

С. К. КАРАПЕТЯН, В. А. ВАРДАНЯН

О РОЛИ ЗАЧАТКОВОГО ЭПИТЕЛИЯ ЯИЧНИКА В ПОСТНАТАЛЬНОМ ООГЕНЕЗЕ

Возможность возникновения оогенеза у взрослых животных впервые была установлена исследованиями Г. Р. Рубинштейна [16]. Автор обнаружил регенерацию гонад у крольчих и собак после частичной овариотомии. По его данным, регенерированный яичник гистологическим строением и функционально (способность к овуляции и воспроизведению потомства) не отличался от интактных гонад.

Позднее К. К. Скробанский [19] при изучении регенераторных свойств яичника крольчих предполагал, что образование ооцитов в гонадах взрослых животных имеет место в течение всей жизни.

Хотя и в этих работах установленные факты овариогенеза одновременно обнаруживали возможность возникновения оогенеза в яичниках взрослых животных, но автору не удалось идентифицировать наличие специфического элемента в структуре яичника, обладающего способностью к дифференциации в ооцит.

Вопрос о возможности образования новых ооцитов из покровного зачаткового эпителия в постнатальный период жизни и у взрослых животных постоянно находится в центре внимания многих исследователей. Одни считают возможным оогенез у половозрелых животных, другие отрицают его.

Так, Де Винивартер [81, 82], Жерар [48], Гамлет [51], Рао [69] и Брамбел [32] описали новообразование ооцитов вскоре после полового созревания, а также у половозрелых кошек и приматов. Жерар [48] и Рао [69] считали возможным формирование оогоний из примитивных зачатковых клеток, сохранившихся в гонадах животных. Кинджер [58], изучая оогенез у белых мышей, пришел к заключению, что ооциты возникают из зачаткового эпителия путем пролиферации, продолжающейся по меньшей мере до полового созревания.

Робинсон [70] нашел, что у взрослого хорька ооциты образуются из зачаткового эпителия. У взрослой мыши Аллен [21] описал стадии образования ооцитов из зачаткового эпителия. Автор находит, что пролиферация клеток является циклической и наступает во время эструса, когда яичники гиперемированы. Он считает, что в течение очередного эструса в каждом яичнике образуются 400—500 ооцитов, около 1% которых не подвергается обратному развитию.

Сан [77] у взрослой морской свинки обнаружил новообразование ооцитов из зачаткового эпителия. Копертвайт [36] пришел к заключению, что в яичниках взрослых крыс образование новых ооцитов не имеет ме-

ста. Бутшер [35], Суизи [79] и Харгитт [53] на том же объекте исследования обнаружили, что процесс образования новых ооцитов из зачаткового эпителия замедляется после наступления полового созревания, однако во время эструса он ускоряется.

Ивенс и Суизи [41] подробно изучили новообразование ооцитов после полового созревания у крысы, морской свинки, собаки, кошки, обезьяны и человека. Они нашли, что ооциты возникают из зачаткового эпителия путем его инвагинации или образования тяжей, прорастающих через белочную оболочку. Одна или несколько клеток из каждой группы зачаткового эпителия увеличивается и преобразуется в ооциты, а остальные клетки образуют фолликулярный эпителий. Изменения, характерные профазе гетеротипического деления, не были обнаружены. Авторы отмечают, что образование ооцитов протекает циклично, начинается после овуляции и, прогрессивно нарастая, достигает максимума в конце эструса. Ритмичное образование ооцитов, по мнению авторов, продолжается в течение беременности. Большинство вновь образованных ооцитов перерождается в течение проэструса, перед началом следующей волны оогенеза. Авторы пришли к заключению, что число ооцитов достигает максимума в конце диэструса и в течение беременности, и является минимальным накануне эструса. Эти выводы не согласуются с данными, полученными Жонкиром [58], полностью отрицающим новообразование ооцитов у взрослых животных.

Жерар и Херлант [49] описали постнатальный оогенез у *galago*. Однако авторы отрицают универсальность этого процесса для всех млекопитающих. Образование небольшого количества новых ооцитов Пинкус и Энзман [68] находят у крольчихи в течение полового созревания.

Новообразование ооцитов было описано также и у взрослых летучих мышей [50], опосума [42], беременной полевой мыши [40]. Новообразование ооцитов у однопроходных Флин и Хил [44] не смогли обнаружить. Харгитт [53] описал новообразование ооцита и его фолликулярного покрова из клеток зачаткового эпителия с последующим погружением новообразованного фолликула в строму коркового слоя.

