

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Е. Н. СКОВОРОДИН

А. А. МЕНЬКОВА

**ВОЗРАСТНАЯ МОРФОЛОГИЯ
ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ САМОК
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА**



Брянск 2002

УДК 636:611.65/67
ББК 28.66 С.44

Е. Н. Сковородин, А. А. Менькова. Возрастная морфология органов размножения самок крупного рогатого скота: Монография/ МСХ РФ. – Брянск, 2002. - 208 с.

ISBN 5-88517-095-9

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

Рецензенты:

зав. кафедрой зоогигиены, эпизоотологии и основ ветеринарии, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, академик Академии ветеринарных наук, заслуженный ветеринарный врач РБ Дементьев Е. П.;

зав. лабораторией биохимической генетики Института биохимии и генетики Уфимского научного центра Российской Академии Наук, кандидат биологических наук Мустафина О. Е.;

зав. кафедрой физиологии, зоогигиены и радиологии, кандидат биологических наук, профессор, Заслуженный работник Высшей школы Ващекин Е. П.

ISBN 5-88517-095-9

© Сковородин Е. Н., 2002
© Менькова А. А., 2002
© Брянская ГСХА, 2002

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В ОНТОГЕНЕЗЕ.....	7
1.1. Периодизация развития крупного рогатого скота.....	7
1.2. Индивидуальное развитие крупного рогатого скота в пренатальном онтогенезе.....	9
1.3. Индивидуальное развитие крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.....	17
2. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЯИЧНИКОВ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В ОНТОГЕНЕЗЕ.....	33
2.1. Органогенез овариальных желез.....	33
2.2. Гистологическая, гистохимическая и электронно-микроскопическая характеристика яичников крупного рогатого скота в онтогенезе.....	50
2.2.1. Покровный эпителий яичников	50
2.2.2. Строма органа	55
2.2.2.1. Белочная оболочка яичников.....	55
2.2.2.2. Соединительная ткань коркового и мозгового вещества яичников.....	60
2.2.2.3. Функциональная морфология тучных клеток (тканевых базофилов) в яичниках крупного рогатого скота	74
2.2.3. Оогенез и фолликулогенез в яичниках крупного рогатого скота	82
2.2.4. Элиминация ооцитов и атрезия овариальных фолликулов..	112
2.2.4.1. Элиминация оогоний и ооцитов	114
2.2.4.2. Атрезия овариальных фолликулов.....	119
2.2.5. Лютеиновые структуры	124
2.2.6. Сеть яичника	129
3. РАЗВИТИЕ ЯЙЦЕПРОВОДОВ, МАТКИ И ВЛАГАЛИЩА.....	136
3.1. Эмбриогенез трубчатых гениталий самок.....	136
3.2. Строение и эмбриональный гистогенез трубчатых гениталий.....	147
3.3. Развитие трубчатых гениталий в постнатальном онтогенезе	175
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	183
ПРИЛОЖЕНИЕ	198

ВВЕДЕНИЕ

Изучение развития и функционирования органов размножения сельскохозяйственных животных является одной из наиболее сложных и актуальных проблем животноводства (Шипилов, 1977; Соколовская, Милованов, 1981; Буянов, 1986; Нежданов, 1987; Эрнст, Сергеев, 1989; Валлошкин, Гуков, 1998; Hammond, 1927; Hunter, 1980). Большой интерес к ним не исчерпывается чисто теоретическими соображениями, поскольку достижения в данной области непосредственно связаны с кардинальными вопросами животноводства и ветеринарии, находят прямой и эффективный выход в практику (Полянцева, Сиявин, 1989; Зверева, 1991; Иноземцев, Таллер, 1997; Noakes, 1986).

Изучение органов размножения млекопитающих имеет давнюю историю. Предположение о том, что «все живущее возникает из яйца» было высказано Гарвеем еще в 1651 году. Российский академик Карл Максимович Бэр в 1827 году опубликовал работу об открытии яйца в яичнике суки. Ему первому удалось обнаружить яйцеклетки у других млекопитающих и человека. Уже в 1888 году в первом русском руководстве «Основания к изучению микроскопической анатомии человека и животных» проф. В. Н. Великий приводит более пятидесяти работ, посвященных строению яичника, а в 1896 году W. Nagel цитирует в своем обзоре более 1000 исследований в этой области. В дальнейшем число публикаций увеличивается в геометрической прогрессии. За рубежом изыскания обобщаются в многотомном издании «The Ovary», продолжающим обновляться (в чем можно убедиться через Интернет — altavista.com). Отечественные разработки в этой области также довольно многочисленны.

Это связано со следующим: 1) непосредственная связь этих исследований с запросами клинической практики и новых технологий воспроизводства (трансплантация эмбрионов, трансгенные животные); 2) появление новых методов и подходов к изучению репродуктивной системы, позволяющих находить функционально-морфологические связи генеративной и эндокринной функций; 3) появление современных концепций, которые обусловили постановку новых вопросов.

Овариальные железы крупного рогатого скота, в свете выше перечисленных аспектов, изучены недостаточно. Это касается, в частности, вопроса дивергентной дифференциации пола. Имеющиеся единичные работы не позволяют четко определить сроки и морфогенез этого процесса (Хонина, 1984; Попов и др., 1994; Erickson, 1966; Gomercic, 1975; Mauleon, 1978).

Изменению массы и размеров яичников во время пренатального развития посвящены несколько исследований (Литвинова, 1964; Лисе-

вич, 1970; Бирих, Удовин, 1972; Садовский, Телегин, 1976; Небогатиков и др., 1980; Теплякова, 1987). При этом, перечисленные авторы не учитывали породные особенности, условия содержания коров-матерей и возможные фетальные патологии. В тоже время, исследования, касающиеся яичников плодов других млекопитающих, свидетельствуют о выраженных отличиях их морфологии при разном течении беременности (Агейченко, 1935; Лашене, 1958; Вартапетова, 1963; Железнов, 1967; Гуркин, 1973; Кобозева, 1973; Кобозева, Гуркин, 1973; Amogoso, Perry, 1977; Kadilak, Janowiak, 1991). Практически не изучено развитие яичников крупного рогатого скота после рождения. Органометрические показатели определены только в отдельные возрастные периоды (Некрасов и др., 1991; Садирова, 1994).

Гистология овариальных желез и формирование структур, образующих яичник, также изучены слабо. Так, окончательно не определена функция покровного эпителия, который некоторые авторы рассматривают как «зачаточный» (Черемисинов, 1984), формирующий «эпителиальные тяжи» (Хонина, 1984). Не найден морфологический эквивалент, отражающий «особые отличительные от рыхлой соединительной ткани» потенции стромы органа, наличие которых предполагается (Волкова, 1983; Черемисинов, Черемисинов, 1991). Недостаточно изучена локализация и цитология тканевых базофилов в яичниках крупного рогатого скота в онтогенезе и при патологии (Яглов, 1995; Гнилومهдова, 1998; Cupps et al., 1959; Stefenson et al., 1981; Nakamura, 1987).

Оогенез у крупного рогатого скота в сравнительном аспекте изучала Л.Ф.Курило (1985). Н.П.Теплякова (1987) и Б.Е.Свиридов (1991) исследовали хромосомные преобразования половых клеток в онтогенезе. Остается открытым вопрос о сроках появления полостных овариальных фолликулов у крупного рогатого скота. Н.Ф.Королев (1940), П. Г. Петской (1942), Л.Д.Литвинова (1964), В.К.Бирих и Г.Н.Удовин (1972), Г.А.Хонина (1987), С.П.Еремич (1987), С. Desjardins, H.Nafs (1969), D.Black, W.Nafs (1972) описывают наличие крупных полостных фолликулов (в том числе геморрагических и лютеинизированных) у поздних плодов. Но норма это или патология, как их появление связано с течением стельности остается неясным.

Процессы элиминации ооцитов и атрезия полостных фолликулов изучались в аспекте разработки метода культивирования ооцитов внутри фолликулов, с целью их последующей трансплантации (Эрнст и др., 1980, 1983; Галиева, 1981; Свиридов, 1991). В связи с этим, с помощью светооптических методов изучались ранние стадии атрезии полостных фолликулов. Ультраструктурные и гистохимические критерии патологии генеративных элементов не определены. Рациональное описание морфогенеза и классификация сложных атретических процессов, от ранних признаков до формирования атретических тел, отсутствует.

Кроме того, не ясна роль этих структур в органогенезе яичников и их эндокринная функция.

Отсутствует единое мнение о формировании, строении и функции сети яичников крупного рогатого скота (Брейтерман, 1981, 1982, 1983, 1986; Moss et al., 1954; Kanagawa, 1963; Settergren, 1964; Archbald et al., 1971; Wenzel et al., 1987). Лютеиновая ткань представлена в овариальных железах не только желтыми телами, которые изучены относительно хорошо, но и структурами образованными до овуляции. Лютеинизированные структуры занимают значительные объемы органа в определенные периоды онтогенеза при патологии и их функциональная морфология не изучена.

Несмотря на то, что морфологические исследования трубчатых половых органов самок млекопитающих проводились еще с конца 19 века и затрагивались в работах многих авторов (Morikke., 1881; Corner, 1921; Casida, McKensie, 1932; Schroeder, 1930; Sakai, 1955; Mauleon, 1978; Clarke, 1982; Какушкин, 1927; Хватов, 1955; Суетин, 1971; Дериглазова, 1971; Ржевущкая, 1949, 1954; Телегин, 1974; Теплякова, 1984; Логвинов, 1986; Баженова, 1978; Кюбар, 1983; Шантыз, 1992; Корниенко, 1997; Сковородин, 1993, 1999, 2002; Малакшинова, 1993, 1998; Черных, 1998; Хибхенов, 1987, 1995; Баймишев, 2000 и многих др.) все же функциональная морфология матки изучена недостаточно. Имеющиеся работы посвящены деталям строения органа в определенные периоды онтогенеза или стадии полового цикла (Баженова, 1978; Кюбар, 1983; Сковородин Е. Н., 1999; Тарасов, 2001).

Не установлены критические фазы развития матки крупного рогатого скота в пренатальный период, динамика роста массы матки и других половых органов в сопоставлении с ростом массы плода. Исследованиям изменений массы и размеров половых органов крупного рогатого скота во время эмбрионального онтогенеза посвящено несколько работ (Садовский, Телегин, 1974; Лисевич, 1970; Бирих, Удовин, 1972; Теплякова, 1987; Сковородин, 1999). Но эти работы, в основном, посвящены изучению яичников.

Недостаток информации, относящейся к развитию и функциональной морфологии органов размножения самок крупного рогатого скота в онтогенезе, не позволяет адекватно оценивать их патологию. В частности врожденные пороки изучены, в основном, на уровне их распространения в популяциях крупного рогатого скота (Лисевич, Визнер, Виллер, 1979; Эрнст, Жигачев, 1990).

По сути дела отсутствует такое важное направление в ветеринарной медицине, как возрастная патология органов размножения, т.к. основная масса работ относится к патоморфологии репродуктивной системы бесплодных коров. Но даже эти исследования ограничены, в основном изучением фолликулов, желтых тел, стенок кист, матки и яй-

цепроводов и т. п., а не органов в целом. Изменения других структур в большинстве игнорируются, что не позволяет адекватно отличить причину от следствия.

Эти вопросы мы и пытались осветить в этой работе.

1. Индивидуальное развитие крупного рогатого скота в онтогенезе

1.1. Периодизация развития крупного рогатого скота

К настоящему времени существует не менее 12 концепций периодизации развития животных. Среди биологов, эмбриологов и зооинженеров России и СНГ широкое распространение получила теория периодизации онтогенеза животных и человека, предложенная Шмидтом Г. А. (1972). Онтогенез животных условно им разделен на 2 основных периода: зародышевый и постнатальный.

В эмбриогенезе, в зависимости от связи матери и зародыша, смена питания и дыхания, Шмидт Г. А. выделяет 3 периода: 1. Зародышевый – от оплодотворения до 34 суток. 2. Предплодный – от 35 до 60 суток. 3. Плодный – от 2 месяцев до рождения. В свою очередь плодный период подразделяется на раннеплодный этап – от 2 до 4 месяцев и позднеплодный этап – от 4 месяцев до рождения.

Эта периодизация соответствует схемам периодизации российского ученого-акушера Студенцова А. П. (1970) и британского эмбриолога Hammond J. (1964). По их мнению, период плодоношения подразделяется на 3 стадии: первая стадия – зародышевого пузыря (бластоциды), источником питания зародыша на этой стадии является секрет маточных желез; вторая стадия – эмбриональная (стадия зародыша), формируется плацента и осуществляется плацентарное питание; третья стадия – плодная (фетальная). В эту стадию плод по основным особенностям становится подобием взрослой особи, происходит развитие, рост тканей и органов плода.

Свечин К. Б. (1961), Богданов Г. А. (1981) постнатальное развитие сельскохозяйственных животных подразделяют на 5 периодов. 1. Новорожденность. 2. Молочное питание. 3. Половое созревание. 4. Морфофизиологическая зрелость и расцвет функциональной деятельности. 5. Старение.

Боголюбовский С. Н. (1968) относит к периоду новорожденности последние сутки внутриутробного развития плода и акт рождения. Аршавский И. А. (1982) считает, что продолжительность периода новорожденности можно ограничить молозивным питанием.

На основании многочисленных исследований профессора Ильина П. И. и его школы, анализа литературы по развитию крупного рогатого скота Тельцовым Л. П. разработана детальная концепция периодизации развития животных в онтогенезе. В новой концепции заложены следующие критерии. 1. В основу взято развитие органов и систем самого плода и животного после рождения, а не смена типа питания и дыхания. 2. Новое учение Тельцова Л. П. о смене функций органов животного в онтогенезе. 3. Смена генерации дефинитивных органов. 4. Смена питания и дыхания. 5. Смена уровня химической организованности в онтогенезе.

По Тельцову Л. П. (1997, 1999) в онтогенезе крупного рогатого скота выделяют 3 периода: эмбриональный, постнатальный (до формирования морфофизиологической зрелости) и зрелости. Зрелый период отнесен автором в самостоятельный период, потому что природа не тратит своих сил на создание чего-то лишнего. Она создает только половозрелую особь. Все органы интенсивно развиваются только до формирования зрелости. Некоторые органы, как эпифиз, после наступления половой зрелости подвергаются инволюции. Снижается ферментативная активность секреции гормонов, замедляется интенсивность роста тканей и органов организма. Это снижение генетически запрограммировано.

Новая периодизация развития крупного рогатого скота в онтогенезе включает 3 периода, 9 этапов, 9 стадий.

Внутриутробный период – от зачатия до рождения, имеет 3 этапа, 9 стадий.

Начальный, или ранний этап развития, включает 4 стадии: 1. Стадия зиготы (от времени оплодотворения до 1 суток). 2. Стадия дробления (от 2 до 12 суток). 3. Гастрюляции (от 3 до 19 суток). 4. Закладки органов, которая делится на 2 фазы: а) закладки осевых органов зародыша (от 20 до 23 суток). б) закладки временных органов (от 20 до 34 суток).

Средний этап развития. Имеет 2 стадии: 5. Раннепредплодную (от 35 до 45 суток) – закладка и формирование органов зародыша 1 генерации. 6. Позднепредплодную (от 46 до 60 суток) – формирование систем органов 1 генерации.

Поздний, или завершающий этап эмбрионального развития. Включает 3 стадии: 7. Раннеплодную (от 2 до 5 месяцев) – дефинитивная функция органов и систем 1 генерации. 8. Среднеплодную (от 5 до 7 месяцев) – формирования и функции органов зародыша 2 генерации. 9. Позднеплодную (от 7 месяцев до рождения) – формирования и функции органов и систем зародыша 3 генерации.

Постнатальный период — от рождения до зрелости.

Новорожденности — от рождения теленка до 10-15 суток (формирование дефинитивных органов и систем организма 4 генерации).

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

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

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

Период морфофункциональной зрелости – от половой зрелости до физиологической смерти.

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

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

Тельцов Л. П. также выявляет в эмбриональном периоде развития крупного рогатого скота 5 критических фаз: 1. Зиготы (от оплодотворения до 1 суток). 2. Имплантации (13-15 сутки эмбриогенеза). 3. Закладки временных органов и тканевых систем (20-34 сутки эмбрионального развития). 4. Формирования дефинитивных органов и систем организма 2 генерации (5-7 месяцев внутриутробного онтогенеза). 5. Перед рождением (за 5-7 суток до рождения).

После рождения выявлены 4 критические фазы: 6. Этап новорожденности (от рождения до 10-15 суток). 7. Формирования органов и систем организма 4 генерации (от 1 до 1,5 месяцев). 8. Формирования органов и систем организма 5 генерации (6-6,5 месяцев). 9. Формирования дефинитивных органов и систем организма 7 генерации (от 10 до 12 месяцев). 10. Функция дефинитивных органов и систем организма в начале этапа старости (от 10 до 14 лет).

