

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ДАГЕСТАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени М.М. ДЖАМБУЛАТОВА»**

На правах рукописи

ГАДЖИЕВ
Назар Магомед-Шапиевич

**Гистология аденогипофиза и яичника в
постнатальном онтогенезе овец дагестанской
горной породы**

06.02.01 - диагностика болезней и терапия животных,
патология, онкология и морфология животных

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата ветеринарных наук

Научный руководитель:
кандидат ветеринарных наук,
доцент Хасаев А.Н.

Казань -2019

Содержание

1. ВВЕДЕНИЕ.....	3
2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	8
2.1. Гипофиз.....	8
2.2. Характеристика клеточного состава передней доли гипофиза.....	10
2.3. Яичники.....	20
2.4. Морфологическая характеристика яичника.....	33
3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	35
3.1. Материал и методика.....	35
3.2. Исследование клеточного состава передней доли гипофиза и текальных клеток яичника, овец в возрастном аспекте	36
3.2.1. Морфология передней доли гипофиза и текальных клеток яичника овец в допубертатный период	36
3.2.2. Клеточный состав передней доли гипофиза и текальных клеток яичника овец в препубертатный период.....	50
3.2.3. Характеристика гонадотропоцитов передней доли гипофиза и тека слоя яичника овец в пубертатный период.....	59
3.2.4. Морфологические особенности гонадотропных клеток передней доли гипофиза и тека слоев яичника овец в дефинитивный период (1-1,5 года)....	68
3.2.5. Гистологическое строение гонадотропоцитов и тека клеток яичника у старых животных.....	77
4. АНАЛИЗ И ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ.....	86
5. ВЫВОДЫ.....	98
6. ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ.....	101
7. СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	102

ВВЕДЕНИЕ

Дагестанская горная порода овец выведена с 1934 по 1950 гг. XX века, коллективом селекционеров авторов: Я.А. Бусуриным, В.Д. Близниченко и др., в племенных хозяйствах Гунибского района Дагестанской АССР. Основой породы стали местные грубошерстные овцы, которых скрещивали с баранами вюртембергской породы. Помесей, получившихся в результате воспроизводительного скрещивания, разводили «в себе», а получившееся потомство круглогодично содержали в горных условиях под открытым небом, адаптируя к условиям Дагестана.

Целью селекционеров было получить породу с полутонкой шерстью, грубее, чем у баранов вюртембергской породы, однако приспособленных к горно-отгонным условиям содержания. Это достаточно крупная для горных условий порода: бараны весят 75-80 кг, (до 130кг), матки 45-48кг (до 95 кг). Крепкая конституция. Пропорциональное телосложение. Хорошо выражены мясные формы.

Особенность телосложения спущенный крестец. Преимущественно шерсть однородная, цвет шерсти белый, длина у маток 7-8 см и 8-10см у баранов. Настриг шерсти у баранов 5,56 кг (до 10 кг), с маток 33,5 кг (до 6 кг). Мытая шерсть у баранов дает выход 50-56%. Руно штапельного строения, извитость шерсти слабая, верхушки шпателя заостренные. Тонкорунные горные дагестанские овцы могут легко преодолевать перегоны на большие расстояния с летних до зимних пастбищ и обратно, по труднопроходимым каменистым горным тропам. Плодовитость 125-130%. Из молока и молозива дагестанских овец готовят брынзу и другие овечьи сыры.

Высокая адаптированность к условиям содержания делают овец этой породы незаменимыми в хозяйствах Дагестана. Ее используют для скрещивания и улучшения местных стад грубошерстных овец.

Отличительные черты: высокая приспособляемость, выносливость, твердый копытный рог, крупные для горных пород формы. Хорошие мясные формы, шерсть высокого качества.

Недостатки: небольшая масса руна и средняя длина шерсти. Не слишком выраженная извитость, плохое содержание жиропота, вследствие чего штапель становится грязным.

Актуальность темы. Проблема становления морфофункциональной зрелости эндокринной системы организма на протяжении постнатального онтогенеза относится к числу важнейших биологических проблем, поскольку именно эндокринная система является одним из главных механизмов регуляции общего и местного гомеостаза. Это определяет высокую степень актуальности выбранной темы, решаемой через исследование взаимодействия структурных и функциональных связей провизорных и дефинитивных структур эндокринной системы в период постнатального онтогенеза. В этом плане наличие дискуссионных, порой вообще малоисследованных вопросов, придают работе особую значимость.

Исследованию гипофиза посвящено значительное количество работ (Атагимов М.З., Хасаева А.Н. (2009, 2011, 2015), Волков В.П. (2014), М.С. Степанян Ю.С. (2006), Долганова С.Г. (2005, 2007), С.Т. Худойбердиева (2008), М.Ю. Самарина (2008), Куга С.А. (2013,2014), Сеина Д. О. (2005) F. Yoshimura, Н. Nogami, Т. Yashiro (1982), Бабичева В.Н. (2013), П.И. Лукьяненко, А.В. Дубровина (2007), С.А. Мозерова, А.А. Чекушина, А.Н. Мялина, (2008)).

Несмотря на достигнутые успехи отечественных и зарубежных авторов в области размножения животных, некоторые вопросы, связанные со становлением половой функции овец остаются еще недостаточно раскрытыми. Так, гистофизиологические особенности и строение текальных эндокриноцитов яичника остаются малоизученными. Мало работ по взаимосвязи передней доли гипофиза и эндокринной функции яичника.

Цель и задачи исследования.

Целью диссертационной работы является изучение морфофизиологических взаимосвязей передней доли гипофиза и *teca interna* яичника овец в различные периоды постнатального онтогенеза.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить гистологические закономерности строения и организации гипофиза и яичника на этапах постнатального онтогенеза.
2. Изучить посредством гистологических и гистохимических методик морфологию передней доли гипофиза, дифференцировать из клеточных популяций гонадотропоциты и определить их функциональную активность.
3. Исследовать паренхиму яичника овец дагестанской горной породы, а именно слоя *teca interna*, выявить текальные эндокриноциты, описать их гистологическое строение в различные периоды постнатального развития.
4. Провести морфометрический анализ клеточного состава передней доли гипофиза и текальных эндокриноцитов.
5. Определить гистофизиологические взаимосвязи гонадотропоцитов передней доли гипофиза и текальных эндокриноцитов яичника дагестанской горной породы овец.

Научная новизна.

Впервые проведено комплексное изучение передней доли гипофиза и эндокринной части яичника у овец дагестанской горной породы.

Подробно изучен клеточный состав передней доли гипофиза, выявлены гонадотропные клетки, описаны их морфофункциональные особенности в различные возрастные периоды.

Описана морфология *teca interna*, впервые дана полная характеристика текальных эндокриноцитов яичника у овец дагестанской горной породы. Особенности гистоструктуры текальных эндокриноцитов рассмотрены не только локально, но и во взаимосвязи с гонадотропной функцией передней доли гипофиза.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Наши данные дополняют и углубляют имеющиеся в научной литературе данные о гистофизиологии передней доли гипофиза и тека слоя яичника мелких парнокопытных на примере овцы. В работе подробно описан процесс, касающийся эндокринной части яичника, дифференцированы текальные эндокриноциты тека interna участвующие в синтезе стероидных гормонов. Описаны процессы присущие данным железам в норме, что может послужить основой при написании соответствующих разделов учебной и научной литературы. Значимость данных исследования будут иметь при разработке мероприятий по улучшению воспроизводительной способности овец различных пород.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Особенности клеточного состава передней доли гипофиза, а так же морфофункциональная активность гонадотропоцитов в различные периоды постнатальной жизни овец.
2. Полная характеристика гистоструктуры текальных эндокриноцитов яичника у овец дагестанской горной породы.
3. Оценка функциональной активности текальных клеток яичника во взаимосвязи с гонадотропными клетками гипофиза в постнатальном онтогенезе, присущих для данной породы.

Степень достоверности и апробация результатов: Материалы диссертационной работы доложены и обсуждены на ежегодных научно-практических конференциях: Проблемы и пути инновационного развития ДагГАУ, Махачкала 2014; Проблемы развития АПК региона, Махачкала 2016; 2018; Современные проблемы АПК и перспективы его развития, Махачкала 2016; Актуальные вопросы АПК в современных условиях развития страны, Махачкала 2016; Инновационное развитие аграрной науки и образования, Махачкала 2016; Пути повышения эффективности аграрной науки в условиях импортозамещения, Махачкала 2017; Морфогенез органов и тканей, ДГМУ, Махачкала 2017; на всероссийском конкурсе на лучшую научную работу среди студентов, аспирантов и молодых ученых Вузов МСХ

РФ, II-этап, Махачкала - 2015; 2016; 2017; 2018; III-этап Ставрополь - 2016;

Личный вклад. Диссертация является результатом исследования автора в период с 2013 -2017 гг. Автором самостоятельно поставлена цель, задачи и план проводимых исследований по гистологии передней доли гипофиза и яичника дагестанской горной породы овец на этапах постнатального онтогенеза. Осуществлен сбор материала, его фиксация, освоены гистологические и гистохимические методики исследований, проведена морфометрия и статистический анализ цифрового материала. Интерпретация данных собственных исследований и выводы написаны под руководством научного руководителя кандидата ветеринарных наук, доцента А.Н. Хасаева.

Публикации: По теме диссертации опубликовано 12 статей, в том числе 1 статья (Scopus), и 3 статьи - в изданиях, рекомендованных ВАК России.

Внедрение результатов исследований. Результаты научных исследований используются при проведении научно-исследовательской работы, при чтении лекций и проведении практических занятий со студентами на кафедрах в Оренбургском, Кабардино-балкарском, Ставропольском и Дагестанском государственных аграрных университетах, Санк-Петербургской, Московской и Казанской академиях ветеринарной медицины, Вятской государственной сельскохозяйственной академии.

Объем и структура научной работы: диссертационная работа изложена на 127 страницах, состоит из введения, обзора литературы, результатов исследования, анализа и обсуждения полученных результатов, выводов и, практических предложений. Список использованной литературы включает 252 источника, в том числе 90 иностранных. Работа иллюстрирована 6 таблицами и 40 микрофотографиями.

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1. Гипофиз

Процесс разведения самок сельскохозяйственных животных невозможен без изучения сложного нейрогормонального механизма, контролирующего воспроизводительную функцию. В настоящее время одним из кардинальных вопросов экспериментальной эндокринологии является вопрос о механизмах, лежащих в основе осуществления контроля со стороны центральной нервной системы за функциональным состоянием эндокринной среды в целостном организме.

Общеизвестно, что в гипофизе различают три доли: передняя, промежуточная доли (образованы из кармана Ратке), и задняя доля (имеет нейтральное происхождение). Гистотруктура и функция этих долей различна, как неодинаково и их положение у различных видов домашних животных.

По данным авторов: Волкова В.П. 2014; Чернышева, М. П. 1995; Белоусова И.И. 2012; Киршенблат (1971), Алешина Б.В. 1960, 1971. и других, клетки передней доли гипофиза вырабатывают и выделяют в кровь шесть различных гормонов. Многообразность функций гипофиза, позволяет задуматься о связи образования гормонов с отдельными клеточными структурами передней доли.

Вопрос, строения аденогипофиза продолжает привлекать к себе немалое внимание авторов: Атагимов М.З., Хасаев А.Н. (2011, 2015), Волков В.П. (2014), М.С. Степанян Ю.С. (2006), С.Т. Худойбердиев (2008), М.Ю. Самарин (2008), М.З. Атагимов (1996), Гриффин Дж., Охед С(2008), Сеин Д. О. (2005), М. Herlant (1977), Хасаева А.Н., Атагимов М.З. (2009), F.Yoshimura, H. Nogami, T. Yashiro (1982), R.Y. Озайыг (1983), Бабичева В.Н. (2013), H. Hashimoto и др.(1985), Б.В. Алешин, Л.Д. Ус, М.И. Гур (1985), П.М. Торгун (1993), Д.О. Сеин (2005), В.Л. Загребин, А.С. Бойко, Д.П. Иванов (2007), П.И. Лукьяненко, А.В. Дубровин (2007), М.З. Атагимов, А.Н. Хасаев (2008), Zhao Changyi, Zhang Xiping, Liu Feng, Cui Huixian, Ren

Guoshan, Ge Shuiqun (2007), С.А. Мозеров, А.А. Чекушин, А.Н. Мялин (2008).

Масса всей паренхимы аденогипофиза у млекопитающих и человека составляет примерно 70% массы, которая состоит из эпителиальных клеток, происходящих в эмбриогенезе из кармана Ратке. В сети ретикулярных волокон располагаются аденоциты, пронизанные многочисленными сосудами, (Колесов Д.В. (1981), Л. Ляшас, Д. Лашене (1981), М.З. Атагимов, А.Н. Хасаев (2008), Володина Е.П. (1970)).

По мнению большинства авторов (К. Kurosuni, J.Kobayashi (1966), М. Сапо, F. Sasaki (1969), Сеин Д.О. (2005), F. Sasaki (1988), М.З. Атагимова (1996), Ермаковой С.П., Малофеева Ю.М., Чебакова С.Н. (2006)), в передней доле гипофиза животных, выявлено 5 видов клеток, продуцирующих гормоны (соматотропоциты — соматотропин, маммотропоциты - пролактин, гонадотропоциты — лютропин и фоллитропин, кортикотропоциты — кортикотропин и тиреотропоциты - тиреотропин).

Многими авторами были проведены результаты исследования о строении передней доли гипофиза человека и животных, на микроскопическом уровне.

В описаниях клеточного состава аденогипофиза различных видов животных, хотя и отмечаются сходная картина, тем не менее, соотношение клеточных типов, их морфологические особенности в органе не идентичны.

По данным авторов М.З. Атагимова, Р.П. Тавлуева (2015), у ягнят допубертатного периода (1–15 сут.) структура передней доли гипофиза сформирована. Передняя доля характеризуется содержанием всех видов (хромофобных, оксифильных и базофильных) аденоцитов, из которых оксифильные и базофильные клетки функционально активны.

К мнению о неравномерном расположении клеточных элементов аденогипофиза человека и животных склоняются: А.Н. Студитский (1947), Г.С. Крок (1962), Л.М. Плахотина (1971), Ш.Е. Чхартишвили (1972) и др. Тем не менее, эти исследователи приводят разные зоны расположения одних и тех же типов гипофизарных клеток.

М.К. Мирзаханов, М.З. Атагимов (2011) подчеркивают, что в трехлетнем возрасте аденогипофиз и щитовидная железа функционально активны, о чём свидетельствуют морфологические данные этих железистых структур.

2.2. Характеристика клеточного состава передней доли гипофиза

Существуют множество попыток классифицировать эндокринные клетки передней доли гипофиза.

В передней доле гипофиза различают три основных типа клеток: ацидофилы, базофилы и хромофобы. Основную массу составляют ацидофилы (60%), участвующие в синтезе протеиновых гормонов - соматотропина и пролактина. Вторым по количеству клеток являются базофильные клетки (30%), синтезируют гликопротеиды - гонадотропные (ФСГ, ЛГ) и тиреотропин. Хромофобные клетки относятся, по мнению многих авторов, к камбиальным элементам передней доли, либо к клеткам, завершившим свой секреторный цикл.

Промежуточная доля гипофиза хорошо развита у рыб, тогда как у наземных позвоночных она постепенно редуцируется, либо совсем отсутствует как, например, у птиц и китообразных. Синтезирует интермедин являющийся полипептидом (Б.В. Алешин, 1971).

В задней доле гипофиза депонируются нейrogормоны: вазопрессин и окситоцин, синтезирующиеся в крупноклеточных ядрах гипоталамуса. Интенсивные функции гипофиза регулируются сложным взаимодействием стимулирующих (или тормозящих) факторов гипоталамуса и сигналами, поступающими от других эндокринных желёз по типу прямых и обратных связей и реализуемых в конкретных условиях существования животного и его генетической природы.

По мнению И.В. Бобрышева (2013), для крыс репродуктивного периода характерно усиление функциональной активности всех видов эндокриноцитов, при старческих изменениях наблюдается снижение

секреторной активности эндокринных клеток аденогипофиза.

Более убедительные данные имеются в результатах исследования о том, что становление морфологической структуры аденоцитов и их секреторной активности происходит с наступлением полового созревания свиней (В.Н. Маслов, Д.О. Сеин, А.К. Ильючик 2011) Именно в препубертатном и пубертатном периодах увеличивается площадь ядер аденоцитов, что указывает на повышенную гормональную активность аденогипофиза.

При исследовании пролиферативной активности клеток аденогипофиза установлено, что зоны с преобладанием хромофобных аденоцитов имеют более высокий пролиферативный индекс (61.49%), по сравнению с участками, где преобладают хромофилы (38.36%) (А. А. Бахтин и др., 2013).

Клетки аденогипофиза делятся на: ацидофилы, базофилы и хромофобы. Количественное соотношение этих клеток для животных и человека составляет примерно 40:10:50 (Пикалюк В.С., Бессалова Е.Ю., Шаймарданова Л.Р., Яровая О.Я., Ткач В.В. (2013), И.А. Эксин, 1975; N.S.Ha1mi, G.C.Moriarty, (1977)). Все же, в передней доле гипофиза доминируют главные клетки хромофобы, затем следуют ацидофилы, и наименьшее количество составляют типичные базофильные клетки (И Г. Акмаев (1960) (1996), М.С. Мицкевич, 1957; В.А. Антонова, 1976; М. Her1ant, 1977). Подсчитали, что количество ацидофильных клеток у мужчин — 37,2%, у женщин 38,9%, хромофобы у мужчин достигают в среднем 50,9%, у женщин 48,7%, а базофилы, соответственно, 11,9% у мужчин, 11,3% — у женщин, что подтверждает отсутствия разницы между хромофильными элементами.

Ацидофильные клетки составляют около 60% клеточных элементов аденогипофиза. В норме они имеют округлую форму с ацидофильной грануляцией. У млекопитающих ацидофилы вырабатывают СТГ и ПРЛ. В результатах W. Barqmann (1971), гранулы ацидофилов окрашиваемые кармином, вырабатывают СТГ, а ацидофилы с оранжевой грануляцией синтезируют пролактин.

В результате дифференциального центрифугирования установили, ацидофильные гранулы размером 400 нм содержат СТГ, а гранулы размером 800 нм богаты ПРЛ (Welsch1976). В цитоплазме соматотропов и лактотропоцитов были обнаружены секреторные гранулы, которые содержат одновременно два вида гормона: СТГ и ПРЛ. Данные клетки называются маммосоматотропами (E. Horvathetal. (1988) F. Sasakietal. (1989), S. Vidaletal., (1995). В результате проведенных специальных и электронно-микроскопических исследований, в аденогипофизе баранов русской длинношерстной породы В.И. Котарев, А.Г. Ульянов, П.М. Торгун (2014) обнаружили увеличение численности и функциональной активности соматотропов и тиротропов в осенний период, о чем свидетельствует насыщенная цитоплазма клеток и их секреторная деятельность.

Расположение железистых клеток в передней доле гипофиза также, по мнению некоторых авторов, является весьма разнообразным (И.Г. Акмаев (1960) Б.В. Алешин (1971); М.З. Атагимов (1973, 1996); В.А. Антонова (1976); П.М. Торгун (1993)).

Б.В. Алешин ((1971) Шевченко Б.П. 2008) утверждают, что главные клетки рассредоточены посередине трабекул, тогда как, ацидофильные и базофильные клетки занимают пограничную зону, непосредственно соприкасаясь с сосудами. Все клетки рассеяны по всей паренхиме аденогипофиза более или менее равномерно.

Базофильные клетки крупнее ацидофилов, цитоплазма воспринимает основные красители. Грануляция базофилов, окрашиваются ШИК – положительной реакцией. У млекопитающих выявляются базофилы, вырабатывающие ФСГ, ЛГ и ТТГ. Так же базофилы выделяют гонадотропы и тиреотропы (H.D.Purves, 1966).

Согласно А.П. Дыбану (1959), базофильные клетки передней доли гипофиза дифференцируют на три разновидности: 1) дельта-базофилы, периферические фолликулостимулирующие гонадотропоциты, небольшие клетки округлой формы, особо богатые гликопротеидами; 2) дельта-базофилы, центральные или лютеинизирующие гонадотропоциты, в них

всегда выделяется участок темно красного цвета на месте аппарата Гольджи.

На периферии передней доли гипофиза располагаются в основном базофилы округло-овальной формы, вырабатывающие гонадотропные гормоны.

Б.В. Алешин, (1971); Самарин М.Ю. (2008); R.Y. Osamura, (1983); Сеин Д.О. (2005); G.V. Childsetal., (1983) в своих работах описывают, что базофилы, вырабатывающие ТТГ, имеют полигональную форму и занимают центральное положение в аденогипофизе. При этом базофилы, в которых синтезируется ТТГ, окрашиваются альдегид - фуксином. При этом базофильные гранулы диаметром около 200 нм несут гонадотропные гормоны, а гранулы диаметром около 140 нм тиреотропные. Выявлено, что гранулы базофильных клеток значительно меньше, чем у ацидофилов.

По данным авторов М.З. Атагимова, Р.П. Тавлуева (2015), на морфологическую и функциональную дифференцировку базофилов указывает наличие альдегид-фуксинофильных секреторных гранул и ШИК - положительную реакцию в цитоплазме этих клеток.

Хромофобные клетки имеют очень крупное, светлое ядро, слабо окрашивающиеся азановым методом, приобретает серо-фиолетовый оттенок. Гранулы клеток размером в 100-200 нм содержат АКТГ (U.Welschetal., 1976).

Многие авторы склонны считать, что хромофобы являются камбиальными элементами, и не способны к образованию гормонов (А. Н. Студитский, 1947; И.И. Доманов, 1951; М. Dancaiu, 1966; Ю.А. Магакян, 1964; С.М. Миленков, 1963, 1967; М.З. Атагимов, 1996).

По мнению И.А. Аклгаева (1959) и Е.Л. Володной (1966,1970), хромофобы подразделяются на два типа: а) неактивные мелкие, (клетки служащие камбием для всех хромофилов) и б) активные, (представляющие хромофобную стадию в секреторном циклеклеток своего ряда).

Б.В. Алешин (1960, 1971) полагает, что главным клеткам присуща секреция двух видов: апикальная и базальная секреция гормонов. Главные клетки, по мнению Алешина, выделяют исходную материнскую субстанцию, роль же хромофилов сводится к превращению ее в действительные гормоны.

С.С. Сареп (1983) указывает, что в группу хромофобных клеток аденогипофиза включаются кортикотропоциты, меланотропинпродуценты, несекреторные фолликулярно - звездчатые клетки, дегранулированные хромофилы и, наконец, истинно камбиальные недифференцированные (стволовые) клетки. Безусловно, что истинно недифференцированных клеток в аденогипофизе намного меньше, чем хромофобов.

По мнению С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров (2007) хромофобные клетки почти не воспринимают краситель и окрашиваются слабо. По мнению этих авторов, на них приходится от 15 до 60% всех клеток. Ацидофильные и базофильные клетки аденогипофиза отличаются не только способностью окрашиваться различными красителями, но и по механизму выделения секрета.

Как отмечает Ш.Е. Чхартишвили (1966), в хромофобных клетках сохранена способность размножаться, и поэтому их относят к группе камбиальных элементов, из которых в дальнейшем дифференцируются все остальные типы аденоцитов.

По мнению Войткевича А.А. (1952), И.Г. Акмаева (1960), в базофильных клетках в механизме выделения секрета существенная роль принадлежит оводнению цитоплазмы, которая обеспечивает выделение продукта в растворенном состоянии.

Морфологическими и гистохимическими исследованиями доказана связь ацидофилов в формировании СТГ и ЛТГ (М. Неглалн, 1964; S. Micami, 1970; М.С. Мицкеви, 1957; Е.И. Тараканов, 1960). J. L. Pasteels и др. (1972).

Значение гипофиза для функции половых желез у млекопитающих было показано в опытах по гипофизэктомии и введению экстрактов гипофизов половозрелым и инфантильным животным. Первые исследования о способности гипофиза, влиять на функцию половых желез установил В. Ascher (1912) на гипофизэктомизированных собаках, у которых наблюдалась атрофия половых желез и вторичных половых признаков.

Автором был сделан вывод о наличии в гипофизе особых стимуляторов функции гонад, названные гонадотропинами.

Далее Н.L. Fevold и др. (1934) установили, что гонадотропины являются белковыми веществами. Уже тогда было выяснено, что в гипофизе существует два гонадотропных начала - ФСГ и ЛГ, обладающие разными биологическими эффектами и физикохимическими свойствами.

На основании комплекса морфологических, кариометрических показателей В.И. Котарев, А.Г. Ульянов, П.М. Торгун (2015) заключают, что в осенний период, особенно в октябре, отмечается более высокий уровень сперматогенной и гормональной активности семенников. Наряду с этим выявлены признаки резкого усиления функциональной активности гонадотропов аденогипофиза.

По химическому строению ФСГ и ЛГ являются гликопротеидами. Белковая часть молекулы этих гормонов состоит из двух субъединиц, соединенных между собой нековалентной связью, которая легко разрывается в кислой среде или под действием соединений, нарушающих гидрофобные связи. Образовавшиеся фрагменты получили название а- и р субъединиц (Ю.А. Панков, 1974, 1976; М.И. Плехан, 1975; W.K. Liu et al., 1972; M.S. Siaram et al., 1974).

Результаты исследования передней доли гипофиза и интерстициальных клеток семенника М.З. Атагимова, А.Н. Хасаева (2008) свидетельствуют о функциональной активности интерстициальных эндокриноцитов в допубертатном периоде развития, а также выявили гистофизиологические корреляции между аденогипофизом и интерстициальными клетками семенника в новорожденном периоде развития овец дагестанской горной породы.

М. Poole, W.D. Kornegay, (1982); Козак М.В., Тёплый Д.Л. (2007); Хасаев А. Н. (2007, 2008) считают что гонадотропные клетки являются самыми крупными клетками в центральном и периферическом отделах органа.

Н.D. Purvesa, W.E. Griesbach (1955, 1957) с помощью гистохимического метода обнаружения гликопротеидов (F.A. Mc-Manus и R.D. Hotchkiss) выявили ряд особенностей структуры базофильных клеток передней доли

гипофиза. Авторы выделили три разновидности базофилов: 1) - тиреотропы, содержащие мало гликопротеидов, избирательно окрашиваются альдегид-фуксином по методу N.S. Halmi; 2) - фолликулостимулирующие гонадотропы с большим количеством крупных зерен гликопротеидов; 3) - лютеинизирующие гонадотропы, также содержащие гликопротеиды.

По данным N.S. Halmi, G.C. Moriarty (1977), Хасаева А.Н., Кадиева М.А. (2010), гонадотропоциты нередко содержат липидные капли и крупные лизосомы.

С возрастом концентрация гонадотропов у лабораторных животных увеличивается (Collins T., Parkening T., 1980; Clayton R., 1985).

В аденогипофизе взрослых животных увеличивается количество крупных гонадотропоцитов, однако, эти различия по сравнению с молодыми животными статистически недостоверны.

М. Мс. Ньюнаге и др. (1985) обнаружили у свиней максимальное увеличение уровня ЛГ и ФСГ непосредственно перед рождением. После рождения у самок уровень ФСГ увеличивается перед рождением и остается повышенным после рождения. ФСГ стимулирует рост и развитие фолликулов (A. J Conley и др. (1994), M. Mihm и др., 2002). Для проявления эффекта ФСГ необходимо присутствие небольших количеств ЛГ (П.А. Вундер 1980). Наличие ЛГ в гипофизе резко понижается незадолго до овуляции, а в крови повышается (C.R. Kelly и др., 1988).

Согласно данным H. Sajonski, A. Smollich (1972), в передней доле гипофиза рогатого скота наблюдается несколько типов клеток. К ацидофилам они относят а - клетки, вырабатывающие СГ (пролактин), к хромофобам — S - клетки и дельта 1- клетки, вырабатывающие соответственно АКТГ и ЛГ; базофилы же разделяются на бета - клетки, дающие ТГ и дельта 2 - клетки, вырабатывающие ФСГ.

При исследовании биологического действия гонадотропинов было выявлено, что ФСГ стимулирует рост и развитие фолликулов, приводя к активации клеток гранулёзы (Масалов В.Н., Сеин Д.О., Июльчик А.К. (2011), M.R. Cellantini et al (1965), M.G. Hunter et al. (1989), D.R. Zimmerman et al (1988),

A.J. Conleyetal (1994), M. Mihmetal. (2002)).

Но, для проявления указанных эффектов ФСГ нужно пребывание незначительных количеств ЛГ (П.А. Вундер, 1980; G.Bourdeletal., 1963; H.R.Catchpole, 1964; R.B. Snooketal., 1969; Спасов А.А., Смирнов А.В., Шмидт М.В., Толокольников В.А., Евсюков О.Ю., Харитонов М.В., Бугаева Л.И., Лебедева С.А. 2012).

Лютеинизирующий гормон - не только ведущий фактор овуляции, но и важнейшим катализатором в образования желтых тел. Он способствует усилению функции желтых тел при беременности. Отсутствие ЛГ в первые две недели после зачатия приводит к прерыванию беременности (К. Loewitetal., 1969; H.G.Rayetal., 1970).

При этом, ЛГ является главным гормоном в стимуляции продукции половых стероидов, оказывая конкретное воздействие на активацию стероидогенеза как в яичниках, так и семенниках (R.J. Santen., 1975; R.M. Sharpe, 1982; G.A. Lincolnetal., 1980).

Стимуляция лютеинизирующим гормоном стероидогенеза является достаточно трудным процессом и опосредуется почти всеми звеньями, еще всецело не выясненными. Впрочем, в последнее время были замечены работы, удостоверяющие то, что не только гонадотропины принимают участие в регуляции синтеза половых стероидов в яичниках. По сведениям А. Sirotkinetal (1998), подобной функцией владеют окситоцин, ИРФ — 1, протеинкиназа А и тирозинкиназа.

В яичниках и семенниках были выявлены белки, имеющие большое сродство с гонадотропинами ЛГ и ФСГ (К. J. Catt и др., 1971, 1972; R. Counis и др., 1993). В семеннике рецепторы к ЛГ локализуются в клетках Лейдига, сенсоры к ФСГ - в канальцах. В яичнике сенсоры ЛГ локализуются в интерстициальной ткани, клеточках теки, гранулезе фолликулов и в желтом теле (В.Б. Розен и др., 1981; J.G.Manns и др., 1984; S.Kazuo, 1988; B. Jallal и др., 1988; G.Meduri и др., 1996).

В последние годы появились работы, которые указывают на участие гонадотропных гормонов в атрезии фолликулов и апоптозе клеток гранулезы

(Z. Li и др., 2002; C.K. Lee и др. 2002). Как мы отмечали до этого, реакция на гонадотропины начинается с взаимодействия их со специфическими сенсорами. Так же гонадотропины влияют на образование рецепторных белков. Например, J.A. Holth и др. (1976) выяснили, что пролактин содействует формированию рецепторов к ЛГ.

По данным L. Richards и др. (1976), ФСГ повышает число рецепторов к самому себе, а эстрадиол, который вырабатывается растущим фолликулом, стимулирует образование рецепторов к ЛГ, обеспечивая тем самым повышение реакции фолликула на ЛГ. На протяжении онтогенеза, значительные изменения так же претерпевает гонадотропная функция аденогипофиза.

В тонической секреции гонадотропинов имеются также длительные сезонные изменения (H. Anson et al., 1988; C.M. Clay et al., 1989). В отличие от самцов, у самок в период полового созревания потом на протяжении всей следующей репродуктивной жизни гонадотропная функция гипофиза, приобретает циклический характер с резким подъемом уровня продукции и выделения ЛГ и ФСГ в преовуляторный период.

Синтез и выделение гонадотропинов гипофизом регулируются центральными структурами гипоталамуса. Основным путем осуществления гипоталамического воздействия на гонадотропную функцию гипофиза, является выделение специфичного декапептида - гонадотропин-рилизинг-гормона (Гн-РГ), функция которого заключается в регуляции выделения гонадотропинов (H. L. Kerjan et al. (1975), J. M. Malacara (1991), L.C. Krey (1993)).

К моменту рождения аденогипофиз имеет строение дефинитивного органа, в котором содержатся: хромофобные клетки (аденоциты мелкие и крупные), ацидофильные аденоциты и два типа базофильных клеток — гонадотропоциты и тиреотропоциты (базофильные аденоциты).

В связи с этим, Б.В. Алешин (1971) предположил, что гонадотропоциты и тиреотропоциты правильнее было бы считать не самостоятельными стабильными клеточными типами, а лишь «гонадотропным» и

«тиреотропным» состоянием базофильной клетки, которая может продуцировать разные гормоны в зависимости от того, в каких из них организм испытывает в данный момент повышенную потребность. В отношении гонадотропоцитов существует и другая точка зрения: при применении иммуно — гистохимических методов J. Mirecka, A.G.E. Pearse (1971) установил, что ФСГ и ЛГ часто выявляются в клетках одного и того же типа.

На базе электронно-микроскопических исследовательских работ некоторые авторы делят гонадотропоциты на два вида клеток, которые продуцируют или ФСГ, или ЛГ (К.М. Bergland, R.M.Torack 1969, N.S. Ha1mi, G.C. Mor1apu 1977, T. Purandare 1978, М.И. Балаболкин, 1978).

Однако исследованиями Р.К. Nakane (1970), M.G. Farquhar (1971), G.C. Mo-riarty (1973), У. Kawarai (1981), R.Y. Osamura (1983) с использованием иммуно-цитохимических методов было продемонстрировано одновременное присутствие гранул, содержащих ЛГ и ФСГ в одних и тех же клетках. Тем не менее, М.О. Ea1a и др. (1984), нашли кроме гонадотропоцитов, в которых выявлялся лишь иммунореактивный ЛГ, существенное число гонадотропных клеток, которые содержат иммунореактивные, как и ЛГ, так и ФСГ.

Гонадотропные гормоны, как и большая часть остальных гормонов, в организме представляют собой части цепи в гомеостатических механизмах обратной связи, посредством которых гормон регулирует скорость своей секреции в определенных границах.

Считают, что в системе «гипоталамус-гипофиз-гонады» имеется три многофункциональных уровня гормональной обратной связи: длинная, короткая и ультракороткая петли.

Большинство цепей обратной связи функционируют по принципу «плюс-минус взаимодействие», который впервые был предложен отечественным ученым М.М. Завадовским в 1939 году. Этот принцип предполагает отрицательное (тормозящее) действие гормона на скорость собственной секреции. Однако некоторые механизмы обратной связи в гормональных системах оказывают положительное действие, поскольку

гормоны в определенных пределах могут стимулировать свое собственное выделение.

А.Н. Хасаев, М.З. Атагимов (2011) в своих исследованиях утверждают, что гонадотропоциты характеризуются повышенными морфофизиологическими показателями, которые подтверждают их высокоую активность в дефинитивном периоде, так же характерно повышение синтеза гормонов как в гипофизе, так и в семеннике, что обусловлено высоким уровнем гормонального взаимовлияния обеих желёз.

Следовательно, литературные данные подтверждают, что гипофиз млекопитающих имеет много гистологических, морфологических и гистохимических особенностей, которые свойственны каждому виду.

Анализ литературных данных позволяет прийти к мнению, что недостаточно выяснены все стороны гормонопоэза в передней доле гипофиза, как в эмбриональном, так и в постнатальном периодах развития животных.

2.3 Яичники

Научная литература изобилует данными, посвященными изучению морфологии органов репродукции у самок домашних животных. Так, строение органов репродукции описывают: Авдеева А.А. (2001); Баймишев, Х.Б. (1999, 2000, 2006, 2010); Сеитов, М.С. (2001); Газизов, Р.Ф., Зухрабов, М.Г. (2003); Баженова, Н.Б. (2001, 2003); Тарасов, А.И. (2001); Каюмов, Ф.Г., Лебедев, С.В., Маевская, Л.А. (2008); Томитова, Е.А. (2012); Мальцев, А.В. (2004); Еремин, С.П. (2004); Дегай, В.Ф. (2000); Менькова, А.А. (2003); Лободин, К.А. (2003); Боголюк, С.С. (2005); Шарипов, А.Р. (2004); Wyrost, P., Molenda, O., Radek, J. (1988); у овец и коз – Бочаров, И.А. (1956); Атагимов М.З., Гаджиев Н.М-Ш. (2014); Артюхова Т.С (2008); Студенцов, А.П. (1986); Жуманов, С.М. (1997); Сетов, М.С. (2001); Долганова, С.Г. (2007); Долаев, А.Р. (2009); Фисенко, Ю.Н. (2013); Силантьев, Д.В. (2013); у свиней – Атагимов М.З.(1973, 1996); Шантыз, Г.С. (1992); Савельева, Л.Н., Сиразиев,

Р.З. (2007); Нергеева, А.Н., Бабушкин, В.А., Аскеров, Ш.С., Завьялова, В.Г. (2003); у самок яков – Хибхенов, Л.В. (2000); у самок северных оленей – Шелепов, В.Г., Донченко, А.С., Лайшев, К.А., Зеленовский, Н.В. (2002); у маралух – Белоногов, А.П. (1977); Малофеев, Ю.М., Токаев, З.К (2004); у пушных зверей – Перфильева, Н.П. (1981); Вахид Абд Эль Азим Абдель Рахим (1992).

Яичник – *ovarium* – является парной половой железой, в которой протекает овогенез, а также вырабатываются половые гормоны (Вракин, В.Ф., 2003; Климов, А.Ф., 2003; Акаевский, А.И., 2005; Зеленовский, Н.В., 2006); Кулинич, Е.Н. (2005); Сиповский, П.А. (2013) и др.

Одновременно недостаточно хорошо освещена морфология воспроизводительной системы овец. Существующие сведения в доступной нам литературе по этому вопросу исчерпываются краткими данными, представленными в литературе прошедших лет. Достижения по морфологии половой системы овец освещают в основном гисто - морфологические особенности органов размножения взрослых животных в возрастном аспекте. Противоречивы сведения о сроках наступления половой зрелости. Учитывая продуктивные качества овец, особенности экологии, изучение репродуктивных органов у овец, несомненно, актуально.

Воспроизводительная функция овец тесно связана с многочисленными изменениями, протекающими в организме, особенно в половой системе. Эти изменения, в зависимости от условий существования, могут быть по-разному выражены у отдельных пород. Половые органы в организме выполняют сложную физиологическую функцию, важность познания биологических особенностей живого организма любого домашнего животного подчеркивают Хибхенов Л.В., Алдарова Е.Ю. (2009).

Изучению морфологии органов размножения самок сельскохозяйственных животных, в том числе и овец, посвящено много работ (Сковородин Е.Н., Мальцев А.В., Вехновская Е.Г. (2007), Фисенко Ю.Н., Рядинская Н.И. (2012), Долганова С.Г. (2007), Куга С.А. (2016) и т.д.)

