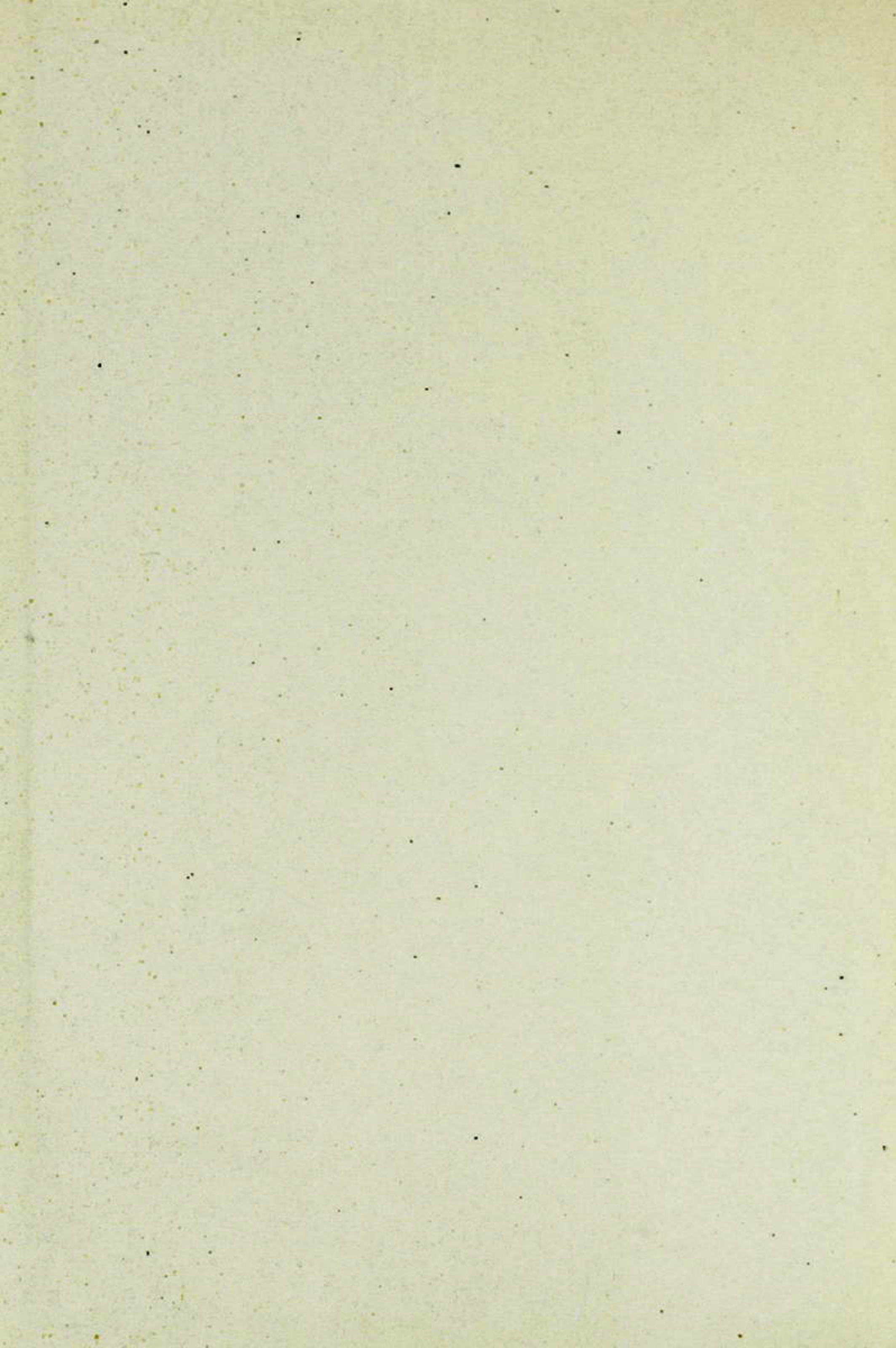




ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ
Լ. Ա. ՕՐԲԵԼՈՒ ԱՆՎԱՆ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱՅԻ ԻՆՍՏԻՏՈՒՏ

Ս. Կ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Վ. Ա. ՎԱՐԴԱՆՅԱՆ

ԻՈՆԻԶԱՑՆՈՂ
ՃԱՌԱԳԱՅԹՆԵՐԻ ՆԵՐԳՈՐԾՈՒՄԸ
ՕՕԳԵՆԵԶԻ ՎՐԱ

АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ им. Л. А. ОРБЕЛИ

С. К. КАРАПЕТЯН, В. А. ВАРДАНЯН

ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ООГЕНЕЗ

Р 183900
II



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
ЕРЕВАН

1967

С. К. Карапетян и В. А. Варданян,

Действие ионизирующей радиации на оогенез, 1967 г. 145 стр.

В книге освещается биологическая роль ионизирующей радиации как мощного фактора внешней среды, дающей возможность управлять такими важными физиологическими функциями животного организма, как постнатальный оогенез и продуктивность. В ней изложены результаты исследований авторов о стимулирующем влиянии некоторых малых доз ионизирующей радиации на оогенную функцию яичника, в частности, новообразования нормальных и необычных фолликулярных структур, а также разновидности течения процесса фолликулярной атрезии при различных дозах облучения. Авторы установили также стимулирующее влияние малых доз радиации на функциональную активность яичника домашней птицы, приводящую к заметному повышению ее продуктивности.

Книга предназначена для научных работников, физиологов, биологов, радиобиологов, гистологов, эмбриологов и других специалистов.

АН Арм. ССР

ПРЕДИСЛОВИЕ

В предлагаемой монографии приводятся результаты исследований по выявлению стимулирующего эффекта малых доз ионизирующей радиации на оогенез постэмбрионального периода.

В последние годы радиобиологи с особой интенсивностью разрабатывают проблему стимулирующего действия малых доз ионизирующей радиации на растительные объекты.

В значительном количестве опубликованных работ анализируются теоретические обоснования этого нового направления в радиобиологии.

Что же касается стимулирующего действия малых доз радиации на животный организм, то об этом имеется лишь небольшое количество исследований.

Наиболее удобным объектом для радиобиологических исследований было признано птичье яйцо.

На обширном материале при облучении яиц было установлено благотворное влияние гамма-излучений на эмбриональную выживаемость, постэмбриональное развитие и продуктивность птиц после полового созревания.

В единичных работах также приводятся данные о стимулирующем эффекте малых доз радиации на продуктивность кур, облученных в половозрелом возрасте.

Факты стимулирующего действия малых доз радиации представляют несомненный интерес в биологии и вызывают необходимость более углубленных исследований.

Следует отметить, что возможность действия ионизирующей радиации на оогенез постэмбрионального периода вовсе не изучена. Между тем вопрос о вероятности образования ооцитов заново в постэмбриональном периоде развития у человека и животных продолжает оставаться предметом оживленных дискуссий и подлежит окончательному разрешению.

Для выявления наличия стимулирующего действия малых доз ионизирующей радиации на оогенез постэмбрионального периода в наших исследованиях, в качестве наиболее удобного объекта, была избрана домашняя птица. Это обосновано биологическими особенностями воспроизводительной функции птицы: длительный половой цикл—яйцекладка, быстрое созревание ооцитов, легкость прослеживания за овуляцией.

Публикуемый материал охватывает четыре вопроса, тесно связанных с оогенезом:

1) оогенез у облученных птиц после полового созревания;

2) действие ионизирующей радиации на гистоморфологическую структуру яичника;

3) действие ионизирующей радиации на гистоморфологическую структуру яичника домашней птицы при облучении в неполовозрелом возрасте;

4) действие ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию.

Предлагаемая вниманию читателя монография, несомненно, не лишена недостатков. Авторы будут благодарны за критические замечания, которые они могли бы учесть в последующих исследованиях.

ГЛАВА I

ООГЕНЕЗ У ОБЛУЧЕННЫХ ПТИЦ ПОСЛЕ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ

ООГЕНЕЗ ПОСТНАТАЛЬНОГО ПЕРИОДА

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

Так, Де Винивартер (de Winiwarter, 1920, 1942), Жерар (Gégar, 1920, 1932), Гамлет (Hamlett, 1935), Рао (Rao, 1927) и Брамбель (Brambell, 1930) описали новообразование ооцитов вскоре после полового созревания, а также у половозрелых кошек и приматов.

Жерар (1920) и Рао (1927) считали возможным формирование оогоний из примитивных зачатковых клеток, сохранившихся в гонадах животных.

Кинджери (Kingeru, 1917), изучая оогенез у белых мышей, пришел к заключению, что ооциты возникают из зачаткового эпителия путем пролиферации, продолжающейся по меньшей мере до полового созревания.

Робинсон (Robinson, 1918) нашел, что у взрослого хорька ооциты образуются из зачаткового эпителия.

Ален (Allen, 1923) у взрослой мыши также описал стадии образования ооцитов из зачаткового эпителия. Вышеуказанные авторы находят, что пролиферация клеток является циклической и наступает во время эструса, когда яичники гиперемированы, и считают, что в каждом яичнике в течение очередного эструса образуются 400—500 ооцитов, около 1% которых не подвергается обратному развитию.

Сан (Sun, 1923) обнаружил новообразование ооцитов из зачаткового эпителия у взрослой морской свинки.

Копертвойт (COWPERTWITE, 1925) пришел к заключению, что в яичниках взрослых крыс образование новых ооцитов не имеет места.

Бутшер (Butcher, 1927), Суизи (Swezy, 1929) и Харгитт (Hargitt, 1930) на этом же объекте исследования обнаружили, что процесс образования новых ооцитов из зачаткового эпителия замедляется после наступления полового созревания, однако он ускоряется во время эструса.

Ивенс и Суизи (Evans a. Swezy, 1931) подробно изучили новообразование ооцитов после полового созревания у крысы, морской свинки, собаки, кошки, обезьяны и человека. Авторы 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, авторами не были обнаружены. Они 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 количество ооцитов достигает максимума в конце диэструса и в течение беременности и является минимальным накануне эструса.

Эти выводы не согласуются с данными, полученными Жонкиром (Joncheer, 1930), полностью отрицающим новообразование ооцитов у взрослых животных.

Пинкус и Энзман (Pincus a. Enzmann, 1937) находят образование небольшого количества новых ооцитов у крольчихи в течение полового созревания.

Новообразование ооцитов было описано также и у взрослой летучей мыши (Guthrie a. Jeffers, 1938), опосума (Everett, 1942), беременной полевой мыши (Ducke, 1944).

Флин и Хил (Flynn a. Hill, 1939) новообразование ооцитов у однопроходных не смогли обнаружить.

Вопрос оогенеза в течение половозрелости у мыши пересмотрели Ален и Креадик (Allen a. Creadick, 1937), а также и Балаф (Bullugh, 1942). Авторы обнаружили в зачатковом эпителии наличие активного митоза, который они считали первой стадией оогенеза. Им удалось при помощи колхицина приостановить митотическую активность клеток зачаткового эпителия.

Шмидт и Гофман (Schmidt a. Hofman, 1941) под воздействием колхицина установили, что у морской свинки митотическая активность зачаткового эпителия в два раза больше в течение эструса по сравнению с другими фазами эстрального цикла.

Шмидт (1942) у морской свинки, Ален и др. (1943)

у крысы после введения колхицина наблюдали циклические изменения в фолликулярном эпителии в течение эстрального цикла.

Балаф (1946) обнаружил значительное повышение митотической активности зачаткового эпителия непосредственно после овуляции вблизи разорванного фолликула. Автор установил также, что большая митотическая активность зачаткового эпителия сопровождается ускорением роста фолликулов.

Для доказательства образования новых ооцитов в течение половозрелой жизни некоторыми авторами было проведено исчисление количества ооцитов в яичниках крысы (Arai, 1920; Swezy, 1933; Slater a. Dornfeld, 1945). Однако полученные результаты не дали окончательного представления о возможности образования новых ооцитов.

Цукерман (Zuckerman, 1951), изучая вопрос исчисления ооцитов в яичниках, пришел к убеждению, что этот метод не дает статистической достоверности, на основании которой можно было бы предположить новообразование ооцитов в яичниках взрослых животных.

Ряд исследователей (Brambell, Parkes a. Fielding, 1927a, b; Brambell a. Parkes, 1927, Brambell, Fielding a. Parkes, 1928) при помощи различных экспериментальных методов задался целью изучить проблему оогенеза в постэмбриональной и постубертальной жизни у млекопитающих. Ими была произведена полная стерилизация яичника мышей при помощи рентгеновских лучей в конце эмбрионального периода жизни, перед наступлением полового созревания и в половозрелом возрасте. При этом все молодые ооциты дегенерировались и исчезли в течение первых часов после облучения. Большие ооциты у взрослых животных дегенерировались более медленно.

Из них только небольшое количество достигало полного созревания и овуляции.

Половозрелые животные, спаренные после облучения, 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 их яичники оказались совершенно лишенными ооцитов. Эстральный цикл у стерильных животных продолжался до тех пор, пока ткань яичника сохраняла функциональную способность.

При этом альтерации в покровном зачатковом эпителии не обнаруживалось. У облученных неполовозрелых животных зачатковый эпителий пролиферировал в два последующих эпителиальных тяжа. У животных, забитых более чем через пять месяцев после облучения, яичники оставались стерильными. Новообразование зачатковых клеток в них не обнаруживалось.

На основании этих данных авторы приходят к выводу, что после полового созревания в яичниках мышей новообразование ооцитов не имело места.

К аналогичным выводам пришли также Геллер (Geller, 1930), Гентер (Genther, 1931) и Дезев (Desaive, 1940, 1941).

Феномен регенерации яичника после двусторонней овариотомии широко известен в гинекологической практике. Работы, проведенные в этом направлении (Davenport, 1925; Parkes, Fielding a. Brambell, 1927; Hanson a. Heys, 1927; Haterius, 1928; Pencharz, 1929), 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, как обычно, гипертрофии небольших тканевых фрагментов яичника, оставшихся после операции. Однако это объяснение не было удовлетворительным. На основании исследований Крон (Kohn, 1951) считает, что яичниковая ткань не обязательно возникает из ранее существующих фрагментов этого органа. Он допускает, что зачатковые клетки, содержащиеся в регенированной ткани, могли возникнуть из экстрарегиональных первичных зачатковых клеток, сохранившихся в инертном состоянии в смежной соматической ткани и часто образующих островки, состоящие из ткани яичника.

Другие авторы (Lipschütz, 1925, 1928; Lipschütz, a. Voss, 1925) показали, что при частичной овариотомии новообразование ооцитов не имеет места.

Эти исследования не дали окончательного ответа на поставленный вопрос, ввиду противоречивости выводов, сделанных разными авторами.

Другие исследователи обратили внимание на регенеративную способность зачаткового эпителия, изучение которого, как они полагали, внесет определенную ясность в проблему новообразования ооцитов.

Так, Бутшер (Butcher, 1932), позднее Мартынович (Martinovitch, 1934a, в) утверждали, что перевязка сосудов 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 Педерсону (Latta a. Pederson, 1944) удалось

прижизненно окрасить клетки зачаткового эпителия у крысы путем введения чернил (китайской туши) в капсулу яичника. Авторы заявляют, что частицы краски могут быть выявлены последовательно в ооцитах и фолликулярных клетках. Они считают, что это обстоятельство говорит о возможности их происхождения из поверхностных клеток зачаткового эпителия.

Вероятность образования зачатковых клеток в течение взрослой жизни наблюдали некоторые авторы при половом метаморфозе у амфибий и птиц. Так, Фут и Витчи (Foote a. Witschi, 1939) нашли, что личинка женского пола *Rana Calmitans* может быть преобразована в самца путем введения тестостерона пропионата. В течение этого метаморфоза в яичниках все ооциты дегенерируют, выжившие оогонии включаются в образовавшиеся половые тяжи и преобразуются в сперматогонии. Возникновение мужских зачатковых клеток и сперматических канальцев в яичниках, преобразованных в яички, гистологически было исследовано Фелом (Fell, 1923) у кур, Брамбелем и Марианом (Brambell a. Maggiani, 1929) у голубей.

В более современных исследованиях Хофлигер (Hofliger, 1948), Генриксон и Раякоски (Henricson a. Rajakoski, 1959) отрицают возможность образования новых ооцитов у взрослых животных.

Таким образом, вышеприведенные данные показали, что большое количество экспериментальных исследований, с различными методическими вариантами, у многих видов млекопитающих недостаточно убедительны для утверждения возможности новообразования половых клеток из зачаткового эпителия яичника в их постэмбриональной и продуктивной жизни.

Лишь в работах Фута и Витчи, Фела, Мариана и Брамбея, показавших возникновение полового метамор-

фоза у амфибий и птиц, косвенно указывается на вероятность оогенеза из зачаткового эпителия у взрослых позвоночных.

Этому вопросу и посвящен настоящий раздел наших исследований.

СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

РЕАКЦИЯ ПОКРОВНОГО ЗАЧАТКОВОГО ЭПИТЕЛИЯ ЯИЧНИКА ПТИЦЫ НА ВОЗДЕЙСТВИЕ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ

Для выяснения характера реакции покровного зачаткового эпителия на различные дозы ионизирующей радиации были подвергнуты микроскопическому анализу срезы из яичников птиц, подвергнутых однократному тотальному облучению в возрасте 82, 112 дней. Первые — забивались начиная с 6-го месяца после облучения, вторые — на 15-м месяце.

Условия облучения птиц были следующие: напряжение 187 кв, сила тока 20 ма, фильтры 0,1 мм Al и 0,5 мм Cu; фокусное расстояние 50 см, мощность дозы 27 р/м.

Облучение проводилось дозами в 4, 12, 20, 100, 300 и 500 р.

Реакция покровного зачаткового эпителия яичника птицы на облучение дозами в 4, 12 и 20 р

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, тогда как в норме свободная поверхность яичника покрыта уже недейтельным зачатковым эпителием, состоящим из мелких уплощенных эпителиальных клеток (рис. 1). Эти клетки тесно прилегали друг к другу, имели чаще кубическую форму, густую сильноокрашенную протоплазму,

содержащую большое количество гранул, интенсивно принимающих окраску гематоксилином. Их ядра располагались в центре клеток, они интенсивно воспринимали окраску гематоксилином.

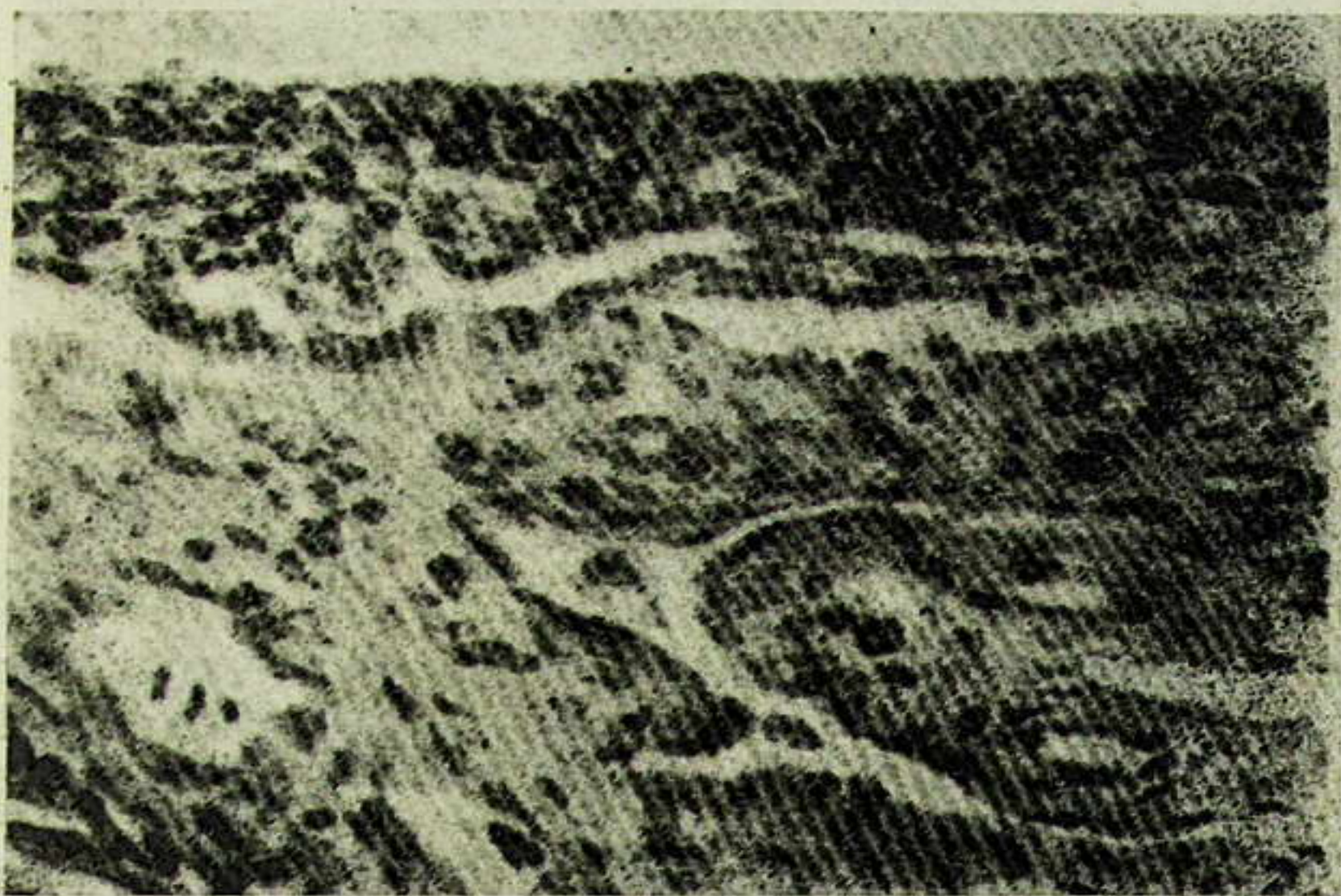


Рис. 1. Фрагмент нормального яичника. Свободная поверхность покрыта уже недейтельным зачатковым эпителием, состоящим из мелких уплощенных эпителиальных клеток. Гематоксилин-эозин. Ок. 15, об. 40

Среди последних замечались более крупные клетки, приобретшие амебовидную форму, находящиеся в процессе миграции в направлении атретического фолликула, на поверхности которого они находились (рис. 2).

В других случаях обнаруживалось погружение в белочную оболочку одиночных гипертрофированных клеток покровного зачаткового эпителия. Их ядра увеличивались в размерах, приобретали округлую форму; они содержали небольшое количество хроматина.

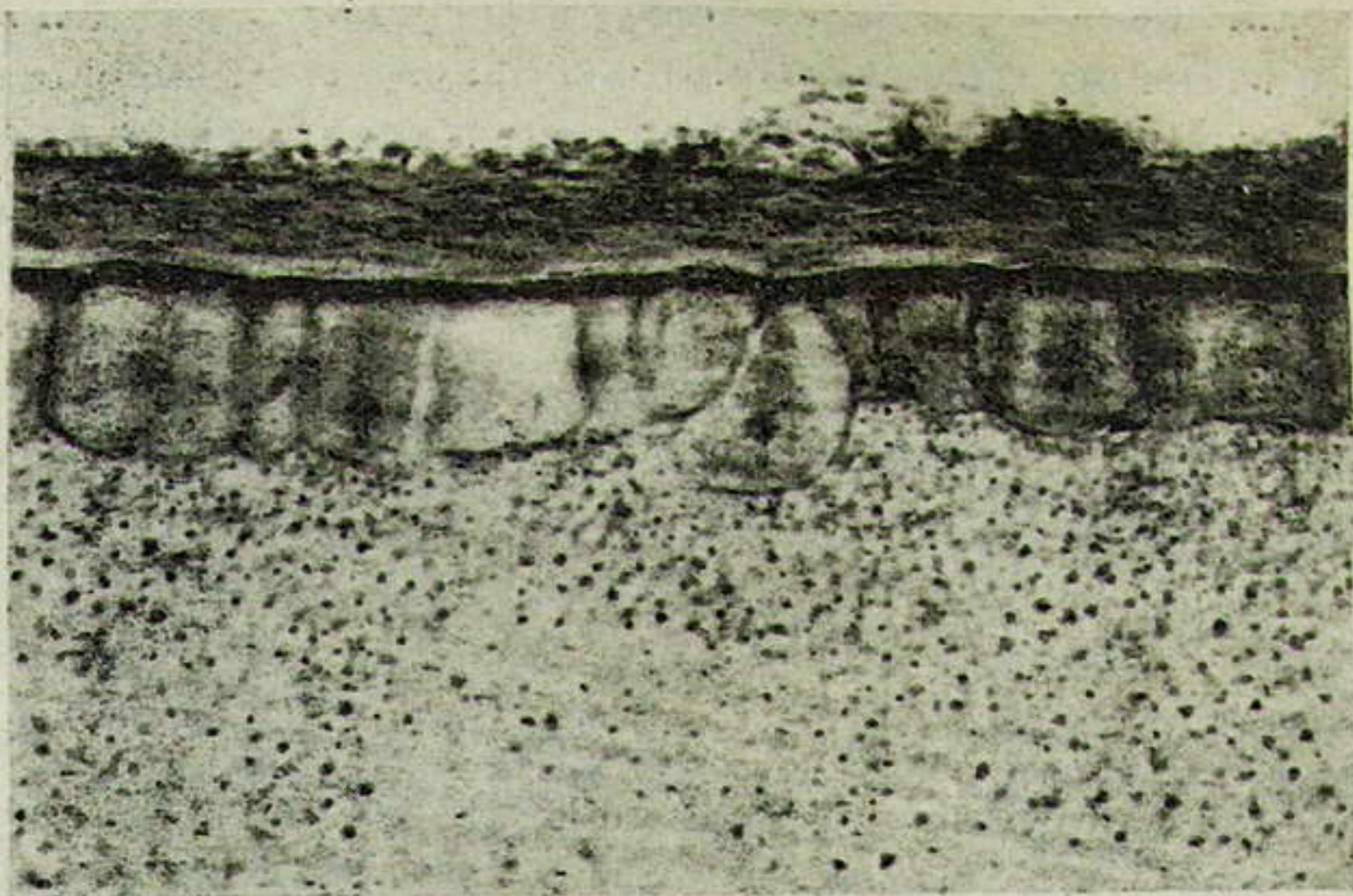


Рис. 2. Гипертрофия клеток покровного зачаткового эпителия. Миграция гипертрофированной клетки. На 15-м месяце после облучения дозой в 12 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 15, об. 40.

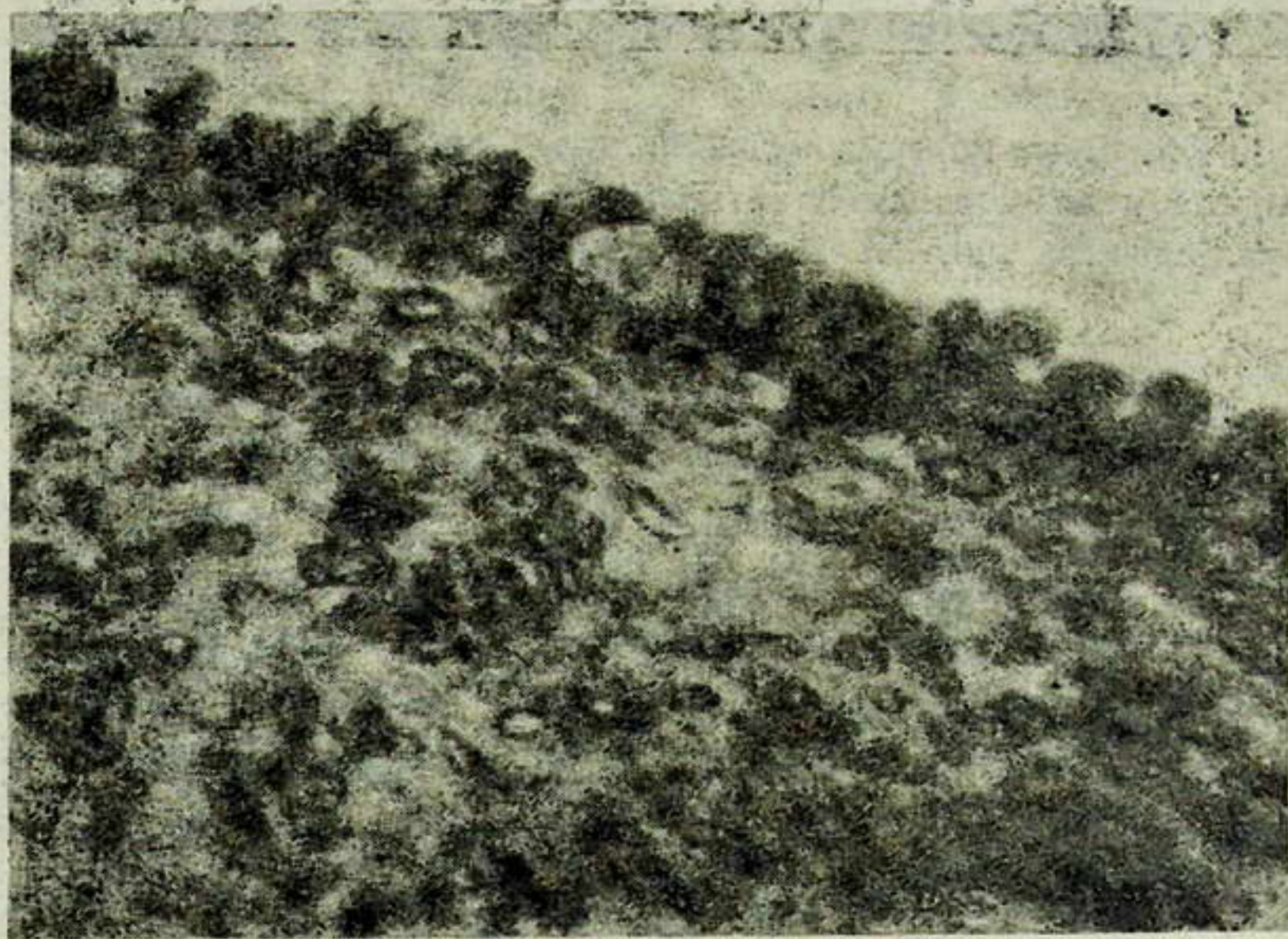


Рис. 3. Погружение в белочную оболочку одиночных гипертрофированных клеток покровного зачаткового эпителия. На 8-м месяце после облучения дозой в 20 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 15, об. 40.

Цитоплазма этих новообразованных половых клеток была светлой, с нечеткими контурами (рис. 3).

На других препаратах обнаруживались 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, состоящие лишь из клеточных мембран, по-видимому, вследствие имеющей место миграции новообразованных гоноцит (рис. 4).

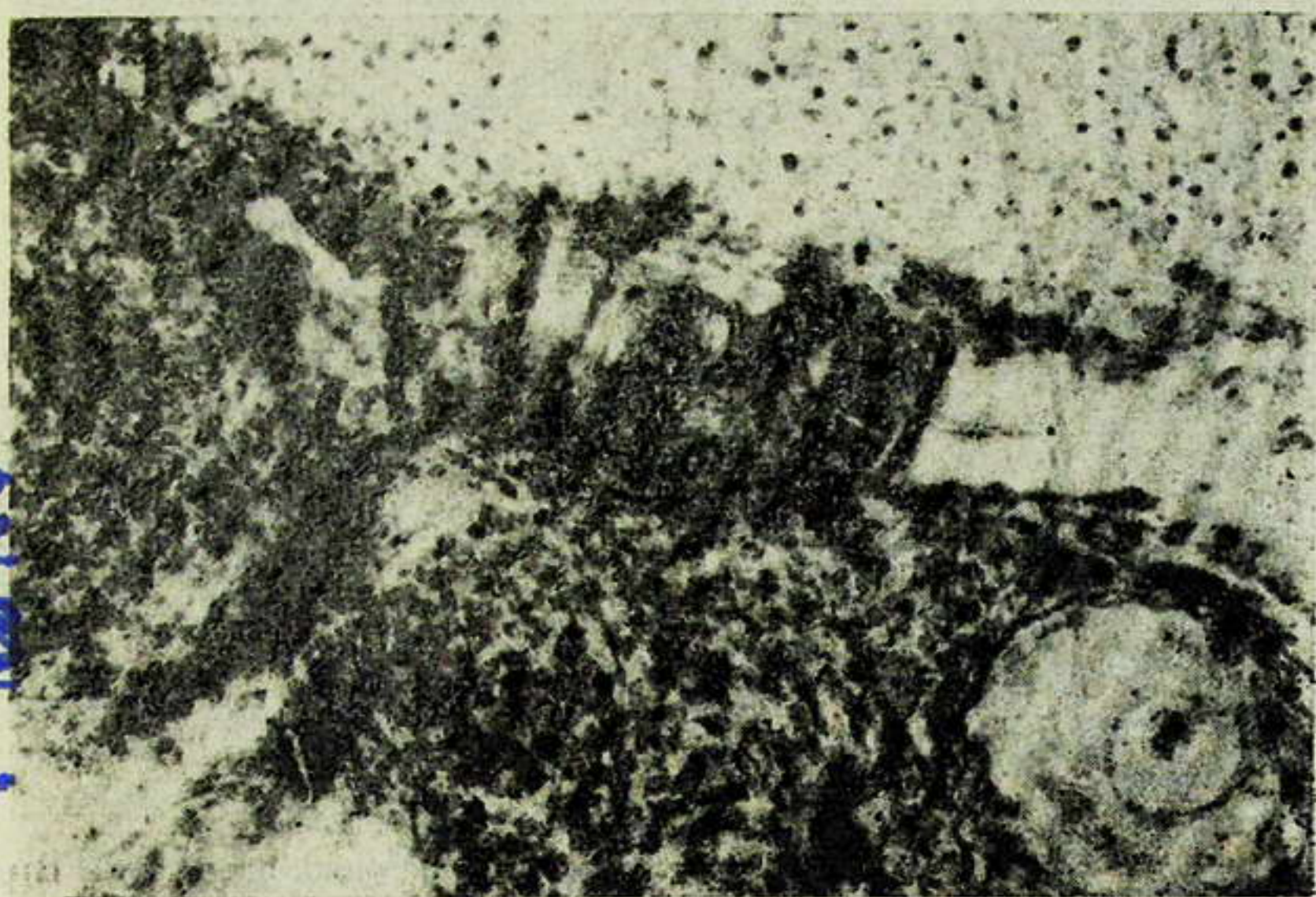


Рис. 4. Погружение в корковую строму эпителиальных тяжей, состоящих из гипертрофированных клеток покровного зачаткового эпителия. На 15-м месяце после облучения дозой в 12 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 40.

Эти изменения покровного зачаткового эпителия чаще всего локализовались в непосредственной близости

больших атретических фолликулов, на их периферической поверхности.

Более поздние стадии первой фазы оогенеза обнаруживались в ряде других случаев. 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. Они имели нежную мембрану, содержали небольшие зернышки хроматина (рис. 5).

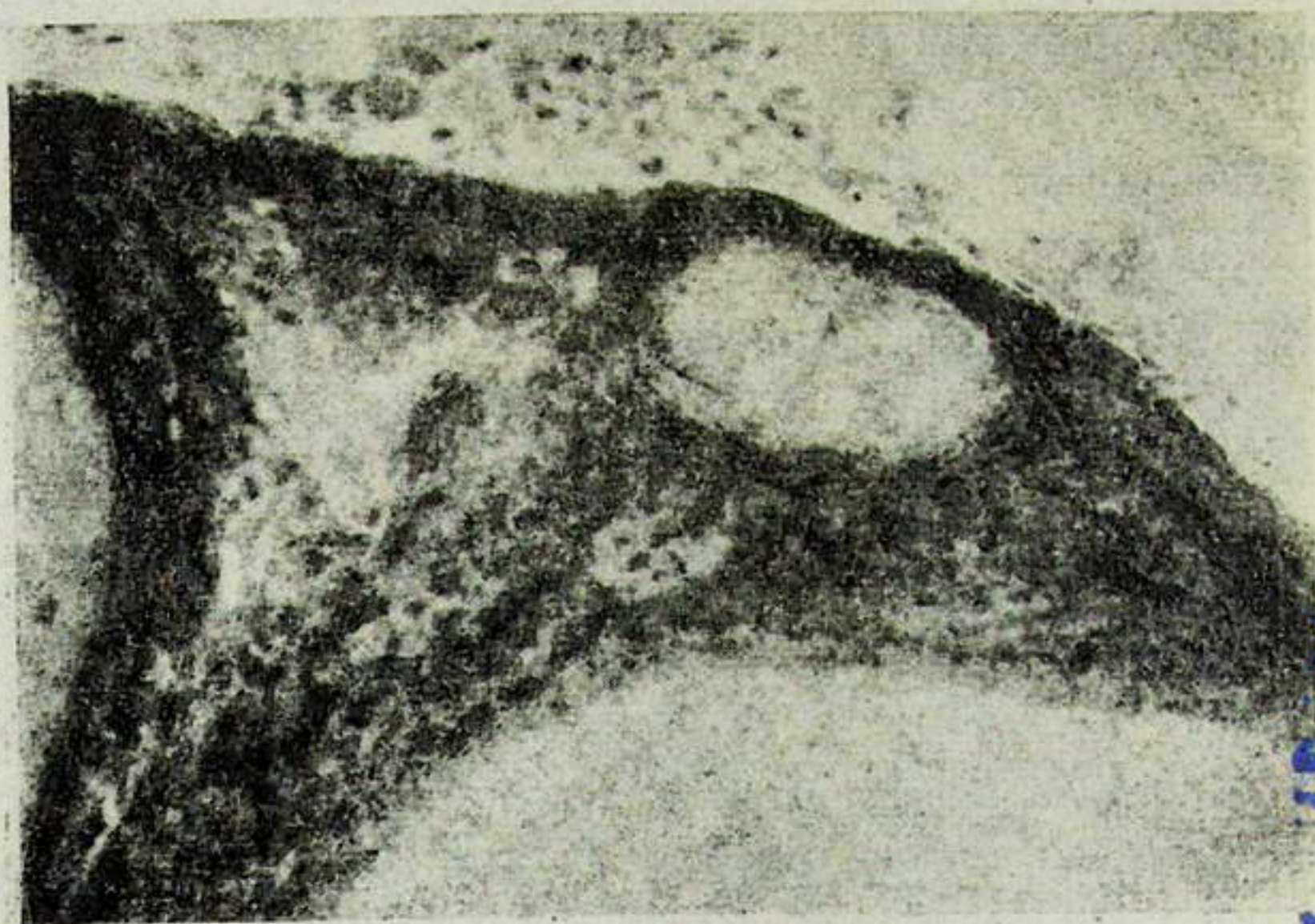


Рис. 5. Образование, аналогичное с пфлюгеровскими мешками. Видны два крупных ядра. На 15-м месяце после облучения дозой в 20 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 40.

Аналогичные образования обнаруживались и на ряде других препаратов, но уже содержали 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 (рис. 6).

В других случаях обнаруживались мешки, содержащие новообразованные ооциты, которые разделялись разрастающимися клетками фолликулярного эпителия на примордиальные фолликулы (рис. 7).