1.2. Индивидуальное развитие крупного рогатого скота в пренатальном онтогенезе

Программа индивидуального развития организма заложена в генах, и реализация ее начинается уже с момента образования зиготы. Наследственная программа индивидуального развития определена, как известно, двумя факторами: средой, которую создает материнский организм, и двигательной активностью самого развивающегося организма. Оба фактора регулируются нейроэндокринными механизмами или доминантой беременности (Аршавский, 1982).

Считается бесспорным положение о том, что уровень питания, обмен веществ, двигательная активность и состояние здоровья материн-

ского организма обуславливают развитие плода, рождение здорового теленка или внутриутробную заболеваемость и смертность. Развивающийся организм на всех этапах онтогенеза, начиная с момента существования его в виде зиготы, является зрелым, совершенным и дефинитивным в той мере, в какой особенность его физиологического отправления адаптивно соответствует тем специфическим условиям среды, с которыми он взаимодействует на соответствующих этапах (Криштофова и др., 1990).

Зародышевый этап развития крупного рогатого скота начинается после оплодотворения яйцеклетки, образования зиготы и продолжается до закладки провизорных органов и функционирования плаценты. На этом этапе происходит имплантация зародыша в стенку матки и возвращение его обратно в просвет рога матки (Хватов, 1954).

Его питание осуществляется клетками трофобласта и хориона гистотрофным путем. При этом потребность в питательных веществах мала, а организм матери является основным источником снабжения ими (Тельцов и др., 1993).

Для животных в начале беременности необходимы соответствующий рацион и высокое качество кормов. Важное значение имеет полноценный протеин, определенный набор и соотношение микроэлементов, витаминов А, Д и Е (Кокорев, 1990). При недостатке в кормах витамина Е после оплодотворения зародыши рассасываются. Если они и сохраняются, то плоды рождаются слабыми и погибают в первые 10 суток.

Эмбриональное развитие у крупного рогатого скота несколько дней происходит внутри яйцепровода, и только позднее в матке, где плод вынашивается вплоть до родов (Техвер, 1968; Токарева, 1973; Зыкин, 1975).

Длина маточных труб крупного рогатого скота колеблется от 22 до 30 см. У млекопитающих длина яйцепроводов значительно варьирует даже у представителей одного вида (Александровская и др., 1987).

Фактор протяженности транспортной магистрали играет важную роль в нормальном развитии беременности (Волкова, 1983). Установлено, что физиологическая имплантация у млекопитающих возможна лишь при незначительном сокращении длины яйцепровода. При резекции около 50 % канала имплантация, если и сохранялась, то происходила в супрацервикальном отделе матки, плодовитость резко снижалась (McComba, GomeI, 1979).

В яйцепроводах выделяют следующие отделы: воронка (infundibulum), переходящая в расширенный участок – ампулу (ampula) и узкий перешеек (isthmus), за которым у таких животных, как лошадь, собака, а также и у человека уже интрамурально следует маточная часть (Акаевский, 1975, 1984).

Именно в ампулярном отделе маточных труб происходит оплодотворение. Для реализации этого процесса необходима совместная синхронная деятельность половых клеток и яйцепроводов. Через некоторый период (на 2 сутки) начинается деление оплодотворенного яйца - период дробления. У крупного рогатого скота длительность этого периода 8 суток, из которых 4 суток протекают в яйцепроводе, 4 суток в матке. Зигота, состоящая из многих клеток, переходит из яйцепровода в матку, и здесь начинается развитие зародыша (Дыбан, 1988).

Сведения о природе транспортного процесса и механизмах, достаточно жестко регламентирующих его сроки у разных видов животных, во многом противоречивы и, как правило, носят предположительный характер (Pauerstein et al., 1979).

На 10 – 11 сутки развития зародыша, когда в нем формируется полость дробления, можно говорить о стадии бластулы. В отличие от бластулы, характерной для ланцетника, лягушки и многих других животных, когда бластоцель (полость дробления, бэровская полость) не подвергается значительному увеличению, 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 самого зародыша в 64 раза.

Бластула, состоящая из большого количества бластомеров, переходит в своем развитии в новую стадию, называемую гастролой. Здесь зародыш состоит из ясно различимых пластов клеток, так называемых зародышевых листков. В связи с тем, что у млекопитающих наружный зародышевый пласт связан с образованием водной оболочки (амниона), а внутренний пласт связан с закладкой желточного мешка, у этих животных очень трудно распознать данную стадию, так как это меняет привычный вид гастролы, и зародыш представляет собой двухслойную пластинку (Шмидт, 1952)

Матка у коров двурогая. В ней различают шейку, тело и рога. Тело матки короткое (1-3 см), рога матки дугообразно изгибаются (Хрусталева, 1994). На 5 сутки в один из рогов, по данным Фараджова А. Ф., Мамедова И. Б. и др. (1993, 1997), преимущественно в правый, из соответствующего яйцепровода проникает дробящееся яйцо. Зародыш становится похожим на прозрачное веретеноподобное образование. В одном из участков широкой части «веретена» появляется скопление клеток, которое растет и превращается в зародышевый щит, в котором, в свою очередь, появляется продольное утолщение в виде полоски клеток. По своим размерам они становятся более высокими, чем в остальной части зародышевого щита. Центр этой полоски углубляется и образуется продольная борозда. На ее переднем конце видна ямка, от дна которой вы-

селяются клетки, образуя головной отросток.

Зародышевый щит увеличивается в размерах, меняет свою форму, сначала становясь овальным, затем приобретает окончательную форму восьмерки. В передней половине зародышевого щита появляются два утолщения, располагаемых продольно, задние их концы охватывают передний конец первичной полоски. Это уровень закладки будущей ЦНС: спинного и головного мозга. На 21–22 день внутриутробного развития возникают 5 мозговых пузырей, из которых развиваются различные отделы головного мозга: продолговатый мозг, мозжечок, средний мозг, промежуточный и кора больших полушарий. Следует отметить, что с закладкой головного мозга у зародыша крупного рогатого скота связана закладка 12 пар черепно-мозговых нервов, которые формируются на ранних стадиях развития головного мозга (Зыкин, 1975).

Формирование мускулатуры и скелета начинается в период между 20–21 сутками. Рядом с закладкой ЦНС возникает закладка мезодермы, в виде так называемых первичных позвонков и боковых пластинок. Последние по мере удаления от нервной трубки утончаются. В месте перехода первичного позвонка в боковые пластинки (клеточные) располагается столбик клеток, из которого развиваются органы выделения.

В первичном позвонке зародыша возникают три части. У 23–24-суточных зародышей внутренняя часть напоминает вид губки, средняя имеет вид тонкой пластинки, которая продолжает расти и утолщаться, наружная приобретает вид клеточной пластинки. В дальнейшем она распадается на отдельные клетки. Внутренняя «губчатая» часть сильно увеличивается в размерах и охрящевеет. Именно из нее образуются различные части скелета. К 1,5 – 2 месяцам эмбриогенеза скелет зародыша остается все еще хрящевым.

Медиальная часть первичного позвонка испытывает многократные преобразования и превращается в скелетные мышцы туловища и мышцы грудной клетки. Мышцы головы и конечностей имеют мезенхимное происхождение.

Немного ранее, к 19–20 дню внутриутробного онтогенеза, начинает формироваться кровеносная система, включающая в себя сердце и многочисленные кровеносные сосуды. Следует подчеркнуть, что на более ранних стадиях развития зародыш получает кислород и питательные вещества из желточного мешка, не имея сердца. В возрасте 22–26 дней сердце усложняется в своем развитии, образуя предсердия и желудочки, появляются первые кровеносные сосуды в головном и спинном мозге, первичных почках и печени. Значительно позже появляются сосуды в скелетных мышцах (35–40 дней).

Относительно имплантации зародыша к стенке матки достоверных

данных нет. По Шмидту Г. А. (1952), вероятно, только в возрасте 12 суток зародыш, имеющий вид овального тельца, соприкасается своей поверхностью с выстилкой матки, длинная ось которого составляет 4,1 мм. После этого рост зародыша происходит гораздо быстрее, чем раньше.

К 2-недельному возрасту зародыш занимает 2/3 длины маточного рога. На этой стадии мезодермальный листок хорошо развит. Длина зародыша колеблется в пределах от 2 до 3,5 мм.

У зародыша 19,5 суток наружная зародышевая оболочка – хорион – простирается по всей длине маточного рога, у некоторых зародышей даже заходит в другой рог матки. Длина зародыша не превышает 3–4 мм.

23-суточный зародыш согнут в передней половине и более или менее выпрямлен. По мере обособления от желточного мешка передний и задний концы его тела сближаются. К 27 суткам зародыш имеет S-образную форму, вес достигает 90 мг, длинная ось которого равна 8 мм. Увеличение массы в этот период развития происходит за счет нарастания массы печени, первичной почки и аллантоиса.

В период от 20 до 40 дней развития зародыша происходят значительные изменения: вес зародыша увеличивается до 1,5 г, длина до 2 см. Ясно обособляются конечности, становятся заметными их основные отделы. Формируется лицевой отдел черепа, головной мозг приобретает сложное строение. Заканчивают развиваться наружное ухо, веки. Сердце становится четырехкамерным, хвост обособляется от туловища, а голова отделяется от туловища шейным отделом.

Следует отметить, что уже к 2 месяцам беременности у крупного рогатого скота формируется плод, который по своим основным особенностям становится похожим на взрослое животное. Двухмесячный плод в среднем имеет длину от 6,5 до 8,5 мм, весит около 14 г (Шмидт, 1952). Шея хорошо выражена, передний конец морды направлен прямо вниз, тогда как раньше голова была согнута и мордой прижата к груди. Брюшная мускулатура достаточно развита, отчетливо видна молочная железа.

Кожа 3-месячного плода голая. В тазовом и плечевом поясе, позвоночнике и бедре имеются очаги окостенения. Длина плода 16,4 см, вес более 150 г. К 4-месячному возрасту плод весит 820 г, его длина составляет 27 см.

Пятимесячный плод покрыт короткими волосками, ноги по отношению к размеру туловища значительно вырастают, ушная раковина сильно выступает над затылком.

Шестимесячный плод весит до 8,5–9 кг, длина достигает 54,2 см. Семимесячный плод имеет 70 см в длину, вес плода 16 кг. К 8 месяцам эмбриогенеза вес плода составляет 27 кг, его длина до 82 см.

К 9-месячному возрасту онтогенеза вся поверхность тела теленка

густо покрывается шерстью. Заканчивается окостенение черепа, прорезаются зубы. Вес плода в среднем равен 37 кг, длина тела достигает 85-87 см.

По данным Малигонова А. А. (1925), Гармса К. (1931), которые изучали закономерности прироста длины и массы плодов крупного рогатого скота, рост плодов в длину в течение предплодного периода превосходит рост массы, а далее, по мере укрупнения плода, отношения меняются – масса увеличивается быстрее, чем длина.

Васильев К. А. (1968), Бирих В. К. (1970, 1972), Суетин В. Я. (1971), Удовин Г. М. (1972), Тельцов Л. П. (1983, 1989), Столяров В. А. (1983), Здоровинин В. А. (1994), Садовский Н. В., Телегин Г. Н. (1974), Сквородин Е. Н. (1999) отмечают, что абсолютная скорость роста массы плодов с возрастом увеличивается, а относительный прирост уменьшается.

Телегин Г. Н. (1974) в диссертационной работе отмечает, что плоды интенсивно растут до 5 месяцев внутриутробного развития, к 6 месяцам рост массы снижается, и следующий подъем приходится только к началу 9 месяца онтогенеза. В конце 9 месяца происходит снижение этого показателя.

Суетин В. Я. (1971) утверждает, что наибольший вес плодов коров приходится на 3, 5 и 8 месяцы плодного развития, у яков 4 и 7 месяцы.

Столяров В. А. (1993) пишет, что масса плодов за раннеплодную стадию увеличивается от 24 до 3050 г, за среднеплодную - до 11950 г, за позднеплодную – до 30500 г. Наиболее интенсивный относительный рост их 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. Темп относительного прироста понижен к 5 и 9 месяцам, а повышен к 3 и 4 месяцам.

По нашим данным за изученный срок внутриутробного развития масса тела плодов выросла в 171 раз (табл. 1). Рост массы тела плодов сопровождался постепенным повышением среднесуточного прироста. Последний достигает максимального уровня (247,8 гр.) к 9 месяцам.

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, 1973). При характеристике интенсивности роста за длительный период наиболее приемлемым является метод S. Brody (Свечин, 1964), который предложил исчислять относительный прирост не к начальной, а к средней величине массы животного за рассматриваемый период:

$$((M_2 - M_1) * 100\%) : ((M_2 + M_1) : 2)$$

Таблица 1

Рост массы тела плодов крупного рогатого скота в пренатальном онтогенезе

Возраст, мес.	Средн. арифм. гр.	Доверит. интервал (при P=0,05)	Среднесуточный прирост, гр.	Относительный прирост массы тела, в %
3	217,3	144,3-290,3	-	-
4	816,9	500,8-1132,6	20	115
5	2075,6	1633,2-2518,0	42	87
6	5700	5142,0-6258,0	120,8	93
7	12164,3	11603,9-12724,7	215,5	72
8	18375	16124,1-20625,9	207	41
9	25807,7	24588,8-27026,6	247,8	34
ново-рожд.	37110	35020,9-39199,1	376,7	36

Расчеты показали, что наивысшая интенсивность роста массы тела в пренатальный период отмечается к 4 месяцам (115 %) и в дальнейшем снижается (до 87 %) к 5 месяцам с небольшим подъемом в 6 месяцев внутриутробного развития (табл. 1). Наиболее заметное снижение происходит в последние два месяца перед рождением.

Изменение массы тела за эмбриональный период имеет степенную зависимость и описывается уравнением:

$$Y = 1,43 * X^{4,5},$$

где Y - масса тела (гр), а X - возраст (мес.).

Изменение длины тела в эмбриогенезе описывается уравнением:

$$Y = 3,05 * X^{1,5},$$

где Y - длина тела (см), а X - возраст (мес.).

Изменение признаков во времени образует так называемые временные ряды или ряды динамики. Характерной особенностью таких рядов является то, что в качестве независимой переменной X здесь всегда выступает фактор времени, а зависимой Y - изменяющийся признак. В отличие от рядов регрессии зависимость между переменными X и Y носит односторонний характер, так как фактор времени не зависит от из-

менчивости признаков. Не смотря на указанные особенности, ряды динамики можно уподобить рядам регрессии и обрабатывать их одними и теми же методами.

С помощью однофакторного регрессионного анализа мы определили уравнения, где зависимой переменной (Y) служили показатели роста массы тела, а в качестве независимой переменной (X) - возраст животного. Регрессия между изученными показателями наиболее точно отражалась уравнением параболы второго порядка - $Y = A_0 + A_1 * X + A_2 * X^2$. Эта формула позволяет достаточно точно определить ожидаемые (выровненные) показатели от 3 месяцев внутриутробного развития до рождения.

$$Y = 9072,6 - 5398,9 * X + 816,92 * X^2$$

В своей работе мы использовали массу тела для изучения роста животных, как наиболее точный показатель, который можно адекватно сравнивать с весовыми органометрическими показателями других органов. В научно-исследовательской работе, а также для решения практических задач часто нет возможности достаточно точно измерить массу животного. В тоже время измерить длину тела плода или новорожденного теленка не составляет труда.

Не смотря на то, что эти два показателя тесно связаны между собой (коэффициент корреляции между длиной и массой тела в эмбриогенезе равнялся 0,9). При построении графика, на котором по оси X отменяли показатели массы тела, а по оси Y - длины тела плодов и новорожденных телят хорошо видно, что эта закономерность не является линейной. На ранних стадиях эмбриогенеза рост длины тела опережает рост массы. В тоже время на поздней стадии при относительной стабилизации длины тела масса плода значительно увеличивается.

При проведении однофакторного регрессионного анализа была построена теоретическая линия, которая представляет собой график степенной функции $Y = A_0 * X^{A_1}$ где: Y - длина тела, X - масса тела, $A_0 = 2,73$, $A_1 = 0,34$. При логарифмировании данного уравнения получили линейное уравнение. Зависимость между массой и длиной в пренатальном онтогенезе, изображенный в логарифмическом масштабе, есть прямая линия с наклоном меньше единицы (наклон определяли как Dy/Dx). Таким образом, меньшие плоды имеют большую длину тела по отношению к массе тела.

С помощью однофакторного регрессионного анализа подтвердили, что зависимость линейная и описывается уравнением $Y = A_0 + A_1 * X$, где Y - длина тела, X - масса тела, $A_0 = 0,44$, а $A_1 = 0,34$. Таким образом, зависимость между длиной и массой тела в пренатальном онтогенезе

можно описать следующим уравнением:

$$\log Y = 0,44 + 0,34 * \log X$$

Построение уравнения в логарифмическом масштабе позволяет определить длину тела по известной массе и наоборот, определить какой должна быть масса и длина плода в данном возрасте, сравнить рост массы и длины тела животных разных пород и даже разных видов.

Коэффициент при X по нашим данным соответствует результатам исследований Z. Szuba et al. (1988) и J. Thomsen (1975). Отличие свободного члена уравнения можно объяснить тем, что мы включили в материал исследования результаты соматометрии новорожденных телят. В тоже время этот показатель не превышает аналогичный коэффициент, найденный J. Thomsen (1975), R. Bergmann's (1922) и C. Nichol's (1944).

