

К. Г. ГАЗАРЯН, К. М. КУРНОСОВ

К ВОПРОСУ О МЕЖПЛОДНЫХ СВЯЗЯХ И ФРИМАРТИНИЗМЕ
У ОВЕЦ ПРИ МНОГОПЛОДНОЙ БЕРЕМЕННОСТИ

Проблема продуктивности сельскохозяйственных животных связана с вопросом повышения у них многоплодия. Однако необходимо учитывать, что при многоплодной беременности условия развития нескольких зародышей значительно отличаются от условий развития одного зародыша; кроме того, при этом часто возникают сращения между зародышевыми и плодовыми пузырями, так называемые межплодные связи, сопровождаемые иногда анастомозами их кровеносных сосудов. В результате этого, кроме взаимоотношений между матерью и зародышами, возникают еще взаимоотношения и между зародышами. Под влиянием этих взаимоотношений могут возникать серьезные изменения в обмене веществ, в развитии отдельных органов, систем и наследственных задатков у развивающихся близнецов. Особенно сильно проявляется влияние эмбрионального парабриоза на развитие половой системы женских особей у разнополых близнецов крупного рогатого скота.

В работах Келлера и Тандлера [10], Кронахера [11], В. И. Королькова [2], Свэта, Метьюса и Грэвса [16] показано, что у женских особей, рожденных в разнополых двойнях, изменяются телосложение и внутренние органы. Телочки, рожденные в одном помете с бычками, в 80,3—92% случаев оказываются бесплодными (П. Г. Петской [3]). Таких животных принято называть фримартинами. Бесплодие фримартинов вызывается недоразвитием половой системы, особенно внутренних половых органов.

Фримартинизм у крупного рогатого скота известен в практике сельского хозяйства уже давно. Относительно других сельскохозяйственных животных по рассматриваемому вопросу нет полной ясности. У свиней Хьюгесом [9] описано на нескольких случаях явление, сходное с фримартинизмом. Наличие фримартинизма у овец Петским отрицается. В противоположность ему Стормон [15] считает, что у овец указанное явление, хотя и редко (0,8%), все же встречается.

Помимо этого, в литературе описано несколько случаев (Роттермунд [14], Эвен и Хуммасон [7], Фразер-Робертс и Гринвуд [8]) аномалий женской половой системы у овец, которые авторами принимаются за фримартинизм, или нечто сходное с ним. Таким образом, в настоящее время остается невыясненным, следует ли считать фримартинизм явлением, характерным лишь для крупного рогатого скота.

Данное сообщение посвящено изучению межплодных связей, со-

судистых анастомозов и половых желез у овец. На основании полученных данных обсуждается возможность возникновения фримартинизма у овец.

Межплодные связи и сосудистые анастомозы между кровеносными системами близнецов изучались на многоплодных зародышевых и плодных пузырях, а также на последах от новорожденных двойневых-тройневых ягнят каракульской породы, с помощью метода инъекции кровеносных сосудов контрастными массами разных цветов.

Одновременно изучалось формирование половых желез овцы в конце зародышевого и в предплодном периодах развития.

Типы межплодных связей у каракульской овцы

Изучение многоплодных зародышевых и плодных пузырей, а также последов от новорожденных двойневых-тройневых ягнят показало, что у каракульских овец можно выделить следующие типы межплодной связи: 1) контактный, 2) хориальный и 3) хориоаллантоидный.

При контактном типе зародыши-близнецы находятся в обособленных (несращенных) зародышевых пузырях. При хориальном типе хорионы зародышевых или плодных пузырей оказываются сращенными, почему и образуется общая хориальная полость. Хориоаллантоидный тип межплодной связи характеризуется наиболее тесным сращиванием плодных пузырей, так как в сращивании участвуют хорионы и аллантоисы обоих плодных пузырей. При этом, иногда, образуются сосудистые анастомозы между кровеносными системами зародышей-близнецов.

Последы хориоаллантоидного типа встречаются двух видов. Последние отличаются друг от друга диаметром и характером расположения кровеносных сосудов в участках сращения плодных пузырей. В одном случае мелкие кровеносные сосуды расположены—рассыпаны беспорядочно, в другом—парные кровеносные сосуды (артерии и вены) от обоих плодов подходят к общему котиледону, в котором они разветвляются на ряд более мелких тесно переплетающихся сосудов. Поэтому хориоаллантоидный тип можно подразделить на два подтипа: а) хориоаллантоидный мелкососудистый рассыпной и б) хориоаллантоидный мелкососудистый общекотиледонный*.

Возникающая форма связи у зародышей-близнецов может усложняться в направлении от контактного к хориоаллантоидному типу, или же оставаться без изменения в течение всего внутриутробного периода до момента рождения.

Как показало изучение типов межплодной связи, сосудистые анастомозы между кровеносными системами зародышей-близнецов могут возникать только при хориоаллантоидном типе.

* В дальнейшем для сокращения названия типов межплодной связи слово „мелкососудистый“ будет опускаться.

При хориоаллантоидном рассыпном подтипе лишь изредка встречаются одиночные анастомозы мелких кровеносных сосудов, которые трудно обнаружить невооруженным глазом, так как диаметры таких сосудов не превышают 0,5 мм.

При хориоаллантоидном общекотиледонном подтипе сосудистые анастомозы встречаются в общих котиледонах между мелкими кровеносными сосудами, но также сравнительно редко, как и в первом случае. В общих котиледонах могут возникать анастомозы и более крупного диаметра, чем в первом случае. Кроме того, анастомозы в общих котиледонах могут сопровождаться иногда анастомозами рассыпного типа.

Время появления и характер сосудистых анастомозов

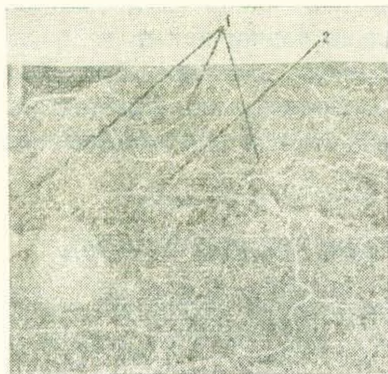
Сосудистые анастомозы между кровеносными системами зародышей-близнецов могут возникать только при наличии определенных условий. Для этого необходимо, чтобы соприкосновение зародышевых пузырей и срастание их хорионов и аллантоисов произошло возможно раньше и до полного формирования аллантоидной кровеносной системы. По данным Т. Б. Айзенштадт [1], формирование аллантоидной кровеносной системы начинается на концах аллантоиса в конце 18 суток развития зародыша овцы. К концу 20 суток в аллантоисе уже имеются хорошо сформированные снабженные кровью сосуды (О. Б. Шумкина [5]). Хотя в это время может произойти соприкосновение зародышевых пузырей, однако в сращивании будут участвовать только одни хорионы, так как концы аллантоисов подрастают к концам хорионов только в конце 23 суток зародышевого развития. Следовательно, до 24 суток, как правило, возможность образования сосудистых анастомозов между существующими аллантоидными кровеносными системами зародышей близнецов исключается.

Основываясь на фактах, а также на данных Г. А. Шмидта [4] и наших наблюдениях по общему ходу развития зародышевых оболочек и придаточных органов, можно сказать, что сосудистые анастомозы между кровеносными системами зародышей-близнецов могут возникать в конце зародышевого периода развития.

Изучая препараты от двойневых-тройневых последов с инъецированными кровеносными сосудами, мы не нашли крупных и средних магистральных анастомозов, какие встречаются у коров. Нам лишь изредка приходилось наблюдать истинные анастомозы только мелких кровеносных сосудов. Обычно кровеносные сосуды, дойдя до границы сращения плодных пузырей, поворачивают обратно на свой участок плодного пузыря (рис. 1-А). Чаще всего нам приходилось наблюдать, так называемые, ложные анастомозы. В этих случаях кровеносные сосуды хотя и переходят границу сращения и даже углубляются на территорию другого плодного пузыря, но пройдя там неко-

торое расстояние, вновь возвращаются на свою половину общего плодного пузыря, не образуя анастомозов с сосудами партнера-парабионта (рис. 1-Б).

Суммируя наши наблюдения по сосудистым анастомозам, можно сказать, что у ягнят-близнецов даже в конце беременности лишь изредка встречаются единичные анастомозы мелких кровеносных со-



А



Б

Рис. 1. Характер сосудистых связей в участках сращения плодных пузырей. Микрофото с двойных последов с инъецированными кровеносными сосудами контрастными массами разных цветов. А. Отсутствие анастомозов между кровеносными сосудами сращенных плодных пузырей; 1—пограничная полоса. Б. Ложные анастомозы между кровеносными сосудами плодных пузырей; 1 и 2—ложные анастомозы.

судов, диаметр которых не превышает 0,5 мм. Сосудистые анастомозы могут возникать в конце зародышевого периода развития овец.

О возможности возникновения фримартинизма у овец

Как указывалось выше, у телок при разнополом парабиозе наблюдаются явления фримартинизма. Работами Чаппи [6], Виллнера [17] и П. Г. Петского [3] показано, что половая система у фримартинов как по внешнему виду, так и по микроскопической структуре напоминает половую систему самца. При этом обнаруживается целый ряд переходных форм от женской половой системы к мужской. Согласно теории Лилли [12], фримартинизм следует рассматривать как результат гормональных воздействий самца парабионта на половую систему самки, осуществляемых через кровеносные анастомозы. Лилли, при этом, опирался на факт раннего, по сравнению с яичником, формирования семенника и вместе с тем более раннего появления в нем интерстициальных клеток Баском [13], которым автор приписывал функцию выработки половых гормонов. Основным же условием возникновения фримартинизма является, как показали исследования Лилли и П. Г. Петского, наличие рано устанавливаемых, тесных анастомозов между кровеносными системами парабионов. Таким образом, для возникновения в женской половой системе нарушений типа фри-

мартинизма необходимо наличие, по крайней мере, двух условий: установление ранних и тесных сосудистых анастомозов и наличие определенных возможностей в самих половых системах, допускающих такие нарушения. Если по первому вопросу в литературе имеется достаточно работ, то по второму (из них—по вопросу о наличии в нормальном морфогенезе половых систем, возможностей, допускающих такие изменения) имеется мало сведений. Между тем, для правильного понимания причин, обуславливающих появление аномалий женской половой системы при фримартинизме, необходимо детальное исследование нормального морфогенеза половых желез на ранних стадиях их формирования.

Изучение ранних стадий развития половых желез, проведенное на овцах каракульской породы, показало, что имеются определенные, более глубокие, чем просто несовпадение темпов формирования, различия между морфогенезами семенника и яичника. В течение раннего так называемого индифферентного периода развития половых гонад происходит внедрение тяжей клеток из зачаткового эпителия в строму, которые к концу указанного периода развития (30—33 сутки развития) сосредотачиваются в центральной части гонады, образуя ее медуллярный отдел. Формирующийся медуллярный отдел гонады, благодаря образованию между нею и зачатковым эпителием соединительнотканной зоны, постепенно обособляется от последнего (рис. 2). В случае образования семенника, из медуллярных тяжей в дальнейшем развиваются семенные каналцы. В яичнике указанные тяжи постепенно регрессируют, при этом они сжимаются в центральной его части и фигурируют в виде медуллярного отдела, не имеющего функционального значения (рис. 3—А, Б). Генеративный отдел яичника (корка) начинает формироваться лишь с момента морфологической дифференцировки пола (34-х суток), т. е. когда семенник уже в целом сформировался и хорошо распознается. По

мере формирования коркового отдела яичника, медуллярные тяжи (и образованная из них rete ovarii) все более и более регрессируют.

Таким образом, в течение всего так называемого индифферентного периода (24—33 сутки) развития происходит закладка и формирование тех элементов, которые будут иметь существенное значение лишь для семенника, а аналогичные элементы в яичнике начинают закладываться только после указанного периода. Таким образом, названный период вряд ли можно считать индифферентным.

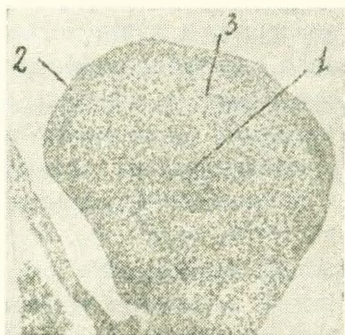
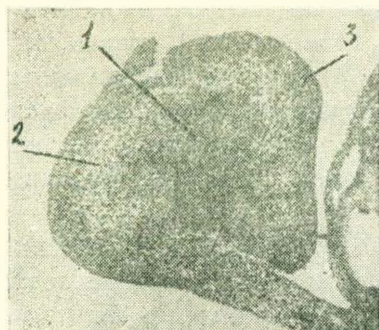
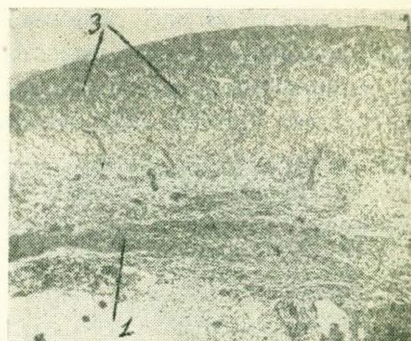


Рис 2. Гонада перед дифференциацией пола. 33 сутки. Железный гематоксилин. Микрофото, об. 8. ок. 10 $\times$. 1. Медуллярные тяжи, 2. зачатковый эпителий, 3. соединительнотканная зона.

Изучение раннего морфогенеза яичника показывает, что в этом органе, в первую очередь, закладываются элементы, не имеющие для него, как органа формирования женских половых продуктов, никако-



А.



Б.

Рис. 3. Постепенная регрессия медуллярного отдела яичника после дифференциации пола. А. 35 сут. Железный гематоксинлин. Микрофото, об. 8X ок. 10X. Б. 58 сут. Азан. Микрофото, об. 7X; 1. медуллярный отдел, 2. первичная tunica albuginea, 3. корка.

го значения, и лишь после их закладки начинается образование собственно генеративного его отдела (корка). Более того, закладывающиеся в первую очередь медуллярные тяжи и rete в яичнике имеют по существу „самцовый“ характер. Поэтому при наличии условий, способствующих их дальнейшему развитию, и, наоборот, подавляющих формирование коркового отдела, нормальное развитие яичника может быть нарушено. В результате, возможно образование интерсексуальной железы. Все это, на наш взгляд, свидетельствует о бисексуальном характере морфогенеза женской половой железы, что и служит объективной основой для возникновения аномалий типа фримартинизма.

Сопоставление наших данных с литературными данными по развитию половых желез у других млекопитающих показывает, что отмеченная особенность морфогенеза яичника является типичной для всех млекопитающих. Поэтому можно считать, что фримартинизм отнюдь не представляет собой явление специфичное только для того или иного вида млекопитающих. В принципе, фримартинизм возможен у всех видов млекопитающих, в том числе и у овец. Однако для осуществления этой объективной возможности—возникновения явлений фримартинизма—необходимо наличие кровесмешения между разнополыми близнецами.

Следует указать, что бисексуальный характер яичника неодинаков на разных стадиях развития: он наиболее выражен на ранних стадиях и в дальнейшем постепенно ослабляется, в связи с развитием коркового отдела и инактивацией медуллярных тяжей.

Это вполне согласуется с указаниями Лилли и П. Г. Петского о том, что для возникновения фримартинизма требуется раннее установление тесных сосудистых связей между парабионтами.

Как указывалось выше, у овец редко встречаются сосудистые анастомозы между плодовыми пузырями ягнят-близнецов. Очевидно, у овец в процессе эволюции выработались приспособления, предотвращающие возможность образования тесных анастомозов между кровеносными системами близнецов. Это видно хотя бы из того, что кровеносные сосуды, подходящие к границе сращения плодных пузырей, резко поворачивают на свой участок плодный пузырь, не переходя границу. Даже в тех случаях, когда сосуды переходят границу, они, как это видно на препаратах с инъецированными кровеносными сосудами красками разных цветов, нередко возвращаются обратно, не анастомозируя с сосудами другого партнера. Такие случаи, если не пользоваться инъекцией различными красками, могут быть приняты за истинные сосудистые анастомозы.

Таким образом, данные настоящей работы позволяют заключить, что хотя у овец, как и у других млекопитающих, в половой системе имеются объективные возможности для возникновения явлений фримартинизма, эти возможности, как правило, не осуществляются. Это, по-видимому, объясняется тем, что возникающая между близнецами форма сосудистых связей не может служить достаточным каналом для осуществления влияний со стороны самца-парабионта на половую систему женского партнера. Однако, в отдельных случаях при установлении ранних и более тесных межплодных связей между разнополыми близнецами, можно ожидать возникновения в женской половой системе изменений, характерных для фримартинизма.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

Поступило 26 VIII 1958 г.

Կ. Գ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Կ. Մ. ԿՈՒՌՆՈՅԻՎ

ԲԱԶՄԱՊՏՈՒՂ ՀՂԻՈՒԹՅԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿ ՈՋԵԱՐՆԵՐԻ ՄՈՏ ՄԻՋՊՏՂԱՅԻՆ
ԿԱՊԵՐԻ ԵՎ ՅՐԻՄԱՐՏԻՆԻԶՄԻ ՀԱՐՅԻ ՇՈՒՐՋԸ

ᐱ ᐸ ᐅ ᐱ ᐅ ᐱ ᐸ ᐸ

Վարակուլ ոչխարներն մոտ հանդիպում են միջպտղային կապերի հետևելու տիպերը՝ կոնտակտ, խորիալ, խորիալ-անտոյիզ և սոմատիկ։ Խորիալ-լանտոյիզ տիպը կարելի է ստորաբաժանել երկու ենթատիպի՝ խորիալ-անտոյիզ մանրանոթային ցրիվ և խորիալ-լանտոյիզ մանրանոթային ընդհանուր-կոտրիլոգոնային։ Սպաղի-երկվորակների արյունատար սխտեմներն միջևնոթային բերանակցումներ (անաստոմոզներ) կարող են առաջանալ միայն խորիալ-անտոյիզ տիպի զեպլում՝ դարձացման սաղմնային շրջանի վերջից և նախապտղային շրջանի սկզբից ո՛չ վաղ։ Ներարկված (կոնտրաստ նյութի-րով) արյունատար անոթներ ունեցող երկվորակ-եզվորակային ընկերքներից

վերցված պրեպարատների ուսումնասիրությունը ցույց է տալիս, որ ոչխարների մոտ հազվագեպ են պատահում իսկական բերանակցումներ: Հանդիպող բերանակցումները պատկանում են մանրանթթալին տիպին: Պտղապարկերի սիրտաճման սահմանին մոտեցող արյունատար անոթները ամենից հաճախ ետ են շրջվում, կամ, անցնելով սիրտաճման սահմանը, վերադառնում են, անոթալին կապերի առկայության կեղծ տպավորություն ստեղծելով:

Ոչխարի սեռական գեղձերի վաղ մորֆոգենեզի ուսումնասիրությունը ցույց է տվել, որ արական ու իգական սեռական գեղձերի զարգացման բնութթում կան սկզբունքային տարբերություններ, այն է՝ ձվարանի մորֆոգենեզը, ի տարբերություն սերմնարանի, բխեցնուալ է: Այս պնդումը հիմնված է այն բանի վրա, որ զարգացման վաղ ժամանակաշրջանի ընթացքում ձվարանում, անհրաժեշտ դեներատիվ տարրերի (թաղանթի) առաջացման հետ միասին, տեղի է ունենում նաև (այն էլ առաջին հերթին) հետադադում ինակտիվացող արուական տարրերի (մոդուլյար փոկեր և rete ovarii) սկզբնառումը: Որոշակի հնարավորությունների առկայության դեպքում մոդուլյար փոկերը և rete ovarii կարող են շարունակել իրենց զարգացումը, որի հետևանքով հնարավոր է ինսեքսուալության տարրեր ձևերի առաջացումը՝ ընդհուպ մինչև ինվերսիան, որ և տեղի է ունենում ֆրիմարտինիզմի ժամանակ: Ուստի ֆրիմարտինիզմը սկզբունքով հնարավոր է բոլոր կաթնասունների մոտ, բայց այդ հնարավորություններն իրացնելու համար անհրաժեշտ է որոշակի պայմանների առկայություն, այն է՝ վաղ և սերտ անոթալին կապերի հաստատում սաղմերի՝ երկվորյակների միջև:

ЛИТЕРАТУРА

1. Айзенштадт Т. Б. Наблюдения над ранними стадиями развития аллантохонона у эмбриона каракульской овцы. ДАН СССР, т. 119, 1, 1978.
2. Корольков В. И. Многоплодие крупного рогатого скота и факторы его определяющие. Труды Воронежского зоо-вет. ин-та, т. 10, 1947.
3. Петской П. Г. Эмбриональные парабиозы и многоплодие сельхоз. животных. Труды Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, в. 14, 1955.
4. Шмидт Г. А. О времени и способе образования эмбриональных парабиозов у коровы и овцы. Труды Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, в. 14, 1955.
5. Шумкина О. Б. Периодизация ранних стадий развития каракульской овцы. Труды Ин-та морфологии животн. им. А. Н. Северцова, в. 22, 1957.
6. Chapin C. L. Your. Exp. Zool., v. 23, 2, p. 453, 1917.
7. Even A. H. and Hummason F. A. J. Hered., v. 38, p. 149, 1947.
8. Fraser-Roberts and Greenwood A. W. J. Anatomy, v. 63, p. 87, 1928.
9. Hughes W. Anat. Record., v. 41, p. 213, 1929.
10. Keller K. and Tandler J. Wienn tierärztl. Monatsschr., Bd. 3, 1916.
11. Kronacher C. Allgemeine Tierzucht. Abl. 4 Die Zuchtung Berlin, 1927.
12. Lillie F. R. J. Exp. Zool. v. 23, 2, p. 371, 1917.
13. Bascom K. F. Am. J. Anat., v. 31, p. 223, 1923.
14. Rotermund H. Tierärztl. Hochschule. Hannover, 1929.
15. Stormont C., Weir W. C. and Lane L. L. Science, v. 118, p. 695, 1953.
16. Sweet W. W., Matthews C. A. and Graves R. R. J. Agr. Res., v. 61, 7.
17. Willier B. H. J. Exp. Zool., v. 33, p. 63, 1921.