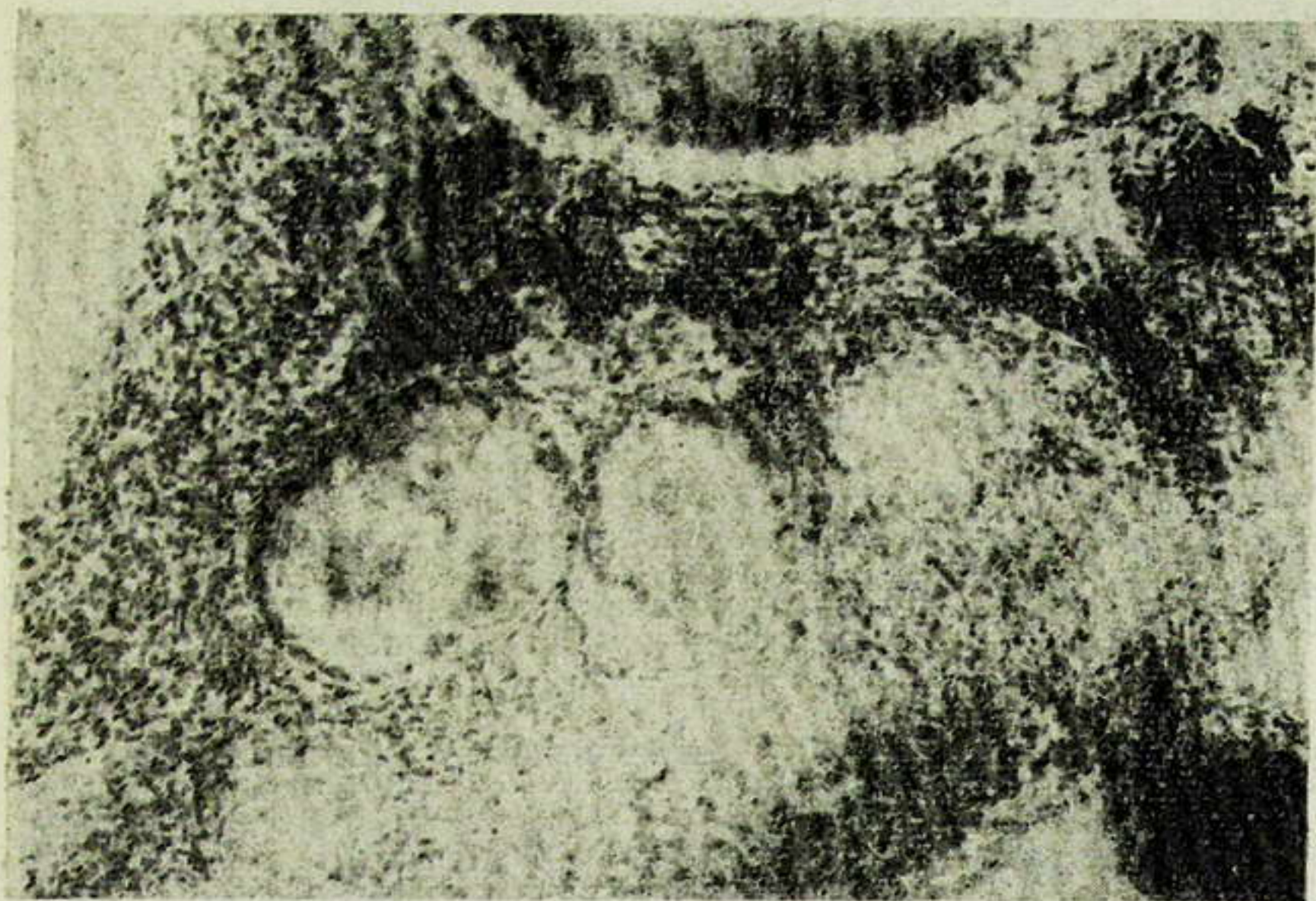


Рис. 6. Пфлюгеровский мешок, содержащий три новообразованные половые клетки. На 10-м месяце после облучения дозой в 20 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 20.

Помимо этого, на препаратах отмечались зоны из коркового вещества, содержащие большое количество молодых примордиальных фолликулов. Они тесно располагались в три, четыре ряда и отграничивались друг от друга чаще всего одним слоем плоских эпителиальных клеток (рис. 8, 9 и 10).

Большинство этих молодых примордиальных фолликулов были одинаковой величины, с нормальным строением. Молодые ооциты были окружены фолликулярным

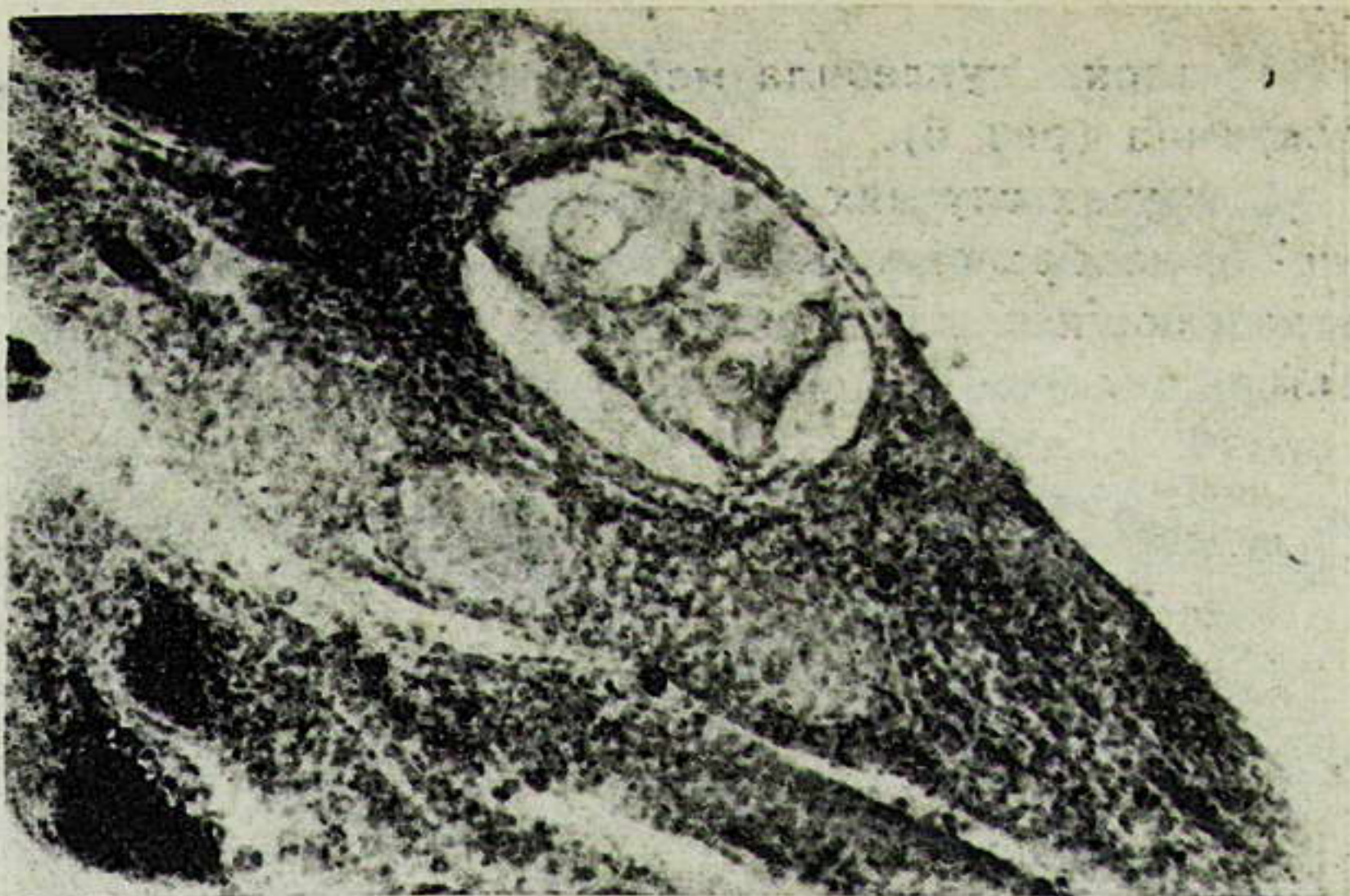


Рис. 7. Пфлюгеровский мешок. Новообразованные ооциты разделяются разрастающимися клетками фолликулярного эпителия на примордиальные фолликулы. На 9-м месяце после облучения дозой в 4 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 20.

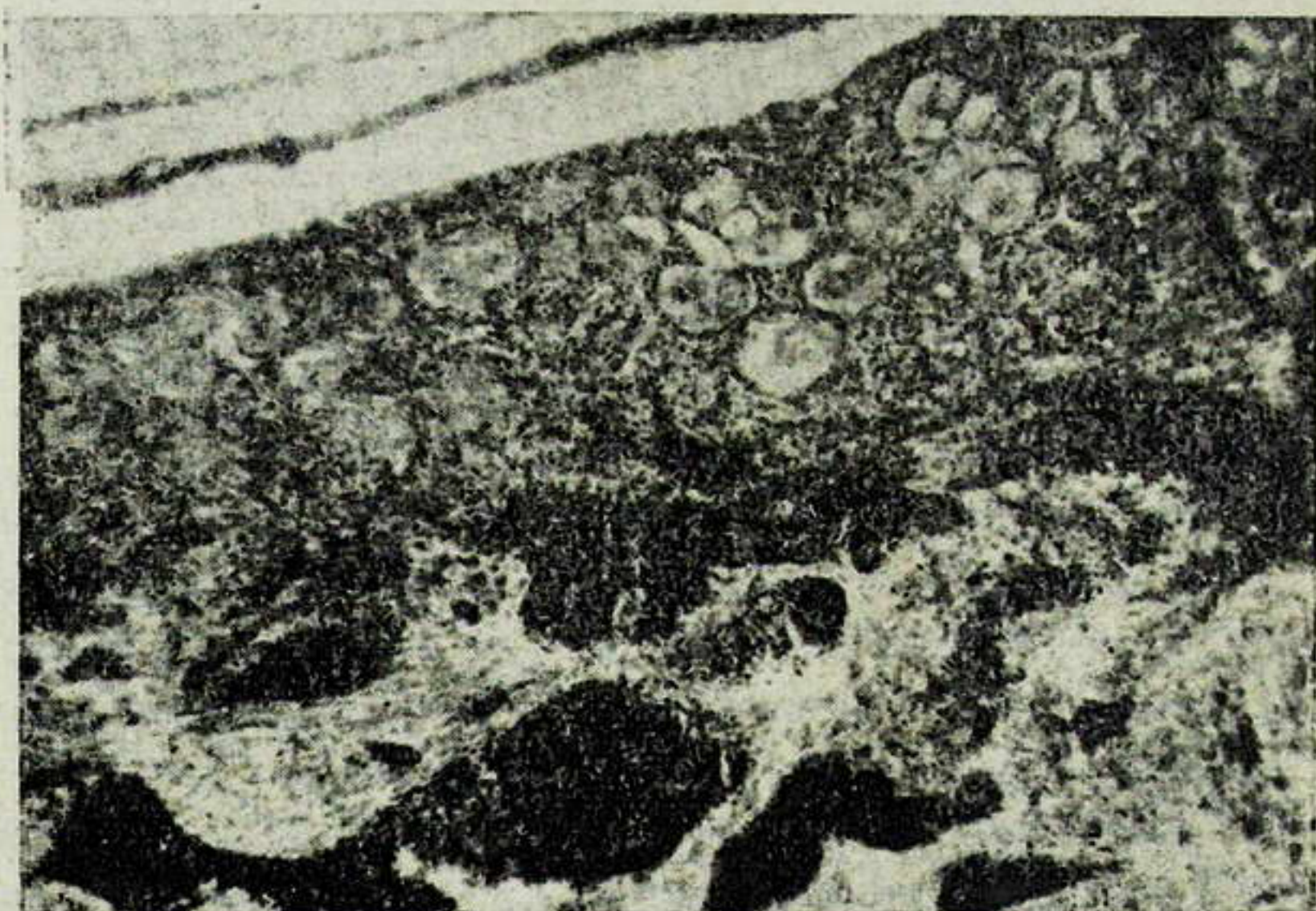


Рис. 8. Часть корксового вещества с молодыми (нормальными и необычными) примордиальными фолликулами. На 9-м месяце после облучения дозой в 4 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 10.

кольцом, состоящим из одного слоя плоских эпителиальных клеток.

В ряде из них ядра находились в центре ооцита, в других—располагались несколько эксцентрично. Они имели округлую пузыревидную форму, мембрана их ядер вырисовывалась четко. В центре ядра отмечалось наличие хроматина, состоящего из мелких бледноокрашенных зернышек, окруженных светлой нуклеоплазмой. Цитоплазма этих молодых ооцитов была слабо эозинофильной.

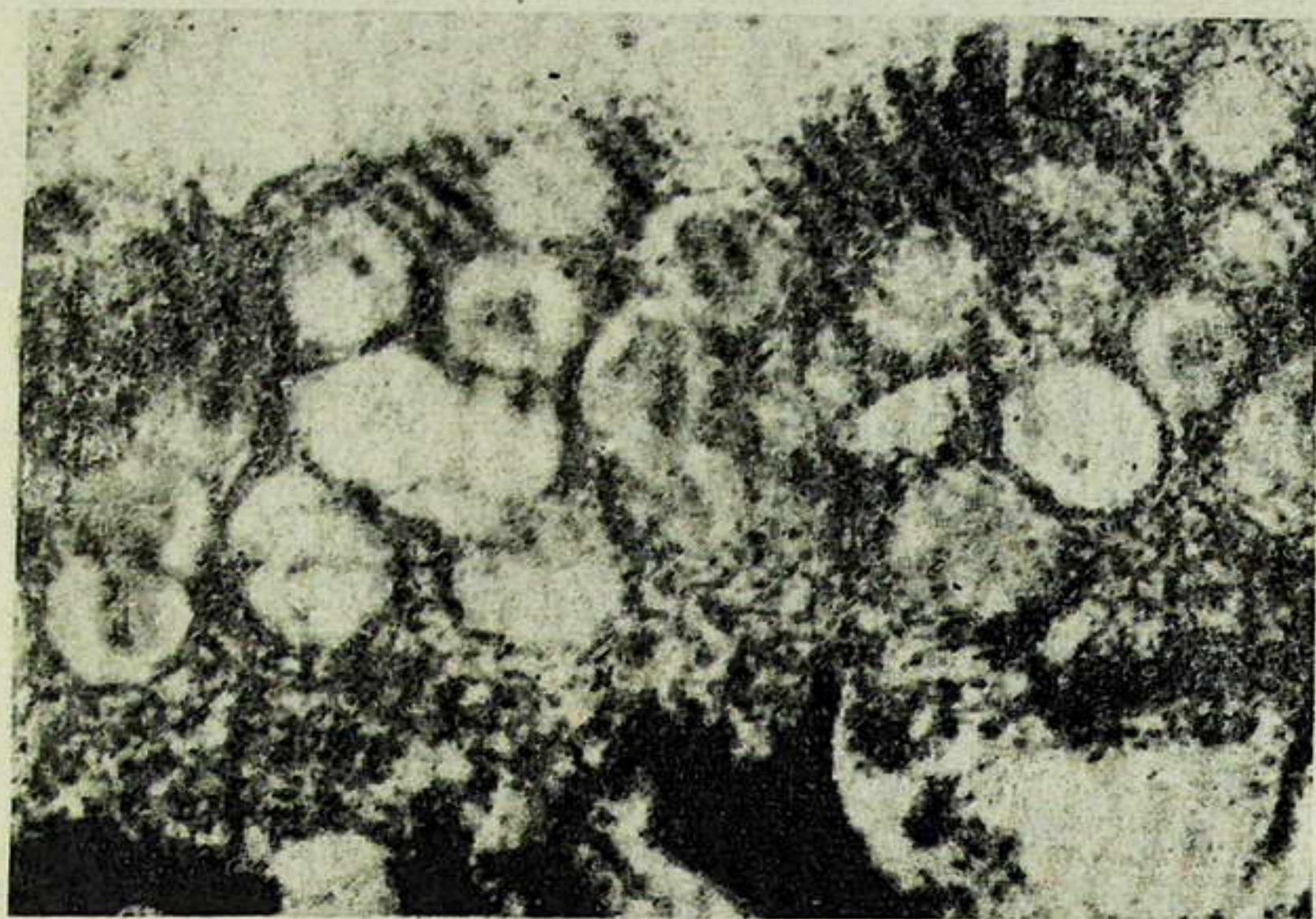


Рис. 9. Участок яичника, содержащий большое количество примордиальных фолликулов. На 9-м месяце после облучения дозой в 12 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 20.

Среди большого количества молодых примордиальных фолликулов обнаруживались и экземпляры, находящиеся в состоянии атрезии.

Сосуды, находящиеся в строме коркового и мозгового слоев, были гиперемированы.

Реакция покровного зачаткового эпителия яичника на облучение дозами в 100, 300 и 500 р

При дозе облучения в 100, 300 и 500 р вышеописанные изменения покровного зачаткового эпителия (гипертрофия и пролиферация) в яичниках птиц встречались значительно реже, чем при предыдущих дозах облучения.

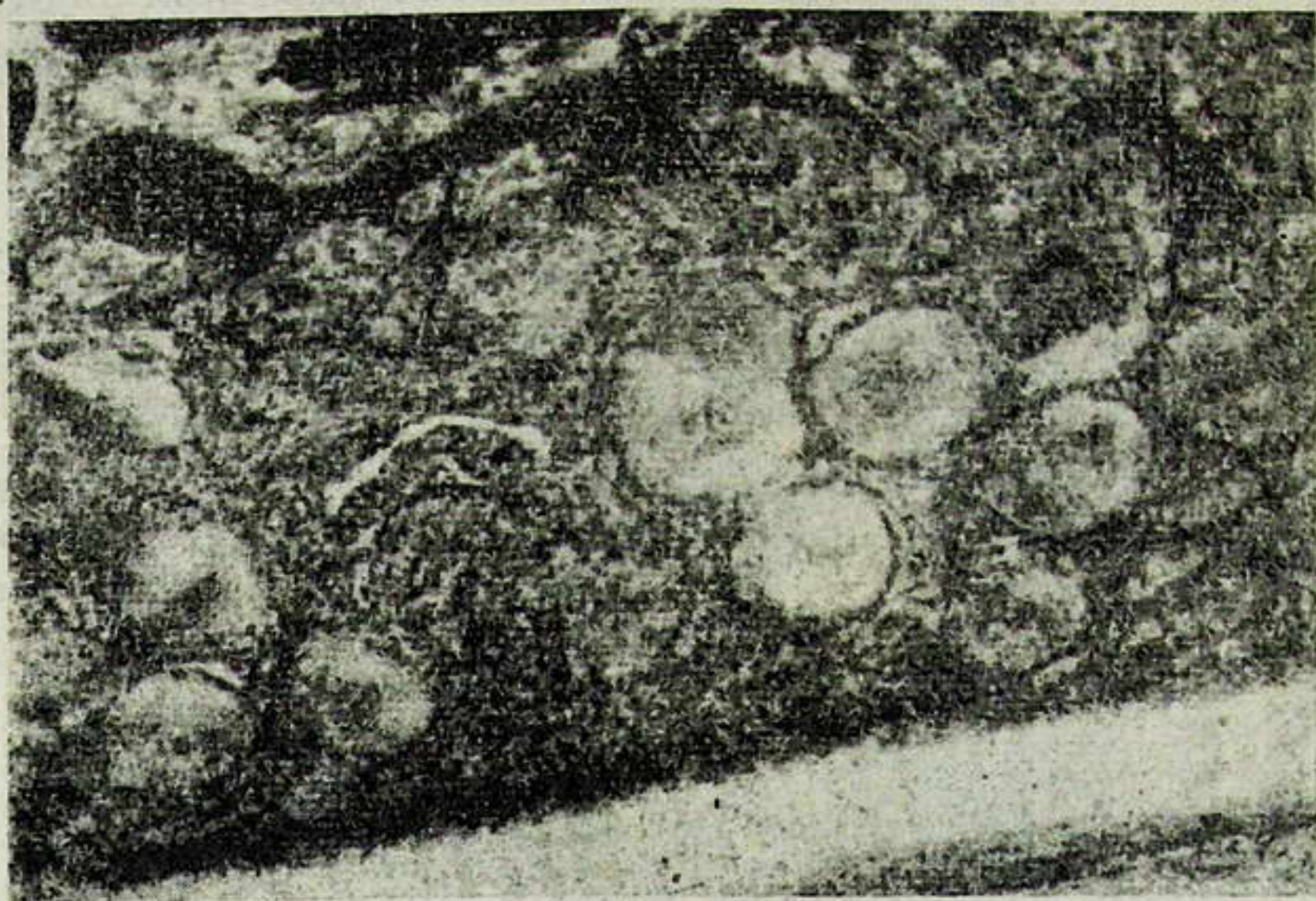


Рис. 10. Фрагмент коркового вещества со значительным количеством примордиальных фолликулов и гиперемизированных сосудов. На 7-м месяце после облучения дозой в 20 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 20.

В зонах яичника с пролиферацией и гипертрофией клеток зачаткового эпителия редко встречались фолликулы, сохранившие нормальное строение. Большая часть молодых примордиальных фолликулов находилась в состоянии атрезии (рис. 11 и 12).

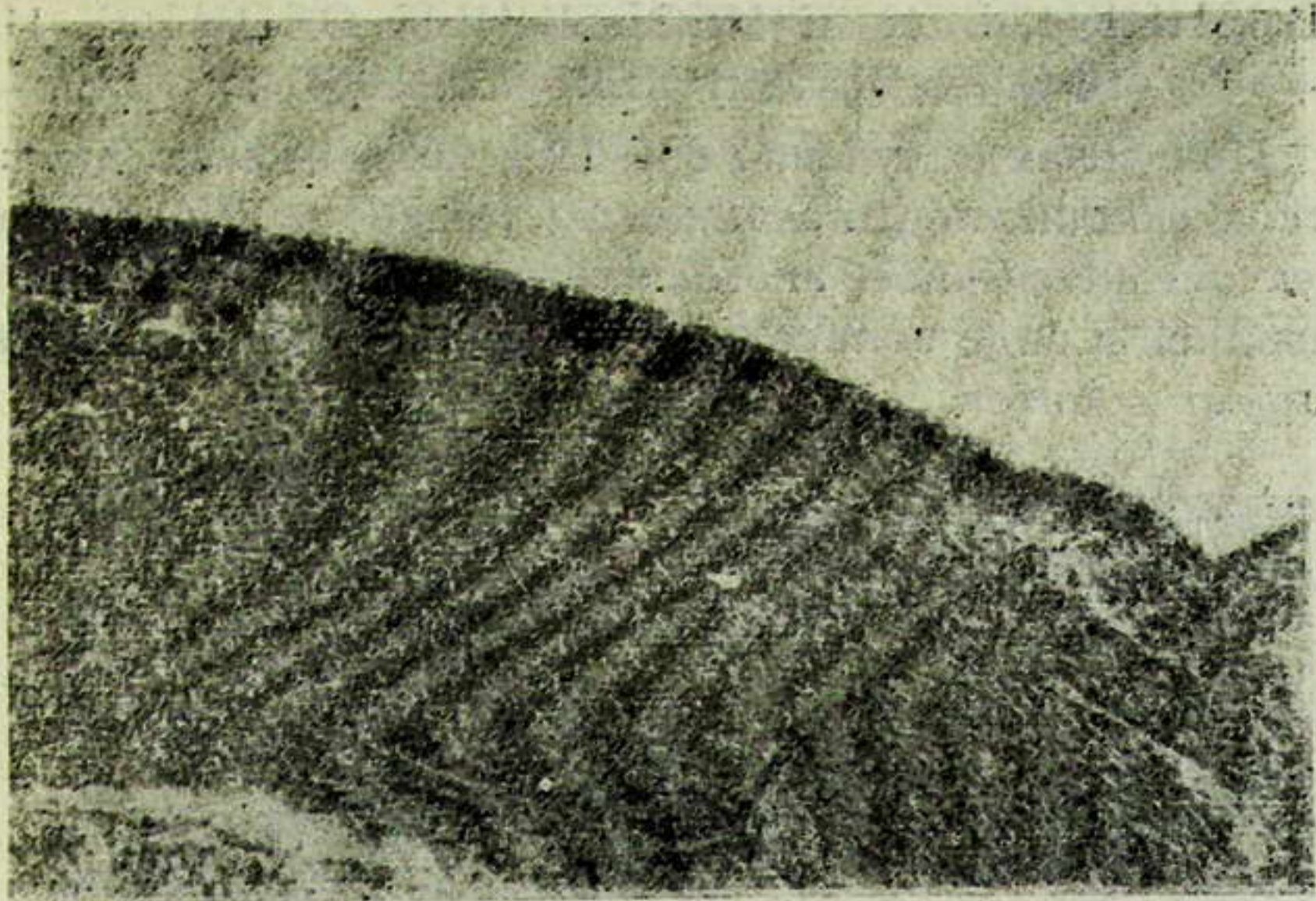


Рис. 11. Участок поверхности яичника с гипертрофией и пролиферацией группы клеток покровного зачаткового эпителия. На 11-м месяце после облучения дозой в 300 р. Ок. 15, об. 40.

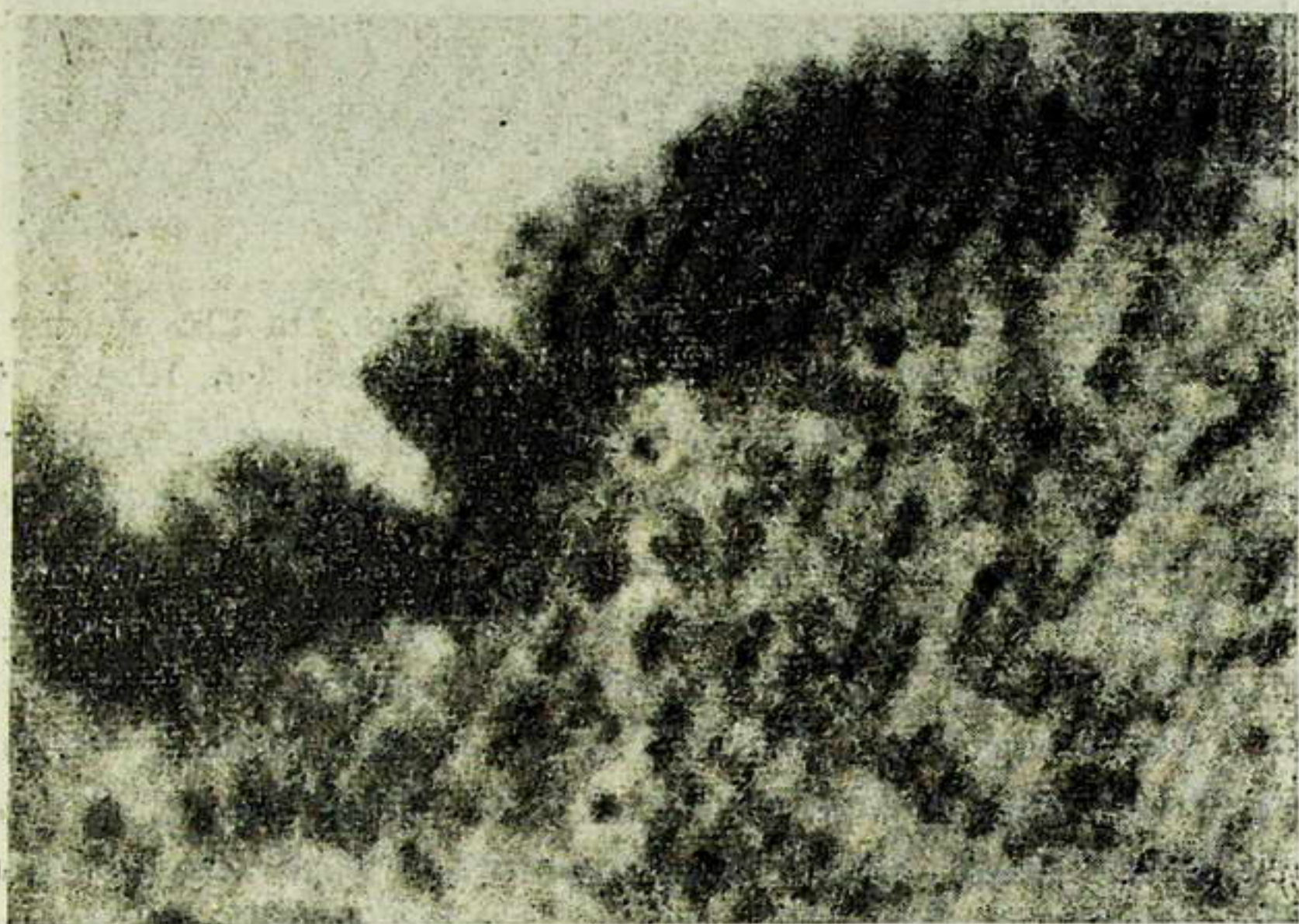


Рис. 12. Поверхность яичника с гипертрофией и пролиферацией клеток покровного зачаткового эпителия. Над белочной оболочкой крупное ядро. 15-й месяц после облучения дозой в 500 р. Ок. 15, об. 40.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ НЕОБЫЧНЫХ ООЦИТОВ И ФОЛЛИКУЛЯРНЫХ СТРУКТУР

При дозах облучения в 4, 12 и 20 р, помимо атретических фолликулов, находились также и фолликулы, имеющие необычное, аномальное строение. Они обнаруживались в виде полиовулярных фолликулов и полинуклеарных ооцитов.



Рис. 13. Биовулярный примордиальный фолликул. На 12-м месяце после облучения дозой в 12 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 10.

Некоторые из аномальных фолликулов содержали по два ооцита (биовулярные), которые были окружены общим кольцом фолликулярного эпителия, состоящим из одного слоя плоских клеток. В этих фолликулах находились два совершенно обособленных ооцита; в каждом из них содержалось по одному ядру, имеющему округлую форму с четкими контурами. В их ядрах содержались зернышки хроматина. Цитоплазма этих ооцитов была мелкозернистой, окрашивалась бледно (рис. 13).

На препаратах обнаруживались и полиовулярные фолликулы, содержащие по три и даже по четыре ооцита.

В ряде из них ооциты располагались линейно, вследствие чего фолликул имел продолговатую форму (рис. 14). Другие полиовулярные фолликулы были овальной формы. Они также содержали по три, а иногда

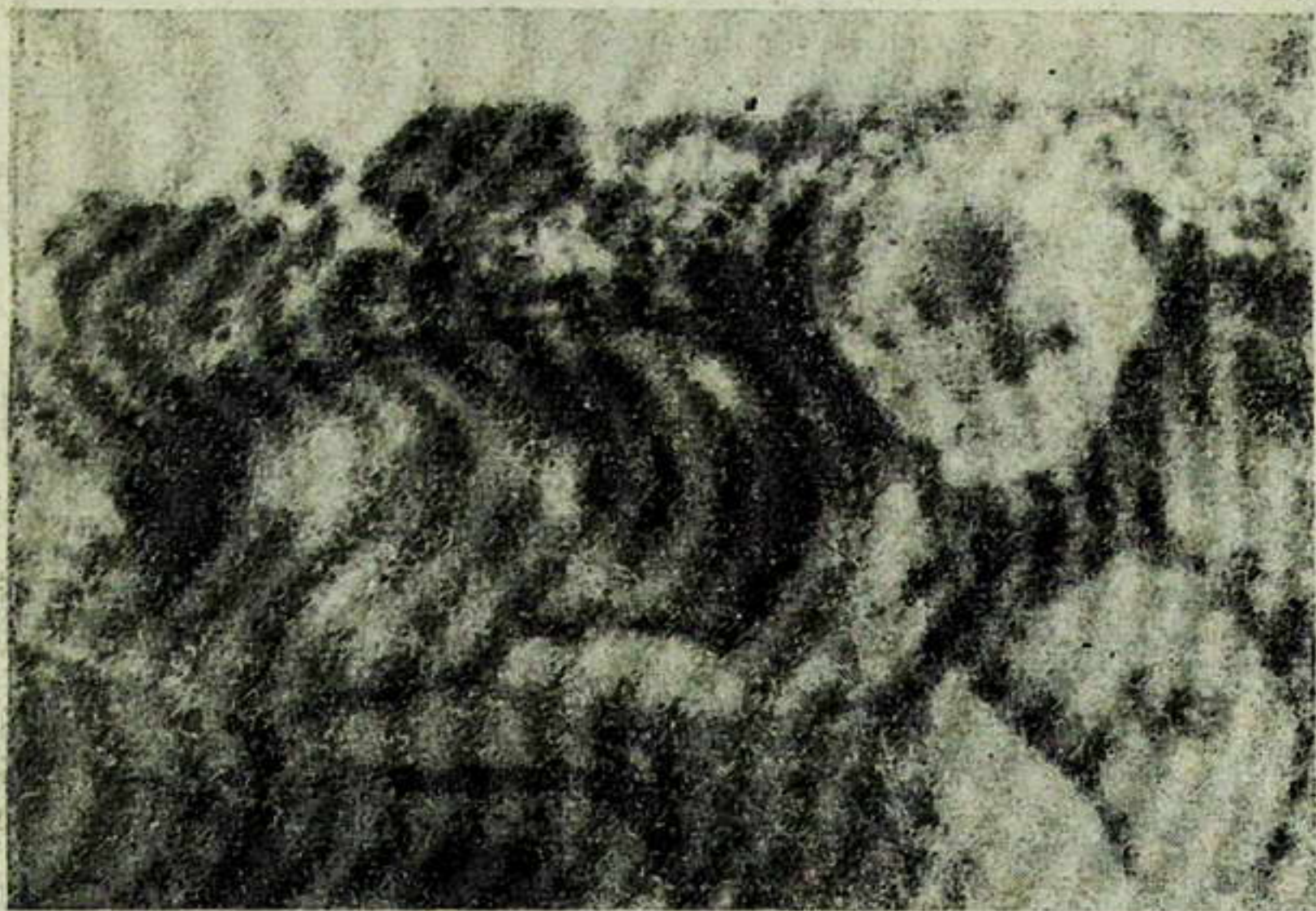


Рис. 14. Триовулярный примордиальный фолликул. Линейно расположенные ооциты. На 9-м месяце после облучения дозой в 4 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 15, об. 40.

и по четыре совершенно обособленных ооцита, с четко видимыми ядрами и мелкозернистой цитоплазмой (рис. 15).

Эти ооциты находились в непосредственном контакте друг с другом. В некоторых случаях между ними имелась эпителиальная перегородка.

Иногда наблюдались фолликулы в виде примордиальных образований, содержащие бинуклеарные и тринуклеарные ооциты. Ядра этих необычных ооцитов

контуривались четко, были почти одного и того же размера. Они располагались эксцентрично, имели округлую форму и содержали хроматин. Цитоплазма этих ооцитов была мелкозернистой, окрашивалась равномерно (рис. 16).

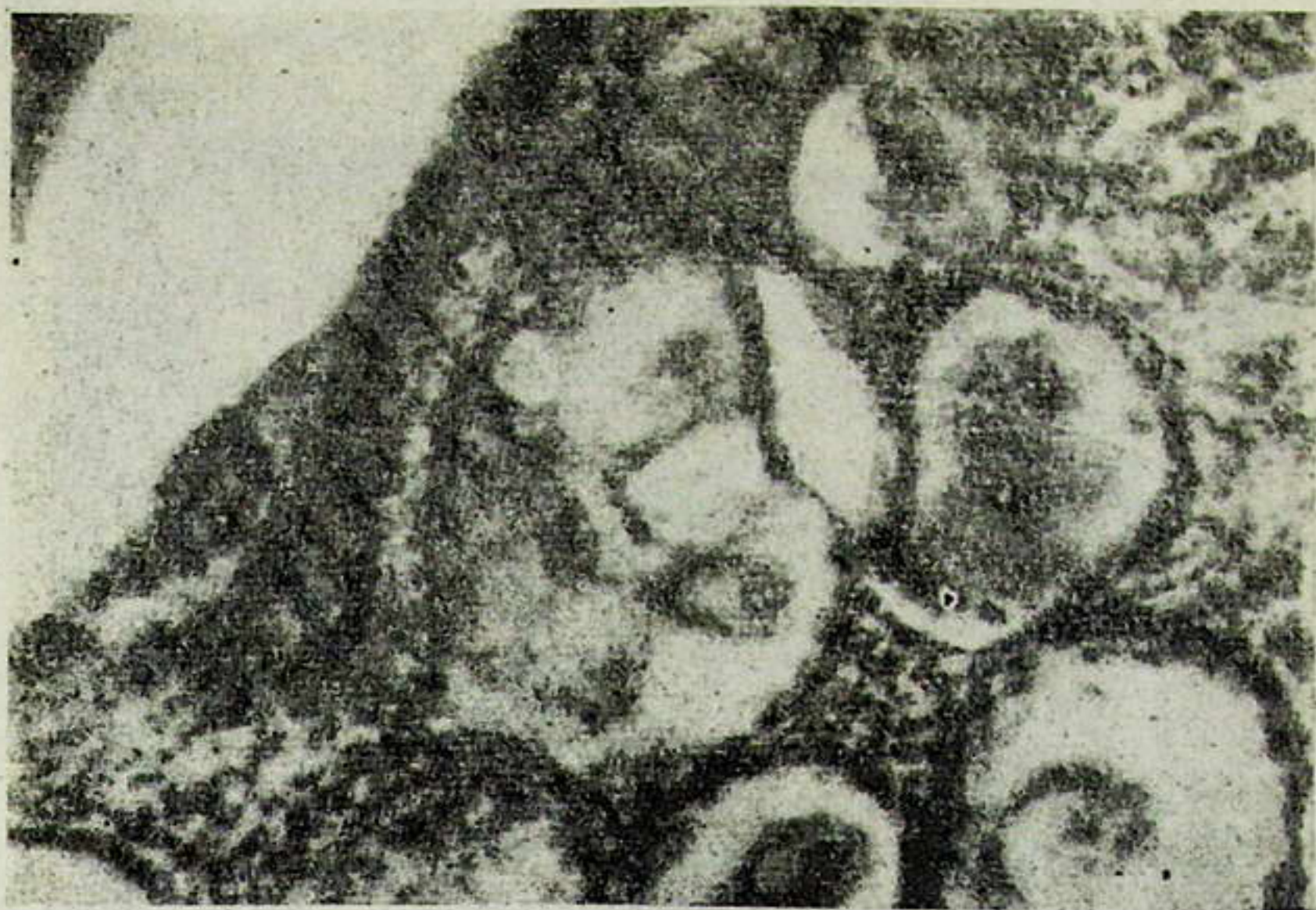


Рис. 15. Полновулярный фолликул, имеющий овальную форму. На 9-м месяце после облучения дозой в 4 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 15. об. 40.

В очень редких случаях обнаруживались более развитые бинуклеарные ооциты, окруженные зернистой оболочкой, состоящей из нескольких слоев уплощенных эпителиальных клеток. Отмечалось также наличие внутренней и наружной оболочек. Их ядра располагались диаметрально симметрично, часто были неодинакового размера и обнаруживали признаки дегенерации. Так.