Вопрос оогенеза в течение половозрелости у взрослой крысы рассмотрели Ален и Креадик [22], а также и Балаф [33]. В зачатковом эпителии авторы обнаружили наличие активного митоза, который они считали первой стадией оогенеза. При помощи колхицина им удалось приостановить митотическую активность клеток зачаткового эпителия.

Под воздействием колхицина Шмид и Гофман [74] установили, что у морской свинки митотическая активность зачаткового эпителия в два раза больше в течение эструса по сравнению с другими фазами эстрального цикла.

После введения колхицина Шмид [73] у морской свинки, Ален и др. [23] у крысы наблюдали циклические изменения в фолликулярном эпителии в течение эстрального цикла. Балаф [34] обнаружил значительное повышение митотической активности зачаткового эпителия непосредственно после овуляции, вблизи разорванного фолликула. Автор также

установил, что большая митотическая активность зачаткового эпителия сопровождается ускорением роста фолликулов.

Некоторыми авторами было проведено исчисление количества ооцитов в яичниках крыс для доказательства образования новых ооцитов в течение половозрелой жизни [24, 76, 80]. Однако полученные результаты не дали окончательного представления о возможности образования новых ооцитов.

Изучая вопрос исчисления ооцитов в яичниках, Цукерман [83] пришел к убеждению, что этот метод не дает статистической достоверности, на основании которой можно было бы предположить новообразование ооцитов в яичниках взрослых животных.

Изучая морфологию яичников человека в онтогенезе, Саурамо [71] пришел к выводу, что у человека оогенез осуществляется двумя путями: либо пролиферацией зачаткового эпителия, либо трансформацией клеток стромы. Автор отмечает, что это имеет место в утробной жизни и в течение 2—6 мес. постнатального периода. Шварц и Юнг [75] описали возникновение оогенеза у женщин из зачаткового эпителия, однако они не исключают и второй возможный механизм—преобразование клеток стромы в ооциты.

Описательная морфология яичников не явилась достаточной для решения проблемы оогенеза постнатального периода жизни и вызвала необходимость различных экспериментальных вмешательств, которые внесли некоторую ясность в механизм возникновения этого процесса, в частности о роли зачаткового эпителия в новообразовании ооцитов.

Так, при помощи различных экспериментальных методов многие исследователи [27, 28, 30, 31] задались целью изучить проблему оогенеза в постэмбриональной и постуберальной жизни у млекопитающих. Ими была произведена полная стерилизация яичника мышей при помощи рентгеновых лучей в конце эмбрионального периода жизни, перед наступлением полового созревания и в половозрелом возрасте. При этом все молодые ооциты дегенерировались и исчезали в течение первых часов после облучения. Большие ооциты у взрослых животных дегенерировались более медленно. Только небольшое их количество достигло полного созревания и овуляции.

Спаренные после облучения половозрелые животные могли забеременеть, однако нормального потомства они почти не давали. После того как все ооциты дегенерировались или же были овулированы, яичники большинства животных становились стерильными. Некоторые животные, забеременевшие после облучения, были забиты. При микроскопии они оказались совершенно лишенными овоцитов. Эстральный цикл у стерильных животных продолжался до тех пор, пока строма яичника сохраняла функциональную способность.

При этом аalterации в покровном зачатковом эпителии не обнаруживалось. У облученных неполовозрелых животных зачатковый эпителий пролиферирован в два последующих эпителиальных тяжа. У забитых более чем через пять месяцев после облучения животных яичники

оставались стерильными. На основании этих данных авторы приходят к выводу, что после полового созревания в яичниках мышей оогенез не имел места. К аналогичным выводам пришли также Геллер [46], Гентер [47] и Дезев [38, 39].

Феномен регенерации яичника после двусторонней овариотомии широко известен в гинекологической практике. Проведенные в этом направлении работы [37, 52, 54, 65, 67] показали, что у некоторых оперированных животных, у которых заново появлялся эструс, гистологически была обнаружена регенерация яичниковой ткани. Регенерированная ткань содержала ооциты, большие фолликулы и даже желтые тела. Однако количество новообразованных ооцитов было крайне мало по сравнению с нормальными яичниками. Подобная регенерация была приписана гипертрофии небольших тканевых фрагментов яичника, оставшихся после операции. Это объяснение не было удовлетворительным. На основании своих исследований авторы считают, что яичниковая ткань необязательно возникает из ранее существующих фрагментов этого органа. Они допускали, что зачатковые клетки, содержащиеся в регенерированной ткани, могли возникнуть из экстрарегиональных первичных зачатковых клеток, сохранившихся в интактном состоянии в смежной соматической ткани и часто образующие островки, состоящие из ткани яичника [59]. Некоторые другие авторы [61, 62] считают, что при частичной овариотомии новообразование ооцитов не имеет места. Эти исследования не дали окончательного ответа, ввиду противоречивости выводов, сделанных разными авторами.

Другие исследователи обратили внимание на регенеративную способность зачаткового эпителия, изучение которого внесет определенную ясность в проблему новообразования ооцитов. Так, Бутшер [35], позднее Мартынович [64] утверждали, что перевязка сосуда яичника приводит к дегенерации зачаткового эпителия в течение 6—8 дней. По мнению авторов, некоторые участки выжившего эпителия могут формировать новые ооциты. Однако после частичной или полной деструкции зачаткового эпителия образование заново зачатковых клеток не было обнаружено.

Лату и Педерсон [60] удалось прижизненно окрасить клетки зачаткового эпителия у крысы путем введения чернил (китайской туши) в капсулу яичника. Они показали, что частицы краски могут быть выявлены последовательно в ооцитах и фолликулярных клетках. По мнению авторов, это обстоятельство говорит о возможности их происхождения из поверхностных клеток зачаткового эпителия.

Я. Д. Киршенблат [13] считает, что и при беременности у грызунов и обезьян оогенез продолжается циклически, давая волны пролиферации в обычном для животного вне беременности ритме. Н. С. Артемова [2] после овариотомии (тотальное удаление одного из яичников и половины второго) у мышей и тритонов обнаружила регенерацию сохраненной части гонады. При этом вес регенерированного органа почти в два раза превышал вес обоих яичников в норме. Нормальная гистологическая структура яичника и воспроизводительная функция, по ее данным, были

сохранены. Она показала, что механизмы регенерации у этих животных различны, у мышей она осуществляется за счет пролиферации ткани яичника, у тритонов — наползанием эпителиальных элементов.

В. М. Грасгоф [6] наблюдал, что у черной крольчихи с пересаженным яичником белой потомство дает расщепление. Г. В. Харлова [20] изучала регенеративную способность яичников взрослых и инфантильных крыс методом подсчета социтов. Она установила прирост количества яйцеклеток в регенератах. Мандл и Цукерман [63] установили резкое понижение количества ооцитов после инъекции в яичник взрослой крысы раствора угольной кислоты, повреждающей только ткани яичника, находящиеся под покровным эпителием. В следующей серии опытов авторы обнаружили, что при уничтожении зачаткового эпителия танниновой кислотой количество ооцитов яичника взрослой крысы не изменяется. Интересно отметить, что на основании полученных данных авторы делают два противоположных вывода. Сперва они утверждают, что оогенез постнатального периода с зачатковым эпителием не связан, а затем категорически отрицают существование оогенеза в постнатальном периоде жизни.

Вероятность образования зачатковых клеток в течение взрослой жизни некоторые авторы также наблюдали при половом метаморфозе у амфибий и птиц. Так, Фут и Витчи [45] нашли, что личинка женского пола *Rana esculanta* путем введения тестостерона пропионата может быть преобразована в самца. В течение этого метаморфоза в яичниках все ооциты дегенерируются, выжившие овогонии включаются в образовавшиеся половые тяжи и преобразуются в сперматогонии. Возникновение мужских зачатковых клеток и сперматических канальцев в яичниках, преобразованных в яичники, гистологически было исследовано Фелом [43] у кур, Брамбелем и Марианом [29] у голубей. Некоторые другие авторы — Хофлигер [56], Генриксон и Раякоски [55] отрицают возможность образования новых ооцитов у взрослых животных.

В литературе существуют и другие мнения, отрицающие роль зачаткового эпителия и стромы яичника в оогенезе постнатального периода.

Так, Штеккель [78] полагал, что у взрослых женщин оогенез осуществляется путем amitotического деления ооцитов примордиальных фолликулов, формирующие би-триовулярные образования, с последующим их обособлением в моноовулярные фолликулы.

К. К. Скробанский считал [18], что в постэмбриональной жизни животного образование примордиальных фолликулов происходит за счет имеющихся уже в яичнике яйцеклеток.

При изучении возрастной морфологии яичника человека Н. П. Овчинников [14], Ф. Г. Агейченко [1], В. А. Пузик [15], Бекзик [25], Блок [26] и Саурамо [72] обнаружили появление в разные периоды жизни би-триовулярных фолликулов и би-тринуклеарных ооцитов, а также скопления молодых ооцитов, между которыми отмечалось наличие лишь одного слоя клеток фолликулярного эпителия. Однако авторы эти явления не относят к различным фазам деления ооцитов.

З. А. Рябинина [17] описала возникновение примордиальных фолли-

кулов в яичниках голодавших неполовозрелых и половозрелых крыс после перехода на нормальное питание. Автор считает, что у этих животных оогенез осуществляется путем преобразования отдельных клеток зачаткового эпителия и амитотическим делением ооцитов примордиальных фолликулов.

В нашей лаборатории в течение ряда лет проводятся исследования по изучению влияния ионизирующей радиации на оогенную функцию и гистоморфологическую структуру яичника домашней птицы.

Полученные результаты показали, что однократное тотальное облучение малыми дозами (4, 12 и 20 р) вызывает значительную стимуляцию оогенной функции яичника и повышение уровня годовой яйценоскости. При дозах облучения в 100 р и особенно в 500 р обнаруживается выраженная депрессия в репродуктивной функции в течение всего периода опыта [5, 7, 8, 10, 12].

Для выяснения характера реакции покровного зачаткового эпителия на различные дозы ионизирующей радиации гистологическим исследованиям были подвергнуты яичники птиц, облученных в возрасте 82, 112 дней. Первые забивались начиная с 6 мес. после облучения, вторые на 15 мес. Результаты исследования показали, что при дозах облучения в 4, 12 и 20 р в некоторых участках поверхности яичника отмечалось увеличение размеров клеток покровного зачаткового эпителия и их пролиферация в направлении белочной оболочки. Эти клетки тесно прилегали друг к другу, имели чаще кубическую форму, густую протоплазму, содержащую большое количество базофильных гранул. Их ядра располагались в центре клеток, они интенсивно воспринимали окраску гематоксилином.

Среди последних замечались более крупные клетки, приобретшие амебовидную форму, находящиеся в процессе миграции в направлении атретического фолликула или белочной оболочки, на поверхности которого они находились.

Наблюдалось погружение в белочную оболочку одиночных гипертрофированных клеток покровного зачаткового эпителия. Встречались также очаги, погруженные в корковую строму эпителиальных тяжей. Последние (на поперечных срезах) состояли из островков, насчитывающих 6—8 гипертрофированных клеток покровного зачаткового эпителия с густой цитоплазмой, содержащей большое количество базофильных гранул, и компактным сильноокрашенным ядром. Среди них находились ячейки, состоявшие лишь из клеточных мембран, по-видимому, вследствие имеющей место миграции новообразованных гоноцитов.

Эти изменения покровного зачаткового эпителия чаще всего локализовались в непосредственной близости больших атретических фолликулов, на их периферической поверхности.

Обнаруживались также и более поздние стадии первой фазы оогенеза. При этом микроскопия выявила наличие образований, аналогичных с пфлюгеровскими мешками. Последние были выстланы плоскими

эпителиальными клетками и содержали по 2—3 крупных округлых ядра, заполняющих значительную часть этих мешков.

Одновременно находились более развитые образования, уже содержащие по несколько крупных совершенно обособленных половых клеток. Эти новообразованные ооциты имели шарообразную форму, в центре каждого из них находилось крупное ядро со светлой нуклеоплазмой, содержащей зернышки хроматина. Находились также мешки, содержащие новообразованные ооциты, которые разделялись разрастающимися клетками фолликулярного эпителия на примордиальные фолликулы. Помимо этого, на препаратах отмечались зоны из коркового вещества, содержащие большое количество молодых примордиальных фолликулов. Их друг от друга отграничивал лишь один слой плоских эпителиальных клеток. Большинство этих молодых примордиальных фолликулов были одинаковой величины, с нормальным стрессением.

В то же время среди последних были обнаружены полинуклеарные (би-тринуклеарные) ооциты и полиовулярные (би-триовулярные) фолликулы, находящиеся в примордиальной стадии развития. При дозах облучения в 100, 300 и 500 р, приводящих к обеднению яичника фолликулами, эти явления встречались значительно реже, чем при предыдущих дозах облучения [3, 4, 5, 8, 11].

В гисто-морфологических исследованиях было показано, что при дозах облучения в 4 и 12 р в яичнике птиц значительно преобладают атретические фолликулы с явлениями пролиферации фолликулярного эпителия. Доза в 20 р приводит к появлению большого числа атретических фолликулов с явлениями дегенерации фолликулярного эпителия. Дозы облучения в 100, 300 и 500 р приводят к возникновению более глубоких изменений в фолликулярном аппарате. При этом в большинстве атретических фолликулов обнаруживаются дегенеративно-некротические процессы и гиалинизация [5, 11, 12].

Эти факты показали возникновение из зачаткового эпителия яичника различных стадий первой фазы процесса оогенеза у половозрелых птиц, его тесную связь с эффектом радиостимуляции яйценоскости, а также с особенностями течения фолликулярной атрезии в яичниках облученных птиц.

В ы в о д ы

Факты регенерации яичника после его резекции, описание возникновения оогенеза в норме и при различных экспериментальных вмешательствах некоторых видов взрослых позвоночных указывают на способность клеточных элементов яичника к образованию новых ооцитов.

Большинство существующих данных дают основание полагать, что первичный зачатковый эпителий яичника в постнатальном периоде жизни и у половозрелых животных является потенциальным источником, обладающим способностью к новообразованию ооцитов и фолликулярных структур.

Одни авторы источником этого оогенеза считают клетки стромы яичника, другие—амитотическое деление ооцитов. Однако эти последние источники оогенеза еще недостаточно исследованы.

Несомненно, что современные методы (гистохимия и электронная микроскопия), позволяющие проводить исследования на молекулярном и субмикроскопических уровнях, помогут значительно расширить наши представления о процессе оогенеза.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР

Поступило 31.III 1967 г.

Ս. Վ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Վ. Ա. ԿԱՐԴԱՆՅԱՆ

ԶՎԱՐԱՆԻ ԷՊԻԹԵԼԻ ԴԵՐԸ ՀԵՏՄՆՆԻՅԱՆ ՕՕԳԵՆԵԶՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հոդվածում բերված են գրական տվյալներ, որոնք ապացուցում են մարդու և կենդանիների մոտ կյանքի հետժննդյան շրջանում օօգեննզի հնարավորությունը ձվարանի տարբեր կառուցվածքային էլեմենտների դիֆֆերենցիացիայից (էպիթել, ստրոմային և արդեն գոյություն ունեցող ձվաբջջիչներից): Զվարանի նկարագրական մորֆոլոգիան մինչև այժմ անբավարար է եղել, որը առաջացրել է զանազան փորձնական միջամտությունների անհրաժեշտություն: Շնորհիվ դրա որոշ պարզություն է մտցվել այս պրոցեսի մեխանիզմում, մասնավորապես սաղմնային էպիթելից նոր օօցիտների գոյացման մեջ: Զվարանի ռեգեներացիայի փաստը նրա մասնատումից հետո, մարդու ձվարանի տարիքային մորֆոլոգիայի ուսումնասիրությունը, նորմալում և էքսպերիմենտալ միջամտություններում օօգեննզի ծագման նկարագրումը ցույց են տալիս ձվարանի կառուցվածքային էլեմենտներից նոր օօցիտներ առաջացնելու ընդունակությունը: Մեր կարծիքով, գոյություն ունեցող տվյալների մեծ մասը հիմք են տալիս ենթադրելու, որ ձվարանի սաղմնային էպիթելը կյանքի հետժննդյան շրջանում և սեռականորեն հասունացած կենդանիների մոտ հանդիսանում է պոտենցիալ աղբյուր, որը օժտված է նոր օօցիտների առաջացնելու ընդունակությամբ: Բացի սրանից որոշ հեղինակներ օօգեննզի աղբյուր են համարում ձվարանի ստրոմայի բջիջները, իսկ մյուսները օօցիտների ամիոտոտիկ բաժանումը: Բայց օօգեննզի այս վերջին աղբյուրները բավականաչափ չեն ուսումնասիրված: Ամփոփելով գրական աղբյուրների տվյալները և սեփական հետազոտության արդյունքները պետք է նշել, որ ժամանակակից հետազոտությունների կիրառումը մոլեկուլյար և սուբմոլեկուլյար մակարդակի վրա նկատելիորեն կնպաստեն ընդլայնելու մեր պատկերացումները օօգեննզի պրոցեսի մասին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агейченко Ф. Е. В кн.: Основы возрастной морфологии, 39—63, М., 1933.
2. Артемова Н. С. К вопросу о регенерации яичников у тритонов и мышей. Диссерт. М., 1953.

3. Варданян В. А. Журн. exper. и клинич. медицины АН АрмССР, 4, 3—10, 1964.
4. Варданян В. А. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XVII, 9, 29—34, 1964.
5. Варданян В. А. Действие ионизирующей радиации на овогенную функцию и гисто-морфологическую структуру яичника домашней птицы. Диссерт. Ереван, 1965.
6. Грасгоф В. М. Экспериментально-гистологическое исследование яичников у мышей в условиях трансплантации. Диссерт. Л., 1954.
7. Карапетян С. К., Варданян В. А. и Баласанян Р. Г. ДАН АрмССР, т. 30, 3, 175—178, 1960.
8. Карапетян С. К., Варданян В. А. Материалы межвузовской конференции по проблеме влияния биостимуляторов на организм животных и их применение в сельскохозяйств. практике. Ереван, 1963.
9. Карапетян С. К., Варданян В. А. Тезисы научных сообщений, т. II, 368, 1964.
10. Карапетян С. К., Варданян В. А. ДАН СССР, т. 163, 3, 745—746, 1965.
11. Карапетян С. К., Варданян В. А. Биологический журнал Армении, 2, 3, 1967.
12. Карапетян С. К., Варданян В. А. Действие ионизирующей радиации на оогенез (в печати).
13. Киршенблат Д. Я. Гормональная и нервная регуляция функций яичников позвоночных. Диссерт., Л., 1949.
14. Овчинников Н. П. Яичники у детей. Диссерт., СПб, 1902.
15. Пузик В. А. Возрастная морфология желез внутренней секреции. Изд. Академии пед. наук РСФСР, М., 1951.
16. Рубинштейн Г. Р. Материалы к экспериментальной разработке взаимной связи между маткой и ее придатками. Диссерт. Юрьев. 1899.
17. Рябинина З. А. Восстановление структуры и функции яичников белых крыс после перенесенного длительного белкового голодания. Диссерт., М., 1963.
18. Скробанский К. К. К вопросу о заживлении некоторых ранений яичника. Диссерт., СПб, 1901.
19. Скробанский К. К. Об изменениях в яичниках при острых инфекционных заболеваниях. СПб, 1901.
20. Харлова Г. В. Морфогенетический анализ процесса регенерации яичника после перерезки его сосудисто-нервного лучка. Диссерт., М., 1955.
21. Allen E. J. Anat., 31, 439, 1923.
22. Allen E. Creadick R. N. Anat. Rec., 69, 191, 1937.
23. Allen E. Thomas T. B., Wilson J. G., Hession D. A. Amer. J. Anat., 72, 291, 1943.
24. Arai H. In: Parkes A. S. Ed. Marshall's Physiology of Reproduction. V. 1, P. I. Ovarian Changes. London, 1962.
25. Beccich In: Modern Trends in Obstetric and Gynecology. 11, 50, 1955.
26. Block E. Acta Anat., 12, 3, 266, 1951.
27. Brambell F. M. R., Parkes A. S. Proc. Roy. Soc. B., 101, 316, 1927.
28. Brambell F. M. R., Fielding U., Parkes A. S. Proc. Roy. Soc. B., 102, 385, 1928.
29. Brambell F. M. R., Marrian G. F. Proc. Roy. Soc. B., 104, 459, 1929.
30. Brambell F. M. R., Parkes A. S., Fielding U. Proc. Roy. Soc. B., 101, 21, 1927.
31. Brambell F. M. R., Parkes A. S., Fielding U. Proc. Roy. Soc. B., 101, 95, 1927.
32. Brambell F. M. R., Development of sex in vertebrates. London, 1930.
33. Bullugh W. S. Nature, Lond., 149, 271, 1942.
34. Bullugh W. S. Philos. Trans. B., 231, 453, 1946.
35. Butcher E. O. Anat. Rec., 54, 87, 1932.
36. Cowperwite M. H. Amer. J. Anat., 36, 69, 1925.
37. Davenport C. B. J. Exper. Zool., 42, 1, 1925.

38. Desai P. Arch. Biol., Paris, 51, 5, 1940.
39. Desai P. Acta Nur. Morph., 4, 10, 1941.
40. Ducke K. L. Anat. Rec., 89, 135, 1944.
41. Evans H. M., Swezy O. Mem. Univ. Calif., 9, 119, 1931.
42. Everett N. B. Anat. Rec., 82, 77, 1942.
43. Fell H. B. J. Exper. Biol., 1, 97, 1923.
44. Flynn T. R., Hill J. P. Trans. Zool. Soc., Lond., 24, 445, 1939.
45. Foote C. L., Witschi E. Anat. Rec., 75, 75, 1939.
46. Geller F. C. Arch. Gynaek., 141, 61, 1930.
47. Genther J. T. Amer. J. Anat., 48, 99, 1931.
48. Gérard P. Arch. Biol. Paris, 30, 375, 1920.
49. Gérard P., Herlant M. Arch. Biol., 64, 97, 1953.
50. Guthrie M. J., Jeffers K. R. J. Morph., 62, 523, 1938.
51. Hamlett G. W. D. Anat. Rec., 62, 195, 1935.
52. Hanson F. B., Hay F. Proc. Soc. Exper. Biol., 25, 183, 1927.
53. Hargitt G. J. Morph., 50, 453, 1930.
54. Haterius H. O. Physiol. Zool., 1, 45, 1928.
55. Henriksen B., Rajakoski E. Cornell Vet., 49, 494, 1959.
56. Höfliger H. In: Festschrift Bürgi Die Follikelatresie im Ovar des Kalbes Zürich. 1948.
57. Joncheer F. Arch. Biol., Paris, 40, 357, 1930.
58. Kingery H. M., In: Parkes A. S. Ed. Marshall's Physiology of Reproduction. V. 1. P. 1. Ovarian changes. London, 1962.
59. Krohn P. L. J. Obstet. Gynaec., 58, 430, 1951.
60. Latta J. S., Pederson E. S. Anat. Rec., 90, 23, 1944.
61. Lipschutz A., Brit. J. Exper. Biol., 3, 35, 1925.
62. Lipschutz A., Voss H. E. Brit. J. Exper. Biol., 3, 35, 1925.
63. Mandl A., Zuckerman S. J. Endocrinol., 7, 8, 227, 1951.
64. Martinovitch P. N. C. R. Soc. Biol., 118, 349, 1934.
65. Parkes A. S., Fielding U., Brambell F. W. R. Roy. Soc. Biol., 101, 328, 1927.
66. Pederson E. S. Amer. J. Anat., 88, 397, 1951.
67. Pencharz R. I. J. Exper. Zool., 59, 319, 1929.
68. Pincus G., Enzmann E. V. J. Morph., 61, 351, 1937.
69. Rao C. N. R. Quart. J. Micr. Sci., 71, 57, 1927.
70. Robinson A. In: Parkes A. S. Ed. Marshall's Physiology of Reproduction. V. 1, P. 1. Ovarian changes. London, 1962.
71. Sauromo H. Acta Obstetr. Gynecol. Scand., 33, Suppl. 12, 143, 1954.
72. Sauromo H. Acta Obstetr. Gynecol. Scand., 33, Suppl. 12, 28, 1954.
73. Schmidt J. G. Amer. J. Anat., 71, 245, 1942.
74. Schmidt J. G., Hofman F. G. Amer. J. Anat., 68, 263, 1941.
75. Schwarz O. H., Young C. C. Amer. J. Obstetr. Gynecol., 59, 4, 820, 1950.
76. Slater D. W., Dornfeld E. J. Amer. J. Anat., 76, 253, 1945.
77. Sun Y. C. Anat. Rec., 25, 114, Abstracts, 1923.
78. Stöckel. Цитировано по Скробанскому, 1901.
79. Swezy O. J. Morph., 48, 445, 1928.
80. Swezy O. In: Parkes A. S. Marshall's Physiology of Reproduction. V. 1. P. 1. Ovarian changes. London, 1962.
81. de Winiwarter H. Arch. Biol., Paris, 83, 1406, 1920.
82. de Winiwarter H. Arch. Biol., Paris, 53, 259, 1942.
83. Zuckerman S. Recent Progr. Horm. Res., 6, 63, 1951.