Исследования анатома - гистологического строения полового аппарата

представляют, как теоретический интерес в аспекте возрастных и породных особенностей онтогенеза, так и практическую ценность в отношении определения степени готовности к воспроизводству и установлению продолжительности племенного использования животных.

При изучении яичника выявлено, что на стадии пренатального органогенеза формируются органотипические структуры, обеспечивается резерв половых клеток для выполнения генеративной функции в половозрелом периоде.

Зенкина В.Г. (2014) делает вывод, что развитие яичника демонстрирует выраженный индивидуальный характер органогенеза и проявляется неодинаковой активностью фолликулогенеза, подготовкой к дефинитивной стадии развития. Наблюдаются выраженные отличия в интенсивности созревания фолликулов, развития внутренней оболочки фолликулов, в их гибели. Как и для других органов, для развития яичников характерна вариабельность строения, особенно во внутриутробный период.

Литературных сведений по изучению морфологии половых органов овец немало. Описывают строение полового аппарата взрослых особей Баймишев Х.В. (1999), Куга С.А. (2013), Долганова С.Г. 2004 и другие.

У свиньи гистологическую структуру гипофиза и яичников изучали: Д.О. Сеин, М.С. Кононова, И.М. Умеренков (2011), которые выявляют, что в период пубертата, наряду составлением гипоталамо-гипофизарных связей, происходит формирование полового аппарата самки. В частности, у свинок повышается функциональная активность яичников, увеличивается количество вторичных и третичных фолликулов, атретических тел. Это указывает на подготовку половых органов самки к предстоящему репродуктивному процессу.

По данным исследований Баймишева Х.Б. (1999, 2010), яичники первотелок имеют овально - вытянутую форму. Средняя масса их колеблется в пределах 7,7 г.

Чумаков В.Ю. (2008) отмечает, что длина яичника у коровы в среднем составляет 2,0-4,5 см, ширина 1,8-2,5 см, толщина 1,4-2,0 см. Вракин В.Ф. с

соавторами (2003) указывает, что средняя масса яичника у одних и тех же животных составляет 5-10 г.

Возрастные особенности развития репродуктивных органов овец определяли: Долганова С.Г (2004, 2007), Катаманов С.Г (2012), Рыжавский Б. Я., Смиренина И. В., Шапиро Е.П. (2003) другие.

Яичники овец выполняют генеративную и инкреторную функцию, играют исключительно важную роль в физиологии и патологии размножения. Размеры яичника, масса и форма его в некоторой степени подвергаются индивидуальным, но значительно больше возрастным и функциональным изменениям.

Изучая анатомическое строение яичников коз, Долганова С.Г. (2007) отмечает, что орган имеет неправильно-округлую форму и находится сбоку от рогов матки, на уровне поперечно-реберных отростков последнего поясничного позвонка.

По утверждению Долгановой С.Г. (2007), относительная масса яичников у коз возрастает с периода новорожденности до периода половой зрелости, и за указанный период она увеличивается почти в 53 раза.

Куга С.А. (2014) утверждает, что абсолютная масса яичников увеличивается от момента рождения до пяти месяцев более чем в три раза, а с пяти месяцев отмечается интенсивный рост, и к периоду физиологической зрелости яичники становятся больше в девять раз. Это доказывает то, что, чем моложе животное, тем более вытянутой формы яичник.

Долганова. (2007) подчеркивает, что наиболее быстрый скачок в развитии яичников установлен к периоду полового созревания и зрелости тела. Более глубокое представление о строении половых органов дает их гистологическое изучение различных отделов. В связи с тем, что яичник является сложным органом, значение которого проявляется в генеративной и эндокринной функциях, к нему приковано особое внимание ученых.

Результаты детального изучения закономерностей формирования у овец половых желез, образования и формирования половых продуктов изложены в работах К.Э. Рыжавского, Б.Я. Смирениной И. В., Шапиро Е.П.

(2003), Житенко Н.В. (2003) и других. Несмотря на некоторые породные особенности, в связи с разной скороспелостью, плодовитостью и спецификой половой цикличности, в развитии яичников у овец всех пород имеются общие закономерности и единое строение.

Фисенко Ю.Н. (2013) в своих исследованиях указывает, что яичники у ярок западно-сибирской мясной породы располагаются на уровне первого крестцового позвонка, латерально от рогов матки.

Яичник с поверхности покрыт зачатковым эпителием. Под эпителиальным покровом располагается белочная оболочка из плотной соединительной ткани. На разрезе яичника различают корковую или фолликулярную зону, в ней заложены примордиальные и граафовы фолликулы, находящиеся обычно в различных стадиях развития или атрезии, и желтые тела; между фолликулами располагается нежная соединительная ткань, богатая клеточными элементами; в ней проходят сосуды, нервы и мозговая или сосудистая зоны; она построена из соединительнотканной стромы; здесь расположены крупные кровеносные, лимфатические сосуды и нервы.

В литературных источниках встречаются данные о различии в размерах правого и левого яичников. Так, Маджидов Ф.Х. (1962) отмечает, что у каракульских овец правый яичник в большинстве случаев меньше левого. Обратную картину отмечают в своих исследованиях Баймишев Х.Б. (2000), Сковородин, Е.Н., Мальцев, А.В., Вехновская, Е.Г. (2007). У коров чернопестрой породы аналогичные данные обнаружены нами в работах Перфильевой Н.П. (1981).

Зачатковый эпителий с возрастом в отдельных участках яичника уплощается, а местами становится незначительным и прерывается рубцовыми образованиями (А.Д. Васин (1960), Зенкина В.Л., Каредина В.С., Солодкова О. А. (2010), Козлов Н.А. (2007)).

Капсула яичника телок калмыцкой породы, по данным исследований Каюмова, Ф.Г., Лебедева, С.В. Маевской, Л.А. (2008), покрыта одним слоем кубического зачаткового эпителия, под которым расположена белочная

оболочка. Клетки покровного эпителия могут иметь различную конфигурацию в течение процесса овуляции, причем над зрелыми фолликулами, они плоские.

По данным А.Д. Васина (1960), белочная оболочка также претерпевает возрастные изменения. Он отмечает утолщение её до 4-5-летнего возраста и дальнейший переход в грубые соединительнотканые образования. В корковой зоне, как уже отмечалось, находятся фолликулы на различной стадии развития или атрезии. По данным авторов Сеина О.Б., Сеина Д.О., Паюхиной М.А. (2009), дается подробная характеристика хода формирования фолликулов.

Белочная оболочка является своеобразным «каркасом» яичника (Мальцев А.В., 2004), который состоит из большого количества коллагеновых и эластических волокон, а также клеток фибробластического ряда.

У новорожденных самок, по данным многих исследователей, например, Долгановой С.Г. (2007); Мальцева А.В. (2004); Фисенко Ю.Н. (2013); Силантьева Д.В. (2013); Зенкина В.Г. 2014; Хибхенова Л.В. (2000); Куга С.А. (2014) и др., белочная оболочка относительно тонкая. У половозрелых самок покровный эпителий утолщается, белочная оболочка утолщается, и развивается сеть кровеносных сосудов.

Зеленевский Н.В. (2006) под белочной оболочкой выделяют две зоны: паренхиматозную, или фолликулярную, и сосудистую. В паренхиматозной зоне происходит развитие фолликулов с заключенными в них яйцеклетками (Хрусталева, И.В., 1994). Сосудистая зона представлена соединительной тканью и большим количеством крупных кровеносных сосудов (Баймишев Х.Б., 1999; Силантьев Д.В., 2013).

Проведенными исследованиями Баймишева Х.Б., Баймишева М.Х., Пристяжнюка О.Н. (2017) установлено, что у телок, выращенных в условиях интенсивной технологии производства молока, морфогенез яичника и маточных труб имеет возрастные и структурные особенности. Самая высокая интенсивность роста яичников происходит в период от рождения

до 6-месячного возраста.

Сиповский П.А. (2013) отмечает, что у кошки, на протяжении первого года жизни, наиболее интенсивный рост характерен для коркового слоя яичника, толщина которого увеличивается за указанный промежуток времени в 5,63 раза. В то же время толщина мозгового слоя увеличивается лишь в 2,24 раза.

На продольном разрезе яичника в фолликулярной зоне можно встретить фолликулы на разных этапах зрелости и желтые тела (Зеленевский Н.В. (2009), Брюшковский К.Ю. (2004), Вракин В.Ф. (2003), Акаевский А.И., (2005)).

Фолликулогенез – это процесс формирования, роста и созревания фолликулов. В течение всей жизни большая часть ооцитов находится в составе примордиальных фолликулов, которые последовательно вступают в рост. Фактически пул примордиальных фолликулов является овариальным резервом, который расходуется в течение всего онтогенеза. Большая часть фолликулов в ходе развития подвергается атрезии, другая часть созревает, доходит до стадии овуляции, после которой клетки фолликула подвергаются лютеинизации, образуется желтое тело.

Все фолликулы делятся на: 1) первичные, 2) вторичные и 3) третичные. Характерным признаком первичных фолликулов являются однослойный плоский эпителий, состоящий из синцитиально соединенных клеток. Вторичными считаются фолликулы с начала роста до образования фолликулярной полости. Третичные, или граафовы фолликулы имеют полость.

По данным Рыжавской (2008), формирование фолликулов у овец начинается во второй половине утробного развития.

Е.Ф. Поликарпова (1959) относит их появление у советского мериноса лишь к концу утробного развития у новорожденных ярок. По наблюдениям Л.Д. Литвиновой (1964), М.В. Невзгодиной (1967), Е.Ф. Поликарповой (1967), в корковой зоне яичника имеются фолликулы всех фаз

развития: первичные, развивающиеся вторичные и полостные третичные. При этом все фолликулы находятся во внутренней части корковой зоны, в то время как периферическая часть содержит под белочной оболочкой овогонию и овоциты. Развивающихся полостных фолликулов у ярок в этом возрасте такое количество, что они на границе сосудистого слоя яичника сформировали мощную фолликулярную зону.

На продольном разрезе яичника в фолликулярной зоне можно встретить фолликулы на разных этапах зрелости и желтые тела (Зеленевский Н.В., 2009; Брюшковский К.Ю. 2004; Вракин, В.Ф. 2003; Акаевский А.И., 2005).

В своей работе Хибхенов Л.В. (2000) указывает на значительные индивидуальные колебания в развитии фолликулярного аппарата у новорожденных ярок: у одних он развит хорошо, у других значительно меньше. Однако во всех яичниках встречаются примордиальные, первичные, везикулярные фолликулы. Такую же картину отмечает в своих исследованиях Невзгодина М.В. (1968) у новорожденных овец.

Согласно данным Ю. Н. Фисенко, Н. И Рядинской (2012), линейные размеры и масса яичников у овец западно-сибирской мясной породы увеличиваются неравномерно. Их абсолютная масса с периода новорожденности до 4 месяцев увеличивается: левого и правого - в 4 раза. Относительная масса с периода новорожденности до 4 месяцев также увеличивается: левого — в 1,4 раза и правого — в 1,05 раза. Линейные размеры органа с периода новорожденности до 4 месяцев увеличиваются: длина левого — в 2 раза и правого — в 2,5 раза, ширина левого — в 3 раза и правого — в 2,5 раза. У новорожденных ярок в яичнике присутствуют примордиальные, первичные и вторичные фолликулы. К месяцу видны корковая и мозговая зоны, ярко выражены друг от друга обособленные фолликулы, появляются третичные фолликулы с выраженной гранулезой и текой. К четырем месяцам фолликулы сформированы полностью. Созревшие третичные фолликулы имеют ооцит на яйценосном бугорке, четко отграниченные друг от друга гранулезу и теку, располагаются на периферии.

У новорожденных количество примордиальных фолликулов в сравнении с одномесячными и четырехмесячными ягнятами наибольшее. Первичные и вторичные фолликулы имеются в небольшом количестве. У одномесячных ягнят в сравнении с новорожденными наблюдается увеличение количества первичных фолликулов в 3 раза и вторичных фолликулов - в 6 раз, но в это же время происходит уменьшение количества примордиальных фолликулов в 5 раз. Также происходит увеличение количества третичных фолликулов в 2 раза. К четырем месяцам количество примордиальных фолликулов уменьшается в 6 раз, они расположены в один ряд в виде полосы. Количество первичных и вторичных фолликулов, наоборот, увеличивается, соответственно в 11 и 12 раз.

Многие авторы указывают на различные размеры и число фолликулов в зависимости от стадии эструса (Гончаров В.П., 1994; Дегай В.Ф. (2000), Савельева Л.Н. (2007), Томитова Е.А. (2011), Авдеева Т.А. (2001), Алиханов А.А. (1956), Кузьменко П.И. (1983), Сергеева О.В., 2009).

Менькова А.А. (2003) подтверждает в своих исследованиях, что рост фолликулов у телок до и после полового созревания характеризуется волнообразностью, указывая на наличие нескольких приблизительно одинаковых по размеру фолликулов или атретических тел, находящихся на одной стадии формирования.

С.М. Горбатюк (2013) в своем исследовании рассмотрел морфофункциональные изменения в яичниках белых крыс на 30–60е сутки, происходит рост фолликулов с формированием текальных оболочек, сопровождающийся атрезией всех крупных фолликулов. В возрасте 90 суток, наряду с формированием атретических тел, происходит овуляция, формируются желтые тела, полностью оформлены строма и сосудистый аппарат яичника, претерпевающие значительные перестройки в процессе фолликулогенеза, подчиненного циклической активности гипоталамо-гипофизарной системы. В 180 суток морфология яичников свидетельствует о расцвете репродуктивной функции, происходит максимальное развитие паренхиматозных элементов гонад, включающих железистую

интерстициальную ткань (клетки внутренней теки, интерстициоциты, интерстициальные клетки атретических тел) и желтые тела. По мере роста и созревания происходит изменение соотношения паренхима-стромы с преобладанием стромальных структур над генеративными у крыс старшей возрастной группы.

Каюмов Ф.Г., Лебедев С.В., Маевская Л.А. (2008) в своих исследованиях приходят к выводу, что при интенсивном выращивании в яичниках телок выявляется большое число первичных и вторичных фолликулов, которое в 1,33 раза превышает их численность при умеренном и хозяйственном уровнях выращивания.

Силантьев Д.В. (2013) указывает на отличия в гистоструктуре яичника взрослых особей коз зааненской породы. У них, по данным исследований автора, в отличие от шести-семи-месячных козочек количество примордиальных фолликулов в корковом веществе значительно уменьшается, но увеличивается количество атретических фолликулов и отмечается наличие желтых тел, покрытых соединительнотканной капсулой. Сковородин Е.Н., Мальцев А.В., Вехновская Е.Г. (2007) отмечают у яичников животных-гипотрофиков интенсивное формирование примордиальных фолликулов на границе фолликулярной и паренхиматозной зон.

У овец западно - сибирской мясной породы Ю.Н. Фисенко, Н.И. Рядинская (2014) отмечают количество примордиальных фолликул у новорожденных ягнят наибольшее, а первичные и вторичные фолликулы встречаются редко. К 12-месячному возрасту, в сравнении с новорожденными, количество примордиальных фолликулов уменьшается в 2 раза, а первичных и вторичных увеличивается в 1,4 и 2 раза соответственно. С периода новорожденности и до 4-месячного возраста в цитоплазме примордиальных и первичных фолликулов гликоген, кислые и нейтральные сульфатированные гликопротеины обнаружены в виде следов.

После полового созревания единичные фолликулы растут и достигают стадии граафова пузырька, а остальные подвергаются атрезии. На месте

лопнувшего фолликула развивается желтое тело, которое становится одним из регуляторов роста полостных фолликулов; при этом рост фолликулов заметно подавляется в том же яичнике, где находится желтое тело (Менькова А.А., 2003).

Куга С.А. (2013) сообщает, что у ярок романовской породы в возрасте 4,5 и 5,5 месяцев в яичниках имеются крупные граафовы фолликулы и атретические тела, но овуляции не наблюдается. С 6-месячного возраста в яичниках происходит постепенная их активизация, и к 9-месячному возрасту отмечается улучшение трофики ткани яичника. В полостных фолликулах она наблюдала бурно разросшийся зернистый слой и в нем большое количество телец колл-экснера. В яичниках годовалых овец автор отмечала увеличение кровеносных сосудов и образование свежих кратеров лопнувших фолликулов, являющихся следствием овуляции.

Ю.Н. Фисенко, Н.И. Рядинская (2014) заключают, что выявленные зрелые третичные фолликулы, желтое тело и атретические тела указывают о начале полового созревания с 4-месячного возраста и наступлении половой зрелости к 6 мес. В период с 4- и до 12-месячного возраста количество гликогена в цитоплазме первичных и вторичных фолликулов увеличивается. С ростом фолликулов содержание кислых и нейтральных сульфатированных гликопротеинов в фолликулярном эпителии и блестящей оболочке увеличивается с 4 до 6 мес., а в дальнейшем они выявляются в умеренном количестве. Содержание РНК с 4- до 12-месячного возраста не изменяется. Концентрация общего белка и липидов незначительно снижается.

Сеин О.Б., Сеин Д.О., Паюхина М.А. (2009) приходят к выводу, что результатом развития фолликулов является либо атрезия, сопровождающая образование атретических тел, либо образование желтых тел, сопровождающих овуляцию. В связи с этим особое внимание в развитии яичников уделяется времени появления в их структуре желтых тел.

Шарипов А.Р. (2004) в своей работе отмечает, что на протяжении первых шести месяцев стельности в яичниках коровы можно обнаружить один-два крупных полостных фолликула диаметром более 10 мм. Желтое

тело беременности располагается преимущественно в правом яичнике, и его диаметр к которому месяцу стельности увеличивается в среднем до 28,4 мм, к третьему месяцу уменьшается в среднем до 23,1 мм и в дальнейшем, несколько снижаясь, остается стабильным (18,9-21,4 мм).

Происхождение, развитие и функцию этого образования рассматривали многие исследователи: Долганова С.Г. (2004, 2005), Н.Э. Баумана (2012) и другие. Наличие нормально развитых желтых тел в яичниках ярко свидетельствует о появлении у них полноценных половых циклов и связывается с наступлением половой зрелости самок. По данным М.В. Невзгодиной (1971), у ярок романовской породы она наступает в возрасте 7-8 месяцев. В этом возрасте в яичниках овец автор наблюдала массовую овуляцию и наличие различных размеров желтых тел.

Половая зрелость проявляется всегда раньше, чем заканчивается основной рост и развитие животного. По данным Хибхенова Л.В. и Алдарова Е.Ю. (2009), половая зрелость у овец наступает в возрасте 7-8 месяцев, начинать использовать их в воспроизводстве необходимо по достижении физиологической зрелости - в 12-15-месячном возрасте.

Клетки целомического эпителия дают начало клеткам гранулезы, клетки мезонефроса – предшественники клеток теки (Боярский, 2004).

Гранулезные клетки отличаются от клеток текальных оболочек и стромы яичника базальной мембраной фолликула – сеть внеклеточного матрикса, состоящая из в основном коллагена четвертого типа и ламинина, и стабилизированная сшивками из нидогена (энтактина) (Irving-Rodgers et al., 2009). Базальная мембрана фолликула нарабатывается за счет активности как клеток гранулезы, так и за счет прилежащих к ней клеток theca interna. Считается, что базальная мембрана обеспечивает поляризацию, пролиферацию и дифференцировку клеток гранулезы (Amsterdam et al., 1989; Richardson et al., 1992). При дегенерации растущего фолликула базальная мембрана дестабилизируется, что приводит к нарушению структуры гранулезы, а клетки текальной оболочки получают возможность проникать внутрь фолликула.

Текальная оболочка фолликула состоит из двух слоев: theca interna, которая обращена к базальной мембране, и theca externa, контактирующая со стромой яичника. В антральном фолликуле оба слоя теки образованы несколькими рядами мезенхимных клеток. В настоящее время считается, что примордиальные фолликулы не имеют текальной оболочки, а в окружающей их строме существуют некоторые предшественники текальных клеток. Когда фолликул вступает в рост, клетки гранулезы становятся кубическими и начинают активно секретировать ростовые факторы, в том числе LIF, за счет чего происходит рекрутирование текальных клеток. В результате многослойные фолликулы окружены несколькими слоями текальных клеток, однако на гистологических препаратах нет отличий между внутренней и наружной текальными оболочками. В преантральном фолликуле начинается активная дифференцировка клеток theca interna, на них выставляются рецепторы к ЛГ, но синтез андрогенов в них пока отсутствует или он минимальный. Считается, что эта дифференцировка текальных клеток контролируется клетками гранулезы, которые активно выделяют ростовые факторы. Предполагается, что клетки теки, оказавшиеся в зоне действия этих факторов превращаются в клетки theca interna, способные продуцировать андрогены (Young and McNeilly, 2010). Внутренний слой теки обильно пронизан кровеносными капиллярами, отвечает за обменные процессы в фолликуле, а также за синтез андрогенов и прогестерона, а наружный слой содержит гладкомышечные клетки, активность которых регулируется цАМФ и прогестероном. После созревания фолликула и овуляции судьба двух слоев теки различна. Гладкомышечные клетки theca externa участвуют в овуляторных процессах, за счет их сокращения повышается фолликулярное давление в овулирующем фолликуле (Erickson et al., 1985). Клетки theca interna, как и клетки гранулезы после овуляции завершают пролиферацию и дифференцируются в клетки желтого тела.

Для анализа состояния фолликула во время роста и созревания

необходимо иметь четкое представление, о какой стадии фолликулогенеза идет речь. Однако в настоящее время нет одной единой принятой классификации стадий развития овариальных фолликулов. Одной из наиболее известных является классификация, основанной на величине фолликула и количестве клеток, которые входят в его состав, предложенная Педерсеном и Петерсом более 45 лет назад (Pedersen and Peters, 1968). Однако данная классификация не учитывает морфологию фолликула, в частности форму клеток и её изменение от стадии к стадии. Классификация Педерсена и Петерса довольно подробная, но на практике её достаточно трудно применять, так как подсчет клеток в составе фолликула невозможно осуществить без приготовления серийных гистологических препаратов.

По мнению Волкова В.П. (2014), морфофункциональные изменения яичников, ассоциированные с физиологическим старением организма, имеют достаточно чётко выраженный и однонаправленный характер. Все показатели функциональной активности паренхиматозных структур яичников указывают на их гипofункцию, как репродуктивную, так и эндокринную, прогрессирующую с возрастом. Параллельно нарастает степень склероза стромы органа.

2.4. Морфофункциональная характеристика яичника

Научная литература располагает данными о морфологии и функциональной деятельности половых органов животных и человека. Оптимальная регуляция сложных биохимических и физиологических процессов в организме животных в разные периоды постнатального онтогенеза в значительной степени обеспечивается состоянием эндокринной системы.

Литературных сведений по изучению морфологии половых органов овец немало. Баймишев Х.В. (1999), Куга С.А. (2013); Долганова С.Г (2004), Фисенко Ю.Н., Рядинская Н.И., Катаманов С.Г (2012) и др. описывают

строение полового аппарата взрослых особей.

Накопление данных о развитии организма животного и его отдельных органов и систем по видам, породам и зонам их разведения дает возможность более обоснованно решать вопросы управления организмом сельскохозяйственных животных и обеспечить еще большую их продуктивность. Для решения проблемы увеличения поголовья скота необходимы знания биологии размножения животных, в том числе знания строения и развития органов половой системы.

Морфологическая и гистологическая структура органов размножения довольно не постоянна в связи с изменением возраста и физиологического состояния организма. Поэтому подробные сведения о морфофункциональных и гистологических особенностях репродуктивных органов самок овец важны для установления сроков полового и физиологического созревания, для понимания физиологии их развития, а так же должны учитываться в селекции животных. Среди множества вопросов, связанных с эндокринной системой, задачи воспроизводства остаются наиболее интересными, будучи тесно связанными с фундаментальными проблемами и с практическими аспектами ветеринарии.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Материал и методика

Исследования проводились с 2013 по 2017г., на кафедре анатомии, гистологии и физиологии Дагестанского государственного аграрного университета имени М.М. Джембулатова.

Объектами нашего исследования стали гипофиз и яичник овец дагестанской горной породы.

Органы для исследования отбирались после убоя животных в различных хозяйствах республики Дагестан. Возраст животного определялся по записям книги учета, или по зубам (В.А. Мороз, 2002).

Изучаемые животные представлены пятью возрастами: допубертатный период - 1-10 дней, препубертатный период - 3-4 месяца, пубертатный период - 6-8 месяцев, дефинитивный период - 1-1,5 года, старые животные 5-7 и старше.

После препаровки изъятые железы предварительно взвешивали и измеряли их объем.

Для фиксации общегистологического материала использовали растворы сложных фиксирующих жидкостей: Буэна, Ценкера, Карнуа.

При фиксации материала для гистохимического исследования был применен метод Чиачио (липиды), метод импеграции азотно-кислым серебром (аскорбиновая кислота). Затем материал по общепринятой методике обезвоживали в спиртах возрастающей консистенции. Для заливки гистологического материала применяли парафин.

Гистосрезы толщиной 7-8 мкм получали на санном и ротационном микротоме. При окрашивании срезов применяли как гистологические (гематоксилин и эозин, азокарминовый метод гейденгайна), так и гистохимические методы окрашивания: гликоген и другие ШИК - положительные вещества выявляли по методу Мак-Мануса (19), липиды определяли с помощью судана черного «В».

Так же проведена комплексная морфометрия с помощью правил, изложенных в руководстве по морфометрии Г.Г. Автандилова.

Кариометрию производили с помощью цифровой окулярной камеры с лицензированным программным обеспечением Altami Studio. Статистическую обработку полученных данных выполняли с помощью пакета программ Microsoft EXCEL, с использованием критерия Стьюдента (t), различия считали достоверными при $p < 0,05$.

Всего исследовано 83 животных пяти возрастных групп

3.2. Исследование клеточного состава передней доли гипофиза и текальных клеток яичника, овец в возрастном аспекте

3.2.1. Морфология передней доли гипофиза и текальных клеток яичника овец в допубертатный период

Гипофиз лежит в ямке турецкого седла и прикрыт мембраной отделяющей его от мозга. Связь основания мозга с гипофизом осуществляется гипофизарной ножкой, проходящей через отверстие мембраны. Гистологически выявляются все доли гипофиза, где основную часть занимает передняя доля, тогда как задняя и промежуточная доли менее выражены (рис.1).

В данном возрасте вес гипофиза в среднем составляет $0,18 \pm 0,26$ гр. (таб. 1).

Передняя доля гипофиза представлена эпителиальными клетками, лежащими между тонкими соединительнотканными тяжами. Соединительнотканых элементов небольшое количество. Эпителиальные тяжи соприкасаются с кровеносными сосудами. Аденоциты окраску воспринимают неодинаково. Клетки, которые хорошо окрашиваются, называются хромофильными, а клетки, невоспринявшие окраску, - хромофобными. Хромофильные аденоциты подразделяются на ацидофильные и базофильные. В поле зрения количество ацидофильных клеток превышает число базофильных. (рис. 2).

Таблица №1. Изменение массы желез овец в возрастном аспекте

Возраст животных	Количество животных	Масса желез (в граммах)	
		Гипофиз	Яичники
Допубертатный период	7	0,18±0,26	0,07±0,01г
Препубертатный период	13	0,34±0,32 *	0,15±0,04
Пубертатный период	30	0,48±0,07 **	0,30±0,07 **
Дефинитивный период	23	0,60±0,56 ***	1,89±0,23 ***
Старые животные	10	0,59±0,11 **	1,86±0,21 ***

Примечание: разница с предыдущей группой статистически достоверна:

*-при $P < 0,05$; ** - при $P < 0,01$; *** - при $P < 0,001$; N=50.

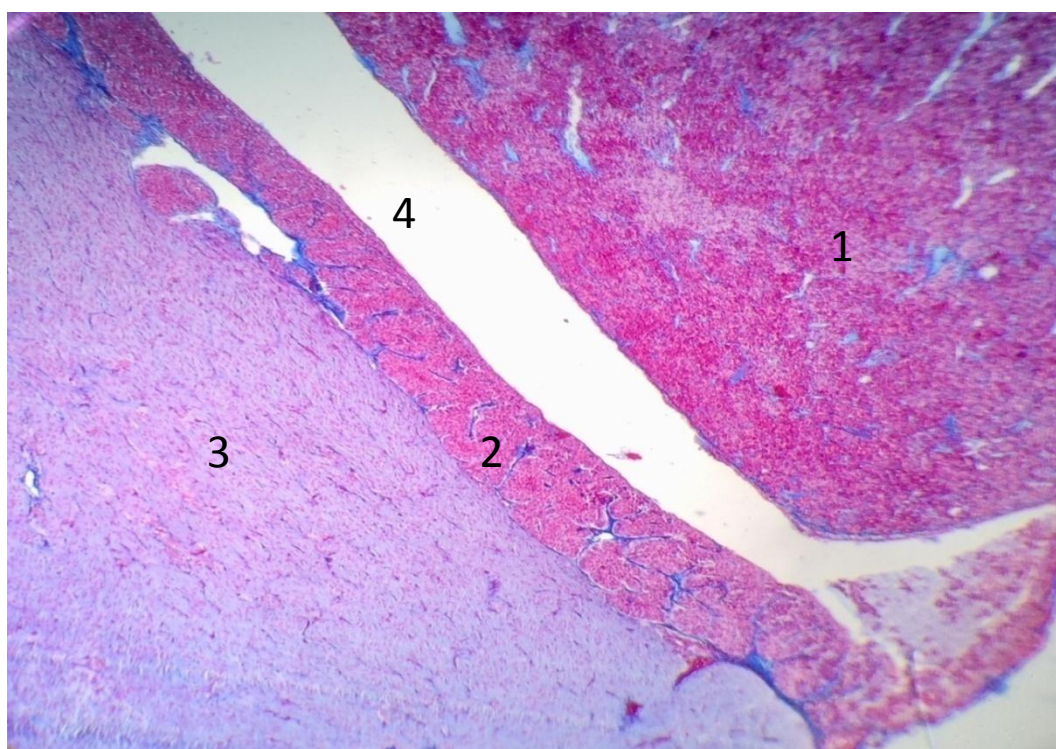


Рисунок 1. Гипофиз овцы 2 дня. 1-передняя доля гипофиза; 2-средняя доля гипофиза; 3-задняя доля гипофиза; 4-гипофизарная щель.

Буэн, азокармин по Гейденгайну. x100

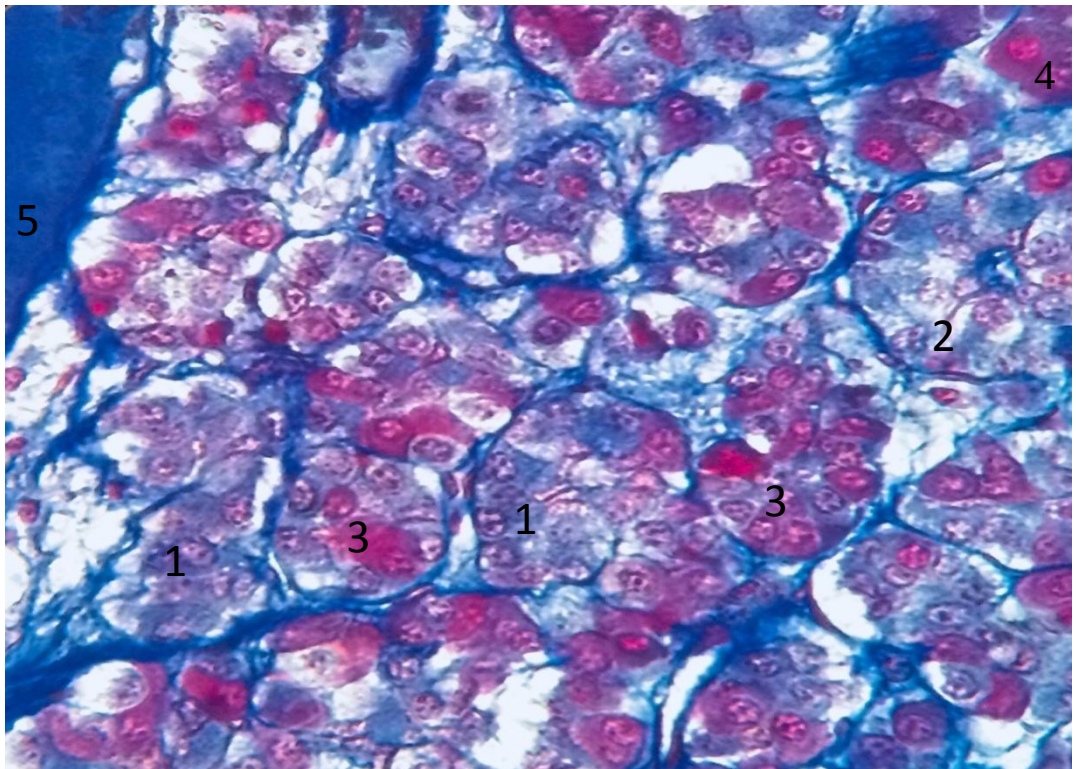


Рисунок 2. Гипофиз овцы. 3 дня. 1-базофилы; 2- хромофобы; 3- ацидофилы; 4- оксифилы; 5-кровеносныйсосуд; Буэн, азокармин по Гейденгайну. х600.

Хромофобные клетки - это группа слабо окрашенных клеток, которые занимают большую часть площади эпителиальных тяжей. Размеры и форма клеток неоднородна. Диаметр данных клеток в среднем составляет $6,76 \pm 0,17$ мкм. Лежат они посередине тяжей, чаще всего в виде небольших плотных групп. Эти клетки не имеют ярко выраженных клеточных границ. При окраске они слабо окрашиваются красителями, цитоплазма мелкозернистая, ядра мелкие, округлой, реже овальной формы, хроматин имеет слабую пылевидную зернистость (рис 2). В одном поле зрения в среднем насчитывается $54,52 \pm 2,34$ клеток. Площадь ядер составляет $23,60 \pm 0,48$ мкм.

Хромофильные клетки - небольшие клетки, которые располагаются между хромофобными клетками, откуда берут начало будущие хромофилы. Среди хромофильных клеток встречаются хромофобы с четкими очертаниями границ, но они плохо окрасились основными красителями. Их ядра имеют округлую форму, богаты содержанием хроматина, цитоплазма со светлым оттенком, ядра крупных размеров. Хроматин рассеян равномерно, мелкозернистый. В ядрах наблюдается одно крупное или два мелких ядрышка.

Среди хромофилов в наибольшем количестве встречаются оксифильные клетки. Располагаются они небольшими группами, а также одиночно. Количество клеток в одном поле зрения их равно $17,3 \pm 1,26$ кл., (рис. 2). Они имеют четкие контуры границы. Цитоплазма плотно-зернистая. Ядро округлое, диаметр в среднем составляет $9,4 \pm 0,11$ мкм.

Ацидофильные клетки – это средние округлой формы клетки. Они рассеяны по всей поверхности передней доли железы, встречаются как в виде скоплений, так и одиночно (рис. 2). Количество клеток в одном поле зрения составляет $17,2 \pm 1,2$ мкм (таб.4). Одиночные ацидофилы оплетены нежными

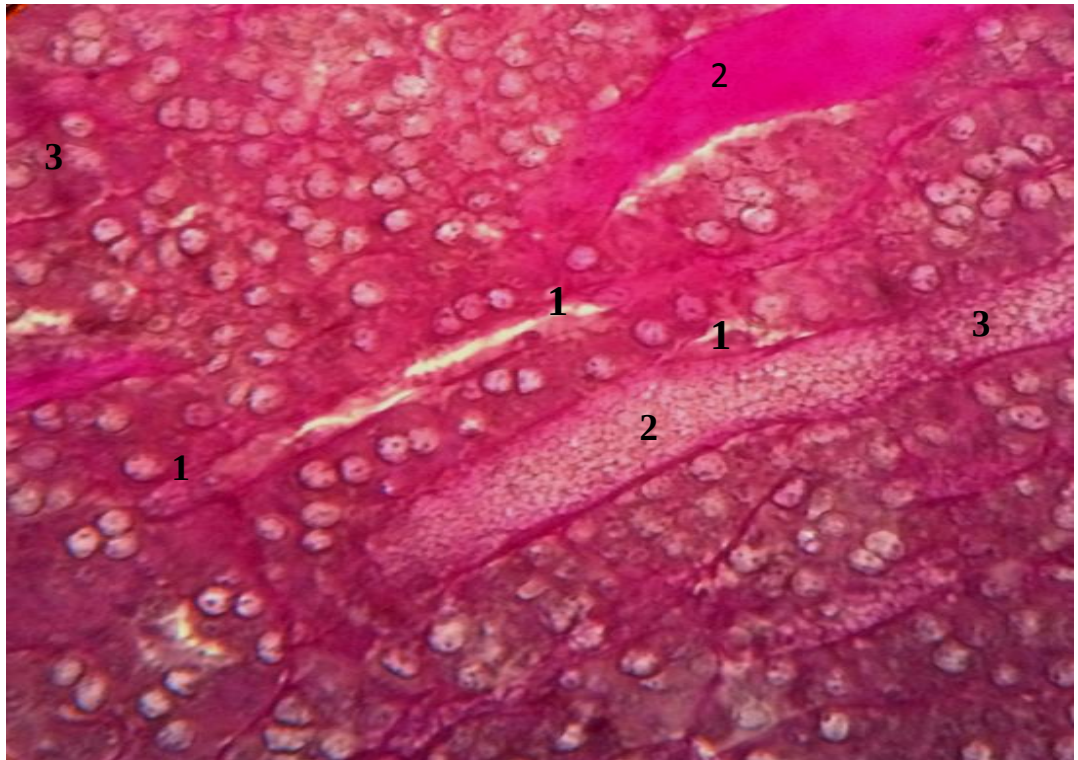


Рисунок 3. Гипофиз овцы 3 дня. 1-Шик положительная грануляция в базофильных клетках; 2- кровеносный сосуд; Буэн, ШИК - реакция. х400

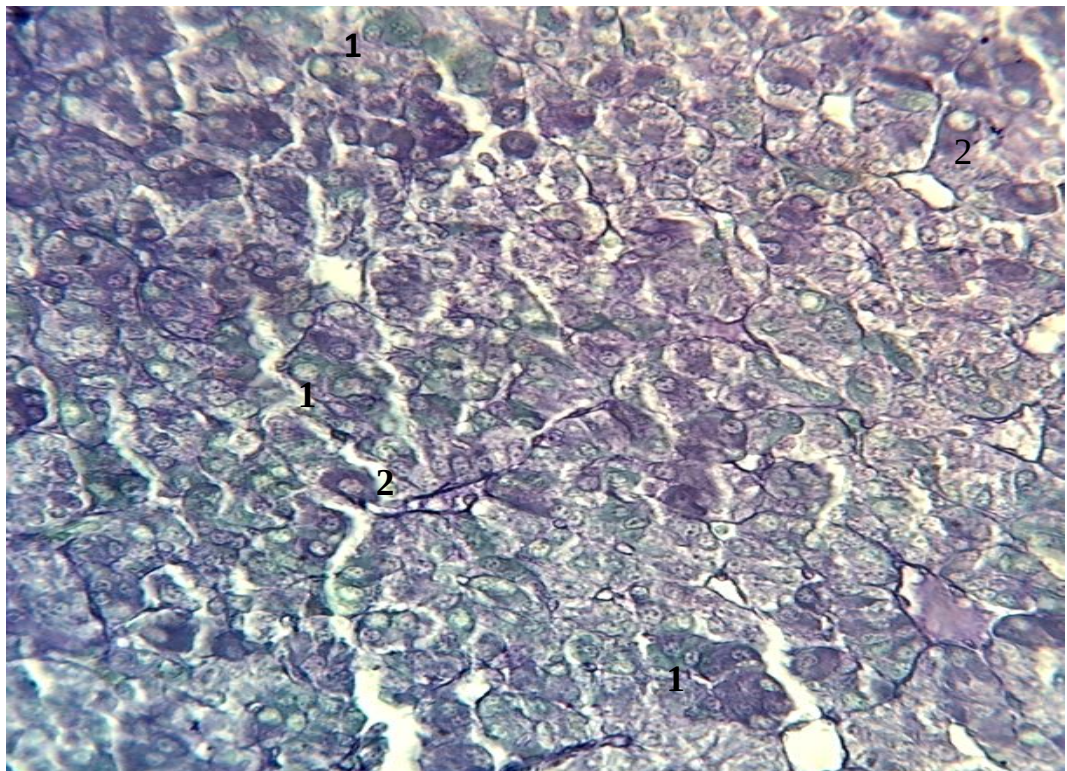


Рисунок 4. Гипофиз овцы возраст 6 дн. 1-гонадотропы; 2-тиреотропы. Буэн, альдегид-фуксин по Дыбану. х400.

структурами соединительной ткани, их цитоплазма оксифильна (рис. 2). Ядро небольших размеров, округлой формы, хроматин мелкозернистый. Диаметр ядер составляет $7,60 \pm 0,23 \text{ мкм}$, тогда как площадь ядер равно $26,73 \pm 0,58 \text{ мкм}$ (таб. 5). Встречаются клетки с одним или двумя ядрышками.

Базофильные клетки крупнее ацидофилов, однако, их гранулы мелкозернистые. Клетки неравномерно распределены по всей паренхиме и чаще встречаются у сосудов. Количество клеток в одном поле зрения составляет в среднем $10,98 \pm 0,73$ клеток. Они имеют многообразную форму и размеры, отчетливо отграничены друг от друга. Цитоплазма базофильна, ядро крупного размера, хроматин мелко гранулирован (рис. 2). Диаметр ядер в среднем составляет $8,28 \pm 0,28 \text{ мкм}$ (таб. 3). Площадь ядра составляет $27,71 \pm 0,39 \text{ мкм}$ (таб. 5). В некоторых капиллярах, наблюдается наличие ШИК - положительной субстанции, тогда как прилегающие базофилы ощутимо теряют ШИК - положительную грануляцию цитоплазмы (рис. 3). Данное явление можно пояснить тем, что клетки, возможно, выделяют свой гормон в кровь.

Среди базофильных клеток можно различить тиреотропоциты и гонадотропоциты. Эти клетки отличаются между собой конфигурацией, размерами и локализацией в железе. При окрашивании альдегид - фуксином по Дыбану тиреотропоциты приобретают темно фиолетовый оттенок, тогда как цитоплазма гонадотропоцитов окрашивается в зеленоватый тон (рис. 4).

Тиреотропные клетки отличаются небольшими размерами, часто в виде клиновидной формы. Встречаются группами, прилегая апикальными концами к стенке кровеносных сосудов, как бы образуя цепи. Так же могут встречаться и в толще эпителиальных тяжей. Цитоплазма мелко гранулирована, слабо альдегид-фуксинофильна и дает слабую ШИК - положительную реакцию (рис. 3). Ядро округлое, плотное, располагается эксцентрично. Редко встречаются структуры с диффузной базофилией. Границы ясно выражены. Перечисленные черты тиреотропных клеток в новорожденном периоде развития передней доли гипофиза позволяют нам

полагать, что эти клетки функционально активны в этом периоде и функционируют в гормонопозитивных процессах организма.

Гонадотропные клетки - клетки округлой, реже овальной формы. Количество гонадотропоцитов в данном периоде в одном поле зрения равно среднему $5,7 \pm 2,11$ клеток (таб. 4). В центральном и периферическом отделах передней доли гипофиза гонадотропоциты являются самыми крупными клетками. При окрашивании альдегид-фуксин (по Дыбану) гонадотропоциты выявляются слабо зеленоватым фоном, с выраженными контурами границ мелкозернистой цитоплазмы. Ядра крупные, округлой формы, часто прилегают к периферии клетки (рис.4). Хроматин мелкогранулирован спаянный между собой хроматиновыми нитями. Ядрышки отчетливо выделяются. Диаметр ядер в среднем составляет $8,10 \pm 0,19$ мкм (таб. 3). Площадь ядер равна $26,91 \pm 0,67$ мкм. Ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) равно 0,28.

Гонадотропы в основном занимают как периферическую, так и центральную зону железы, образуя при этом скопления, из нескольких клеток плотно прилегающих к капиллярам (рис. 4). Одиночные гонадотропы часто встречаются в аденогипофизе. Цитоплазма с четкими очертаниями границ. Ядро округлое, хроматин мелкозернистый.

Яичники. Снаружи капсула яичника новорожденного ягненка покрывает поверхностный зачатковый эпителий, имеющий кубическую форму (рис. 5). Под зачатковым слоем формируется белочная оболочка из рыхлой неоформленной соединительной ткани, внутренняя часть которой прилегает к паренхиме, и имеет более разрыхленный характер, содержит много клеток и мало волокнистых структур. В среднем размер яичника в новорожденный период составляет $(0,60 \pm 0,05)$ см. У новорожденных ягнят длина левого яичника колеблется в пределах $7,09 \pm 0,73$ мм, ширина $3,66 \pm 0,34$ мм, толщина $2,70 \pm 0,26$ мм; промеры правого яичника близки к показателям левого $7,02 \pm 0,72$ мм, $3,62 \pm 0,38$ мм и $2,44 \pm 0,26$ мм, соответственно (таб. 2).



Рисунок 5. Яичник овцы допубертатный период. 1-капсула; 2-корковое вещество; 3- мозговое вещество; 4-кровеносные сосуды. Буэн, гематоксилин и эозин. x100

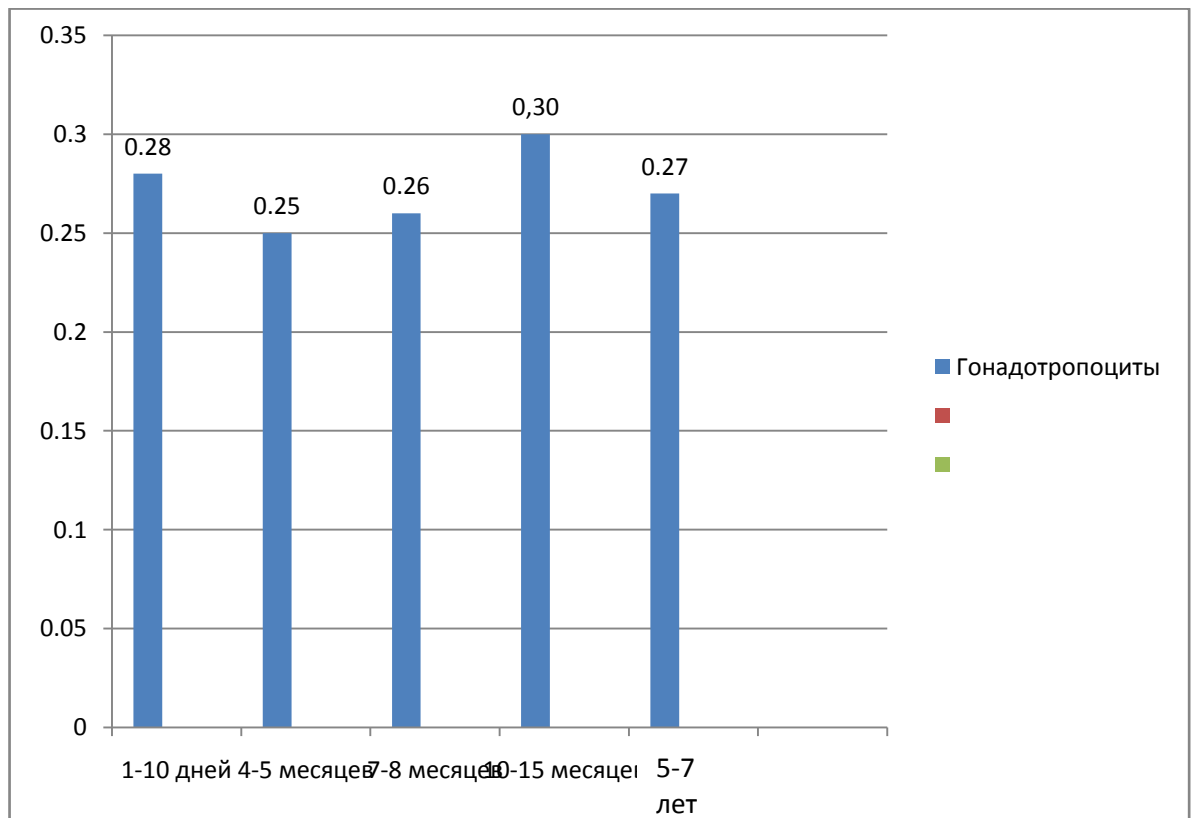


Рисунок 6. Ядерно цитоплазматическое соотношение гонадотропных клеток (ЯЦО).

В яичнике в послеутробном периоде корковое и мозговое вещество с четкими очертаниями границ. Корковый слой образован из рыхлой неоформленной соединительной ткани, бедной волокнами. Мозговое вещество яичника представлена соединительной тканью, которая богата волокнами и клетками, между которыми проходит сеть кровеносных сосудов, они четко выделяются. Кровеносные сосуды в основном занимают центральную часть в мозговом веществе.

Корковое вещество яичника новорожденного ягненка более объемиста по сравнению с мозговым веществом (рис. 5). Основа того и другого вещества сформирована из соединительной ткани. Для коркового вещества характерно содержание большого количества фолликулов (рис. 7), а для мозгового вещества - крупных кровеносных сосудов (рис. 5). Под зачатковым эпителием сохранилось небольшое количество овоцитов, находящиеся в стадии длительного роста или покоя, которые окружены одним слоем плоских клеток, они крупные по размерам, имеют слабую пылевидную зернистость (рис. 8). В корковом веществе в новорожденный период, большого развития достигают примордиальные фолликулы, захватывающие значительную часть яичника, где фолликулы тесно прилегают друг к другу, лежат как в отдельности, так и группами. Фолликулы имеют округло-овальную форму, центральное положение в них занимает достаточно большое округлое ядро, и снаружи они покрыты слоем плоских фолликулярных клеток, лежащих на базальной мембраной. Следующая группа фолликулов (первичные фолликулы), округлой, реже овальной формы. Это проснувшиеся фолликулы вступившие в созревание. По размеру и ооцит, и весь фолликул становятся крупнее. Вокруг ооцита появляется блестящая оболочка, которая образована продуктами секреции ооцита, и фолликулярных клеток. Фолликулярные клетки преобретают кубическую форму. Несколько позже вокруг данных клеток формируется тека interna.

Таблица №2. Возрастная морфодинамика яичника овцы дагестанской горной породы (мм)

Показатели		Допуберта тный период 1-10 дней	Препубер татный период 3- 4 мес.	Пубертатн ый период 7-8 мес.	Дефинитивн ые животные 1-1,5 года.	Старые животные 5-7 лет
Я И Ч Н И К	Длина (мм)	7,02±0,72	8,97±0,89	9,94±0,94	15,20±1,12	19,25±1,93
	(правый/ левый)	7,09±0,73	8,36±0,83	9,01±0,90	13,72±1,23	16,99±1,78
	Ширина (мм)	3,62±0,38	5,19±0,51	6,10±0,61	9,96±1,14	12,02±1,22
	правый/л евый)	3,66±0,34	4,87±0,48	5,37±0,57	9,79±0,86	11,56±1,01
	Толщина (мм)	2,44±0,26	2,87±0,28	3,24±0,32	4,53±0,61	5,50±0,51
	(правый/ левый)	2,70±0,26	3,01±0,30	3,19±0,31	4,20±0,45	5,18±0,49

Таблица №3. Морфометрические показатели клеток передней доли гипофиза овцы

Вид животного	Диаметр ядер в мкм.			
	Хромофобы	Ацидофилы	Базофилы	Гонадотропы
Допубертатный период	6,76±0,17	7,60±0,23	8,28±0,28	8,10±0,19
Препубертатный период	6,64±0,29 *	8,30±0,28 *	8,42±0,24	7,05±0,25
Пубертатный период	7,07±0,25 **	7,22±0,25	8,59±0,27 ***	9,00±0,25 **
Дефинитивный период	5,81±0,25	8,02±0,23	8,95±0,27	8,56±0,24
Старые животные	6,14±0,24	7,40±0,22 **	8,18±0,27	7,62±0,23

Примечание: разница с предыдущей группой статистически достоверна:

*-при $P < 0,05$; ** - при $P < 0,01$; *** - при $P < 0,001$; N=50.

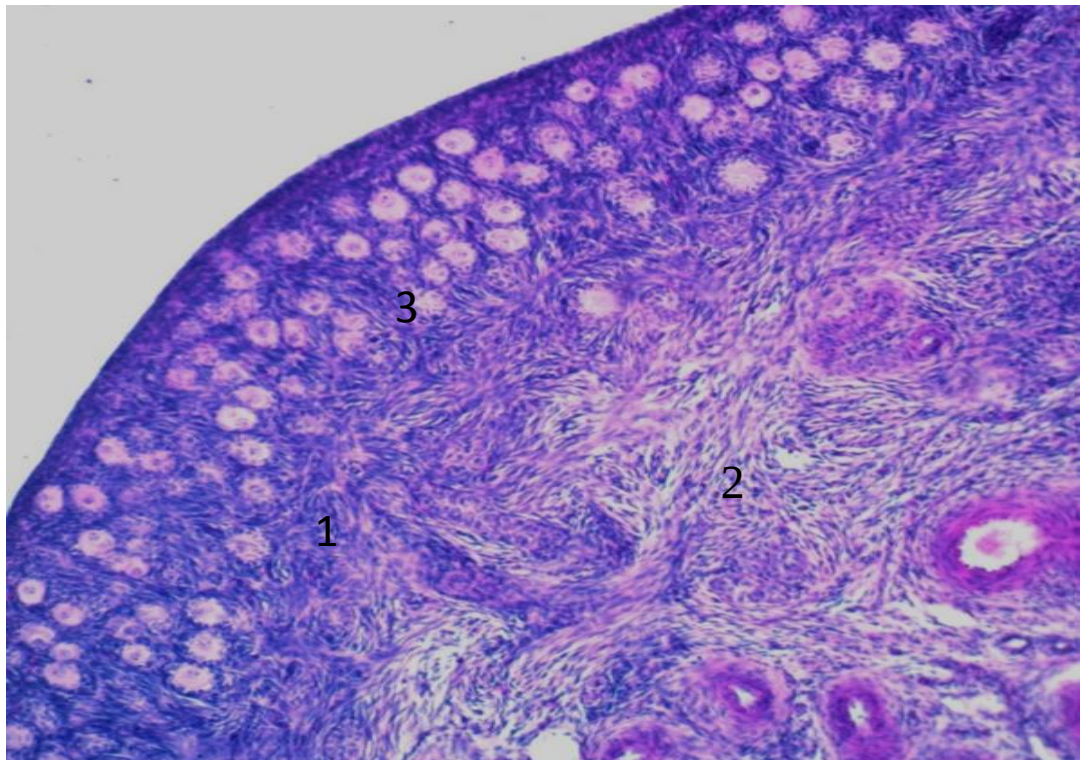


Рисунок 7. Яичник 2 дня. 1- корковое вещество; 2-мозговое вещество; 3- примордиальные Фолликулы. Буэн, гематоксилин-эозин. х100

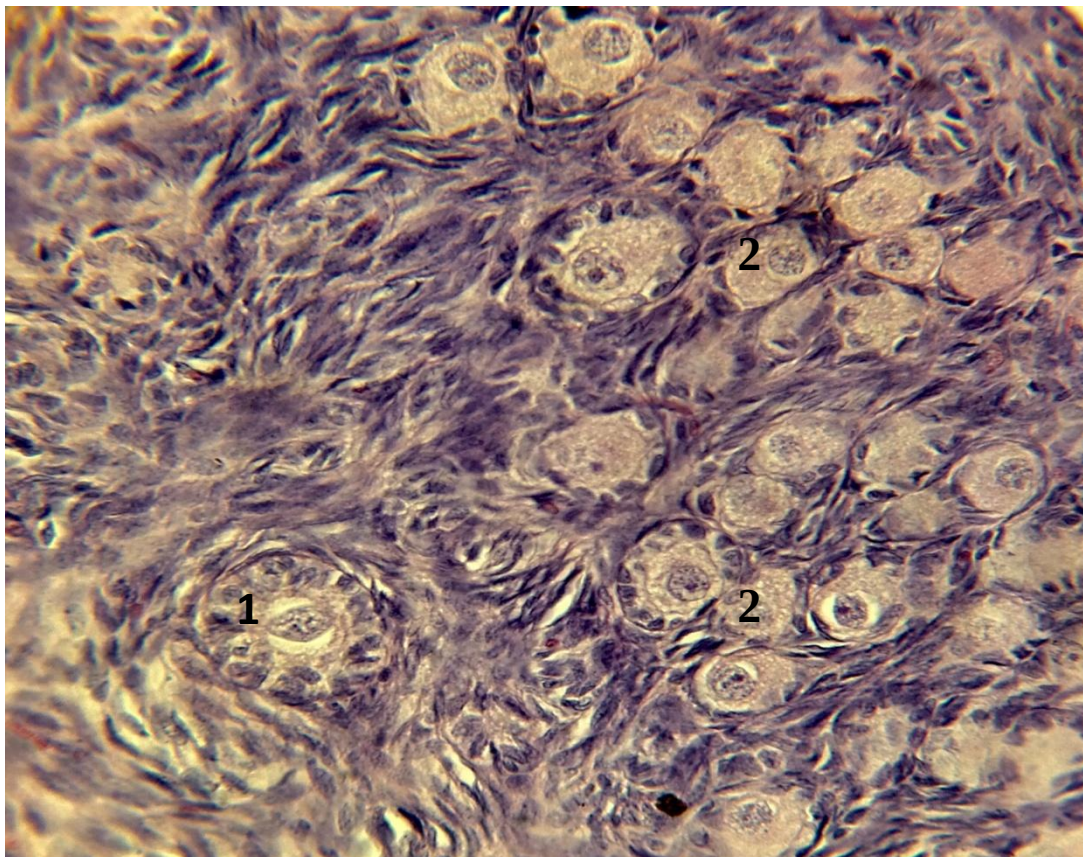
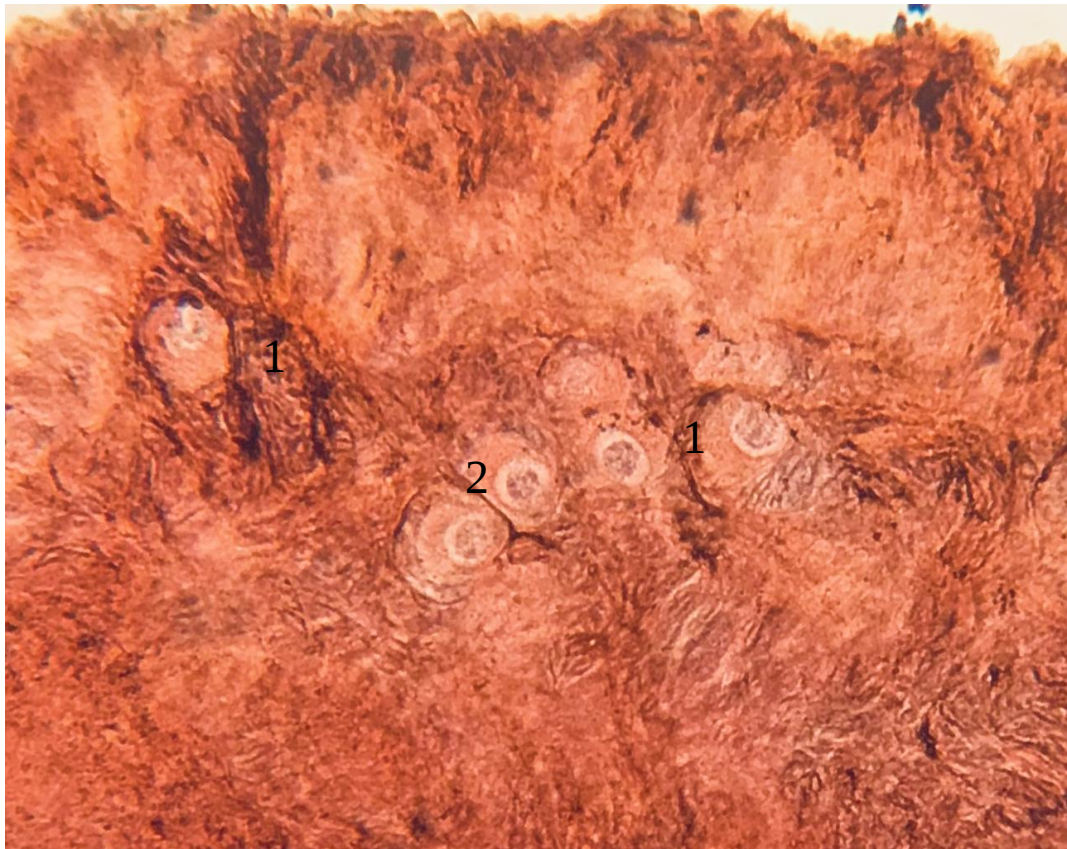


Рисунок 8. Яичник овцы 10 дней. 1- дифференцированные фолликулярные клетки; 2- примордиальные фолликулы. Буэн, гематоксилин и эозин об. х200



**Рисунок 9. Яичник овцы 10 дней. 1- гранулы аскорбиновой кислоты;
2-первичные фолликулы. Аскорбиновая кислота по Кисели. x200**

Таблица № 4. Количество клеток передней доли гипофиза овцы
(в одном поле зрения)

Возраст животного	Хромофобы	Ацидофилы	Базофилы	Гонадотропы	Гонадотропы (ЯЦО)
Допубертатный период	54,52±2,34	17,2±1,20	10,98±0,73	5,7±2,11	0,28
Препубертатный период	60,16±1,42 ***	18,92±1,06	5,03±0,63 *	2,7±0,47 **	0,25
Пубертатный период	41,59±1,99	26,18±0,81 ***	18,44±1,86 ***	9,1±0,80 ***	0,26
Дефинитивный период	54,03±2,45 ***	25,16±0,67	19,9±1,83	10,98±0,83	0,30
Старые животные	36,54±2,92 ***	27,98±1,16 ***	12,5±0,66	4,7±0,59 ***	0,27

Примечание: разница с предыдущей группой статистически достоверна:

*-при $P < 0,05$; ** - при $P < 0,01$; *** - при $P < 0,001$; N=50.

Таблица № 5. Морфометрические показатели клеток гипофиза овцы

Вид животного	Площадь ядер в мкм ² .			
	Хромофобы	Ацидофилы	Базофилы	Гонадотропы
Допубертатный период	23,60±0,48	26,73±0,58	27,71±0,39	26,91±0,67
Препубертатный период	25,85±0,50 **	27,61±0,52*	27,61±0,63 **	27,37±0,52 **
Пубертатный период	26,01±0,55	27,85±0,50	28,44±0,54	27,65±0,69
Дефинитивный период	27,45±0,48 ***	28,27±0,50	30,00±0,59**	28,74±0,49
Старые животные	25,73±0,36	27,65±0,48 ***	28,06±0,46	27,24±0,58 **

Примечание: разница с предыдущей группой статистически достоверна:

*-при $P < 0,05$; ** - при $P < 0,01$; *** - при $P < 0,001$; N=50.

Таблица № 6. Морфометрические показатели клеток тека interna яичника
овцы

Вид животного	Диаметр ядер в мкм.	Количество клеток (в одном поле зрения)	Площадь ядер в мкм ² .
Допубертатный период	8,17±0,19	47,40±2,83	31,62±0,86
Препубертатный период	7,21±0,18 **	45,44±2,49	32,28±0,68 *
Пубертатный период	9,47±0,26	53,29±2,27 **	33,97±0,67 ***
Дефинитивный период	8,90±0,21 ***	50,69±4,31	35,65±0,96 ***
Старые животные	7,74±0,18 ***	46,44±2,99	29,29±0,58

Примечание: разница с предыдущей группой статистически достоверна:

*-при $P < 0,05$; ** - при $P < 0,01$; *** - при $P < 0,001$; N=50.

Следует обратить внимание на то что, корковая зона яичника не выделяется развитой системой кровеносных сосудов, а также бедна содержанием коллагеновых волокон, камбиальными клетками соединительной ткани. Межсосудистые пространства заполнены хорошо выраженной интерстициальной тканью.

Таким образом, можно прийти к следующим выводам:

1. В допубертатный период, (новорожденный) (1-10дн.), передняя доля гипофиза имеет, гистологическое строение сформировавшегося органа. Задняя и промежуточные доли хорошо выражены и сохраняют связь с передней долей. Все железистые клетки, кроме хромофобов, являются функционально активными.

В яичнике отчетливо выявляется корковое и мозговое вещество. В корковом веществе сконцентрировано большое количество примордиальных фолликулов. Мозговое вещество представлено рыхлой соединительной тканью с большим количеством кровеносных сосудов.

3.2.2. Клеточный состав передней доли гипофиза и текальных клеток яичника овец в препубертатный период

Наружная часть капсулы гипофиза покрыта плотной неоформленной соединительной тканью. Гипофиз в препубертатном периоде у четырехмесячных ярок четко выделяется на переднюю, промежуточную и заднюю доли. Промежуточная часть целиком коснулась задней доли. Таким образом, гипофизарная щель хорошо выделяется. Соединительная ткань в этом периоде утолщается в размере. Это связано с тем, что уменьшается количество клеток соединительной ткани, но превышает количество волокнистых структур. В связи с этим, при окрашивании Азановым методом по Гейденгану, соединительная ткань четко выделяется и приобретает темно синий цвет. При покраске альдегид - фуксином соединительная ткань приобретает темно-зеленый оттенок. От капсулы внутрь органа отходят нежные прослойки соединительнотканых волокон, из которых образована строма. Между элементами соединительной ткани передней доли гипофиза лежат клетки аденоциты, которые в свою очередь составляют тяжи. Ближе к капсуле кровеносная сеть преимущественно развита, чем в центральной зоне. Стенки сосудов хорошо отличаются, имеют четкие границы (рис 10). Следует отметить, что капилляры, находящиеся между тяжами аденоцитов, в центральной части органа имеют тонкую стенку. Основной клеточный состав передней доли гипофиза не изменился, так же как и в допубертатный период, состоит из хромофобных, ацидофильных и базофильных аденоцитов. Но присутствует незначительное изменение количественного содержания клеток. Таким образом, хромофобные клетки сохраняют свое преимущество, и их количество возрастает статистически достоверно ($P < 0,001$) в среднем до $60,16 \pm 4,42$ клеток (табл.4). Как отмечалось ранее, эти клетки без четких границ, цитоплазма их слабо окрашивается. Ядра небольших размеров, занимают в основном центральное положение клетки. Хроматин неравномерно рассеян. (рис. 10). Отмечается уменьшение диаметра ядер по сравнению с предыдущим периодом в среднем равняются $6,64 \pm 0,29$ мкм (табл. 3), тогда как площадь

ядра равна $25,85 \pm 0,50$ мкм (таб.5). Количественное соотношение хромофобных клеток в препубертатном периоде может быть связано подготовкой органа к половозрелому периоду, так как хромофобы являются камбиальными элементами, из которых образуются хромофильные клетки.

Из хромофильных клеток в передней доле гипофиза чаще наблюдаются ацидофильные клетки. В препубертатном периоде число ацидофилов больше, чем в допубертатном периоде. Отмечается небольшое возрастание количества ацидофильных клеток, по сравнению с допубертатным периодом, и составляет в среднем $18,92 \pm 1,06$ клеток в одном поле зрения. Настоящие клетки многоугольной или овальной формы, средних размеров, часто примыкают к капиллярам. Цитоплазма хорошо окрашена кислыми красителями. Ядро округлой формы, светлое, расположено эксцентрично (рис.10). Хроматин мелкогранулирован. Ядрышки четко выделяются. Площадь ядра равна в среднем $27,61 \pm 0,52$ мкм (таб.5). А также увеличивается диаметр ядер ацидофилов по отношению к предыдущему периоду $8,3 \pm 0,28$ мкм (табл.3).

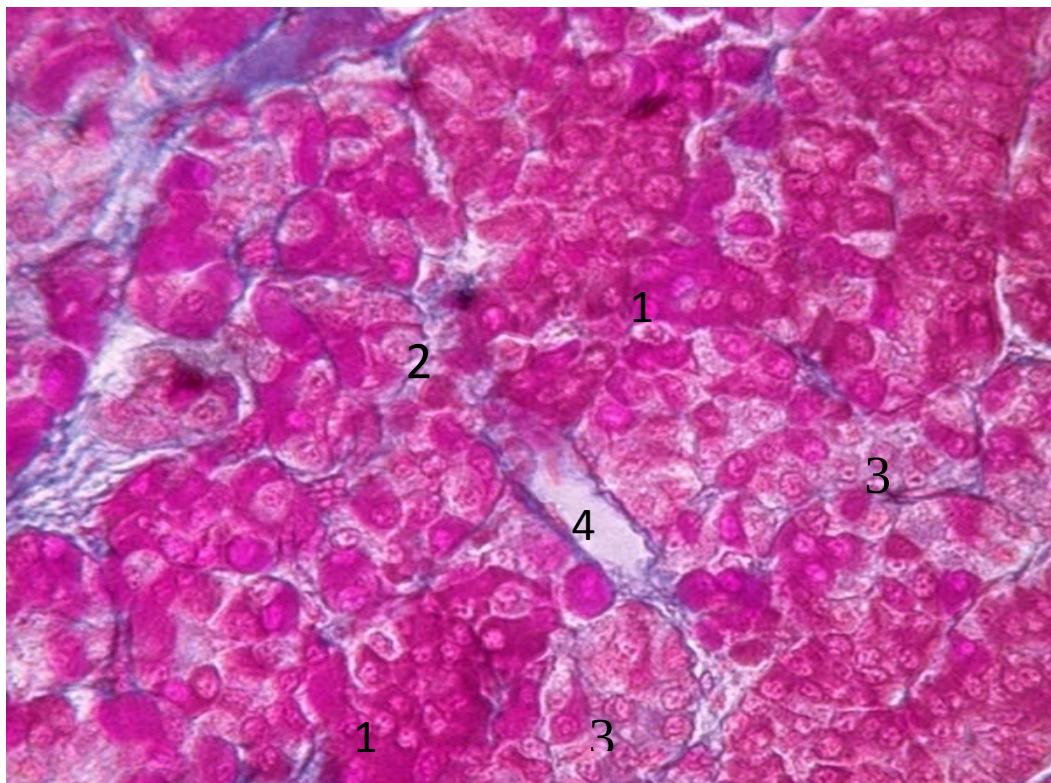


Рисунок 10. Гипофиз овцы 4 мес. 1- ацидофилы; 2- базофилы; 3-хромофобы;4- синусоидальный капилляр; Буэн, азокармин по Гейденгайну. х400

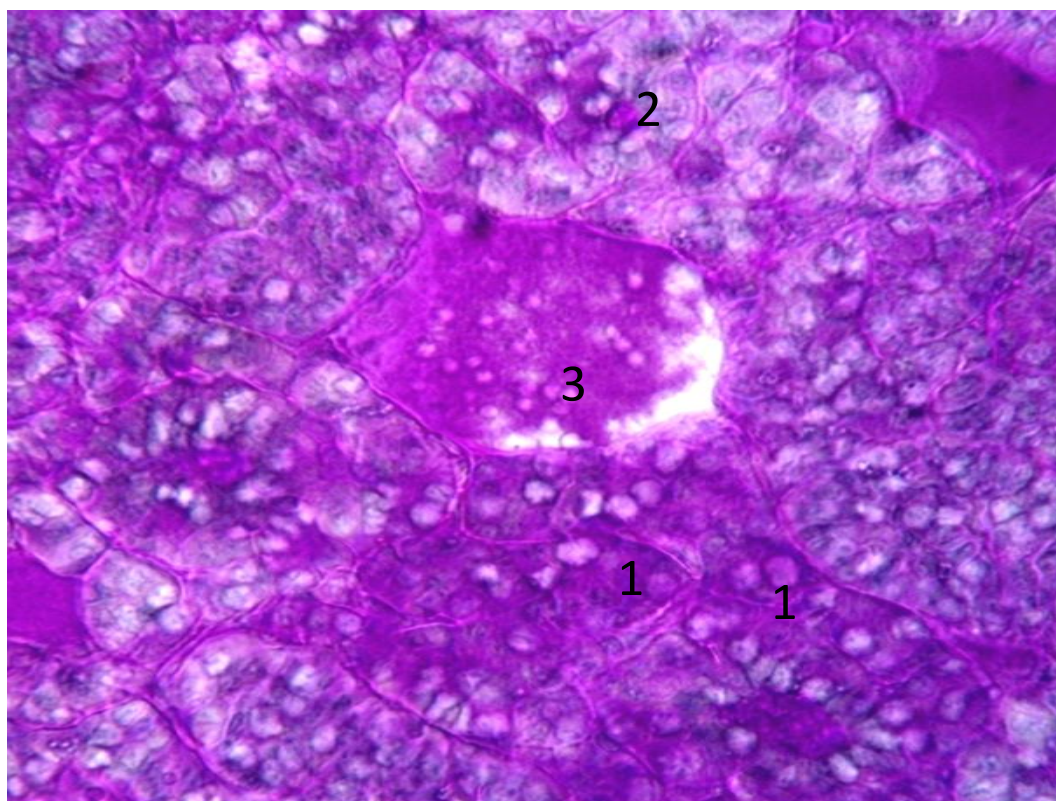


Рисунок 11. Гипофиз овцы 4 мес. 1 - гонадотропы; 2 - тиреотропы; 3 - кровеносный сосуд. Буэн, Шик - реакция. х400

Ко второму типу хромофильных клеток относятся базофильные клетки. Лежат в тяжах одиночно или небольшими группами, которые тесно прилегают к капиллярам. При окраске азокармином по Гейденгану и смесью Маллори, базофилы в препубертатном периоде слабо поддаются дифференцировке, их можно отличить по форме и расположению. Ядра большие, округлой формы, хроматин мелкогранулирован, а ядрышко незначительного размера (рис. 10). Уменьшение количества базофилов, по всей вероятности, связано с пониженной потребляемостью выделяемых ими гормонов. Среднее количество этих клеток, в одном поле зрения, в препубертатном периоде резко снижено, чем в предыдущем периоде и составляет $5,03 \pm 0,63$ клеток (таб. 4) статистически достоверно ($P < 0,05$). Они равномерно распределены по всей поверхности передней доли гипофиза (рис. 10). Эти клетки имеют разнообразную форму и величину, четко ограничены друг от друга, цитоплазма ясно выражена, слабо ШИК – положительна (рис. 11). Ядра крупных размеров, глыбки хроматина крупные. Площадь ядер равна в среднем $27,61 \pm 0,63$ мкм (таб. 5). Диаметр ядер в среднем составляет $8,42 \pm 0,24$ мкм (табл. 3).

Гонадотропные клетки - глубоко не воспринимают альдегид – фуксин, и в данный период их количество снижается по отношению с предыдущим периодом. Количество гонадотропных клеток по сравнению с предыдущим периодом, статистически достоверно ($P < 0,01$) снижается до $2,7 \pm 0,47$ клеток. Клетки крупные по размерам с четко выделяющимися границами. Цитоплазма слабо ШИК - положительна (рис.11) и, при окраске альдегид фуксином по Helmi, приобретает темно-коричневый фон (рис. 12). Ядро крупное, округлой, реже овальной формы, занимает чаще центральное положение, иногда смещен к периферии. Отмечается статистически достоверное ($P < 0,05$) уменьшение диаметра ядер, которое в среднем составляет $7,05 \pm 0,25$ мкм, площадь равна $27,37 \pm 0,52$ мкм (таб.5). Хроматин в виде мелких нитей. В ядре отчетливо выделяется несколько ядрышек. ЯЦО - равно $0,25$ мкм.

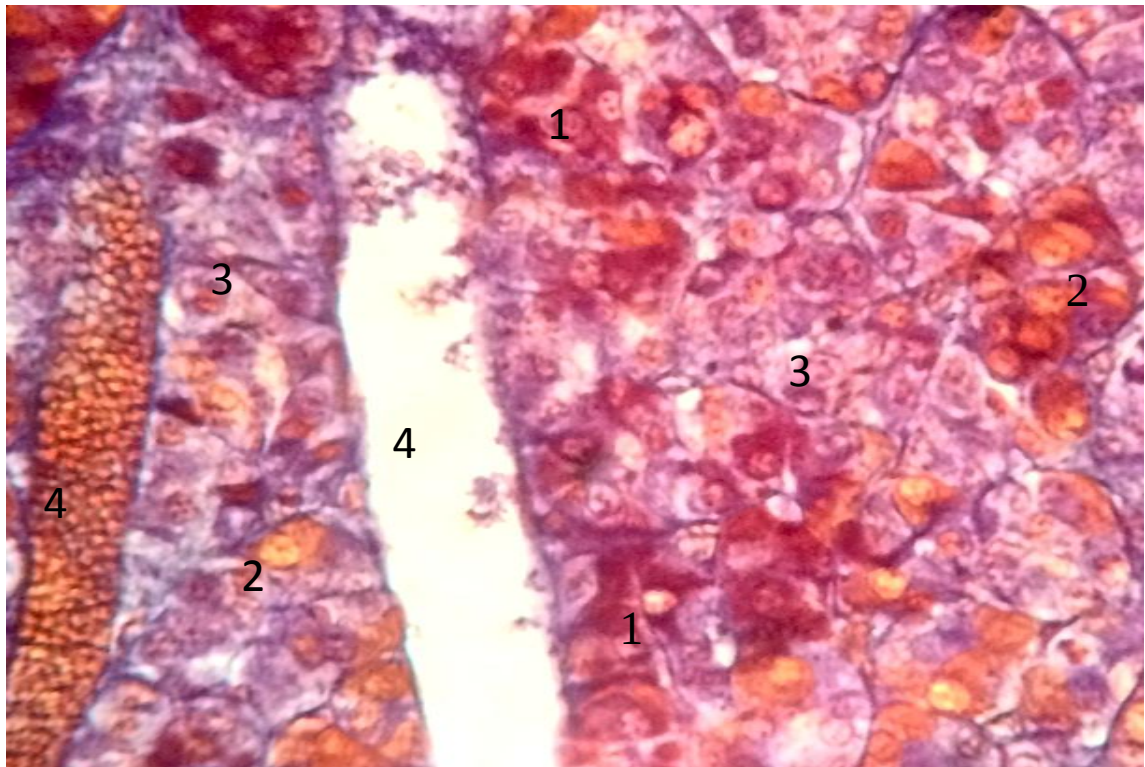


Рисунок 12. Гипофиз овцы 4 мес. 1-гонадотропы; 2- тиреотропы; 3-хромофобы; 4-синусоидальные капилляры. Буэн, альдегид- фуксин по Helmi. x400

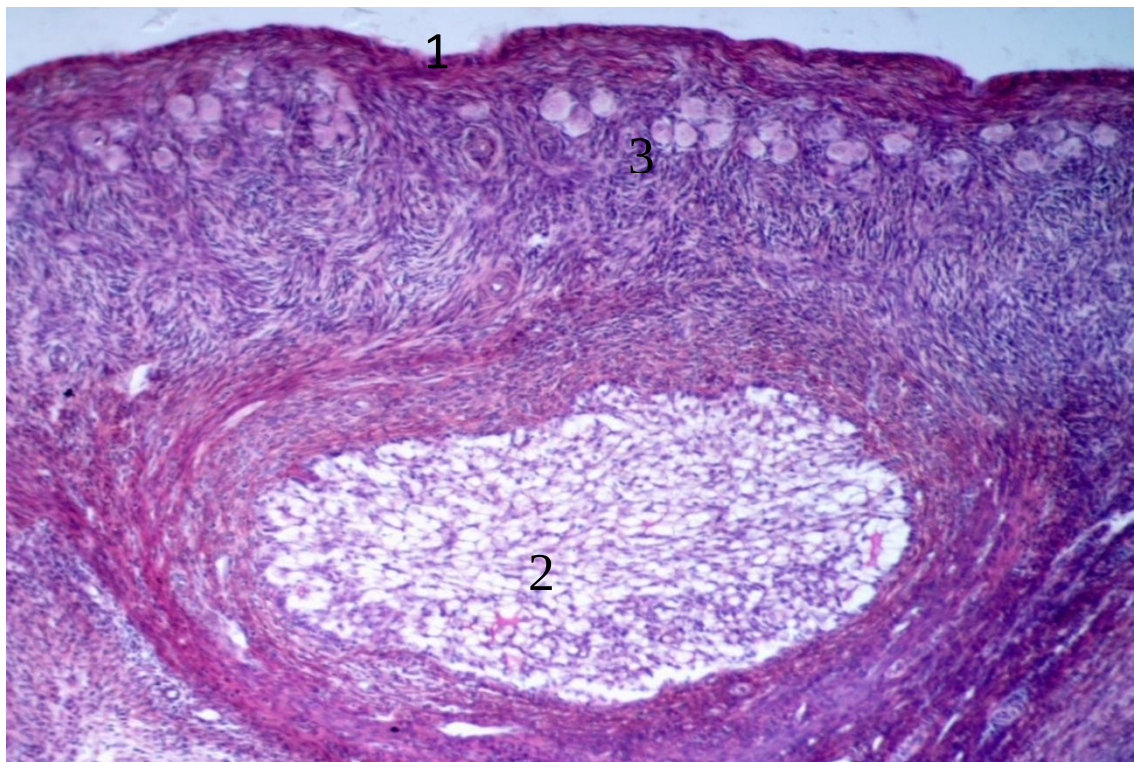


Рисунок 13. Яичник овцы 4 месяца. 1-капсула яичника; 2-атрезирующий фолликул; 3- примордиальные фолликулы. Буэн. гематоксилин и эозин. x200

Расположение гонадотропоцитов в железе разнообразно. Они образуют скопление из нескольких клеток вблизи кровеносных сосудов или в эпителиальных тяжах. Остальные лежат одиночно, скоплений с их стороны не наблюдается. Такие гонадотропы наблюдаются по всей поверхности передней доли гипофиза.

Гистологическая структура яичников препубертатных ярок представлена корковым и мозговым веществом. Наружную капсулу яичника покрывает однослойный кубический эпителий, а под капсулой располагается прослойка белочной оболочки, толщина которой увеличивается по отношению к новорожденному периоду, за счет коллагеновых волокон и волокнистой ткани (рис. 13). Особое внимание обращаем на тот факт, что в большинстве случаев было прослежено превосходство правого яичника над левым (таб. 2). Строма железы представлена разветвленной сетью коллагеновых волокон с большим количеством фибробластов, образующих объем мозгового вещества и прослойки паренхимы корковой зоны, где тонкие пучки стромы, истончаясь, пропадают в толще коркового вещества, а толстые пучки достигают белочной оболочки. Основа коркового вещества яичника состоит из фибробластов, по всей структуре напоминающих гладкомышечные клетки. Под белочной оболочкой в корковом веществе залегают примордиальные и первичные фолликулы (рис. 14).

В этом периоде происходит интенсивный рост фолликулов. Лежат они, в основном, под зачатковым эпителием. При большом увеличении в примордиальных фолликулах можно различить слабо отражающий слой фолликулярных клеток. Овоцит первого порядка окружен одним слоем плоских фолликулярных клеток, лежащих на базальной мембране.

Первичные фолликулы - это фолликулы мелких размеров, в небольшом количестве, сосредоточенные в основном в субкапсулярной зоне коркового вещества (рис. 14). Мозговое вещество яичника - это полоса соединительной ткани, в глубине органа, которая содержит множество

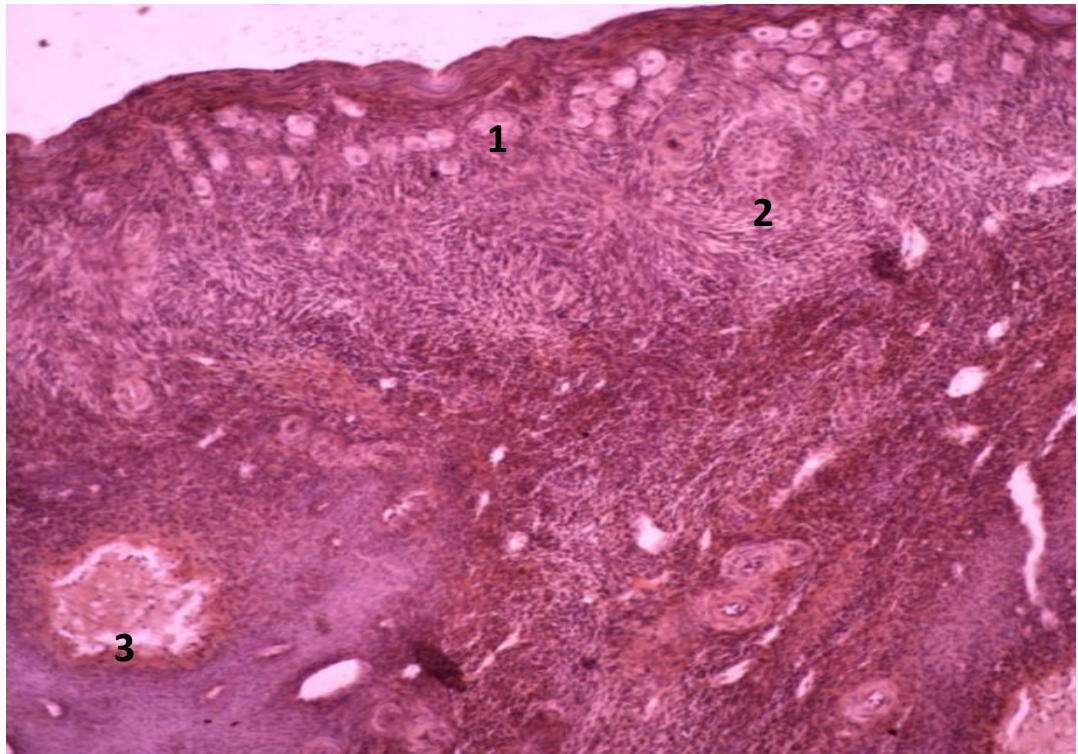


Рисунок 14. Яичник 4 месяцев; 1-скопления примордиальных фолликулов; 2-первичный фолликул; 3-атрезирующий фолликул. Буэн, гемотоксилин-эозин. x100

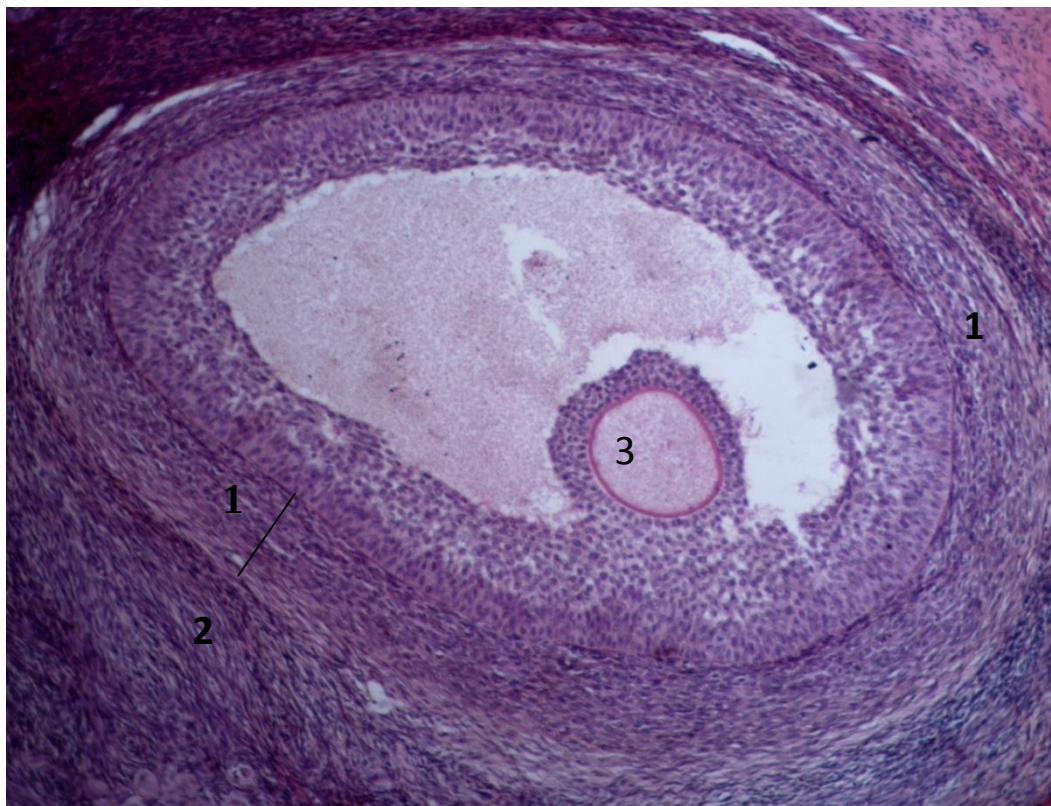
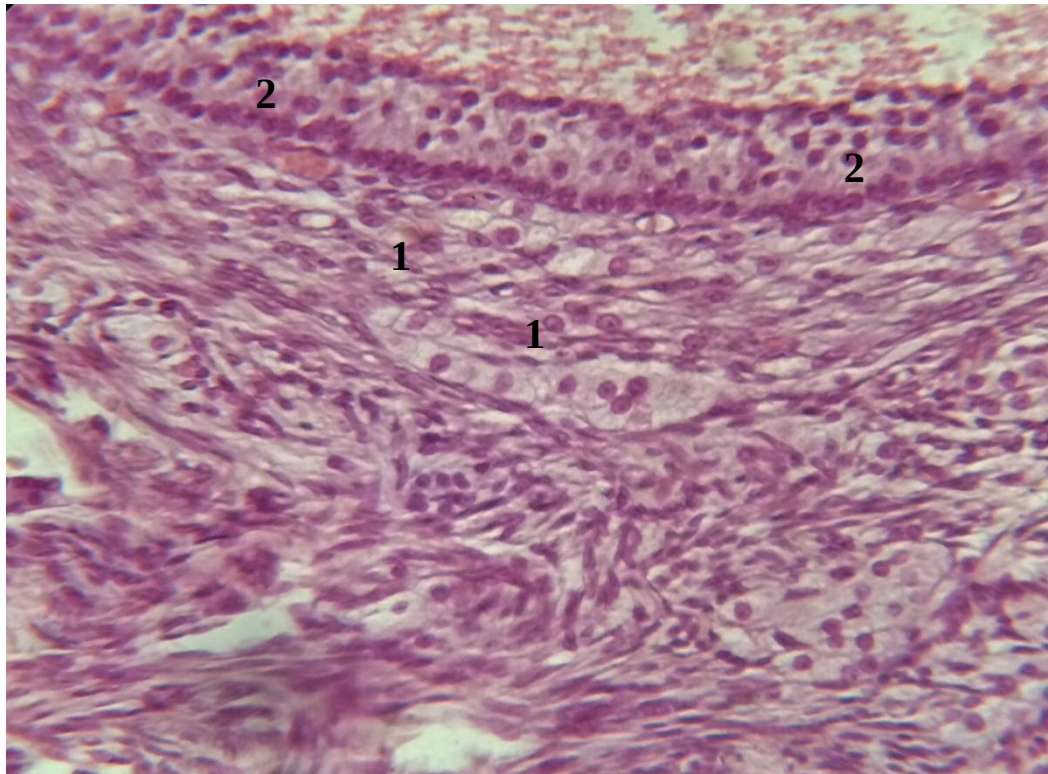
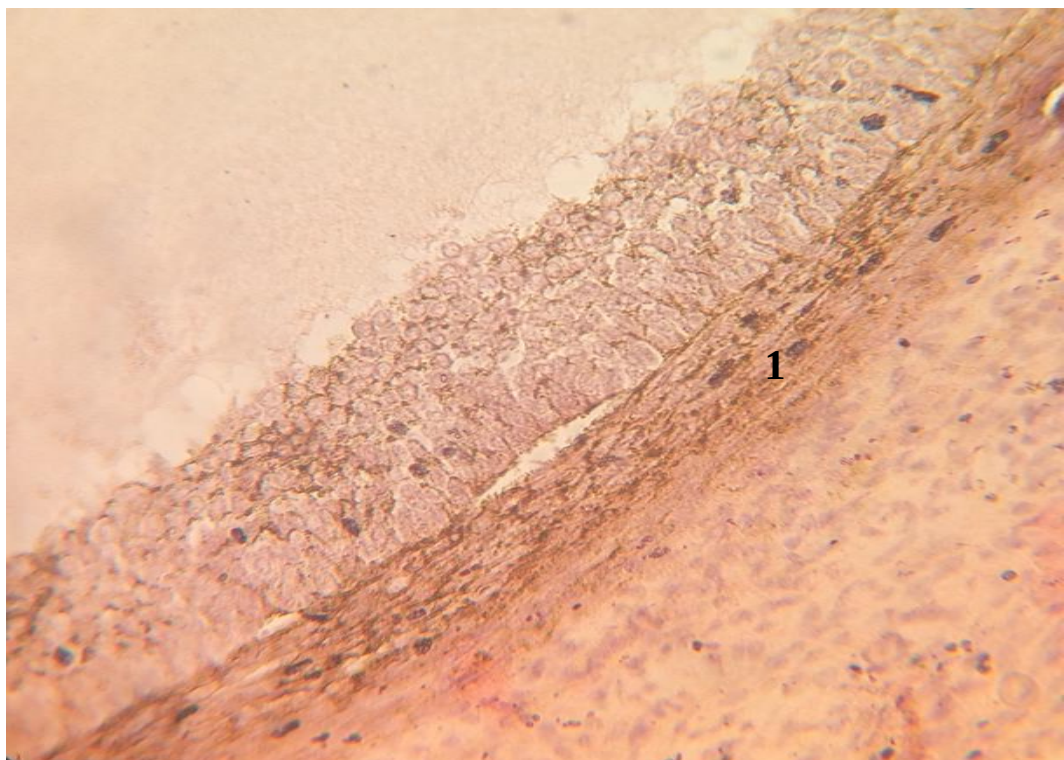


Рисунок 15. Яичник 4,5-месяцев, третичный фолликул; 1-тека interna; 2-тека externa; 3-овоцит; Буэн, Гематоксилин и эозин Майера. x200



**Рисунок 16. Яичник 4-месяцев, 1-тека клетки;
2- гранулезные клетки; Буэн, Гематоксилин и эозин. x400**



**Рисунок 17. Яичник овцы 4 месяцев. 1-грануляция Аскорбиновой
кислоты в тека клетках; Аскорбиновая кислота по Кисели. x200**

кровеносных сосудов и артерий различного калибра. Соединительнотканная основа становится более уплотненной. Форма яичника возрастет за счет роста соединительнотканной основы и кровеносных сосудов. На границе с корковым слоем происходит ветвление артерий, а вены имеют разнообразную конфигурацию просвета. Васкуляризация коркового слоя происходит путем прорастания сосудов мозгового вещества с элементами стромы.

Ближе к пограничной зоне между корковым и мозговым слоями обнаруживаются вторичные фолликулы многие, из которых имеют в своем составе погибшую половую клетку, вместо которой занимает фиброзный рубец из соединительной ткани. Подобные фолликулы носят название атретических тел. Во вторичных фолликулах эпителий становится многослойным, он несколькими слоями окружает яйценосный бугорок. Тека interna образована текальными клетками с округлыми ядрами. В некоторых яичниках выявляются третичные фолликулы с развитыми оболочками (рис. 15). Размер третичных фолликулов значительно разнится, некоторые из них залегают в толще коркового слоя яичника, а другие – почти на поверхности. Клетки *tesci interna* округлой, реже вытянутой формы. Цитоплазма светлая (рис. 16). Данные клетки плотно прилегают друг к другу, иногда встречаются и поодиночно. Ядра округлые или овальные, средней величины. Хроматин собран в крупные глыбки или мелкогранулирован. При окрашивании наблюдается мелкая грануляция аскорбиновой кислоты (рис. 17). Количество текоцитов в одном поле зрения составляет $45,44 \pm 2,49$. Диаметр ядер в среднем равен $7,21 \pm 0,18$ мкм, тогда как площадь ядра варьирует в пределах $32,28 \pm 0,68$ мкм². Теса externa образована из плотной волокнистой соединительной ткани, клетки фибробласты имеют узкие или вытянутые ядра.

Таким образом, в передней доле гипофиза больших изменений не произошло: хромофобы и ацидофилы увеличиваются в количестве, тогда как, количество базофилов незначительно уменьшено. Так же отмечается небольшое уменьшение гонадотропоцитов и диаметра их ядер, по сравнению

с предыдущим периодом. В гонадотропоцитах гистохимическим цитоплазме наблюдается ШИК - положительная грануляция, что говорит о том, что данные клетки активно участвуют в синтезе гормонов.

Яичник увеличивается в размере. Происходит рост фолликулов с формированием текальных оболочек. Встречаются фолликулы на различных стадиях развития. Теса externa представлена плотной волокнистой соединительной тканью. Теса interna растущих фолликулов имеет неодинаковую толщину. Среди клеток теса interna отчетливо выделяются текальные эндокриноциты, в цитоплазме которых гистохимически наблюдается липиды и аскорбиновая кислота.

3.2.3. Характеристика гонадотропоцитов передней доли гипофиза и тека слоя яичника овец в пубертатный период

Аденогипофиз в пубертатном периоде развития покрывается плотной капсулой из рыхлой неоформленной соединительной ткани. Доля гипофиза, прилегающая к паренхиме, более плотная, в ней меньше волокнистых структур, и характеризуется небольшим количеством кровеносных сосудов, тогда как та часть, которая прилегает к паренхиме железы, богата содержанием коллагеновых волокон и клеточными элементами. Кровеносная система представлена в виде крупных и мелких сосудов (рис. 18). От которого внутрь органа уходят нежные прослойки соединительной ткани. Между прослойками соединительной ткани лежат эпителиальные тяжи, состоящие из аденогипофиза и ацидофилов. Некоторые группы ацидофилов оплетены прослойками соединительной ткани и тонкой системой гемокапилляров. Отсюда следует, что аденоциты имеют легкий доступ к кровеносной системе. Аденоциты, в свою очередь, представляются хромофобными и хромофильными клетками.

Хромофобные клетки, по сравнению с предыдущим периодом, статистически достоверно ($P < 0,01$) уменьшились в количестве и составляют $41,59 \pm 1,99$ клеток в одном поле зрения (таб. 4). Лежат эти клетки в тяжах группами на всей поверхности передней доли гипофиза (рис. 18). В

эпителиальных тяжах, хромофобы занимают центральное положение, но на периферии их насчитывается больше. Цитоплазма клеток не воспринимает гистохимические красители и остается прозрачной. Клеточные границы слабо выражены (рис. 19). Ядра мелких размеров, диаметр которых в среднем составляет $7,07 \pm 0,25$ мкм, площадь ядра равна $26,01 \pm 0,55$ мкм. Хроматин мелкозернистый. Ядра не всегда заметны, обычно занимает центральное расположение. Стоит отметить в центральных частях железы на периферической части, теснее к кровеносным сосудам, встречаются клеточные элементы крупных размеров с широкой и прозрачной цитоплазмой, которая плохо воспринимает красители (рис. 18). Ядра светлые, округлой формы. Этот вид хромофобных клеток, по всей вероятности, относится к хромофильным клеткам, которые находятся на стадии завершения секреторного цикла.

Ацидофилы - клетки округлой или овальной формы с четкими границами, располагаются небольшими группами и поодиночно (рис. 19). Ядро округлой формы. Хроматин в виде мелких зерен. Часто встречаются на периферии, имеют тесный контакт с кровеносными сосудами (рис. 20). В среднем диаметр ядер составляет $7,22 \pm 0,25$ мкм статистически достоверно ($P < 0,001$),

а площадь равна $27,85 \pm 0,5$ мкм (таб.5). У данных ацидофилов клетки без четких границ, цитоплазма сливается между собой, ядра лежат у основания.

Базофильные клетки образуют группы в периферических частях, а также встречаются по всей поверхности передней доли гипофиза. Они тесно прилегают к кровеносным сосудам (рис. 20). Количество их на одном поле зрения в этом возрастном периоде значительно превышает по отношению к предыдущим периодам и составляет в среднем $26,18 \pm 0,81$ клеток (таб.4), данные статистически достоверны ($P < 0,01$). Гонадотропные клетки имеют округлую форму, лежат в основном на периферии, а также в центральной

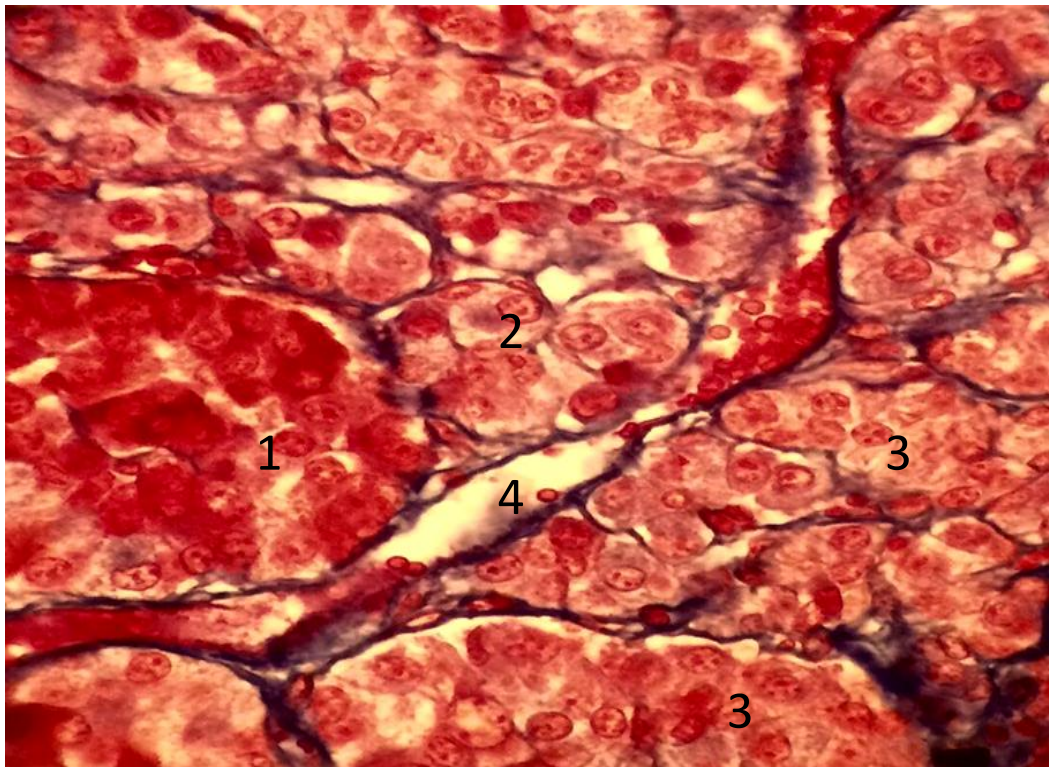


Рисунок 18. Гипофиз овцы 7 мес. 1-ацидофилы; 2-базофилы; 3-хромофобы; 4-кровеносный сосуд. Буэн, азокармин по Гейденгайну. х400

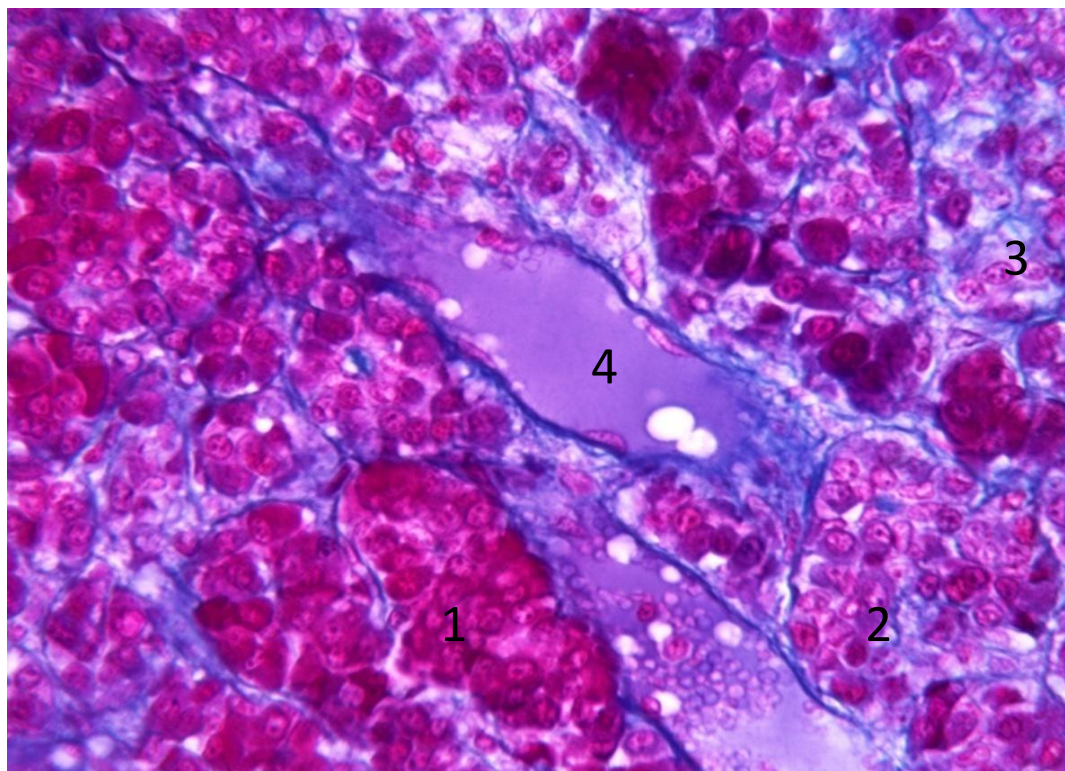
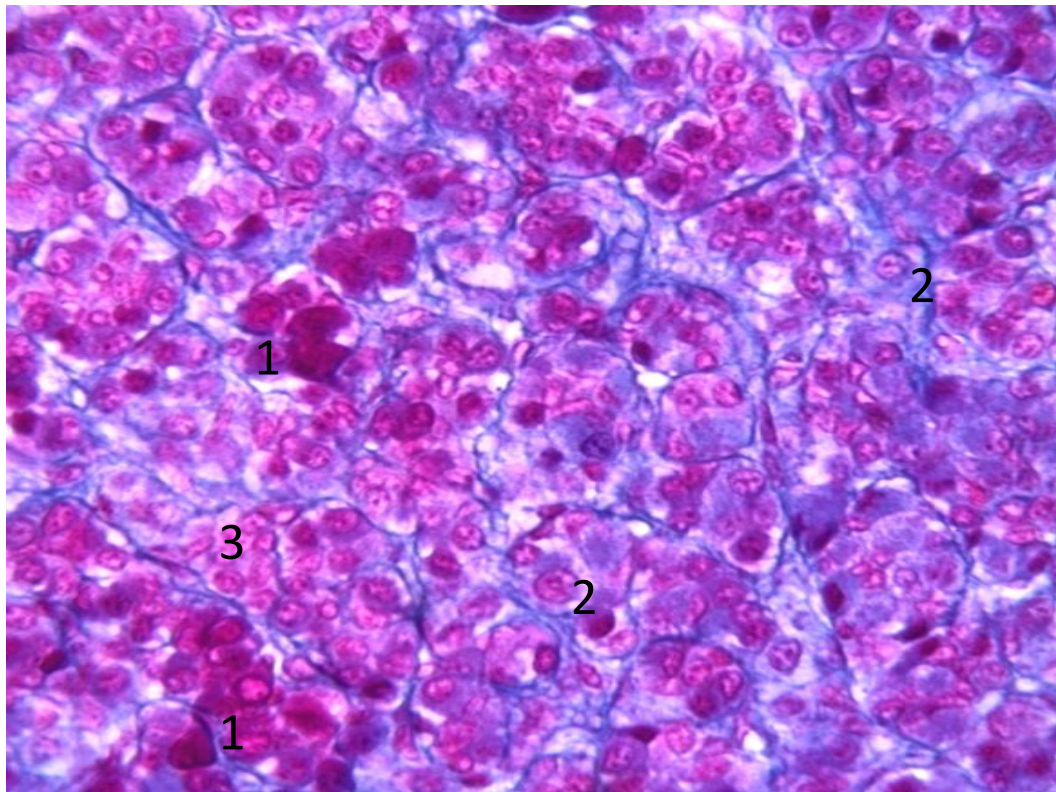
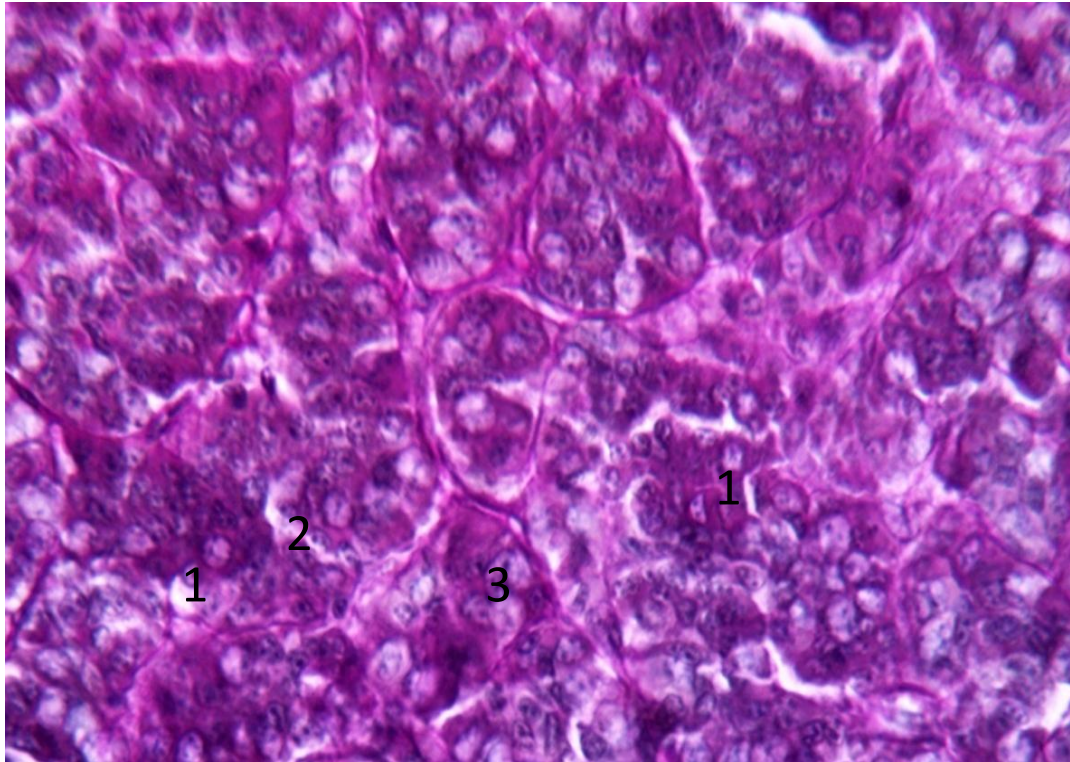


Рисунок 19. Аденогипофиз овцы 7мес. 1-ацидофилы; 2- базофилы; 3-хромофобы; 4-кровеносный капилляр. Буэн, азокармин по Гейденгайну. х400



**Рисунок 20. Гипофиз овцы 7мес. 1-ацидофилы; 2-базофилы;
3-хромофобы. Буэн, азокармин по Гейденгайну. x400**

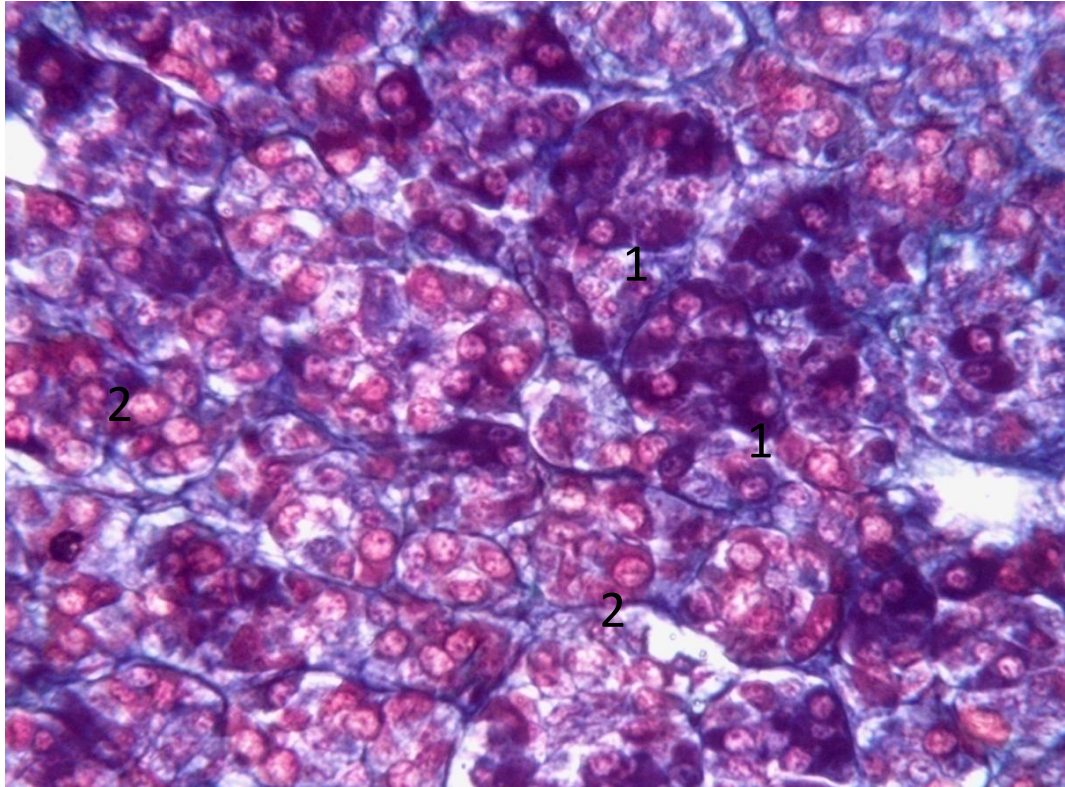


**Рисунок 21. Гипофиз овцы 8 месяцев. 1 – гонадотропы; 2 – тиреотропы;
3-соединительнотканые прослойки. Буэн, Шик – реакция. x400**

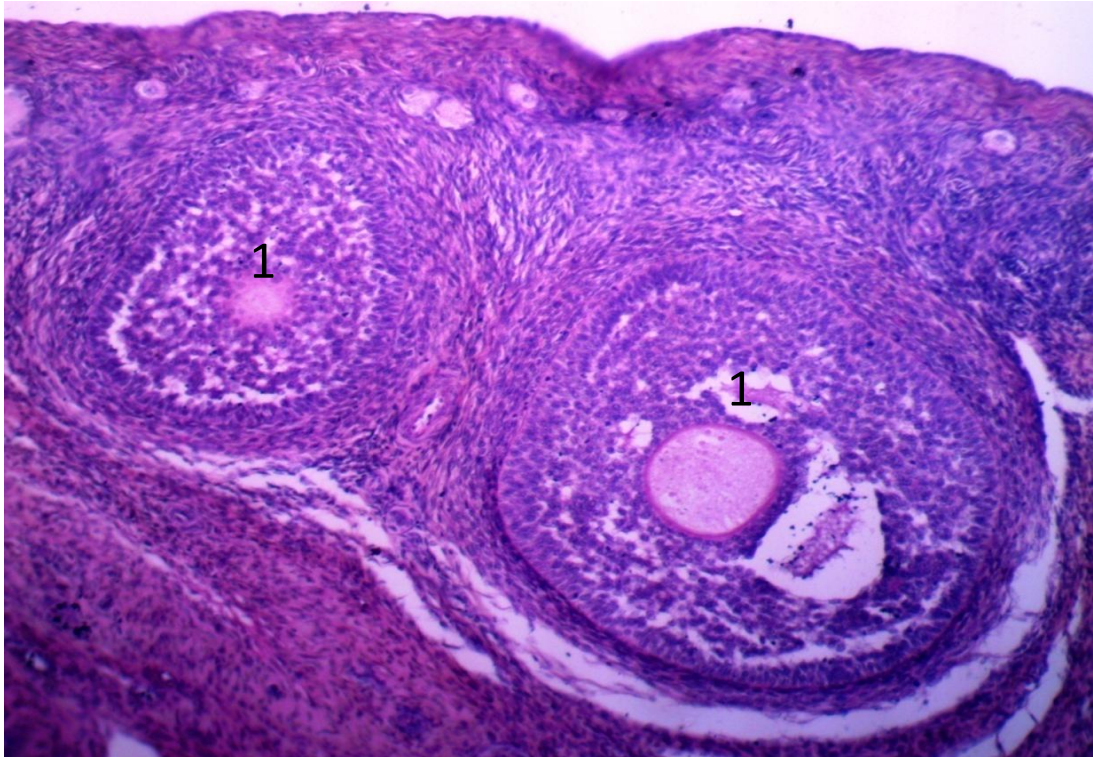
зоне (рис. 22). Отмечается статистически достоверно ($P<0,01$) увеличение численности гонадотропов с предыдущим периодом и в среднем составляет $9,1\pm 0,8$ клеток. Клетки больших размеров, границы четко выражены. Цитоплазма обширна, с четкими границами и ШИК – положительной грануляцией (рис. 21). Ядро крупное, расположено эксцентрично, овальной или округлой формы. Хроматиновый аппарат представлен в виде мелких гранул. Содержит одно или два ядрышка. Отмечается статистически достоверное ($P<0,01$) увеличение диаметра ядер по отношению к предыдущему периоду, которое в среднем составляет $9,0\pm 0,25$ мкм, площадь ядра равна $27,65\pm 0,69$ мкм (таб. 5). Клетки, располагающиеся поодиночке, с отчетливыми границами, в значительном количестве встречаются на периферии. Цитоплазма имеет четкие границы, и, при окраске альдегид - фуксином по Дыбану, приобретают зеленоватый оттенок (рис. 22). Ядра большие, занимают центральное положение. Хроматин мелкогранулирован. Встречаются одно или два ядрышка. Ядерно-цитоплазматическое отношение равно $0,25$ мкм.

У самок 7-8 месячного возраста яичники овальной формы, с бугорчатой поверхностью. В среднем длина левого яичника составляет $9,01\pm 0,90$ мм, ширина – $5,37\pm 0,57$ мм, толщина – $3,19\pm 0,31$ мм; правый яичник в среднем имеет следующие соответствующие величины: $9,94\pm 0,94$ мм, $6,10\pm 0,61$ мм и $3,24\pm 0,32$ мм. На некоторых фолликулах заметны выступающие на поверхность везикулярные фолликулы.

Капсула яичника покрыта однослойным кубическим эпителием. Толщина белочной оболочки увеличивается, по сравнению с предыдущими периодами, за счет фиброцитов и волокнистой ткани. В корковом веществе располагаются первичные фолликулы, это овоциты, имеющие вокруг себя скопление многослойного кубического эпителия. В корковом веществе расположены фолликулы различной формы зрелости (рис. 23). Выделяются два основных слоя: корковый и мозговой. В первом расположены так называемые примордиальные фолликулы, по своей сути каждая из них – это



**Рисунок 22. Аденогипофиз овцы 8 мес. 1 – гонадотропы; 2 – тиреотропы;
Буэн, альдегид – фуксин по Дыбану. x400**



**Рисунок 23. Яичник овцы 7 месяцев. 1- ранние вторичные
фолликулы; Буэн, гематоксилин и эозин. x100**

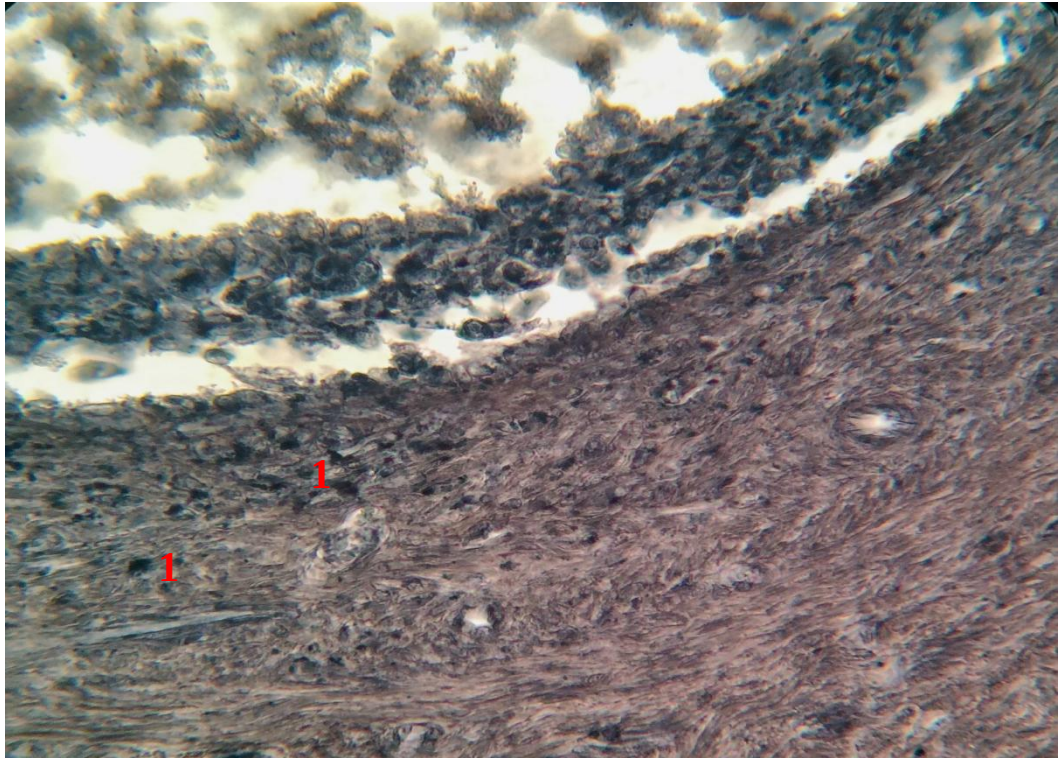


Рисунок 24. Яичник овцы 7,5 месяцев. 1-гранулы суданофилии в клетках тека; Чиачио, судан черный. x100

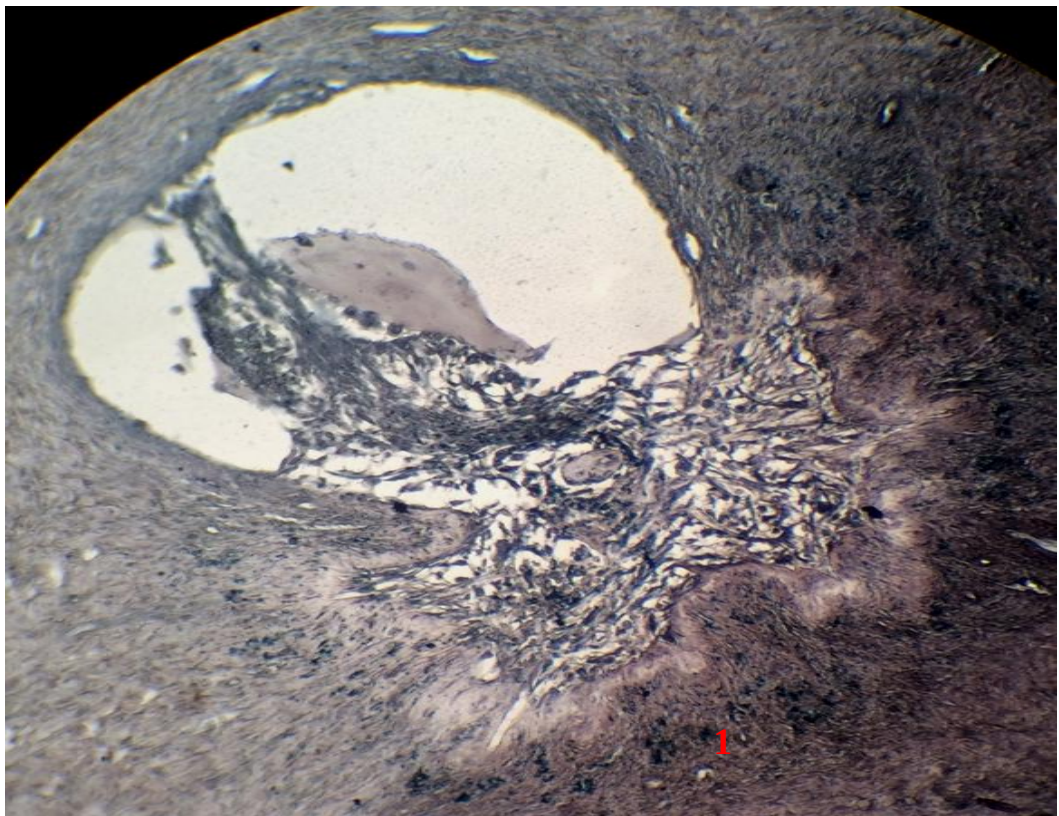


Рисунок 25. Яичник овцы 8 месяцев. Атрезия фолликула. 1-наблюдается грануляция в интерстициальных клетках. Чиачио, Судан Черный. x100.

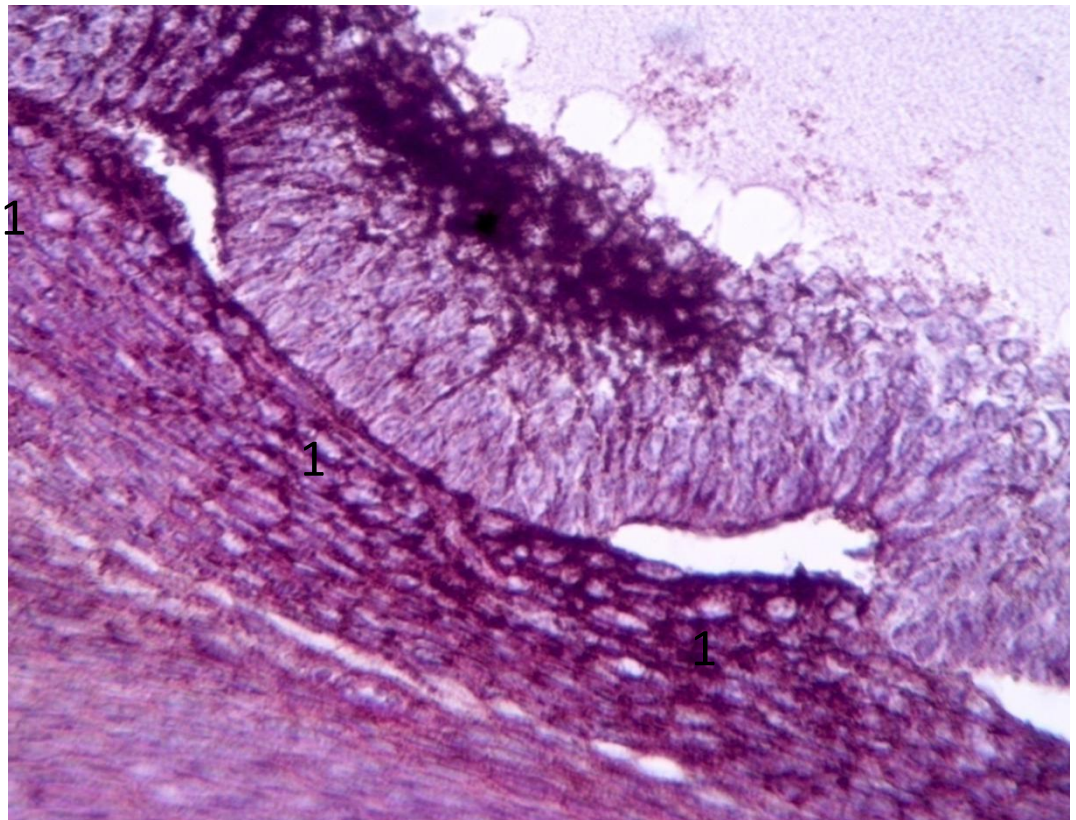


Рисунок 26. Яичник овцы 8 месяцев. 1- гранулы аскорбиновой кислоты в цитоплазме текальных клеток. Аскорбиновая кислота по Кисели. x200

достаточно крупный по размеру овоцит, который окружает один слой плоских фолликулярных клеток. В толще коркового слоя отмечалось наличие везикулярных фолликулов, имеющих в своем составе полость, заполненную эозинофильным содержимым. Мозговое вещество не имеет в своем составе фолликулов, они расположены в центре описываемого органа и представлено соединительной тканью, пронизанной густой сетью кровеносных сосудов и капилляров. Ближе к мозговому слою встречаются крупные вторичные фолликулы, некоторые из которых, имеют в своем составе погибшую половую клетку, место которой занимает фиброзный рубец из соединительной ткани. Эти фолликулы носят название атретических тел. Ширина коркового вещества яичников существенно увеличивается за счет увеличения кровеносных сосудов и разрастания зернистого слоя в граафовых пузырьках, по сравнению с животными предыдущего возраста. Третичные фолликулы различного размера, некоторые из них расположены близко от поверхности яичника. Зернистая оболочка таких фолликулов состоит из 1-2-3 слоев клеток. Тека - слой хорошо выражен. В пубертатном периоде клетки теки externa округлой формы. Цитоплазма мелкозернистая.

В скоплениях текоциты меньших размеров и лежат плотно, а хроматин круглого ядра конденсирован в крупные глыбки.

Клетки *tesci interna* округлой реже овальной формы. При окраске суданом черным, после фиксации по методу Чиачио, в текальных клетках выявляются гранулы суданофилии (рис. 24). Количество текоцитов в одном поле зрения равно $53,29 \pm 2,27$. Диаметр ядра в среднем составляет $9,47 \pm 0,26$ мкм. Площадь ядра равна $33,97 \pm 0,67$ мкм².

Таким образом, наши исследования указывают на то, что в паренхиме передней доли гипофиза увеличивается количество гонадотропоцитов. Клетки больших размеров, границы четко выражены. Цитоплазма обширна, с ШИК – положительной грануляцией.

Яичник приобретает все признаки, свойственные зрелой половой железе. Заметны фолликулы на различных стадиях развития. Слой *tesca*

interna выявляется только во вторичных и третичных фолликулах, в составе которых обнаруживаются текальные эндокриноциты участвующие в синтезе гормонов, что подтверждается гистохимически.

3.2.4. Морфологические особенности гонадотропных клеток передней доли гипофиза и тека слоев яичника овец в дефинитивный период (1-1,5 года)

Капсула гипофиза в дефинитивном периоде покрыта соединительнотканной оболочкой. Повышенное кровоснабжение в сосудах показывает активное состояние железы в дефинитивном периоде. Паренхима аденогипофиза представлена эпителиальными тяжами, лежащими между соединительнотканными прослойками, которые заполнены клетками - аденоцитами. Клетки лежат густыми рядами, сопровождаются гемокапиллярной сетью. Основной клеточный состав состоит из хромофобных и хромофильных клеток (рис. 27).

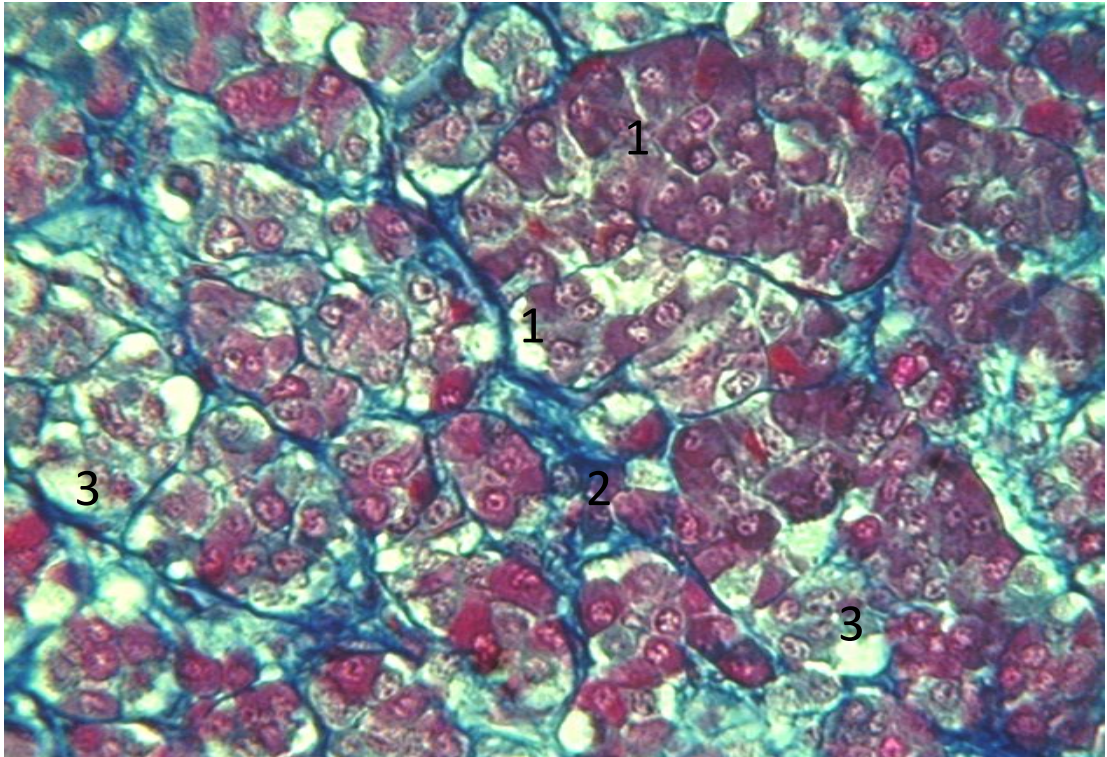
Хромофобы округлой формы с неясно выраженными границами цитоплазмы. Количество их статистически достоверно ($P < 0,01$) возрастает по отношению к предыдущему периоду развития и составляет, в среднем, $54,03 \pm 2,45$ клеток в одном поле зрения (таб.4). При окраске слабо воспринимают красители, лежат плотными группами (рис. 27). Ядра мелкие с неровно распределенным хроматином. Площадь ядра равна в среднем $27,45 \pm 0,48$ мкм. Диаметр ядер в среднем составляет $5,81 \pm 0,25$ мкм (таб.3).

Ацидофилы относятся к хромофильным структурам передней доли гипофиза. Они обладают округлой, реже вытянутой формой, лежат в основном группами на всех участках железы. Некоторое количество встречается по окраинам эпителиальных тяжей (рис. 27). Количественный состав ацидофильных клеток в этом периоде практически не изменился по сравнению с предыдущим периодом и составляет, в среднем, $25,16 \pm 0,67$ клеток в одном поле зрения (таб. 4). Из-за плотного расположения друг к другу границы многих клеток сливаются между собой. При окраске азокармином цитоплазма приобретает ярко красный оттенок (рис. 27). Ядра округлой формы занимают центральное положение в клетке. Хроматин

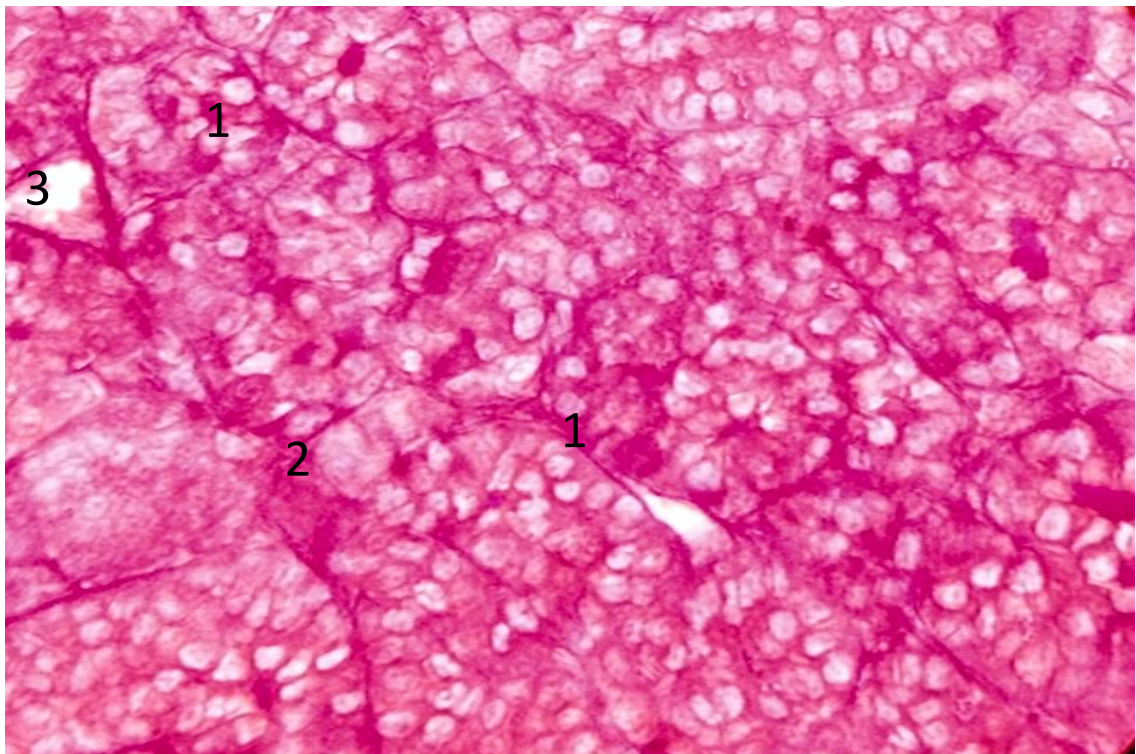
мелкогранулирован. Встречаются несколько ядрышек. Площадь ядра составляет $28,27 \pm 0,50$ мкм. Диаметр ядер ацидофилов составляет в среднем $8,02 \pm 0,23$ мкм при достоверности $P < 0,01$.

В дефинитивном периоде количество базофильных клеток в одном поле зрения в среднем составляет $19,9 \pm 1,83$ клеток (таб.4). Это клетки достаточно крупных размеров, округлой, реже овальной формы (рис. 27). Цитоплазма обширна и остается ШИК – положительной (рис. 28). Границы клеток в одиночных клетках отчетливо выражены, но при плотном расположении сливаются между собой. Хроматин мелко-гранулирован. Отчетливо выявляются несколько ядрышек. Изменение диаметра ядер практически незначительно по сравнению с пубертатным периодом и составляет $8,95 \pm 0,27$ мкм, (таб. 3) тогда как площадь равна $30,0 \pm 0,59$ мкм (таб.5). Гонадотропные клетки в этом периоде увеличиваются в количестве $10,98 \pm 0,83$ клеток (таб. 4) и характеризуются крупными размерами многоугольной формы. Цитоплазма обширна, хорошо выявляется ШИК - положительная реакция (рис. 28). Ядра крупных размеров, часто занимают центральное положение. Хроматин в виде небольших зерен, прилегающий к внутренней поверхности кариолеммы. Ядрышки занимают центральное положение. Одиночные гонадотропы равномерно локализованы по всей поверхности передней доли гипофиза, занимающие как центральное, так и периферическое положение (рис. 29). В области скопления гонадотропов встречается обильная васкуляризация, свойственная большим количествам кровеносных капилляров (рис. 29). Площадь ядра равна $28,74 \pm 0,49$ мкм, где диаметр уменьшился в незначительном количестве по отношению к предыдущему периоду и составляет в среднем $8,56 \pm 0,24$ мкм. Ядерно-цитоплазматическое отношение гонадотропоцитов равно 0,30 мкм.

Гонадотропоциты часто занимают заднелатеральные участки передней доли, а также могут встречаться в средостении железы, состоящих из нескольких групп.



**Рисунок 27. Гипофиз овцы 1 год. 1-ацидофилы; 2 – базофилы;
3 – хромофобы; Буэн, азокармин по Гейденгайну. х400**



**Рисунок 28. Гипофиз 1 год. 1- гонадотропы;
2-базофил; 3–кровеносный сосуд; Буэн, Шик- реакция. х400**

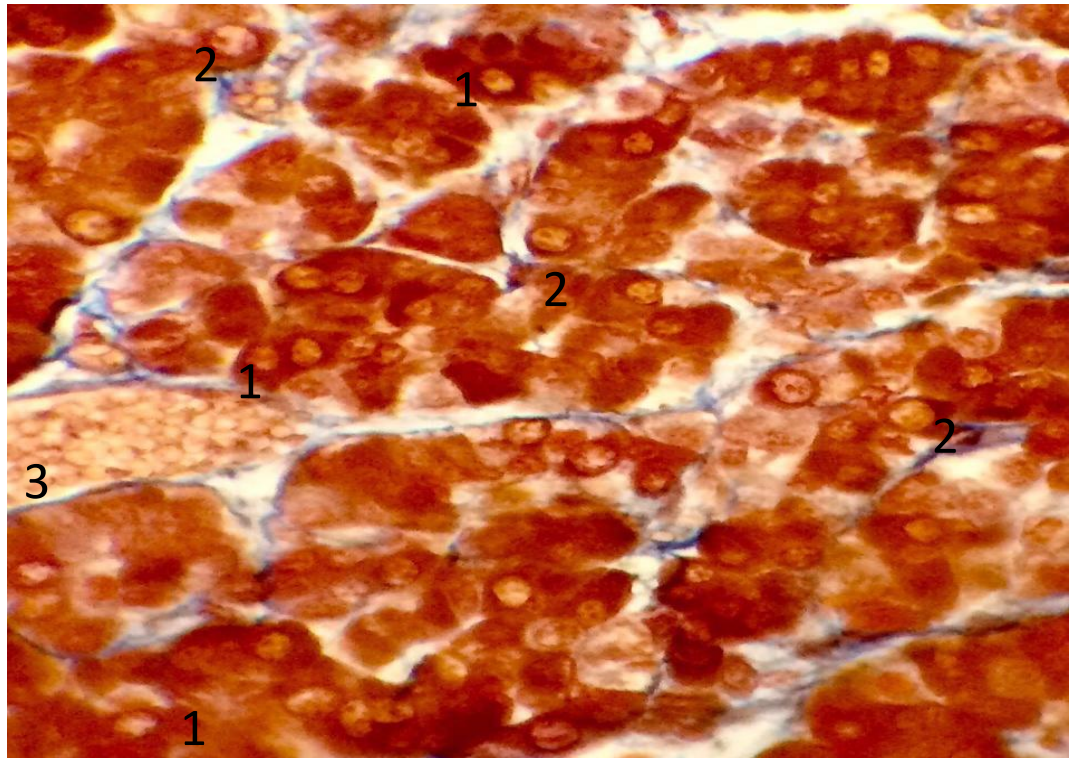


Рисунок 29. Аденогипофиз овцы 1-год. 1-гонадотропы; 2- тиреотропы; 3- кровеносный сосуд. Буэн, Альдегид фуксин по Гомори. x400

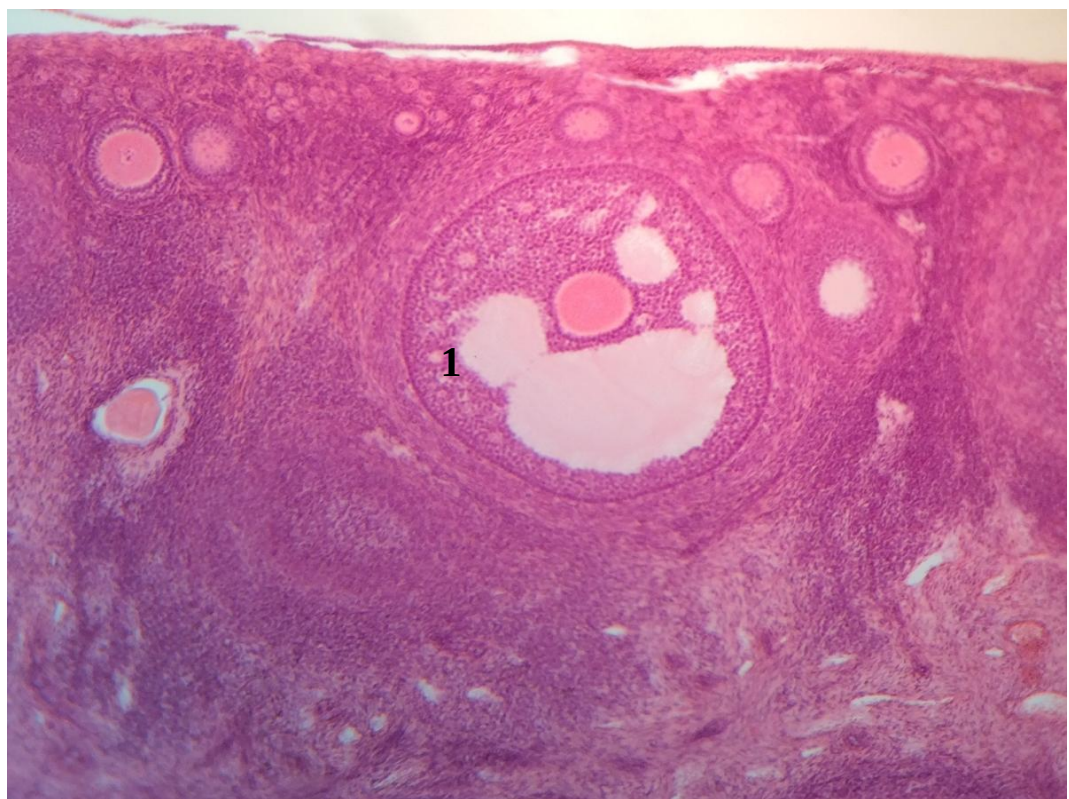


Рисунок 30. Яичник овцы 1 год. Зреющий фолликул с четко выраженными тека слоями. Буэн. Гематоксилин и эозин. x100

Таким образом, одиночные гонадотропоциты встречаются на всех участках передней доли железы. Отсюда следует, что гонадотропы в большинстве случаев обнаруживаются вблизи крупных кровеносных капилляров. Из выше описанного становится ясным, что гонадотропные клетки активно функционируют в дефинитивном периоде постнатального онтогенеза, который проявляется в образовании секрета и выведением гормонов в кровяное русло.

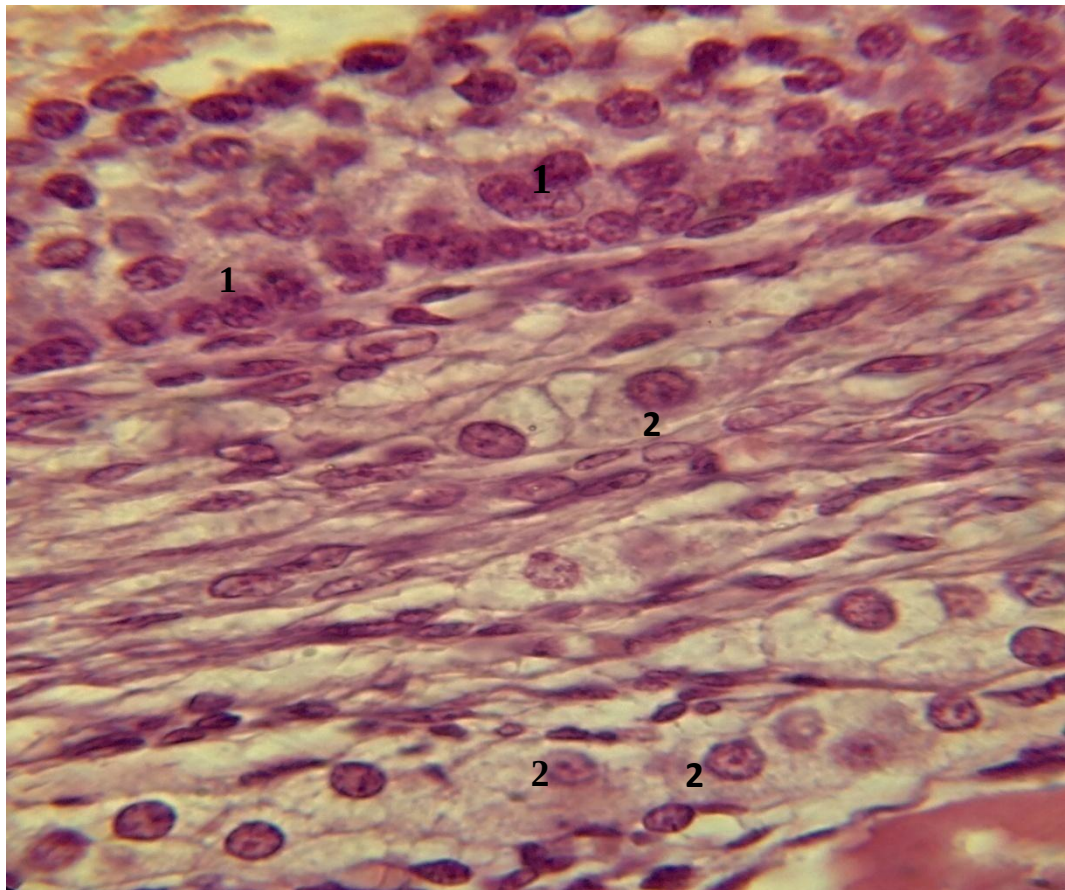
Яичники, исследованных нами годовалых ярок в большинстве с бугристой поверхностью, приобретают овальную форму, характерную для дефинитивного органа. Наружный слой покрыт однослойным кубическим эпителием, под ним располагается белочная оболочка из рыхлой соединительной ткани, которая занимает центральное положение между слоем кубических клеток и корковым веществом. Длина правого яичника в этом периоде составляет $15,20 \pm 1,12$ мм, ширина - $9,96 \pm 1,14$ мм, толщина - $4,53 \pm 0,61$ мм: левый яичник в среднем имеет $13,72 \pm 1,23$ мм, ширина - $9,79 \pm 0,86$ мм, толщина - $4,20 \pm 0,45$ мм.

Сформирован соединительнотканый каркас. В корковом веществе пучки соединительной ткани оплетают группы примордиальных и полостных фолликулов. Примордиальные фолликулы располагаются непосредственно под белочной оболочкой яичника в виде компактных групп. Лишь только изредка встречаются одиночные фолликулы. Ооциты в фолликулах окружены одним слоем фолликулярных клеток, имеющих плоскую или округлую форму. Среди клеточных элементов стромы преобладают фибробластоподобные клетки, а так же присутствуют группы интерстициальных клеток.

Поверхностная зона коркового вещества яичника выглядит очень компактной, в ней малочисленное количество кровеносных сосудов отмечается формирование трофики тканей. Мозговое вещество яичника представлено соединительной тканью, богатой клетками и волокнами. Небольшие кровеносные сосуды пронизывают своими ветвями корковый слой. Артерии имеют развитый мышечный слой, вены извитые.

Присутствуют фолликулы, находящиеся на всех стадиях развития. По мере вступления в рост, число фолликулярных клеток увеличивается, зернистая оболочка которых имеет 2-3 слоя клеток (рис. 30). За счет выделяемого секрета этими клетками и увеличивается полость фолликула.

Первичные фолликулы выделяются крупными размерами первичного ооцита и появлением вокруг него блестящей оболочки. Фолликулярные клетки в первичном фолликуле имеют кубическую форму и лежат в 1-2 слоя. Хорошо заметны ядра. Вторичные фолликулы имеют большие размеры, по сравнению с первичными фолликулами. По мере роста фолликулов эпителий фолликулярных клеток становится многослойным (рис. 31). В зреющих фолликулах *teca interna* образуется из нескольких рядов гормон продуцирующих клеток. Эти клетки округлой, реже овальной формы (рис. 31). Цитоплазма текацитов отличается высоким содержанием суданофилии, имеющей мелкозернистый характер (рис. 33). Ядра чаще округлой формы. Хроматин мелкогранулирован, иногда имеет сетчатый характер. При окраске препаратов гематоксилин – эозином, после фиксации, в жидкости Буэна можно заметить, что численность клеток *tecі interna* превышает над клетками *tecі externa*. (рис. 31). Количество клеток в одном поле зрения составляет $50,69 \pm 4,31$ (таб. 6). Площадь клеток *tecі interna* равна $35,65 \pm 0,96$ мкм². Диаметр ядер текацитов в среднем имеет $8,90 \pm 0,21$ мкм. Фолликулы с развитой *teca interna* concentрически охвачены коллагеновыми волокнами. Клетки *teca externa* с овальными ядрами, имеющие при окраске гематоксилин – эозином синий цвет. Цитоплазма ярко окрашивается кислыми красителями. Ядра крупные, занимают большую часть клетки. Ядрышки хорошо заметны среди хроматинового вещества, распыленного в ядерной субстанции. Основной объем третичного фолликула заполнен полостной жидкостью. Атрезия фолликулов происходит на всех этапах. При этом дегенеративные изменения выявляются, прежде всего, в ооците, затем в процесс вовлекаются фолликулоциты, и в последующем - клетки тека слоя.