отмечалось утолщение мембраны одного из них и почти полное исчезновение мембраны второго ядра. В обоих ядрах обнаруживался хроматолиз. Цитоплазма окрашивалась неравномерно, имело место ее сморщивание и образование более темной зоны, граничащей с зернистой оболочкой. В клетках оболочек, окружающих ооцит, признаков дегенерации не наблюдалось (рис. 17).

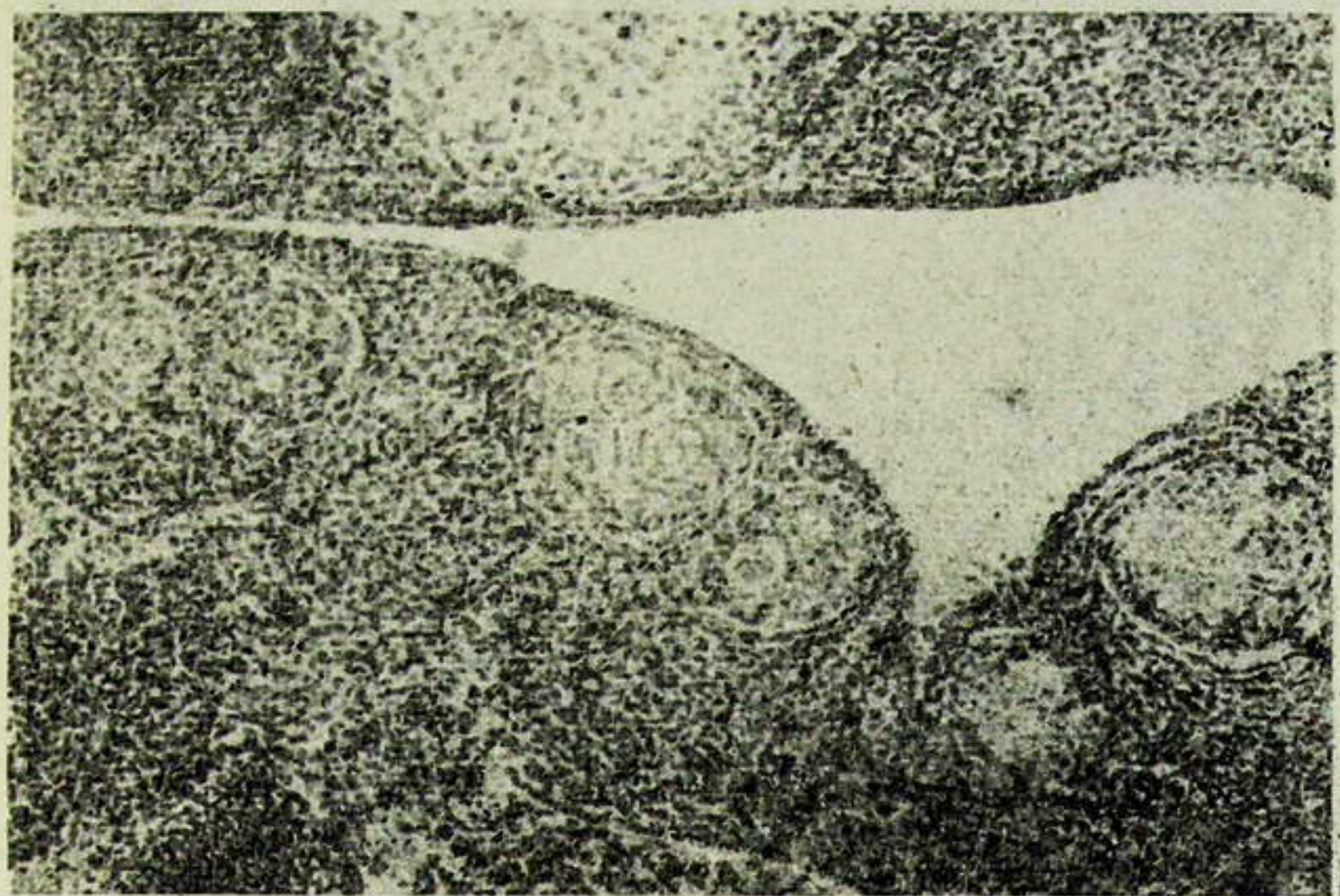


Рис. 16. Примордиальный фолликул, содержащий тринуклеарный ооцит. На 12-м месяце после облучения дозой в 12 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 20.

В редких случаях находились растущие большие фолликулы, окруженные внутренней и наружной оболочками, которые содержали по два четко обособленных ооцита. Они были неодинакового размера; следует при этом отметить, что ооциты были в непосредственном контакте друг с другом и обнаруживали признаки обратного развития. Наблюдалось утолщение ядерных

мембран и хроматолиз. Цитоплазма обоих ооцитов была сморщенной, помутневшей, окрашивались бледно (рис. 18).

При дозах облучения в 100, 300 и 500 р значительно реже отмечались фолликулы, имеющие необычное строение.

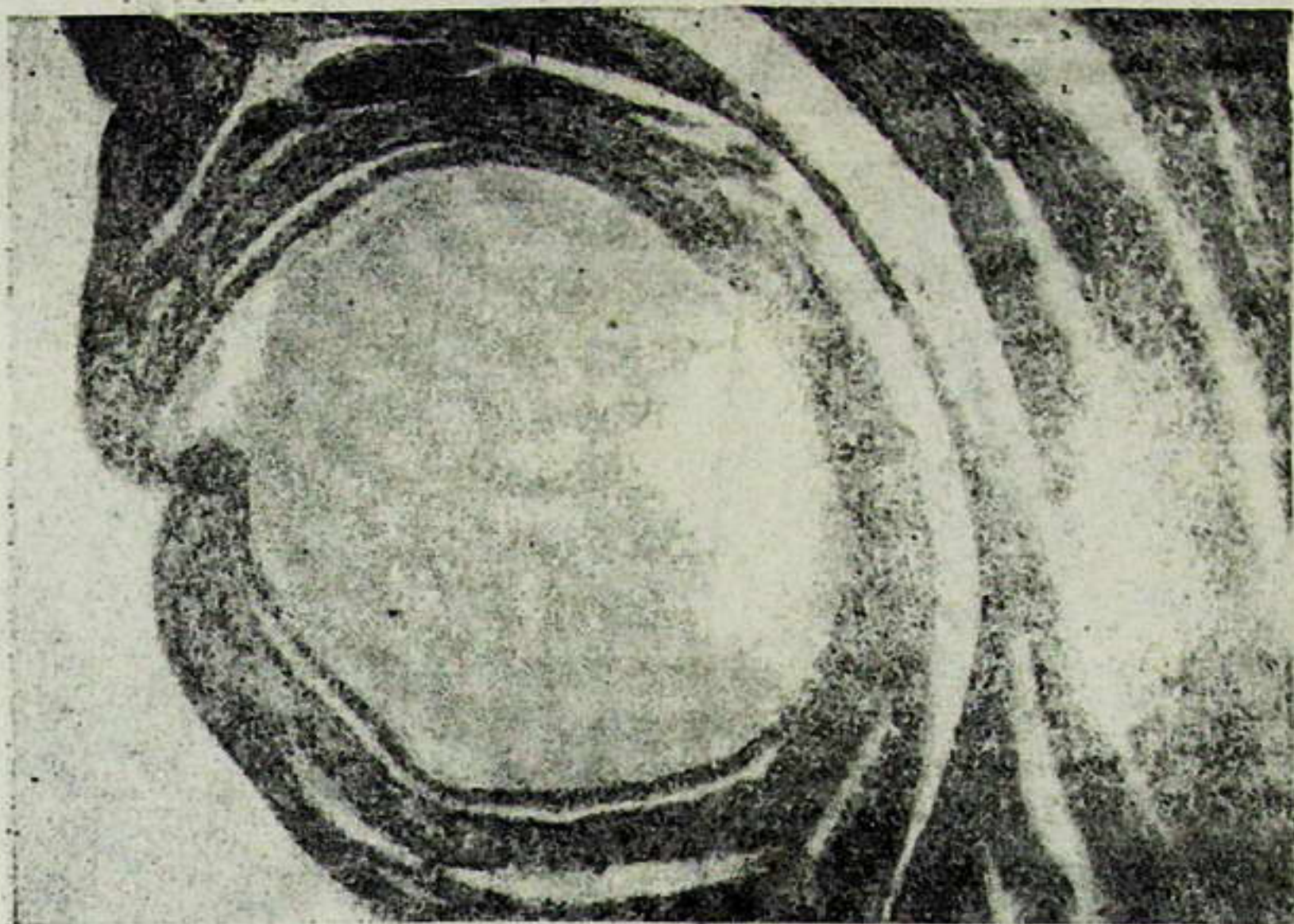


Рис. 17. Большой бинуклеарный ооцит с измененными ядрами и сморщенной цитоплазмой. На 15-м месяце после облучения. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 10.

Необычные ооциты и фолликулярные образования обнаруживались в виде бинуклеарных ооцитов и биовулярных фолликулов, находящихся в стадии примордиального развития.

Встречались фолликулярные образования, которые содержали по два ооцита.

Часто эти необычные фолликулы обнаруживали признаки атрезии. При этом наблюдалась дегенерация

содержащихся в них ооцитов. Ядра последних были измененными: отмечалось частичное или полное исчезновение ядерных мембран, с явлениями хроматолиза. Цитоплазма ооцитов была грубозернистой, окрашивалась неравномерно (рис. 19).

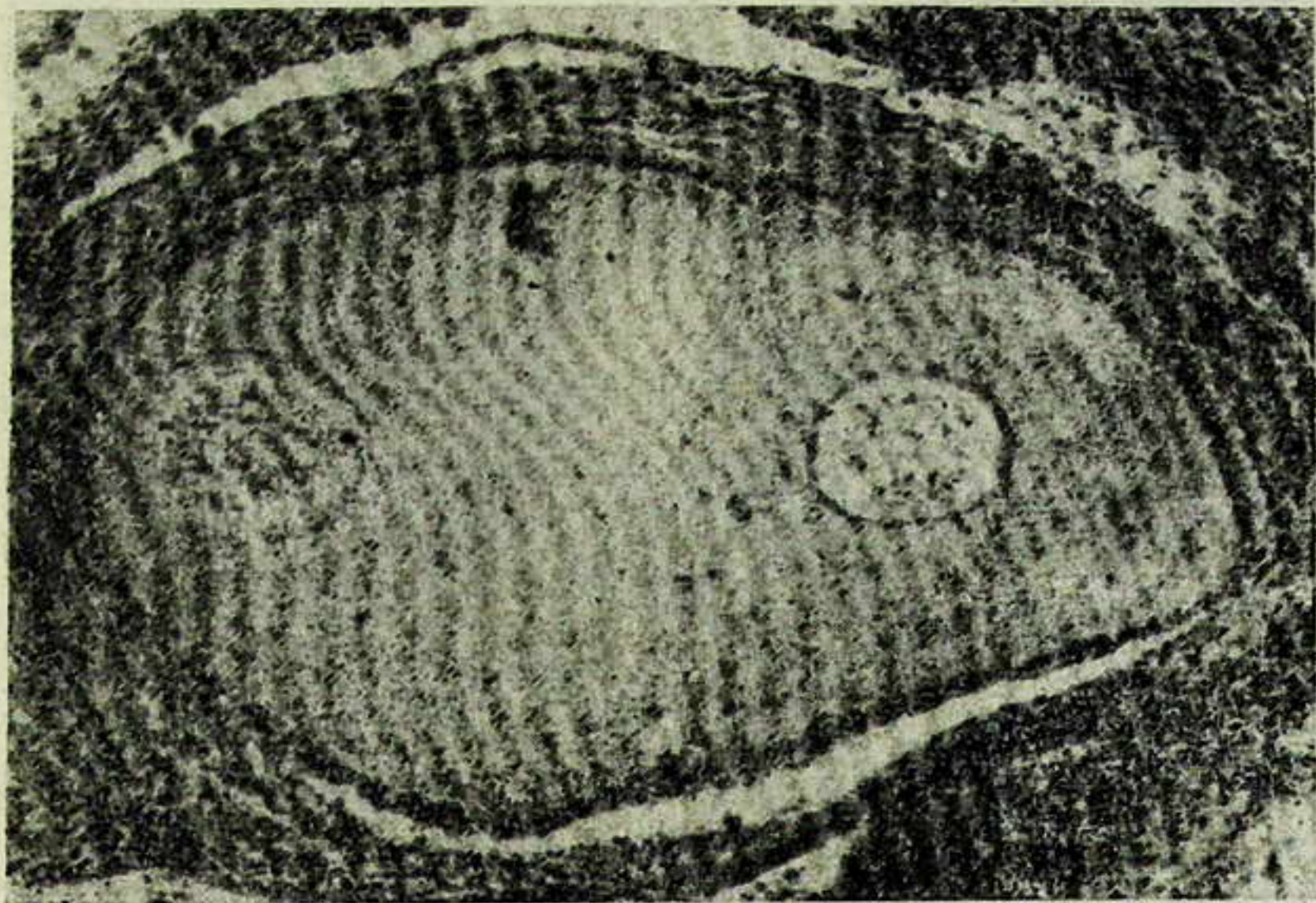


Рис. 18. Большой биовулярный фолликул. На 7-м месяце после облучения дозой в 12 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 10, об. 20.

Иногда на препаратах можно было видеть также аномальные фолликулы, в которых содержались бинуклеарные ооциты (рис. 20 и 21).

В большинстве случаев они обнаруживали признаки альтерации различной степени. В одних из них замечалось частичное исчезновение ядерных мембран и хроматолиз, а в других—их утолщение.

Цитоплазма ооцитов окрашивалась неравномерно, была грубозернистой.

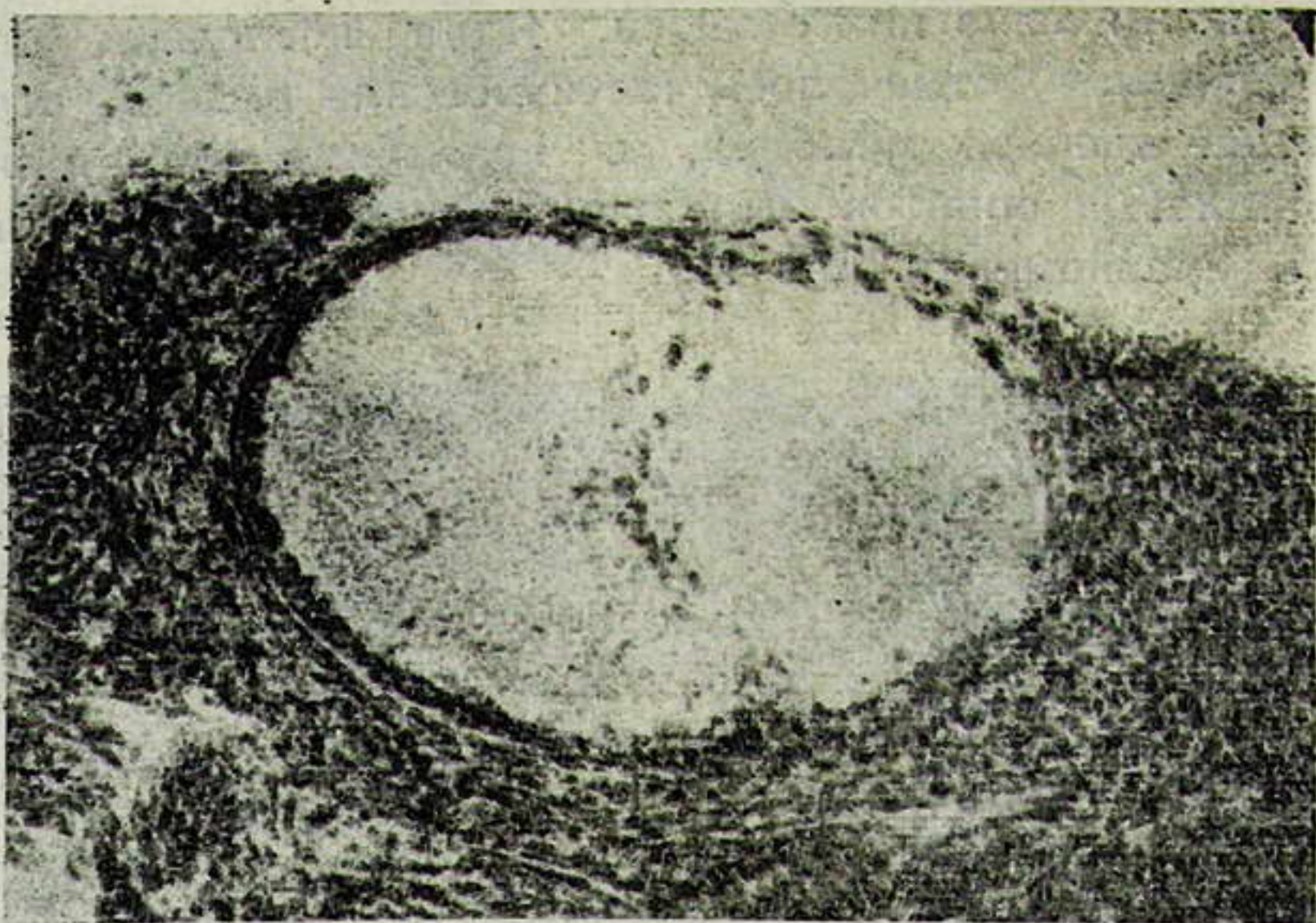


Рис. 19. Бивулярный фолликул в состоянии атрезии. 15-й месяц после облучения дозой в 100 р. Гематоксилин-эозин. Ок. 15, об. 20.

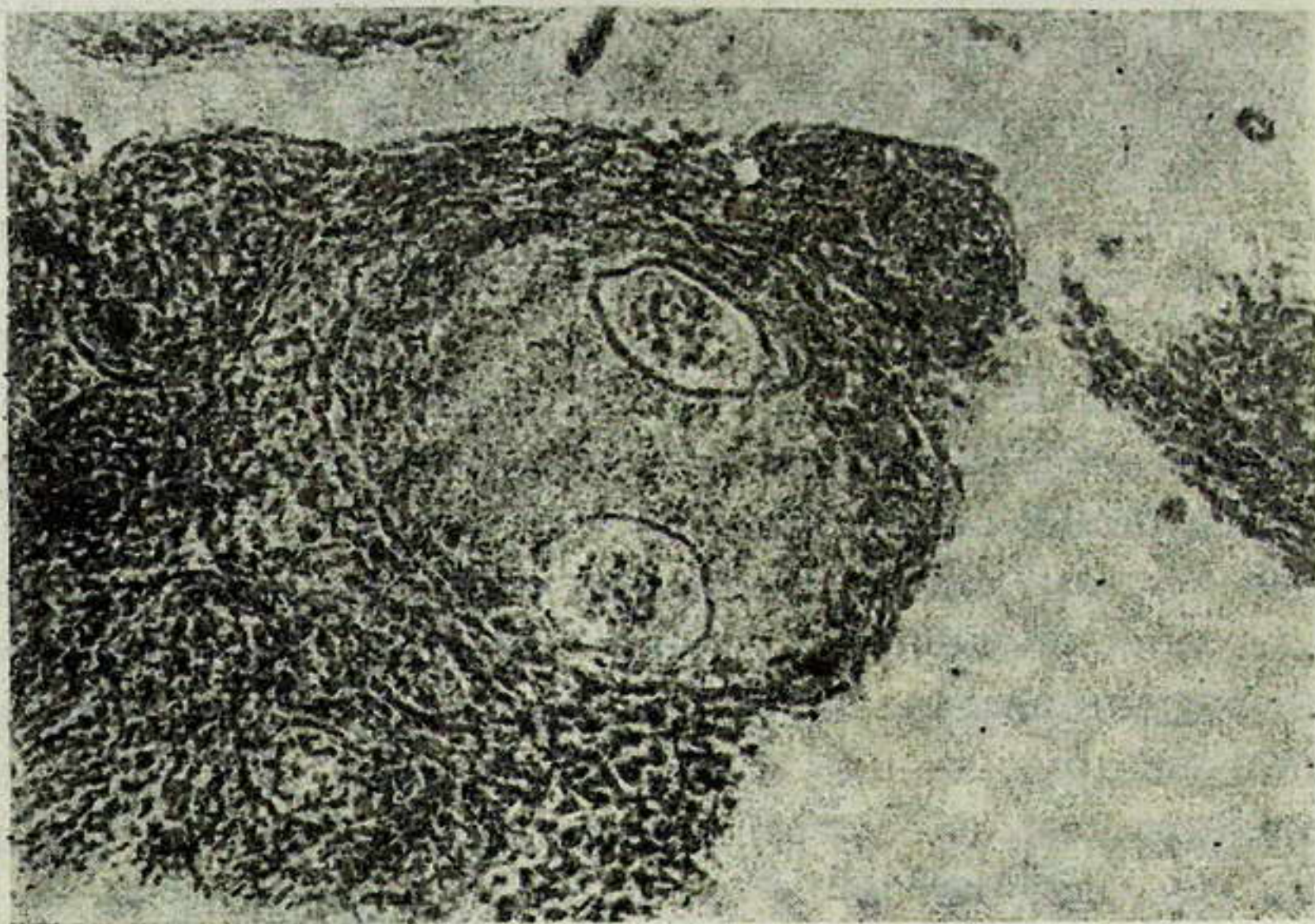


Рис. 20. Бинуклеарный ооцит с альтерированными ядрами. 19-й месяц после облучения дозой в 100 р. Ок. 15, об. 40.

В ряде случаев фолликулярный эпителий был изменен. При этом отмечалось гиперхромное окрашивание эпителиальных клеток и их нечеткое контурирование.

Помимо этого, при дозе облучения в 500 р обнаруживались большие фолликулы, не содержащие ооцитов

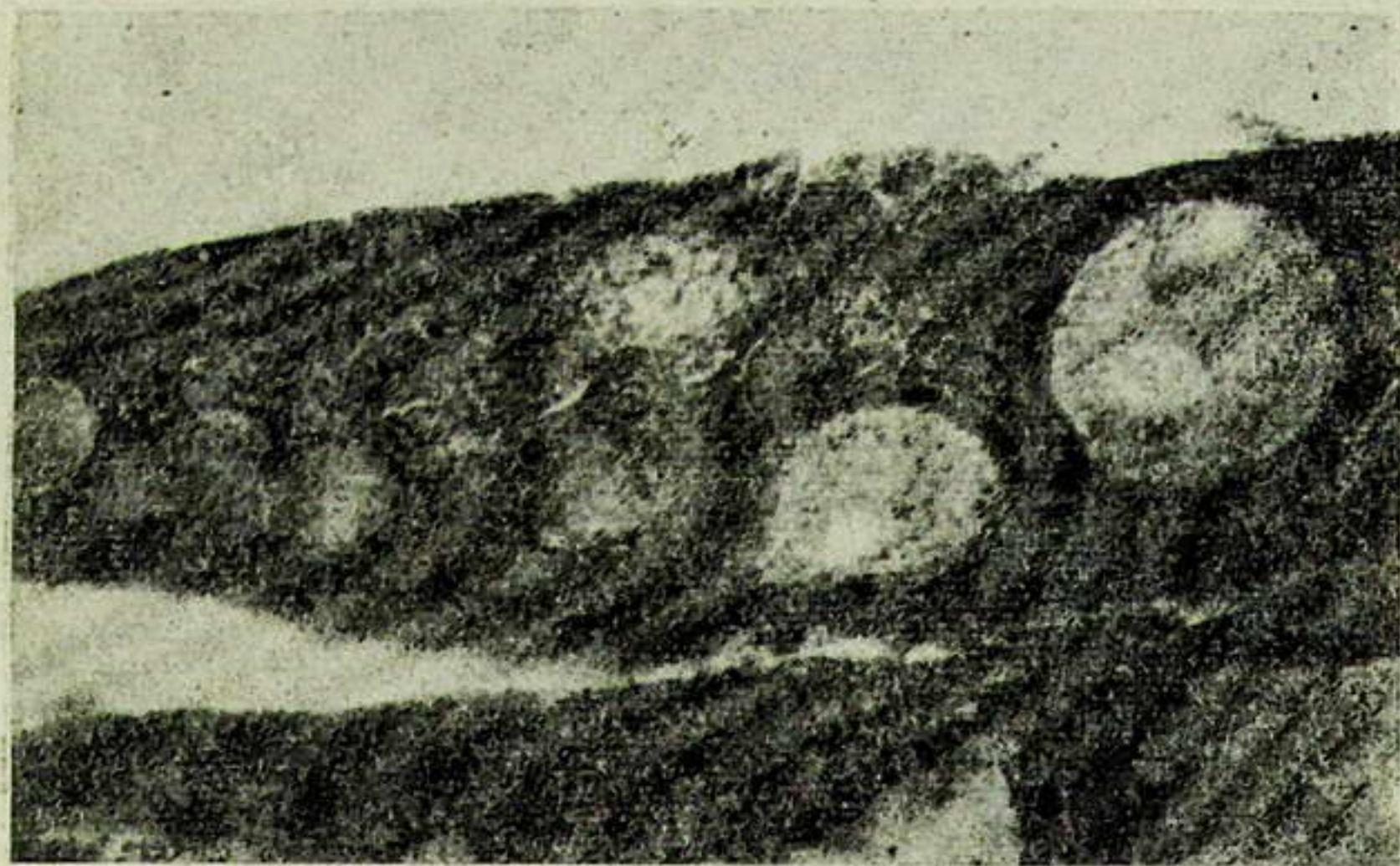


Рис. 21. Бинуклеарный ооцит с альтерированными ядрами и вакуолизированной цитоплазмой. 10-й месяц после облучения дозой в 300 р. Ок. 10, об. 20.

(ановулярные). В них, как и в норме, отмечалось наличие фиброзной капсулы, состоящей из наружной и внутренней оболочек.

Оболочки этих атипических фолликулов были утолщены, более выраженное утолщение наблюдалось со стороны внутренней оболочки за счет пролиферации ее клеточных элементов. Во внутренней оболочке отмечалось заметное увеличение количества светлых интерстициальных клеток.

В этих атипических образованиях обнаруживалось врастание в полость фолликула тяжей, исходящих из

фолликулярного эпителия. Эти тяжи состояли из крупных цилиндрических эпителиальных клеток. Протоплазма этих клеток была густая, содержала большое количество мелких базофильных зернышек. Их ядра контурировались относительно четко (рис. 22 и 23).

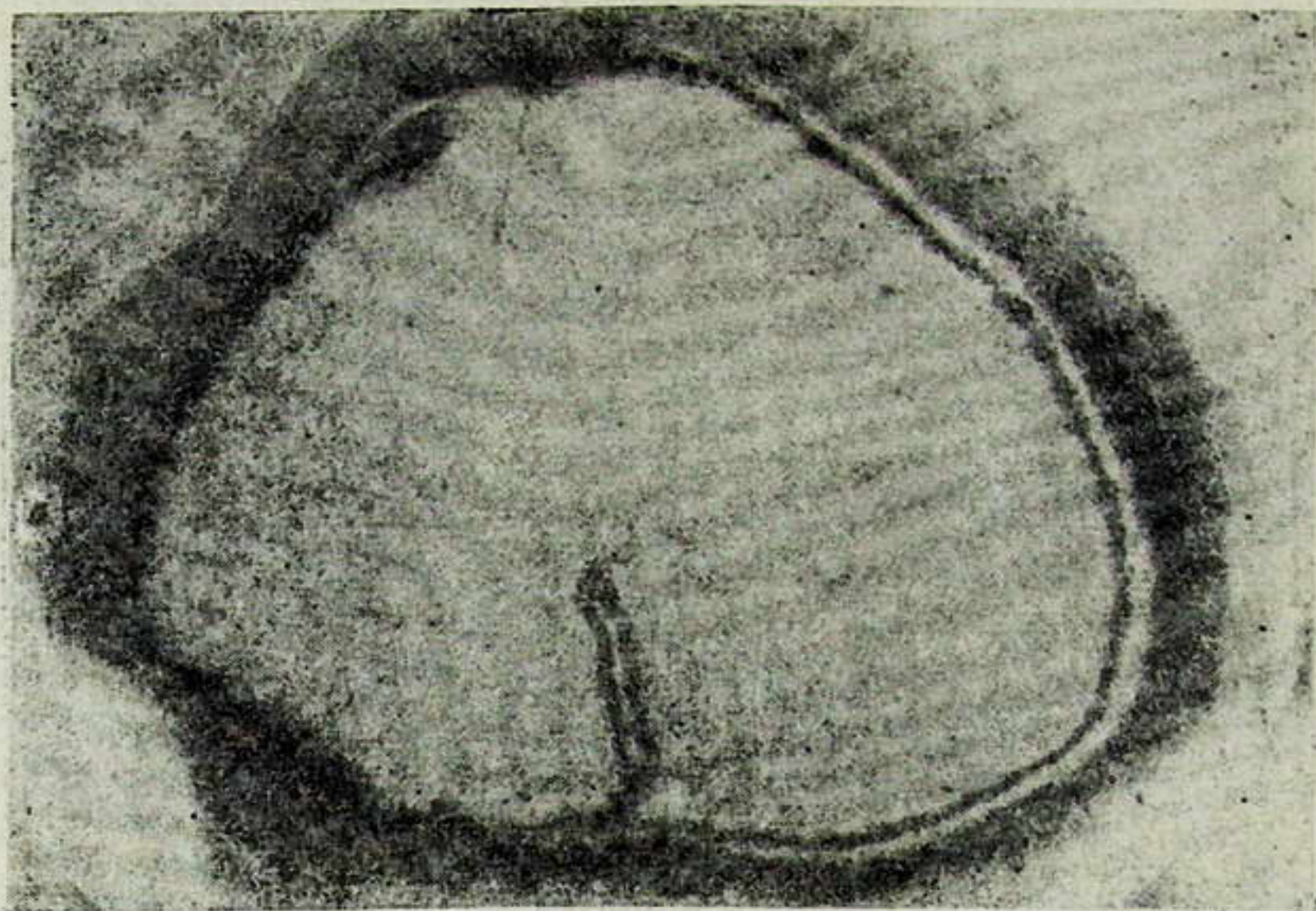


Рис. 22. Ановулярный фолликул. 15-й месяц после облучения дозой в 500 р. Ок. 10, об. 20.

Возникновение ановулярных фолликулов после воздействия ионизирующей радиации наблюдали также Брамбель, Паркес и Фиельдинг (Brambell, Parkes and Fielding; 1927, а, в).

Описанные ими ановулярные фолликулы были величиной с примордиальный фолликул или в виде относительно больших телец. Авторы считают, что они возникали вследствие дегенерации ооцитов.

Как известно, аномалии в структуре ооцитов и фолликулов считаются крайне редкими и случайными явлениями у большинства видов животных.

По данным Хартмана (Hartman, 1926), они чаще встречаются в виде полинуклеарных ооцитов и полиовулярных фолликулов. Последние были описаны в яичниках человека, обезьяны, приматов, собаки, кошки, свиньи, овцы, козы, кролика, мыши, крысы, морской свинки,

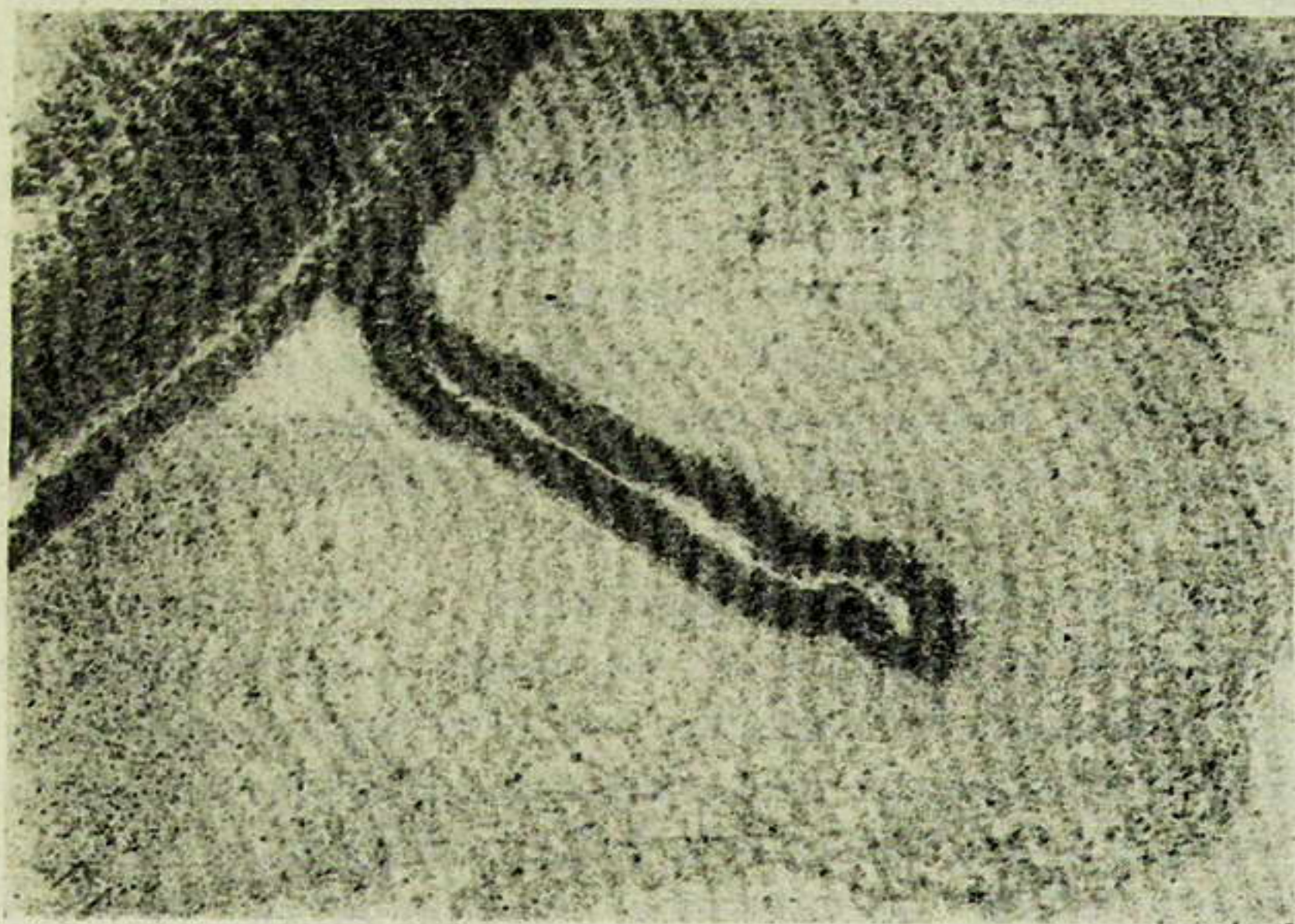


Рис. 23. Эпителиальный тяж, состоящий из крупных цилиндрических клеток. Ок. 15, об. 20.

летучей мыши, кенгуру и некоторых других видов млекопитающих (Hartman, 1926; Engle, 1927; Mainland, 1928 a; Evans a. Swezy, 1931; Ota, 1934; Dederer, 1934; Pankratz, 1938; Lane, 1938; Waterman, 1943; Harrison, 1948, 1949; Davis a. Hall, 1950; Dawson, 1951).

Хартман отличает три вида полиовулярных фолликулов: фолликулы, в которых между ооцитами отмечалась перегородка, состоящая из клеток гранюлозы; фолликулы, в которых ооциты находились в непосредственном контакте друг с другом и, наконец, полиовулярные фол-

ликулы, имеющие продолговатую форму, в которых содержались линейно расположенные ооциты.

Из приведенных доступных нам литературных данных явствует, что аномальные ооциты и фолликулярные структуры были найдены только у млекопитающих. У других видов животных, в том числе у птиц, они не были отмечены.

Хартман (1926), Ивенс и Суизи (Evans a. Swezy, 1931), показали, что эти необычные фолликулярные образования возникают из пролиферирурованных клеток покровного зачаткового эпителия.

Результаты наших исследований показали, что малые дозы ионизирующей радиации оказывают стимулирующее влияние на покровный зачатковый эпителий птицы.

Гипертрофия и пролиферация клеток покровного зачаткового эпителия и их миграция к белочной оболочке дают основание полагать, что обнаруженные нами в большом количестве молодые примордиальные фолликулы (при дозах облучения в 4, 12 и 20 р) являются вновь образованными элементами, возникшими вследствие дальнейшей дифференциации этих крупных клеток.

При больших дозах облучения, вызывающих дегенеративно-некротические процессы, эти явления встречались очень редко. По-видимому, они указывают на репаративную регенерацию пораженного органа.

Помимо того, наличие необычных фолликулярных структур и ооцитов (полиовулярных фолликулов и полинуклеарных ооцитов) также подтверждает возможность возникновения оогенеза *de novo* у облученных птиц после полового созревания.

Таким образом, полученные нами данные показывают, что под влиянием малых доз ионизирующей радиации возникает дифференциация мелких уплощенных.

клеток уже недеятельного покровного зачаткового эпителия в крупные кубические клеточные элементы и последующая реактивация их функциональных особенностей, что проявляется в возникновении активных очагов, состоящих из пролиферируемых клеток покровного зачаткового эпителия, обладающих потенциальной способностью к новообразованию ооцитов и фолликулярных структур (С. К. Карапетян, В. А. Варданян, 1964; В. А. Варданян, 1964 а, б, 1965).

ГЛАВА II

ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ГИСТОМОРФОЛОГИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ЯИЧНИКА

РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ФОЛЛИКУЛЯРНОГО АППАРАТА ЯИЧНИКА

Вскоре после открытия рентгеновых лучей и естественной радиоактивности изменения, возникающие в гонадах в ответ на воздействия ионизирующих радиаций, привлекли внимание многих исследователей. Так, изменение структуры яичников при воздействии ионизирующей радиации впервые описал Е. С. Лондон (1903, а, б). Автор при микроскопическом исследовании гонад облученных самок установил резкое уменьшение количества фолликулов, а в сохранившихся фолликулах он обнаружил наличие дегенеративных процессов. Вскоре полученные им данные нашли подтверждение в ряде других исследований. Хальберштедтер (Halberstaedter, 1905), Бергонье, Трибондо и Рекамье (Bergonié, Tribondeau et Récamier, 1905) в яичниках облученных животных установили наличие деструктивных процессов, проявляющихся в виде повреждения и исчезновения фолликулов на разных стадиях развития, что приводило к прогрессивному уменьшению количества граафовых

пузырьков, прекращению процесса овуляции и образованию желтых тел. Наряду с этим они отмечали также уменьшение объема и веса гонад.

Л. Л. Окинчиц (1906) описал лучевые поражения яичников мышей, крыс и морских свинок.

Л. М. Горовиц-Власова (1906), после введения в брюшную полость (непосредственно к яичникам) больших доз радия, отметила в гонадах облученных самок отсутствие фолликул, сохранивших нормальное строение. Она пришла к заключению, что радий вызывает резкую атрофию специфических элементов яичника.

По данным С. Г. Зарецкого (1908), яичники обладают большой элективной чувствительностью к рентгеновым лучам и под влиянием их подвергаются атрофии.

Автор установил наличие короткого латентного периода при облучении большими дозами, а при воздействии малых доз—его удлинение. Он отметил, что наиболее чувствительным к рентгеновским лучам является фолликулярный аппарат яичников, а степень чувствительности фолликулов прямо пропорциональна стадии их развития, т. е. быстрее всего реагируют наиболее развитые фолликулы. Результаты исследования дали основание автору полагать, что в зависимости от дозы облучения дегенеративные изменения либо прогрессируют, либо останавливаются; причем в последнем случае происходит «возрождение оогенной ткани яичников». Данные, полученные С. Г. Зарецким, представляют интерес и в настоящее время. Эти первоначальные исследования показали высокую биологическую активность ионизирующей радиации в отношении фолликулярного аппарата яичников. Они также обнаружили зависимость степени повреждения структуры гонад самок от величины дозы облучения. Последнее подтвердилось разновременно в дальнейших исследованиях ряда других авторов.

Шугт (Schugt, 1928), Маррей (Murray 1931) у мышей, Блум (Bloom, 1948), Осиповский (1957) у крыс. Джентер (Genther, 1931) у морских свинок установили, что глубина повреждения структуры яичников находится в зависимости от дозы облучения, она наступает тем раньше и протекает тем интенсивнее, чем выше доза облучения.

К аналогичным выводам пришли Лакасань и Грикуров (Lacassagne et Gricouloff, 1941), Уоррен (Warren, 1942, 1943). Они также обнаружили прямую связь между глубиной поражения и высотой дозы облучения.

Мандл (Mandl, 1959) при местном облучении яичников крыс путем исчисления нормальных и атретических фолликулов, находящихся на различных стадиях развития, установила, что уменьшение количества фолликулов имеет линейную зависимость от величины дозы облучения и времени, прошедшего от момента облучения.

Изучению радиочувствительности фолликулов, находящихся на различных стадиях развития, уделялось много внимания в исследованиях ряда других авторов.

Однако данные, опубликованные разновременными различными исследователями, противоречивы, независимо от вида подопытных животных.

Ряд исследователей (Brambell a. Parkes, 1927; Миггау, 1931; О. Н. Китаева, 1958, 1960; О. Н. Петрова, 1962, а, б; О. Н. Китаева, Н. Н. Кузнецова, М. Д. Помещанцева, 1962) нашли, что в яичниках мышей признаки альтерации обнаруживали сперва примордиальные фолликулы. По данным этих авторов, при дозах облучения в 50—150 р они исчезали в течение первых двух суток после облучения.

Иные результаты получили другие исследователи. Так, Л. А. Кашенко (1957 а) установила, что при общем однократном и хроническом облучении дозами в 1000 и 2000 р в первую очередь исчезали более зрелые фолликулы, между тем как молодые исчезали позже.

К аналогичным выводам пришли Зедгенидзе и др., (1936). По их данным, признаки альтерации появлялись сперва в более развитых фолликулах, а в молодых позже.

Лакасань (Lacassagne, 1913) считает, что радиочувствительность ооцита и фолликулярных клеток зависит от их функционального состояния ко времени облучения. Автор также отмечает наличие резкого видового различия к радиочувствительности.

Интересные данные получили Лакасань и Грикуров (Lacassagne et Gricouloff, 1941). Авторы показали, что при облучении яичников крольчих дозой в 1200 р в примордиальных фолликулах дегенерация проявлялась в виде пикноза или хроматолиза и распада ооцитов. Обломки последних фагоцитировались фолликулярными клетками, которые в дальнейшем также подвергались дегенерации, в результате чего фолликулы исчезали в течение 3—4 дней. По мнению авторов, некоторые примордиальные фолликулы не подвергались дегенерации и через 5 месяцев или более длительный срок снова могли развиваться.

Другие исследователи в опытах на морских свинках пришли к аналогичным выводам. Авторы установили, что в яичниках этого вида животных в первую очередь обнаруживают альтерацию наиболее развитые фолликулы, а примордиальные—позже (Fritschi, 1927; Genther, 1931). Существуют расхождения взглядов и в вопросе радиочувствительности различных структур фолликула. Так, данные Лакасань и Грикурова (1941) показали, что

при облучении в фазе начального роста подвергается дегенерации сперва ооцит, а затем фолликулярный эпителий. Они находят, что в большом растущем фолликуле после облучения сначала повреждения отмечались в фолликулярном эпителии, тогда как ооцит сохранялся в течение нескольких месяцев. По их мнению, в зрелом фолликуле эпителий вскоре после облучения исчезал, тогда как поврежденный ооцит еще продолжал существовать.

Дезев (Desaive, 1940) считает, что сначала подвергаются дегенерации ооциты больших фолликулов. Автор установил также очередность в проявлении дегенеративных изменений. По его данным, в первую очередь признаки альтерации обнаруживает ядро ооцита, а затем цитоплазма. Имеет место набухание ядрышка, смещение ядра и его вакуолизация, а также вакуолизация цитоплазмы ооцита. Рего и Лакасань (Regaud et Lacassagne, 1913) отмечают, что радиочувствительность фолликулярных клеток нарастает по мере его роста и развития. Показано, что повреждение фолликулярного эпителия является причиной дегенерации фолликулов.

О. Н. Петрова (1962) придает особое значение межвидовой радиочувствительности гонад, которая достаточно велика. Автор предполагает, что одной из причин различия чувствительности яичников к стерилизующему действию радиации является неодинаковая радиочувствительность ранних стадий гаметогенеза у животных различного вида. На основании полученных данных предложена схема сравнительной радиочувствительности яичников некоторых видов млекопитающих по нисходящей последовательности: мышь > человек > золотистый хомяк, крыса > свинка, кролик.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ ТКАНЕВЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЯИЧНИКА

В некоторых работах приводятся данные, показывающие, что помимо фолликулярного аппарата, облучение вызывает изменения и в других тканевых образованиях, входящих в структуру яичника, которые также обнаруживают неодинаковую радиочувствительность. Так, Л. А. Окинчиц (1906) нашел после облучения наличие повреждений также в интерстициальной ткани яичника. Ансель и Буэн (Ancel et Bouin, 1907) обнаружили при облучении повреждение и в желтых телах.

Лакасань (Lacassagne, 1913) отмечал относительно большую радиочувствительность желтых тел и интерстициальной ткани. Ценные данные по этому вопросу получил Эймер (Eumer, 1918). Автор установил на морских свинках, что фолликулы являются наиболее чувствительными к радиации. Помимо этого, им была составлена схема, в которой ткани яичника были распределены по степени снижения радиочувствительности в следующем порядке: фолликулы > желтые тела > строма > зародышевый эпителий.

Ансель и Буэн (1907), изучая вопрос радиочувствительности гонад, получили факты, указывающие на то, что ионизирующая радиация вызывает у самцов исчезновение вторичных половых признаков, а у самок атрофируется весь половой аппарат.

Паркес (Parkes, 1927) считает, что эти явления имеют место практически у всех млекопитающих, за исключением мышей, у которых дегенерация фолликулов не прекращает эстрального цикла.

Тулис и Жено (Tullis, 1951; Génaud, 1950, 1953) находят, что радиочувствительность яичников ниже, чем чувствительность мужских гонад к ионизирующим радиациям.

Весьма интересные факты по этому вопросу установили О. Н. Китаева, Н. Н. Кузнецова, М. Д. Померанцева (1962). Ими было показано различие в эффекте дробного облучения у самцов и самок. По их данным, при определенных уровнях доз степень поражения семенников одинакова как при дробном, так и однократном облучении. В отношении яичников такая закономерность не установлена.

ИЗМЕНЕНИЕ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ФОЛЛИКУЛОВ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗАХ И СПОСОБАХ ОБЛУЧЕНИЯ

Сравнительному изучению действия однократного и дробного облучения на яичники животных посвящено небольшое количество работ, и при этом факты, полученные в ряде исследований, противоречивы.

Так, Дезев (Desaive, 1954) у крольчих нашел усиление повреждающего действия облучения при фракционировании стерилизующей дозы. Было отмечено, что полное разрушение фолликулярного аппарата происходит после однократного облучения дозой в 2500 р; при дробном облучении этот эффект достигается при суммарной дозе облучения в 2250 р. Он же, в других исследованиях (1940, 1957), сравнивая эффект однократной нестерилизующей дозы при облучении в 1050 р с эффектом, вызванным этой же дозой при равном фракционированном облучении (пять сеансов по 210 р с интервалом в 48 часов), обнаружил, что гибель растущих и примордиальных фолликулов при фракционированном воздействии была больше, чем при однократном. В последующие дни после дробного облучения радиочувствительность примордиальных фолликулов значительно увеличивалась.

Ряд авторов не отмечал каких-либо различий при

однократном и дробном облучениях одной и той же дозой. Так, Б. Н. Могильницкий и М. И. Карлин (1940) при облучении яичников крольчих не обнаружили различий в морфологических изменениях при однократном, фракционированном и фракционированно-протяжном облучениях.

Х. Лангендорф и М. Лангендорф (H. Langendorff a. M. Langendorff, 1957) при однократном и хроническом рентгеновском облучениях самок мышей в дозе 2,5 р в день обнаружили, что наступление стерильности не зависит от способа облучения.

Другие исследователи обнаружили снижение повреждающего действия ионизирующей радиации при дробных облучениях. Так, Раф и Вольф (Rugh a. Wolff, 1956) при гистологическом исследовании гонад самок мышей отметили, что при однократном облучении в дозе 100 р через 6 месяцев после экспозиции примордиальные фолликулы в яичниках полностью отсутствовали, а при дробном облучении по 4 р в неделю через 2 недели при суммарной дозе в 112 р яичники сохранили нормальную гистологическую структуру.

О. Н. Китаева (1958) также наблюдала, что при фракционированном облучении в дозе 30 р при двух равных экспозициях с интервалами 1, 2, 4 и 8 суток гибель примордиальных и растущих фолликулов в яичниках мышей была меньше, чем при однократном облучении той же дозой.

Кол и другие (Cole a. al., 1960) получили аналогичные данные. Они нашли, что гибель фолликулов была меньше при фракционированном облучении, чем при однократном.

О. Н. Китаева, Н. Н. Кузнецова, М. Д. Померанцева (1962) на основании полученных данных при изучении однократного и фракционированного облучения яичников

мышей и крыс пришли к заключению, что дробление дозы снижает повреждающий эффект рентгеновского облучения на фолликулярный аппарат яичников этих животных.

Л. А. Кащенко (1957а) изучала сравнительную реакцию яичников у мышей на общес однократное и хроническое облучение гамма-лучами Co^{60} . При однократном воздействии дозами в 1000 и 2000 р автор наблюдала картину тяжелого лучевого поражения яичников. Она обнаружила, что на ранних этапах развития лучевого повреждения яичника через 12, 20, 24 часа после облучения в яйцеклетках иногда находились аберрации хромосом. Автор считает, что в этом своеобразно проявляется возбуждающее действие ионизирующей радиации. По ее данным, через 3—5 месяцев после облучения у выживших животных вес яичника уменьшился в 2—3 раза, а микроскопическое исследование показало полную деструкцию гонад. При ежедневном облучении (общая доза 760 р, мощность дозы 8 р час) на 4-е сутки количество митозов было в 5 раз больше, чем в норме. Через 4—5 дней после прекращения облучения у большинства животных отмечалось кровоизлияние в фолликулах и желтых телах, а на 10—20-й день после облучения в яичниках части животных—наличие деструктивных процессов. При более длительных облучениях (в течение 3 месяцев, общая доза 1000 р, мощность дозы 0,46 р в час) через 45—50 дней автор наблюдала гибель зрелых и зреющих фолликулов, а в конце опыта ткань яичника мышей была в состоянии деструкции.

Опыты по изучению хронического действия на яичники гамма-лучей в малых дозах проводились также и Е. Н. Копыловой (1958). Автор обнаружила, что при ежедневном облучении в дозах от 0,4 до 0,05 р (суммарные дозы от 19,2 до 153,6 р) количество фолликулов было значительно меньше, чем у контрольных мышей.

Наибольшее уменьшение количества фолликулов отмечалось при ежедневном облучении дозой в 0,4 р.

РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ЯИЧНИКА ПРИ ЕГО РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЯХ

Л. А. Кащенко и А. Д. Пушницина (1956) проводили местное облучение яичников мышей дозой в 200 р в различные периоды полового цикла. Авторы установили, что повреждение яичников у животных имело место в большей степени тогда, когда они подвергались лучевому воздействию в фазе наибольшей активности этого органа, т. е. в стадии созревания фолликулов. Они пришли к заключению, что яичники млекопитающих более чувствительны к действию радиации в период их функциональной активности, а во время относительного покоя чувствительность яичников к ионизирующей радиации уменьшается.

Влиянию ионизирующих радиаций на эстральный цикл у животных в литературе посвящено значительное количество работ.

Б. А. Левитин (1941), изучая действие гамма-лучей радиации на эстральный цикл самок крыс, отметил высокую радиочувствительность гонад, повреждение которых сопровождалось нарушением эстрального цикла как при больших, так и при малых дозах облучения.

Н. И. Нуждин, Н. И. Шапиро, О. Н. Петрова, О. Н. Китаева (1955б) наблюдали у мышей нарушение эстрального цикла после однократного общего рентгеновского облучения, а также при длительном действии малых доз ионизирующей радиации. При общем однократном облучении в дозах 15 и 25 р изменения в эстральном цикле не имели места, а при дозах 50 р они обнаруживались. Через 6 месяцев после рентгеновского

облучения дозами в 50—400 р восстановление эстрального цикла отмечено не было. Те же авторы изучили хроническое воздействие (ежедневно в течение 8 часов) малых доз излучения C_{60} . Обнаружены значительные нарушения эстрального цикла на 12-м месяце опыта, когда общая доза достигла 119 р (ежедневная доза в 0,4 р). При ежедневной дозе облучения в 0,2 и 0,1р, через 15 месяцев после облучения наблюдалась тенденция к угнетению эстрального цикла, а при ежедневной дозе в 0,05 р частота эстрального цикла сначала несколько снижалась, а затем, начиная с 15-го месяца после облучения, значительно увеличивалась.

Действие малых доз гамма-лучей радия в остром опыте на эстральный цикл и морфологические изменения яичников после облучения изучалось также Б. А. Левитиным (1941). Автор применял дозы от 2 до 9 мк/ч радия на расстоянии 1 см, а в хроническом опыте за 3 1/2 месяца была дана общая доза 14,5 мк/час. Установлено, что у всех подопытных животных имели место те или иные нарушения в эстральном цикле, при этом соответствующие изменения цикла были обнаружены не более чем у 20% контрольных животных. Эти нарушения проявлялись в виде удлинения фазы покоя (dioestrus) до 23 дней, задержке течки (oestrus), увеличении ее продолжительности. Вместо 24—27 часов (норма) течка продолжалась до 4 суток, и при этом реакция была выражена слабо (в вагинальных мазках отмечалось скудное количество чешуек). По этим данным, при хроническом облучении имеет место постепенно нарастающее угнетение овариальной функции. Б. А. Левитин считает, что это указывает на куммулятивное действие микродоз радия. При гистологических исследованиях яичников было обнаружено повышение количества фолликулов, находящихся в состоянии атрезии.

РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ФОЛЛИКУЛОВ И ДРУГИХ ТКАНЕВЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЯИЧНИКА К ИНКОРПОРИРОВАННЫМ РАДИОАКТИВНЫМ ИЗОТОПАМ

Действие инкорпорированных радиоактивных изотопов (так называемое внутреннее облучение) на яичники изучал ряд исследователей.

Блум (Bloom, 1948) показал, что яичники обладают избирательной чувствительностью к некоторым радиоактивным изотопам. По данным автора, не все изотопы обладают избирательной способностью депонироваться в этом органе. Он установил, что радий и плутоний в небольших дозах вызывают значительные дегенеративные изменения в яичниках мыш и крыс.

Е. В. Эрлексова (1955) наблюдала, что инкорпорированные радиоактивные изотопы также вызывают повреждение яичников. При введении радиоактивных веществ в организм экспериментальным животным в количествах, способных вызвать острое или подострое отравление, имело место уменьшение размеров половых желез. В результате поражения половых желез уменьшалась плодовитость животных, а у самок нарушался эстральный цикл.

Л. А. Кащенко (1957б) отмечает, что через месяц после введения животным I^{131} в дозе 50 мккюри и больше увеличивается количество созревающих фолликулов и митозов в яйцеклетках, происходит кровоизлияние в фолликулах, что указывает на избыток гонадотропных гормонов в организме. Позднее у большинства мышей автор наблюдала значительное повышение активности фолликулярного аппарата. Она считает, что нарушение функции яичников после введения I^{131} является результатом повреждения щитовидной железы.

Раф (Rugh, 1953) отметил стерильность у самок мышей после кормления их молоком матерей, получавших радиоактивный йод I^{131} . Автор подчеркивает, что даже сравнительно небольшие дозы I^{131} (300—600 мккюри) при однократном введении матери могут вызвать повреждение половых желез.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫХ ОПУХОЛЕЙ ЯИЧНИКА ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ

Работами ряда авторов установлено, что в отдаленные сроки даже после однократного воздействия ионизирующей радиации возникали злокачественные опухоли яичников.

Так, Лоренц и другие (Logenz a. ol., 1946, 1949) при воздействии малых доз гамма-лучей наблюдали развитие новообразований у подопытных животных. Фурт, Аптон и Кристенберри (Furth, Upton a. Christenberry, 1954) изучили на мышах отдаленные результаты воздействия радиации во время экспериментального атомного взрыва. По истечении 30 месяцев после облучения у выживших мышей ими были найдены разнообразные опухоли яичников: лютеомы, гранулозо-клеточные новообразования, тубулярные аденомы из зародышевого эпителия, цистаденомы, гемангиомы и комбинированные виды новообразований. У подопытных самок были обнаружены опухоли гипофиза хромофобного типа, секретирующие адено-кортикотропный гормон, а также атрофия надпочечников. Развитие опухоли яичника и гипофиза авторы приписывают нарушению регуляторных механизмов организма облученных животных, а не прямому воздействию ионизирующей радиации.

Лоренц и другие (1946), а также Джекобсон и Маркс (Jacobson a. Marks, 1947) подвергли животных

длительному облучению гамма-лучами, продолжавшемуся свыше 3 лет. Авторы установили, что у облученных животных чаще, чем у необлученных, развивались опухоли яичников и некоторых других органов. Опухоли возникали даже у таких животных, как морские свинки, кролики, у которых обычно в норме новообразования почти не наблюдаются.

И. Д. Нечаева (1956), Дерингиер, Лоренц и Апхоф (Deringer, Logenz, Uphoff, 1953), а также Каплан (Kaplan, 1950) показали, что при облучении самок в возрасте от 4 до 6 недель рентгеновыми лучами в дозах от 70 до 350 р у животных развиваются гранулозноклеточные, текаклеточные и тубулярные аденомы яичников. Подобные явления наблюдал также Е. А. Ирд (1958) при облучении самок крыс в возрасте 2—3 месяцев дозами в 300—1000 р.

Л. А. Кащенко (1957 б) при хроническом облучении мышей высокими дозами излучения Co^{60} обнаружила пролиферацию зачаткового эпителия, врастающего в корковый слой яичника; автор рассматривает эти явления как предопухолевый процесс.

Каплан (1950) считает причиной развития опухолей яичников у кастрированных животных выделение гипофизом больших количеств гонадотропного гормона. Повышение гонадотропной функции гипофиза автор приписывает подавлению функции яичников после облучения.

СВЯЗЬ ИЗМЕНЕНИЯ ЯИЧНИКОВ ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ РАДИАЦИИ С НАРУШЕНИЕМ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИПОФИЗА

Взаимосвязь изменений яичников и эндокринных органов после воздействия радиации была обнаружена еще в ранних исследованиях, посвященных изучению

биологического действия проникающей радиации на животный организм.

Так, И. Р. Тарханов (1896, а, б), Е. С. Лондон (1903, а, б), Френкель (Fraenkel, 1920), позже М. И. Неманов (1933) и Д. Г. Шефер (1936) и другие установили, что изменения функции яичников, возникшие под влиянием ионизирующей радиации, тесно связаны с расстройствами функции других эндокринных органов.

Однако, по данным ряда авторов (М. И. Неманов, 1933; Clark, 1936; Waggen, 1942; И. А. Краевский, 1957), эндокринные железы обладают небольшой радиочувствительностью.

Френкель (1924) через 3 недели после облучения головы животных большими дозами ионизирующей радиации наблюдал уменьшение передней доли гипофиза, а через 5 месяцев у облученных самок автор обнаружил атрофию матки и яичников.

Н. Н. Блохин (1938), Н. П. Кочнева (1938), Е. Н. Можарова (1933) установили, что при облучении области гипофиза малыми дозами функциональные и морфологические изменения не обнаруживаются. Однако при некоторых заболеваниях: базедова болезнь, нарушение деятельности половых желез, изменение обмена веществ при облучении малыми дозами возникают признаки, говорящие о реакции гипофиза на подобное облучение.

Г. А. Зедгенидзе, М. З. Котик, Л. Ф. Ларионов и соавторы (1936) изучали изменения структуры гипофиза у мышей при общем облучении летальными дозами. Авторы обнаружили в первые 2—3 дня после облучения увеличение количества эозинофильных клеток в передней доле гипофиза.

Б. Н. Могильницкий и Л. Д. Подлящук (1929) установили, что при облучении гипофиза дозами, близкими к терапевтическим, передняя доля железы четких изменений не обнаруживает. Они же (1929) установили, что при

50

облучении головы у собак дозами в 1200 р обнаруживается задержка роста и развития, атрофия эндокринных желез, в частности половых, и ожирение животных. Возникновение этих нарушений авторы относят к повреждению передней и задней доли гипофиза. Альтерации гипофиза, по их данным, обнаруживались при облучении 480 р и выше. Эти повреждения выражались в виде процессов дегенерации и атрофии клеток этого органа.

Вестман (Westman, 1953) исследовал изменение строения яичников после облучения гипофиза у крыс. Автор установил, что облучение гипофиза дозами от 6000 до 12000 р вызывает угнетение функции яичников. Через 2—3 месяца после воздействия ионизирующей радиации вес яичника и гипофиза подопытных животных был меньше, чем у контрольных. Из 30 самок крыс, подвергнутых облучению дозой в 2000 р, у 11 обнаруживалось нарушение эстрального цикла, а в яичниках—уменьшение количества фолликулов. Облучение гипофиза в первые дни беременности дозами в 600, 2000 и 6000 р оказывало на большинство животных летальное действие, у выживших же животных часто имела место гибель плодов.

К противоположным выводам пришли Н. И. Шапиро, Н. И. Нуждин и О. Н. Китаева (1957), которые, на основании полученных данных, считают, что изменения циклических процессов в гонадах, возникших после однократного общего облучения, полностью связаны с непосредственным лучевым поражением яичников и не зависят от нарушения гонадотропной функции гипофиза.

Иные данные получила Л. А. Кащенко (1957а). Сопоставляя характер реакции яичников и гипофиза на лучевое воздействие, она пришла к выводу, что при хроническом лучевом воздействии в малых дозах функциональные изменения яичников вызывают повышение активности передней доли гипофиза. Последний повыша-

ет функцию гонад. При повышенном функциональном состоянии яичники становятся еще более радиочувствительными и повторные облучения вызывают в них более глубокие изменения.

Таким образом, результаты изложенных исследований показывают, что нет единого мнения в механизме действия ионизирующей радиации на яичники.

Существуют данные, указывающие на то, что возникшие нарушения в функциональном состоянии и структуре яичников после воздействия радиации тесно связаны с нарушением гонадотропной функции гипофиза. Однако другие факты говорят о том, что эти нарушения вызваны непосредственным действием ионизирующей радиации на яичники.

ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ФОЛЛИКУЛЯРНЫЙ АППАРАТ ЯИЧНИКА ПТИЦЫ

Действие ионизирующей радиации на фолликулярный аппарат яичника птицы изучали Эссенберг и Караш (Essenberg a. Karash, 1940). Ими установлено, что при местном облучении области гонад половозрелых птиц первые повреждения фолликулов появляются при дозе 400 р, распад фолликулов—при дозе 800 р, и, наконец, полная их деструкция—при дозах облучения в 1800—2200 р.

Уорен и Диксон (Warren a. Dixon, 1949) изучали влияние радиоактивного фосфора на зачатки половых желез куриных эмбрионов и цыплят. Они вводили однократно в желток куриного яйца P^{32} (с 4-го по 14-й день инкубации) от 30 до 47 мккюри, а молодым цыплятам однократно 115—1050 мккюри и многократно 180—3696 мккюри. Авторы обнаружили, что из всех органов яичники оказались наиболее радиочувствительными; они,

52

восстанавливались в меньшей степени, чем другие органы. Яичники в течение всего периода развития сохранили высокую радиочувствительность, тогда как яйцеклетки по мере их созревания приобретали резистентность. Значительно радиорезистентной оказалась строма гонад.

Хотя многие из вышеприведенных экспериментальных фактов, несомненно, представляют большую теоретическую и практическую ценность, однако они имеют один существенный недостаток, заключающийся в том, что многие авторы в своих исследованиях при оценке повреждающего действия радиации на фолликулярный аппарат яичника не учитывали особенности течения процесса фолликулярной атрезии при различных дозах облучения.

В настоящей работе этому вопросу уделено особое внимание.

СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ГИСТОМОРФОЛОГИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ЯИЧНИКА ДОМАШНЕЙ ПТИЦЫ ПРИ ОБЛУЧЕНИИ В НЕПОЛОВОЗРЕЛОМ ВОЗРАСТЕ

Изменение гистоморфологической структуры яичника кур при облучении дозами в 4, 12 и 20 р

Наши опыты проводились на домашней птице.

Животные подвергались однократному тотальному облучению некоторыми малыми (4, 12 и 20 р) и более высокими (100, 300 и 500 р) дозами в неполовозрелом (82—112-дневном) возрасте.

Условия облучения птиц были следующие: напряжение 187 кв, сила тока 20 ма, фильтры 0,1 мм Al и 0,5 мм Si; фокусное расстояние 50 см, мощность дозы 27 р/м.

Гистоморфологическими исследованиями были изучены структура яичника и особенности течения процесса фолликулярной атрезии в норме, а также у подопытных птиц в отдаленные сроки после облучения.

Исследования показали, что эпителиальный покров поверхности яичника признаков альтерации не обнаруживал. Белочная оболочка и корковая строма яичника сохраняли нормальную структуру. Сосуды коркового вещества были значительно гиперемизированными.

Примордиальные и растущие фолликулы в корковом веществе распределялись неравномерно. В некоторых полях зрения они отсутствовали, в других—они находились в виде небольших группировок. Встречались зоны из коркового слоя, содержащие большое количество примордиальных фолликулов, расположенных в три-четыре ряда.

На препаратах часто встречались примордиальные, а также более развитые фолликулы, сохранившие нормальное строение.

Значительное количество примордиальных фолликулов обнаруживали атрезию. В них отмечалась пролиферация фолликулярного эпителия различной интенсивности (в одних более, в других—менее выраженная). Как и в норме (рис. 24), дегенерированные ооциты, содержащиеся в этих фолликулах, подверглись частичной или полной инвазии пролиферирующим эпителием.

В некоторых ооцитах отмечалось частичное исчезновение оболочки ядра и явления хроматолиза. Другие ооциты ядер не содержали.

Цитоплазма альтерированных ооцитов окрашивалась неравномерно; она часто была вакуолизированной, помутневшей или, наоборот, отмечалось ее просветление (рис. 25).

Более дифференцированные фолликулы, находящиеся в состоянии атрезии, встречались довольно часто.



Рис. 24. Нормальный яичник. Атрофия примордиальных фолликулов. Проплиферация фолликулярного эпителия, инвазия ими дегенерировавшего ооцита. Ок. 19, об. 20 Г. Э.

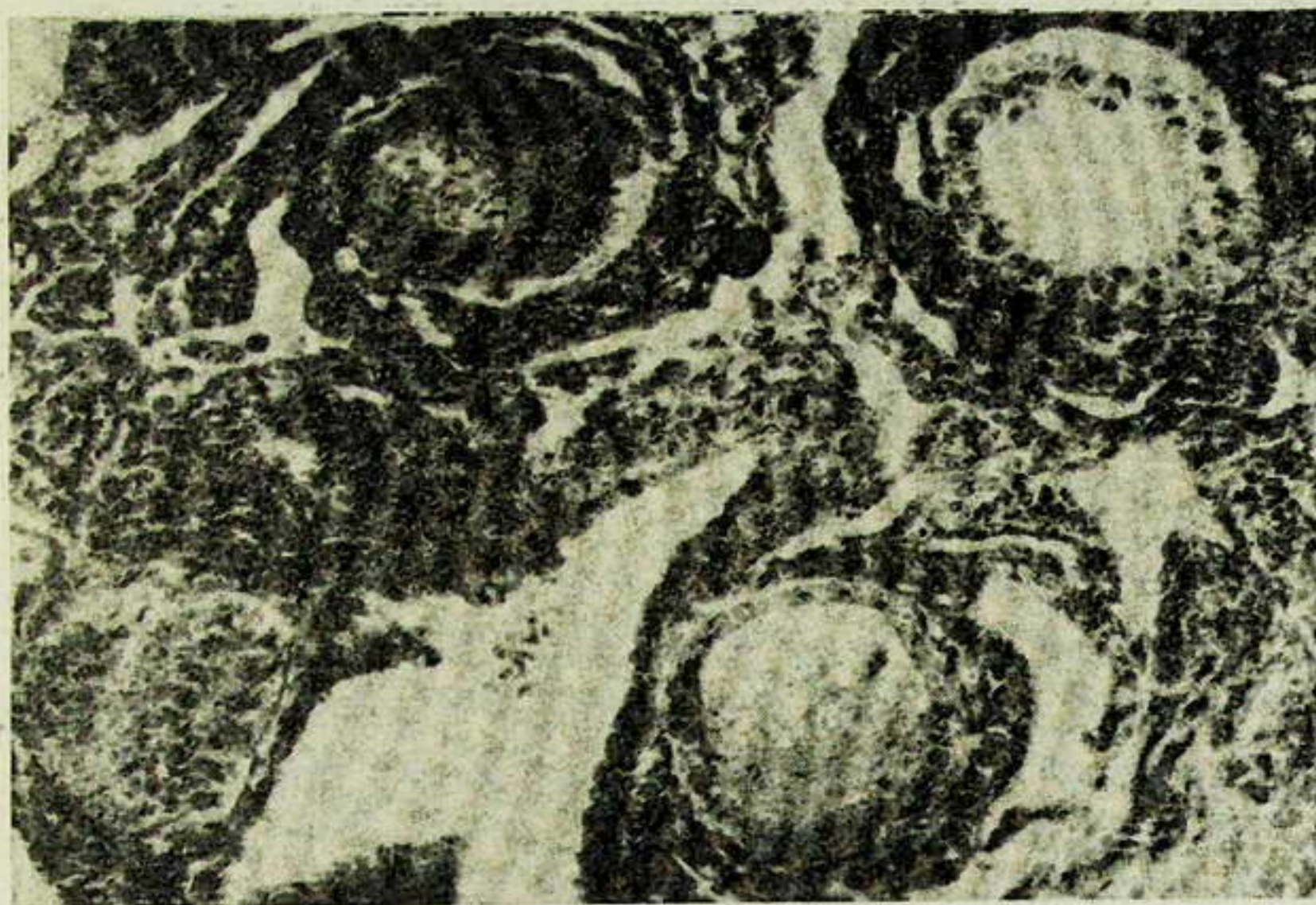


Рис. 25. Атрофия примордиальных фолликулов. Вакуолизация и просветление цитоплазмы ооцита. Проплиферация фолликулярного эпителия и инвазия ими ооцита. На 15-м месяце после рентгеновского облучения дозой в 4 р. Ок. 15, об. 40 Г. Э.

В большинстве из них фолликулярный эпителий обнаруживал значительную пролиферацию; отмечалась инвазия погибшего ооцита бывшими клетками фолликулярного эпителия (рис. 26).

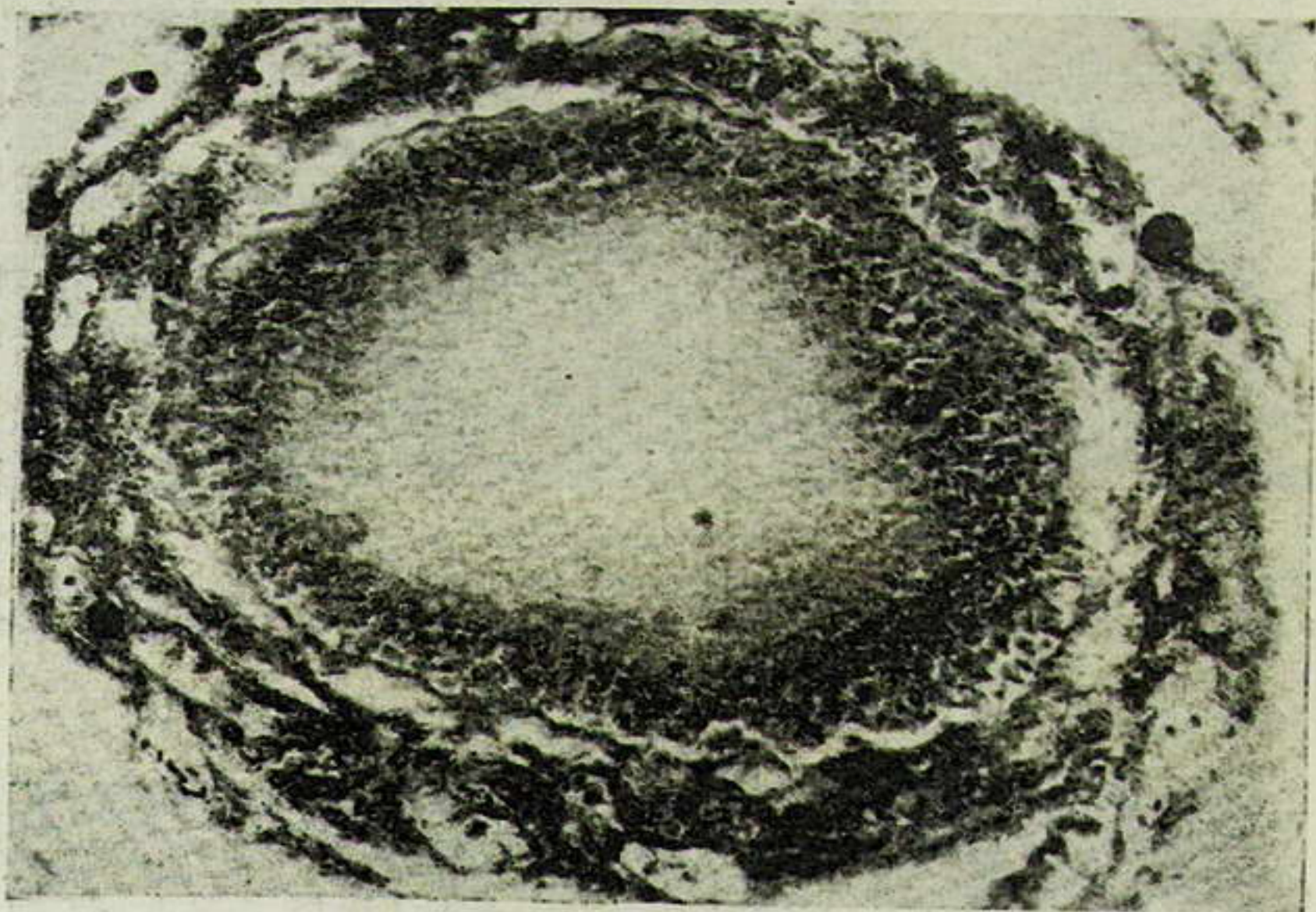


Рис. 26. Атрезия растущего фолликула. Деформация и сморщивание фолликула. Проллиферация фолликулярного эпителия и частичная инвазия погибшего ооцита. Дегенерация пролиферируемых клеток фолликулярного эпителия. Грубая зернистость и неравномерное окрашивание цитоплазмы. На 15-м месяце после рентгеновского облучения дозой в 4 р. Ок. 10, об. 20. Г. Э.

В ряде больших, еще более развитых фолликулов, подвергшихся процессу атрезии, обнаруживалась пролиферация клеток фолликулярного эпителия и внутренней оболочки. Помимо этого, наблюдалось исчезновение существующих между ними границ, из-за дегенерации пролиферируемых клеток (рис. 27), тогда как в

норме чаще всего обнаруживается менее выраженная пролиферация клеток фолликулярного эпителия с явлением дегенерации клеточных элементов тека (рис. 28 и 29).

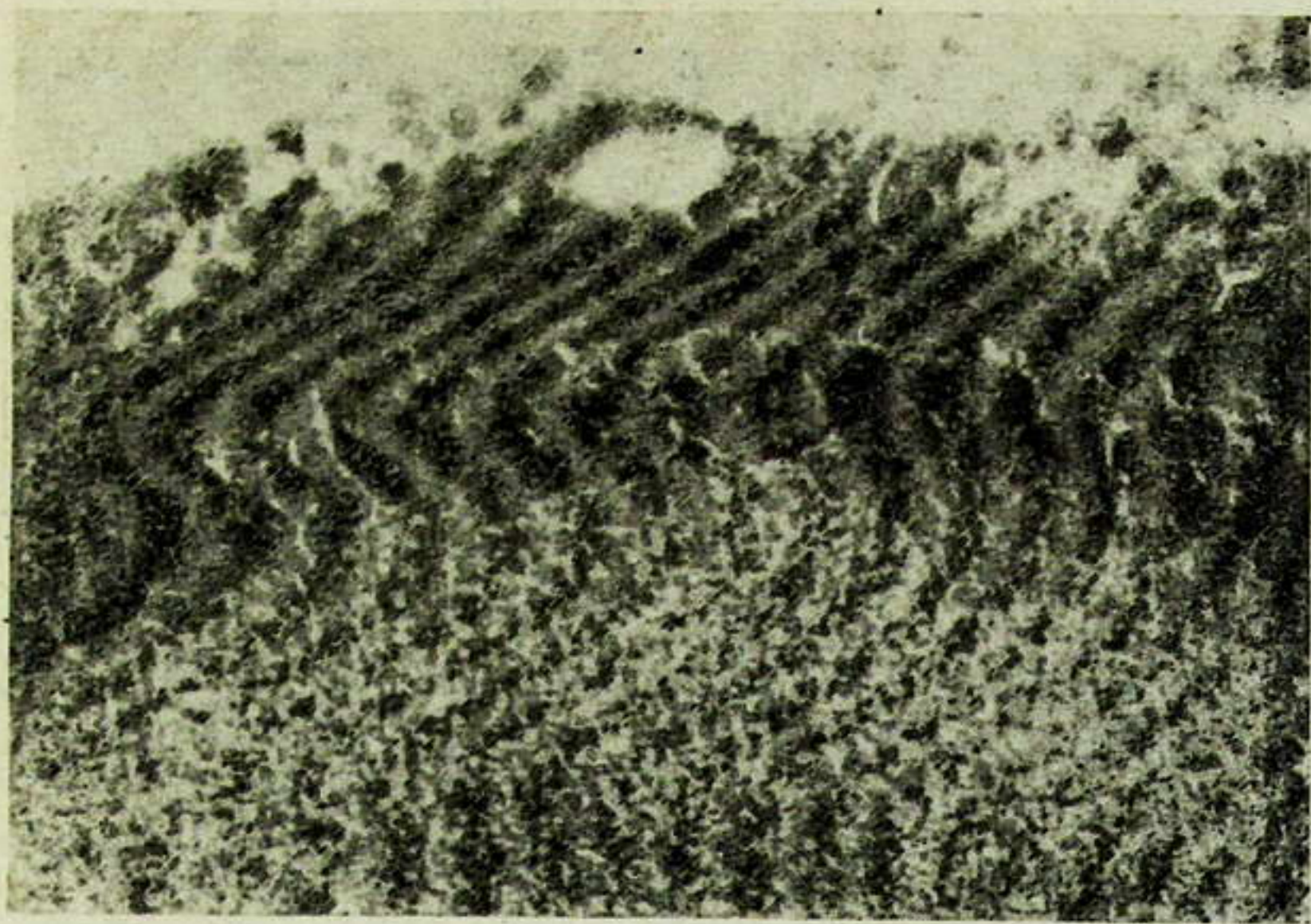


Рис. 27 .Фрагмент большого атретического фолликула. Дегенерация пролиферованных клеток фолликулярного эпителия и внутренней оболочки. Грубая зернистость цитоплазмы. На 15-м месяце после рентгеновского облучения дозами в 4 р. Ок. 15, об. 40 . Г. Э.

В ооцитах, содержащихся в атретических фолликулах, отмечались явления дегенерации в виде сморщивания ядерной мембраны, его частичного или полного исчезновения и наличия процесса хроматолиза.

Цитоплазма альтерированных ооцитов окрашивалась неравномерно: в некоторых из них было замечено просветление и вакуолизация, в других—грубая зернистость.

Строма мозгового вещества признаков альтерации

не обнаруживала. Сосуды этого слоя были значительно гиперемированы. Местами отмечалось кровоизлияние.

В отличие от доз облучения в 4 и 12 р, при дозе в 20 р у большинства атретических фолликулов обнаруживалась альтерация клеток фолликулярного эпителия.

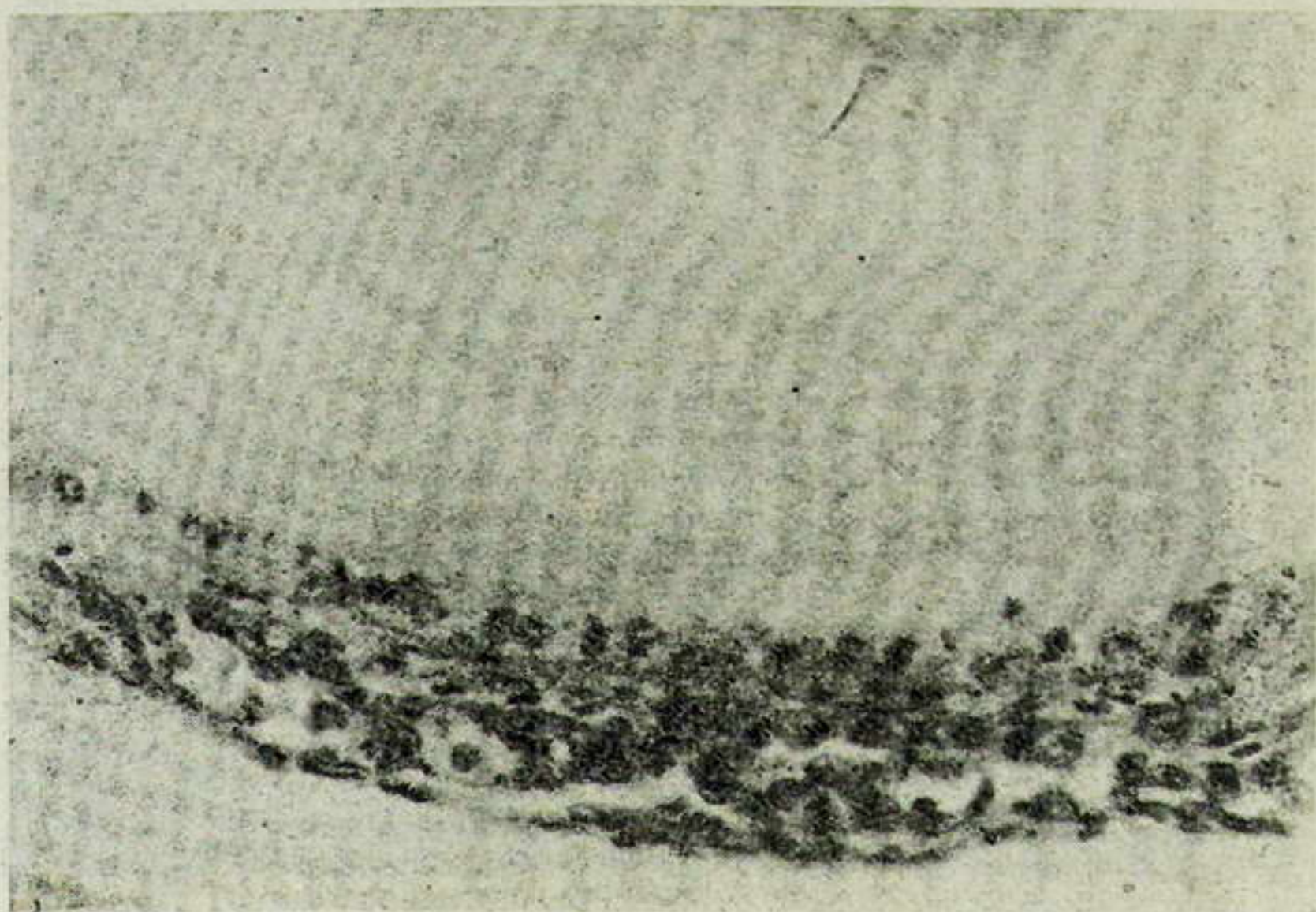


Рис. 28. Фрагмент нормального большого фолликула. Видны фолликулярный эпителий, базальная мембрана, внутренняя оболочка, наружная оболочка, цитоплазма. Ок. 15, об. 40. Г. Э.

Дегенерированные клетки фолликулярного эпителия окрашивались гиперхромно.

Ооциты, находящиеся в этих фолликулах, обнаруживали альтерацию различной степени. Ядра некоторых из них плохо контурировались, отмечалось частичное или полное исчезновение ядерной мембраны, а также хроматоллиз.

Цитоплазма некоторых ооцитов часто окрашивалась неравномерно, в других—она была вакуолизирован-

ной. Обнаруживалось также просветление цитоплазмы (рис. 30).

На препаратах имелось большое количество растущих фолликулов различной величины, большая часть которых была альтерирована. В ряде из них обнаружи-

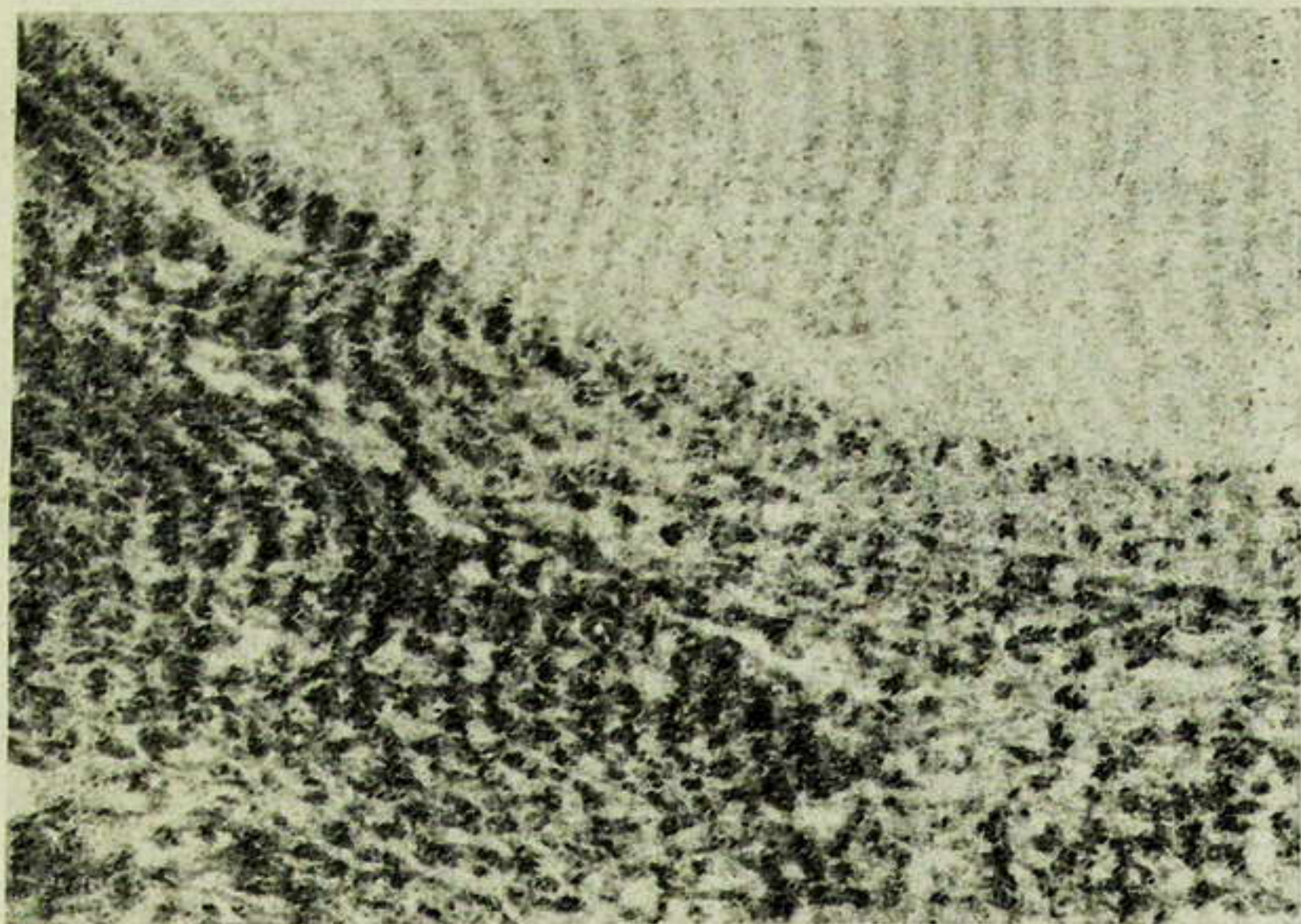


Рис. 29. Нормальный яичник. Фрагмент большого атретического фолликула. Дегенерация пролиферируемых клеток, фолликулярного эпителия и клеточных элементов внутренней оболочки. Ок. 10, об. 40. Г. Э.

валась почти полная дегенерация фолликулярного эпителия. Редко встречались атрезированные фолликулы, в которых клетки фолликулярного эпителия проявляли признаки пролиферации.

В ооцитах, содержащихся в этих фолликулах, замечалась альтерация различной степени. Ядра некоторых из них совершенно дегенерировались, в других—отмечалось сморщивание ядерной мембраны, ее частич-

ное исчезновение и хроматолиз. Цитоплазма окрашивалась неравномерно, была вакуолизированной, грубозернистой; часто отмечалось ее просветление (рис. 31).

В значительной части более развитых фолликулов, находящихся в состоянии атрезии, обнаруживалась

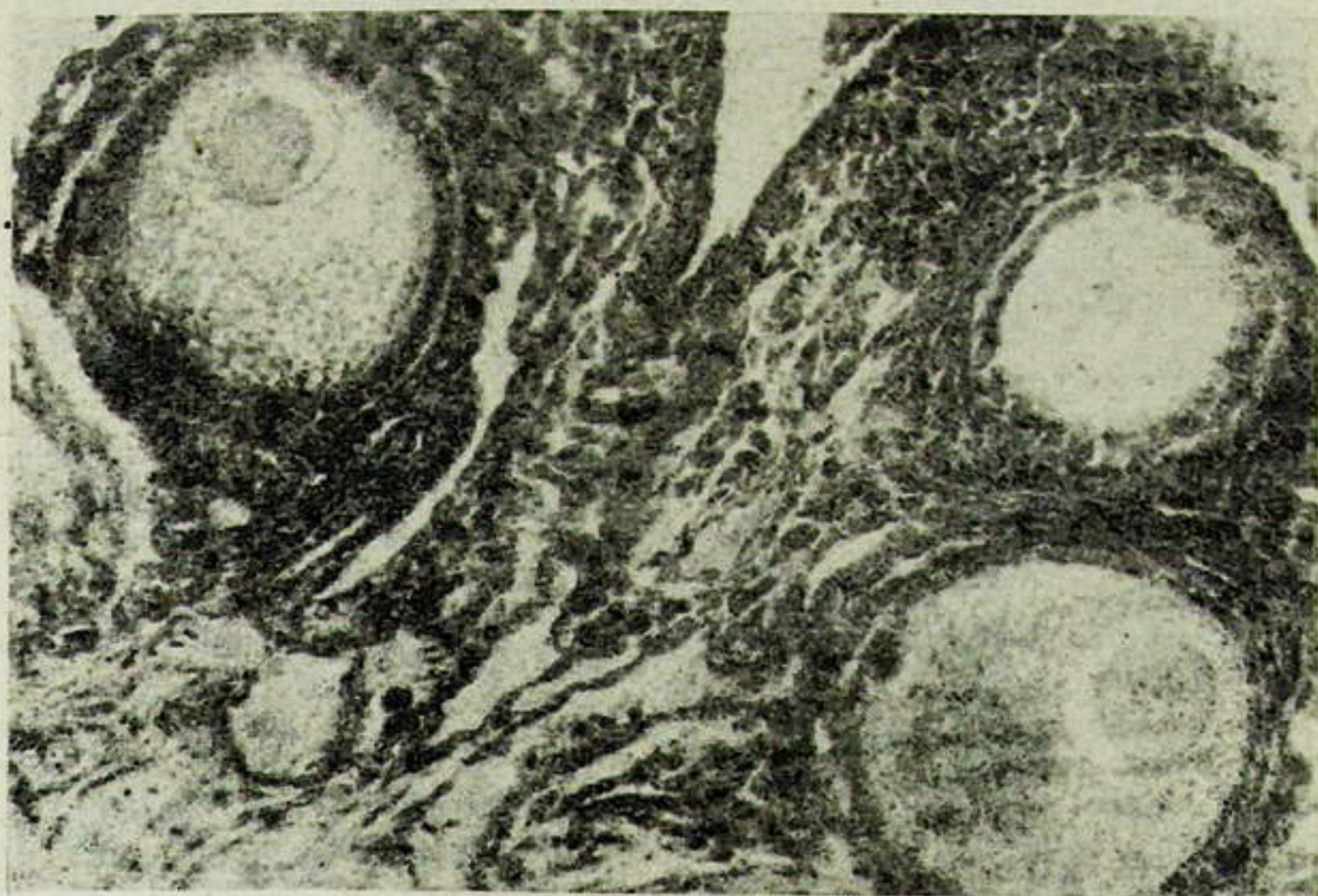


Рис. 30. Атрезия примордиальных фолликулов. Дегенерация фолликулярного эпителия. Частичное и полное исчезновение контуров ядра и хроматолиз, неравномерное окрашивание цитоплазмы, ее вакуолизация и просветление. На 15-м месяце после рентгеновского облучения дозой в 20 р. Ок. 10, об. 40. Г. Э.

дегенерация фолликулярного эпителия, проявляющаяся в исчезновении четкости контуров эпителиальных клеток, просветлении их протоплазмы или, наоборот, в гиперхромном окрашивании. Одновременно обнаруживалась дегенерация клеточных элементов внутренней оболочки, исчезновение четкости их контуров, уменьшение их количества. Интерстициальные клетки, находящиеся во

внутренней оболочке, также обнаруживали признаки дегенерации.

Во внутренней оболочке альтерированного ооцита отмечалось наличие однородного гомогенного вещества — гиалина, интенсивно принимающего эозинофильную

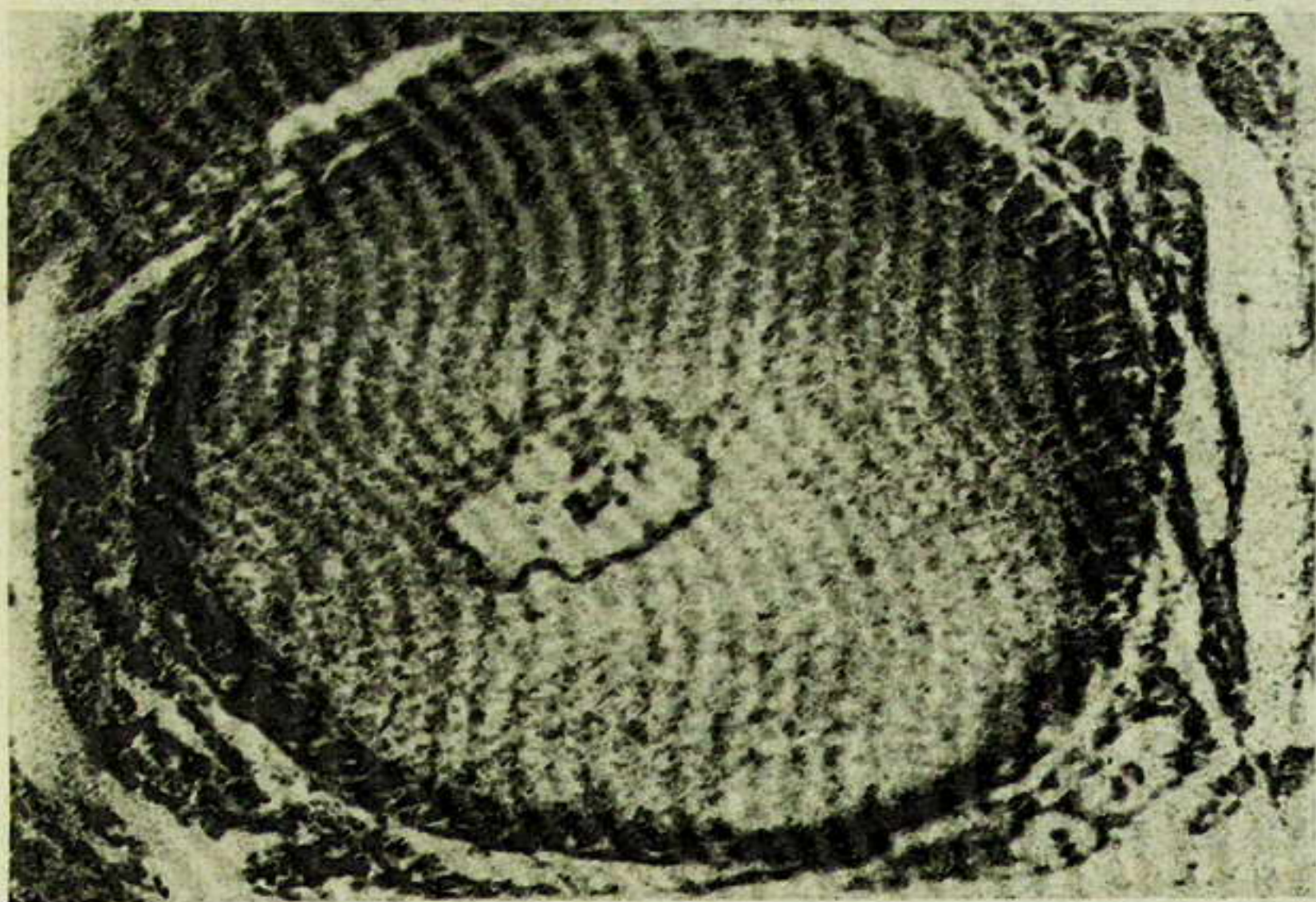


Рис. 31. Атрезия растущего фолликула. Дегенерация фолликулярного эпителия. Сморщивание ядерной мембраны и хроматолиз. Неравномерное окрашивание и грубая зернистость цитоплазмы. На 15-м месяце после рентгеновского облучения дозой в 20 р. Ок. 10, об. 20. Г. Э.

окраску. Вместе с этим имело место утолщение основной мембраны за счет ее частичной гиалинизации (рис. 32).

Большинство дегенерированных ооцитов этих атретических фолликулов ядерных структур не содержали. В ряде из них отмечалось частичное исчезновение ядерной мембраны и хроматолиз.

Цитоплазма дегенерированных ооцитов окрашивалась неравномерно, была грубозернистой, вакуолизированной; в ряде случаев обнаруживалось ее просветление.

При вышеуказанных дозах облучения в мозговом веществе яичника дегенеративные изменения не были отмечены. Сосуды этого слоя были гиперемированы.

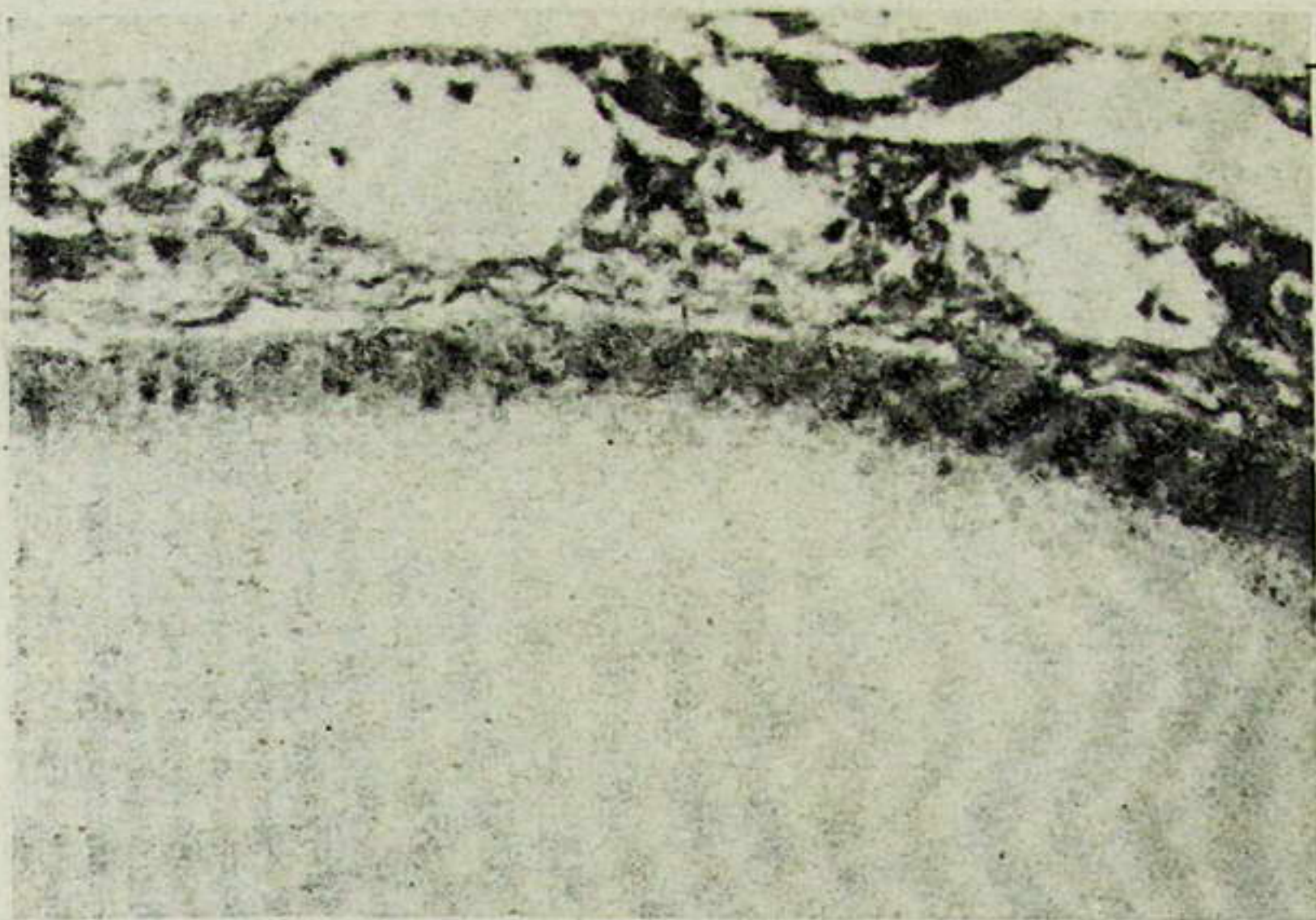


Рис. 32. Фрагмент атретического фолликула. Дегенерация фолликулярного эпителия. Частичная гиалинизация и утолщение основной мембраны. Дегенерация клеток внутренней оболочки, ее гиалинизация. Дегенерация интерстициальных клеток. На 15-м месяце после рентгеновского облучения дозой в 20 р. Ок. 15, об. 40. Г. Э.

Изменение гистоморфологической структуры яичника при облучении дозами в 100, 300 и 500 р.

При облучении дозами в 100, 300 и 500 р в эпителиальном покрове яичника видимых повреждений не отмечалось.

Белочная оболочка и корковая строма сохраняли нормальное строение. Сосуды стромы коркового веществ-

ва признаков альтераций не обнаруживали. Отмечается их гиперемия и явления престаза. Местами в строге коркового слоя имелось кровоизлияние с отложением кровяного пигмента.

Фолликулярный аппарат коркового слоя состоял из примордиальных и растущих фолликулов различной величины. Большинство из них находилось в состоянии атрезии. Отмечалось значительное обеднение яичника фолликулами, находящимися на разных фазах развития. В большинстве случаев корковый слой на значительном протяжении был лишен фолликулов. Примордиальные и растущие фолликулы, имеющие нормальную структуру, встречались редко.

В атретических примордиальных фолликулах в большинстве случаев отмечались признаки дегенерации и некроза фолликулярного эпителия. Клетки последних нечетко контурировались, большинство из них окрашивалось гиперхромно.

В ряде атретических примордиальных фолликулов клетки фолликулярного эпителия обнаруживали более выраженную дегенерацию. На препаратах отмечались лишь следы фолликулярного кольца, в виде прерывистой цепочки, частично замещенной эозинофильным однородным веществом—гиалином (рис. 33).

В некоторых ооцитах, содержащихся в этих фолликулах, замечалось частичное или полное исчезновение ядерной мембраны и хроматолиз, в других—ядра были менее измененными. Встречались ооциты, не содержащие ядер. Цитоплазма большинства атретических примордиальных фолликулов была частично заполнена однородным гиалиновым веществом, принимающим эозинофильную окраску. Часто она имела решетчатый вид из-за значительной вакуолизации.

В растущих более развитых фолликулах, находящихся в состоянии атрезии, также имела место альтерация фолликулярного эпителия. Вместе с этим отмечалась деформация и сморщивание фолликула.

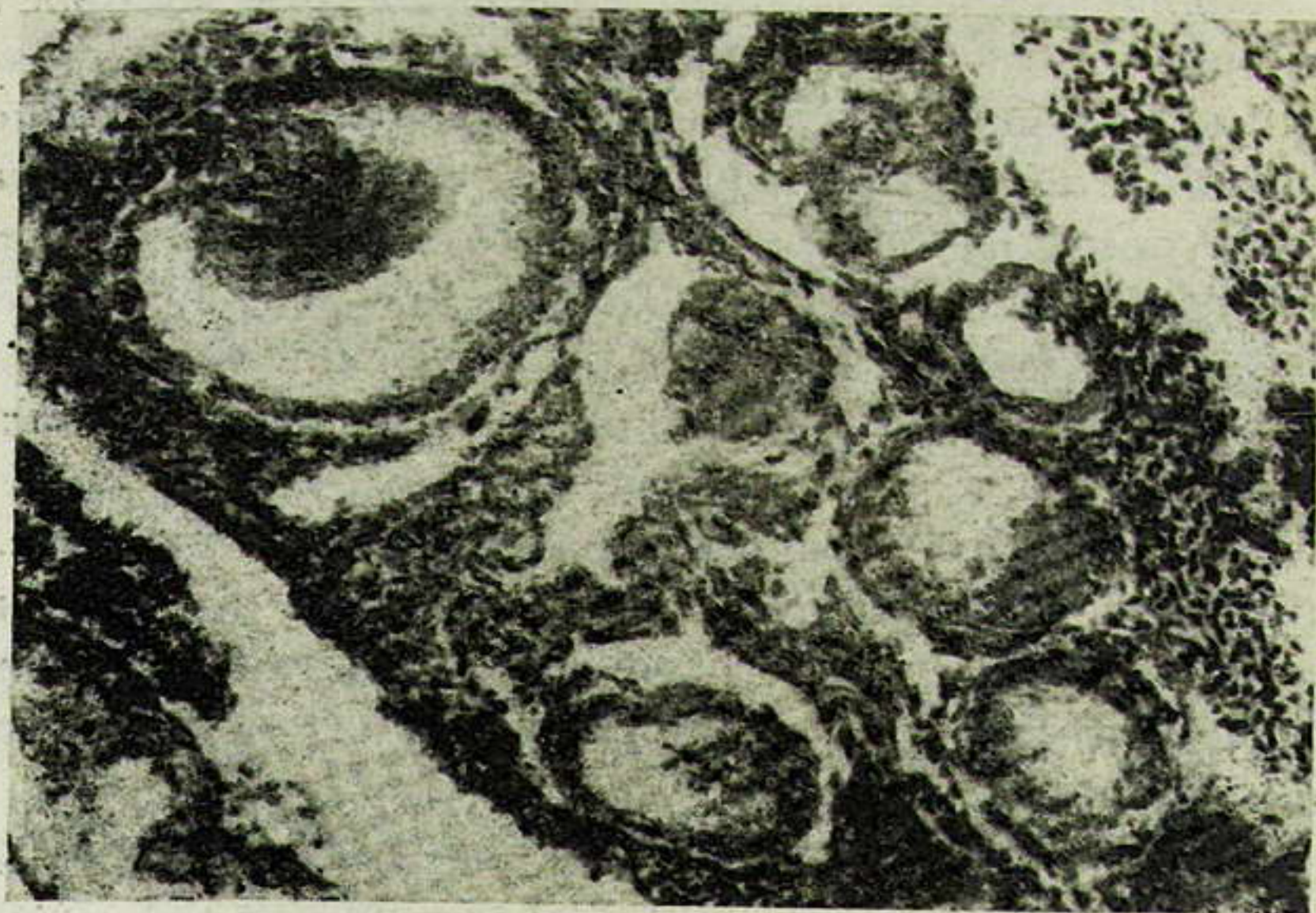


Рис. 33. Атрезия примордиальных фолликулов. Дегенерация и некроз фолликулярного эпителия, ее гиалинизация. Дегенерация ядра ооцита, его частичное или полное исчезновение. Просветление и вакуолизация цитоплазмы ооцита, ее частичная гиалинизация. На 15-м месяце после рентгеновского облучения дозой в 100 р. Ок. 10, об. 40. Г. Э.

Эпителиальный покров ооцита находился в состоянии дегенерации и некроза. Клетки фолликулярного эпителия нечетко контурировались, отмечалось исчезновение клеточных мембран. Их ядра были пикнотичными, окрашивались гиперхромно. Во многих атретических фолликулах ядра ооцитов полностью дегенерировались, в ряде других отмечалось частичное исчезновение ядерной мембраны, а также ее сморщивание и хроматолиз. Цитоплазма была частично охвачена однородным гиали-

новым веществом, со значительной вакуолизацией. Из-за этого она имела пенисто-ячеистый вид (рис. 34).

В более развитых больших фолликулах также обнаруживались дегенеративно-некротические изменения в фолликулярном эпителии, а также гиалинизация и утолщение базальной мембраны ооцита. Значительные изменения отмечались и во внутренней оболочке: дегенерация и некроз клеток, составляющих эту оболочку,

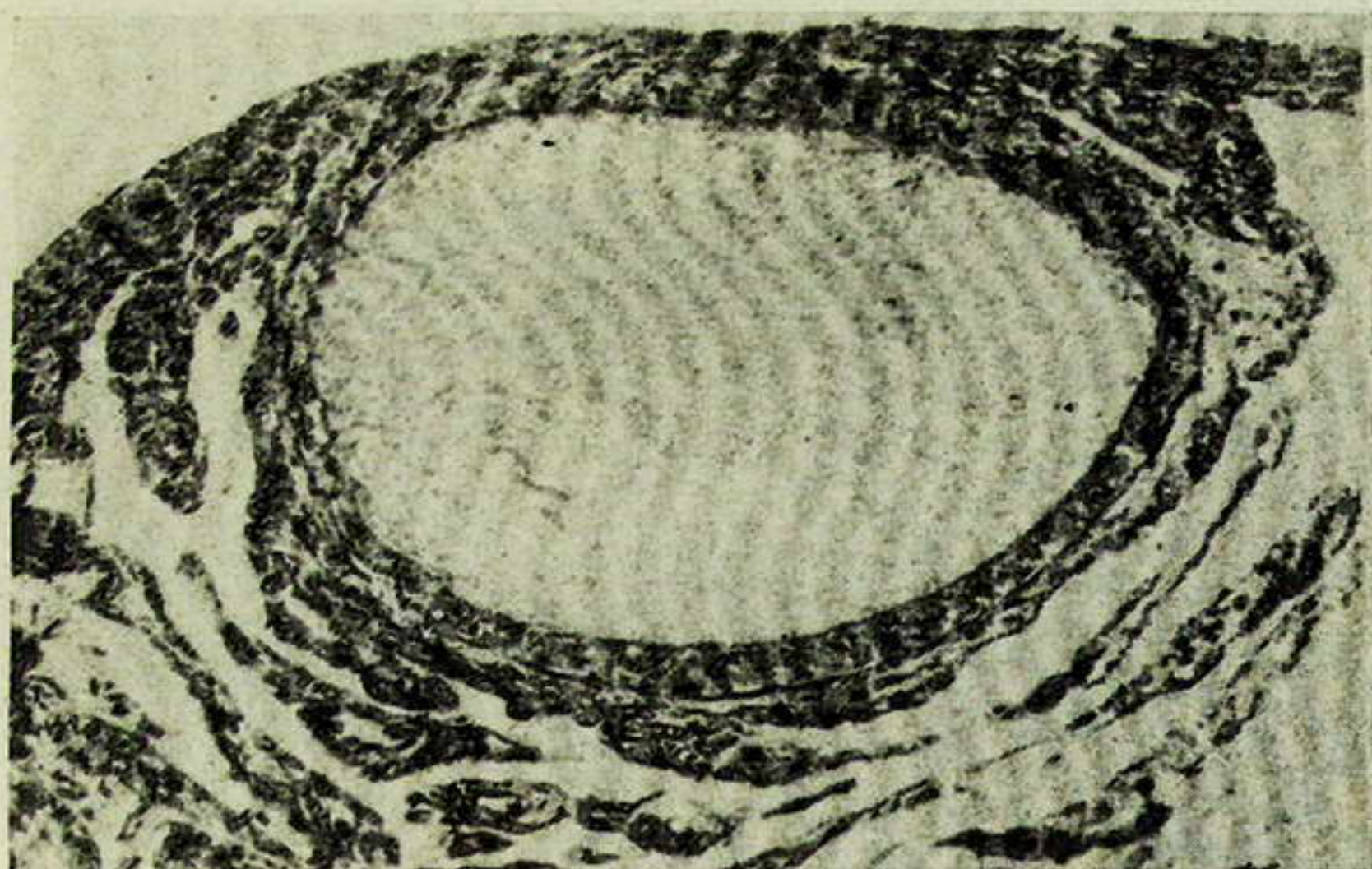


Рис. 34. Атрезия растущего фолликула. Деформация и сморщивание фолликула. Дегенерация и некроз фолликулярного эпителия. Исчезновение ядра ооцитов. Вакуолизация и просветление цитоплазмы. На 15-м месяце после облучения дозой в 100 р. Ок. 10, об. 20. Г. Э. наличие в ней значительного количества гиалинового вещества. Во внутренней оболочке этих атретических фолликулов обнаруживались нормальные интерстициальные клетки, имеющие светлую протоплазму и четко контурированное ядро. В других участках в этих клетках отмечались признаки дегенерации и некроза (рис. 35).

Ооциты, находящиеся в некоторых из этих атретических фолликулов, не содержали ядер, в других ооцитах

отмечалось сморщивание ядерной мембраны или частичное ее исчезновение и хроматолиз, а также деформация и сморщивание фолликула.

Цитоплазма этих атретических фолликулов обнаруживала признаки дегенерации в виде грубой зернистости вакуолизации или просветления.

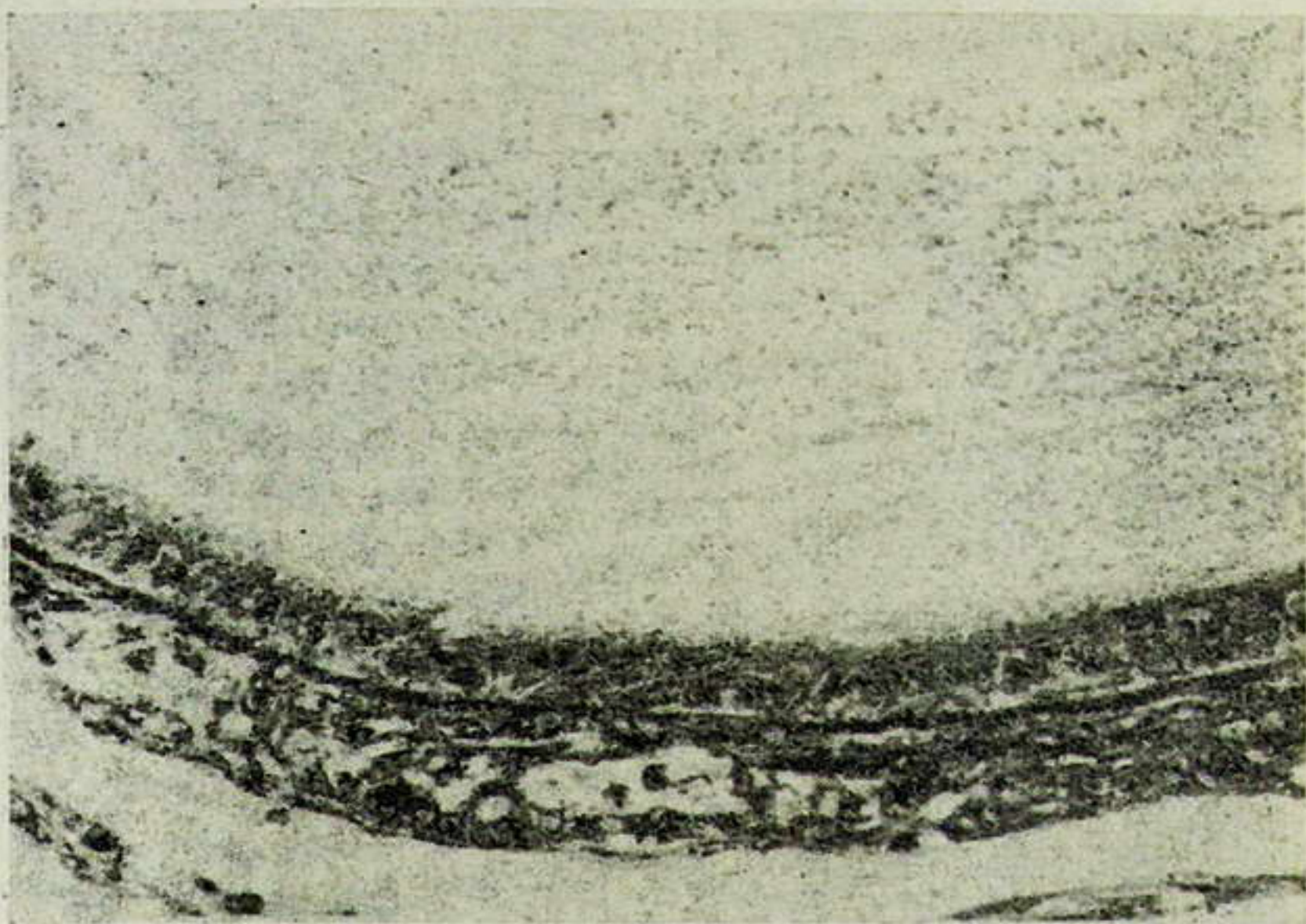


Рис. 35. Фрагмент большого атретированного фолликула. Дегенеративно-некротически измененный фолликулярный эпителий. Гналинизация и утолщение базальной мембраны. Дегенерация и некроз клеток внутренней оболочки, ее гналинизация. Дегенерация интерстициальных клеток. На 15-м месяце после рентгеновского облучения дозой в 100 р. Ок. 15, об. 40. Г. Э.

Строма мозгового вещества была волокнистой; в фиброцитах этого слоя признаков дегенерации не имелось. В некоторых участках стромы отмечались престази и кровоизлияния.

Возникновение гигантских многоядерных клеток и однородных гигантских шарообразных масс

В яичниках птиц, облученных дозами в 100, 300 и 500 р., обнаружено наличие необычных гигантских многоядерных клеток и однородных гигантских шарообразных масс, интенсивно принимающих окраску гематоксилина. Эти образования встречались в строме яичника в местах старых кровоизлияний. В протоплазме этих клеток обнаруживалось накопление разрушенных клеточных телец (рис. 36).

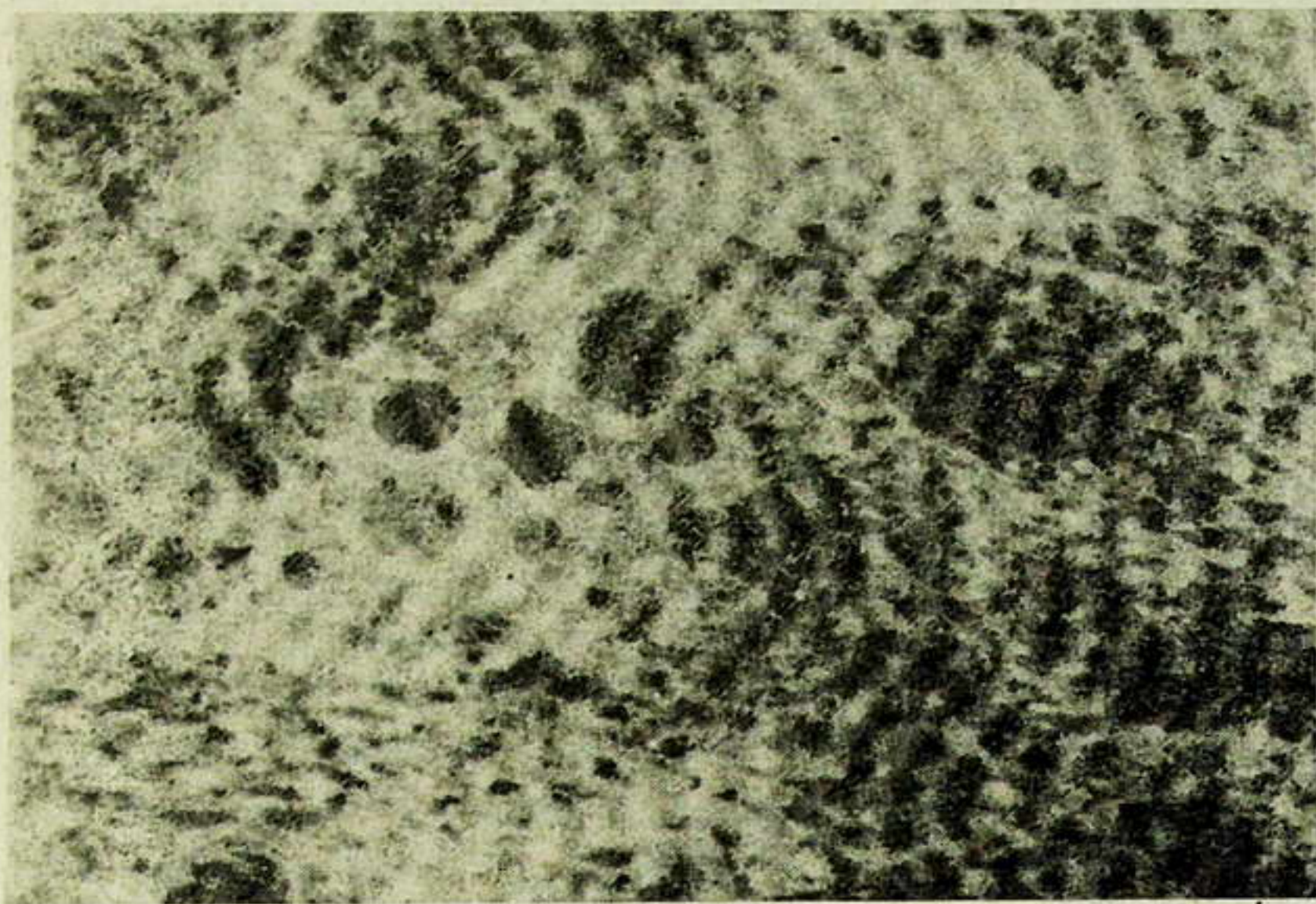


Рис. 36. Строма яичника курицы. Гигантская многоядерная клетка и гигантские шарообразные массы. На 15-м месяце после облучения дозой в 500 р. Ок. 10, об. 40. Г. Э.

Брамбель и другие (Brambell a. al., 1957) также выявили необычные гигантские многоядерные клетки в яичниках облученных мышей.

Л. В. Фунштейн (1961) описал гигантские многоядерные клетки в легких, синусах селезенки и лимфатических узлах кроликов, возникших в результате рентгеновского облучения.

Таким образом, данные микроскопического анализа показывают, что отдельные последствия различных доз лучевого воздействия на яичник птицы характеризуются разнообразностью течения процесса фолликулярной атрезии (обратного развития).

Последняя, при дозах облучения в 4 и 12 р, выражается превалированием атретических фолликулов с явлениями пролиферации фолликулярного эпителия и клеточных элементов внутренней оболочки. При дозах облучения в 20 р обнаруживается наличие атретических фолликулов с явлениями частичной дегенерации и гиалинизации фолликулярного эпителия, внутренней оболочки и базальной мембраны.

При дозах облучения в 100, 300 и 500 р было установлено обеднение яичника фолликулярными структурами, со значительным превалированием атретических фолликулов с явлениями дегенерации, некроза и гиалинизации фолликулярного эпителия, внутренней оболочки и базальной мембраны (С. К. Карапетян, В. А. Варданян, 1967; В. А. Варданян, 1965).

ГЛАВА III

ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНУЮ ФУНКЦИЮ

ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНУЮ ФУНКЦИЮ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Уже в наиболее ранних радиобиологических исследованиях было установлено, что лучевое поражение гонад сказывается отрицательно на воспроизводительной способности самцов и самок.

Так, Альберс-Шонберг (albers-Schönberg, 1903) обнаружил, что после рентгеновского облучения самцы теряют способность к оплодотворению. Автор наблюдал, что рентгеновые лучи вызывали стерилизацию, азоспермию и олигонекроспермию.

Одновременно Фрибен (Friben, 1903) установил, что эти изменения связаны с прекращением сперматогенеза, дегенеративными изменениями и распадом семяродного эпителия яичек.

Рядом исследований (Evans, 1949; Murphee a. al., 1952; Weary a. al, 1953; H. Langendorff a. M. Langendorff, 1954; Н. И. Нуждин, Н. И. Шапиро и др., 1955 а) разно-

временно было доказано, что уменьшение плодовитости самцов, а также наступление временной и постоянной стерильности зависят от высоты дозы облучения.

Уари, Мансон и Моле (Weagy, Munson a. Mole, 1953) показали, что при хроническом облучении быстрыми нейтронами при общей дозе 70 р плодовитость самцов уменьшается вдвое, тогда как у самок она не вызывает понижения плодовитости.

Авторы считали возможным оплодотворение частично поврежденных половых клеток и рождения неполноценного потомства. Последние явления они обнаруживали чаще в тех случаях, когда были подвергнуты облучению половые клетки самки и самца.

Снелл (Snell, 1933), Рассел (Russell, 1950), Гертвинг (Hertwig, 1940) нашли, что у облученных самцов наступало полное или частичное бесплодие.

Хальберштедтер (Halberstaedter, 1905), Лакасань (Lacassagne, 1913) нашли, что у млекопитающих некоторые дозы облучения могут вызвать временную, а другие—постоянную стерильность. При нестойкой стерильности через несколько месяцев половая активность восстанавливалась.

Л. Л. Окинчиц (1906) при изучении действия ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию самок млекопитающих обнаружил, что у облученных самок мышей, крыс и морских свинок вместе с повреждением яичников возникали и нарушения плодовитости.

Х. Лангендорф и М. Лангендорф (H. Langendorff a. M. Langendorff, 1956) установили, что количество полученного потомства от облученных мышей не зависит от способа облучения. Было обнаружено, что при однократном или дробном облучении уже при небольших дозах у животных отмечалась выраженная стерильность. Начиная с дозы облучения в 200 р появлялись необратимые

изменения в яйцеклетках. По мнению авторов, уменьшение численности потомства при нарастании дозы облучения у самок указывало на альтерацию только ооцитов.

А. И. Осиповский (1957, а, б) детально исследовал действие общего облучения гамма-лучами Co^{60} в дозах 198, 360 и 590 р на воспроизводительную функцию белых крыс. Автор скрещивал необлученных самок с облученными самцами, необлученных самцов с облученными самками, а также облученных самок и самцов. Он установил, что при воздействии ионизирующей радиации на одного из родителей у всех самок рождалось потомство, тогда как при облучении самок и самцов дозой в 360 р воспроизводительную способность сохраняли только 50% самок. Автор приходит к заключению, что хотя репродуктивная функция у животных восстанавливалась в течение 1—3 месяцев, через 19 месяцев после облучения в яичниках животных обнаруживались глубокие изменения.

Н. И. Шапиро, Н. И. Нуждин и О. Н. Петрова (1958) обнаружили, что самцы морских свинок более радиочувствительны, чем самки. Кроме того, они установили, что яичники у морских свинок более резистентны к радиации, чем у других животных.

Ценные данные о влиянии больших доз ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию мышей и крыс получила З. Т. Белугина (1958). Автор облучала одну группу животных дозой в 350 р (LD 60) и 500 р (LD 100) без защиты, а животным второй группы в качестве защитных средств вводила раствор гиалуроновой кислоты и препараты стекловидного тела. Из 67 животных, получивших летальную дозу облучения, осталось в живых лишь 31. В следующем этапе опыта она скрещивала выживших животных (из первой группы 11 животных, из второй—19). У этих животных отмечалось снижение плодовитости, частое прерывание беременности

и мертворождаемость, а также нарушение нормального развития у родившихся животных. Здесь налицо последствие больших доз радиации на воспроизводительный аппарат.

Н. И. Нуждин, Н. И. Шапиро и др. (1955а) на основании своих исследований пришли к выводу, что у самок, скрещенных самцами, облученными дозой в 400 р, в течение первых 8—9 дней беременности число погибших зародышей было в 3 раза больше, чем в последующие дни беременности.

Интересные данные о влиянии ионизирующей радиации на соотношение полов в потомстве мышей приводят Кальмус, Метракос и Зильверберг (Katmus, Metracos, Silverberg, 1952). Авторы, подвергая местному облучению семенники животных дозами в 150 и 300 р. установили, что облучение вызывает снижение количества родившихся потомков. Особенно заметно уменьшалось число родившихся самок.

Е. А. Какушкина и Л. А. Плодовская (1960) получили ценные данные при изучении репродуктивной функции крыс, подвергнутых воздействию ионизирующей радиации как в эмбриональном периоде развития, так и во взрослом состоянии. Одну группу животных авторы подвергли облучению дозой в 600 р и, спустя 30—35 дней после облучения, выживших животных скрещивали с необлученными самцами, а другую группу скрещивали до облучения, после чего на 9-й и 20-й дни беременности облучали дозами, не превышающими 250 р. Изучая плодовитость у родившихся потомков, в результате скрещивания облученных самок с необлученными самцами, авторы обнаружили, что при различных дозах облучения частота возникновения стерильности у животных, подвергнутых облучению в эмбриональном периоде развития, была значительно выше, чем у самок, облученных во взрослом состоянии.

Сходные данные были получены Н. И. Нуждиным, Н. И. Шапиро и др. (1955, а, б). Они подвергали самок мышей однократному воздействию рентгеновых лучей в дозах 15, 20 и 50 р. Облученных самок спаривали с необлученными самцами через 3,5 и 5,5 месяцев после облучения. По данным авторов, даже при дозах облучения 15 и 20 р обнаруживалось понижение плодовитости животных, тогда как изменений эстрального цикла не отмечалось.

В противовес этим исследованиям облучение, как способ стимуляции оогенной функции яичника женщины при некоторых видах стерильности, предложили Ронжи (Rongy, 1924) и Беклер (Béclère, 1926). Авторы считают, что малые дозы облучения при их правильном применении вызывают стимуляцию функции яичника, с последующей пролиферацией его клеточных элементов. Исходя из этой гипотезы, они использовали стимулирующие дозы рентгеновых лучей при нарушениях менструального цикла, связанных с недостаточной секрецией яичников. Для этой цели они назначили облучение, равное 35% эритемной дозы.

Рубин (Rubin, 1947) располагает большим опытом в применении рентгеновых лучей в качестве агента, стимулирующего овуляцию. Он доказал, что не менее 80% женщин, получивших облучение, отмечают возобновление регулярной менструации. Автор считает, что лишь у 6—10% необлученных женщин (страдающих бесплодием) может спонтанно наступить беременность.

Каплан (Kaplan, 1954) сообщил о результатах лечения этим способом 660 женщин, страдающих бесплодием, причем у 270 из них наступила беременность и родились 347 нормальных детей.

В настоящее время накопилось большое количество фактов в этом направлении. Однако не все исследователи

высказываются в пользу применения ионизирующих лучей с целью стимуляции оогенеза. Так, Коллинс (Collins, 1950) опросил 410 врачей-гинекологов, 70% из них высказались против применения этого метода, а 30% успешно применили его на 4200 женщинах. Осложнения имели место в небольшом количестве случаев.

Ряд авторов (Drips, 1948; Edeiken, 1933; Friedman a. Finkler, 1942; Hanmann, 1947; Jsrael, 1952; Mazer, 1947) приводит данные своих наблюдений, в которых отмечается положительное влияние ионизирующей радиации на оогенную функцию яичника женщины.

Форест (Forest, 1957) сообщил результаты, полученные при облучении 33 женщин, страдающих бесплодием. Он, с целью стимуляции оогенной функции, облучал область яичников и гипофиза дробными дозами; тотальная доза для яичников составляла всего 180 р., а для гипофиза 75 р. Облучение проводилось в три сеанса. Автор отмечает, что в течение 6 месяцев лечения из 33 женщин, подвергшихся облучению, только у 16 наблюдалось наличие овуляторной базальной температуры. Более чем у половины облученных женщин имела место овуляция в первые три месяца после облучения. Беременность после облучения наступила через 3 месяца у 4 женщин, от 4 до 6—у 4, от 7 до 12 месяцев у 5 женщин. Общее число беременностей составило 25, из них 19 закончились нормальными родами. В одном случае были преждевременные роды на 29-й неделе, а у одной женщины имела место внутриутробная гибель плода; в 3 случаях были выкидыши в первые три месяца беременности. Отмечались также осложнения, непосредственно связанные с облучением. Так, из 17 женщин у одной появились признаки менопаузы.

Садик Фода и Кассим (Sadik Foda a. Kassim, 1960) отмечают эффективность облучения для устранения стерильности у молодых женщин.

Ингалс и др. (Ingals a. al., 1955) считают, что этот метод не должен быть применен у женщин моложе 20 и старше 35 лет, так как при этом имеется опасность наступления аменорреи.

ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНУЮ ФУНКЦИЮ ПТИЦЫ

Изучение действия ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию птицы уже давно привлекает внимание исследователей.

Впервые П. Гильман и Ф. Батьер (Gilman a. Baefjer, 1903) подвергли воздействию рентгеновских лучей эмбрионы кур на разных стадиях развития. Они отметили, что до 10—12-го дня инкубации имело место ускорение развития эмбрионов. Однако авторы заметили, что уже с 3—4-го дня появились аномалии у некоторых из этих эмбрионов. Развитие облученных эмбрионов замедлялось с 10—12-го дня инкубации и все остальное время контрольные эмбрионы по величине превосходили их. Рост аномальных эмбрионов либо приостанавливался, либо они уменьшались в размерах и принимали необычные формы.

А. В. Репрев (1927) перед инкубацией облучал куриные яйца гамма-лучами радия дозой в 75 р. Автор нашел, что потеря в весе яиц была ниже в подопытной группе; он объясняет это явление замедлением обменных процессов в облученных яйцах. Однако к 20—22-му дню подопытные зародыши не только догоняли в весе контрольных, но даже ко времени вывода превосходили их. Превышение веса автор трактует как патологию в развитии. Он отмечает, что подопытные цыплята имели неправильную посадку тела, отличались взъерошенным

оперением, признаками рыхлой-сырой конституции и наблюдался большой отход при вылуплении. Эмбриональный период у подопытных цыплят оказался на сутки длиннее, чем у контрольных.

Эссенберг (Essenberg, 1935) подвергал куриные эмбрионы воздействию рентгеновских лучей в дозах 30—600 р. В опыте изучались продолжительность эмбрионального развития, половое созревание птиц, возраст первого удачного пения петухов, а также возраст молодых при откладывании первого яйца. Последствия облучения наблюдались автором на протяжении почти всей продуктивной жизни птицы. Результаты опытов показали, что облучение в небольших дозах, ниже 80 р, оказывало положительное влияние на эмбриональное развитие птиц, сокращая продолжительность эмбрионального периода в среднем на 12 часов. Оно положительно отразилось и на половом созревании молодняка: курочки облученной группы начали откладывать яйца на 33 дня раньше, чем контрольные сверстницы.

Автор отметил необычно высокий уровень продуктивности опытных кур в первые шесть месяцев яйцекладки. По его данным, их яйценоскость в течение этого периода была почти в четыре раза выше, чем у контрольных аналогов. Однако такая интенсивная продуктивность далеко выходила за пределы физиологической нормы и сменялась длительной паузой. Последовавший за ней новый период яйцекладки был значительно более коротким, менее интенсивным и сменялся еще более глубокой паузой. С увеличением возраста птицы периоды яйцекладки все более укорачивались, интенсивность ее снижалась, а паузы становились длиннее. В итоге за два года наблюдения яйценоскость облученных кур была в среднем почти в два раза ниже, чем у контрольных аналогов.

Е. А. Вирлан, Д. В. Орлова, Г. Г. Полякова (1954) изучали влияние малых доз рентгеновских лучей на инкубационные качества яиц, которые облучались однократно перед инкубацией. Выводимость цыплят из облученных яиц была значительно выше, чем в контрольной группе.

К. А. Лебедева (1959) изучала действие малых доз излучения C_{60} на яйценоскость кур, нормальных и плохих несушек. Она подвергала общему облучению подопытных птиц дробными дозами в течение 5 дней. Ежедневная доза составляла 1—5 р и соответственно суммарная—5—25 р. В опыте учитывались количество и вес снесенных яиц, а также вес тела птиц.

Результаты опытов показали, что после облучения хорошие несушки не изменяли яйценоскость при дозе 5 р, а плохие несушки увеличивали ее на 22%. Кроме того, увеличение яйценоскости у них возникало в первый же месяц после облучения и даже в первые 2 недели, причем оно зависело от дозы облучения.

При дозе облучения в 25 р у плохих несушек повышалась яйценоскость незначительно (на 6,2%), а у хороших—она даже понижалась.

По наблюдениям автора, данные яйценоскости тех же птиц на следующий год показали, что действие лучистой энергии не прошло бесследно. В годовой яйценоскости сохранились те же отклонения. Несушки, облученные дозой в 5 р, неслись лучше, чем контрольные, а при облучении дозой в 25 р—хуже.

Рассматривая связь между яйценоскостью и весом яйца, автор предполагает, что облучение оставляет последствия в течение длительного времени. Если в 1954 году в контроле была обратная связь (коэффициент корреляции для плохих несушек—45%, для хороших—77%), а в 1955 году эта связь была в пределах 48 и 29%,

то в облученной группе отклонения были иные: при дозе 5 р у плохих несушек—8% в 1954 г. и 7% в 1955 г., а у хороших соответственно 72,9 и 9%. Автор полагает, что доза в 25 р не является стимулирующей, а даже, наоборот, угнетающей, так как уменьшение количества яиц в этом случае сопровождается также уменьшением их веса. Вес яйца как самостоятельный показатель не отражал действия лучистой энергии. Изучение морфологической картины крови также не давало возможности сделать заключение о том, что организм куриц подвергался облучению. По наблюдениям автора, незначительные отклонения веса тела облученных групп по отношению к контрольной не являются достоверными.

Лешер, Коттрал и Вотерс (Lesher, Cottral, Waters, 1955) подвергли облучению цыплят в возрасте 6, 12 недель и половозрелых кур-несушек рентгеновскими лучами в дозах 50, 100, 200 и 300 р. Авторы отмечают, что разницы в средней яйценоскости птиц, облученных вышеуказанными дозами, и контрольных птиц-аналогов не было.

Смит и другие (Smith a. al., 1956) после предварительного изучения яйценоскости кур оперативным путем обнажали яйцевод и облучали его рентгеновскими лучами в дозах 50, 800, 1000, 1600, 2000, 2500, 3000, 3500, 4000, 5000 р. Остальная часть организма птицы была экранирована и практически не облучалась. После этого птицы возвращались в прежние условия содержания. Через 2—3 недели после облучения яйцевода у птиц возобновлялась яйцекладка. Результаты опыта показали, что в основном у облученных птиц понижалось количество снесенных яиц (почти на 1/3 по сравнению с контрольными), птицы, получившие ниже 2000 р, и птицы, получившие 2000—3500 р, реагировали повышением количества отложенных яиц. У птиц, облученных дозами выше 3500 р, не отмечалось повышения в продуктивности.

М. А. Самолетов, И. Г. Костин и М. Г. Салганик (1958) приводят данные о стимулирующем действии радиоактивных излучений на развитие куриного эмбриона при инкубации. В исследованиях указанных авторов наиболее эффективными оказались «большие» дозы облучения (0,0003 р в минуту) при семикратном облучении с равными промежутками в три дня и экспозицией в 5 минут. Количество нормально развившихся эмбрионов (вывод здоровых цыплят) при облучении составило 95%, тогда как в контроле (без облучения) процент вывода составил 87,2%.

А. Я. Добрынина, И. Г. Костин и Л. А. Зубарева (1960) изучали влияние малых доз ионизирующей радиации на эмбриональное развитие птиц. Авторы исходили из гипотезы, что небольшое превышение дозы ионизирующей радиации, как любого другого эволюционно обусловленного и необходимого фактора внешней среды (пищи, света и т. п.), в определенные стадии развития организма не приведет к патологическому эффекту, а наоборот, может дать положительный результат.

Авторы в опытах применяли дозы, превышающие в 1000—1500 раз уровень природной радиации. В качестве источников облучения применялись соли урана и тория. На обширном материале было установлено положительное влияние малых доз ионизирующего излучения на выводимость цыплят. Опыты проводились в разнообразных вариантах с применением различных дозировок, кратности и продолжительности облучения, а также использования неодинаковых по инкубационным качествам яиц.

Полученные данные позволили заключить, что величина дозы (в определенных пределах) не играет большой роли для повышения результатов инкубации. Не имеет существенного значения кратность облучения (количес-

тво однократных воздействий—сеансов за период инкубации), а также продолжительность этих сеансов.

В своей работе авторы приводят в качестве примера результаты инкубации нескольких партий яиц с разными условиями облучения. Далее, они указывают, что выводимость цыплят подопытных групп была очень высокой во всех партиях, независимо от примененной методики облучения.

Повторные опыты, проведенные в аналогичных условиях, позволили сделать тот же вывод, об отсутствии определенной связи между условиями облучения и выживаемостью эмбрионов. Приведенные данные авторы считают предварительными. Одновременно с этим они наблюдали, что если партия яиц, подвергнутая облучению, обладает сравнительно низкими инкубационными качествами, то облучение дает высокий эффект. Если же выводимость в целом по партии довольно высокая, то жизнеспособность в опыте незначительно повышается. Закономерность этих данных была проверена на яйцах, полученных от птиц с различной выводимостью. Так как выводимость из яиц кур общепользовательных пород значительно ниже, чем из яиц леггорнов, авторы предположили, что облучение перед закладкой яиц кур породы нью-гемпшир даст положительные результаты. Это предположение подтвердилось: выводимость цыплят в первом опыте под влиянием облучения повысилась на 5,8—11,8%, а во втором—на 4,5—6,4%, в то время как выводимость яиц леггорнов при аналогичном методе облучения не была столь высокой.

Таким образом, гипотеза, выдвинутая авторами, экспериментально была доказана.

Продолжая исследования в этом направлении, А. Я. Добрынина, Л. А. Зубарева, И. Г. Костин, Х. Ф. Кушнер, А. И. Самолетов, М. Г. Салганик (1961) изучили влияние

облучения эмбрионов на постэмбриональный рост, развитие и продуктивность кур. Было показано, что микродозы гамма-излучений оказывают благоприятное влияние на эмбриональную выживаемость цыплят, повышая выводимость на 3,5%. Они обнаружили, что на результаты облучения оказывали заметное влияние исходные инкубационные качества яиц. Чем хуже была выводимость в контроле, тем заметнее оказывался эффект облучения, и наоборот. Авторы приводят данные, согласно которым по развитию внутренних органов, картине крови и физиологическому состоянию щитовидной железы суточные цыплята из облученных яиц не отличались от цыплят контрольной группы. Они отмечают также, что постэмбриональный рост цыплят, развитие ювильного оперения и выживаемость в облученных и контрольных группах оказались близкими. Наряду с этим, в течение 10 месяцев наблюдения от подопытных молодых, облученных в период эмбриогенеза, было получено яиц на 1,9—16,5% больше, чем в контроле. В опытных и контрольных группах живой вес и выживаемость несушек существенно не различались.

Углубляя радиобиологические исследования в этом направлении, Х. Ф. Кушнер, И. Г. Костин, А. Я. Добрынина, Л. А. Зубарева, Н. И. Кузнецов, Л. И. Шершунова, М. Г. Салганик (1963) приводят данные результатов 90 опытов, показывающих, что при хорошем качестве яиц (в контроле выводимость достигала 90,0—95,9%) выводимость в результате облучения повышалась до 6,9%, при среднем (выводимость в контроле была от 81,0 до 89,9%) —эффективность облучения достигала от 1,0 до 10,9%. Были также установлены изменения эффективности облучения (разница выводимости в опыте и контроле) в зависимости от дозы. По полученным данным в диапазоне от 1 до 21 мр эффективность облучения мало зави-

сит от дозы. При хроническом облучении с увеличением дозы в пределах от 1 до 4 мр эффективность облучения падает.

По наблюдениям тех же авторов, облученные эмбрионы развивались лучше, чем контрольные. Так, у облученных эмбрионов более интенсивно рос пух, а сроки инкубации при облучении сокращались в среднем на 6,3 часа.

Изучая дыхательный газообмен в период эмбрионального развития, а также у суточных цыплят, авторы обнаружили, что подопытные эмбрионы и суточные цыплята отличались от контрольных повышенным поглощением O_2 , что повышение газообмена особенно четко выражено при суммарной дозе облучения в 21 мр. Интенсивное дыхание эмбрионов авторы относят не к патологии, а к общей стимуляции обмена веществ под воздействием малых доз ионизирующей радиации.

С. А. Джабиева (1960) изучала влияние малых доз ионизирующей радиации на развитие куриных эмбрионов. При дозах облучения от 1 до 30 р она отметила высокий уровень выводимости (на 6,4—10% выше, чем из необлученных яиц). По ее наблюдениям, на третьем месяце жизни вес контрольных цыплят превышал вес опытных.

П. Ф. Минаев (1962) при мозжечковом синдроме, вызванном локальным облучением больших полушарий мозга и мозжечка птиц дозами в 500—100 р, наблюдал увеличение яйценоскости.

Более углубленные экспериментальные исследования в этом аспекте, проводимые на Томилинской птицефабрике под руководством А. М. Кузина, представляют исключительно большую практическую и теоретическую ценность. А. М. Кузин с сотрудниками (1963) доказали, что при помощи малых доз ионизирующей радиации можно управлять ростом и развитием куриных эмбрионов. На большом экспериментальном материале (150 000

яиц) было установлено, что облучение яиц в период инкубации дозами в $1 \cdot 10^{-3}$, $2 \cdot 10^{-2}$ р увеличивает выводимость и повышает жизнеспособность цыплят.

Авторы утверждают, что наиболее эффективными оказались дозы облучения в 1—3 р. Последние значительно повышали выводимость цыплят (на 2—4%) и увеличивали продуктивность (на 5—15%).

Эти данные позволили авторам рекомендовать для практического использования облучение яиц в период инкубации.

Из приведенных литературных данных можно заключить, что изучение механизмов действия ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию уже давно привлекло внимание исследователей.

Многочисленными экспериментальными исследованиями и клиническими наблюдениями было установлено, что лучевое повреждение половых желез сказывается отрицательно на воспроизводительную функцию человека и животных, а также на течение беременности и развитие плода (В. А. Архангельский, 1922; З. Т. Белугина, 1958; В. И. Бодяжина и др., 1962; Е. А. Какушкина и Л. А. Плодовская, 1960; А. Л. Каплан, 1928; Н. И. Нуждин, Н. И. Шапиро и др. 1955а, б; Döderlein, 1929; Gauss, 1911; Langendorff a. Langendorff, 1956; Murphy, 1929; Russell a. Russell, 1950).

В противовес этим фактам многочисленными наблюдениями обнаружено стимулирующее действие малых доз рентгеновых лучей на оогенную функцию яичника женщины при некоторых видах стерильности.

Помимо того, за последние годы в литературе все чаще встречаются данные, говорящие о положительном влиянии небольших доз ионизирующей радиации на живой организм.

В ряде работ убедительно показано стимулирующее

действие малых доз облучения на рост и развитие растительных объектов (Н. М. Березина, 1964; Л. П. Бреславец, 1946; А. М. Кузин, 1956; А. М. Кузин и др., 1964; Н. В. Тимофеев-Ресовский, 1957).

В 1955 г. А. М. Кузин впервые обобщил данные по этому вопросу на Первой международной конференции по мирному использованию атомной энергии.

Что касается благотворного влияния радиации на животный организм, то об этом имеются лишь единичные указания.

Так, Моле (Molé, 1957) показал, что при облучении мышей и морских свинок малыми дозами радиации продолжительность их жизни значительно увеличивается.

О положительном эффекте малых доз гамма-лучей на эмбриональную выживаемость и постэмбриональное развитие цыплят указывает ряд авторов (Э. А. Варуха и С. А. Воробьева, 1962; Л. А. Добрынина и др., 1961; А. М. Кузин и др., 1963; Н. Ф. Кушнер и др., 1963).

Факты стимулирующего эффекта малых доз радиации вызвали огромный интерес в биологической науке и выдвинули задачу более всестороннего изучения этой важной проблемы.

Применение ионизирующей радиации в эксперименте является новым методическим приемом, помогающим установлению физиологических закономерностей. В этой связи Л. А. Орбели (1955) указывал, что ионизирующая радиация «представляет собой одну из интереснейших возможностей использования нового экспериментального орудия для проникновения в тайны физиологического процесса».

Из приведенных литературных данных явствует, что действие ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию домашней птицы недостаточно изучено. Существующие данные по этому вопросу порой мало

обоснованы и нередко носят противоречивый характер.

Поэтому очевидно, что исследования в этом аспекте представляют бесспорный теоретический и практический интерес.

В следующем разделе настоящей главы приводятся результаты наших исследований о стимулирующем влиянии некоторых малых доз ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию птиц, подвергнутых однократному тотальному облучению на различных стадиях онтогенеза.

СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

ДЕЙСТВИЕ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ЯЙЦЕНОСКОСТЬ КУР

Объект и методика исследования

Под опытом находилось 118 половозрелых и неполовозрелых птиц. Из этого числа было подвергнуто облучению 75, остальные (43 головы) составили контрольную группу. Подопытные группы подвергались однократному тотальному облучению ранее предназначенной дозой (за исключением птиц первой серии опытов, которые были облучены повторно). Для обеспечения равномерного облучения птица перевязывалась и укладывалась на бок. Затем проводилось облучение только половиной назначенной ей дозы, после чего птица переворачивалась на другой бок и снова подвергалась облучению второй (равной первой) половиной дозы. Источником ионизирующей радиации был рентгеновский аппарат РУМ-3.

Условия облучения птиц были следующие: напряжение 187 кв; сила тока 20 ма, фильтры 0,1 мм Al и 0,5 мм Si; фокусное расстояние 50 см, мощность дозы 27 р/мин.

Облучения проводились дозами в 4, 12, 20, 100, 300 и 500 р.

Подопытные и контрольные животные содержались в аналогичных условиях режима питания, температуры и освещения.

Для выяснения характера и особенностей действия различных доз облучения на воспроизводительную функцию птицы изучалась яйценоскость. По каждой из групп облученных птиц, а также и контрольных аналогов учет снесенных яиц производился ежемесячно (после полового созревания) в течение одного года яйцекладки. Результаты исчисления выражались в процентах, принимая количество отложенных яиц контрольной группы за 100%.

Первая серия опытов

В этой серии опытов преследовалась цель длительного наблюдения за эффектом, произведенным ионизирующей радиацией на частоту овуляции при первичном и повторном облучениях.

Под опытом находилось двадцать птиц, составивших три группы.

I группа—неполовозрелые

а) в возрасте 2 месяцев и одной недели—3 птицы,

б) в возрасте 4 месяцев и двух недель—3 птицы.

II группа—половозрелые, старше одного года, несущиеся куры —6 птиц;

III группа—контрольные птицы

а) неполовозрелые аналоги—4 птицы,

б) половозрелые аналоги—4 птицы.

Облучение проводилось при помощи рентгеновского аппарата, точность и исправность которого предварительно была проверена дозиметристом. Дозы в 4, 12 и 20 рентген условно обозначаются как «малые», а дозы в 100, 300, 500 рентген—как «средние».

Однократное облучение в 4 р получили две неполовозрелые курочки и одна половозрелая курица. В таком же соотношении получили однократное облучение в 12 и 20 р остальные птицы из группы неполовозрелых и 2 птицы из группы половозрелых. Таким образом, каждая из трех птиц группы неполовозрелых и каждая из трех, облученных малыми дозами, половозрелых птиц получили соответственно однократное облучение в 4, 12 и 20 рентг. Остальные 3 половозрелые птицы были однократно облучены «средними» дозами, каждая соответственно в 100, 300 и 500 рентг.

Непосредственно после облучения, независимо от возраста, в общем состоянии птиц каких-либо клинических изменений не отмечалось.

По истечении двух лет (от момента первого облучения), оставшиеся в живых шесть голов из этой серии птиц были подвергнуты повторному облучению. При этом каждая из них получила ту же самую дозу облучения, назначенную в начале опыта. Так, птица № 7485, как и при первом облучении, получила дозу в 4 р; птицы за № 7473, 7419 и 7494—дозу в 12 р, что и при первом облучении, а птицы № 8417 и 7488 были облучены повторно дозами, назначенными им при первом облучении. Так, первая из птиц получила дозу в 100 р, а вторая—500 р.

Схема повторного облучения приводится в табл. 1.

Схема повторного облучения

№ птицы	Дата первого облучения	Доза в р	Дата повторного облучения	Доза в р
7485	7. VII. 1958	4	5. VII. 1959	4
7473	"	12	"	12
7419	"	12	"	12
7494	"	12	"	12
8417	"	100	"	100
7488	"	500	"	500

Результаты первой серии опытов

Из первой группы (подгруппа а) неполовозрелых птиц особи, облученные однократно малыми дозами в возрасте 2 месяцев и одной недели, отложили первое яйцо со значительным опозданием против нормы. Так, молодка № 7471, получившая однократно 4 р, снесла первое яйцо 12. XII. 1958 г., т. е. в возрасте 8 месяцев, вторая птица из этой же группы за № 7473, получившая однократно 12 р, отложила первое яйцо 24. III. 1959 г., т. е. в возрасте 11 месяцев и 2 недель.

Контрольные птицы за № 8130 и 8134 снесли первое яйцо в нормальный срок, т. е. в возрасте шести месяцев.

Более длительные наблюдения показали, что хотя у облученных малыми дозами неполовозрелых птиц начало воспроизводительной функции заметно задерживается, однако примерно с годовалого возраста их яйценоскость достигает достаточно высокого уровня. Так, курица

№ 7473, получившая однократно 12 р, в сентябре, т. е. в возрасте 17 месяцев, снесла 20 яиц, та же курица за шесть месяцев опытного периода—с 1. IV по 1. XI снесла 61 яйцо, тогда как две одновозрастные контрольные курочки-аналоги (№ 8130 и 8134) снесли в среднем по 36 яиц.

Птицы первой группы (подгруппа б) находящиеся накануне наступления половозрелости, облученные малыми дозами в возрасте 4 месяцев и 2 недель, (птицы № 7419 и 7420, получившие—первая 12 р, вторая—20 р), отложили первое яйцо в нормальный срок, в возрасте 6 месяцев. Птица № 7418, облученная однократной дозой в 4 р, пала на 10-м месяце после облучения, в возрасте 14 месяцев, не отложив ни одного яйца. Из этой группы пала также птица № 7420 через 6 месяцев и одну неделю после облучения, за период яйценоскости отложив 11 яиц.

Дальнейшие наблюдения показали, что несушка № 7419 из этой группы, получившая однократно 12 р, снесла за последние 6 месяцев опыта 76 яиц. Соответствующие контрольные птицы за это время снесли на 12 меньше, в среднем по 64 яйца.

Наблюдения над группой несущихся птиц показали, что птицы, получившие малые дозы облучения, в 4 и 12 р, яйценоскость не прекратили, нормальная функция яичников продолжалась. За опытный период птица № 7485 снесла 80, а птица № 7494—38 яиц, тогда как из контрольных кур соответствующего возраста самая высокая цифра не превысила за тот же период 77 яиц. Особенно наглядно разница в уровне продуктивности облученных и необлученных птиц проявилась в течение 6 месяцев опытного периода (с IV. 1959 по IX. 1959). За это время курица № 7485, получившая 4 р, снесла 80 яиц, а курица № 7494—78 яиц, в том числе первая—

в мае и августе по 17 яиц, а вторая—в июле 22 яйца, а в августе—17. Контрольные в этой группе курицы за тот же период снесли в среднем по 28 яиц. Максимальное число яиц от несушки в этой группе составило 40. Птица, получившая дозу в 100 р. после облучения прекратила яйцекладку в течение июля, за август отложила всего 4 яйца, а затем вновь прекратила ее на 7 месяцев. Однако после восстановления яйценоскости она достигла достаточно высокого уровня продуктивности—до 12—15 яиц в месяц.

Курица № 3342, получившая однократно 300 р. отложила наполовину меньше яиц в первый месяц после облучения, а в последние 2 месяца яйценоскость восстановилась и достигла исходного уровня. Однако, начиная с октября, она вновь прекратилась и восстановилась лишь с марта, достигнув нормального уровня.

Птица № 7488, получившая однократно 500 р. после облучения яйценоскость прекратила на 31 день, затем восстановила ее и за последние 6 месяцев опытного периода снесла 53 яйца. Максимальная месячная яйценоскость не превысила 11 яиц. Однако она резко снизилась в первый месяц после облучения (снесла всего одно яйцо вместо шести перед облучением). В последующие два месяца яйценоскость восстановилась и достигла периода до облучения, но вновь прекратилась и восстановилась спустя шесть месяцев, достигнув при этом достаточно высокого уровня.

За последние шесть месяцев второго года опыта с 1. I по 30. VI. 1960 г. птица № 7485, облученная дозой в 4 р, снесла 30 яиц. Сравнительно высокая яйценоскость у этой птицы отмечалась в течение двух последних месяцев этого полугодия. Так, за май 1960 г. она отложила 13 яиц, а за июнь 1960 г.—10, однако за февраль и март этого периода ею не было отложено ни одного яйца.

Накануне повторного облучения, за 4 дня (с 1 по 5 июля) птица отложила 3 яйца, после повторного облучения (5 июля 1960 г.) задержка в яйцекладке не отмечалась, она отложила первое яйцо после этого облучения 7 июля, через два дня. В течение второй половины 1960 г. (т. е. первых шести месяцев после повторного облучения) птица отложила 23 яйца.

Таким образом, повторное облучение той же дозой в 4 р, имевшее место спустя два года после первого облучения, не вызвало задержку в яйцекладке, а также и значительных сдвигов в оогенной функции яичника.

Птица № 7473, облученная дозой в 4 р, в течение того же периода отложила 25 яиц. С 1. VII по 5. VIII перед повторным облучением она отложила всего одно яйцо. За месяц до повторного облучения, как показывает табл. 2, в течение июня 1960 г. она снесла 8 яиц; после повторного облучения, в течение июля, ею было отложено 11 яиц, а в течение первых шести месяцев—23 яйца.

Эти наблюдения показывают, что у несушки № 7473, облученной дозой в 4 р, спустя два года после первого облучения повторное облучение той же самой дозой сохранило овуляторную функцию яичника на поздней стадии продуктивной жизни.

Птица № 7419, облученная дозой в 12 р, накануне полового созревания за этот период опыта отложила 12 яиц. В течение четырех дней, предшествующих повторному облучению, она снесла два яйца. После повторного облучения, на следующий же день, она начала нестись и в течение этого месяца отложила пять яиц, тогда как за месяц перед облучением она снесла только 2 яйца. За первые шесть месяцев повторного облучения эта несушка отложила 13 яиц.

Эти данные показывают, что при повторном облучении (спустя два года) той же самой дозой в 12 р подав-

ление оогенно-овуляторной функции не имело места, даже отмечалось некоторое повышение этой функции в первые два месяца после повторного облучения, в течение которых ежемесячно птица откладывала по пять яиц, тогда как в мае и июне до повторного облучения ею было отложено соответственно одно и два яйца (табл. 2.).

У курицы № 7494 получившей при первом облучении дозу в 12 р в возрасте 1 г. 4,5 мес., в течение этого периода отмечалось значительное понижение овуляторной функции яичника. Так, за последние шесть месяцев второго года наблюдения ею было отложено одно яйцо. В первые четыре дня VII. 1960 г. перед повторным облучением она снесла одно яйцо. Спустя два дня после повторного облучения она начала нестись и за первый месяц отложила еще 4 яйца, после чего в течение первых шести месяцев этого периода она больше не неслась.

Таким образом, у несушки № 7494, облученной в первый раз дозой в 12 р, после повторного облучения такой дозой (спустя два года после первого облучения) наступило кратковременное небольшое повышение оогенной функции яичника.

Курица № 8417 (первое облучение дозой в 100 р в половозрелом возрасте) в течение этого периода наблюдения имела длительный перерыв в оогенной функции. С I по V. 1960 г. она яиц не откладывала, только в июне 1960 г. отложила всего три яйца. За четыре дня июля до повторного облучения ею было снесено одно яйцо.

На третий день после повторного облучения она начала нестись, и за остальные дни этого месяца отложила еще четыре яйца.

Как показывают приведенные данные, у курицы № 8417, облученной в первый раз дозой в 100 р, в последние шесть месяцев второго года после первого облучения отмечалось длительное подавление оогенной функции. Повторное облучение (через два года после первого) той

же дозой вызвало непродолжительное повышение оогенной функции.

Курица № 7488, облученная дозой в 500 р в половозрелом возрасте, за этот период опыта отложила 40 яиц.

До повторного облучения, за первые четыре дня седьмого месяца 1960 г. она снесла одно яйцо, после повторного облучения той же самой дозой (спустя два года после первого облучения) на следующий день она снесла одно яйцо и еще два яйца за остальные дни этого месяца. По сравнению с месяцами, предшествующими повторному облучению, уровень яйценоскости этой птицы резко снизился. Так, за первые шесть месяцев, истекших с момента повторного облучения, она отложила всего 14 яиц, тогда как за апрель, май и июнь 1960 г. перед повторным облучением она соответственно откладывала по 10, 10 и 12 яиц (табл. 2).

Эти данные говорят о том, что птица № 7488, облученная дозой в 500 р в половозрелом возрасте, в конце второго года после первого облучения имела достаточно высокую оогенную функцию по сравнению с птицами, облученными дозами в 4 и 12 р. Повторное облучение той же самой дозой у этой птицы заметно понизило оогенную функцию, однако задержки в свуляции—яйценоскости не было отмечено.

В течение первых шести месяцев 1961 г. (т. е. вторая половина первого года повторного облучения) птица № 7485, облученная повторно дозой в 4 р, снесла 17 яиц. В феврале и мае 1961 г. она не неслась.

За вторую половину 1961 г. (первые шесть месяцев второго года повторного облучения) эта несушка отложила 15 яиц, перерывы в яйцекладке были в сентябре и декабре (табл. 3).

Курица № 7473, повторно получившая облучение дозой в 12 р, в первом и втором полугодии 1961 г. отло-

жила по 16 яиц. Оогенная функция в течение первой и второй половины этого года изменениям не подвергалась.

Курица 7419, повторно облученная дозой в 12 р, за первые шесть месяцев 1961 г. отложила только одно яйцо. В течение остальных пяти месяцев яйцекладка прекратилась. За вторую половину того же года она отложила пять яиц, перерыв в яйцекладке имел место в сентябре, октябре и декабре.

Таким образом, в течение этого периода опыта имело место резкое падение уровня оогенной функции яичника этой птицы (табл. 3).

Курица № 7494, повторно облученная дозой в 12 р, в течение восьми месяцев 1961 г. яиц не откладывала (пала в октябре 1961 г. от механической травмы).

Курица № 8417, повторно облученная дозой в 100 р, в этот период опыта в течение длительного времени (с января по август 1961 г.) прекратила яйценоскость. В сентябре и октябре того же года она отложила соответственно 4 и 2 яйца, после чего опять наступил перерыв в яйцекладке.

Данные показывают, что оогенная функция яичника этой птицы как перед повторным облучением, так и после него продолжала оставаться на низком уровне (табл. 3).

Курица № 7488, повторно облученная дозой в 500 р, за первую половину 1961 г. отложила 9 яиц, а за вторую—10. Иными словами, во втором полугодии сохранился уровень яйценоскости первого полугодия.

Наблюдения продолжались также в течение 1962—1963 годов (третий и четвертый год после повторного облучения). У выживших птиц за № 7485, 7419, 8417 и 7488, при первом и повторном облучениях получавших соответственно дозы в 4, 12, 100 и 500 р, не наблюдалось полного выпадения оогенной функции яичника.

В общей сложности в этой группе наблюдения за

Таблица 2

Яйценоскость птиц после повторного облучения (первое полугодие опыта)

№ птицы	Доза в рентг.	1960												Яйценоскость за пер- вые 6 м-цев после повторного облуч.																
		Яйценоскость за 6 м-цев после повторным облучением						1960						1960						Яйценоскость за пер- вые 6 м-цев после повторного облуч.										
		1959		летел повторным облучением				колич. вып. снесен. до повторного облучения		повторное облучение		дата от- кладки пер- вого яйца		после пов- торного об- лучения		Итого		VIII		IX		X		XI		XII		Итого		
		X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	Итого																			
7485	4	1	9	3	2	—	—	5	13	10	30	3	5.VII	7.VII— 1960	—	12	2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5 23
7473	12	6	12	14	5	1	3	—	8	8	25	1	—	7.VII— 1960	—	11	5	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7 23
7419	12	1	—	—	—	1	5	3	1	2	12	2	—	6.VII	—	5	5	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13
7494	12	2	2	—	—	—	—	1	—	—	1	1	—	8.VII	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
8417	100	4	8	2	—	—	—	—	—	3	3	1	—	8.VII	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
7488	500	9	8	7	1	1	6	10	10	12	40	1	—	6.VII	—	3	3	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 14

Таблица 3

Яйценоскость после повторного облучения за 1961 г.
(второе и третье полугодия опыта)

№ птицы	Доза облуче- ния в р	За второе полугодие						За третье полугодие							
		I	II	III	IV	V	VI	Итого	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Итого
7485	4	8	—	1	4	—	4	17	6	3	—	2	4	—	15
7473	12	1	2	1	5	5	2	16	5	5	4	1	1	Пала	16
7419	12	1	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	2	—	5
7494	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Пала	—	—	—	—
8417	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	2	—	—	6
7488	500	—	2	2	3	2	—	9	3	2	1	1	2	1	10

три птицы (№ 7485, 7419 и 8417) продолжались в течение 5 лет, а за одной (№ 7488) в течение 4 лет и 3 месяцев. Их контрольные аналоги под № 4854, 4865, 4855 и 4889 жили от 3,5 до 4 лет. Как видно, даже повторное облучение малыми и средними дозами ионизирующей радиации не приводит к укорочению биологической и продуктивной жизни птиц. Известно, что в производственных условиях яйцекладка кур резко снижается и даже полностью прекращается уже на 3—4-м году яйцекладки.

Полученные данные дают основание полагать, что использованные дозы ионизирующей радиации не только не вызывают подавления репродуктивной функции у кур, но и оказывают определенное длительное стимулирующее влияние на эту функцию, особенно в поздних стадиях их биологической жизни (5-й, 6-й год жизни), когда даже в обычных условиях содержания прекращается функция яичника—яйцекладка (С. К. Карапетян и др., 1960). Однако в виду сравнительно небольшого опытного материала мы считали необходимым провести новую серию опытов с охватом значительно большего поголовья.

Вторая серия опытов

В эту серию опытов было включено 30 неполовозрелых цыплят русской белой породы одного вывода (20. III. 1960 г.) почти одинакового веса, составившие пять групп. Кроме того, 4 не несущиеся перепела составили шестую группу. Птицы были подвергнуты однократному тотальному облучению. Каждая птица получила предназначенную ей дозу по схеме, приведенной в табл. 4.

Контрольная группа состояла из 25 птиц-аналогов.

Схема облучения во второй серии опытов

Группы	Колич. птиц	Дата вы-вода	Доза об-лучения в р	Дата облу-чения	Возраст при облучении
I	6	20.III.1960 г.	4	12.VII.1960 г.	112 дней
II	6	"	12	"	" "
III	6	"	20	"	" "
IV	6	"	100	"	" "
V	6	"	500	"	" "
VI	4	9.IV.1958 г.	20	21.IX.1960 г.	2,5 г.
Кон-троль	25	20.III.1960 г.	—	—	" "

Согласно приведенной схеме, дозами в 4, 12, 20, 100 и 500 р было облучено по 6 птиц, составивших 5 групп, а 4 птицы VI группы—дозой в 20 р.

Непосредственно после облучения, а также в течение всего опытного периода каких-либо заметных нарушений в общем состоянии подопытных животных не было отмечено.

Результаты второй серии опытов

Результаты наблюдений за индивидуальной яйценоскостью облученных и контрольных молодок после наступления половозрелости приведены в табл. 5.

I—первый месяц наблюдений—сентябрь 1960 г.

Группа контрольных птиц состояла из 25 голов. У них средняя яйценоскость была в пределах 2,2 яйца на несушку.

Облучение дозой в 4 р. Молодки к яйцекладке не приступали из-за задержки в сроках полового созревания.

Доза в 12 р. Из 6 облученных кур лишь две достигли половозрелости. Они снесли 6 яиц (45% яйценоскости контрольных кур), одна из них 2 яйца, другая—4.

Данные яйценоскости облученных и контрольных птиц за 12 месяцев опыта
(возраст при облучении — 112 дней)

Доза облучения	Количество птиц	1960												1961								За 12 месяцев на несушку	Достоверность разницы (в %) и значение P
		1960												1961									
		1 IX	2 X	3 XI	4 XII	5 I	6 II	7 III	8 IV	9 V	10 VI	11 VII	12 VIII	10 VI	11 VII	12 VIII							
4	6	0 0	120 7,4	146 13,4	123 8,6	115 4,6	138 6,6	146 12,6	50 2,6	87 2,6	288 4,6	100 2,6	0 0,0	119 % 65,6	$P > 0.7$								
12	6	45 1	113 7,0	152 14,0	186 13,0	100 4,0	133 6,4	132 11,6	123 6,4	87 2,6	150 2,4	54 1,4	33 0,4	126 % 70,0	$P = 0.2$								
20	5	364 8,0	226 14,0	251 23,0	114 8,0	175 7,0	146 7,0	104 9,0	96 5,0	33 1,0	63 1,0	0 0,0	0 0,0	149 % 83,0	$P < 0.05$								
100	6	273 6,0	97 6,0	0 0,0	30 2,0	65 2,6	54 2,6	7 0,6	0 0,0	0 0,0	125 2,0	23 0,6	0 0,0	40 % 22,4	$P = 0.01$								
500	6	127 2,8	32 2,0	22 2,0	17 1,2	30 1,2	75 3,6	9 0,8	8 0,4	13 0,4	100 1,6	62 1,6	67 0,8	33 % 18,4	$P = 0.01$								
Контроль	25	100 2,2	100 6,2	100 9,2	100 7,0	100 4,0	100 4,8	100 8,6	100 5,2	100 3,0	100 1,6	100 2,6	100 1,2	100 % 55,6									

* Примечание. В числителе приводится средняя яйценоскость облученных птиц по сравнению с контролем, принятым за 100%. В знаменателе—средняя яйценоскость за месяц на курицу.

Доза в 20 р. Из 5 облученных птиц только две молодые, достигшие половозрелости, имели высокую продуктивность. Они снесли 39 яиц, одна 20 штук, другая—19.

Доза в 100 р. Из 6 облученных птиц половое созревание наступило у трех. Они снесли в общей сложности 35 яиц (средняя яйценоскость на несушку—12 яиц).

Доза в 500 р. Из группы кур (6 голов), облученных этой дозой, достигла половозрелости только одна курочка. Она снесла 17 яиц.

II—второй месяц наблюдений—октябрь 1960 г.

Средняя яйценоскость контрольных кур составила 6,2 яйца на несушку.

Доза в 4 р. У облученных этой дозой птиц средняя яйценоскость составила 7,4, т. е. превышала таковую контрольных на 20%.

Доза в 12 р. У всех 6 опытных кур наступила половозрелость. Они снесли в общем 42 яйца (средняя яйценоскость—7 яиц на несушку). Яйценоскость птиц этой группы на 13% превысила контрольных аналогов.

Доза в 20 р. Из 5 облученных птиц 4 курочки достигли половозрелости. Они снесли 71 яйцо (средняя продуктивность на несушку составила 17,7 яиц). Это превышало яйценоскость контрольных кур более чем в три раза. Индивидуальное колебание составило 15—22 шт.

Доза в 100 р. У остальных трех опытных кур наступила половозрелость. Куры этой группы снесли 36 яиц (средняя продуктивность—6 яиц), это составило 97% яйценоскости контрольной группы.

Доза в 500 р. Из 6 облученных птиц неслись только 3 курочки. Они отложили 12 яиц, что составило 32% яйценоскости необлученных аналогов. Амплитуда колебания составила 1—6 шт.

III—третий месяц наблюдений—ноябрь 1960 г.

Продуктивность контрольных кур на несушку составляла 9,2 яйца.

Доза в 4 р. Птицы, облученные этой дозой, имели высокую продуктивность. Они снесли 80 яиц, в среднем на несушку 13,4 яйца. Это превышало продуктивность контрольных птиц на 46%.

Доза в 12 р. Опытные птицы снесли 75 яиц. Их продуктивность (в среднем на несушку 14 яиц) превышала таковую контрольной группы на 52%.

Доза в 20 р. 5 опытных птиц, составившие эту группу, отличились особенно высокой яйценоскостью. Они снесли 115 яиц, в среднем на несушку 23 яйца, с амплитудой колебания 22—24 шт. Это превышало яйценоскость контрольных кур на 151%.

Доза в 100 р. Птицы этой группы яиц не откладывали.

Доза в 500 р. Три курочки, достигшие половозрелости, отложили 13 яиц, что соответствовало лишь 22% продуктивности необлученных аналогов.

IV—четвертый месяц наблюдений—декабрь 1960 г.

Средняя продуктивность необлученных аналогов составила 7 яиц на несушку.

Доза в 4 р. Птицы, облученные этой дозой, снесли 53 яйца (средняя яйценоскость—8,6), это превышало продуктивность необлученных кур на 23%.

Доза в 12 р. Опытные птицы, составившие эту группу, снесли 79 яиц, в среднем на несушку 13 яиц. Их продуктивность превышала таковую контрольных на 86%.

Доза в 20 р. Яйценоскость этой группы птиц значительно снизилась по сравнению с предыдущими месяцами. Они снесли 41 яйцо. Это превышало продуктивность контрольных аналогов лишь на 14%.

Доза в 100 р. Куры, облученные этой дозой, имели низкий уровень яйценоскости (30% яйценоскости контрольных кур). Они снесли 12 яиц.

Доза в 500 р. Яйценоскость этой группы птиц также была низкой. Их продуктивность равнялась лишь 17% яйценоскости необлученных аналогов.

V—пятый месяц наблюдений—январь 1961 г.

Отмечалось некоторое понижение в яйценоскости контрольных аналогов. Их продуктивность составила 4 яйца на несушку.

Доза в 4 р. Опытные птицы этой группы также понизили яйценоскость. Они отложили 28 яиц (средняя продуктивность—4,6 яйца). Уровень их продуктивности превышал контрольных на 15%.

Доза в 12 р. При этой дозе облучения, как и при предыдущей, имело место значительное понижение яйценоскости. Подопытные куры отложили 25 яиц, в среднем на несушку 4 яйца, что равнялось продуктивности необлученных аналогов.

Доза в 20 р. Куры, облученные этой дозой, снесли 35 яиц (в среднем на несушку—9 яиц). Их яйценоскость превышала контроль более чем в 2 раза.

Доза в 100 р. Куры, подвергнутые облучению этой дозой, отложили 17 яиц, в среднем на несушку 2,6 яйца. Их продуктивность составила 65% таковой контрольных аналогов.

Доза в 500 р. Опытные куры этой группы, как и в предыдущие месяцы, сохранили низкий уровень яйценоскости. Последнее составляло лишь 30% средней яйценоскости контрольных несушек.

VI—шестой месяц наблюдений—февраль 1961 г.

Средняя яйценоскость контрольных кур была в пределах 4,8 яйца на несушку.

Доза в 4 р. Птицы, облученные этой дозой, снесли 40 яиц (средняя продуктивность на несушку—6,6 яйца). Уровень их яйценоскости превышал контрольных на 38%.

Доза в 12 р. Опытные птицы этой группы отложили 38 яиц, в среднем на несушку 6,4 яйца. Это превышало продуктивность контрольных аналогов на 33%.

Доза в 20 р. Куры, облученные этой дозой, снесли 35 яиц, средняя яйценоскость на несушку составила 7 яиц. Их продуктивность превышала контроль на 46%.

Доза в 100 р. Подопытные куры отложили 14 яиц. Это составило лишь 54% контрольной.

Доза в 500 р. Птицы этой группы снесли 23 яйца (75% яйценоскости контрольных кур).

VII—седьмой месяц наблюдений—март 1961 г.

Средняя продуктивность контрольной группы достигала 8,6 яйца на несушку.

Доза в 4 р. Опытные куры этой группы отложили 75 яиц (средняя продуктивность на несушку—12,6 яйца). Их яйценоскость превышала таковую контрольных на 46%.

Доза в 12 р. Куры, подвергнутые облучению этой дозой, снесли 71 яйцо, в среднем на несушку 11,6 яиц. Их уровень яйценоскости был на 32% выше такового контрольных кур.

Доза в 20 р. Яйценоскость кур, облученных этой дозой, значительно понизилась. Они отложили 46 яиц (в среднем на несушку 9 яиц). Их яйценоскость лишь на 4% превышала таковую контрольных.

Доза в 100 р. Опытные птицы снесли 4 яйца, что составило 7% яйценоскости контрольных несушек.

Доза в 500 р. Куры, облученные этой дозой, отложили 5 яиц. Их яйценоскость была на 91% ниже таковой контрольных кур.

VIII—восьмой месяц наблюдений—апрель 1961 г.

Средняя яйценоскость контрольных кур составила 5,2 яйца на несушку.

Доза в 4 р. У птиц, облученных этой дозой, яйценоскость резко понизилась. Они снесли 15 яиц (в среднем на несушку 2,6 яйца). Уровень их яйценоскости составил лишь 50% таковой контрольных аналогов.

Доза в 12 р. Опытные птицы этой группы отложили 33 яйца (средняя яйценоскость на несушку 6,4 яйца). Их продуктивность превышала на 23% таковую контрольных аналогов.

Доза в 20 р. Куры, облученные этой дозой, значительно понизили яйценоскость. Они снесли 26 яиц. Средняя продуктивность на несушку составила 5 яиц (87% продуктивности необлученных кур).

Доза в 100 р. Птицы этой группы яиц не откладывали.

Доза в 500 р. Облученные птицы снесли 2 яйца. Это составило лишь 8% яйценоскости контрольных кур.

IX—девятый месяц наблюдений—май 1961 г.

Яйценоскость контрольных птиц понизилась. Их средняя продуктивность на несушку составила 3 яйца.

Доза в 4 р. Птицы этой группы яйценоскость не повысили. Средняя продуктивность на несушку, как и в предыдущий месяц, составила 2,6 яйца. Их уровень яйценоскости был на 13% ниже, чем у контрольных кур.

Доза в 12 р. У этой группы опытных птиц также не имело место повышение яйценоскости. Они снесли 16 яиц (на несушку 2,6 яйца). Это составило 87% яйценоскости необлученных аналогов.

Доза в 20 р. У кур, облученных этой дозой, яйценоскость значительно понизилась. Они снесли 6 яиц (33% яйценоскости контрольных кур).

Доза в 100 р. Птицы, получившие эту дозу облучения, яиц не отложили.

Доза в 500 р. Опытные птицы этой группы снесли 2 яйца. Их яйценоскость была на 87% ниже продуктивности контрольных птиц.

X—десятый месяц наблюдений—июнь 1961 г.

Продуктивность контрольных кур была низкой (на несушку 1,6 яйца).

Доза в 4 р. Куры, облученные этой дозой, снесли 28 яиц, в среднем на несушку 4,6 яйца. Уровень их продуктивности на 188% превышал таковую контрольных.

Доза в 12 р. Птицы этой группы отложили 15 яиц (на несушку 2,5 яйца). Их яйценоскость на 50% превышала продуктивность контрольных.

Доза в 20 р. Яйценоскость этой группы птиц резко понизилась. Они отложили лишь 5 яиц. Это составило 63% яйценоскости необлученных аналогов.

Доза в 100 р. Птицы, облученные этой дозой, после двухмесячного перерыва в яйцекладке снесли 12 яиц (в среднем на несушку 2 яйца). Уровень их яйценоскости на 25% превысил продуктивность контрольных кур.

Доза в 500 р. Опытные птицы этой группы отложили 10 яиц. Это равнялось средней яйценоскости контрольных кур.

XI—одиннадцатый месяц наблюдений—июль 1961 г.

Яйценоскость контрольных кур была низкой, в среднем на несушку 2,6 яйца.

Доза в 4 р. Шесть подопытных птиц этой группы снесли 16 яиц (в среднем на несушку 2,6 яйца). Их яйценоскость была равна продуктивности контрольных кур.

Доза в 12 р. У опытных птиц этой группы яйценоскость понизилась. Они снесли 8 яиц (в среднем 1,4 яйца на несушку). Это составило лишь 54% яйценоскости необлученных аналогов.

Доза в 20 р. Птицы этой группы яиц не отложили.

Доза в 100 р. Птицы, подвергнутые облучению этой дозой, снесли 4 яйца. Их продуктивность была на 77% ниже яйценоскости контрольных кур.

Доза в 500 р. Облученные птицы этой группы отложили 10 яиц (в среднем 1,6 яйца на несушку). Их яйценоскость соответствовала 62% таковой контрольных.

XII—двенадцатый месяц наблюдений—август 1961 г.

Контрольные куры почти прекратили яйцекладку. Их продуктивность составила в среднем лишь 1,2 яйца на курицу.

Доза в 4 р. Птицы этой группы прекратили яйцекладку.

Доза в 12 р. Из 6 птиц этой группы 4 прекратили яйцекладку, а остальные 2 отложили по 1 яйцу.

Доза в 20 р. Все облученные птицы этой дозой прекратили яйцекладку.

Доза в 100 р. Все птицы, подвергнутые облучению этой дозой, перестали нестись.

Доза в 500 р. Птицы этой группы отложили 5 яиц, что составило 67% яйценоскости контрольных кур.

Результаты второй серии опытов за первое полугодие приведены на диаграмме (рис. 37).

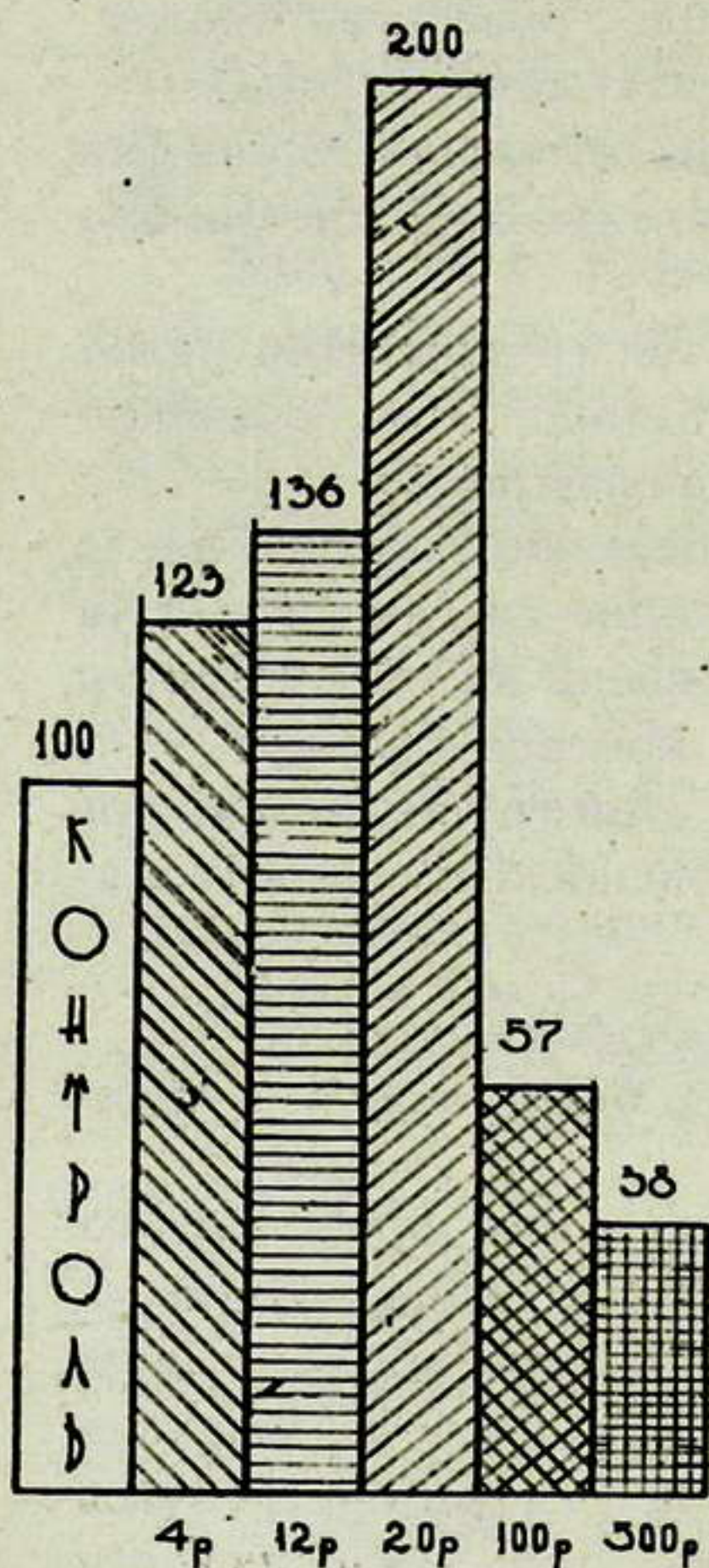


Рис. 37. Диаграмма яйценоскости контрольных и облученных птиц за первое полугодие опыта.

Доза в 4 р. Из диаграммы видно, что за первое полугодие опыта группа птиц, облученных этой дозой, отложила на 23% больше яиц, чем группа контрольных аналогов.

Доза в 12 р. Облученные птицы снесли на 36% яиц больше, чем птицы контрольной группы.

Доза в 20 р. Птицы, получившие облучение этой дозой, имели высокие показатели яйценоскости. Количество отложенных яиц этой группы превысило количество яиц, снесенных контрольными курами, на 100%.

Птицы, облученные дозой в 100 р, за первое полугодие яйцекладки снесли на 43% меньше яиц, чем куры контрольной группы.

Наиболее низкую яйценоскость за полугодие показала группа кур, получившая облучение дозой в 500 р. Их яйценоскость оказалась меньше контрольной на 61,7%.

Таким образом, в первом полугодии опытного периода дозы облучения в 4, 12 и 20 р имели стимулирующее действие на оогенную функцию яичника птицы. Из этих доз облучения наиболее эффективными оказались дозы в 12 и 20 р. Хотя дозы облучения в 100 и 500 р в первый месяц наблюдения и оказали некоторое стимулирующее действие на оогенную функцию яичника, однако в итоге они подавляли эту функцию.

Результаты опытов за второе полугодие

Доза в 4 р. Эта группа птиц, как и в первом полугодии опытного периода, показала более высокую яйценоскость, чем контрольные птицы. Во втором полугодии опыта их яйценоскость превысила продуктивность контрольной группы на 13%.

Доза в 12 р. Во втором полугодии опытного периода птицы этой группы в итоге отложили яиц на 11% больше своих контрольных аналогов.

Доза в 20 р. В течение второго полугодия опытного

периода у облученных птиц этой группы количество овуляций значительно понизилось. За это время они отложили яиц на 38% меньше, чем птицы контрольной группы.

Доза в 100 р. Птицы, облученные дозой в 100 р, во втором полугодии опыта имели низкие показатели яйценоскости. Они снесли на 86% меньше яиц, чем птицы контрольной группы.

Доза в 500 р. Подопытные птицы, составлявшие эту группу, также показали низкий уровень яйценоскости. В течение этого периода опыта уровень яйценоскости облученной группы птиц был ниже, чем в контрольной на 75%.

Полученный фактический материал показал, что стимулирующее действие облучения на оогенную функцию яичника птицы дозами в 4 и 12 р наиболее продолжительное. Облучение дозами в 100 и 500 р приводит к явно выраженному подавлению репродуктивности функции кур (рис. 38).

Итоги наблюдения в течение 12 месяцев показывают, что группа птиц, облученная дозой в 4 р, отложила на 19% больше яиц, чем группа контрольных аналогов.

Птицы, облученные дозой в 12 р, также показали за 12 месяцев яйценоскости повышение количества овуляций по сравнению с контрольными. Они отложили на 26% больше яиц, чем птицы контрольной группы.

При дозе облучения в 20 р опытные птицы показали более высокую продуктивность за счет первых 6 месяцев яйценоскости, чем контрольные аналоги. За 12 месяцев наблюдения они снесли яиц на 49% больше контрольных.

Птицы, облученные дозами в 100 и 500 р, в итоге годового наблюдения соответственно отложили яиц на 60 и 67% меньше, чем птицы контрольной группы (рис. 39).

Из приведенных данных видно, что за 12 месяцев опытного периода группа птиц, облученных дозой в 4 р,

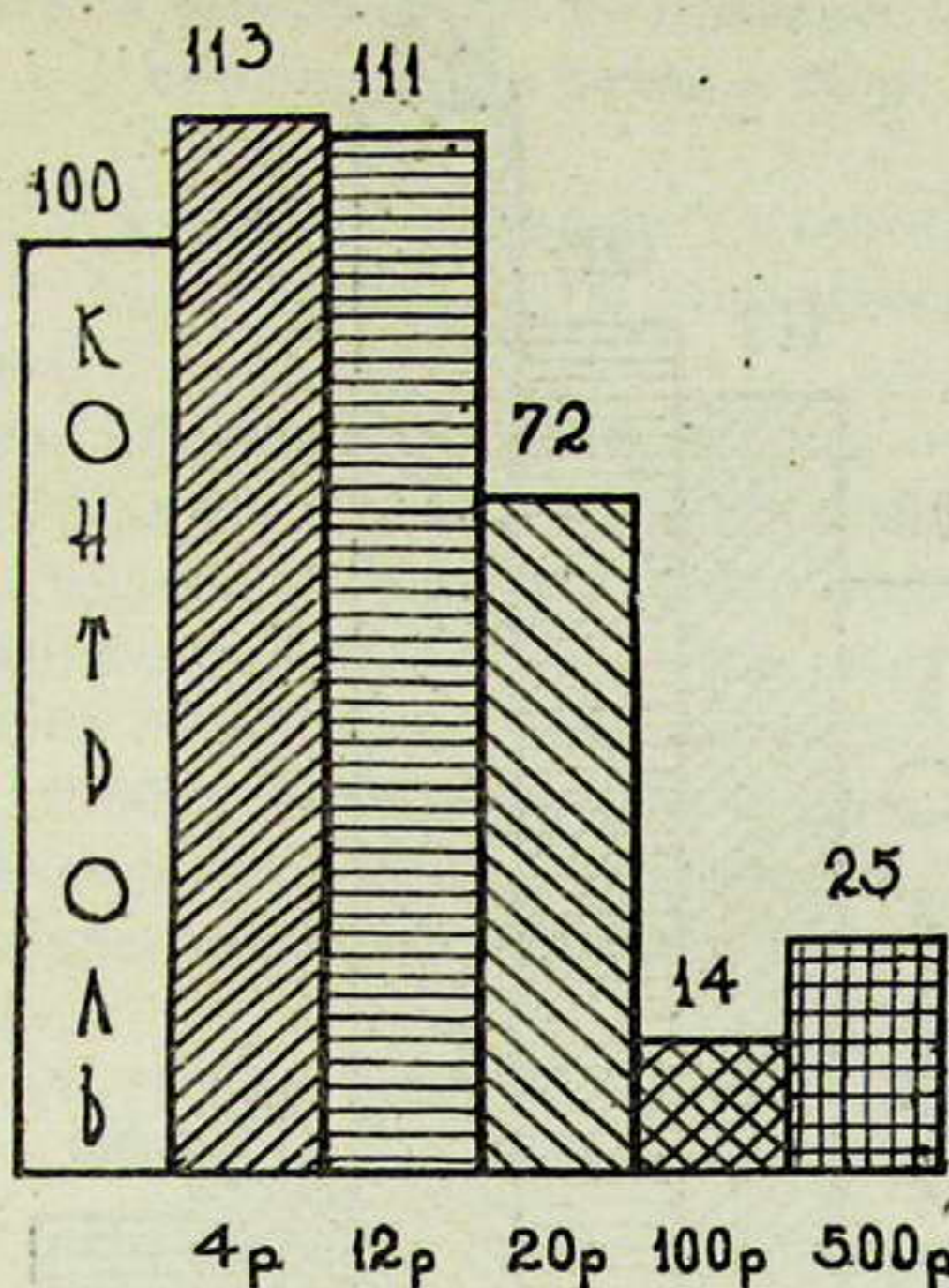


Рис. 38. Диаграмма яйценоскости контрольных и облученных птиц за второе полугодие опыта.

отложила яиц на 19% больше контрольных благодаря высокому уровню яйценоскости во втором, третьем, четвертом, пятом, шестом, седьмом, десятом и одиннадцатом месяцах опытного периода.

В течение 7 из 12 месяцев опытного периода (X. 1960, XI. 1960, XII. 1960, I. 1961, II. 1961, III. 1961, IV. 1961 г.) доза облучения в 12 p оказала стимулирующее влияние на оогенную функцию яичника, в результате чего в итоге за весь опытный период птицы этой группы отложили яиц на 26% больше контрольных.

Доза облучения в 20 p также стимулирует оогенную функцию яичника (в основном в первые 6 месяцев яйцекладки). При этой дозе облучения в течение 7 месяцев

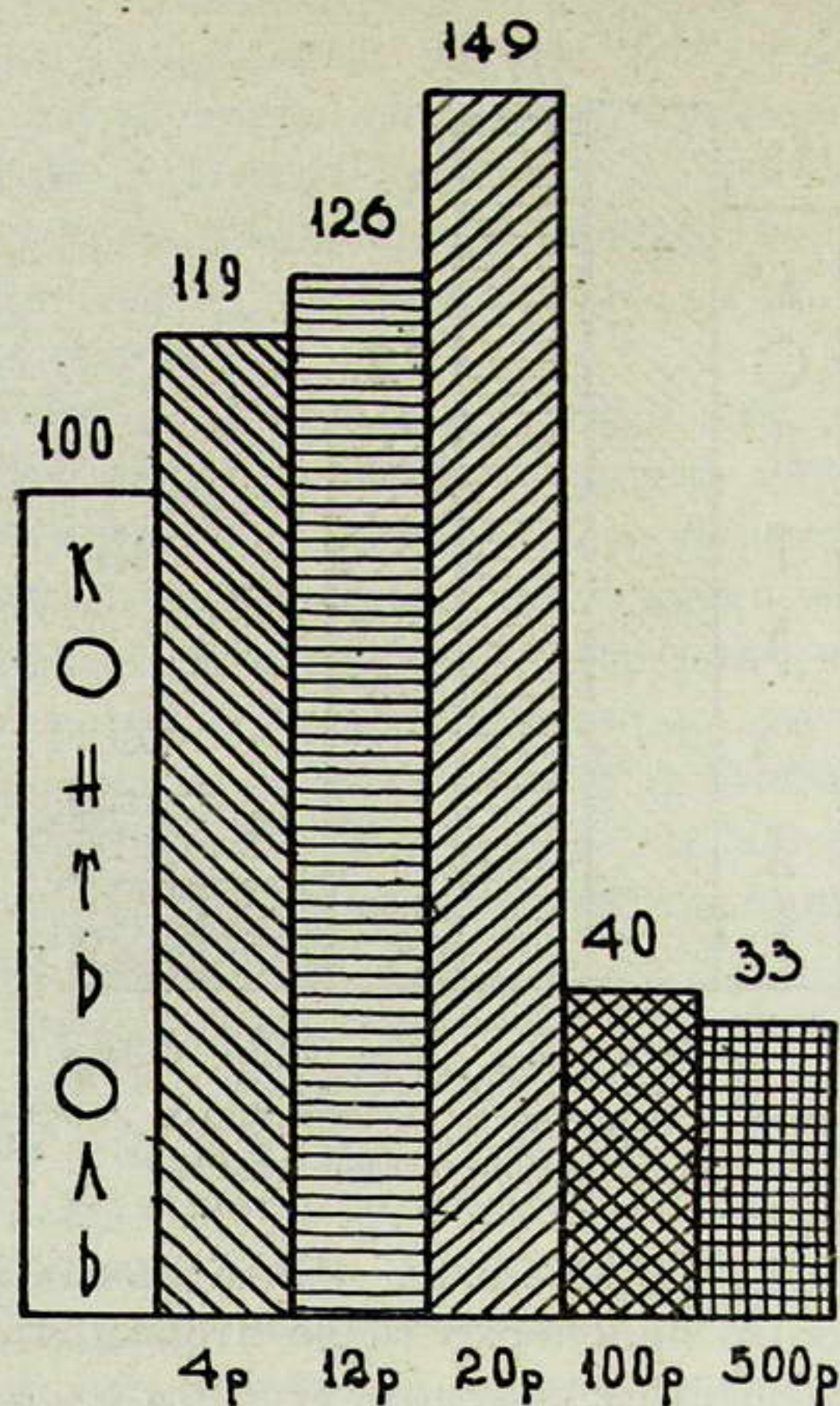


Рис. 39. Диаграмма яйценоскости контрольных и облученных птиц за 12 месяцев опыта.

опытного периода (IX, X, XI, XII—1960 г. и I, II, III—1961 г.) уровень яйценоскости облученных птиц значительно превышал таковой контрольных.

Дозы облучения в 100 и 500 р в течение опытного периода в итоге значительно подавляли оогенную функцию яичника (С. К. Карапетян, В. А. Варданян, 1963, 1965).

Результаты наблюдений за птицами IV группы, облученными дозой в 20 р

Переярые куры, составившие VI группу, как показывает табл. 6, были подвергнуты облучению в возрасте более 2,5 лет.

Изучение яйценоскости этой группы опытных птиц в течение шести месяцев, предшествующих облучению, обнаружило минимальное количество овуляции.

Так, данные, помещенные в табл. 6, показали следующее: птица № 4879 за шесть месяцев до облучения—с IV по IX. 1960 г. включительно—снесла всего 5 яиц, а птица № 4881—8 яиц; птицы, числящиеся за № 4847 и 7454, в течение этого же периода наблюдения яиц не откладывали.

После облучения, произведенного 21. IX. 1960 г., яйценоскость у этих кур прослеживалась в течение шести месяцев.

Курица № 4879 в течение шести месяцев опытного периода не отложила ни одного яйца; птица № 4481 пала на втором месяце облучения вследствие механической травмы; птица № 4847 на четвертом месяце после облучения (XII. 1960) отложила только одно яйцо, за остальные три месяца опытного периода яиц больше не снесла; птица № 7454 на втором месяце после облучения снесла только 3 яйца (XI. 1960), в течение остальных четырех месяцев этого же периода она яиц не откладывала.

Полученные данные показывают, что доза облучения в 20 р не вызвала повышения яйценоскости у старых кур.

Таким образом, в этом периоде жизни чувствительность оогенной функции яичника кур к ионизирующей радиации понижается.

Яйценоскость старых кур до и после облучения

№ птиц	Дата облучения за 1960 год	Возраст при облучении в годах	Доза	До облучения						После облучения				
				1960						1960			1961	
				IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II
4879	21. IX	2,5	20	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—
4881	" "		20	—	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—
4847	" "		20	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
7454	" "		20	—	—	—	—	—	2	—	3	—	—	—

Третья серия опытов

В этой серии опытов были подвергнуты однократно-му тотальному облучению 22 неполовозрелые птицы в возрасте 55 дней. Из них дозой в 20 р—12 цыплят, 100 р—4 цыпленка, дозой 500 р—6 птиц. Контрольная группа состояла из 12 необлученных цыплят-аналогов. Результаты опытов показали, что доза в 500 р оказалась летальной. Все подопытные птицы, облученные этой дозой, погибли в течение первых 3 часов опыта.

Результаты третьей серии опытов

В табл. 7 и 8 приводятся показатели яйценоскости контрольных и облученных птиц.

Из таблиц следует, что облучение птиц дозой в 20 р приводит к заметному повышению их продуктивности (по сравнению с контролем) в течение всех 5 месяцев наблюдений.

Как видно (табл. 7, графа 7), облученные птицы снесли 154 яйца в течение первого месяца яйцекладки.

Таблица 7

Яйценоскость курочек, облученных в возрасте 55 дней дозыми в 20 и 100 р (по группам)

Птицы	Дата вывода	Количество голов	Доза облучения в р	Дата облучения	Возраст при облучении	Яйценоскость					За Месяц
						XII	I	II	III	IV	
Контроль- ные	16. V. 1964	12	—	—	—	137	152	130	135	78	632
Облученные	16. V. 1964	12	20	10. VII. 65	55 дн.	154	197	161	210	123	845
Облученные	16. V. 1964	4	100	10. VII. 65	55 дн.	32	31	28	15	11	117

Средняя яйценоскость курочек, облученных в неполовозрелом возрасте дозами в 20 и 100 р (опыт 1964 — 1965 гг.)

Доза облучения	К-во голов	Месяцы опытов					За 5 месяцев	Достоверность разницы с контрольной группой в % и значение р
		XII	I	II	III	IV		
		1964	1965	1965	1965	1965		
20 р	12	$\frac{112}{12,8}$	$\frac{130}{16,4}$	$\frac{124}{13,4}$	$\frac{150}{17,5}$	$\frac{156}{10,2}$	$\frac{133}{70,3}$	$\frac{95}{P < 0,05}$
100 р	4	$\frac{70}{8,0}$	$\frac{61}{7,7}$	$\frac{64}{7,0}$	$\frac{33}{3,7}$	$\frac{41}{2,7}$	$\frac{55}{29,1}$	$\frac{98,5}{P > 0,01}$
Контроль	12	$\frac{100}{11,4}$	$\frac{100}{12,6}$	$\frac{100}{10,8}$	$\frac{100}{11,2}$	$\frac{100}{6,5}$	$\frac{100}{52,5}$	

Это составило в среднем на курочку 12,8 яйца. В группе контрольных птиц эти данные соответственно равнялись 13,7 и 11,4. В итоге облученные птицы отложили яиц на 12% больше контрольных.

Аналогичная закономерность в более выраженной степени имела место на протяжении всех последующих месяцев наблюдений (табл. 8).

Так, в течение второго месяца (I. 1965) повышение яйценоскости составило 30% (среднее на несушку 16,4 яйца), третьего—соответственно 24% (13,4), четвертого—50% (17,5), пятого—56% (10,2).

В итоге птицы, облученные дозой в 20 р, за пять месяцев наблюдений отложили 845 яиц (средняя продуктивность на несушку 70,3 яйца), в то время как контрольные соответственно снесли 632 яйца, в среднем на несушку 52,5 яйца. Таким образом, облученные птицы отложили яиц на 33% больше контрольных (рис. 40).

Иная картина в яйценоскости наблюдалась при облучении птиц дозой в 100 р. Здесь, как правило, отмечалось.

резкое угнетение продуктивности опытных птиц в течение всех 5 месяцев наблюдений. Уровень их яйценоскости был на 30—67% ниже продуктивности контрольных кур (В. А. Варданян, 1965).

Таким образом, анализ полученных результатов показал, что у неполовозрелых курочек, подвергшихся облучению, в ряде случаев наступление половозрелости заметно задерживалось.

У половозрелых птиц облучение дозами в 100, 300 и 500 р вызывало перерыв в яйцекладке длительностью в 18—31 день, затем она восстанавливалась на 1—2 месяца и достигала почти нормального уровня. После этого в яйцекладке наступала более длительная пауза, сроком в 6—7 месяцев, по истечении которой она вновь восстанавливалась и достигала исходного уровня. Временное прекращение яйцекладки, сроком на 3 недели, после облучения наблюдали также Лешер, Катрал и Ватерс (Leshner, Cotteral a. Waters, 1955).

Результаты опытов также показали, что у птиц, облученных в возрасте 112 дней дозами в 4, 12 и 20 р, отмечалось определенное повышение продуктивности в основном в первые шесть месяцев яйцекладки. Вследствие чего за 12 месяцев наблюдений у опытных птиц яйценоскость была выше, чем у контрольной группы

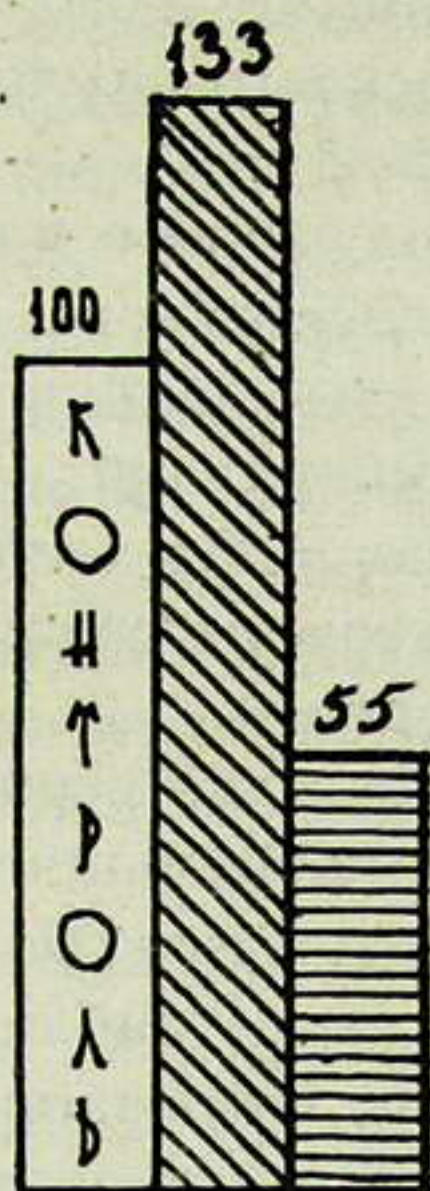


Рис. 40. Диаграмма яйценоскости контрольных и облученных птиц за 5 месяцев опыта.

несушек соответственно на 19, 26 и 49%, тогда как дозы в 100 и 500 р значительно подавляли продуктивность птиц.

Помимо этого, в отдельные месяцы наблюдений яйценоскость опытных птиц превышала контроль более чем в 2—3 раза.

Полученные нами данные согласуются с наблюдениями Эссенберга (Essenberg, 1935), отмечавшего необычно высокий уровень продуктивности в первые 6 месяцев яйцекладки у кур, выведенных из облученных эмбрионов. По данным автора, их яйценоскость в течение этого периода почти в 4 раза была выше, чем у контрольных курочек.

В третьей серии опытов нами вновь было выявлено благотворное влияние дозы в 20 р на яйценоскость курочек, подвергнутых облучению в возрасте 55 дней. Результаты наблюдений за яйценоскостью (после их полового созревания) показали, что превышение продуктивности облученных кур имело место в течение всего периода опыта.

В итоге за 5 месяцев наблюдений курочки (12 голов), облученные дозой в 20 р, отложили на 33% яиц больше, чем такое же количество голов необлученных аналогов, тогда как доза в 100 р значительно подавляла репродуктивную функцию.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Анализ данных, полученных при изучении действия различных доз ионизирующей радиации на оогенную функцию яичника птиц, позволяет констатировать следующее.

При всех использованных дозах облучения обнару-

живалась гипертрофия и пролиферация группы клеток покровного зачаткового эпителия. Эти явления чаще наблюдались в непосредственной близости от атретических фолликулов.

Подобная реакция со стороны покровного зачаткового эпителия с большой частотой наблюдалась при дозах облучения в 4, 12 и 20 р. Между тем, при дозах в 100, 300 и 500 р она отмечалась очень редко.

Исследования показали, что в ряде случаев гипертрофированные клетки покровного зачаткового эпителия погружались в белочную оболочку или же мигрировали в сторону атретического фолликула, на поверхности которого они находились; обнаруживались образования, аналогичные пфлюгеровским мешкам, указывающим о вероятности возникновения последующих стадий первой фазы оогенеза.

Эти факты дали нам основание полагать, что скопления большого количества молодых примордиальных фолликулов в некоторых участках коркового слоя яичников, при указанных выше дозах облучения, являются новообразованными.

В пользу этого говорит также наличие среди них значительного количества необычных фолликулярных структур и ооцитов (биовулярные и триовулярные фолликулы, бинуклиарные и тринуклиарные ооциты). Образование последних из зачаткового покровного эпителия описывают также Ивенс и Суизи (Evans a. Swezy, 1931).

Наличие явления гипертрофии покровного зачаткового эпителия при дозах в 100, 300 и 500 р, на фоне обеднения яичника фолликулами, дает основание полагать, что в ответ на действие больших доз ионизирующей радиации в гонадах птиц возникают не только альтеративные процессы, но и процессы репаративной регенерации пораженного органа. Нормальные соотношения в структуре

последнего восстанавливались за счет новообразования фолликулов.

Это предположение согласуется с положением, выдвинутым С. А. Никитиным (1958), согласно которому реакция на действие ионизирующих облучений всегда носит репаративный характер.

Явления регенерации яичника описывает в своей работе также З. А. Рябинина (1961), обнаружившая образование новых примордиальных фолликулов в яичниках голодавших неполовозрелых и половозрелых крыс после полноценного питания на ранних и поздних стадиях восстановления.

Мы полагаем, что обнаруженное в наших опытах наличие репаративной регенерации в яичниках птиц при больших дозах облучения можно рассматривать как физиологическую закономерность восстановительного процесса.

Как известно, согласно биологической теории регенерации, разработанной А. Н. Студитским (1963), репаративная регенерация возникает в ходе эволюции из физиологической. По концепции автора, развитие и совершенствование физиологической регенерации в филогенезе позвоночных сопровождается обособлением специализированных аппаратов этой системы.

Помимо этого, экспериментально установленный нами факт стимуляции оогенной функции яичника птиц при малых дозах облучения и ее неполного выпадения при больших говорит о высокой радиочувствительности органов размножения у птиц. По-видимому, обнаруженную нами регенерацию при больших дозах облучения также можно поставить в связь с высокой чувствительностью оогенеза к радиации.

Эти данные имеют некоторое сходство, в общебиологическом аспекте, с наблюдениями М. Н. Муравьева и

А. Б. Цыпина (1964), показавших, что усиление сокращения лимфатических сердец лягушки происходит уже при дозе 0,5—1,0 р, в то время как для остановки этих сокращений требовалось несколько десятков тысяч рентген.

А. В. Лебединский с сотрудниками, анализируя данные, полученные А. Б. Цыпиным и М. Н. Муравьевым, считают, что процессы автоматизации обладают высокой радиочувствительностью. Оценивая этот факт, они делают вывод о благоприятном состоянии процессов восстановления при действии радиации на эти формы возбуждения.

Авторы одновременно высказывают предположение, что при различных отличиях восстановительных процессов объектом влияния ионизирующей радиации может быть один и тот же биологический субстрат (прямое нарушение матриц ДНК).

Те же авторы считают очевидным, что под влиянием воздействия ионизирующей радиации происходит задержка передачи информации от одной клетки к другой в процессе подавления митотической активности. Эти факты, по мнению авторов, тесно согласуются с данными общей физиологии клеточного размножения.

Рассматривая полученные нами данные в свете этой концепции, допускаем возможность возникновения соответствующих сдвигов в передаче информации между яичником и нейроэндокринной системами. По-видимому, процессы стимуляции и депрессии оогенеза зависят от характера происшедших сдвигов в передаче этих информации, при различных величинах дозы облучения.

Определенную закономерность отражают также результаты, полученные нами при изучении гистоморфологических изменений, возникающих в яичнике птиц в результате лучевого воздействия.

При дозах облучения в 4 и 12 р, оказывающих стимулирующее влияние на оогенную функцию яичника, значительно превалировали атретические фолликулы с явлениями пролиферации фолликулярного эпителия.

Доза облучения в 20 р, хотя также оказывала длительный и даже более интенсивный стимулирующий эффект, но вызванные ею гистоморфологические изменения фолликулярного аппарата носили несколько иной характер.

Так, при этой дозе облучения превалировали различной величины атретические фолликулы с явлениями дегенерации фолликулярного эпителия, с частичной гиалинизацией тека и базальной мембраны ооцитов.

Как нами уже было отмечено, при дозах облучения в 4, 12 и 20 р после продолжительной фазы стимуляции оогенеза наступала ее депрессия.

Эти фазы стимуляции и депрессии при дозе облучения в 20 р были значительно более выраженными по сравнению с дозами в 4 и 12 р.

По-видимому, это явление следует поставить в связь с различным характером фолликулярной атрезии при данных дозах облучения.

При дозах облучения в 100—500 р (в основном оказывающих угнетающее действие на оогенную функцию) отмечалось значительное обеднение яичников фолликулярными структурами, почти с полным отсутствием в них фолликулов, сохранивших нормальное строение.

Среди атретических фолликулов различных размеров в подавляющем большинстве случаев отмечались дегенеративно-некротические процессы в фолликулярном эпителии и в клеточных элементах внутренней оболочки, ее значительная гиализация, а также утолщение и гиализация базальной мембраны.

Таким образом, между эффектом, вызванным раз-

личными дозами ионизирующей радиации на репродуктивную функцию птицы, и характером изменений эпителиальных элементов атретических фолликулов обнаруживается определенная закономерная связь.

Оценивая этот факт, можно сделать предположение, что при малых дозах облучения атретические фолликулы (с явлениями пролиферации клеток фолликулярного эпителия и тека) приобретают особенно повышенную эндокринную функцию. При больших дозах облучения наличие дегенеративно-некротических процессов в атретических фолликулах, по-видимому, указывает на значительное подавление этой функции.

Высказанное нами предположение согласуется с работами, посвященными изучению характера изменений фолликулярного эпителия и клеточных элементов тека в процессе фолликулярной атрезии как в норме, так и под влиянием облучения.

Так, Цондек (Zondek, 1935) на основании экспериментальных исследований пришел к выводу, что клетки тека, атретических фолликулов яичников человека и животных выделяют эстрогенные гормоны. Он полагает, что эти гормоны образуются в клетках фолликулярного эпителия, а затем переходят в тека.

Вестман (Westman, 1935) находит, что эстрогенные гормоны образуются только в фолликулярном эпителии. Автор установил также взаимоотношение между эндокринной функцией фолликулярного эпителия и эндокринной емкостью тека.

Брамбель (Brambell, 1956), изучая фолликулярную атрезия у различных видов животных, обнаружил, что в течение атрезии клетки внутренней оболочки преобразуются в интерстициальные клетки, имеющие эндокринную функцию.

Демпси и Басет (Dempsey et Bassett, 1943) при помощи гистохимических исследований показали, что эстрогены содержатся в клетках тека. Они отсутствуют в фолликулярном эпителии.

Фолликулярная атрезия у птиц в норме была изучена рядом авторов (Henegny, 1894; Dubuisson, 1903, 1905; Loyez, 1906; Perl a. Boring, 1918). Они считают, что погибший ооцит фагоцитируется клетками, имеющими эпителиальное происхождение. Хенегуей (Henegny, 1894) в атретических фолликулах птиц обнаружил выраженную пролиферацию эпителиальных элементов.

Маршал (Marshall, 1961) приводит данные, говорящие о секреторной функции тека. Автор полагает, что в фолликулах аккумулируется жидкость, содержащая эстроген. Однако он считает, что созревание фолликулов происходит под влиянием гормонов, содержащихся в крови.

Приведенные данные убедительно показывают, что атретические фолликулы яичников млекопитающих и птиц в норме несут эндокринную функцию.

Следует отметить, что вопрос о характере фолликулярной атрезии яичника птицы при облучении почти не освещен в литературе. Имеющиеся единичные указания об этом касаются лишь отдельных видов млекопитающих.

Так, Паркес (Parkes, 1926, 1927, 1929) в яичниках крыс, облученных до полового созревания, обнаружил атретические фолликулы с явлениями пролиферации клеток фолликулярного эпителия.

Дезев (Desaive, 1958) описал в яичниках животных на поздних стадиях после облучения наличие фолликулов с явлениями атрезии тека.

Ряд авторов (Geller, 1930; Humphrey a. Zuckerman, 1954; Westman, 1958) выражают мнение, что в облученных яичниках эндокринная функция тека зависит от со-

стояния фолликулярного эпителия. Они же полагают, что существует функциональная связь между интерстициальными клетками и гранулезой.

Интерпретируя полученные нами данные в свете изложенного, можно полагать, что при малых дозах облучения обнаруженное нами значительное преобладание атретических фолликулов с явлениями пролиферации фолликулярного эпителия и клеток тека, по-видимому, и явилось причиной повышения эндокринной функции яичника, в результате чего имела место стимуляция его оогенной функции.

При изучении действия ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию птицы была установлена значительная стимуляция яйценоскости при малых дозах облучения.

Так, при дозах облучения в 4, 12 и 20 р после наступления полового созревания наблюдалась выраженная стимуляция репродуктивной функции птицы, продолжавшаяся в течение первых 6—7 месяцев яйцекладки. Наблюдения одновременно показали, что на 10-м месяце опытов наступала вторая фазовая волна стимуляции. Она характеризовалась резким повышением репродуктивной функции.

Эта волна стимуляции была кратковременной и в последние два месяца опыта вновь сменялась фазой депрессии.

Фазовая волна при дозах облучения в 100 и 500 р в основном отличалась длительным подавлением оогенной функции яичника.

Непосредственно после облучения дозами в 100, 300 и 500 р наблюдалась фаза депрессии, яйценоскость кур прерывалась на 18—31 день. Затем функция яичников восстанавливалась на 1—2 месяца. Следующая фазовая волна отличалась более длительной паузой в яйцекладке

(продолжалась 6—8 месяцев). Однако по истечении этого срока она вновь восстанавливалась и достигала нормального исходного уровня.

Дальнейшие наблюдения показали, что наступившая новая фаза носила характер продолжительной стимуляции яйценоскости всех облученных птиц. Она была особенно четко выражена в конце первого и начале второго года облучения.

Более длительные наблюдения показали, что при повторном облучении дозами в 4, 12 и 100 р (спустя два года после первого) уровень яйценоскости не менялся. Между тем, при дозе облучения в 500 р обнаруживалась фаза выраженной депрессии. В дальнейшем фазовая волна вызывала прогрессивное понижение яйценоскости, а к концу четвертого-пятого годов опытов наступало полное выпадение репродуктивной функции.

Следует отметить, что определенная смена периодов при развитии клиники лучевой болезни была описана рядом авторов (Н. А. Куршаков, 1954; И. А. Пигалев, 1954; П. Д. Горизонтов, 1954, 1955; А. К. Гуськова и Г. Д. Байсоголов, 1955; М. Н. Побединский, 1954).

В условиях эксперимента также была обнаружена периодичность в биоэлектрической активности головного мозга (периоды усиления и спада), колебания кровяного давления и лейкоцитоза (А. В. Лебединский, 1956, а и б; М. Н. Ливанов, 1956; П. Д. Горизонтов, 1955, Г. О. Самойлова, 1959).

В литературе имеются указания также на то, что при малых дозах облучения активируются различные ферментные системы протеазы, липазы, гидролазы. При нарастании дозы облучения наступает понижение их активности (В. И. Кандорор, 1961; Б. Н. Тарусов, 1954).

Однако в литературе мы не нашли указаний на установленный нами факт фазовости реакции оогенной

функции яичников в ответ на воздействия ионизирующей радиации. Между тем эта закономерность, на наш взгляд, приобретает важное значение для раскрытия механизмов некоторых сторон лучевого воздействия на яичники.

Установленный в наших исследованиях факт длительного стимулирующего эффекта некоторых малых доз ионизирующей радиации на яйценоскость птиц согласуется с данными, полученными А. М. Кузиным (1963), К. Л. Лебедевой (1959), Х. Ф. Кушнером и др. (1963), также наблюдавшими продолжительное стимулирующее действие малых доз облучения на репродуктивную функцию кур.

Надо полагать, что процессы стимуляции и депрессии оогенной функции яичников птиц, вызванные различными дозами ионизирующей радиации, не являются автономным проявлением со стороны яичника. По-видимому, они возникают в результате соответствующих изменений обменных процессов в целом организме, в центральной нервной системе и эндокринных железах. Это предположение подтверждается данными, полученными Х. Ф. Кушнером (1963). Им было установлено, что у куриных эмбрионов, облученных дозами ионизирующей радиации в 0,001—2,9 р, оказывающими положительное действие на их рост и развитие, обнаруживается повышение дыхательного газообмена.

А. М. Кузин (1963) полагает, что облучение яиц в период закладки и начального развития гипофиза приводит к более ранней и активной продукции гонадотропных гормонов, в результате чего возникает интенсификация яйцекладки.

Ряд авторов (Н. П. Дубинин и др., 1962; Я. Г. Глембоцкий и др., 1962; М. А. Арсеньева и др., 1962; Ю. Я.

Керкис и др., 1962) убедительно показал наличие мутантного эффекта малых доз в диапазоне от 0,5 до 20 р.

В этом аспекте значительный интерес представляет тот факт, что в отдельные месяцы наших опытов уровень яйценоскости облученных птиц более чем в 2,5—3,5 раза превышал яйценоскость контрольных. Подобный эффект почти выходит за пределы физиологических норм стимуляции и даже физиологического резерва организма, так как известно, что многие органы и системы организма в норме работают примерно на одну треть своего потенциала.

Приведенный экспериментальный материал, а также данные литературы убедительно показывают, что процесс постнатального оогенеза яичника птицы обладает высокой радиочувствительностью.

В зависимости от величины дозы облучения ионизирующая радиация может оказать на фолликулы, находящиеся на различных стадиях оогенеза, не только поражающее действие (дегенеративные процессы в фолликулярном аппарате яичника, длительная фаза депрессии в оогенной функции и продуктивности), но может вызвать также продолжительные физиологические эффекты в виде стимуляции постнатального оогенеза—новообразования фолликулярных структур и повышения продуктивности.

Все вышеизложенное дает основание заключить, что ионизирующая радиация является мощным фактором, при помощи которого направленная регуляция воспроизводительной функции представляется возможной.

ЛИТЕРАТУРА

- Арсеньева М. А., Титяков Г. Г., Ван Ан-чи, Ма Сю-чуан, Чжан-Чжунь-шу.* Цитогенетическая радиочувствительность половых клеток обезьян и мышей на уровне малых и других доз. Сб.: «Радиационная генетика». М., 1962, стр. 50—62.
- Архангельский Б. А.* К вопросу о влиянии лучей Рентгена на ранние стадии беременности у женщин. «Архив клинической и экспериментальной медицины», 1922, 1, стр. 114—130.
- Белугина З. Т.* К вопросу о воспроизведении и развитии потомства у морских свинок, излеченных от острой лучевой болезни. В кн.: «Лучевая болезнь и комбинированные поражения организма», Л., 1958, стр. 43—48.
- Березина Н. М.* Предпосевное облучение семян сельскохозяйственных растений. М., Атомиздат, 1964.
- Блазгин Н. И.* Влияние освещения лучами Рентгена области гипофиза на газовый обмен отдельных органов. «Вестник рентгенологии и радиологии», 1938, т. 20, стр. 103—114.
- Бодяжина Б. И., Кирющенко А. И., Побединский М. И., Побединский Н. М.* Влияние ионизирующей радиации на половые железы, беременность и плод. М., 1962.
- Бреславец Л. И.* Растение и лучи рентгена. М., 1946.
- Варданян В. А.* Экспериментальные данные о влиянии ионизирующей радиации на овогенез. «Журнал экспериментальной и клинической медицины АН АрмССР», 1964а, т. 4, стр. 3—10.
- Варданян В. А.* Образование типичных овоцитов и фолликулярных структур в яичнике птиц в результате действия ионизирующей радиации. «Изв. АН АрмССР» (биол. науки), 1964б, т. 17, № 9, стр. 29—34.
- Варданян В. А.* Действие ионизирующей радиации на овогенную функцию и гистоморфологическую структуру яичника домашней птицы. Диссерт. Ереван, 1965.
- Вирлан К. А., Орлова Д. В., Полякова Т. Г.* Влияние электрического поля и облучения рентгеновскими лучами на развитие эмбрионов кур. «Птицеводство», 1954, № 2.

- Варуха Э. А., Воробьева С. А.* Материалы к вопросу о стимулирующем действии малых доз ионизирующих излучений. 14 конф. физиологов Юга РСФСР, Краснодар, 1962, стр. 45—46.
- Глембоцкий Я. Г., Абелева Э. А., Лапкин Ю. А.* Влияние малых доз ионизирующей радиации на частоту возникновения сцепленных с полом рецессивных летальных мутаций у дрозофилы. Сб.: «Радиационная генетика», М., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 300—311.
- Горизонтов П. Д.* Функциональные проявления поражающего действия внешнего облучения. В кн.: «Биологическое действие излучений и клиника лучевой болезни». Сборник статей под редакцией А. Игнатьева. Медгиз, 1954.
- Горизонтов П. Д.* Патологическая физиология лучевых поражений. В кн.: «Радиационная медицина» (руководство для врачей и студентов) под ред. А. В. Лебединского. М., Медгиз, 1955.
- Горовиц-Власова Л. Г.* К учению о биологическом значении лучей радия. Дисс. СПб, 1906.
- Гуськова А. К., Байсоголов Г. Д.* Два случая острой лучевой болезни у человека. Действие облучения на организм. Доклады советской делегации на Международной конференции по мирному использованию атомной энергии. Женева, Изд-во АН СССР, 1955, стр. 23—45.
- Джабиева С. А.* Влияние малых доз рентгеновского облучения на процессы инкубации куриных яиц. Тр. сектора физиологии АН АзССР, 1960, т. 3.
- Добрынина А. Я., Костин И. Г. и Зубарева Л. А.* Влияние малых доз ионизирующей радиации на эмбриональное развитие птиц. Тр. Ин-та генетики АН СССР, 1960, № 27, стр. 222—338.
- Добрынина А. Я., Зубарева Л. А., Костин И. Г., Кушнер Х. Ф., Самолетов А. И., Салганик М. Г.* Влияние облучения эмбрионов на постэмбриональный рост, развитие и продуктивность кур. Тр. ИГАН, 1961, № 28.
- Дубинин Н. П., Арсеньева М. А., Керкис Ю. Я.* Генетические последствия влияния малых доз радиации на человека. Сб.: «Радиационная генетика», М., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 5—24.
- Зарецкий С. Г.* Рентгенизация яичников, ее ближайшие и отдаленные результаты в связи с влиянием на течение беременности. Экспериментальное исследование. Дисс. СПб, 1908.
- Он же.* Рентгенотерапия в гинекологии и акушерстве. СПб., 1912.
- Зедгенидзе Г. А., Котик М. З., Ларионов Л. Ф., Павлова З. К.,*

Изяков А. Л., Попова Е. А. Морфологические изменения в органах лабораторных животных при облучении последних рентгеновскими лучами. «Вестник рентгенологии», 1936, 17, стр. 355—396.

Ирб Е. А. Развитие опухолей яичников у крыс после рентгеновского облучения. «Вопросы онкологии», 1958, 4, 5, стр. 533—536.

Какушкина Е. А., Плодовская Л. А. Влияние рентгеновых лучей на потомство облученных животных. В кн.: «Влияние понижающего излучения на течение беременности, состояние плода и новорожденного», Л., 1960, стр. 111—121.

Кандэрор В. И. Влияние малых доз внутреннего облучения на симпатико-адреналовую систему организма. Вопросы действия малых доз ионизирующей радиации на физиологические функции, М., 1961.

Каплан А. Л. К вопросу о влиянии рентгеноосвещения яичников на плод. «Гинекология и акушерство», 1928, 5, стр. 563—572.

Капанетян С. К. Роль света в физиологической стимуляции животного организма. Ереван, Изд-во АН АрмССР, 1961.

Капанетян С. К., Варданян В. А., Баласанян Р. Г. Действие однократного рентгеновского облучения малыми и средними дозами на репродуктивную функцию домашней птицы. ДАН АрмССР, 1960, т. 30, № 3, стр. 175.

Капанетян С. К., Варданян В. А. Влияние ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию домашней птицы. Материалы межвузовской конференции по проблеме влияния биостимуляторов на организм животных и их применение в сельскохозяйственной практике. Ереван, 1963, стр. 33.

Капанетян С. К., Варданян В. А. О потенциальной способности яичника птицы к новообразованию овоцитов. X съезд Всесоюзного физиологического общества им. И. П. Павлова. Тезисы научных сообщений, 1964, т. II, вып. 1, стр. 368, Ереван.

Капанетян С. К., Варданян В. А. О стимулирующем влиянии некоторых доз ионизирующей радиации на овогенную функцию яичника птицы. Доклады АН СССР, 1965, 163, 745.

Капанетян С. К., Варданян В. А. О гистоморфологических изменениях яичника при радиостимуляции воспроизводительной функции. Биологический журнал Армении, 1967, т. XX, № 2, стр. 3—8.

Кащенко Л. А., Пушницына А. Д. Влияние функционального состояния яичников мыши на чувствительность их к действию ионизирующей радиации. Тезисы докл. конференции по изу-

чению реакций эндокринной системы на воздействие ионизирующей радиации, Л., 1956, стр. 10—11.

Кащенко Л. А. Реакция щитовидной железы, яичников и передней доли гипофиза на общее однократное и хроническое облучение радиоактивным кобальтом (Co^{60}) из внешнего источника. В кн.: «Вопросы радиобиологии», М., 1957а, 2, стр. 254—275.

Кащенко Л. А. К вопросу о действии радиоактивного йода на гипофиз и яичники млекопитающих. Труды Всесоюзной конференции по медицинской радиологии. «Клиника и терапия лучевой болезни», М., 1957б, стр. 207—211.

Керкис Ю. Я., Роничевская Г. М., Рукавишников Ю. М., Науменко О. Н. Генетическая радиочувствительность половых и соматических клеток разных видов млекопитающих. В кн.: «Радиационная генетика», М., 1962, стр. 80—91.

Китаева О. Н. Влияние фракционированного рентгеновского облучения на яичники мышей. ДАН СССР, 1958, 120 (3), стр. 514—517.

Она же. Влияние фракционированного рентгеновского облучения на яичники мышей и крыс. «Журнал общей биологии», 1960, 5, стр. 592—596.

Китаева О. Н., Кузнецова Н. Н., Померанцева М. Д. Эффективность однократных и дробных воздействий ионизирующих излучений на гонады мышей и крыс. В кн.: «Действие ионизирующих излучений на организм», М., 1962, стр. 67—90.

Копылова Е. Н. Действие хронического гамма-облучения на яичники мышей. «Изв. АН СССР, серия биологическая», 1958, 5, стр. 592—596.

Кочнева Н. П. Действие рентгенизации области гипофиза на внутриорганный и межорганный обмен глюкозы. «Вестник радиобиологии», 1938, т. 20, стр. 90—102.

Краевский Н. А. Очерки патологической анатомии лучевой болезни. М., 1957.

Кузин А. М. Об использовании ионизирующих излучений в сельском хозяйстве. Материалы международной конференции по мирному использованию атомной энергии. Женева, 1955, т. 12, М., Изд-во АН СССР, 1958, стр. 179.

Кузин А. М., Костин И. Г., Шершунова Л. Н., Зубарева Л. А. Об использовании ионизирующей радиации в птицеводстве. «Радиобиология», 1963, т. 3, вып. 2, стр. 311—316.

Кузин А. М., Касымов А., Крюкова Л. М. О механизме стимулирующего и угнетающего действия радиации при облучении

клубней картофеля. «Радиобиология», 1964, т. 4, вып. 1, стр. 144—149.

Курашков Н. А. К вопросу о клинике лучевой болезни. В кн.: «Биологическое действие излучений и клиника лучевой болезни». Сб. статей под ред. А. Игнатьева. М., Медгиз, 1954. 137—153.

Кушнер Х. Ф., Костин И. Г., Добрынина А. Я., Зубарева Л. А., Кузнецов Н. И., Шершунова Я. И., Салганик В. Г. Радиобиологические исследования в птицеводстве. «Вестник сельскохозяйственной науки», 1963, № 9, стр. 72—80.

Лебедева К. А. Влияние излучения Co^{60} на яйценоскость кур. Научные сообщения Института физиологии им. И. П. Павлова, Л., 1959, вып. 1, стр. 166—167.

Лебединский А. В. Реакция сердечно-сосудистой системы на воздействие ионизирующего излучения. Тезисы пленарных докл. Всес. конфер. по мед. радиологии. М., Медгиз, 1956а, стр. 8—10.

Лебединский А. В. Реакция сердечно-сосудистой системы на воздействие ионизирующей радиации. «Мед. радиология» 1956б, № 2, стр. 3—9.

Лебединский А. В., Мاستрюкова В. М., Нахильницкая З. Н., Стрижиковский А. Д. Влияние ионизирующей радиации на состояние восстановительных процессов в организме. «Радиобиология», 1964, т. 4, вып. 5, стр. 693—700.

Левитин Б. А. Реакция яичников при облучении микродозами радия. Труды Центрального института рентгенологии и радиологии, М., 1941, 5, стр. 225—232.

Ливанов М. И. Изменения, наступающие в различных отделах центральной нервной системы у животных после воздействия лучей Рентгена. Тезисы докладов Всесоюзн. конференции по медицинской радиологии. М., Медгиз, 1956, стр. 3.

Лондон Е. С. О результатах опытов над действием лучей радия. «Практический врач», 1903а, 36, стр. 852.

Он же. О физиолого-патологическом значении лучей радия. «Архив биологических наук», 1903б, 10, 2, стр. 191—211.

Минаев П. Ф. Влияние ионизирующей радиации на центральную нервную систему. М., 1962.

Могильницкий Б. Н., Карлин М. И. Действие рентгеновых лучей на яичко и яичник. Труды центрального научно-исследовательского института рентгенологии и радиологии. М., 1940, 3, стр. 101—103.

Могильницкий Б. Н., Подляшук Л. Д. К вопросу о действии рент-

- геновых лучей на центральную нервную систему. «Вестник современной медицины», 1929, 19, стр. 99—107.
- Муравьев М. Н., Цыпин А. