. – № 8. – С. 5-17.

32. Павлов, В.А. Физиология воспроизводства крупного рогатого скота / В.А. Павлов. – М., 1984. – 208 с.

33. Садовский, Н.В. Морфология яичников телок-плодов / Н.В. Садовский, Г.Н. Телегин // Сб. научн. тр. Саратовского СХИ. – Саратов, 1976. – С. 43-47.

34. Свечин К.Б. Индивидуальное развитие сельскохозяйственных животных / К.Б. Свечин. – Киев: Госсельхозиздат, 1961. – 225 с.

35. Свечин, К.Б. Закономерности индивидуального развития животных / К.Б. Свечин // Возрастная физиология животных. – М.: Колос, 1967. – С. 57-65.

36. Середин, В.А. Биотехнология воспроизводства в скотоводстве: учебн. пособие / В.А. Середин. – Нальчик: ИЦ «Эль-Фа», 2004. – 472 с.

37. Сковородин, Е.Н. Критические фазы развития органов размножения самок крупного рогатого скота / Е.Н. Сковородин // XXII Огаревские чтения: тезисы докл. научн. конф.: Мордов. ун-т. – Саранск, 1994. – С. 204-205.

38. Сковородин, Е.Н. Развитие половых органов телок в пренатальном онтогенезе / Е.Н. Сковородин // Сельскохозяйственная биология. – 1997. – № 6. – С. 61-66.

39. Сковородин, Е.Н., Ирикина И.В. Морфогенез гениталий самок крупного рогатого скота на предплодном этапе развития / Е.Н. Сковородин, И.В. Ирикина // Возрастная морфофизиология и профилактика болезней животных в с.-х. предприятиях различного типа: Сб. научн. тр. Ивановск. СХИ. – Иваново, 1994. – С. 32-37.
40. Сковородин, Е.Н. Функциональная морфология яичников крупного рогатого скота в онтогенезе: дис. ... д-ра ветеринар. наук: 16.00.02 / Е.Н. Сковородин. – Саранск, 1999. – 488 с.
41. Сковородин, Е.Н. Возрастная морфология органов размножения самок крупного рогатого скота / Е.Н. Сковородин, А.А. Менькова. – Брянск, 2002. – С. 208.
42. Сковородин, Е.Н. Функциональная морфология органов размножения новорожденных телок / Е.Н. Сковородин, А.В. Мальцев, Е.Г. Вехновская // Сельскохозяйств. биология. – 2007. – № 2. – С. 65-72.
43. Студенцов, А.П. К учению о половом цикле домашних сельскохозяйственных животных / А.П. Студенцов // Советская зоотехния. – 1953. – № 4. – С. 68-72.
44. Студенцов, А.П. Ветеринарное акушерство и гинекология / А.П. Студенцов, В.С. Шипилов, Л.Г. Субботина, О.Н. Преображенский. – М.: КолосС, 2005. – 512 с.
45. Скопичев, В.Г. Физиология репродуктивной системы млекопитающих / В.Г. Скопичев, И.О. Боголюбова. – СПб.: Лань, 2007. – 512 с.
46. Суетин, В.Я. К вопросу о гистологической и гистохимической структуре половой системы жвачных / В.Я. Суетин // Сб. работ Бурятского отд. ВНОАГЭ. – 1971. – № 2. – С. 48-53.
47. Тарасов, А.И. Функциональная морфология матки крупного рогатого скота в пренатальном онтогенезе: дис. ... канд. биол. наук: 16.00.02 / А.И. Тарасов. – Саранск, 2001. – 180 с.
48. Телегин, Г.Н. Возрастная морфометрия половых органов самок и развитие плодов красного степного скота: дис. ... канд. вет. наук / Г.Н. Телегин. – М., 1974. – С. 216.
49. Тельцов Л.П. Наследственность и этапность развития животных в онтогенезе / Л.П. Тельцов, В.А., Столяров, М.Е. Шигин // Межвуз. сб. научных тр. – Саранск, 2000. – С. 122-124.
50. Тельцов, Л.П. Механизмы и закономерности индивидуального развития / Л.П. Тельцов, А.Н. Степанов, Е.В. Чернов // Животноводни науки. – 2004. – Т. ХLI, № 6. – С. 56-59.
51. Тельцов, Л.П. Законы индивидуального развития и практика

животноводства / Л.П. Тельцов // Достижения зоотех. науки и практики – основа развития производ. продукции жив-ва: междунар. науч.-практ. конф. – Волгоград, 2005. – С. 109-113.

52. Тельцов, Л.П. Критические фазы роста и развития крупного рогатого скота в онтогенезе / Л.П. Тельцов, И.Р. Шашанов, П.А. Ильин / Повышение продуктивности с.-х. животных на основе интенсивных технологий. – Саранск, 1989. – С. 142-147.

53. Теплякова, Н.П. Морфологическая характеристика и хронология онтогенеза и фолликулогенеза в яичниках крупного рогатого скота: автореферат дис. ... канд. биол. наук / Н.П. Теплякова. – М., 1987. – 17 с.

54. Токарева, Э.А. Некоторые особенности внутриутробного развития черно-пестрого скота Иркутской области: автореферат дис. ... канд. с.-х. наук. – Иркутск, 1973. – С. 28.

55. Хватов, Б.П. Оплодотворение и ранние стадии развития зародышей сельскохозяйственных животных / Б.П. Хватов. – Симферополь, 1954. – С. 242.

56. Хонина, Г.В. Морфология и гистохимия яичников крупного рогатого скота в онтогенезе: автореферат дис. ... канд. вет. наук / Г.В. Хонина. – Омск, 1984. – С. 18.

57. Хрусталева, И.В. Анатомия домашних животных / И.В. Хрусталева, Н.В. Михайлов, Я.И. Шнейберг. – М.: КолосС, 2004. – 704 с.

58. Шипилов, В.С. Физиологические основы профилактики бесплодия коров / В.С. Шипилов. – М., 1977. – 336 с.

59. Шишонков, Н.И. Интраорганные сосуды органа размножения самок крупного рогатого скота в раннем онтогенезе / Н.И. Шишонков // Новое в морфологии физиологии и биохимии домашних животных в условиях крупных ферм. – М, 1983. – 51. с.

60. Шмидт, Г.А. Как развивается зародыш / Г.А. Шмидт. – М., 1952. – С. 226.

61. Шмидт, Г.А. Периодизация эмбриогенеза и послезародышевого онтогенеза у человека и животных / Г.А. Шмидт // Архив АГЭ. – 1972. – № 8. – С. 17-28.

62. Шмидт, А.Г. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение / Г.А. Шмидт. – М., 1968. – С. 231.

63. Шмидт, А.Г. Эколого-эволюционная характеристика внутриутробного развития сельскохозяйственных животных / Г.А. Шмидт // Тр. ин-та морфологии животных имени А.Н. Северцева. Изд. АН СССР, 1955. – Вып. 14. – С. 7-43.

64. Чомаев, А.М. Влияние различных факторов на воспроизводительную функцию высокопродуктивных молочных коров / А.М. Чомаев, О.С. Митяшова // Зоотехния. – 2009. – № 5. – С. 27-29.
65. Эрнст, Л.К. Профилактика генетических аномалий крупного рогатого скота / Л.К. Эрнст, А.И. Жигачев. – М., 1990. – 240 с.
66. Burns, R.K. Role of hormones in the differentiation of sex / R.K. Burns // In Sex and Internal Secretion, Young W.I. (Ed). – Baltimore. – 1961. – V. 1 – P. 76-160.
67. Byskov, A.G. Primordial germ cells and regulation of meiosis / A.G. Byskov // Reproduction in mammals. Germ cells and fertilization / Eds C. Austin, R. Short. – Cambridge, 1982. – V. 1. – P. 1-17.
68. Clarke, I.J. Prenatal sexual development / I.J. Clarke // Oxford Rev. Reprod. Biol., 1982. – 4. – P. 100-147.
69. Corner, G.W. Cyclis changes in the ovaries and uterus of the cow of their relation to the mechanism of implantation / G.W. Corner // Contrib. Embryol. Carneg. Inst., 1921. – 13. – P. 117-120.
70. Erickson, B.H. Development and senescence of the postnatal bovine ovary / B.H. Erickson // J. Anim. Sci. 1966. – 25. – P. 800-805.
71. Erickson, B.H. Development and radio-response of the prenatal bovine ovary / B.H. Erickson // J. Reprod. Fertil. 1966. – 10. – P. 97-105.
72. Hammond, J. The physiology of reproduction in the cow / J. Hammond. – London, 1964. – 127 p.
73. Hierche, H.D. Funktionelle Morphologie des fetal und infantilen endometrialstroms / H.D. Hierche, K. Meinen // Arch. Gynakol., 1971. – 210. – 2. – S. 164-172.
74. Hulshof, S.C. The isolation and characterization of preantral follicles from foetal bovine ovaries / S.C. Hulshof, M.M. Bevers, H.A. Donk, R. Hurk // Proc. of the 12 Intern, congr. on animal reproduction, 1992. – 1. – P.336-338.
75. Mbassa, G.K. Studies on the ovarian development in zebu cattle (*Bos indicus*) / G.K. Mbassa // Anat. Histol. Embriol., 1989. – 18. – P. 143-149.
76. Miller, R.I. Anatomical and pathological studies of the upper genital tract of the gow / R.I. Miller // M. Sc. thesis James Cook University of North Queensland. Australia, 1977. – P. 23-24.
77. Miller, R.I. Anatomy and pathological of the bovine ovary and oviduct / R.I. Miller, Campbell R. // Vet. Bull., 1978. – 48. – P. 737-753.
78. Priedkatres, J. Female reproductive system / J. Priedkatres // Textbook of vet. Histology. Philadelphia, 1981. – P. 309-336.

79. Settergren, I. The ovarian morphology in clinical bovine gonadal hypoplasia with some aspects of its endocrine relations / I. Settergren // Acta Vet. Scand., 1964. – 5 (suppl. 1). – P. 1-108.
80. Shehata, H. Medullary tubes in the ovary of the camel and other mammals / H. Shehata // The Vet. Rec., 1964. – 76. – 27. – P. 750-753.
81. Schilling, E. Untersuchungen über den Bau und die Arbeitsweise des Eileiters vom Schaf und Ring / E. Schilling // Zbl. Veterinarmed., 1962. – 9. – № 9. – P.10.
82. Schwartz, N.B. Dynamics of ovarian function / N.B. Schwartz, M. Hunzicker-Dunn. – N.Y., 1981. – 87 p.
83. Wilson, K.M. Origin and development of the rete ovarii and the rete testis in the human embryo / K.M. Wilson // Contributions to Embryology. № 86. Carnegie institute of Washington, 1926. – 17. – P. 69-88.
84. Wachtel, S. Possible role of HY-antigen in primary determination of sex / S. Wachtel // Nature. 1975. – 257. – P. 235-236.
85. Zietzschmann, O. Der uterine Ziklus / O. Zietzschmann // Berl. Tierarztl. Wschr., 1921. – S. 38-445.
86. Zietzschmann, O. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Hauttiere. / O. Zietzschmann, O. Krolling. – Berlin, Hamburg.: Paul Parey, 1955. – S. 373-413.

Для заметок

Научное издание

Гребенькова Наталья Васильевна
Сковородин Евгений Николаевич

МОРФОЛОГИЯ МАТКИ И ЯИЧНИКОВ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В ОНТОГЕНЕЗЕ

Печатается в авторской редакции
Технический редактор *Н.А. Николаенко*

Подписано в печать **17.01.2011**. Формат бумаги **60×84¹/₈**
Усл. печ. л. **7.15**. Уч.-изд. л. **6.92**. Бумага офсетная
Печать трафаретная. Гарнитура «Таймс». Заказ **2**. Тираж **300** экз.