1.3. Индивидуальное развитие крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе

Показатель средней массы тела при рождении телят любой породы важно знать не только потому, что он дает понятие о массе взрослого животного, но также и потому, что позволяет примерно определить абсолютный суточный прирост, который может быть, достигнут при конкретном уровне кормления, и время, которое требуется для его достижения в определенном возрасте. Более того, этот показатель имеет значение для интерпретации результатов эксперимента, проведенного на купленных телятах неопределенного возраста.

Для пород с различной массой тела во взрослом состоянии время, необходимое для созревания, считается пропорциональным величине массы во взрослом состоянии животных данной породы, возведенной в степень 0,27 (W^{27}). Полученную величину можно использовать в качестве коэффициента при сравнении пород по физиологическим признакам, измеряемым в молодом возрасте. Масса тела при рождении у животных различных пород, по-видимому, более тесно связана с величиной массы тела во взрослом состоянии в степени 0,73, чем просто с величиной массы тела взрослого животного (Рой, 1982).

Средняя масса тела при рождении колеблется по породам от предполагаемых 5 кг (2,3 % массы во взрослом состоянии) у южносуданского горного зебу, расчетная оценка живой массы которого во взрослом состоянии равна 150 кг, до 45 кг (6,5 % массы во взрослом состоянии) у животного южнодевонской породы крупного рогатого скота, масса ко-

торого во взрослом состоянии равна 694 кг. В пределах породы имеются колебания между странами и даже внутри страны. Например, масса телят при рождении в Юго-Западной Англии выше, чем в Северной Англии [18]. Более того, было показано, что на севере Англии и в Уэльсе телята фризской породы при рождении имеют меньшую массу, а коровы более высокую продолжительность стельности.

Телята-двойни при рождении легче по массе, чем одиночки, вероятно, вследствие конкуренции между плодами за питательные вещества. Бычки при рождении весят больше, период плодоношения их приблизительно на один день дольше, чем телок.

Кормление телят может варьировать от уровня кормления на поддержание жизни до уровня, обеспечивающего максимальную скорость роста, а следовательно, способствовать отложению жира и белка в теле. Максимально достижимая скорость роста ограничена количеством поступающей продуктивной энергии при кормлении вволю. Оптимальная скорость прироста является главным образом экономической категорией, определяемой комбинацией таких факторов, как, например, требуемый конечный продукт, относительная стоимость продуктивной энергии из различных кормовых источников и желательная скорость обращения капитала.

Кривая роста крупного рогатого скота в связи с возрастом по форме представляет сигмоиду; предполагают, что она состоит из двух фаз — фазы самоускоренного роста в начальный период жизни, когда рост пропорционален уже имеющейся массе (то есть массе теленка при рождении), и фазы самозамедленного роста пропорционален показателю массы, которое животное будет иметь в зрелом возрасте. Считают, что точка перегиба приходится на возраст достижения половой зрелости (Brody, 1945).

Эта закономерность подтверждается и нашими данными, которые свидетельствуют о том, что среднесуточный прирост массы тела у телок черно-пестрой породы достигает максимума к 6 месячному возрасту, а затем постепенно снижается (табл. 2).

Изучению роста и развития ремонтных телок посвящены ряд исследований (Андреев, 1998; Волкова, 2000; Горбачева и др., 2001; Жевков, 1994; Зеленина, 1998; Кравченко, 1973; Ментух, 1999; Николаева и др., 1999; Хаертдинов, 1987; Чернявский, 1994; Чохатариди и др., 1996). Вместе с тем до настоящего времени отсутствуют полные данные о росте внутренних органов при у этой группы животных при хозяйственном рационе и обогащении его макро- и микроэлементами. В связи с этим было изучено рост массы тела и развития внутренних органов ремонтных телок, выращенных на хозяйственных рационах (группа 1) и после обогащения их макро- и микроэлементами (2-я группа).

Таблица 2

Рост массы тела плодов крупного рогатого скота
в постнатальном онтогенезе

Возраст, мес.	Средн. арифм., гр.	Доверит. интервал (при P=0,05)	Среднесуточный прирост, гр.	Относительный прирост массы тела, в %
Новорожд	37110	35020,9-	376,7	36
3	82145	39199,1	500,4	76
6	145124	80265,6-	699,8	55
9	204154	84024,4	655,9	34
12	255987	141563,8-	575,9	23
15	306102	148684,2	556,8	18
18	345500	198563,2- 209744,8 254702,5- 257271,5 298452,3- 313751,7 338756,2- 352243,8	437,8	12

Результаты взвешивания животных представлены в таблице 3. Установлено, что масса тела телок второй группы выше, чем у животных первой группы на 3,8–9 кг. Достоверная разница констатируется в 12-ти и 18-месячном возрасте.

Таблица 3

Рост массы тела ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса тела (1-я гр.), кг	Доверительный интервал (P=5%)	Масса тела (2-я гр.), кг	Доверительный интервал (P=5%), кг	Разница между группами, кг
6	145,1	2,6	144,8	3,2	-0,3
9	203,2	3,6	207,9	2,2	4,7
12	259,3	3,4	265,9	2,7	6,6*
15	316,1	2,7	320,2	2,6	4,1
18	366,4	2,8	373,0	2,6	6,6*

*достоверная разница между группами (при P<5%)

При этом абсолютный прирост массы тела телок второй группы

был выше за все периоды, за исключением 15-ти суточного возраста. Относительный прирост по Броди в обеих группах с возрастом снижался, но во второй группе во все возрастные периоды он был выше, за исключением 15-ти суточного возраста. Эти показатели свидетельствуют о том, что масса тела телок второй группы увеличивается значительно быстрее.

Двухфакторный дисперсионный анализ влияния возраста (фактор А) и восполнения рациона телок минеральными элементами (фактор В) свидетельствует о том, что нулевая гипотеза опровергается в отношении обоих факторов. Установлено достоверное влияние взаимодействия факторов АВ. При этом, наибольшее влияние на рост массы тела животных оказывает возраст (99,8 %), сила влияния оптимизации рациона достигает 0,15 % и совместное влияние факторов – 0,02 %. Это свидетельствует о том, что оптимизация рациона по минеральным элементам в этот период онтогенеза является рациональным мероприятием для повышения продуктивности животных.

Живая масса животных является интегрирующим показателем роста. В тоже время важно определить, как развиваются отдельные органы и системы ремонтных телок.

Состояние кожи и шерсти является показателем общего здоровья животных, поскольку она метаболически очень активна и является самым крупным органом тела. Примерно четверть всего ежедневно потребляемого организмом белка утилизируется кожей и используется для образования новых волос и эпидермиса (Scott, 1990; Buffington, 1987). Белок также синтезируется кожными железами и помогает remodelировать дерму (Jenkinson, 1990). Кроме того, кожа является существенным компонентом иммунной системы организма. Она поддерживает активный контроль за всеми агентами, вступающими в контакт с ее поверхностью (Garthwaite, Lloyd, Thomsett, 1982). Недостаточность иммунной функции кожи приводит к различным патологиям или влияет на течение инвазионных заболеваний.

Установлено, что масса кожи телок второй группы была несколько выше (табл. 4) ($P > 0,05$), а отношение этого показателя к массе тела ниже на протяжении изученного периода онтогенеза. Корреляционный анализ показал положительную тесную связь между этими показателями в обеих группах которая достигала 0,995 и существенно не отличалась у животных разных групп.

Эта закономерность подтверждается и расчетами прироста массы кожи, которые отражают ритмический характер увеличения этих показателей. У телок второй группы абсолютный и относительный прирост массы кожи был ниже к 9-ти и 15-ти месячному возрасту и выше к 12-ти и 18-ти месяцам.

Таблица 4

Рост массы кожи ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение массы к массе тела (1 гр.), %
6	12210	235	12543	258	8,41	8,66
9	18021	354	18287	412	8,87	8,8
12	23354	445	24131	398	9,01	9,08
15	27211	456	27397	542	8,61	8,56
18	31208	356	31779	421	8,52	8,52

В тоже время рост массы скелетной мускулатуры у телок второй группы была выше и у 12-, 15- и 18-месячных животных достоверно отличалось на 4, 3 и 2 % соответственно (табл. 5). При этом отношение массы скелетной мускулатуры к массе тела с возрастом увеличивалось с 32 % (6 месяцев) до 43 % (18 месяцев). Корреляционный анализ свидетельствует о тесной положительной связи между ростом массы тела и скелетной мускулатуры ($r_1 = 0,997$ и $r_2 = 0,999$).

Таблица 5

Рост массы скелетной мускулатуры ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	46879	1452	48686	1241	32,31	33,62
9	72398	1124	73659	1132	35,63	35,43
12	97411	951	100898	948*	37,57	37,95
15	122713	864	126256	863*	38,82	39,43
18	149143	897	152304	958*	40,7	40,83

*достоверная разница между группами (при $P < 5\%$)

Наиболее интенсивно скелетная мускулатура телок второй группы растет к 12-ти и 15-ти месяцам, а к 18-ти месяцам этот показатель снижается. Тогда как у животных первой группы этот показатель возрастает

только к 18-ти месяцам после рождения.

Двухфакторный дисперсионный анализ влияния возраста (фактор А) и восполнения рациона телок минеральными элементами (фактор В) свидетельствует о том, что нулевая гипотеза опровергается в отношении обоих факторов. Достоверное влияние взаимодействия факторов АВ не установлено. При этом, наибольшее влияние на рост массы скелетной мускулатуры оказывает возраст (99,8 %), сила влияния оптимизации рациона достигает 0,13 %.

Масса жировой ткани у телок второй группы была несколько выше (табл. 6). Отношение этой ткани к массе тела с возрастом увеличивается от 0,9 % до 1,7 % и существенно не отличалось между группами. Коэффициент корреляции в обеих группах был равен + 0,97. Аналогичные закономерности отмечали и в отношении массы костей (табл. 6-8).

Таким образом, увеличение массы туш животных второй группы по сравнению с первой происходит, прежде всего, за счет увеличения скелетной мускулатуры. Именно эта ткань по интенсивности роста заметно превосходит прирост кожи, жира и кости во все изученные возрастные периоды. Особенностью роста этих тканей у телок второй группы является то, что в начальный период интенсивность роста значительно больше, а к 18-ти месячному возрасту она отстает. Но повышение скорости роста у телок первой группы не может компенсировать это отставание и по абсолютным показателям эта группа меньше.

Таблица 6

Рост массы жировой ткани ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	1312	95	1361	87	0,90	0,94
9	1871	121	1901	98	0,92	0,91
12	2711	258	2802	156	1,05	1,05
15	4289	167	4321	132	1,36	1,35
18	5912	89	6021	133	1,61	1,61

Известно, что кровь является важной и сложной тканью, осуществляющей связь отдельных органов и тканей организма между собой и внешней средой, принимающей активное участие во всех обменных процессах. Поэтому любое изменение или нарушение обмена веществ находит свое отражение в составе крови. Рост массы крови отражает ин-

тенсивность кроветворения у животных. Установлено, что масса крови телок второй группы и абсолютный прирост этого показателя были достоверно выше, начиная с 9-месячного возраста. Относительный прирост массы крови телок второй группы к 9-ти и 12-ти месячному возрастам был выше, а в последующие возрастные периоды снижался. Отношение массы этой ткани к массе тела с возрастом увеличивалось.

Таблица 7

Рост массы костей ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	19267	627	20012	702	13,28	13,82
9	27912	589	28406	687	13,74	13,66
12	35512	752	37785	598	13,7	14,21
15	41425	827	43587	957	13,11	13,61
18	48989	891	50021	1021	13,37	13,41

Двухфакторный дисперсионный анализ влияния возраста (фактор А) и восполнения рациона телок минеральными элементами (фактор

Таблица 8

Рост массы крови ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	9891	257	10271	372	6,82	7,09
9	14235	358	15302	389*	7,01	7,36
12	18654	451	20365	449*	7,19	7,66
15	23756	389	25897	524*	7,52	8,09
18	26548	402	29154	621*	7,25	7,82

* достоверная разница между группами (при P<5%)

В) свидетельствует о том, что нулевая гипотеза опровергается в отношении обоих факторов. Установлено достоверное влияние взаимо-

действия факторов АВ. При этом, наибольшее влияние на рост массы крови оказывает возраст (98,2 %), сила влияния оптимизации рациона достигает 1,47 %. Это свидетельствует о том, что оптимизация рациона минеральными веществами оказывает очень сильное влияние на кроветворение ремонтных телок. Этот факт подтверждается результатами морфологического и биохимического анализа крови.

Являясь своеобразным «депо» крови изменение массы селезенки отражает закономерности кроветворения у животных. Динамика роста массы селезенки аналогична закономерностям роста массы крови, но снижение относительного прироста у телок второй группы наступает позднее (табл. 9).

Таблица 9

Рост массы селезенки ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	357	32	368	34	0,25	0,25
9	512	51	587	42	0,25	0,28
12	589	36	698	52*	0,23	0,26
15	654	32	787	44*	0,21	0,25
18	751	54	873	45*	0,2	0,23

* достоверная разница между группами (при P<5%)

Двухфакторный дисперсионный анализ влияния возраста (фактор А) и восполнения рациона телок минеральными элементами (фактор В) свидетельствует о том, что нулевая гипотеза опровергается в отношении обоих факторов. Установлено достоверное влияние взаимодействия факторов АВ. При этом, наибольшее влияние на рост массы селезенки оказывает возраст (90,3 %), сила влияния оптимизации рациона достигает 1,84 %, что даже выше чем сила влияния этого фактора на рост массы крови. Это объясняется активной ролью этого органа в эритропозе и подтверждается гематологическими исследованиями.

Масса сердца, несомненно, связана с объемом крови. Поэтому закономерности роста этого органа близки к динамике роста массы крови и селезенки. Масса органа телок второй группы больше, чем у животных первой группы. Но достоверную разницу обнаружили начиная с 15-месячного возраста. Если масса крови по отношению к массе тела с возрастом увеличивается, то относительная масса селезенки и сердца оста-

ется постоянной или даже несколько снижается у животных первой группы. Абсолютный и относительный приросты массы сердца у телок второй группы были выше за исключением 18-ти месячного возраста (табл. 10).

Наибольшее влияние на рост массы сердца оказывает возраст (96,67 %), сила влияния оптимизации рациона достигает 2,18 %. Это свидетельствует о том, что оптимизация рациона минеральными веществами оказывает более сильное влияние на рост массы сердца по сравнению с ростом массы крови и селезенки. Обнаружена тесная связь между ростом массы сердца и крови (0,988).

Важнейшую роль в обеспечении органов и тканей кислородом наряду с кровью играют легкие. Масса этого органа у телок второй группы достоверно выше на протяжении всех изученных периодов.

Наибольшее влияние на рост массы легких оказывает возраст (96,53 %), сила влияния оптимизации рациона достигает 2,46 % и сила совместного влияния этих факторов достигает 1 %. Это свидетельствует о том, что оптимизация рациона минеральными веществами оказывает более сильное влияние на рост массы легких (табл. 11).

Таблица 10

Рост массы сердца ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	715	35	732	34	0,49	0,51
9	956	48	987	52	0,47	0,47
12	1098	56	1195	61	0,42	0,45
15	1256	76	1402	72*	0,4	0,44
18	1498	89	1644	91*	0,41	0,44

* достоверная разница между группами (при P<5%)

Таким образом, оптимизация рационов ремонтных телок существенно влияет на рост тканей и органов, выполняющих транспортную, кроветворную функции и роль газообмена. Наиболее интенсивно к 9-ти, 12-ти и 15-ти месячному возрасту растет масса крови, а к 18-ти месяцам – масса сердца. Во второй группе относительный прирост массы этих органов превышает показатели первой группы за исключением 18-ти месячного возраста.

Таблица 11

Рост массы легких ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение массы к массе тела (2 гр.), %
6	1689	41	1704	45	1,16	1,18
9	2213	47	2331	44*	1,09	1,12
12	2592	54	2742	51*	1	1,03
15	2897	52	3189	48*	0,92	1
18	3124	59	3452	57*	0,85	0,93

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Показатели роста массы печени у ремонтных телок при травяном типе кормления представлены в таблице 12. Данные таблицы свидетельствуют о том, что с возрастом животных масса органа заметно возрастает. Так, в 6-месячном возрасте масса печени равнялась 2079 и 2095 гр. у телок первой и второй групп соответственно, к 18-ти месяцам увеличилась в 2,4 и 2,5 раз. У телок второй группы масса органа была достоверно выше на 5, 6, 7 и 7 % в 9, 12, 15 и 18 месяцев.

Таблица 12

Рост массы печени ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	2079	62	2095	73	1,43	1,45
9	3217	71	3387	82*	1,58	1,63
12	3972	78	4208	64*	1,53	1,58
15	4457	94	4782	72*	1,41	1,49
18	4998	112	5321	98*	1,36	1,43

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Абсолютный и относительный прирост массы печени был выше во второй группе по сравнению со второй за исключением 18-ти месячного возраста.