**Рисунок 31. Яичник овцы 1 год. 1-гранулезные клетки;
2- текоциты; Буэн, гематоксилин и эозин. х600**

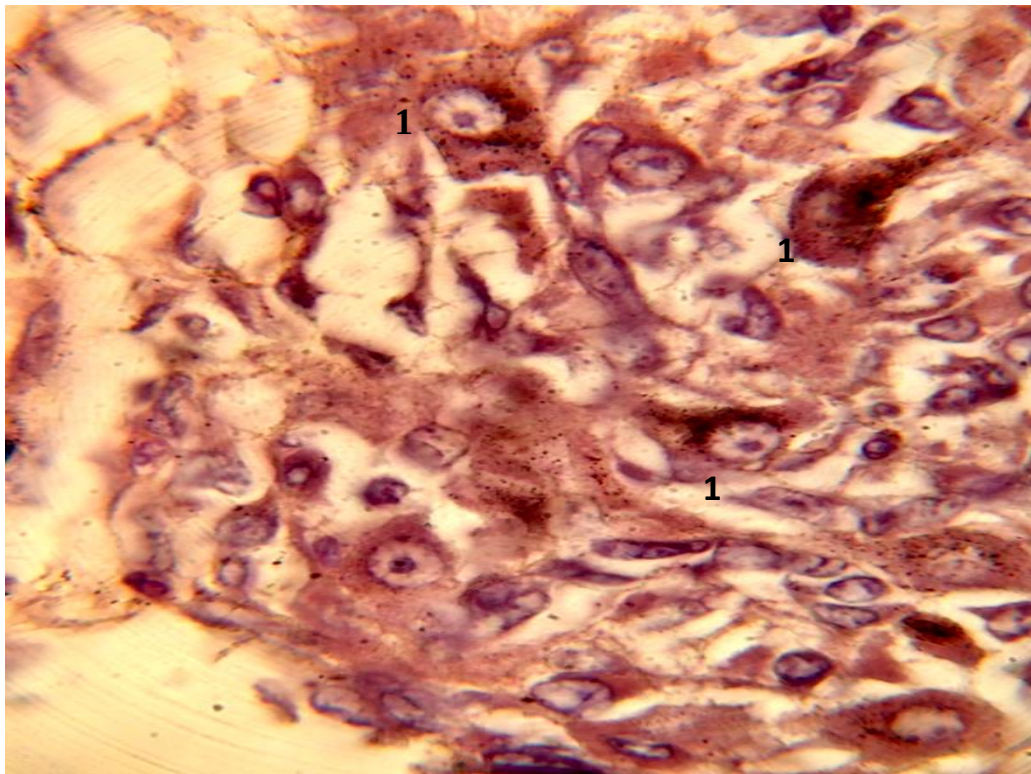


Рисунок 32. 1 год. Атрезирующий фолликул. 1 –интерстициальные клетки; Аскорбиновая кислота по Кисели. х600

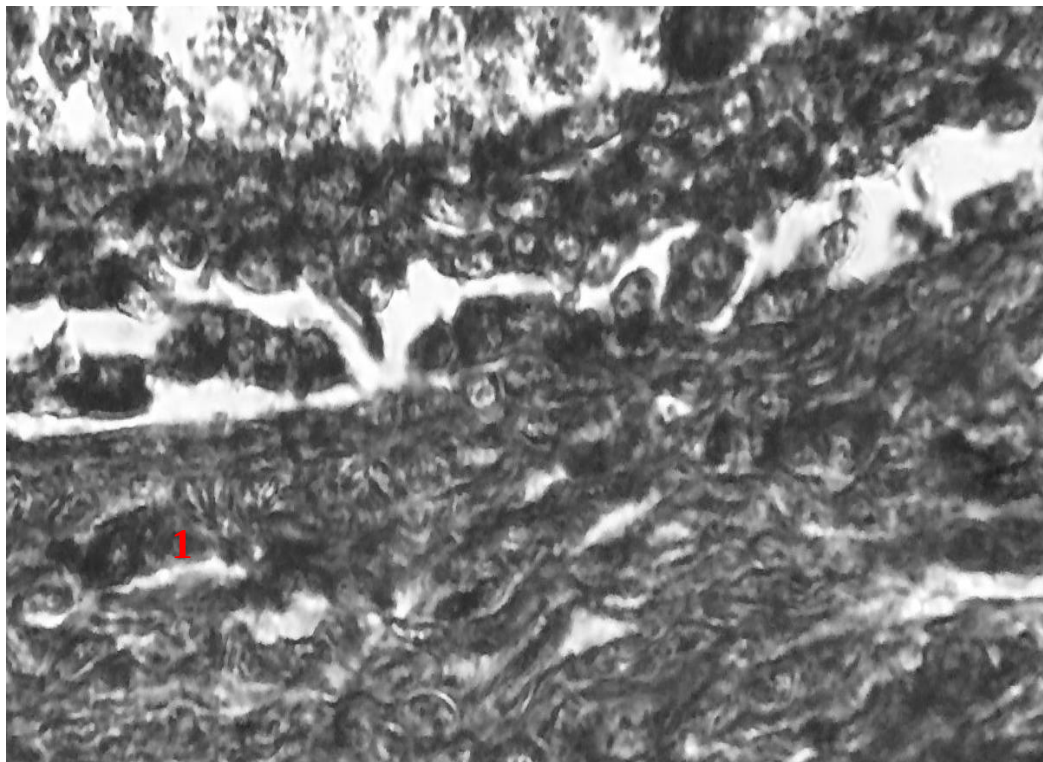


Рисунок 33. Яичник овцы 1,5 года. 1 –суданофилия в тека клетках; Чиачио, судан черный. х400

Исходом атрезии является формирование атретических тел и замещение полости гиалинизированной тканью. Необходимо обратить внимание на интерстициальные клетки в атрезирующем фолликуле. Это клетки округлой, овальной, реже многоугольной формы (рис. 32). В цитаплазме отчетливо наблюдаются гранулы аскорбиновой кислоты темно - коричневого оттенка. Ядро округлой формы с ясно выраженными границами, содержит одно или несколько ядрышек. Мы предполагаем, что данные клетки не перестают функционировать в атрезирующем фолликуле до окончательного превращения его в гиалинизированную ткань.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что морфологические и гистохимические методы, используемые для выявления текальных клеток в яичнике овец дефинитивного периода, превосходят по сравнению с общими гистологическими окрасками.

Таким образом, в передней доле гипофиза отмечается увеличение количества хромофобных клеток по сравнению с пубертатным периодом. Количество ацидофильных клеток изменяется незначительно. Количество гонадотропоцитов в описываемом периоде также увеличивается и характеризуется крупными размерами округлой, овальной, или многоугольной формой. Цитоплазма обширна, хорошо выявляется ШИК-положительная грануляция. Ядра крупных размеров, часто занимают центральное положение.

В цитоплазме текальных эндокриноцитов, отмечается суданофилия и накопление гранул аскорбиновой кислоты. В паренхиме железы среди большого количества фолликулов видны атрезирующие вторичные и третичные, где вместо фолликулярных клеток начинают замещать текальные клетки, которые вместе с последними продолжают участвовать в образовании стероидных гормонов. Весь этот сложный процесс по - видимому контролируется гонадотропными клетками гипофиза.

3.2.5. Гистологическое строение гонадотропоцитов и тека клеток яичника у старых животных

В передней доле гипофиза старых животных кординальных изменений не произошло. Паренхима, состоит из эпителиальных клеток, которые находятся на разных стадиях функциональной активности (рис. 34). Отмечается наличие капилляров, заполненных форменными элементами крови. Наблюдается небольшое уменьшение количества клеток передней доли гипофиза, что приводит к разрыхлению эпителиальных тяжей.

Хромофобные клетки в предоставленном периоде развития статистически достоверно ($P < 0,001$) уменьшаются в объеме почти вдвое, по сравнению с дефинитивным периодом, и составляет $36,54 \pm 2,92$ клеток в одном поле зрения (таб.4) Эти клетки небольших размеров, цитоплазма прозрачна, или же слабо воспринимает гистологические и гистохимические красители. Ядра хромофобов округлой формы. Площадь ядра равна $25,73 \text{ мкм}^2$. Диаметр ядер по отношению к предыдущему периоду остается неизменным и составляет в среднем $6,14 \pm 0,24$ мкм (таб. 3).

Ацидофильные клетки передней доли гипофиза в этом возрасте лежат скоплениями в центральных участках железы, а так же встречаются одиночные формы. Границы клеток плохо выделяются (рис. 34). Количество ацидофильных клеток в одном поле зрения составляют $27,98 \pm 1,16$ (таб.4) При окраске азоркармином цитоплазма окрашивается в красный цвет. Отмечается слабая грануляция. Ядра мелкие, располагаются чаще эксцентрично. Хроматин мелкозернистый, занимает центральное положение. Ядрышки небольших размеров. Площадь их в среднем равна $27,65 \pm 0,48 \text{ мкм}^2$. Отмечается изменения в диаметре ядра по отношению к предыдущему периоду и составляет в среднем $7,40 \pm 0,22$ мкм, (таб.3) статистически достоверно ($P < 0,05$). Из выше проведенных результатов следует предположить, в виду старческих изменений ацидофилы остаются активными и принимают участие в гормональной регуляции организма животного.

В базофилах отмечается количественные и морфологические

изменения в данном возрасте. Численность этих клеток, статистически достоверна ($P < 0,001$), уменьшается почти вдвое, по сравнению с дефинитивным периодом, и составляет $12,5 \pm 0,66$ клеток в одном поле зрения (таб. 4). Для них свойственна, в основном, круглая или же овальная форма с эксцентрически расположенным ядром (рис. 34). Тем не менее, синтез гормональных веществ в базофилах хоть и уменьшился, но не прекращается. ШИК – положительный субстрат в цитоплазме базофилов говорит о том, что в клетках накапливаются гормональные вещества. Ядра небольших размеров. Диаметр ядер составляет $8,18 \pm 0,27$ мкм статистически достоверно ($P < 0,05$), тогда как площадь составляет $28,06 \pm 0,46$ мкм² (таб. 5), которая указывает на некоторое уменьшение диаметра ядра по отношению к предыдущему периоду. В связи с этим, отмечается возрастание количества базофилов с выраженной дегенерацией, которая характеризуется разрушением клетки, при этом целостность клетки нарушается (рис. 35). Встречаются так же одиночные клетки с обширной цитоплазмой, занимающие центральное положение. Они имеют большие размеры и почти всегда обширную цитоплазму с четко выраженными границами (рис. 34).

В связи с тем, что базофилы в этом периоде развития уменьшаются в количестве почти вдвое (табл. 4), можно прийти к выводу, что этот факт связан с уменьшением потребности периферических желез в гормонах, вырабатываемых базофилами передней доли гипофиза.

Гонадотропоциты в данном возрасте подвергаются существенным структурным изменениям. В этих клетках часто обнаруживаются дегенерирующие изменения. Количество клеток статистически достоверно ($P < 0,001$) уменьшается до $4,7 \pm 0,59$ клеток (таб.4). Цитоплазма теряет ШИК-положительную грануляцию (рис. 36). Ядра сморщенные, занимают центральное положение в клетке. Статистически достоверно ($P < 0,05$) уменьшения диаметра ядер $7,62 \pm 0,23$ мкм, по сравнению с дефинитивным периодом (рис. 37). Диаметр площади тоже уменьшается в размере и в

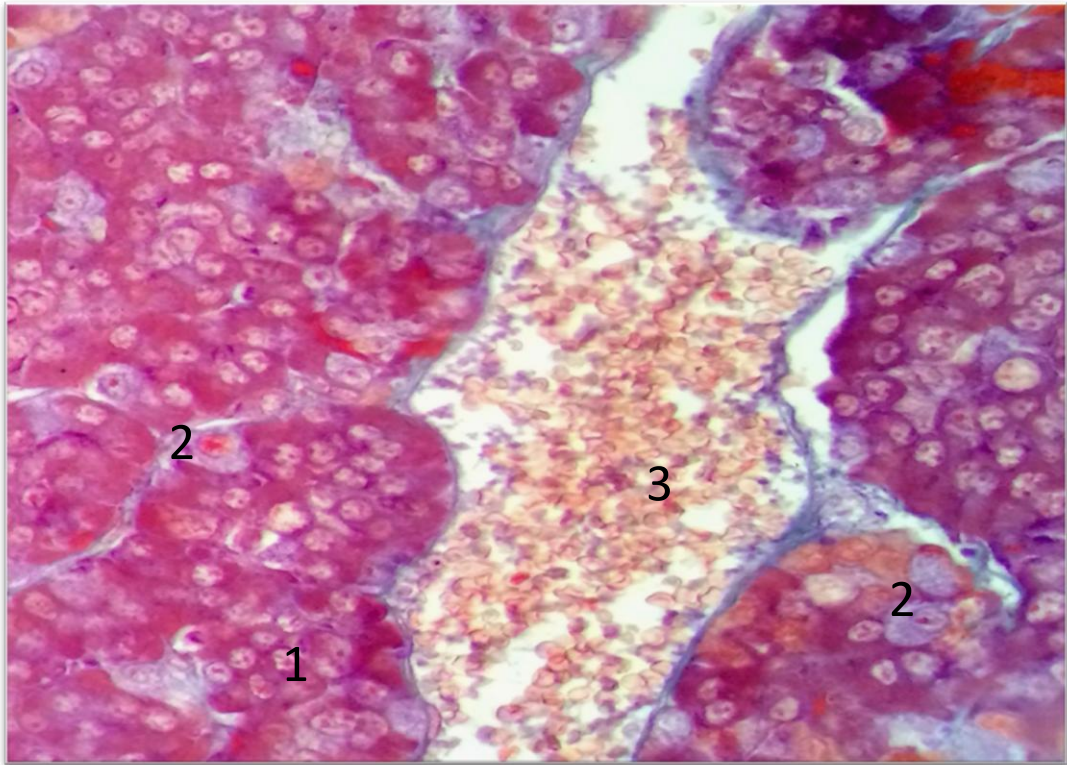


Рисунок 34. Аденогипофиз овцы 5 лет. 1-скопления ацидофилов; 2-базофилы; 3-кровеносный сосуд. Буэн, азокармин по Гейденгайну. х400

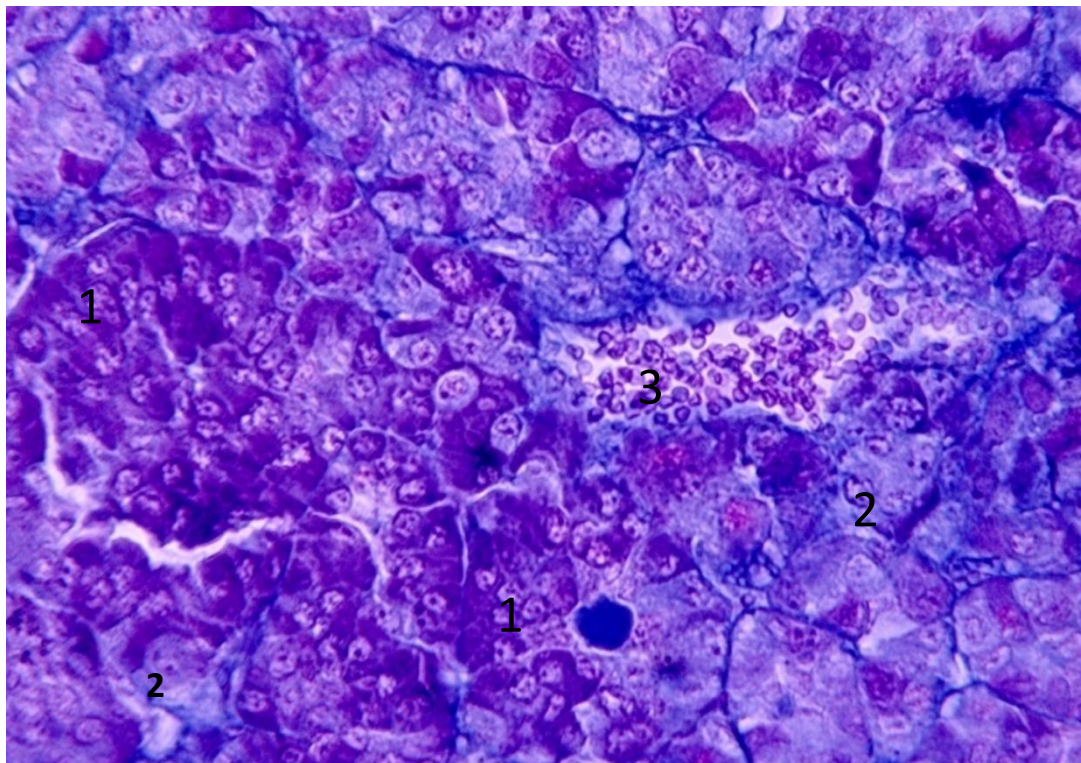


Рисунок 35. Аденогипофиз овцы 6 лет. 1- ацидофилы; 2- дегенерирующие базофилы; 3-кровеносный сосуд. Буэн, азокармин по Гейденгайну. х400

среднем равен $27,24 \pm 0,58$ мкм. Хроматин пылевидный, заполняет центральные и периферические части ядра. Ядрышки еле заметны и практически не выделяются. На участках железы, занятых гонадотропами, сохраняются клетки с разрушающейся структурой, на их месте разрастается соединительнотканная строма, которая в этом возрасте занимает определенные участки гипофиза. Ядерно-цитоплазматическое отношение уменьшается по сравнению с предыдущим периодом (рис 6).

Оставшиеся гонадотропы характеризуются крупными размерами, эксцентрически расположенным ядром, при этом цитоплазма занимает основную часть клетки, характеризуется небольшой ШИК - положительной грануляцией. Ядро крупное, округлой формы. Хроматин мелкозернистый, занимает периферическое положение. Ядрышки средних размеров, иногда встречаются по несколько. Яичники в возрасте 5-7 лет имеют округлую форму. На поверхности определяются зрелые фолликулы в виде светлых пятен – серо-белые тела. Наружный каркас яичника покрыт одним слоем кубических клеток. Особое внимание следует обратить на белочную оболочку, которая значительно уплотнилась по отношению к предыдущему периоду. Длина правого яичника в этом возрасте составляет $19,25 \pm 1,93$ мм, ширина - $12,02 \pm 1,22$ мм, толщина - $5,50 \pm 0,51$ мм; левый яичник в среднем имеет следующие показатели: $16,99 \pm 1,78$ мм, $11,56 \pm 1,01$ мм, $5,18 \pm 0,49$ мм. Происходит постепенный фиброз стромы коркового вещества яичника (рис. 38). Увеличено количество атретических тел и прямо - пропорционально уменьшено количество примордиальных фолликулов. У овец в старческий период происходит, уплотнение волокнистых структур, найдены, окруженные соединительнотканными прослойками, очаги серо - желтых тел (рис. 38). Постепенно происходит ослабление тека – ткани, как в фолликулах, так и в атретических телах. Тека - клетки характеризуются меньшим полиморфозом (рис. 39). Это клетки вытянутой или полигональной формы. Чаще встречаются клетки, цитоплазма которых плохо различима, в них наблюдается незначительная зернистость. Ядро с фиолетовым оттенком,



Рисунок 36. Гипофиз овцы 7 лет. 1- гонадотропы; 2- соединительнотканые прослойки; 3 – кровеносный сосуд на поперечном разрезе; Шик реакция. х400.

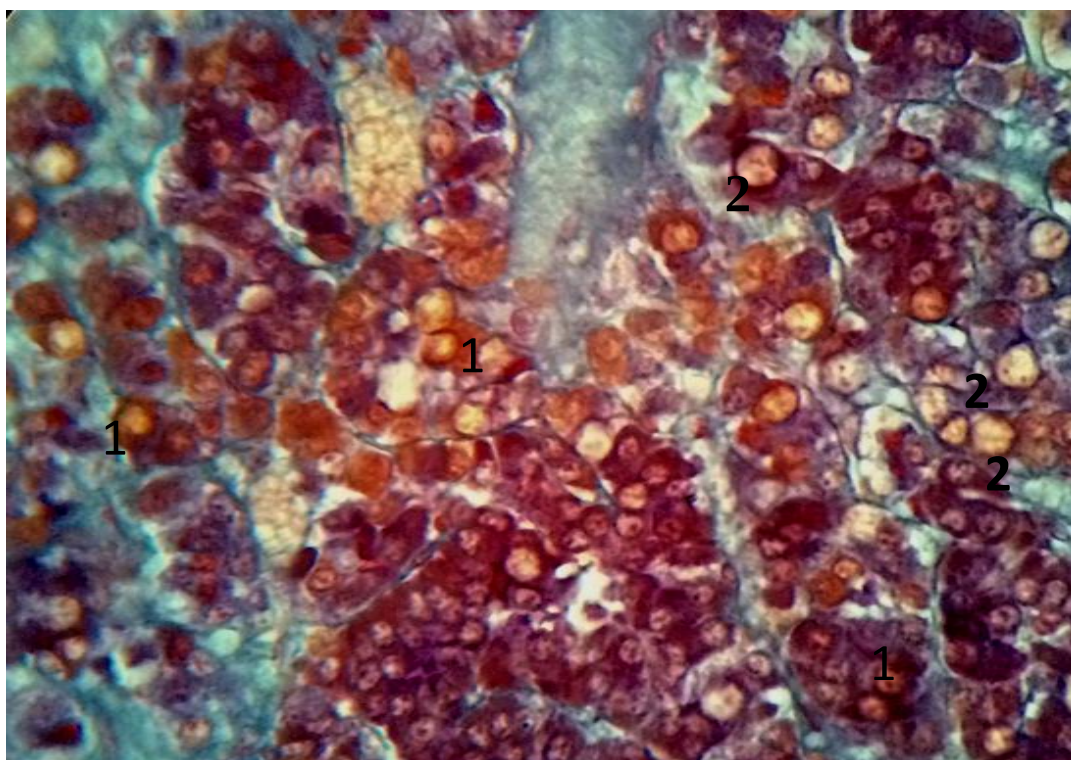


Рисунок 37. Гипофиз овцы 6 лет. 1- гонадотропы; 2- тиреотропы; Буэн. Альдегид-фуксин по Дыбану. х400.

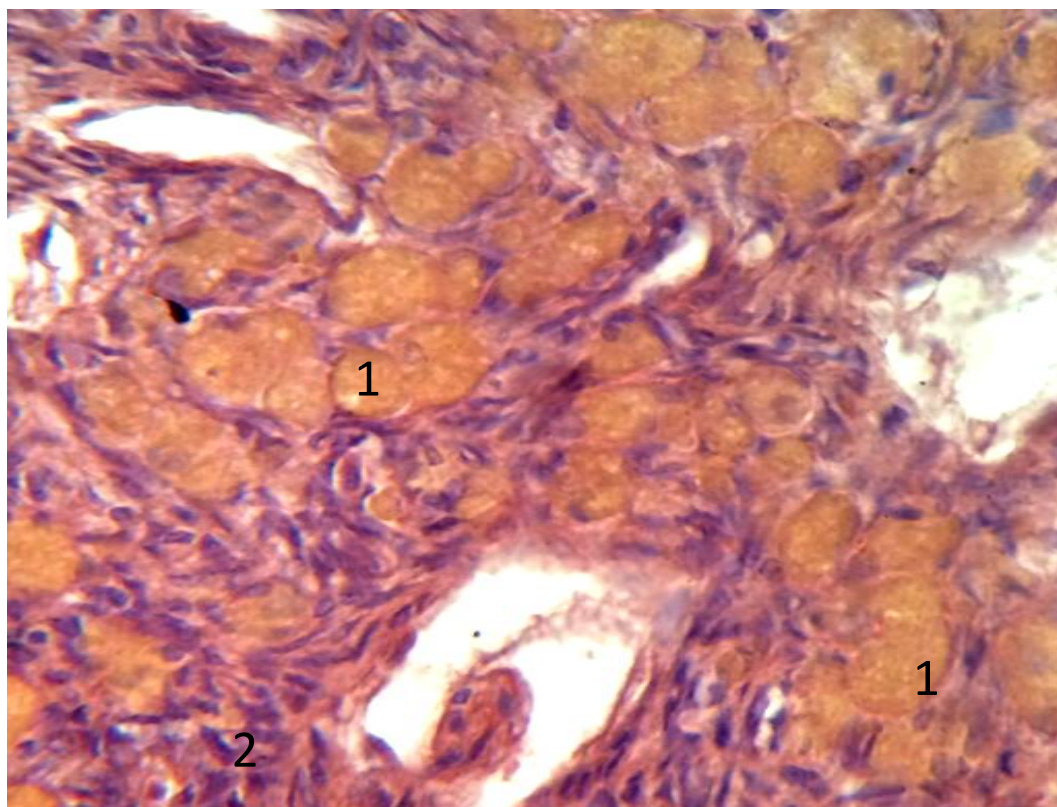
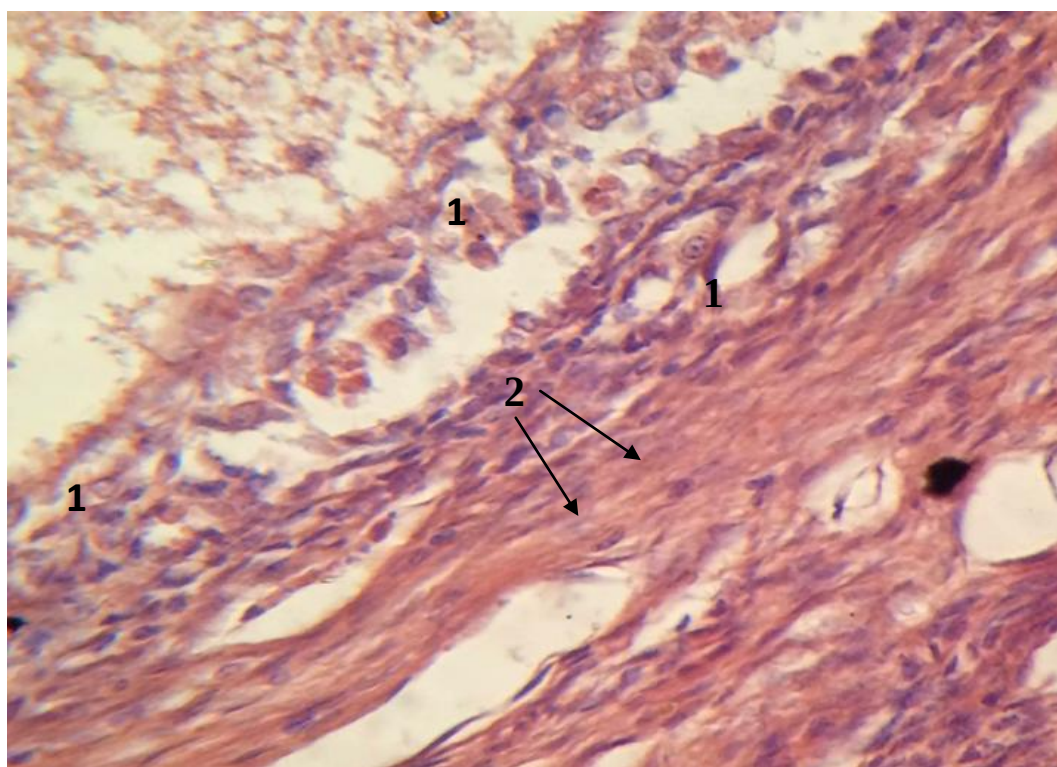
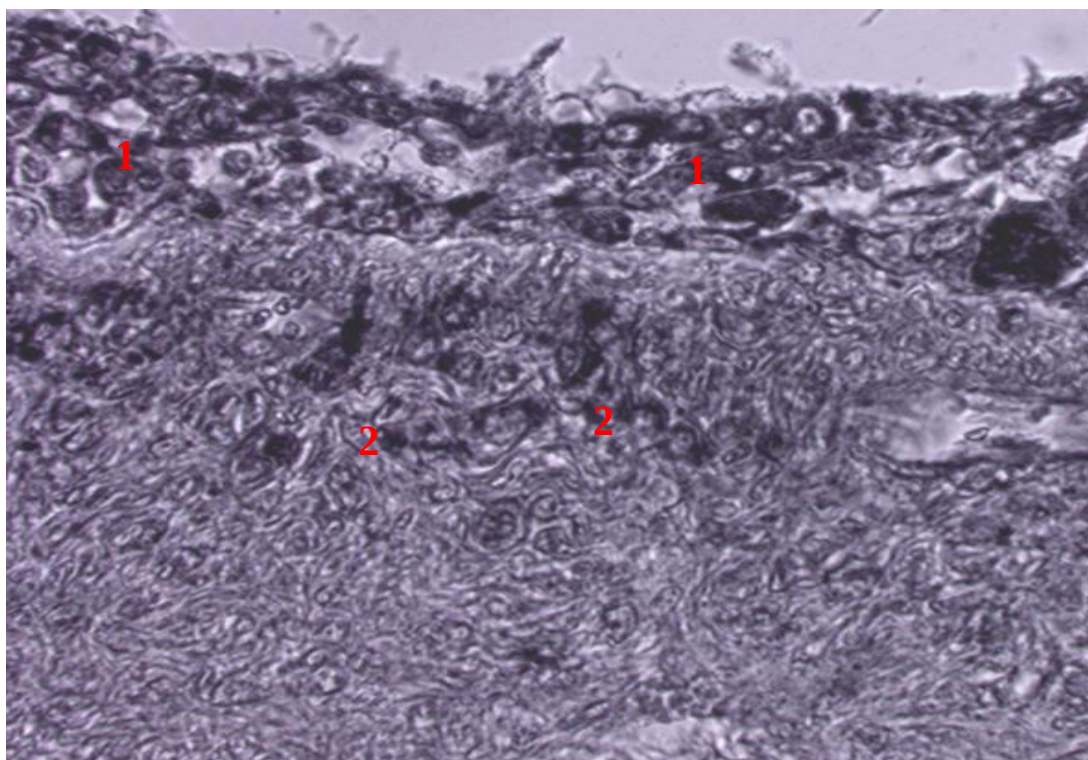


Рисунок 38. Яичник 7 - лет. 1-очаги дистрофических изменений в строме яичника; 2- соединительная ткань; х200



**Рисунок 39. Яичники 6 лет. 1-дегенерирующие текальные клетки; 2-тека слой, пронизанная в соединительную ткань.
Буэн. Гематоксилин - эозин. х200**



**Рисунок 40. Яичник овцы 7 лет. 1- текациты внутреннего слоя;
2- текациты наружного слоя; Чиачио, суданчерный. x200**

округлой формы. Хроматин неравномерный.

Количество текальных клеток в этом периоде уменьшилось и составляет $46,44 \pm 2,99$. (таб. 6). Площадь ядер клеток *tesci interna* в среднем равна $29,29 \pm 0,58$ мкм², а диаметр $7,74 \pm 0,18$ мкм. Отмечается небольшое скопление суданофильного материала (рис. 40). В основной группе текальных клеток выявляются дегенеративные изменения, которые характеризуются нарушением целостности плазмолеммы с выходом содержимого. Наряду с разрушениями цитоплазмы отмечаются также изменения в ядре. В небольшом количестве встречаются клетки наружной теки, средних размеров, которые часто располагаются с соединительнотканными клетками (рис. 39). Эти клетки округлой или овальной формы. Гистохимическими красителями цитоплазма слабо красится. Зернистость практически отсутствует. Ядро расположено эксцентрично. Хроматин мелкозернистый. Встречаются также клетки с малым количеством липидных включений, здесь капельки разбросаны по всей цитоплазме, а в некоторых клетках они вовсе отсутствуют (рис. 40). Площадь и диаметр ядер текацитов наружного слоя тоже претерпевают возрастные изменения и составляют в среднем $26,10 \pm 0,51$ мкм, диаметр $6,99 \pm 0,19$ мкм. Яичники уменьшаются в размерах, в них развиваются дегенерирующие изменения.

Таким образом, при исследовании гипофиза старых животных выявляются некоторые изменения. Идет рост соединительной ткани, объем железистой ткани незначительно уменьшается. Однако на фоне уменьшения количества некоторых клеток в передней доли гипофиза, количество же ацидофилов возрастает. Наблюдается сокращение количества гонадотропоцитов по сравнению с предыдущим периодом. Цитоплазма теряет ШИК – положительную грануляцию.

В паренхиме яичника видны единичные примордиальные фолликулы. Надо отметить, что третичные фолликулы окружены тонким слоем *tesci interna*, редко в ее составе встречаются интерстициальные клетки, в цитоплазме которых концентрация гранул аскорбиновой кислоты

уменьшается, так же плохо выявляется суданофилия. Возможно, снижение функциональной активности текальных клеток напрямую связано с уменьшением количества и функциональной активности гонадотропоцитов передней доли гипофиза.

АНАЛИЗ И ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

При исследовании динамики структурно функционального состояния аденогипофиза у овец дагестанской горной породы нами установлено, что с момента рождения до 5-7 летнего возраста наблюдаются возрастные изменения морфологических, морфометрических и гистохимических показателей.

Принимая во внимание роль гипофиза в регуляции полового созревания, перед нами стояла цель изучить морфофункциональные особенности аденогипофиза у овец дагестанской горной породы в период постнатального онтогенеза.

Гипофиз - центральная железа внутренней секреции, которая контролирует все периферические эндокринные железы. Гипофиз с гипоталамусом и эпифизом объединяются в единую нейроэндокринную гипоталамо-гипофизо-эпифизарную систему, где сосредоточен синтез большинства важнейших белковых гормонов. Передняя доля гипофиза характеризуется наличием 5 разных типов клеток, которые вырабатывают различного рода гормональные вещества (А.А. Войткевич (1939), М.С. Мицкевич (1957), И.Г. Акмаев (1960), М.З. Атагимов (1973, 1996), В.А. Антонова(1976), Herlant(1977), М.И. Балаболкин (1978), Girodetal. (1982, 1985), F.Yoshimura, H.Nogami, T. Yashiro(1982), R.Y. Osamura(1983), H. Hashimotoetal.(1985), A.D. Munzo(1985), Б.В. Алешин, Л.Д. Ус, М.И. Гур, (1985), П.М. Торгун (1993), В.Л. Загребин, А.С. Бойко, Д.П. Иванова (2007), П.И. Лукьяненко, А.В. Дубровин (2007), ZhangXiping, LiuFeng, CuiHuixian, ZhaoChangyi, RenGuoshan, GeShuiqun(2007), С.А. Мозеров, А.А. Чекушкин, А.Н. Мялин (2008), С.Т. Худойбердиев (2008), М.Ю. Самарин (2008).

Железистые клетки, входящие в состав эпителиальных трабекул аденогипофиза, со времени их цитологического изучения классифицируются как: ацидофилы, базофилы, хромофобы (М.З. Атагимов (1973, 1996), В.А. Антонова (1976), П.М. Торгун (1993), В.Л. Загребин, А.С. Бойко, Д.П. Иванова, (2007)). Их соотношение между собой для млекопитающих животных и человека представляет примерно 40:10:50 (Эксин (1975), Halmi,

Moriarty, (1977)). Количественное соотношение между этими формами значительно варьируют у разных видов позвоночных. Тем не менее, в аденогипофизе различают три основных типа клеток: ацидофилы, базофилы хромофобы. Ацидофилов (или альфа-клеток) находят около 60%. Их секреторные гранулы синтезируют протеиновые гормоны: соматотропин (СТГ) и пролактин (ЛГГ). Базофилы составляют 30%. Они синтезируют гонадотропины (ФСГ, тиротропин (ТТГ)). Хромофобы (5-10%) - небольшие клетки, не содержащие гранул. В них синтезируется кортикотропин (АКТГ), (М.С. Мицкевич (1957), И.Г. Акмаев (1960), М.З. Атагимов (1973, 1996) В.А. Антонова (1976) Herlant(1977)).

Данные, полученные нашими исследованиями, свидетельствуют о том, что передняя доля гипофиза овец дагестанской горной породы имеет все разновидности аденоцитов: хромофобные, ацидофильные, базофильные. В основном встречаются хромофобы ($54,52 \pm 2,34$ клеток в одном поле зрения), дающие начало хромофильным клеткам гипофиза. Число ацидофильных клеток значительно меньше, хромофобов ($17,2 \pm 1,20$ клеток), ацидофилы отличаются от других клеточных форм гипофиза своей резко оксифильной цитоплазмой. Часто на этой стадии встречаются дегенерирующие формы, которые дают нам предположить, ацидофилы в данном возрасте участвуют в выведении субстратов (голокринового типа).

Наличие крупных ядер с большим количеством хроматина говорит о высокой морфологической и функциональной дифференцировке оксифилов у новорожденных ягнят, по сравнению с другими видами железистых клеток аденогипофиза.

Базофилов мало ($10,98 \pm 0,73$ клеток). Они характеризуются высокими показателями функциональной активности. Эти клетки имеют разнообразную форму и величину и четко отграничены друг от друга. В цитоплазме зрелых клеток много ШИК - положительно реагирующих компонентов в цитоплазме клеток.

По мнению (М. Poole, W. D. Kornegay (1982), Козак М.В., Тёплый Д. Л. (2007), Хасаев А. Н. (2007, 2008)), к гонадотропоцитам относятся клетки

округло-овальной формы, которые содержат в цитоплазме гликопротеиды, положительно окрашивающиеся при использовании PAS-метода. Подробно изучив гистологическое и гистохимическое строение гонадотропоцитов передней доли гипофиза овцы, мы пришли к мнению, что гонадотропоциты имеют округло - овальную форму, крупные и содержат в цитоплазме гликопротеиды, положительно окрашивающиеся при использовании PAS - метода. Являясь PAS - позитивными клетками, они не окрашиваются альдегидфуксином. Но при использовании улучшенной методики окраски альдегидфуксин (Дыбану), гонадотропоциты выявляются, на фоне остальных клеточных популяций передней доли гипофиза, слабо зеленоватой с четкими границами мелкозернистой цитоплазмой.

Волков В.П. (2014), изучив строение аденогипофиза новорожденного ребенка, пришел к мнению, что к моменту рождения эта железа является морфологически зрелой, о чем свидетельствует как наличие основных клеточных типов в ткани органа, так и тот факт, что клетки находятся в состоянии функциональной активности. В новорожденный период развития гипофиз овец имеет гистологическое строение сформированного органа, в нем отчетливо выделяются все клеточные популяции передней доли гипофиза. Из большого числа функций передней доли гипофиза наиболее важным являются соматотропная, тиреотропная и гонадотропная функции.

К четырехмесячному возрасту в передней доле гипофиза больших изменений не произошло: хромофобы ацидофилы увеличиваются в количестве, тогда как количество базофилов ($5,03 \pm 0,63$) незначительно снижено.

По нашим наблюдениям гонадотропоцитов, отмечается уменьшение клеток и диаметра ядер ($7,05 \pm 0,25$), однако, в сохранившихся гонадотропоцитах гистохимически в цитоплазме наблюдается - положительная грануляция, что говорит о том, что данные клетки активно участвуют в гормонопозе.

Авторами был сделан вывод о наличии в гипофизе особых стимуляторов функции гонад, которые были названы гонадотропинами. Н.Л.

Fevoldetal. (1934) установил, что гонадотропины являются белковыми веществами. Уже тогда было выяснено, что в гипофизе существует два гонадотропных начала фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны, которые обладают разными биологическими эффектами и физикохимическими свойствами. В более поздние годы, когда гонадотропины были получены в виде высокоочищенных препаратов (R.Greepetal. (1940), P.G. Squire и др. (1959), W.E. Braselton (1970)), появилась возможность более детально охарактеризовать особенности их влияния на половые железы и изучить их строение.

По химическому строению как ФСГ, так и ЛГ являются глюкопротеидами. Белковая часть молекулы этих гормонов состоит из двух субъединиц, соединенных между собой нековалентной связью, которая легко разрывается в кислой среде или под действием соединений, нарушающих гидрофобные связи. Образовавшиеся фрагменты получили название α - р- субъединиц. Субъединицы из гипофизов разных видов животных в основном схожи между собой, но отличаются несколькими аминокислотными остатками либо укорочением цепи на 6-7 остатков с N-конца.

Пубертатный период овец дагестанской горной породы характеризуется нарастанием количества и размеров аденоцитов передней доли гипофиза. Передняя доля гипофиза в возрасте характеризуется увеличением количества гонадотропоцитов, а также характеризуется увеличением диаметра ядер ($9,00 \pm 0,25$). Клетки больших размеров, границы четко выражены. Цитоплазма обширна, с четкими границами и Шик – положительной грануляцией. Морфометрические и гистохимические показатели гонадотропных клеток передней доли гипофиза проявляют высокую функциональную активность этих клеток в данном периоде развития, связанную с повышением потребности организма в гонадотропных гормонах.

Морфологические, морфометрические и гистохимические показатели функционального состояния аденогипофиза годовалых овец

подвергаются незначительным изменениям, по сравнению с предыдущим возрастным периодом. В передней доле гипофиза отмечается увеличение количества хромофобных клеток ($54,03 \pm 2,45$), по сравнению с пубертатным периодом. Количество ацидофильных клеток изменяется незначительно ($25,16 \pm 0,67$). Гонадотропоциты в описываемом периоде также увеличиваются ($10,98 \pm 0,83$) и характеризуются крупными размерами округлой, овальной или многоугольной формы. Цитоплазма обширна, хорошо выявляется ШИК - положительная реакция. Ядра крупных размеров, часто занимают центральное положение.

У старых овец в передней доле гипофиза отмечаются значительные изменения структурно функциональных показателей. Наиболее достоверные изменения наблюдаются паренхимо-стромальном соотношении, где разрастается паренхима железы соединительнотканными элементами с замещением ее эпителиальных клеток. Капсула становится грубой и плотной.

Однако количество ацидофильных клеток в этом возрасте, по сравнению с предыдущим периодом, возрастают в количестве ($27,98 \pm 1,16$), гонадотропоциты уменьшаются ($4,7 \pm 0,59$). Цитоплазма теряет ШИК - положительную грануляцию. Ядра сморщенные, занимают центральное положение в клетке. Сходные данные получила Е.П. Володина (1974), которая указывает на преобладание ацидофилов над базофилами у старых людей.

В постнатальном онтогенезе с возрастом зависимость гонад от гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы возрастает (Волошин Н.А., Зябрева А.А., Стародуб А.С (2012), И.Г. Акмаев, (1979) А.Л. Поленов (1968, 1983), В.Н. Бабичев (1981), О.Н. Савченко, О.А. Данилова (1994), М.В. Угрюмов (1989), Kuorioetal. (1985), И.В.Бобрышева (2013). По данным этих авторов дифференцировка эндокриноцитов пубертатной генерации невозможна без завершения становления эндокринной функции гипофиза и формирования нейроэндокринных структур гипоталамуса.

В результате наших исследований можно предположить, что гипофизарные гормоны (ФСГ и ЛГ), выделяемые гонадотропоцитами с

первых дней постнатальной жизни, активно действуют текальные клетки яичника.

Аналогичные данные получили Б.В. Алешин (1974), И.Г. Акмаев (1979), Сеин Д.О. (2005), которые считают, что система, контролирующая репродуктивный процесс у позвоночных, функционирует следующим образом: информация от разнообразных источников внешней среды, поступающая в центральную нервную систему, направляется в гипоталамус.

Здесь она обрабатывается, усиливается, преобразуется в гуморальный сигнал и передается аденогипофиз, где он усиливается и, посредством гонадотропных гормонов, направляется к гонадам. Последние реагируют на поступивший сигнал разнообразными способами, один из которых - секреция половых гормонов. Эти гормоны в свою очередь воздействуют на органы мишени, в том числе по принципу обратных связей на головной мозг и гипофиз. Основная роль в регуляции системы гипофиз - гонады по принципу обратной связи в яичниках принадлежит 3 гормонам: тестостерону, эстрогену и прогестерону (Chubb, Desjardins, 1983).

У свиньи гистологическую структуру гипофиза и яичников изучали Д.О. Сеин, М.С. Кононова, И.М. Умеренков (2011), которые заключают, что в период пубертата наряду со становлением гипоталамо-гипофизарных связей происходит формирование полового аппарата самки.

Полученные результаты исследований аденогипофиза старых овец дагестанской горной породы свидетельствуют о гиподисфункциональном состоянии. П.М. Торгун (1993) у старых норок и речных бобров также наблюдал значительное снижение секреторной активности всех видов железистых клеток аденогипофиза.

В результате наших исследований можно предположить, что при повышенной секреторной активности текальных клеток яичника отмечается обильное накопление ШИК - положительной гликопротеидной субстанции в гонадотропных клетках гипофиза, которое обусловлено синтезом гормональных веществ в данных клетках.

Соответственно, при высокой секреторной активности гонадотропов

аденогипофиза в текальных клетках яичника отмечается подавление секреции стероидных гормональных веществ. Это говорит о том, что гонадотропные клетки гипофиза и текальные клетки яичника действуют взаимосвязано, причем секреторная деятельность текальных клеток напрямую зависит от функциональной активности гонадотропных клеток передней доли гипофиза.

К аналогичному мнению пришел Kotsujietal. (1988), который показывая отрицательное влияние тестостерона на секрецию ЛГ и ФСГ клетками гипофиза, считает, что подавление секреции ЛГ и ФСГ у самок обусловлено прямым действием на гипофиз.

Цель нашего исследования - установить особенности морфологии органов репродукции овцы дагестанской горной породы, определить возрастные особенности роста и развития яичников на разных этапах постнатального онтогенеза.

Исследования проводились на кафедре анатомии, гистологии и физиологии ДагГАУ. Возраст животного определяли по общепринятой методике определения возрастов овец по зубам (В.А. Мороз, 2002).

На основе результатов исследований сформулированы выводы, отражающие закономерности роста и развития органов репродукции этих животных, которые необходимо учитывать на производстве при выращивании маточного стада и планировании случной компании в хозяйстве. Полученные данные по морфологии яичников овцы дагестанской горной породы рекомендованы для использования при усовершенствовании методов и приемов искусственного осеменения. Материалы исследований, отражающие анатомические особенности органов репродукции овцы дагестанской горной породы, использованы при написании учебников, учебных и учебно-методических пособий. Они применяются в учебном процессе ряда сельскохозяйственных вузов России при чтении лекций и проведении лабораторных практикумов по сравнительной висцерологии (Бобровский А.Я. (1992), Скопичев В.Г. (2007), Зеленецкий Н.В. (2012).

Яичник *ovarium* – является парной половой железой, в которой

протекает овогенез, а также вырабатываются половые гормоны (Вракин, В.Ф. (2003), Климов, А.Ф. (2003), Акаевский А.И. (2005), Зеленевский Н.В. (2006), Кулинич Е.Н. (2005), Сиповский П.А. (2013) и другие.

Яичники овцы дагестанской горной породы по форме, размерам и массе подвержены индивидуальным, но, в большей степени, возрастным и функциональным изменениям. У новорожденных ягнят железа морфологически сформировывается и имеет строение, сходное с взрослыми животными.

Снаружи капсула яичника новорожденного ягненка покрывает поверхностный зачатковый эпителий, имеющий кубическую форму клеток, толщина которой составляет в среднем $2,68 \pm 0,30$ мкм. Аналогичные результаты согласуются с мнением авторов Каюмова Ф.Г., Лебедева С.В., Маевской Л.А. (2008), которые считают, что капсула яичника телок калмыцкой породы покрыта одним слоем кубического зачаткового эпителия.

В допубертатный период размер яичника овец дагестанской горной породы составляет от $(0,60 \pm 0,05)$ до $(0,40 \pm 0,05)$ см. У новорожденных ягнят длина левого яичника в среднем $7,09 \pm 0,73$ мм, ширина – $3,66 \pm 0,34$ мм, толщина – $2,70 \pm 0,26$ мм; промеры правого яичника близки к показателям левого – $7,02 \pm 0,72$ мм, $3,62 \pm 0,38$ мм и $2,44 \pm 0,26$ мм, соответственно.

Наши данные согласуются Кугой С.А. (2016) у овец, в среднем размер яичника при рождении составляет $(0,60 \pm 0,05)$ и $(0,40 \pm 0,05)$ см. У новорожденных ягнят длина левого яичника колеблется в пределах $7,08 \pm 0,72$ мм, ширина – $3,69 \pm 0,36$ мм, толщина – $2,71 \pm 0,27$ мм; промеры правого яичника близки к показателям левого – $7,01 \pm 0,71$ мм, $3,60 \pm 0,36$ мм и $2,42 \pm 0,24$ мм, соответственно.

Асимметрия в морфометрических показателях правого и левого яичников животных подтверждается исследованиями Невзгодиной М.В. (1971) Фисенко Ю.Н. (2013).

По данным исследований Баймишева Х.Б. (1999, 2010), яичники первотелок имеют овально-вытянутую форму.

Чумаков В.Ю. (2008) отмечает, что длина яичника укоровы в среднем

составляет 2,0-4,5 см, ширина - 1,8-2,5 см, толщина - 1,4-2,0 Вракин В.Ф. с соавторами (2003) указывает, что средняя масса яичника у одних и тех же животных составляет 5-10 г.

У овец дагестанской горной породы отмечают основные слои: корковый и мозговой. Паренхима коркового слоя содержит в большом количестве примордиальные фолликулы. Мозговое вещество образовано соединительной тканью с множеством кровеносных сосудов. Такого же мнения придерживаются Акаевский А.И. (2005) Зеленецкий Н.В. (2006), которые выделяют две зоны: паренхиматозную или фолликулярную, и сосудистую. В паренхиматозной зоне происходит развитие фолликулов с заключенными в них яйцеклетками (Хрусталева И.В. 1994). Сосудистая зона представлена соединительной тканью и большим количеством крупных кровеносных сосудов (Баймишев Х.Б. (1999), Силантьев Д.В. (2013)).

Сиповский П.А. (2013) в своих результатах отмечает, что у кошки, на протяжении первого года жизни, наиболее интенсивный рост характерен для коркового слоя яичника, толщина которого увеличивается за указанный промежуток времени в 5,63 раза. В то же время толщина мозгового слоя увеличивается лишь в 2,24 раза.

У овец западно - сибирской мясной породы Ю.Н. Фисенко, Н.И. Рядинская (2014) отмечают наибольшее количество примордиальных фолликулов у новорожденных ягнят, а первичные и вторичные фолликулы встречаются редко.

Из наблюдений Л.Д. Литвиновой (1964), М.В. Невзгодиной (1967), Е.Ф. Поликарповой (1967) в корковой зоне яичника имеются фолликулы всех фаз развития: первичные, развивающиеся вторичные и полостные третичные.

По нашим же исследованиям в яичниках у овец дагестанской горной породы в новорожденный период не наблюдались признаки третичных фолликулов.

В препубертатном возрасте яичники увеличиваются в размере. Происходит рост фолликулов с формированием текальных оболочек. Встречаются фолликулы на различных стадиях развития (примордиальные,

первичные, вторичные и третичные) фолликулы.

С.М. Горбатюк (2013) в своем исследовании рассмотрел морфофункциональные изменения в яичниках белых крыс на 30–60е сутки: происходит рост фолликулов с формированием текальных оболочек, сопровождающийся атрезией всех крупных фолликулов. Текальные эндокриноциты составляют в среднем $10,56 \pm 0,89$.

Наши данные сходятся с результатами М.В. Невзгодиной (1971). У ярок романовской породы овуляция наступает в возрасте 7-8 месяцев. В этом возрасте в яичниках овец автор наблюдала массовую овуляцию и наличие различных размеров желтых тел.

Ю.Н. Фисенко, Н.И. Рядинская (2014) выявили в своих исследованиях зрелые третичные фолликулы, желтое тело атретические тела, которые указывают на начало полового созревания с четырёхмесячного возраста и наступление половой зрелости к 6 месяцам. С ростом фолликулов содержание кислых и нейтральных сульфатированных гликопротеинов в фолликулярном эпителии и блестящей оболочке увеличивается с 4 до 6 мес.

В наших данных с 4-месячного возраста в яичнике встречаются третичные фолликулы, с формирующимися текальными оболочками, а также единичные атрезирующие фолликулы, но овуляции не наблюдалось.

Аналогичные данные приводит Куга С.А. (2013), которая сообщает, что у ярок романовской породы в возрасте 4,5 и 5,5 месяцев в яичниках имеются крупные граафовые фолликулы.

Текальные клетки имеют призматическую, реже округлую форму. Цитоплазма мелкогранулирована. Ядро оттеснено к периферии клетки. Клетки теса externa расположены вокруг фолликула. Цитоплазма образует небольшой ободок вокруг ядра и окрашивается в нежный тон кислых красителей. Ядро вытянутой формы.

Гистохимические данные свидетельствуют, в текацитах выявляются липиды и аскорбиновая кислота, которые участвуют в образовании субстратов, необходимых для гормонопоза.

Яичник 7-8 месячных овец приобретают все признаки, свойственные

зрелой половой железе. Количество текальных клеток на одном поле зрения, по сравнению с предыдущим возрастом, заметно увеличивается: в *tessa interna* - $(53,29 \pm 2,27)$, а так же увеличивается диаметр ядер: $(9,47 \pm 0,26)$ мкм. Наблюдаются гранулы суданофилии в цитоплазме клеток. Всё это говорит о том, текальные клетки функционально активны и находятся на стадии интенсивного синтеза гормонов.

Куга С.А. (2013) отмечает, что с 6-месячного возраста в яичниках происходит постепенная их активизация, и к 9-месячному возрасту отмечается улучшение трофики ткани яичника. В полостных фолликулах она наблюдала бурно разросшийся зернистый слой с большим количеством телец колл-экспнера.

Яичники исследованных нами годовалых овец дагестанской горной породы, в большинстве, с бугристой поверхностью, приобретают овальную форму, характерную дефинитивному органу. В яичнике выявляются обе формы тека - слоев, данные клетки обладают высоким уровнем функциональной активности, которые принимают участие в гормонопоэзе. В цитоплазме выявляются липиды и аскорбиновая кислота. Отмечается увеличение диаметра ядер, по сравнению с пубертатным периодом.

По результатам наших исследований, использование овец в воспроизводстве необходимо начинать по достижении физиологической зрелости - в 12-15 - месячном возрасте, к аналогичным выводам пришли Хибхенова Л.В., Алдарова Е.Ю. (2009) и др.

Наши результаты согласуются с данными Долгановой С.Г (2007) в том, что наиболее быстрый скачок в развитии яичников коз установлен к периоду полового созревания и зрелости тела.

На продольном разрезе яичника в фолликулярной зоне можно встретить фолликулы на разных этапах зрелости и желтые тела. К таким же выводам пришли следующие авторы (Зеленевский Н.В. (2009), Брюшковский К.Ю. (2004), Вракин В.Ф. (2003), Акаевский А.И. (2005)).

В своих исследованиях С.М. Горбатюк (2013) отмечает, что на 180 сутки морфология яичников наступает расцвет репродуктивной функции,

происходит максимальное развитие паренхиматозных элементов гонад, включающих железистую интерстициальную ткань (клетки внутренней теки, интерстициоциты, интерстициальные клетки атретических тел) и желтые тела.

У старых овец встречаются клетки, цитоплазма которых плохо различима, зернистость отсутствует. Угасание гормональной активности текальных клеток подтверждается морфометрически и выражается снижением количества данных клеток: уменьшением диаметра ядер.

Уменьшение количества текальных эндокриноцитов в яичнике овец, возможно, имеет прямую взаимосвязь со снижением гормонопоза в гонадотропоцитах передней доли гипофиза.

В своем реферате авторы Мерко О., Прокофьева О. А. (2008) в описаниях указывают, что яичники женщины на протяжении жизни подвергаются возрастным изменениям. Количество половых клеток в яичнике к 45 годам сводится к нулю. Репродуктивный период у женщин короче, чем у мужчин, и длится в среднем от 15 до 45 лет.

Таким образом, на основании полученных результатов морфологических, гистохимических и морфометрических исследований овец дагестанской горной породы, можно говорить о том, гипофиз и яичники к моменту рождения структурно сформированы и функционально активны. Наиболее высокие показатели интенсивности роста этих желез отмечаются к четырехмесячному возрасту. Функциональная активность возрастает с момента рождения до семимесячного возраста и поддерживается на таком уровне до дефинитивного периода. В дальнейшем у старых овец наблюдается ослабление процессов, характеризующих функциональное состояние передней доли гипофиза и яичника (*teca interna*), но их активность поддерживает морфофизиологический статус данного возраста.

ВЫВОДЫ

1. В допубертатный период (1-10 дн.), передняя доля гипофиза имеет гистологическое строение сформировавшегося органа. Задняя и промежуточные доли хорошо выражены и сохраняют связь с передней долей. Все железистые клетки, кроме хромофобов, являются функционально активными.

В яичнике отчетливо выявляется корковое и мозговое вещество. В корковом веществе сконцентрировано большое количество примордиальных фолликулов. Мозговое вещество представлено рыхлой соединительной тканью с большим количеством кровеносных сосудов.

2. В препубертатный период (3-4 месяца) в передней доле гипофиза больших изменений не произошло: хромофобы ацидофилы увеличиваются в количестве, тогда как количество базофилов незначительно снижено. Так же отмечается небольшое уменьшение гонадотропоцитов и диаметра их ядер, по сравнению с предыдущим периодом. В гонадотропоцитах гистохимически в цитоплазме наблюдается ШИК - положительная грануляция, что говорит о том, что данные клетки активно участвуют в гормонопоэзе.

Яичник увеличивается в размере. Происходит рост фолликулов с формированием текальных оболочек. Встречаются фолликулы на различных стадиях развития. Теса externa представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью. Теса interna растущих фолликулов имеет неодинаковую толщину. Среди клеток теса interna отчетливо выделяются текальные эндокриноциты, в цитоплазме которых гистохимически наблюдается липиды и аскорбиновая кислота.

3. Пубертатный период (7-8 месяцев): В паренхиме передней доли гипофиза увеличивается количество гонадотропоцитов. Клетки больших размеров, границы четко выражены. Цитоплазма обширна, с ШИК – положительной грануляцией.

Яичник приобретает все признаки, свойственные зрелой половой железе. Заметны фолликулы на различных стадиях развития. Слой *tessa interna* выявляется только во вторичных и третичных фолликулах, в составе которых, обнаруживаются текальные эндокриноциты, участвующие в синтезе гормонов, что подтверждается гистохимически.

4. Дефинитивный период (10-15 месяцев). В передней доле гипофиза отмечается увеличение количества хромофобных клеток по сравнению с пубертатным периодом. Количество ацидофильных клеток изменяется незначительно. Количество гонадотропоцитов в описываемом периоде также увеличивается и характеризуется крупными размерами округлой, овальной, или многоугольной формой. Цитоплазма обширна, хорошо выявляется ШИК-положительная грануляция. Ядра крупных размеров, часто занимают центральное положение.

В цитоплазме текальных эндокриноцитов, отмечается суданофилия и накопление гранул аскорбиновой кислоты. В паренхиме железы среди большого количества фолликулов видны атрезирующие, где текальные клетки начинают преобладать над фолликулярными, продолжая совместное участие в образовании стероидных гормонов. Весь этот сложный процесс по-видимому контролируется, гонадотропными клетками гипофиза.

5. Старые животные (5-7 лет): при исследовании гипофиза старых животных выявляются некоторые изменения. Идет рост соединительной ткани, объем железистой ткани незначительно уменьшается. Однако на фоне уменьшения количества некоторых клеток, в передней доли гипофиза, количество ацидофилов возрастает. Наблюдается сокращение количества гонадотропоцитов по сравнению с предыдущим периодом. Цитоплазма теряет ШИК – положительную грануляцию.

В паренхиме яичника видны единичные примордиальные фолликулы. Надо отметить, что третичные фолликулы окружены тонким слоем *tessa interna*, редко в ее составе встречаются интерстициальные клетки, в цитоплазме которых концентрация гранул аскорбиновой кислоты уменьшается, так же плохо выявляется суданофилия. Возможно, снижение

функциональной активности текальных клеток на прямую связано с уменьшением количества и функциональной активности гонадотропоцитов передней доли гипофиза.

6. Выявлены морфологические взаимосвязи гонадотропных клеток передней доли гипофиза и клеток *tesa interna* яичника в постнатальном онтогенезе, что подтверждается гистологическими и гистохимическими исследованиями.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

Представленные данные по морфофизиологии гипофиза и яичника овец могут быть использованы в учебном процессе на морфологических кафедрах; при составлении соответствующих разделов монографий, учебных пособий и рекомендаций по сравнительной гистологии животных; для познания нормального строения данных желез в постнатальном развитии и при диагностике патологических состояний.

5. СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акмаев И.Г. Аденогипофиз: его секреторная деятельность и нервная регуляция: автореф. дисс. канд. мед. наук. /Акмаев Ильдар Ганиевич. Москва, 1960.
2. Акмаев И.Г. Структурные основы механизмов гипоталамической регуляции эндокринных функций./ Акмаев И. Г. // М.: Наука, 1979. – С. 227.
3. Алексеева Е.Н. Функциональное состояние аденогипофиза при гипокинезии / Алексеева Е.Н. // Космическая биология. 2002. - №4. - С.80-89.
4. Алешин Б. В. Основы современных представлений о гормонообразовательной деятельности клеток передней доли гипофиза. / Алешин Б.В. // Современные вопросы эндокринологии. Вып. 1. 1960. С. 94-128.
5. Алешин Б. В. Становление в онтогенезе гипоталамической регуляции эндокринных функций. / Алешин Б.В. // Гормональные факторы индивидуального развития. М.: Наука, 1971а. С. 14-16.
6. Абонеев, Е.А. Карасев, С.А. Ерохин, Д.В. Прогнозирование продуктивности, воспроизводства и резистентности овец / Е. А. Абонеев // 2010. С. 352.
7. Алешин Б.В. Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы./ Алешин Б.В. М.: Медицина, 1971. 440 с.
8. Алешин Б.В. Механизмы гипоталамической регуляции аденогипофизарных функций / Б.В. Алешин // Успехи физиол. наук. 1974. - Т. 5, № 1. С. 48-81.
9. Алешин Б.В., Бриндак О.И. Регуляция лактотропной функции гипофиза / Б.В. Алешин // Успехи современной биологии, 1985. Т. 99, №1. С. 95-109.
10. Алешин Б.В., Ус Л. Д., Гур. М. И. Взаимодействие базофильных и ацидофильных клеток во внутригипофизарном гомеостазе / Б.В. Алешин // Эндокринология (Киев), 1985. №15. С. 82-86.
11. Антонова В.А. Гистологические и цитохимические параллели в развитии эндокринных органов и сравнительная гистология надпочечника у грызунов:

- дисс.... канд. биол. наук: 03.00.11/ Антонова Валентина Анатольевна. Ленинград, 1976.
12. Атагимов М.З. Гистологические параллели в развитии надпочечника, гипофиза, гонад и щитовидной железы в плодном периоде у свиньи: дисс... канд. биол. наук. 03.00.11/ Атагимов Магомед Зиявутдинович. - Ленингр. вет. инс-т, 1973.
13. Атагимов М.З. Морфофункциональные основы взаимосвязи провизорных и дефинитивных структур эндокринных желёз в пренатальном онтогенезе парнокопытных: дисс. докт..... вет. наук.16.00.02 / Атагимов Магомед Зиявутдинович.- СПб., 1996.
14. Хасаев А. Н. Структура гонадотропоцитов гипофиза новорожденных овец (дагестанской горной породы) / Атагимов М. З., Хасаев А. Н. // Материалы Всероссийской научно-практической конференции посвященной 75-летию ДГСХА. Махачкала, 2007. - С. 217.
15. Атагимов М.З., Хасаев А.Н. Гистофизиологические особенности гонадотропоцитов передней доли гипофиза и интерстициальных эндокриноцитов семенника в дефинитивном периоде овец дагестанской горной породы / М.З. Атагимов, А.Н. Хасаев // Известия Оренбургского ГАУ. 2011. №1 (29). С. 77–79.
16. Атагимов М.З., Хасаев А.Н. Материалы по возрастной морфологии гипофиза и семенника парнокопытных животных на примере овцы дагестанской горной породы международный вестник ветеринарии. / М.З. Атагимов, А.Н. Хасаев // 2015. № 4. С. 52-57.
17. Атагимов М.З., Хасаев А.Н. Влияние гонадотропных клеток гипофиза на функциональную активность интерстициальных эндокриноцитов семенника овец дагестанской горной породы в динамике постнатального онтогенеза: / М.З. Атагимов, А.Н. Хасаев // Известия ОГАУ. - 2013. - №5(43). - С. 104-106.
18. Атагимов М.З., Хасаев А.Н. Строение гипофиза овец дагестанской горной породы в различные периоды постнатального онтогенеза. / М.З. Атагимов, А.Н. Хасаев // Проблемы развития АПК рег-на. 2015. Т. 23. № 3 (23). С. 78-81.

19. Атагимов М.З. Тавлуев Р.П. Морфофункциональная характеристика структуры гипофиза в препубертатном периоде развития у овец дагестанской горной породы. / М.З. Атагимов, Р.П. Тавлуев // г. Махачкала 2014. С. 27-29.
20. Атагимов М.З. Тавлуев Р.П. Гистофизиология гипофиза и надпочечника овец дагестанской горной породы в допубертатный период. / М.З. Атагимов, Р.П. Тавлуев // г. Махачкала 2014. С. 56-59.
21. Атагимов М.З., Е.И. Чумасов, Р.П. Тавлуев. Становление гипофиза и надпочечника в пубертатном периоде мелкого рогатого скота в постнатальном онтогенезе. / М.З. Атагимов, Е.И. Чумасов, Р.П. Тавлуев // Проблемы развития АПК региона. Выпуск 2016 - №1(25). - ч.1.
22. Атагимов М. З. Гаджиев Н. М-Ш. Морфофизиология гипофиза в допубертатном периоде развития у овец дагестанской горной породы. / М.З. Атагимов, Н. М-Ш. Гаджиев // «Проблемы и пути инновационного развития АПК» ФГБОУ ВПО «ДагГАУ имени М.М. Джамбулатова» г. Махачкала 2014. С. 13-15.
23. Атагимов М.З., Н. М-Ш. Гаджиев гистология гипофиза и яичников в пубертатном периоде овец дагестанской горной породы. / М.З. Атагимов, Н. М-Ш. Гаджиев // Выпуск 2016 - №1(25). - ч.2. С. 67-70.
24. Автандилов Г.Г. Медицинская морфометрия /Автандилов Г.Г. – М.: Медицина, 1990.
25. Артишевский, А.А. Гистология с техникой гистологических исследований / А.А. Артишевский, А.С. Леонтьук, Б.А. Слука. - Минск, 1999.-18 с.
26. Авдеева, Т.А. Влияние стимуляции на морфологическую структуру яичников коров / Т.А. Авдеева // Достижения эволюционной, возрастной и экологической морфологии – Практике медицины и ветеринарии: материалы международной научно-практической конференции морфологов, посвященных памяти академика Ю.Ф. Юдичева; Сб. науч. Тр. – Омск: ОГМА, 2001. – С. 219-221.
27. Атагимов М.З., Гаджиев Н.М-Ш. Гистологическая характеристика яичника в допубертатном периоде развития у овец дагестанской горной породы. / М.З. Атагимов, Н. М-Ш. Гаджиев // Проблемы и пути инновационного развития

АПК всероссийской научно-практической конференции совет молодых учёных «ДагГАУ 2014. С-15-18.

28. Атагимов М.З., Гаджиев Н. М-Ш. гистология гипофиза и яичников в пубертатном периоде овец дагестанской горной породы. / М.З. Атагимов, Н. М-Ш. Гаджиев // Проблемы развития АПК региона научно-практический журнал ДагГАУ. 2016 - №1(25). - Ч.2. С-67.

29. Артюхова Т.С., Морфология яичников, матки и влагалища с источниками кровоснабжения /Т. С. Артюхов // Актуальные вопросы аграрной науки и образования Ульян. гос. с.-х. акад., 2008; Т. 5; Новое в морфологии живых организмов (норма и патология). - С. 8-11.

30. Акаевский, А.И. Анатомия домашних животных / А.И. Акаевский, Ю.Ф. Юдичев, С.Б. Селезнев. - М.: Аквариум, 2005. - 640 с.

31. Белоусова И.И. Возрастные особенности гормональной и нейрохимической регуляции репродуктивной функции самцов крыс с различным темпом старения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.03.01/ Белоусова Ирина Игоревна. Новосибирск; 2012. 16 с.

32. Бабичев В. Н. Организация и функционирование нейроэндокринной системы. / В.Н. Бабичев// Проблемы эндокринологии. 2013.т. 59. № 1.С. 62-69.

33. Бабичев В.Н. Чувствительность к половым гормонам различных областей гипоталамуса, принимающих участие в регуляции гонадотропной функции гипофиза у крыс-самок. / В.Н. Бабичев // Проблемы эндокринологии, 1971, 2, С.55-60.

34. Бессалова Е.Ю. Возрастная макро-микроанатомия гипофизов белых крыс // Морфология. 2011. т. v. № 3. с. 41-45.

35. Боярский, К.Ю. Молекулярные основы фолликулогенеза. Часть 1. От первичных половых клеток до антральных фолликулов / К.Ю. Боярский // Проблемы репродукции.— 2006—№4 — С.61—67.

36. Балашов, Н.Г, Возрастные морфологические изменения яичников у кобыл / Н.Г. Бадашов // Повышение плодовитости с.-х. животных. - М. - 1959.-С.291-328.

37. Балашов, Н.Г. Анатомическое строение яичников кобыл в онтогенезе /

Н.Г. Балашов // Тр. МВА. - М. - 1960. - С.22-25.

38. Балашов, Н.Г. К вопросу о строении и функциональном состоянии яичников лошадей в онтогенезе / Н.Г. Балашов // Автореф. дисс... к.б.н. -М. - 1960.-27с.

39. Баймишев, Х.Б. Морфология яичников телок // Аграрная наука научно-теоретический и производственный журнал – 1999. - № 10 – С. 46.

40. Баймишев, Х.Б., Сеитов М.С., Шевченко Б.П. Морфология половых органов самок крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе. / Х. Б., Баймишев, М.С., Сеитов, Б. П., Шевченко. – Самара, 2010. – 268 с.

41. Баймишев, Х.Б. Морфология яичников и репродуктивные качества телок в зависимости от возраста и двигательной активности / Х.Б. Баймишев // Ветеринария. – 1999. - № 11. – С.33-35.

42. Белоногов, А.П. Морфологические показатели яичников и яйцеводов самок маралов: автореф. дис. ... канд. вет. наук: 16.00.02 / Белоногов Александр Петрович. – Барнаул, 1977. – 17 с.

43. Бабинцева Т. В., Сутыгина А. Н., Новых Н. Н. Морфофункциональная характеристика яичников коров. / Т.В., Бабинцева, А.Н., Сутыгина, Н.Н., Новых // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. 2012. Т. 209. С. 55-59.

44. Бессалова Е.Ю. Физиологические и структурные методы оценки морфофункционального статуса яичников млекопитающих. / Е.Ю. Бессалова // Клінічна анатомія та оперативна хірургія. – 2006. – Т. 5, № 3.– С. 85–90.

45. Володина Е. П., О гистохимической характеристике клеток передней доли гипофиза человека в онтогенезе / Е.П. Володина // Проблемы эндокринологии. 1966. № 12. С. 16-20.

46. Володина Е. П. Гистохимические и гистоавторадиографические исследования эпителия передней доли гипофиза в онтогенезе и экспериментальных условиях: автореф. дисс.... докт. наук: / Володина Е.П. М.: АМН СССР, 1970.

47. Волков В.П. К функциональной морфологии аденогипофиза человека в возрастном аспекте // Инновации в науке. - 2014. - № 32. - С. 86-96.

48. Войткевич А.А. Моногормональная функция базофильных клеток гипофиза // Научные известия Казахстанского медицинского института, 1952. № 10. С. 68.
49. Витер В.И., Степанян Ю.С. Структурная морфология гипофиза при гипотермии / В. И., Витер проблемы экспертизы в медицине. 2005. т. 5. № 2 (18).С. 9-10.
50. Васин А. Д. Возрастные изменения яичников у овец алтайской тонкорунной породы / А.Д. Васин // Тр. МВА. - 1959. - Т.25. - С.31-39.
51. Васин А. Д. Исследования половой системы у самок овец алтайской тонкорунной породы в онтогенезе автореф. дисс... д. вет.наук: 16.00.07 / Васин Александр Дмитриевич - Казань, 1974. - 35с.
52. Волкова, О.В." Морфофункциональные изменения сети и покровного эпителия яичника в период старения / О.В. Волкова, Т.Г. Боровая, Ф.А. Шаповалов // Морфология. - №3. - М., 2000. - С.32.
53. Васильев Ю. Г., Трошин Е. И., Яглов В. В. Цитология, гистология, эмбриология: учебник. / Ю. Г., Васильев, Е. И., Трошин, В. В., Яглов СПб.: Лань, 2009. С. 553–557.
54. Васильев, Ю.Г. Цитология, гистология, эмбриология / Ю.Г. Васильев, Е.И, Трошин, В.В, Яглов // СПб.: Лань, 2013. – 575 с.
55. Васин, А.Д. Морфологические изменения половых органов у старых овец / А.Д. Васин // Овцеводство. – 1965. - №8. – С. 6-7.
56. Вахид Абд Эль Азим Абдель Рахим. Особенности строения и васкуляризации яичников и матки крольчихи в постнатальном онтогенезе: автореф. дис. ... канд. вет. наук / Вахид Абд Эль Азим Абдель Рахим. – Санкт-Петербург, 1992. – 19 с.
57. Вирунен, С.В. Морфометрические показатели яичников коз зааненской породы / С.В. Вирунен // Материалы 63-й науч. конф. Молодых ученых и студентов СПбГАВМ. – СПб, 2009. – С. 22-23.
58. Вундер П.А. Эндокринология пола / П.А. Вундер. -М.: Наука, 1980. -253с.

59. Вракин, В.Ф., Сидорова, М.В., Семак А.Э. / Морфология сельскохозяйственных животных // М.В. Сидорова, В.Ф. Вракин, А.Э. Семак // М.: ООО «Гринлайт», 2008. – 616с.
60. Гриффин Дж., Охеда С., ред. Физиология эндокринной системы. Пер. с англ. М.: БИНОМ, / Дж., Гриффин, С. Охеда. Лаборатория знаний; 2008. 496 с.
61. Гончаров, В.П, Морфологические и функциональные особенности яичников у кобыл / В.П. Гончаров // Докл. ТСХА. - 1972. - Вып.178. - С.141-146.
62. Гребенькова Н.В. Наталья Васильевна.; Сковородин Е.Н. Евгений Николаевич. Морфология матки и яичников крупного рогатого скота в онтогенезе / Гребенькова Н. В., Сковородин Е. Н.; М-во сел. хоз-ва Респ. Башкортостан, "Башкир. гос. аграр. ун-т" , 2011. - 122 с.
63. Доманов И. И. Эмбриональный гистогенез и возрастные изменения передней доли гипофиза овец. / И.И. Доманов // Тр. Чкаловского с.-х. института. 1951, Вып.1. С. 300-311.
64. Долинина Э.В. Материалы к изучению морфологии и функции желтых тел яичников коров Автореф. дисс. канд. вет. наук: 16.00.02 / Долинина Эмилия Васильевна. - Киров. 1978.
65. Дегай В.Ф. О половом созревании и зрелости тела животных // Аграрная политика и технология производства с.-х. продукции в странах Азиатско-Тихоокеанского региона: Материалы междунар. научно-производ. конф. - Уссурийск, 2002. -С. 220-222.
66. Дегай, В.Ф. Морфофункциональная характеристика органов размножения в норме и при некоторых формах патологии эндокринного происхождения у крупного рогатого скота: автореф. дис. ... д. вет. наук: 16.00.02 / Дегай Виктор Федорович. – Улан-Удэ, 2000. – С. 40.
67. Долганова, С.Г. Макро и микроморфология яичников и яйцепроводов коз / С.Г. Долганова // Овцы, козы и шерстяное дело. -№2. - М.,2007. - С.50-52.
68. Долганова С.Г, Анатомические особенности строения половых органов коз / С.Г. Долганова // Материалы междунар. школы — конференции студентов и

- молод, ученых «Экология Юж. Сибири и сопредельных территорий». — Абакан, 2004. — С. 117-118.
69. Долганова С.Г, Анатомио - гистологическая характеристика строения яичников коз / С.Г. Долганова // Материалы Сибирского международного ветеринарного конгресса «Актуальные вопросы ветеринарной медицины». - Новосибирск, 2005. - С.300-301.
70. Долганова, С.Г. Сравнительная анатомическая характеристика половых органов коз / С.Г. Долганова // Материалы международной науч.-практ. конференции «Проблемы и перспективы ветеринарии в XXI веке». - Улан-Удэ, 2005,- С.17-18.
71. Долганова С.Г. Анатомио - гистологическое строение яичников коз / С.Г. Долганова // Вестник АГАУ. -№ 1, - Барнаул, 2007. - С,30-31.
72. Долганова С.Г. Возрастные изменения в яичниках и яйцепроводах домашних коз / С.Г. Долганова // Актуальные вопросы экологической, сравнительной, возрастной и экспериментальной морфологии. — Улан-Удэ. — 2007. — С. 24-26.
73. Долганова, С.Г. Морфология яичников, яйцепроводов, матки и влагалища коз на этапах постнатального онтогенеза: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 16.00.02 / Долганова Софья Гомоевна. — Улан-Удэ, 2007. — 19 с.
74. Душкина Е.А. Морфофункциональные особенности яичника крольчих при влиянии препаратов селена: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.02.01 / Душкина Екатерина Анатольевна. — Уфа, 2014. — 23 с.
75. Далмане, А.Р. Атрезия фолликулов яичника млекопитающих / А.Р. Далмане // Арх. Анат. - 1967. - Вып.7. - С.73-84.
76. Данилов, М.А. Морфологические изменения яичников свиней в процессе индивидуального развития и полового цикла / Данилов Михаил Александрович //Автореф. дисс... к.б.н. - М. - 1966.-23с.
77. Данилов, М.Д. Особенности гистофизиологии яичников соболя в раннем постнатальном онтогенезе / М.Д. Данилов, Н.К. Шульгина // Тр. Крым, мед, ин-т. - 1983. - Т. 101. - С. 103-106.

78. Джадранов, Е.Г. Возрастные и морфологические изменения яичников коз / Е.С. Джадранов, К. Бердонгаров, И.И. Безруков // Вестник с.-х. Казахстана. - Алма-Ата, 1985. - С.42-43.
79. Джадранов, Е.Г. Морфологические особенности строения яичников новорожденных козочек / Е.С. Джадранов // X Всесоюз. съезд анатомов, гистологов и эмбриологов: Тез.докл. - Винница, 1986. - С.106.
80. Ермакова С.П., Малофеев Ю.М., Чебаков С.Н. К морфологии эпифиза и гипофиза у марала // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. - 2006. - № 5 (25). - С. 21-24.
81. Еремин, С.П. Функциональная морфология яичников у коров в онтогенезе, процессе развития послеродовой патологии, профилактика и терапия: автореф. дисс. ... докт. вет. наук: 16.00.07, 16.00.02 / Еремин Сергей Петрович. – СПб, 2004. – 33 с.
82. Ерохин, А.И., Карасев Е.А., Ерохин С.А., Юлдашбаев Ю.А., Ролдугина Н.П. Энциклопедический словарь по овцеводству и козоводству / Под ред. проф. А.И. Ерохина. – М.: МЭСХ, 2014. – 262 с.
83. Зверева Г.В. Влияние гормональных препаратов на гонадоитропную функцию гипофиза каракульских овец. / Г.В. Зверева, Ш. Ризаев, Ш. Б. А. Курбанов // Докл. Всесоюзной академии с.-х. на-ук. / Москва 1975. - №11 - с. 27-29.
84. Зеленовский, Н.В. Практикум по ветеринарной анатомии. Том 2. / Н.В. Зеленовский, А.А. Стекольников. - СПб: Логос, 2006.
85. Зенкина В.Г. Каредина В.С. Солодкова О.А., Слункая Т.Н. Юферева А.Л. Морфология яичников андрогенизированных крыс на фоне приема экстракта из кукумарии. / В.Г. Зенкина В.С. Каредина, О.А., Солодкова, Т.Н. Слункая, А.Л., Юферева // Тихоокеанский медицинский журнал. – 2007.- № 4-С. 70-72.
86. Зенкина В.Л. Каредина В.С. Солодкова О. А. Закономерности морфогенеза яичников новорожденных. Обусловленные их гестационным возрастом // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2010. - № 5, - С. 83-85.

87. Зенкина В.Г. Морфологические особенности яичников плодов и новорожденных. / В.Г. Зенкина // Фундаментальные исследования. 2014. № 7-3. С. 504-508.
88. Иглманов У.И., Валиева Б.А., Тойшибеков Е.М. К вопросу о возрастной морфологии яичников ангорских коз / У.И. Иглманов, Б.А. Валиева, Е.М. Тойшибеков // [В условиях Казахстана] Ветеринария, 2013; N 2. - С. 54-59
89. Иглманов У.И.; Тойшибеков М.М. ; Валиева Б.А.; Тойшибеков Е.М. К вопросу морфологии яичника у половозрелых особей шуйской популяции овец / У.И. Иглманов, Б.А. М.М. Тойшибеков, Валиева, Е.М. Тойшибеков, // [В условиях Казахстана] Ветеринария, 2015; N 2. - С. 89-95
90. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н. Н. Гистология, цитология и эмбриология. / С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров. Учебник для студентов медицинских вузов. Москва 2007.С.537-552.
91. Коржевский Д. Э. Морфологическая диагностика. Подготовка материала для гистологического исследования и электронной микроскопии: / Д.Э. Коржевский - СПб. : СпецЛит, 2013. – 127 с.
92. Карынбаев А.К. Акынбекова Р. Влияние гонадотропных гормонов на продукцию яйцеклеток каракульских маток разного возраста /А.К. Карынбаев, Р. Акынбекова // Овцы, козы, шерстяное дело, 2013; N 3. - С. 31-32
93. Карш Ф. Дж. Гипоталамус и передняя доля гипофиза I Ф Дж. Карт // Гормональная регуляция размножения у млекопитающих. М., 1987, -С, 8-31.
94. Котарев В.И., Ульянов А.Г., Торгун П.М. морфофункциональные изменения гипофиза и семенников у баранов русской длинношерстной породы в различные сезоны года / В.И. Котарев, А.Г. Ульянов, П.М. Торгун // Овцы, козы, шерстяное дело. 2015. № 1. С. 39-42.
95. Капитонова М.Ю., Улла М., Кузнецов С.Л., Хлебников В.В., Нор-Ашикин М. Н .К., Ахмад А. Возрастная морфофункциональная характеристика фолликуло-звездчатых клеток гипофиза крыс при стрессе / М.Ю. Капитонова, М. Улла, С. Л. Кузнецов, В. В. Хлебников, М. Н. К. Нор-

- Ашикин, А. Ахмад // Вестник Российской академии медицинских наук. 2013. № 11. С. 98-102.
96. Козак М.В., Тёплый Д. Л. Морфофункциональное состояние гонадотропоцитов аденогипофиза на ранних этапах возрастной инволюции / М.В., Козак, Д. Л. Тёплый. // Успехи геронтологии. 2007. т. 20. № 4. с. 25-30.
97. Каюмов, Ф.Г., Лебедев С.В., Маевская Л.А. Гистоструктура яичников телок калмыцкой породы при разном уровне выращивания / Ф.Г. Каюмов, С.В. Лебедев, Л.А. Маевская // Практик научно-практический информационный журнал – 2008. - №5. – С. 35-39.
98. Куга, С.А. Морфометрические особенности строения яичников на ранней стадии постнатального онтогенеза у овец романовской породы / С.А. Куга // СПб ГАВМ. – СПб., 2014. – С.40-41.
99. Куга, С.А. Сравнительный анализ строения яичников у овец романовской породы / С.А. Куга // Материалы 68-й международной научной конференции молодых ученых и студентов СПбГАВМ, 2014. – С.61-63.
100. Корпачев. В.В. Межд. Эндокринолог. Журн. / В. В. Корпачев. - 2007.-№ 2 (8). – С.69-73.
101. Квилидзе В.Е. Морфофункциональные особенности яичников в процессе старения организма: дис. канд. мед. наук: 14.00.01; 14.00.15 / Квилидзе Венера Евгеньевна. М., 1980.
102. Куга С.А. Морфофункциональные характеристики яичников на ранней стадии постнатального онтогенеза у овец романовской породы / С.А. Куга // Иппология и ветеринария. 2013. № 4 (10). С. 70-73.
103. Ковальский Г.Б., Китаев Э.М., Рыжавский Б.Я. Структурные основы генеративной и эндокринной функций яичников в норме и при патологии / Г.Б. Ковальский, Э.М. Китаев, Б.Я. Рыжавский // СПб, 1996.
104. Козлов Н. А., Яглов В. В. Частная гистология домашних животных. / Н.А., Козлов, В.В. Яглов., М.: Зоомедлит, 2007.
105. Лебедева, Т. С. Морфодинамика фолликулогенеза млекопитающих / Т. С. Лебедева, Ю. В. Храмова // ЛОМОНОСОВ – 2014: тез. докл. XXI Междунар.

- конф. студентов, аспирантов и молодых ученых: Секция «Биология», Москва, – М. : Изд. Московского университета, 2014. – С. 7.
106. Левина С. Е. Формирование эндокринной системы в пренатальном развитии человека / С. Е. Левина. -М., 1976. -200с.
107. Масалов В. Н., Сеин Д. О., Ильючик А. К. Возрастные изменения морфологической структуры аденогипофиза у свиней / В. Н. Масалов, Д. О. Сеин, А. К. Ильючик // Вестник ОрелГАУ.- 2011. 2'(11) 30-32с.
108. Меркулов Г.А. Курс патологистологической техники / Г.А. Меркулов. - Л.: Медицина, 1961. - 423 с.
109. Мицкевич М.С. Развитие обратных связей в эндокринной системе в раннем онтогенезе // Механизмы гормональных регуляций и роль обратных связей в явлениях развития и гомеостаза. М.: Наука, 1981. С. 105–115.
110. Мороз В. А. Овцеводство и козоводство. / А. В. Морозов. - Ставрополь: Ставропольское книжное издание, 2002.
111. Малофеев Ю. М. Рядинская Н. И., Мишина О.С. Методика исследования органов животных / Ю. М. Малофеев, Н. И. Рядинская, О.С. Мишина // Барнаул : Издательство Алт. Гос. Агр. Ун-та, 2002. С.35.
112. Наранхуу У. Морфология яичников верблюдиц-бактрианов Монголии Вестн. КрасГАУ / У Наранхуу. - Краснояр. ГАУ, 2015; 2015 в.2. - С. 161-164
113. Невзгодина, М.В. Морфологические изменения яичников и проводящих путей ярок романовской породы в период их полового созревания / М.В. Невзгодина // Органогенез с/х животных. – М.: Наука, 1971. – С. 184-197.
114. Нежданов А.Г. Современное представление о половом цикле самок животных / А.Г. Нежданов // Ветеринария. -2003. -№11, -С, 32-36.
115. Обухова Ю. Д. Морфология яичников в различные периоды онтогенеза / Ю. Д. Обухова // Вестник новых медицинских технологий. 2010. Т. 17. № 2. С. 301-305.
116. Поленов А.Л. Эволюция гипоталамо-гипофизарного нейроэндокринного комплекса / Эволюционная физиология. Л.: Наука, 1983. Ч. 2. С. 53-109.

117. Пикалюк В.С., Бессалова Е.Ю., Шаймарданова Л.Р., Яровая О. Я., Ткач В.В. Морфология аденогипофиза белых крыс в норме / В.С. Пикалюк, Е.Ю. Бессалова, Л.Р. Шаймарданова, О.Я. Яровая, В. В. Ткач // світ медицини та біології. 2013. т. 9. № 2-2 (38).с. 069-071.
118. Потанин. М.б. Вестник ВолгГМУ / М.Б Потанин – 2007.- № 2.- С. 24-28.
119. Поликарпова, Е.Ф. Особенности развития яичников новорожденных ярок романовской породы / Е.Ф. Поликарпова, М.В. Невзгодина // Докл. АН СССР'. – 1950. – Т.136. – С.123-143.
120. Панков Ю.А, Структура и свойства гипофизарных гормонов. 1. Пептидные гормоны гипофиза / Ю.А. Панков // Проблемы эндокринологии. 1974. -Т.20. - №3. -С. 104-114.
121. Панков Ю.А. Гормоны гипофиза / Ю.А. Панков // Биохимия гормонов и гормональной регуляции. -М., 1976. -С. 44-92.
122. Панков Ю.А. Белковые гормоны гипофиза. Структура и функция / Ю.А. Панков // Вестник АМН СССР. -1976. -Т. 9. -С. 60-69.
123. Поликарпова, Е. Ф. Морфогенез яичников овец /Е. Ф. Поликарпова, М.В. Невзгодина. –М.: Наука, 1974. -35с.
124. Плехан М.И. Химические свойства методы выделения, очистки и анализа белковых гормонов / М. И. Плехан. - М.: Медицина, 1975. -200с.
125. Рыжавская И.Б. Морфологическая характеристика примордиальных фолликулов яичников новорожденных // Сб. научных трудов Дальневосточной региональной научно-практической конференции – Хабаровск. 2008. – 26с.
126. Розен В.Б. Рецепторы и стероидные гормоны / В.Б. Розен, А.Н. Смирнов-М.: МГУ, 1981. -310с.
127. Савченко О.Н. Механизмы гормональной регуляции функции яичников и роль принципа обратной связи в этих процессах / О.Н. Савченко, Г.С. Степанов // Проблемы биологии развития. - М., 1981. - С. 203-228.
128. Савченко О.Н, Значение гонадотропных гормонов в стимуляции функции яичников / О.Н. Савченко // Акушерство и гинекология. -1973. -№8. -С. 26-33.
129. Сеин О.Б. Становление генеративной функции яичников у свинок / О.Б. Сеин // Зоотехния, 1994. -№5. -С. 27-29. М.: МГУ, 1981. – С. 310.

130. Старкова Н.Т. Фармакотерапия в эндокринологии / Старкова Н. Т. - М.: Медицина, 1989. с.287.
131. Сеин Д. О. Морфофункциональное состояние аденогипофиза у ремонтных свинок в период становления половой функции. / Д. О. Сеин // Орел, 2005. С. 22.
132. Студитский А.Н. Эндокринные корреляции зародышевого развития высших позвоночных / А. Н. Студитский. - М.-Л.: Изд. АН СССР, 1947.
133. Самарин М. Ю. Особенности структурной организации передней доли гипофиза: Тез. [Конференция, посвященная 100-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РСФСР, академика АМН СССР Д.И. Жданова, Москва, 2008]. Морфология. 2008. 133, №4, с. 91. Рус.
134. Соловьев Г.С., Богданов А.В., Пантелеев С.М., Янин В.Л. Эмбриональный морфогенез гипофиза человека морфология / Г.С. Соловьев, А.В. Богданов, С.М. Пантелеев, В. Л. Янин.- 2007. т.132. № 4. с. 52-56.
135. Сергеева, О.В. Морфофункциональные особенности яичников телок в возрастном аспекте / О.В. Сергеева // СПбГАВМ. – СПб, 2009. – С.7377.
136. Сковородин, Е.Н. Развитие яичников КРС в онтогенезе / Е.Н. Сковородин, В.И. Чикунова, А.И. Андреев // Морфология.–2000. - №3.–С. 110.
137. Соколов В. И., Чумасов Е. И. Цитология, гистология, эмбриология / В. И. Соколов, Е. И. Чумасов. - М.: КолосС, 2004. 325–328с.
138. Сковородин Е.Н., Мальцев А.В., Вехновская Е.Г. Функциональная морфология органов размножения новорожденных телок / Е. Н. Сковородин, А.В. Мальцев, Е.Г. Вехновская // с/х биология. 2007. № 2. С. 65-72.
139. Сковородин Е.Н., Шарипов А.Р. Морфология желтых тел яичников коров / Сковородин Е.Н., Шарипов А.Р. // Материалы междунар. науч. - практ. конф. КазанГАВМ. - Казань, 2003; Ч. 2. - С. 139-144
140. Силантьев Д.В., Зеленовский Н.В. Морфология и васкуляризация яичников и маточных труб коз зааненской породы на этапах постнатального онтогенеза / Д.В. Силантьев, Н.В. Зеленовский // 2013. № 1. С. 120-122.
141. Сеин О. Б., Сеин Д. О., Паюхина М. А. Процесс атрезии фолликулов в яичниках свиней в период становления половой функции / О. Б. Сеин, Д. О.

Сеин, М. А. Паюхина // Вестник КГСХ. академии им. Профессора И.И. Иванова. – Курск. 2009. - № 5. – С 66-70.

142. Сеин Д. О., Кононова М.С., Умеранков И.М. Гистологическая структура гипофиза и яичников у свиней в период пубертата /Д. О. Сеин, М.С. Кононова, И.М. Умеранков // Вестник КурскойГСХА. Выпуск № 2 / том 2 / 2011

143. Торгун П.М. Функциональная морфология аденогипофиза и коры надпочечников пушных зверей в постнатальном онтогенезе: дисс. ... док. вет. наук: 16.00.02 / Торгун Петр Макарович. - Воронеж, 1993.

144. Тараканов Е.И. Современное представление о функциональной морфологии гипофиза, надпочечников и щитовидной железы. /Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. 39, №11, 1960. С. 102-115.

145. Трускавецкий. Е.С. Гистология с основами эмбриологии. – К: Высшая школа. – 2005 г. – 328 стр.

146. Угрюмов М. В. Нейроэндокринная регуляция в онтогенезе (структурно функциональные основы нейроэндокринного контроля в онтогенезе) / Угрюмов М. В. – М.: Наука, 1989. – С. 254.

147. Фисенко, Ю.Н., Рядинская, Н.И. Макромикроморфология яичников самок овец западно-сибирской мясной породы в раннем постнатальном онтогенезе / Ю.Н. Фисенко, Н.И. Рядинская // Аграрный вестник Урала. – 2012. - № 3. – С. 16-18.

148. Фисенко, Ю.Н. Морфофункциональная характеристика репродуктивных органов самок овец западно-сибирской мясной породы в постнатальном онтогенезе: автореф. дис. ... канд. вет. наук: 06.02.01 /Фисенко Юлия Николаевна. – Улан-Удэ, 2013. – 18 с.

149. Фисенко Ю.Н., Рядинская Н.И. Морфофункциональная характеристика яичников самок овец западно-сибирской мясной породы в возрастном аспекте. / Ю.Н. Фисенко, Н.И. Рядинская // Вестник АлтайскогоГАУ. 2014. № 11 (121). С. 105-109.

150. Фисенко Ю.Н., Рядинская Н.И., Катаманов С.Г. Гистологические особенности репродуктивных органов самок овец западно-сибирской мясной

породы / Ю.Н. Фисенко, Н.И. Рядинская, С. Г. Катаманов // Вестник Алтайского ГАУ. 2012. № 10 (96). С. 103-107.

151. Фисенко Ю. Н., Рядинская Н. И. Гистохимическая характеристика половых органов у овец западно-сибирской мясной породы / Ю. Н. Фисенко, Н.И. Рядинская // Вестник Алтайского ГАУ. 2013. № 4 (102). С. 071-074.

152. Хасаев А.Н., Атагимов М.З. Морфология аденогипофиза и интерстициальных эндокриноцитов семенника в препубертатный период овец дагестанской горной породы / А. Н. Хасаев, М. З. Атагимов // Научные труды Уральской ГАВМ. 2009. Т. XV. С. 67–70.

153. Хмельницкий О. К. Ступина А. С. Функциональная морфология эндокринной системы при атеросклерозе и старении /О. К. Хмельницкий, А. С. Ступина. - Л.: Медицина, 1989.-248с.

154. Хасаев А. Н. Морфология гонадотропоцитов гипофиза в препубертатный период овец (дагестанской горной породы) / Хасаев А. Н., Атагимов М. З. // «Достижения ветеринарной науки и практики - сельскохозяйственному производству» Махачкала, 2008. - С.18-19.

155. Хасаев А. Н. Гистоархитектоника гонадотропоцитов передней доли гипофиза в допубертатный период у овец дагестанской горной породы / А. Н. Хасаев // «Современные проблемы и перспективы развития аграрной науки» Махачкала, 2010. - С. 285-286.

156. Хасаев А.Н. Морфология гипофиза в пубертатный период овцы дагестанской горной породы / А. Н. Хасаев // Молодые ученые в решении актуальных проблем науки, 2014. - С. 323-324.

157. Хасаев А. Н. Гистофизиология гонадотропоцитов передней доли гипофиза овец дагестанской горной породы. / Хасаев А. Н., Кадиев М. А. // «Современные проблемы, перспективы и инновационные тенденции развития аграрной науки» Махачкала, 2010. - Ч.1. с.339-340.

158. Хибхенов Л.В., Алдарова Е.Ю. Сравнительная анатомия и морфометрические показатели половых органов самок домашних яков, коз и овец породы бубэй /Л. В. Хибхенов, Е.Ю. Алдарова // Вестник Бурятской ГСХА им. В. Р. Филиппова. 2009. № 4. С. 33-36.

159. Хибхенов, Л.В. Морфофункциональная характеристика яичников, яйцепроводов и матки яков в онтогенезе: автореф. дис. ... д.б.н: 16.00.02 / Хибхенов Лопсондоржо Владимирович. – Улан-Удэ, 2000. – 36 с.
160. Шарипов, А.Р. Функциональная морфология желтых тел яичников коров в норме и при патологии: автореф. дис. к. вет. наук: 16.00.02 / Шарипов Ансар Радикович. – Уфа, 2004. – 23 с.
161. Шипилов, В.С. Половая зрелость и сроки осеменения ярок романовской породы / В.С. Шипилов, Л.Т. Голубина // Докл. ВАСХНИЛ, 1981. - №7. – С. 31-32.
162. Шевлюк Н.Н., Блинова Е.В., Рыскулов М.Ф., Максимова А.С., Обухова Н.В. Морфофункциональная характеристика органов репродуктивной системы позвоночных населяющих ландшафтно-рекреационные зоны / Н.Н. Шевлюк, Е.В. Блинова, М.Ф. Рыскулов, А.С. Максимова, Н. В. Обухова // г. Оренбурга 2017. - С. 236-239.
163. Andersson A. -M. Endocrine pattern and external oestrous symptoms at second and fourth oestrus in gilts / A. -M. Andersson, S. Einarsson, L.-E. Edqvist, N. Lundeheim // Anim. Reprod. Sci. 1984. -V.6. -№4. -P. 301-310.
164. Anson H. Does The first LH surge of the breeding season initiate the first full-length cycle in the ewe? / H. Anson, S.J. Legen // Reprod. and Fert. 1988. -V. 82. - №2. -P. 761-767.
165. Aschner B. Uber die Funktion der Hypophyse / B. Aschner // Pflug.Arch. ges. Physiol. -1912. -B.146. -S.1.
166. Bergland R.M., Torack R.M. An ultrastructural study of follicular cells in the human anterior pituitary // The Amer. Journal of Pathol. 1969. Vol. 57, N 2. P. 273-286.
167. Balasch L Los nuevos conceptos sobre el ciclo ovarico / L Balasch, L.A.Vanrell // Clin, e invest, ginecol. y obstet. -1992. -T.19. -№10. -P. 429-438.
168. Beg M.A. Dynamic of follicular fluid factors during development of follicle dominance / M.A. Beq, D.R. Bergfelt, K. Kot, O.J. Ginther // Biol. Reprod. 2002.- 66. №1.-P. 120-126.

169. Braselton W.E. Purification and properties of follicle stimulating and luteinizing hormones from horse pituitary glands / W.E. Braselton, W.H. Mc Shan// Arch. Biochem. Biophys. -1970. -V. 139. -P. 45-53.
170. Brankin V., Quinn R.L., Webb R., Hunter M.G. BMP-2 and -6 modulate porcine theca cell function alone and co-cultured with granulosa cells. // Domest. Anim. Endocrinol. 2005. - V.29. - P.593–604.
171. Capen C.C. Functional and pathologic interrelationships of the pituitary gland and the hypothalamus // In Endocrine System (Ed. by T.C. Jones, U. Mohr, R.D. Hunt), Springer-Verlag: Berlin e.a. 1983. P. 101-120.
172. Callantine M.R. Effect of follicle-stimulating hormone in ovarian nucleic acid content / M.R. Callantine, R.R. Humphrey, S.L. Lee // Endocrinology -1965.V.76.-P. 332-334.
173. Catt K. J. Studies on a radioligand-receptor assay system for luteinizing hormone and chorionic gonadotropin / K.J. Catt, M.L. Dufau, T. Tsuruhara // J. Clin. Endocrinol. -1971. -V. 32. -P. 860-863.
174. Catt K.J. Cyclic AMP released by rat testis during gonadotropin stimulation in vitro / K.J. Catt, K. Watanabe, M.L. Dufau // Nature. -1972. -V.239. P.280-281.
175. Conley A.J. Steroidogenesis in the preovulatory porcine foellicle / A.J. Conley, H.J. Howard, W.D. Slanger, J.J. Ford // Biol. Repzod. -1994. -V. 51. №4.-P. 655-661.
176. Counis R. Gn RH receptor and gonadotrophin synthesis / R. Caunis, N. Bouamoud, V. Lerrant, A. Starzec // Contracept. - fertil. -sex. -1993. -V. 21. №10.-P. 773-779.
177. Cox N.M. Pulsatile secretion of luteinizing hormone and follicle stimulating hormone and their relationship to secretion of estradiol and onset of estrys in weaned sows / N.M. Cox, J.H. Britt // Anim. Reprod. Sci. -1986. -V.12. -№3.P.201-211.
178. Doerr-Schott J., Dubois M.P. Immunocytology of pituitary cells from teleost fishes // Int. Rev. Cytol. 1978. Vol. 54. P. 193-223.

179. Differential gene expression in anterior pituitary glands from anestrous and cycling postpartum beef cows (CIIIA)] *Journal of Animal Science*, 2011; Vol.89,N 4. - P. 1035-1041
180. Desjardins C. Anterior pituitary levels of FSH, LH, ACTH and prolactin after mating in female rabbits / C Desjardins, K.T. Kirton, H.D. Hafs // *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.* -1967. -V.126. -P. 23-26.
181. Docke F. Hormonale Grundlagen der Fortpflanzung / F. Docke // *Tierzucht.* - 1984. -B. 38. -№1 i. -S. 484-488.
182. Donovan B.T. The hypothalamus and sexual maturation in the rat / B.T. Donovan, I.I. Van der Werfften Bosch // *J. Physiol.* -London. -1959. -V. 147. P.78-92.
183. Doboszynska T.; Jarczyk A.; Rogiewicz A.; Jana B. ; Andronowska A.; Postek A. Effect of zearalenone on morphological features of ovaries in young gilts (Польша)] *Med.weter.*, 2005; Vol.61,N 4. - P. 430-434
184. Ellendorff F. Endokrinologie des Sexualzyklus der Sau / F. Ellendorff, D. Smidt // *Tierarztl. Umsch.* - 1984. -B. 39. -№6. -S. 429-432.
185. Evans H.M. Luteinizing effect of hypophysial tissue / H.M. Evans,G.A. Long, G.A. Long//*Anat. Res.* -1921. -V. 21. -P.62.
186. Effects of repeated follicular punctures on ovarian morphology and endocrine parameters in dairy heifers (Швеция)]. *J.veter.Med.Ser.A*, 2001; Vol.48,N 8. - P. 449-463
187. Farquhar M.G. Processing of secretory products by cell of the anterior pituitary gland // In: *Memories of the Society for endocrinology*, No 19. Subcellular organization and function in endocrine tissue. Cambridge Univ. Press: London. 1971. P. 79-124.
188. Fevold H.L. The gonad stimulating and the luteinizing hormones of the anterior lobe of the hypophysis / H.L. Fevold, F. Hisaw, S.L. Leonard // *Am. J. Physiol.* - 1931. -V. 97. -P. 291-301.
189. Fortune, J. E. Follicular development: the role of the follicular microenvironment in selection of the dominant follicle / J. E. Fortune, G. M. Rivera, M. Y. Yang // *Anim. Reprod. Sci.* – 2004. – Vol. 83. – P. 109-126.

190. Fisher, M.W., Lun, S. Role of ovarian failure in reproductive senescence in aged red deer (*Cervus elaphus*) hinds // J. Reprod and Fert. – 2000. – Vol. 120, №2. – P. 211-216.
191. Forabosko, A. Morphometric study of the human neonatal ovary / A. Forabosko, C. Sforza, A.De Pol, L.Marzona, V.Ferrario // Anat.Rec. - 1991. -231, №2. -P.201-208.
192. Forabosko, A. Morphometric study of the human neonatal ovary / A. Forabosko, C. Sforza, A.De Pol, L.Marzona, V.Ferrario // Anat.Rec. - 1991. -231, №2. -P.201-208.
193. Greep R.O. The effect of pituitary gonadotrophins of hypophysectomized immature rats / R.O. Greep, H.B. Van Dyke, B.F. Chow // Anat. Record,1940.-V. 78.-P. 88-92.
194. Guthrie H.D. Plasma estrogen, progesterone and luteinizing hormone prior to estrus and during early pregnancy in pigs / H.D. Guthrie, D.M. Henricks, D.L. Handlin // Endocrinology. -1972. -V.91. -P. 675-679.
195. Guthrie H.D. Changes in plasma folliclestimulating hormone, luteinizing hormone, estrogen and progesterone during growth of ovulatory follicles in the pig / H.D. Guthrie, D.L Bolt // Domest. anim. EngocrinoL -1990. -V.7. -№1. -P. 83-91.
196. Girod C. Histochemistry of the adenohipophysis. Stuttgart: G.F. Verlag. 1976. 325 p.
197. Girod C., Lheritier M., Trouillas J., Dubous M.P. Cell types of the pars distalis of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) adenohipophysis: cytological, immunocytochemical and ultrastructural studies // Asta anat. 1985. Vol. 123/1. P. 6771.i
198. Girod C., Trouillas J., Dubois M. P. Immunocytochemical localization of S-100 protein in stellate cells (folliculostellate cells) of the anterior lobe of the normal human pituitary // Cell and Tissue Res. 1985. Vol. 241, N 3. P. 505-511.
199. Guthrie H.D. Effect of gonadotropin-releasing hormone, stage of sexual maturation and G-methoxybenzoxazolinone on plasma gonadotropins, ovarian development and uterine weight in prepuberal gilts / H.D. Guthrie, V.G. Pursel, D.J. Bolt, R.J. Nachman//ZTherigenology. -1984. -V.22. -№6. -P. 683-692.

200. Gomez, D. Ovarian histology of the placentotrophic *Mabuya mabouya* (Squamata Scincidae) / D. Gomez, M.P. Ramirez Rihilla // J. Morphol. 2004. - №1. - P.90-105.
201. Green, C.E. Carbohydrate mediation of boar sperm binding to oviduct epithelial cells in vitro / C.E. Green, J. Bredl, W.V. Holt, P.F. Watson, A. Fazeli // Reproduction. - 2001. - Vol.122. - №2. - P.305-315.
202. Gomez, D. Ovarian histology of the placentotrophic *Mabuya mabouya* (Squamata Scincidae) / D. Gomez, M.P. Ramirez Rihilla // J. Morphol. 2004. - №1. - P.90-105.
203. Green, C.E. Carbohydrate mediation of boar sperm binding to oviduct epithelial cells in vitro / C.E. Green, J. Bredl, W.V. Holt, P.F. Watson, A. Fazeli // Reproduction. - 2001. - Vol.122. - №2. - P.305-315.
204. Pepling, M. E. From primordial germ cell to primordial follicle: mammalian female germ cell development / M. E. Pepling // Genesis. – 2006. – Vol. 44 – P. 622-632.
205. Hashizume T.; Kasuya E. Methodology for the study of the hypothalamic-pituitary hormone secretion in cattle [Изучение нейрорегуляторного механизма секреции гормонов гипоталамуса и гипофиза у крупного рогатого скота. Обзор. (Япония)] Animal Science Journal, 2009; Vol.80,N 1. - P. 1-11
206. Halmi N.S. Two types of basophils in the rat pituitary: «thyrotrops» and gonado-trops vs. beta and delta cells. «Endocrinology», 1952.Vol. 50. P. 140-142.
207. Halmi N.S., Moriarty G.C. The Hypophysis// In: Histology. 4-th ed New-York etc. 1977. P. 1039-1057.
208. Henricks D.M. Plasma estrogen and progesterone levels in cows prior to and during estrus / D.M. Henricks, J.F. Dickey, J.R. Hill // Endocrinology. 1971.-V. 89.- P. 1350-1355.
209. Holt J.A. Effect of prolactin on LH receptor in rat luteal cells / J.A. Holt, J.S. Richards, A.R. Midgley, L.F. Reichert // Endocrinology. -1976. -V.98.-P. 135 1005-1013.

210. Hunter M.G. Histological evidence for heterogeneity in the development of preovulatory pig follicles / M.G. Hunter, S.A. Grant, G.R. Foxcroft // *Reprod. Fertil.* -1989. -V. 86. -№1. -P. 165-170.
211. Jallal B. Solubilization and purification of the lutropin (LH) receptor from porcine testes / B. Jallal, R. Salesse, J.-M. Bidart et al. // *Reprod. Nutr. Developpement.* -1988. -V. 28. -№4. -P. 1177-1192.
212. Kelly C.R. Characterization of gonadotropic and ovarian steroid hormones during the periovulatory period in high ovulating select and control line gilts / C.R. Kelly, T.E. Socha, D.R. Zimmerman // *Anim. Sc.* -1988. -V.66. -P. 1462-1474.
213. Krey L.C. Actions of Gn RH agonists on gonadotrope physiology / L.C. Krey // *Semin. Reprod. Endocrinology.* -1993. -B.I 1. -№2. -P. 105-111.
214. Kossowska-Tomaszczuk K., De Geyter C., De Geyter M., Martin I., Holzgreve W., Scherberich A., Zhang H. The multipotency of luteinizing granulosa cells collected from mature ovarian follicles. // *Stem Cells.* - 2009. - V.27. - P.210–219.
215. Lee C. Inhibition of apoptosis in serum starved porcine embryonic fibroblasts / C. Lee, J.A. Piedrahita // *Mol. Reprod. and Dev.* -2002. -62. №1. P. 106-112.
216. Leigh A.J. Comparisons of the bioactivity of female rat pituitary and plasma LH / A.J. Leigh, T. Shakil, S.A. Pickling, C.A. Wilson // *Endocrinology.* 1993. -V. 137. -P. 138.
217. Lincoln G.A. Seasonal breeding: nature's contraceptive / G.A. Lincoln, R.V. Short // *Rec. Progr. Horm. Res.* -1980. -V.36. -P. 1-43.
218. Liu W.K. The primary structure of ovine luteinizing hormone. I. The amino acid sequence of the reduced and S-aminoethylated S-subunit (LH-a) / W.K. Liu, H.S. Nahm, C.M. Sweeney, W.M. Lamkin et al. // *J. Biol. Chem.* -1972 a. V.247. -№13. - P. 4351-4364.
219. Liu W.K. The primary structure of ovine luteinizing hormone II. The amino acid sequence of the reduced S-carboxymethylated A-subunit (LH-p) / W.K. Liu, H.S. Nahm, C.M. Sweeney, G.N. Holcomb, D.N. Warad // *J. Biol. Chem.* 1972 b. - V. 247. P. 4365-4381.

220. Liu W.K. The primary structure of ovine luteinizing hormone / W.K. Liu, H.S. Nahm, CM. Sweenly, W.M. Lamkin et al. // J. Biol. Chem. -1972. V.247.-№13.-P. 4351-4364.
221. Loewit K. Alteration of corpus luteum function in the pregnant rat by antiluteinizing serum / S. Badaway, K. Laurence // Endocrinology. -1969. -V.84.P. 244-251.
222. Meduri G. Comparison of cellular distribution of LH receptors and steroidogenic enzymes in the porcine ovary / G. Meduri, M.T. Uu Hai, A. Jolivet, S. Takemori et al. // Endocrinology. -1996. -V. 148. -№3. -P. 435-446.
223. Malacara J.M. Hormonas y sistema nervioso / J. M. Malacara // Gac. med. Mexico. -1991. -V.127. -№4. -C 369-371.
224. Manns J.G. FSH receptors in the bovine corpus luteus / J.G. Manns, G.D. Niswender, T. Braden // Theriogenology. -1984. -V.22. -№4. -P. 321-328.
225. Meduri G. Comparison of cellular distribution of LH receptors and steroidogenic enzymes in the porcine ovary / G. Meduri, M.T. Uu Hai, A. Jolivet, S. Takemori et al. // Endocrinology. -1996. -V. 148. -№3. -P. 435-446.
226. Mihm M. et al. // Reprod. Domest.Anim. -2002. -37. №4. -P. 191-200.
227. Nakematsu S. Fluctuation of plasma luteinizing hormone and gonadal steroids in pigs / S. Nakematsu, T. Niwa, T. Hashizume et al. // New strategies for improving animal production for human welfare: Proceedings. -V.2. Free communication papers. -1983. -P. 221 -222.
228. Orisaka M., Tajima K., Tsang B.K., Kotsuji F. Oocyte-granulosa-theca cell interactions during preantral follicular development. // J. Ovarian Res. - 2009. - V.2, P.9-15.
229. Palma G.A., Argañaraz M.E., Barrera A.D., Rodler D., Mutto A.Á., Sinowatz F. Biology and biotechnology of follicle development. // ScientificWorldJournal. - 2012. - V.2012. - P.1-14.
230. Prunier A. Endocrine control of sexual development in the gilt / A. Prunier // Ann zootechn. -1985. -B. 34. -№3. -P. 366.

231. Rajaniemi H. Attachment to the luteal plasma membranes; a early event in the action of luteinizing hormone / H. Rajaniemi, T. Vanha-Pertulla // Endocrinol. - 1973. -V. 57. -P. 199-206.
232. Ray H.G. Hormonal control of gestation in the rat / H.G. Ray // Endocrinology. - 1970. -V.86. -P. 874-889.
233. Richards I.S. Protein hormone action: A key to understanding ovarian follicular and luteal cell development / T.S. Richards, A.R. Midley // Biol. Reprod. -1976.-V.17.-P.82-94.
234. Real-time ultrasonography of ovaries and breeding of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*) during the early postpartum period (Индия)] Anim.Reprod.Sc., 2000; Vol.59,N 3/4. - P. 179-184
235. Santen R.J. Is aromatization of testosterone to estradiol required for inhibition of luteinizing hormone secretion in men? / R. J. Santen // J. Clin. Invest. 1975.-V. 56.-P. 1555-1563.
236. Siaram M.S. Chemistry of pituitary gonadotrophins / M.S. Siarum, H.Papkoff // Chemistry of pituitary gonadotrophins. Handb. Physiol -Washington. -1974.-V.4.-P.11-132.
237. Sisson, S. The anatomy of the domestic animals / S. Sisson // London, 1959. – 236p.
238. Sirotkin A. Substances other than gonadotropins that regulate porcine ovarian functions / A. Sirotkin, A. Makarevich, J. Dukesova, J. Pivko et al. // Zivoc. vyroba. -1998. -V.43. -№9. -P. 394-395.
239. Smollich A. Das limbische System und seine Beziehung zur Reproduktion / A. Smollich // Monatsh. Veterinarmed. -1984. -B. 39. -№4. -S. 486-492.
240. Smith M.F. Luteinizing hormone receptor concentrations, adenylate cyclase activity and phosphodiesterase activity of bovine corpora lutea: Comparison of short and normal estrous cycles / M.F. Smith, H.A. Garverick, R.S. Youngquist, W.L. Zahler//Domest. anim. Endocrinology. -1986. -V3. -№2. -P. 127-133
241. Snook R.B. The effect of antisera to bovine LH in hysterectomized and intact heifers / R.B. Snook, M.K. Brunner, R.R. Sguatman, W. Hansel // Biol. Reprod.-1969.-V.L-P. 49-58.

242. Squire G. Purification and properties of interstitial cell-stimulating hormone from sheep pituitary glands / P.G. Squire, C.H. Li // *Biol. Chem.* -1959.-V. 234. -P. 520-525.
243. Taleisnik S. Effect of copulation on the release of pituitary gonadotrophins in male and female rats / S. Taleisnik, L. Caligaris, J.J. Astrada // *Endocrinology.* - 1967. -V.15.-P. 1387-1396.
244. Wyrost, P. Morfologia i rozwój naczyń krwionośnych jajowodu bydła w okresie płodowym i neonatalnym / P. Wyrost, O. Molenda, J. Radek // *Pol. Arch, wet.*, 1988. – vol. 27/ - №1. – p. 51-71.
245. Wilfinger W.W. Plasma FSH in the estrous cycle of the pig / W.W. Wilfinger, H.J. Brinkley, E.P. Young // *Anim. Sci.* -1973. -V.37. -P, 334.
246. Wilfinger W.W. Plasma LH in the estrous cycle of the pig / W.W. Wilfinger, H.J. Brinkley, E.P. Young // *Anim. Sci.*-1973. -V.37. -P. 333.
247. Young J.M., McNeilly a S. Theca: the forgotten cell of the ovarian follicle. // *Reproduction.* - 2010. - V.140. - P.489–504.
248. Zucren, Sato, N. The anatomy organs animals / Zucren, N. Sato // *Microvas. Res.*, 1997.Vol. 43, №4. P. 167-175.
249. Zimmerman D.R. Differences in follicle stimulating hormone concentrations during the periovulatory period in high ovulating select and control line gilts / D.R. Zimmerman, C.R. Kelly // *Extension circular.* - Nebraska. College of agriculture. - 1988. -V.88. -№219. -P. 6-8.
250. Zondek B. Uber die Funktion des Ovariums / B. Zondek // *Z. Geburtsch. Gynakol.* -1926. -B 90. -S. 372.
251. Zhang Wan-Na; Xiao Hai-Jun; Liang Ge-Mei; Guo Yu-Yuan Observation on ovarian morphology and oogenesis in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) (Китай)] *Acta entomol.sinica*, 2013; Vol.56,N 4. - P. 358-364
252. ZhaoMiao-miao; JiangXiao-long; ChenJian-wei; HuangYang; YaoXiao-lei; CaoXia; LiPeng-fei; LuLi hua Effect of FSH and Wnt Signaling Pathway on Proliferation and Estrogen Secretion of Sheep Granulosa Cells (Китай)] *Acta veter.zootechn.sinica*, 2016; T.47, N 1. - P. 64-70