Наибольшее влияние на рост массы печени оказывает возраст (98, 70%), сила влияния оптимизации рациона достигает 0,98 % и сила со-

вместного влияния этих факторов достигает 0,28 %. Это свидетельствует о том, что оптимизация рациона минеральными веществами оказывает достаточно сильное влияние на рост массы легких.

Использование в рационе объемных кормов и минеральных элементов, несомненно, отражается на росте преджелудков и, прежде всего рубца. У телок второй группы орган достоверно тяжелее начиная с 9-месячного возраста на 13, 19, 20 и 16 %.

Это отражается и показателями роста этого органа. Абсолютный и относительный прирост массы рубца значительно выше у телок второй группы, за исключением 18-ти месячного возраста (табл. 13).

Таблица 13

Рост массы рубца ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	3423	89	3412	73	2,36	2,36
9	4654	95	5237	84*	2,29	2,52
12	5438	124	6444	98*	2,1	2,42
15	6281	154	7558	121*	1,99	2,36
18	7091	172	8243	132*	1,94	2,21

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Наибольшее влияние на рост массы рубца оказывает возраст (91, 17%), сила влияния оптимизации рациона достигает 6,56 % и сила совместного влияния этих факторов достигает 2,24 %. Это свидетельствует о том, что оптимизация рациона минеральными веществами оказывает очень сильное, по сравнению с другими органами, влияние на рост массы рубца.

Характер роста массы сетки и книжки аналогичен закономерностям роста рубца (табл. 14 и 15).

Наибольшее влияние на рост массы сетки и книжки оказывает возраст (90,5 и 96,34 % соответственно), сила влияния оптимизации рациона достигает 6,82 % и 3,45 % соответственно и сила совместного влияния этих факторов достигает 0,18 % и 2,28 % соответственно. Это свидетельствует о том, что оптимизация рациона минеральными веществами оказывает очень сильное, по сравнению с другими органами, влияние на рост массы этих органов.

Результаты взвешивания сычуга и кишечника представлены в таблицах 14, 15 и 16.

лицах 14, 15 и 16.

Эти отделы желудочно-кишечного тракта, в которых происходят интенсивные процессы пищеварения, у телок второй группы достоверно тяжелее аналогичных органов телок первой группы. Причем если у животных первой группы отношение изученных отделов пищеварительной системы снижается (рубец, сычуг, тонкий кишечник) или не изменяется (печень, сетка), то аналогичные показатели телок второй группы в основном повышаются (печень, рубец, сетка) или остаются стабильными (сычуг). Относительная масса книжки у животных обеих групп повышается, а толстого отдела кишечника снижается.

Таблица 14

Рост массы сетки ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	672	35	670	31	0,46	0,46
9	943	42	1061	51*	0,46	0,51
12	1124	75	1332	78*	0,43	0,5
15	1235	92	1486	73*	0,39	0,46
18	1389	97	1615	91*	0,38	0,43

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Таблица 15

Рост массы книжки ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	1324	42	1320	47	0,91	0,91
9	1911	51	2150	58*	0,94	1,03
12	2492	73	2953	72*	0,96	1,11
15	3321	87	3996	89*	1,05	1,25
18	3935	91	4574	97*	1,07	1,23

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Таблица 16

Рост массы сычуга ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	803	35	800	31	0,55	0,55
9	1085	42	1189	51*	0,53	0,57
12	1273	75	1512	78*	0,49	0,57
15	1492	92	1795	73*	0,47	0,56
18	1661	97	1931	91*	0,45	0,52

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Двухфакторный дисперсионный анализ влияния возраста (фактор А) и восполнения рациона телок минеральными элементами (фактор В) свидетельствует о том, что нулевая гипотеза опровергается в отношении обоих факторов. Установлено достоверное влияние взаимодействия факторов АВ. При этом, наибольшее влияние на рост массы сычуга, тонкого и толстого отдела кишечника оказывает возраст (89,97 %, 91,51 % и 89,9 % соответственно), сила влияния оптимизации рациона достигает 6,78 %, 6,09 % и 7,24 % соответственно.

Таким образом, в изученный период органы пищеварения ремонтных телок интенсивно растут. Отмечали наиболее интенсивный рост печени и менее интенсивный толстого отдела кишечника. Характерно, что добавки минеральных веществ в рационы телок оказывают положительное влияние на рост органов пищеварения. Причем этот фактор оказывает максимальное действие на прирост массы рубца, сетки, сычуга и кишечника, что объясняется интенсификацией процессов полостного и пристеночного пищеварения, а также всасывания (табл. 17, 18, 19).

Таблица 17

Рост массы тонкого отдела кишечника ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	3624	38	3621	41	2,50	2,5
9	4612	52	5054	87*	2,27	2,43
12	5461	78	6486	93*	2,11	2,44
15	6452	81	7764	94*	2,04	2,42
18	7312	92	8500	98*	2	2,28

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Анализ роста массы почек свидетельствует о недостоверном влиянии оптимизации рациона по микроэлементам на этот показатель.

Таблица 18

Рост массы толстого отдела кишечника ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	1945	47	1939	52	1,34	1,34
9	2397	78	2627	67*	1,18	1,26
12	2863	81	3401	79*	1,1	1,28
15	3298	84	3969	84*	1,04	1,24
18	3584	92	4166	97*	0,98	1,12

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Таблица 19

Рост массы почек ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	517	24	531	31	0,36	0,35
9	723	37	776	44	0,36	0,37
12	815	39	841	47	0,31	0,32
15	881	42	912	51	0,28	0,28
18	924	61	941	72	0,25	0,25

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Результаты взвешивания желез внутренней секреции, непосредственно через свои гормоны, регулирующие обмен веществ и репродуктивную функцию представлены в таблицах 20, 21, 22 и 23.

Эти данные свидетельствуют о том, что достоверную разницу между группами обнаруживали только в отношении гипофиза, начиная с 9-месячного возраста. При этом, отмечали положительную тесную положительную связь увеличения массы желез и массы тела. Относительная масса желез внутренней секреции с возрастом снижалась за исключением гипофиза телок второй группы – этот показатель даже несколько увеличивался. Это подтверждалось с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Сила влияния фактора В (оптимизация рациона) в отношении массы гипофиза был максимальным для всех изученных орга-

нов – 33,92 %. Относительно высок этот показатель при анализе массы щитовидной железы – 5,09 % и очень низкий у надпочечников.

Таблица 20

Рост массы гипофиза ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %), гр.	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	0,98	0,12	0,94	0,14	0,0007	0,001
9	1,12	0,21	1,87	0,24*	0,001	0,001
12	1,42	0,37	2,14	0,15*	0,001	0,001
15	1,51	0,32	2,53	0,27*	0,000	0,001
18	1,69	0,41	2,81	0,37*	0,000	0,001

*достоверная разница между группами (при P<5%)

Таблица 21

Рост массы щитовидной железы ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	17,3	0,4	17,8	0,5	0,0119	0,012
9	19,8	0,8	20,3	0,7	0,010	0,010
12	21,4	1,2	23,4	1,4	0,008	0,009
15	23,7	1,4	25,7	1,3	0,007	0,008
18	24,5	1,8	26,4	1,9	0,007	0,007

Таблица 22

Рост массы надпочечников ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	19,4	0,4	20,1	0,5	0,0134	0,014
9	21,5	0,6	22,7	0,5	0,011	0,011
12	29,3	0,7	31,4	0,4	0,011	0,012
15	31,3	0,8	32,3	0,7	0,010	0,010
18	33,7	0,7	31,9	0,8	0,009	0,009

23. Относительный прирост массы тела и массы тканей и органов ремонтных телок в % по Броди

Возраст, мес.	Группы животных	Тело	Кожа	Мышцы	Жир	Кости	Кровь	Селезенка	Сердце	Легкие
9	1	33,4	38,4	42,8	35,1	36,6	36	35,7	28,8	26,9
	2	35,6	37,3	40,8	33,1	34,7	39,3	45,9	29,7	31,1
12	1	24,3	25,8	29,5	36,7	24,2	26,9	14	13,8	15,8
	2	24,5	27,6	31,2	38,3	28,3	28,4	17,3	19,1	16,2
15	1	19,7	15,3	23	45,1	15,4	24,1	10,5	13,4	11,1
	2	18,5	12,7	22,3	42,7	14,3	23,9	12	15,9	15,1
18	1	14,7	13,7	19,4	31,8	16,7	11,1	13,8	17,6	7,5
	2	15,2	14,8	18,7	32,9	13,7	11,8	10,4	15,9	7,9

24. Относительный прирост массы тела и массы тканей и органов ремонтных телок в % по Броди

Возраст, мес.	Группы животных	Тело	Печень	Рубец	Сетка	Книжка	Сычуг	Тонкий кишечн.	Толстый кишечник	Почки
9	1	33,4	43	30,5	33,6	36,3	29,9	24	20,8	33,2
	2	35,6	47,1	42,2	45,2	47,8	39,1	33	30,1	37,5
12	1	24,3	21	15,5	17,5	26,4	15,9	16,9	17,7	12
	2	24,5	21,6	20,7	22,6	31,5	23,9	24,8	25,7	8
15	1	19,7	11,5	14,4	9,4	28,5	15,8	16,6	14,1	7,8
	2	18,5	12,8	15,9	10,9	30	17,1	17,9	15,4	8,1
18	1	14,7	11,4	12,1	11,7	16,9	10,7	12,5	8,3	4,8
	2	15,2	10,7	8,7	8,3	13,5	7,3	9,1	4,8	3,1

2. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЯИЧНИКОВ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В ОНТОГЕНЕЗЕ

2.1. Органогенез овариальных желез

Формирующиеся гонады вначале обладают лабильной организацией, которая в дальнейшем дифференцируется в яичники или семенники. Дивергентная дифференцировка половой системы является сложным процессом, включающим большое число различных механизмов, реализующихся на протяжении нескольких стадий развития (Карлсон, 1983; Дыбан, 1988; Clarke, 1982; Jabb et al., 1985). Выяснение этих механизмов позволит ясно определять причины патологии репродуктивной системы и целенаправленно профилактировать эти заболевания.

В настоящее время имеется три основных гипотезы о механизмах дифференцировки гонад: гормональная, о дифференциальном росте и о ведущей роли НУ-антигена, локализованного на клеточных поверхностях половых клеток (Волкова, 1983; Hunter, 1980). Ни одна из них полностью не объясняет многих аспектов органогенеза половой системы и нарушений ее развития. Наиболее перспективной представляется гипотеза, согласно которой первичный пол у млекопитающих определяется присутствием или отсутствием НУ-антигена на плазматической мембране половых клеток (Wachtel et al., 1975).

Первым важным этапом половой дифференцировки следует считать момент оплодотворения, когда привнесенная сперматозоидом половая хромосома определяет генетический пол зиготы. При этом самцы гетерогаметны (XY), а самки гомогаметны (XX).

Преобразование недифференцированной гонады в семенники осуществляется действием так называемого НУ-антигена, который синтезируется в ответ на наличие Y-хромосомы (Nakahori, 1989; Weissenbach a. Rouyer, 1990). Отсутствие этого антигена приводит к формированию яичников независимо от набора половых хромосом (XX или XY). Экспериментальная индукция недостаточности H-Y-рецепторов с помощью антител на XY-гонадных клетках в итоге приводит к формированию фолликулов яичника. Появление XX-гонадных клеток с НУ-антигеном приводит к образованию структур сходных с семенными канальцами яичек (Ohno, 1978). Преобразование гонад в семенники или яичники завершает следующую критическую стадию половой дифференцировки, а именно стадию установления гонадного пола. Следующим наглядным этапом является становление морфологических признаков пола (соматического пола). У раннего зародыша имеются две пары потенциальных половых протоков. Одна из них - мезонефрические протоки, продол-

жающие существовать после дегенерации мезонефроза, и другая пара только что сформировавшихся протоков - парамезонефрические (мюллеровы) протоки (Inomata et al., 1989). Под влиянием гормона семенников тестостерона, секретлируемого клетками Лейдига, мезонефрические протоки развиваются в семявыводящие каналы, соединяющие семенники с мочеиспускательным каналом. От действия тестостерона зависит развитие предстательной и пузырьковидной желез. Потенциально женские парамезонефрические протоки дегенерируют под влиянием другого гормона семенников зародыша - мюллерова ингибирующего фактора, который синтезируется клетками Сертолли (Parker, 1990). Возможно этот же фактор ингибирует развитие яичников (Vigier, 1987). Гонады генетически женского зародыша не секретлируют тестостерон и мюллеров ингибирующий фактор. При этом мезонефрические протоки дегенерируют, а парамезонефрические развиваются в яйцепроводы, матку и часть влагалища (Jost, 1972). Наружные половые органы также закладываются в морфологически индифферентном виде, но в дальнейшем развиваются в мужские (под влиянием тестостерона) или в женские гениталии. Окончательная половая дифференцировка происходит в пубертатный период, когда тело приобретает характерные для взрослой самки или самца формы и появляются вторичные половые признаки, развитие которых определяется специфическим влиянием половых гормонов. На каждой стадии могут возникнуть нарушения механизмов, определяющих половую дифференцировку, что приведет к будущей патологии и бесплодию.

Зачатки гонад возникают у млекопитающих в виде утолщений (так называемых половых валиков) на вентральной стороне мезонефроса. Индифферентный зачаток гонады содержит первичные половые клетки, а также три типа соматических элементов: клетки целомического эпителия, мезенхимы и мезонефроса. Мезонефрос оказывает существенное влияние на пути дальнейшей дифференцировки как соматических элементов в зачатках гонады, так и половых клеток (Gomercic, 1975; Harrison, Weir, 1977; Mauleon, 1978; Zamboni et al., 1980; Friedkalns, 1981; Byskov, 1982).

Существуют видовые особенности строения закладки яичника. У некоторых видов (мышь, крыса, человек) на ранних стадиях развития зачаток яичника представляет собой компактный орган из-за того, что внедряющиеся в зачаток клетки мезонефроса перемешиваются с половыми клетками и образуют слабо ограниченные скопления лишь в центре яичника. У этих млекопитающих зачатки яичника на начальных стадиях развития еще неспособны синтезировать стероиды, а половые клетки рано вступают в мейоз. Таких млекопитающих называют "вида-

ми с незамедлительным мейозом" (Byskov, 1979, 1982).

У других млекопитающих (крупный рогатый скот, овцы, свиньи, кролики, хорьки, лошади и др.) зачаток яичника очень рано начинает продуцировать стероиды, т.е. это происходит задолго до формирования фолликулов. У этих животных в зачатке яичника вначале формируются клеточные тяжи, в состав которых входят как соматические клетки, так и оогонии. Эти тяжи возникают вскоре после формирования половых валиков, и по гистологическому строению зачаток гонады женского и мужского пола становятся весьма схожими. Единственным критерием, позволяющим различить пол зачатка гонады, является наличие в зачатке тестискула Лейдиговских клеток, что заметно только при гистологическом исследовании (Byskov et al., 1985).

Полученные данные свидетельствуют о том, что формирование индифферентной гонады у крупного рогатого скота происходит на 4 неделе у эмбрионов длиной 8-11 мм. В этот период зачатки гонад в виде тонких, длинных полосок находятся в вентральной части мезонефросов. Дальнейшее формирование гонады связано с ростом эпителиоцитов целомического эпителия в подлежащую мезенхиму и миграцией гоноцитов - первичных половых клеток. Первые гоноциты в зачатках гонад крупного рогатого скота обнаружены у эмбрионов длиной 13мм., что соответствует возрасту 30-31 суток (Попов и др., 1994; T.Sakai, 1955).

Дифференциация гонад в сторону яичников у эмбрионов крупного рогатого скота начинается в конце зародышевого этапа (Техвер, 1968; Хонина, 1984; Erickson, 1966; Gomercic, 1975; Mauleon, 1978). К 30 суткам зачатки гонад имеют вид небольших мезотелиомезенхимных валиков выступающих над медиальной поверхностью мезонефроса. Гонада за счет разрастания эпителия и мезенхимной основы увеличивается в размерах. К концу зародышевого этапа (35 суток) гонада представлена зачатковым эпителием, мезенхимой, формирующимися эпителиальными тяжами и гоноцитами (Хонина, 1984). В этот период развивается сеть яичника из клеток мезонефрического происхождения, которые иммигрируют в развивающиеся гонады эмбриона (Wenzel a. Odendhal, 1985).

По мнению Л.Ф.Курило (1985) у 6 недельного эмбриона крупного рогатого скота гонады уже дифференцированы по полу. Вся толща яичника, от покровного эпителия до мезонефроса, на котором яичник локализован, занята корковым веществом. К концу 6 - началу 7 недели происходит отделение яичника от мезонефроса и формирование мезовария - сосудистой ножки яичника.

Половая дифференциация яичников заканчивается у 1.5 месячных плодов, когда половые железы уже отделены от мезонефроза, связаны с последним воротами яичника и их можно отличить от тестисов по гис-

тологическим признакам (Теплякова, 1987; Erickson, 1966). Более позднюю дифференцировку установили Б.П.Хватов (1955) и Ш.Е.Чхартишвили (1961) - у 2-месячных, А.Л.Д.Литвинова (1954) - 3-месячных плодов.

Во время предплодного этапа (35 - 60 суток) в яичниках происходит интенсивное формирование коркового вещества. Наблюдается активизация формирования примордиальных фолликулов (Хонина, 1984). Длина органа достигает 5 мм, а ширина 2 мм (Небогатиков Г.В. и др., 1980).

Таблица 25

Органометрические показатели роста овариальных желез крупного рогатого скота в онтогенезе

Возраст Мес.	Масса яичника гр.	Авторы	Размеры (мм) Длина * ширина * высота	Авторы
2 мес.			5 * 2	Небогатиков и др., 1980
3 мес.	0,019 0,029- 0,49 0,01	Садовский, Телегин, 1976 Бирих, Удовин, 1972	5-7*3*2 3*2 4,3- 5,9*2,2- 3,1*1,7-3,1	Садовский, Телегин, 1976 Литвинова, 1964 Теплякова, 1987 Бирих, Удовин, 1972
		Небогатиков и др., 1980	5-7*3-4*3 7,5*2,6	Небогатиков и др., 1980
4 мес.	0,04- 0,08	Лисевич, 1970; Бирих, Удовин, 1972; Садовский, Телегин, 1976	7,6-9*3,5- 4,2*3-4,2	Хватов, 1955; Бирих, Удовин, 1972; Садовский, Телегин, 1976; Теплякова, 1987
4,5 мес.	0,02	Небогатиков и др., 1980	8,5*3,3	Небогатиков и др., 1980
5 мес.	0,06- 0,07	Садовский, Телегин, 1976	9,5*5*3,5	Садовский, Телегин, 1976
6 мес.	0,107- 0,114 0,064-	Садовский, Телегин, 1976	10*5*4	Садовский, Телегин, 1976
			7-9*3-5*3-	Бирих, Удовин,

Продолжение таблицы 25

	0,095 0,07	Бирих, Удовин, 1972	5 10,5*3,6	1972 Небогатиков и др., 1980
		Небогатиков и др., 1980		
7 мес.	0,138- 0,230 0,15	Лисевич, 1970; Садовский, Телегин, 1976; Теплякова, 1987	9-12*5- 6,5*3,8-48	Лисевич, 1970; Садовский, Телегин, 1976; Теплякова, 1987
		Небогатиков и др., 1980	11,5*3,9	Небогатиков и др., 1980
8 мес.	0,18- 0,19	Садовский, Телегин, 1976	13*6-7*4-5	Садовский, Телегин, 1976
		Небогатиков и др., 1980	14*4	Небогатиков и др., 1976
9 мес.	0,3 1,8	Садовский, Телегин, 1976; Небогатиков и др., 1980	12-15*7- 8,5*4,5-6,2	Литвинова, 1964; Бирих, Удовин, 1972; Садовский, Телегин, 1976; Теплякова, 1987
			17*5	Небогатиков и др., 1980
Новорожденные.	0,25- 1,12 0,44	Бирих, Удовин, 1972; Некрасов и др., 1991; Desjardis, Hafs, 1969 Некрасов и др., 1991	-	-
18 мес.	8,1	Некрасов и др., 1991	-	-
Корова	10	Больш, 1953	25*52	Больш, 1953

По нашим данным зачатки гонад у крупного рогатого скота появляются в конце зародышевого этапа развития (от 20 до 34 суток пренатального онтогенеза). В начале отмечается пролиферация целомического эпителия на вентромедиальной поверхности мезонефроса. При этом он становится ложномногоклеточным. Ядра эпителиоцитов овальные или округлые. Располагаются апикально или базально, содержат 2 - 3 ядрышка. Хроматин мелкодисперсный. Видны фигуры митоза.

В дальнейшем, в результате деления мезенхимных и эпителиальных клеток, закладки гонад выявляются в виде небольших утолщений на вентромедиальной поверхности мезонефроса. Эпителий на их поверхности сохраняет многорядность расположения ядер. Последние имеют овальную или каплевидную форму, структурированный хроматин. От подлежащей ткани эпителий отделен хорошо сформированной базальной мембраной, которая дает положительную реакцию на гликопротеиды. На апикальных поверхностях клеток эпителия видны секреторные гранулы, содержащие белково-углеводные компоненты и являющиеся продуктом апокриновой секреции.

Под базальной мембраной располагаются небольшие отростчатые клетки с более темными, чем у эпителиоцитов ядрами и светлой цитоплазмой. Гистохимические исследования свидетельствуют о накоплении в мезенхиме гиалуронатов. Среди соматических клеток нередко затруднительно обнаружить половые элементы. Последние отличаются от мезенхимоцитов большими размерами, округлой или овальной формой, крупным пузыревидным ядром с шаровидным ядрышком и сетевидным хроматином. Ядра оогоний обычно расположены эксцентрично, цитоплазма оптически пустая, а гистохимически в ней выявляется высокое содержание гликогена, рибонуклеопротеидов и щелочной фосфатазы.

Таким образом, в недифференцированной гонаде зародышей коров имеются: целомический эпителий, мезенхимная основа, формирующиеся синусоидные капилляры и единичные оогонии. Эпителиоциты и мезенхимоциты активно митотически делятся, за счет чего гонады быстро растут и становятся самостоятельными органами.

У 34 - 45 суточных предплодов первичную почку составляют уже регрессирующие каналы, мезонефротические и парамезонефротические протоки. Мезонефротический проток начинает дегенерировать на ранних стадиях развития плода.

Практически весь яичник, от покровного эпителия до мезонефроса, на котором яичник локализован, занят корковым веществом. Оно состоит из мелких клеток мезенхимы, между которыми располагаются более крупные и округлые половые клетки. На границе коркового вещества с мезонефросом по всей длине яичника проходит зона более плотно расположенных клеток мезонефральной мезенхимы, представляющих зачаток мозгового вещества.

По мере роста гонады происходит выпячивание валика. Постепенно появляющиеся и углубляющиеся борозды отделяют гонаду от первичной почки с латеральной стороны и от зачатка надпочечника с дорсомедиальной стороны. Таким образом, появляется брыжейка гонады (прил. 1, рис. 1). Последняя остается связанной только со средней ча-

стью первичной почки. В середине ножки обнаруживается большое количество сосудов, формирующих сосудистую сеть. Клетки мезонефросной ножки мелкие, ядра их различной формы, окрашиваются более интенсивно основными красителями по сравнению с клетками гонады.

Между хилусом и корковым веществом, в зоне сгущения мезонефральных клеток начинают выявляться трубочки сети яичника. Между зоной, занимаемой сетью яичника, и корковым веществом появляется прослойка из соединительнотканых элементов, интенсифицируется процесс васкуляризации коркового вещества. Этот период характеризуется активным развитием соединительнотканной стромы мозгового вещества, выражающимся в прорастании тяжелой соединительной ткани из мезовария в корковое вещество. В этом же направлении проходят тяжи мезонефральных клеток.

В литературе описаны картины разрастания покровного эпителия вглубь яичника между мезенхимными клетками и формирования так называемых "эпителиальных тяжей". Подобных образований мы не наблюдали. Напротив, многорядность расположения ядер в покровном эпителии не так выражена, как в предыдущие сроки и эпителиальные клетки расположены более равномерно. В области брыжейки гонады эпителиоциты расположены в один ряд и имеют уплощенную форму.

В случае развития из индифферентной гонады половой железы самца у зародышей 34 - 45 суточного возраста начинается быстро происходящий процесс образования в паренхиме гонады клеточных тяжей, состоящих из целомического эпителия, погружающегося в мезенхиму, и гоноцитов. Эти клеточные тяжи являются зачатками будущих семенных канальцев.

Таким образом, раннепредплодная стадия предплодного этапа (34 - 45 суток) характеризуется формированием основных структур яичника (мезовариума, сети яичника, коркового и мозгового вещества, покровного эпителия) и начала активного митотического деления оогоний. В эмбриональной гонаде 34 суточных предплодов начинается процесс дивергентной дифференцировки пола, который завершается к 45 суткам развития. Это третья критическая фаза развития, в период которой могут возникнуть различные аномалии. Второй критической фазой является этап миграции оогоний в зачатки гонад, во время которой неблагоприятные факторы внутренней и внешней среды могут привести к их стерильности.

Для расчета объема яичника ранних стадий пренатального онтогенеза получали серийные срезы, и после реконструкции определяли длину и диаметр органа с учетом величины усадки тканей (Сковородин, Мартынов, 1996). Затем, по формуле S. Selby (1975) определяли

объем органа. Овариальные железы этой стадии имеют объем $0,49 + 0,07$ мм³. Кортикальный слой занимает 87,51 %, а мозговой только 12,49 % (таблица 26).

В позднепредплодной стадии (45 - 60 суток) происходит активный процесс размножения половых клеток. Покровный эпителий принимает более упорядоченное строение и становится однослойным цилиндрическим. Ядра его уменьшаются, и в них увеличивается количество гетерохроматина. От этого ядра кажутся более темными. Ядрышки не видны или имеются единичные (прил. 1, рис. 2).

При электронно-микроскопическом исследовании установили наличие в поверхностном эпителии микроворсинок. Вероятно, это выпячивания поверхностного эпителия, что свидетельствует о мезотелиальном характере ткани. В поверхностном эпителии присутствуют такие органеллы, как комплекс Гольджи, митохондрии с кристами, элементы эндоплазматической сети, некоторое число групп рибосом, центриолы и филаментов. Эти органеллы накапливаются во время дифференцировки. Одновременно, в цитоплазме и ядре происходит увеличение электронной плотности. Увеличивается количество рибосом. Митохондрии варьируют по форме от круглой до продолговатой. Хорошо развита базальная пластинка, которая видна уже к 45 суткам развития. Гистохимически в покровном эпителии обнаруживается значительное количество суданофильных жировых телец.

Во время этой стадии можно четко отличить мозговое и корковое вещество. Последнее характеризуется концентрацией в нем оогоний, которые находятся в рыхлой соединительной ткани. Отмечается тенденция образования групп половых клеток. Митотическая активность высокая.

На ультраструктурном уровне половые клетки можно легко отличить от прегранулезных по более крупному размеру и свойствам цитоплазмы. Они обычно округлые или овальные. Содержат крупное ядро округлой, сферической или овальной формы, которое расположено эксцентрично. Цитоплазма герминальных клеток (или оогоний) имеет крупный комплекс Гольджи, митохондрии, фосфолипидные тельца, элементы шероховатой и гладкой эндоплазматической сети, несколько свободных рибосом, а также очень нежный гранулярный материал.

Фолликулярные (или прегранулезные) клетки, которые происходят от индифферентных мезенхимальных или стромальных клеток, располагаются в тесной связи с герминальными клетками. Цитоплазма фолликулярных клеток имеет хорошо развитый комплекс Гольджи, гранулярную эндоплазматическую сеть, свободные рибосомы, округлые или овальные митохондрии и тонкую гранулярную субстанцию.

Органеллы равномерно распределены в цитоплазме, включая фолликулярные клеточные отростки. Это приводит к тому, что электронная плотность в прегранулезных клетках выше, чем в герминальных. Митохондрии фолликулярных клеток также более электроноплотные, чем таковые в герминальных клетках и содержат больше крист. Ядра фолликулярных клеток овальные или удлиненные, имеют неравномерные контуры. Хроматин в нуклеоплазме распределен случайно. Ядра фолликулярных клеток имеют одно или два ядрышка. Они имеют неодинаковую структуру, что свидетельствует о разных стадиях метаболизма в отношении продукции рибосом.

Между группами половых клеток начинают формироваться соединительнотканые прослойки. Фибробластоподобные клетки происходят от мезенхимных и окружают группы оогоний. Их цитоплазма содержит элементы эндоплазматической сети. Ядра стромальных клеток содержат массу гетерохроматина. На границе коркового и мозгового вещества ооциты более крупные.

Формируется сосудистая система. В мозговом веществе находятся более крупные сосуды, которые, разветвляясь, проникают в корковое вещество. В мозговом веществе четко выражены две зоны: поверхностная, более светлая, и оптически плотная. Последняя содержит $29,00 + 3,48$ половых клеток на стандартной площади среза. Это преимущественно оогонии. Кроме того, здесь формируется сеть яичника в виде эпителиальных тяжей. Видимо, миграция половых клеток идет разными путями, в том числе и через сосуды мозгового вещества.

В этой стадии объем яичника увеличился в 3,2 раза и достигает $1,57 + 0,18$ мм³ (таблица 26). При этом корковое вещество занимает 46,7 % объема яичника, мозговое - 53,3 %. По сравнению с предыдущей стадией увеличивается объем мозгового вещества. Корковое вещество растет преимущественно за счет деления половых клеток, количество которых на стандартной площади среза увеличилось почти в шесть раз.

В раннеплодную стадию (60 - 90 суток) яичник увеличивается в объеме в 18 раз (табл. 26). Относительный прирост величины органа в это время достигает максимальной величины за весь период онтогенеза - 200 %. Овариальные железы приобретают форму бутона. Это происходит в результате мощного развития коркового вещества, объем которого увеличивается более чем в 20 раз (табл. 26). Что объясняется размножением генеративных и стромальных элементов, в результате чего в корковом веществе появляются новые структуры, так называемые "яйценозные шары" - скопление половых клеток, окруженных тонкими прослойками соединительной ткани и прегранулезных клеток.

Таблица 26

Морфометрические показатели яичников эмбрионов коров

Показатель	Возраст, сутки		
	34 - 45	45 - 60	60 - 90
Объем яичника, мм ³	0,49±0,07	1,57±0,18	28,3±6,6
Абсолютный прирост объема яичника, мм ³	-	1,08	26,73
Относительный прирост, %	-	104,85	200,00
Относительный объем коркового вещества, %	87,5	46,7	71,4
Относительный объем мозгового вещества, %	12,5	53,3	28,6

Покровный эпителий однослойный, ядра крупные с ядрышком. В некоторых участках покровный эпителий образует небольшие вдавления. Под покровным эпителием расположены оогонии, не имеющие признаков деления. В более глубоких слоях расположены яйценозные шары, окруженные тонкими прослойками соединительной ткани, содержащей кровеносные сосуды. Оогонии, образующие яйценозные шары, находятся на разных стадиях деления. У некоторых хромосомы конденсированы. Другие, более крупные клетки, содержат диспергированный гетерохроматин, а третьи - сформированные хромосомы (прелептотенная стадия конденсации и деконденсации хромосом). На границе коркового и мозгового вещества появляются фолликулы, т.е. ооциты, окруженные слоем фолликулярных клеток. Встречаются чаще не один ооцит, а 2 - 3 половые клетки, окруженные фолликулярным эпителием. Состояние хромосомного аппарата свидетельствует о стадии диплотены.

С преобразованием герминальных клеток в примордиальные ооциты появляются значительные цитоплазматические изменения. Прежде всего, происходит увеличение и дифференциация органелл. Кроме того, появляется несколько новых органелл. Цитоплазма примордиальных ооцитов обычно содержит крупный парануклеарный комплекс (желтковый ядерный комплекс). Это наиболее характерная структура для примордиальных ооцитов.

Мозговой слой развит слабо и занимает всего 28,6 % объема яичника. Хотя он увеличивается в объеме и достигает в абсолютных показателях 7,25 мм³, скорость роста снижается и относительный прирост меньше, чем во время предыдущей стадии. В нем можно найти крупные кровеносные сосуды и отдельные оогонии. Можно обнаружить каналы внутрияичниковой и соединяющей части сети яичника. Последняя ле-

жит отдельно, за пределом овариальной железы и выстлана однослойным эпителием. При окраске по Романовскому около кровеносных сосудов мозгового вещества выявляются лаброциты, которые имеют типичную структуру. Таким образом, начинается сложный процесс внутриорганной регуляции, в том числе за счет клеток APUD-системы.

К 3 месяцам яичники имеют массу 0,019 г, длину 5-7 мм, ширину 3 мм и высоту 2 мм (Садовский, Телегин, 1975). По данным Л.Д. Литвиновой (1964) орган достигал 3 мм в длину и 2 мм в ширину. Н.П. Теплякова (1987) описывает следующие размеры яичников 1.5-3 мес. плодов: длина - 4.3-5.9 мм, ширина - 2.2-3.1 мм и толщина - 1.7-3.1 мм. В.К.Бирих и Г.Н.Удовин (1972) обнаруживали овариальную железу массой 29-49 мг и размером 0.5-0.7 * 0.3-0.4 * 0.3 см. У 95-97 суточных плодов Г.В.Небогатиков и др. (1980) находили яичники массой 0.01 г, длиной 7.5 мм и шириной 2.6 мм.

У 4 месячных плодов масса яичников был 0.04-0.08 г (Лисевич, 1970; Бирих, Удовин, 1972; Садовский, Телегин, 1975), длина - 7.6-9 мм, ширина - 3.5-4.2 мм, высота - 3-4.2 мм (Хватов, 1955; Бирих, Удовин, 1972; Садовский, Телегин, 1975; Теплякова, 1987). У 135-140 суточных плодов яичники достигали массы 0.02 г, длины 8.5 мм и ширины 3.3 мм (Небогатиков и др., 1980).

У 5 месячных плодов масса была яичников 0.06-0.07 г, длина - 9.5 мм, ширина - 0.5 мм, высота - 3.5 мм (Садовский, Телегин, 1975).

У 6 месячных плодов вес яичника достигает 0.107-0.114 г, длина - 10 мм, ширина - 0,5 мм, высота - 0.4 (Садовский, Телегин, 1975). В.К.Бирих и Г.Н.Удовин (1972) у 6-7 месячных плодов обнаруживали яичники массой 64 - 95 мг и размерами 0.7-0.9*0.3-0.5*0.3-0.5 см. У 170-173 суточных плодов яичник достигал массы 0.07 г, 10.5 мм длины и 3.6 мм ширины (Небогатиков и др., 1980).

У 7 месячных плодов масса яичников достигает 0.138-0.230 г, длина - 9-12 мм, ширина - 5-6.5 мм, высота - 3.8-4.8 мм (Лисевич, 1970; Садовский, Телегин, 1975; Теплякова, 1987). Яичники бобовидные с углублением в воротах, гладкие, серо-белого цвета. У 190-217 суточных плодов овариальные железы достигали массы 0.15 г, длины 11.5 мм и ширины 3.9 мм (Небогатиков и др., 1980).

Масса яичника 8 месячного плода достигает 0.180-0.190 г, длина - 13 мм, ширина - 6-7 мм, высота - 4-5 мм (Садовский, Телегин, 1975). По данным Г.В.Небогатикова и др. (1980) этот орган у 240 суточных плодов может достигать массы 1.4 г, длины - 14 мм и ширины - 4 мм.

Масса яичников 9 месячных плодов достигает 0.3 г. Необходимо отметить, что в этот период эмбриогенеза максимальный месячный прирост массы отмечается в 9 мес. возрасте, а максимальный относи-

тельный прирост в 4 месячном. Длина органа в этот период достигает 12-15 мм. Максимальный абсолютный и относительный прирост отмечается в 4 мес. возрасте. Ширина органа достигает 7-8,5 мм. Максимальный абсолютный прирост по этому показателю отмечали в 8 мес. возрасте, а максимальный относительный прирост - в 4 мес. (Литвинова, 1964; Бирих, Удовин, 1972; Садовский, Телегин, 1975; Теплякова, 1987). Высота органа достигает 4.5-6.2 мм (Бирих, Удовин, 1972; Садовский, Телегин, 1975; Теплякова, 1987). По данным Г.В.Небогатикова и др. (1980) масса органа у 282 суточных плодов была 1.8 г, длина - 17 мм, а ширина - 5 мм.

По нашим данным масса яичника на протяжении изученного периода онтогенеза увеличивалась неравномерно (табл. 27). До рождения среднемесячный прирост массы яичника к 4, 5 и 6 месячному возрасту одинаков и составлял 0,03 г, к 7 и 8 месяцам этот показатель увеличивался (0,09 и 0,19 г в месяц соответственно), а к 9 месяцам опять снижался.

Аналогичные закономерности отмечали при расчете относительного прироста массы яичника (табл. 27). Так к 7 и 8 месячному возрасту внутриутробного развития этот показатель увеличивался приблизительно в 2 раза, а к 9 месяцам - снижался более чем в 3 раза.

Таблица 27

Рост массы яичника плодов крупного рогатого скота в пренатальном онтогенезе

Возраст мес.	Средн. арифм. гр.	Доверит. интервал (при P=0,05)	Средне-суточный привес, гр.	Относительный прирост массы в %
3	0,03	0,02-0,04	-	-
4	0,06	0,04-0,08	0,03	67
5	0,09	0,07-0,11	0,03	38
6	0,12	0,10-0,14	0,03	27
7	0,21	0,18-0,24	0,09	54
8	0,4	0,31-0,49	0,19	62
9	0,48	0,39-0,57	0,07	17
ново-рожд.	0,66	0,48-0,84	0,18	32

Объем яичника (табл. 28) также увеличивался неравномерно. Периоды подъема отмечали к 7 и 8 месяцам пренатального онтогенеза и к 6, 9, 12 месяцам после рождения.

Таблица 28

Рост объема яичника плодов крупного рогатого скота в пренатальном онтогенезе

Возраст мес.	Средн. арифм. мм ³	Доверит. интервал (при P=0,05)	Средне-суточный прирост, мм ³ .	Относительный прирост, в %
3	28,3	21,7-34,9	-	-
4	58	49,3-66,7	29,7	69
5	72,7	66,5-78,9	14,7	22
6	74,8	65,6-84,0	2,1	3
7	137,4	121,1-153,7	62,6	59
8	228,4	191,5-265,3	91,3	50
9	271,5	236,7-306,3	43,1	17
ново-рожд.	360,6	260,1-461,1	89,1	28

Таким образом, наиболее интенсивно масса яичника 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, тогда как масса яичника всего лишь в 21 раз, а объем органа - в 25 раз.

Результаты исследований большинства авторов подтверждают наличие асимметрии в развитии яичников крупного рогатого скота. С целью уточнения этого положения, мы подсчитали среднюю массу и объем правого и левого яичников начиная с 3-мес. возраста. Установили достоверную разницу (при P<0,05) между этими показателями. Правый яичник, по нашим данным, тяжелее и крупнее, чем левый. Особенно это выражено начиная с 7 мес. возраста плода, когда интенсивно развиваются полостные фолликулы.

С помощью однофакторного регрессионного анализа мы определили уравнения, где зависимой переменной (Y) служили показатели роста массы и объема яичников, а в качестве независимой переменной (X) - возраст животного. Регрессия между изученными показателями наиболее точно отражалась уравнением параболы второго порядка - $Y = A_0 + A_1 * X + A_2 * X^2$. Эти формулы позволяют достаточно точно определить ожидаемые (выровненные) показатели изученных органов от 3 месяцев внутриутробного развития до рождения, если известен возраст животного.

$$\text{Масса яичника: } 0,1691 - 0,08446 * X + 0,01339 * X^2$$

Объем яичника: $89,88 - 37,45 * X + 6,47 * X^2$

Существует вульгарное представление о том, что репродуктивная система препубертатных животных не функционирует и находится как бы в состоянии "анабиоза" до того момента когда начнется половое созревание. В действительности эти органы интенсивно развиваются и функционируют, оказывая тем самым влияние на рост и развитие других систем и органов.

Яичники новорожденных телочек достигают значительных размеров и массы (14 * 8 * 5 мм и 250 - 1120 мг) (Бирих, Удовин, 1972; Некрасов и др., 1991; Desjardins a. Hafs, 1969).

В дальнейшем происходит интенсивный рост органов размножения, скорость которого находится в обратной зависимости от такового во время внутриутробного периода и степени их морфофункционального развития к моменту рождения (Эктов, 1951; Малигонов, Расходов, 1968).

Развитие половых органов в постнатальном онтогенезе протекает неравномерно (Солсбери и Ван-Демарк, 1966; Шипилов, 1977; Сысоев, 1978). Т. Sakai (1955) считал, что увеличение объема яичника во время пренатального онтогенеза происходит линейно. С. Desjardins и H. Hafs (1969) выделяли три периода роста овариальных желез у телок от рождения до 12 месячного возраста. До 5 месячного возраста отмечается интенсивный относительный рост массы овариальных желез, скорость которого в четыре раза больше, чем рост массы тела. Это объясняется появлением значительного количества полостных фолликулов в органе. Второй период, от 5 до 8 месячного возраста, характеризовался снижением темпов роста массы органа, что объясняется продолжающимся ростом соединительнотканной стромы яичника, за счет чего снижается число антральных фолликулов. Затем опять наступает ускорение роста массы яичника, что связано с появлением эстральных циклов, формированием крупных полостных фолликулов и желтых тел. Таким образом, масса яичника у телок увеличивается по сравнению с массой тела более быстро, в то время как например у крыс эти процессы после рождения идут параллельно (Desjardins et al., 1968).

По нашим данным масса яичников на протяжении постнатального периода онтогенеза увеличивалась неравномерно. После рождения прирост массы значительно увеличивался к 6, 9 и особенно к 12 месяцам постнатального онтогенеза, а в дальнейшем снижался.

Аналогичные закономерности отмечали при расчете относительного прироста массы яичника. После рождения относительный прирост увеличивался к 6, 9 и 12 месяцам.

Объем яичника также увеличивался неравномерно. Периоды подъема отмечали к 6, 9, 12 месяцам после рождения.

Таким образом, наиболее интенсивно масса яичника увеличивалась до рождения в период, когда в яичниках активизировался фолликулогенез и появлялись крупные полостные фолликулы. После рождения интенсивный рост органов отмечали при формировании полноценных половых циклов, когда формируются Граафовы пузырьки и желтые тела полового цикла. Для того чтобы сравнить скорость роста массы тела, массы и объема яичника мы принимали начальные показатели внутриутробного (3 мес.) и постнатального периодов (новорожденные) за единицу и рассчитывали коэффициент роста (КР) за эти сроки онтогенеза (Некрасов и др., 1991).

За изученный срок внутриутробного развития масса тела плодов выросла в 171 раз, тогда как масса яичника всего лишь в 21 раз, а объем органа - в 25 раз. 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.

Таблица 29

Рост массы яичника телок в постнатальном онтогенезе

Возраст мес.	Средн. арифм. гр.	Доверит. интервал (при P=0,05)	Средне-суточный привес, гр.	Относительный прирост массы в %
новорожд.	0,66	0,48-0,84	0,18	32
3	1,12	1,04-1,20	0,15	50
6	4,23	4,02-4,44	1,03	117
9	7,41	7,13-7,69	1,07	55
12	17,54	17,11-17,97	3,37	81
15	19,68	19,08-20,28	0,73	12
18	22,32	21,98-22,66	0,87	12

Таким образом, наши данные свидетельствуют о том, что яичники относятся к органам, скорость роста которых в постнатальном онтогенезе находится в обратной зависимости от скорости роста во время внутриутробного периода и степени их морфофункционального развития к моменту рождения (Эктов, 1951; Малигонов, Расходов, 1968). Кроме того, мы установили, что рост овариальных желез неравномерен в различные сроки онтогенеза и интенсификация этого процесса связана, прежде всего, с увеличением роста полостных фолликулов и формированием желтых тел.

Рост массы и объема яичников в постнатальном онтогенезе можно описать следующими формулами:

рост массы яичников $-0,755 + 0,8989 * X + 0,02639 * X^2$
 рост объема яичников $-1096,1 + 852,62 * X + 30,61 * X^2$

Таблица 30

Рост объема яичника телок в постнатальном онтогенезе

Возраст мес.	Средн. арифм. мм ³	Доверит. интервал (при P=0,05)	Средне-суточный прирост, мм ³ .	Относительный прирост, в %
новорожд.	360,6	260,1-461,1	89,1	28
3	734,2	533,2-935,2	124,5	68
6	3652,4	3077,9-4226,9	972,7	13
9	6727,4	5659,5-7795,3	1025	59
12	1752,3	16722,8-18323,4	3598,6	89
15	19756	18466,8-21045,8	744,4	12
18	22354	21305,7-23402,7	866	12

Интенсивность роста половых органов и, в частности, яичников существенно зависит от уровня поступления в организм животных питательных веществ с кормом (Хэммонд, 1965; Growth, 1968). По данным Д. К. Некрасова и др. (1991) при кормлении телок сбалансированным рационом масса яичника телок увеличивалась от 0,44 г у новорожденных животных до 19,2 г у 18 месячных телок. В тоже время животные рацион которых был увеличен на 15-20% по сравнению с нормами ВАСХНИЛ, уже к 9-11 месячному возрасту имели яичник массой 11,2 г, а к 13-14 месячному возрасту - 13,7 г, что при более высокой массе тела позволяло использовать их для воспроизводства в более ранние сроки.

По нашим данным рационы с оптимальным содержанием и соотношением макро- и микроэлементов обеспечивают более полноценное питание животных. Это способствует повышению их среднесуточных приростов, снижению затрат кормов на единицу продукции, сокращению сроков выращивания ремонтных телок. Но кроме того, содержащиеся в кормах фитостероиды и другие биологически активные вещества способствовали более полноценному формированию органов размножения телок, что отражали весовые и линейные показатели органов размножения.

Наибольшей реактивностью при кормлении телок рационом с оптимальным содержанием и соотношением макро- и микроэлементов характеризовались овариальные железы. Это объясняется тем, что эти

органы, выполняющие одновременно эндокринную и генеративную функции, наиболее выражено изменяли свои морфологические показатели при формировании половых циклов. Уже к 9 месяцам масса и объем яичников животных 2 группы были достоверно (при P<0,05) больше. Это объясняется тем, что уже к этому возрасту 2 телки из 3 проявляли полноценные половые циклы с формированием крупных желтых тел которые, при гистологическом исследовании, были более зрелыми в морфофункциональном отношении. В последующие возраста разница между группами оставалась достоверной (при P<0,05), хотя и несколько снижалась, т. к. телки первой группы стали проявлять полноценные половые циклы.

Относительная масса органов размножения ремонтных телок с возрастом повышается, причем в большей степени у животных второй группы. Это подтверждается и результатами корреляционного анализа. Коэффициенты корреляции роста массы тела, яичников и матки у телок второй группы достоверно выше.

Двухфакторный дисперсионный анализ влияния возраста (фактор А) и восполнения рациона телок минеральными элементами (фактор В) свидетельствует о том, что нулевая гипотеза опровергается в отношении обоих факторов. Установлено достоверное влияние взаимодействия факторов АВ. При этом, наибольшее влияние на рост массы матки, яйцепровода и яичников оказывает возраст (97,6 %, 87,3 % и 91,65 % соответственно), сила влияния оптимизации рациона достигает 1,42 %, 8,11 % и 5,07 % соответственно. Совместное влияние факторов на эти показатели было: 0,48 %, 4,27 % и 2,83 % соответственно.

Таблица 31

Рост массы яичников ремонтных телок

Возраст, мес.	Масса (1-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Масса (2-я гр.), гр.	Доверительный интервал (P=5 %)	Отношение к массе тела (1 гр.), %	Отношение к массе тела (2 гр.), %
6	4,55	0,5	4,1	0,3	0,003	0,003
9	7,3	1,2	10,8	1,3*	0,004	0,005
12	16,8	1,1	18,9	0,7*	0,006	0,007
15	19,5	2,1	26,3	2,4*	0,006	0,008
18	21,8	2,1	28,7	2,3*	0,006	0,008

* достоверная разница между группами (при P<5%)

Таблица 32

Рост объема яичников ремонтных телок

Возраст, мес.	Объем (1-я гр.), мм ³	Доверительный интервал (P=5 %)	Объем (2-я гр.), мм ³	Доверительный интервал (P=5 %)
6	3712,3	412,7	3791,5	435,7
9	6951,4	785,4	10284,2	1154,2*
12	17906,4	854,7	20144,7	954,3*
15	18497,2	872,3	23598,7	1245,3*
18	19531,5	1012,4	25713,5	1358,7*

* достоверная разница между группами (при P<5%)

Таким образом, среди изученных органов репродуктивной системы наиболее интенсивно на протяжении изученного периода росли яичники, что связано с гормональными изменениями при половом созревании животных. Кормление по рационам с оптимальным содержанием и соотношением макро- и микроэлементов оказывает стимулирующее влияние на формирование половых органов телок. Это выразилось в более раннем половом созревании, морфофункциональной зрелости органов размножения, выраженной генеративной и эндокринной активности овариальных желез, подготовленности яйцепроводов и матки к оплодотворению и вынашиванию плода.

2.2. Гистологическая, гистохимическая и электронномикроскопическая характеристика яичников крупного рогатого скота в онтогенезе

2.2.1. Покровный эпителий яичников

У половозрелых животных яичник, кроме области ворот, покрыт эпителием, который называют покровным, поверхностным, зачатковым, герминативным. Сравнительный морфологический анализ свидетельствует о принципиальном сходстве его строения у различных видов. Эпителий представляет собой упорядоченно расположенные клетки плоской, кубической или призматической формы, что зависит от напряженности подлежащих структур. Клетки лежат на тонкой базальной мембране, состоящей из гомогенного вещества с включением коллагеновых волокон. Поверхностный эпителий часто инвагинирует в белочную оболочку в форме небольших тяжей и крипт. Эти образова-

ния способны к секреции. Морфологические изменения эпителия, в течение полового цикла мало заметны. Отмечается увеличение митотической активности его во время течки, что может быть обусловлено повышением концентрации эстрогенов или пролиферацией, связанной с увеличением объема яичника (Техвер, 1968; Волкова, 1983; Harrison, 1962; Harrison, Weir, 1977; Guraya, 1977; Van Blerkom, Motta, 1979).

В предыдущей главе мы описали функциональную морфологию целомического эпителия эмбрионов и предплодов коров на ранних этапах пренатального онтогенеза.

Установили, что поверхностный эпителий не вовлекается в образование герминальных, фолликулярных, интерстициальных клеток и овариальной стромы в формирующемся яичнике. По сути, он является типичным целомическим или перитонеальным эпителием яичника. Уже к 34 - 45 суткам внутриутробного развития на поверхности покровного эпителия обнаруживаются ШИК-положительные вещества. Некоторые ооциты иногда лежат в контакте с поверхностным эпителием или даже внедряются в него. Вероятно это результат отделения их от групп ооцитов. Таким образом, редуцируется их пул, в дополнение к элиминации генеративных элементов.

К концу второго месяца эмбриогенеза эпителий принимает упорядоченное строение, т.е. он становится однослойным цилиндрическим. Количество ШИК-положительных веществ на его поверхности увеличивается и в апикальной части эпителиоцитов появляются мелкие гранулы гликогена. К концу третьего месяца покровный эпителий однослойный, ядра крупные с ядрышком. В некоторых участках покровный эпителий образует небольшие вдавления. Количество гликопротеидов на разных участках поверхности яичника отличается. Максимально интенсивная ШИК-реакция отмечается в области ворот, что сохраняется и в последующие месяцы пренатального онтогенеза. У 4 мес. плодов покровный эпителий кубический, ядра крупные светлые. Гетерохроматин в виде небольших глыбок, в большей части ядер имеются ядрышки. В области ворот поверхность яичника образует глубокие каналы, проникающие в толщу органа. Цитоплазма эпителиоцитов базофильная, содержит значительное количество рибонуклеопротеидов. Клетки образуют отростки, проникающие в толщу коркового вещества яичника. В этом возрасте на поверхности яичника появляется небольшое количество кислых гликозаминогликанов, уровень которых в дальнейшем увеличивается незначительно.

Поверхность яичников 5 мес. плодов складчатая. У некоторых животных обнаруживаются глубокие инвагинации в глубь органа. Овариальные железы покрыты кубическим эпителием, который в уг-

лублениях становится многорядным. Ядра эпителиальных клеток светлые с хорошо выраженным при окраске пиронином ядрышком.

У 6 мес. плодов поверхность яичника ровная с небольшими углублениями. Покровный эпителий кубический. Ядра эпителиоцитов более темные, чем в предыдущем возрасте. Наряду с крупными зернами хроматина карิโอплазма диффузно окрашивается гематоксилином, метиловым зеленым и фуксином.

У 7 мес. плодов поверхность органа складчатая. Отдельные складки глубоко проникают в толщу органа. Углубления выстланы более высоким эпителием. Покровный эпителий кубический с крупными темными гиперхромными ядрами. Формирование в корковом веществе полостных фолликулов сопровождается заметным увеличением количества гликопротеидов, выделяемых покровным эпителием, особенно во вдавлениях и инклюзионных структурах.

Овариальные железы 8 мес. плодов характеризуются выраженными различиями. Яичники плодов, полученных от коров первой группы, имели более крупные размеры за счет развития нескольких полостных фолликулов. Это придавало поверхности органа бугристость. Покровный эпителий, на большей части поверхности, плоский.

Овариальные железы 9 месячных плодов имели гладкую или бугристую поверхность. По этой же причине покровный эпителий кубический или плоский над фолликулами, содержат гиперхромные ядра.

У животных второй группы, рационы которых были неполноценны по макро- и микроэлементам, плоды имели яичники небольшого размера. При этом поверхность органа складчатая. Некоторые складки довольно глубокие, что придает корковому веществу волнистый вид. Покровный эпителий плоский с темными гиперхромными ядрами. В глубине складок эпителиоциты более крупные и светлые. Эпителий низкий призматический и на поверхности значительное количество нейтральных гликозаминогликанов. У 9 мес. плодов этой группы поверхность органа неровная с углублениями, которые больше развиты ближе к воротам яичника. В глубине складок содержится эозинофильное вещество. Покровный эпителий низкий призматический с высоким уровнем содержания рибонуклеопротеидов.

Поверхность овариальных желез новорожденных телят неровная. На срезах обнаруживается значительное количество инвагинаций, которые глубоко проникают в орган. Поверхностный эпителий плоский на поверхности между инвагинациями, кубический ближе к ним и внутри. В инвагинациях находили эозинофильное белоксодержащее вещество, хотя выделение секрета, содержащего ШИК-положительное вещество снижается.

При этом у телят-гипотрофиков складчатость поверхности выражена лучше, некоторые органы напоминают дубовый лист.

Таким образом, во время внутриутробного развития можно отметить следующие закономерности формирования поверхностных структур овариальных желез. Покровный эпителий изменяется от ложномногорядного (у 34 суточных эмбрионов) до однослойного цилиндрического (у 60 суточных зародышей) и кубического (начиная с 4 месячного возраста). При появлении полостных фолликулов над этими структурами покровный эпителий становится плоским.

Начиная с 5 мес. возраста на поверхности яичника наблюдаются инвагинации, выстланные более высоким эпителием с признаками секреторной активности. Секрет содержит гликопротеиды, кислые гликозаминогликаны и белок.

У 3 мес. телок поверхность яичника неровная. На выступающей части фолликулов покровный эпителий кубический. Основной объем цитоплазмы занимает относительно крупное ядро с небольшими глыбками хроматина, расположенного преимущественно по периферии карิโอплазмы. В углублениях эпителий ложномногорядный призматический. Эпителиоциты содержат крупное ядро, по сравнению с другими участками яичника и расположено в середине эпителиоцита. Апоикальная часть клетки базофильная и на ее поверхности находятся капли секрета, представленные гликопротеидами. Базальная часть истончается, и эта своеобразная ножка достигает базальной мембраны. Таким образом, поверхность яичника сглаживается и остается покрытой эпителием, не смотря на увеличение объема органа.

У 6 мес. телок поверхность яичника становится более ровной за счет увеличения числа фолликулов и атретических тел. Эпителий представлен преимущественно кубическими клетками, а в углублениях однорядным призматическим. Ядра становятся более темными за счет увеличения количества и величины глыбок гетерохроматина. Базофильность апоикальной части цитоплазмы призматических эпителиоцитов сохраняется. Клетки продолжают вырабатывать и секретировать карбоксилированные гликозаминогликаны.

У 9 мес. телок высота эпителия заметно снижается. Над крупными полостными фолликулами и желтыми телами он плоский, а в углублениях кубический. В тоже время на поверхности эпителиальных клеток увеличивается количество секрета, базофилия апоикальной части цитоплазмы сохраняется, характерно появление в некоторых клетках вакуолей.

У 12 мес. телок покровный эпителий неоднородный. В его состав входят призматические, кубические и значительное количество плоских клеток, среди которых можно обнаружить клетки митотически

делящиеся, а также эпителиоциты с признаками апоптоза. Базальная мембрана становится более ровной.

У 15 мес. телок преобладает плоский и кубический эпителий. Характерно, что плоские эпителиоциты расположены на поверхности полостных фолликулов и желтых тел. Ядра клеток становятся более темными за счет более компактного расположения гетерохроматина. У 18 мес. телок покровный эпителий яичников существенно не отличается от органов телок предыдущего возраста. Яичники покрыты эпителием, состоящим из базофильных кубических клеток. Базальная мембрана относительно ровная, содержит большое количество полисахаридов и отличается повышенной аргирофилией.

У телок, рационы которых были неполноценны по макро- и микроэлементам, складчатость поверхности более выражена. Эпителий преимущественно кубический. Даже в углублениях яичника он остается однорядным. Митотическая активность низкая. Ядра эпителиоцитов расположены преимущественно в базальной части клеток. Базофилия апикальной части цитоплазмы слабая. Значительная часть эпителиоцитов вакуолизирована.

Покровный эпителий у коров, убитых в стадии уравнивания полового цикла, располагается на тонкой базальной мембране, состоящей из гомогенного вещества и фибрилл, дающих интенсивную ШИК-реакцию. Эпителиальные клетки на большей части поверхности яичника имеют плоскую форму, а в некоторых участках, располагающихся между желтым телом и фолликулами средней величины, они становятся кубическими или цилиндрическими. В яичнике с желтым телом практически весь эпителий плоский. Необходимо отметить хорошую сохранность покровного эпителия. Ядра эпителиоцитов крупные, овальные с ровной границей, хорошо окрашиваются гематоксилином. Гетерохроматин располагается по всей кариоплазме в виде глыбок с тонкими переходами между ними. Гликоген содержится только в некоторых клетках. Небольшое количество РНП равномерно распределены в цитоплазме эпителиальных клеток.

Таким образом, на основании комплексного гистологического, гистохимического и электронно-микроскопического исследования можно утверждать, что покровный эпителий в онтогенезе формируется очень рано из целомического эпителия мезонефроса и на самых ранних стадиях начинает выполнять секреторную функцию. Эпителиальные клетки половых валиков секреторируют в полость целома белково-полисахаридные продукты (с преобладанием полисахаридного элемента), что нехарактерно для клеток целомического эпителия расположенных в других участках. Можно предположить, что этот секрет играет

роль в привлечении гоноцитов, являясь для них аттрактивным фактором. В дальнейшем секреторная функция сохраняется и ее выраженность связана, прежде всего, со степенью развития стероидопroduцирующих структур интерстициальной железы овариальных желез.

Мы не наблюдали "врастания" эпителия внутрь зачатка и участия эпителиоцитов в образовании половых клеток. Действительно некоторые оогонии и ооциты могут довольно близко располагаться к покровному эпителию, что создает впечатление о "зачатковой" роли эпителия. В действительности подобные картины можно наблюдать очень редко и эти клетки в своем большинстве находятся в состоянии дистрофии или апоптоза. Видимо это один из путей элиминации генеративных элементов. После окончательного формирования белочной оболочки подобные клетки не встречаются.

2.2.2. Строма органа

2.2.2.1. Белочная оболочка яичников

Под слоем покровного эпителия располагается соединительнотканная основа - белочная оболочка, состоящая из нескольких слоев сравнительно коротких фибробластов и коллагеновых волокон.

По мнению Н. Hoflinger (1948), белочная оболочка вместе с адвентициальной соединительной тканью сосудов представляет "скелет яичника". Названный "скелет" прикрепляется к субмезотелиальному слою мезовария, и посредством эластических волокон также к имеющимся здесь мышечным пучкам. Тонус внутримезоварияльных мышц может таким образом сказываться в изменениях и внутри овариального напряжения.

Строение и ход фибрилл определяется напряжением созревающих фолликулов и желтых тел, действием связок и состоянием сосудистой сети. В альбугине отмечаются некоторая слоистость, образованная волокнами продольного, поперечного и др. направлений. Многочисленные радиальные и тангенциальные пучки теряются в корковой строме.

Белочная оболочка, этот своеобразный "скелет" яичника, начинает формироваться у 3 месячных плодов. В это время яичник уже разделен на корковое и мозговое вещество и располагается на брыжейке. В корковом веществе происходит интенсивное деление половых клеток образующих крупные скопления. Они окружены префолликулярными клетками и тонкими прослойками соединительной ткани по которым проходят кровеносные сосуды. Под покровным эпителием соединительнотканые тяжи идут циркулярно повторяя контур поверхности

яичника. Эти волокна и являются зачатком будущей белочной оболочки. Благодаря наличию множества малодифференцированных клеток и относительно небольшого количества межклеточного вещества создается ложное впечатление, что под покровным эпителием тяжи отсутствуют. При использовании специальных методов окрашивания (по Маллори и серебрения по Футу) зачаток белочной оболочки становится хорошо различим, особенно в участках, расположенных ближе к воротам яичника.

В дальнейшем, по мере исчезновения в поверхностных зонах оогоний и укрупнения яйценосных шаров, развития соединительнотканых оболочек этих структур, белочная оболочка видна более четко и на препаратах окрашенных гематоксилином и эозином. Она представлена слабо дифференцированными клетками и небольшим количеством межклеточного вещества. У 4 месячных плодов эта оболочка не образует сплошного слоя под покровным эпителием и некоторые оогонии находятся непосредственно под базальной мембраной покровного эпителия.

К 5 месячному возрасту плода белочная оболочка имеет слабо выраженную слоистость, представленную поверхностными волокнами, идущими циркулярно и более глубокими, которые направляются в глубь коркового вещества, формируя своеобразные "арки", под которыми лежат группы половых клеток яйценосных шаров. Такое "арочное" строение глубоких пучков волокон белочной оболочки сохраняется и в дальнейшем. Белочная оболочка 5 месячных плодов представлена плотно расположенными фибробластами с ядрами овальной формы, тонкими волокнами и гомогенным межклеточным веществом. К этому времени на всем протяжении поверхности яичника генеративные элементы отделены от покровного эпителия белочной оболочкой. Единичные оогонии лежащие под базальной мембраной не делятся и имеют признаки апоптоза.

К 6 месячному возрасту заметно увеличивается толщина и количество волокон образующих белочную оболочку. Фибробласты характеризуются вытянутыми ядрами, мелкозернистым хроматином и развитыми ядрышками. Увеличивается толщина пучков соединительной ткани. В белочной оболочке повышается уровень гликопротеидов и кислых гликозаминогликанов. В других участках овариальных желез этих веществ мало.

В дальнейшем, с переходом большинства ооцитов в фолликулярные стадии развития, эти признаки прогрессивно развиваются. Дифференциация белочной оболочки при появлении полостных фолликулов, значительно ускоряется. Наряду с фибробластами появляются фиброциты с сильно вытянутыми гиперхромными ядрами. "Арочность", с исчезновением яйценосных шаров, уже не так ярко выражена, хотя глуболежащие пучки идут в корковое вещество между примордиальными фолликулами. В это время по своей структуре белочная обо-

лочка и отходящие от нее пучки существенно отличаются от соединительной ткани коркового вещества.

У 7 месячных плодов волокна и ядра соединительнотканых клеток приобретают волнообразность на участках ближе к воротам яичника, там где отсутствуют крупные полостные фолликулы и степень натяжения поверхностных структур не высокая. Над антральными фолликулами волокна растянуты. Количество кислых гликозаминогликанов заметно увеличивается.

У 8 и 9 месячных плодов белочная оболочка представлена фибробластами с умеренно вытянутыми ядрами. Хроматин в них располагается в виде мелких гранул относительно равномерно по всей кариоплазме, а также маргинально. Относительное количество межклеточного вещества увеличивается. Ход пучков, также как и у 7 месячных плодов, существенно зависит от степени натяжения подлежащих структур. В области ворот яичника пучки образуют своеобразную сеть - сложно переплетающиеся между собой волокна идут волнообразно, что создает биомеханическую возможность для роста полостных структур под поверхностью яичника. На поверхности антральных фолликулов белочная оболочка растянута и строго концентрична. Гликопротеиды хорошо выявляются в белочной оболочке над крупными полостными фолликулами. В этих участках также откладывается гликоген.

У новорожденных телочек белочная оболочка относительно тонкая, ядра фибробластов более вытянутые и мелкие, чем в предыдущем возрасте. Слоистость хода пучков волокон соединительной ткани сохраняется: поверхностные - идут вдоль длины яичника, глубокие - циркулярные, отдающие ветви в глубь органа. Количество межклеточного вещества увеличивается. Над поверхностью полостных фолликулов волокна идут строго циркулярно. Это свидетельствует о том, что продольные и циркулярные пучки по отношению друг к другу могут выравниваться, идти параллельно, не препятствуя росту полостных структур. Происходит накопление гликопротеидов, что связано с ростом органа и изменением напряженности соединительной ткани.

У телок структура белочной оболочки существенно зависит от выраженности роста антральных фолликулов и циклических изменений в яичниках. До формирования полноценных половых циклов белочная оболочка относительно толстая не только в области ворот, но и на поверхности органа. Соединительная ткань представлена клетками с вытянутыми ядрами и мелкозернистым гетерохроматином. Ход соединительнотканых пучков изменяется. Ближе к воротам, где белочная оболочка толстая, наиболее глубоко расположенные пучки идут циркулярно и направляют ветви в глубь мозгового вещества. Ближе к по-

верхности пучки сложно пересекаются, образуя между собой своеобразную сеть. Самые поверхностные идут вдоль длины яичника. У 3 месячных телок происходит очень заметное увеличение количества кислых гликозаминогликанов в белочной оболочке и поверхностных участках коркового вещества.

Кроме фибробластов и фиброцитов встречаются лаброциты, особенно на границе с корковым веществом. На поверхности полостных фолликулов ядра соединительнотканых клеток сильно удлинены, а коллагеновые волокна не имеют волнистого хода и идут преимущественно циркулярно, за исключением небольшого количества поверхностных, которые направляются вдоль длины яичника. Сосудов мало.

У 6 месячных телок описанные структуры сохраняются и по сравнению с 3 месячными белочная оболочка, из-за формирования большего числа полостных фолликулов, относительно более тонкая, а толщина коллагеновых волокон увеличивается.

При формировании полноценных половых циклов коллагеновые волокна заметно утолщаются, уменьшается плотность расположения клеток соединительной ткани, увеличивается число фиброцитов с сильно вытянутыми волнообразно извитыми ядрами. Белочная оболочка и ее пучки, идущие в корковом веществе, отличаются на срезах от соединительной ткани образующей корковое вещество. Уровень гликопротеидов становится больше, особенно в структурах выполняющих механическую функцию. Количество кислых гликозаминогликанов несколько увеличивается в белочной оболочке и поверхностных участках коркового вещества и атретических телах, а также в тканевых базофилах, которые распределены по всему яичнику.

На поверхности желтого тела белочная оболочка значительно растянута и коллагеновые волокна идут преимущественно циркулярно. Под белочной оболочкой располагается более рыхлая соединительная ткань, содержащая сосуды. Последняя отдает пучки в глубь желтого тела. Иногда в этой рыхлой соединительной ткани можно обнаружить первичные и даже небольшие вторичные фолликулы, что свидетельствует о том, что она производная коркового вещества яичника. Белочная оболочка приобретает дефинитивную структуру, которая характеризуется плотным расположением коллагеновых волокон, относительной бедностью клеточными элементами, которые имеют своеобразные сильно вытянутые ядра. Пучки волокон имеют двухслойное строение: поверхностные идут вдоль длины органа, а глубокие - циркулярные отдают ветви в корковое вещество. Белочная оболочка бедна кровеносными и лимфатическими сосудами.

У плодов, полученных от коров с признаками нарушения обмена

веществ выражена "арочная" структура глубоких участков белочной оболочки, т.к. сохраняются группы половых клеток - остатки яйценосных шаров. Отсутствие крупных интенсивно растущих полостных фолликулов сопровождается слабым развитием "скелета" яичника и недостаточной дифференциацией ее структур. Количество ШИК-положительных веществ и кислых гликозаминогликанов не большое.

У новорожденных телят, полученных от коров с признаками нарушения обмена веществ, белочная оболочка относительно рыхлая, коллагеновые пучки идут волнообразно и имеют сложный сетчатый ход пучков коллагеновых волокон. Соединительнотканые клетки слабо дифференцированы. В дальнейшем развитие белочной оболочки как бы "запаздывает". Например, у 3 месячных телок она напоминает такую новорожденных телят первой группы. В последующие сроки ее структура не достигает дефинитивного строения присущего белочной оболочке циклирующих половозрелых телок. Это проявляется и низким содержанием кислых гликозаминогликанов в белочной оболочке и отходящих от нее трабекулах.

Под слоем покровного эпителия у коров, убитых на стадии уравновешивания полового цикла, располагается относительно тонкая белочная оболочка, состоящая из нескольких слоев фибробластов и коллагеновых волокон. Ядра фибробластов тонкие, волнистые с двумя - тремя изгибами, расположены редко. Преобладают волокнистые образования, ход которых имеет ярко выраженную слоистость. Наружный и внутренний слои имеют поперечное направление, а расположенный между ними - продольное. В области мезовариума они сливаются и переходят в брыжейку яичника. Внутренний слой более толстый и плотный. От него в корковое вещество железы отходят хорошо выраженные тяжи. Волокна пучков нежные и слабо окрашиваются фуксином по ван Гизону, плотность расположения клеток здесь выше. Наиболее тонкая оболочка над фолликулами, средней толщины над желтым телом, а более толстая в местах отсутствия этих двух структур.

Таким образом, белочная оболочка начинает формироваться одновременно с началом активного деления ооцитов и образованием яйценосных шаров. Степень ее дифференциации существенно коррелирует с формированием фолликулярного аппарата, особенно с появлением и ростом антральных фолликулов, что подтверждает "обслуживающую" роль этой структуры. Именно полноценный фолликулогенез является ведущим морфогенетическим процессом по отношению к формированию белочной оболочки в норме и при патологии. Эти два процесса коррелируют в высокой степени, поэтому не исключена формообразовательная роль и самой белочной оболочки. Строение и ход

волокон соединительной ткани в белочной оболочке яичника определяется напряжением созревающих фолликулов, атретических и желтых тел, тянущим действием связок яичника и состоянием сосудистой сети. С возрастом происходит уплотнение соединительной ткани белочной оболочки и обеднение ее клетками.

2.2.2.2. Соединительная ткань коркового и мозгового вещества яичников

Глубже располагается корковое вещество яичника, волокна которого густо оплетают фолликулы, образуя теку. От последней во все стороны расходятся соединительнотканые пучки, объединяющиеся в трабекулы. Они пронизывают корковое вещество, достигая, с одной стороны, белочную оболочку, а с другой - мозговое вещество. В последнем архитектоника соединительной ткани иная. Волокна идут беспорядочно в различных направлениях. Среди них много эластических и мало коллагеновых. По строению клеточных и межклеточных структур строма коркового вещества представляет собой ткань необычного вида. Возможность трансформации определенных ее клеток в гормонопродуцирующие позволяет рассматривать ее как высокоспециализированную ткань с особыми, отличными от обычной рыхлой соединительной ткани потенциями (Волкова, 1983; Черемисинов, 1984; Черемисинов, Черемисинов, 1991).

Установили, что относительный объем коркового вещества у плодов снижается до 8 месячного возраста с недостоверным повышением к 6 месяцам. Затем увеличивается, особенно заметно у 9 месячных плодов. Эти подъемы связаны с активизацией формирования полостных фолликулов. После рождения относительный объем коркового вещества увеличивается особенно заметно к 9 месяцам, а затем, несколько снижаясь, остается приблизительно на одном уровне. Относительный объем мозгового вещества изменяется обратно пропорционально относительного объема коркового вещества яичника.

Определенный интерес представляет такой показатель, как отношение объема коркового вещества к мозговому. Максимальной величины он достигает у 3 месячных плодов, когда корковое вещество составляет более 2/3 объема яичника. В онтогенезе этот показатель существенно изменяется в периоды заметных перестроек органа, связанных с генерацией новых структур или активизацией существующих, а стабилизация (7 и 8 мес. плоды, 12, 15 и 18 мес. телки) сопровождается уравновешенным ростом и оптимальным морфофункциональным состоянием.

Абсолютный объем коркового вещества яичника плодов увеличивается неравномерно. К 4 месяцам внутриутробного периода относительный прирост этого показателя значительный, что связано с формированием не только яйценосных шаров, но и фолликулов на границе коркового и мозгового вещества. Затем рост этого показателя становится менее интенсивным и увеличивается у 7, 8, и 9 месячных плодов, что связано с появлением антральных фолликулов.

Абсолютный объем мозгового вещества увеличивается в онтогенезе несколько иначе. Если до 7 месяцев внутриутробного периода абсолютный прирост этого показателя очень низкий, то к 7 и 8 месячному возрасту плода он значительно возрастает, что видимо, связано с ростом фолликулов в корковом веществе. После рождения этот показатель неравномерно увеличивается до 12 месячного возраста, а затем снижается. Относительный прирост мозгового вещества овариальной железы также неравномерен в онтогенезе. Максимальной величины он достигал в сроки, когда в яичнике происходят существенные морфологические преобразования, связанные с увеличением количества половых клеток вследствие их деления (4 мес. плода), появлением полостных фолликулов (7 мес. плода), интенсивным ростом коркового вещества (6 мес.), формированием полноценных половых циклов (12 мес.).

Результаты стереометрического анализа яичников, свидетельствуют о том, что относительный объем коркового вещества яичника, содержащего желтое тело превышает аналогичный показатель парного органа. При этом лютеиновая ткань, представленная, прежде всего, желтым телом и мелкими красными телами, занимает менее трети объема органа. С возрастом относительное содержание этих структур уменьшается. Относительный объем мозгового вещества яичника, содержащего желтое тело полового цикла, меньше, чем аналогичный показатель парного органа.

Объем яичников, содержащих желтые тела, у телок 12, 15 и 18 месячного возраста достоверно ($P < 0,05$) больше по сравнению с парным органом. На фоне роста объема яичника у 12, 15 и 18 месячных телок происходит достоверное увеличение абсолютных объемов коркового и мозгового вещества. Абсолютный объем лютеиновой ткани увеличивается с возрастом, но недостоверно.

Таким образом, стереометрический анализ роста объемов коркового и мозгового вещества позволил нам выявить определенные закономерности формирования этих двух структур в онтогенезе, главной из которых является то, что корковое вещество развивается опережающими темпами и тем самым стимулирует рост мозгового вещества. При формировании полноценных половых циклов на фоне роста вели-

чины яичника не происходит достоверного увеличения объема желтого тела полового цикла.

У животных, получавших неполноценный рацион и полученных от них плодов относительный объем коркового вещества снижается к 5 месячному возрасту, а в дальнейшем этот показатель стабилизируется к рождению теленка. В тоже время, у плодов, полученных от коров первой группы, этот показатель существенно растет. Это отражает перестройку структур коркового вещества, связанную с формированием полостных фолликулов. После рождения также не происходит заметных подъемов этого показателя по сравнению с первой группой, а отмечается постепенный рост. Обратное пропорционально происходит изменение относительного объема мозгового вещества. Не происходит существенных изменений отношения объема коркового вещества к мозговому, что косвенно свидетельствует об отсутствии выраженных морфологических перестроек структуры органа.

Сравнительный анализ абсолютного объема коркового вещества яичников телок, получавших неполноценные рационы, свидетельствует о том, что этот показатель, начиная с 7 месячного возраста плода достоверно ниже, чем у животных первой группы. Разница между группами постепенно увеличивается и у 6 месячных телок и далее отличаются более, чем в 2 раза.

У животных при нарушении обмена веществ рост объема коркового вещества, судя по показателям абсолютного и относительного прироста менее интенсивный. Это особенно ярко проявляется в периоды увеличения объема коркового вещества за счет образования полостных фолликулов (7 - 9 месячные плоды) и во время формирования полноценных половых циклов у телок после рождения (6 - 9 мес. телки). Не смотря на ускорение роста коркового вещества у 15 и 18 мес. телок недоразвитие органа не компенсируется.

Абсолютный объем мозгового вещества, также начиная с 7 месяцев внутриутробного развития меньше, чем у животных первой группы и разница с возрастом увеличивается, достигая у 12 месячных телок более чем в 3 раза. Рост этого показателя, судя по абсолютному и относительному приросту, ниже по сравнению с первой группой, хотя в некоторые возрастные периоды прирост может превышать аналогичный показатель в первой группе. Это наблюдается в более поздние сроки и ускорение роста не компенсирует недоразвитие структуры.

Таким образом, у телок, получавших неполноценные рационы, рост коркового и мозгового вещества яичников, в периоды, когда у здоровых животных происходит интенсивная морфофункциональная перестройка органа, значительно снижен. Ускорение роста в более

поздние сроки не компенсирует недостаток объема органа.

Структура коркового вещества яичников 3 месячных плодов характеризуется преобладанием яйценосных шаров. Последние относительно крупные и содержат значительное количество интенсивно делящихся оогоний. В поверхностных зонах коркового вещества яйценосные шары имеют меньший размер, а ближе к мозговому веществу они крупнее. Появляются единичные фолликулярные стадии половых клеток.

Архитектоника соединительной ткани, окружающей яйценосные шары, существенно зависит от их размера. В поверхностных зонах коркового вещества тяжи волокон соединительной ткани более толстые. В более глубоких участках овариальной железы последние представлены тонкими волокнами, не окрашивающимися фуксином по ван Гизону, и большим количеством фибробластов. Последние содержат крупные овальные ядра с гранулами гетерохроматина, лежащими преимущественно по периферии карิโอплазмы и 2 - 3 ядрышками. В составе пучков соединительной ткани идут хорошо заметные кровеносные сосуды. Таким образом, формируются своеобразные ячейки, в которых и происходит деление половых клеток.

Мозговое вещество развито слабо. В середине яичника основной объем занимает соединяющая часть сети яичника, окруженная толстыми циркулярно идущими волокнами. Ядра фибробластов вытянуты. Сосуды хорошо развиты. Встречаются единичные оогонии. Ближе к корковому веществу соединительная ткань рыхлая, волокна идут в виде сеточки, в ячейках которой расположено аморфное межклеточное вещество. Ядра фибробластов крупные овальные и расположены менее плотно, чем в других местах. В этих участках содержится много синусоидных кровеносных сосудов, которые, уменьшаясь в диаметре, идут в корковое вещество.

У 4 месячных плодов прослойки соединительной ткани, идущие между яйценосными шарами, заметно утолщаются и становятся более разветвленными. Они делят яйценосные шары на более мелкие доли, которые, в свою очередь, содержат более крупные половые клетки. По мере углубления, размер яйценосных шаров еще более уменьшается, а прослойки соединительной ткани утолщаются. Значительно увеличивается число фолликулов на границе коркового и мозгового вещества. При этом волокна соединительной ткани утолщаются и располагаются более плотно. Вследствие этого, ядра фибробластов приобретают вытянутую форму, гранулы гетерохроматина становятся более крупными и располагаются по всей карิโอплазме. Уменьшается плотность расположения клеток соединительной ткани. В этом возрасте можно легко отличить фибробласты от прегранулезных клеток, которые имеют округлые ядра и располагаются между оогониями.

Мозговое вещество, по сравнению с предыдущим возрастом, развито лучше за счет увеличения относительного объема рыхлой соединительной ткани, богатой клеточными элементами и аморфным межклеточным веществом. При этом толщина и плотность расположения волокон соединительной ткани увеличивается, они приобретают определенную направленность хода, фибробласты становятся более дифференцированными.

У 5 месячных плодов величина яйценосных шаров еще более уменьшается. Они занимают приблизительно половину объема коркового вещества, располагаясь преимущественно в поверхностных зонах овариальных желез. В этих участках прослойки соединительной ткани тонкие. Глубже располагаются фолликулы, окруженные более толстыми прослойками соединительной ткани. Половые клетки отделены от соединительной ткани клетками гранулезы и лежат группами. Соединительнотканые волокна утолщаются и плотно лежат между структурами коркового вещества. Ядра фибробластов вытянуты и принимают несколько извитую форму. Гранулы гетерохроматина располагаются преимущественно по периферии ядра.

Мозговое вещество занимает еще больший относительный объем по сравнению с предыдущим возрастом. Соединительная ткань рыхлая, содержит значительное количество аморфного вещества. Ядра фибробластов овальные и имеют крупные размеры.

Ширина коркового вещества 6 месячных плодов заметно уменьшается по сравнению с предыдущим возрастом. Практически исчезают яйценосные шары, и подавляющее большинство половых клеток окружены фолликулярными клетками и соединительной тканью. Последняя представлена плотно лежащими волокнами и богата клеточными элементами, которые содержат вытянутые ядра с относительно равномерно расположенным гетерохроматином. На границе с мозговым веществом прослойки соединительной ткани более толстые и содержат крупные кровеносные сосуды. Волокна лежат менее плотно.

Мозговое вещество образовано рыхлой соединительной тканью. Она представлена тонкими ретикулярными волокнами, между которыми расположено аморфное межклеточное вещество. Фибробласты содержат крупное овальное ядро с мелкодисперсным гетерохроматином. В мозговом веществе много каналов соединяющей части сети яичника, кровеносных сосудов, которые окружены более плотной соединительной тканью.

У 7 месячных плодов примордиальные фолликулы лежат группами по 2 - 5. Они располагаются близко друг к другу и отделены друг от друга не только фолликулярными клетками, но и тонкими прослойка-

ми соединительной ткани, представленной плотно расположенными волокнами и фибробластами с сильно вытянутыми ядрами. Фуксинофильные волокна при окраске по ван Гизону не обнаруживаются.

Мозговое вещество по своей микроархитектонике заметно отличается от коркового вещества по обилию кровеносных сосудов и более рыхлому строению соединительной ткани. При этом отмечали слабую фуксинофилию, при окраске по ван Гизону, в связке яичника.

У 8 месячных плодов полостные фолликулы располагаются в глубине и проникают в мозговое вещество. Кроме того, появляется значительное количество атретических тел и лютеиновых структур. В свою очередь мозговое вещество, окружая эти образования, достигает поверхностных участков овариальной железы. В результате этого "взаимопроникновения" создаются благоприятные условия для роста полостных фолликулов. Последние "выдавливаются" крупными структурами ближе к хорошо кровоснабжаемым участкам коркового вещества на границе с мозговым. Атретические тела замещаются соединительной тканью, близкой по строению к соединительнотканной строме коркового вещества. За счет этих процессов происходит увеличение объема органа. Одновременно продолжается рост рыхлой соединительной ткани мозгового вещества, в которой увеличивается количество и величина кровеносных сосудов.

К 9 месячному возрасту плода не происходит качественных перестроек архитектоники соединительной ткани коркового и мозгового вещества. Количественные изменения характеризуются следующим: происходит снижение плотности расположения примордиальных фолликулов на единице площади среза; прослойки соединительной ткани, расположенные между фолликулами расширяются; коллагеновые волокна утолщаются; снижается плотность расположения клеток соединительной ткани. В мозговом веществе происходит рост рыхлой соединительной ткани и кровеносных сосудов, выполняющих трофическую функцию для формирующихся структур коркового вещества.

Таким образом, во время внутриутробного периода онтогенеза происходят сложные процессы формирования стромы органа. Наиболее интенсивно микроархитектоника соединительной ткани яичников изменяется во время ранне- и среднеплодного этапов пренатального онтогенеза. Эти изменения тесно связаны с ростом, а затем исчезновением яйценосных шаров, формированием примордиальных, а затем и полостных фолликулов. Если у 3 - 4 месячных плодов группы половых клеток окружены общей соединительнотканной оболочкой, то к концу внутриутробного периода каждый фолликул имеет собственную теку, причем у антральных фолликулов эта оболочка начинает выполнять эндокринную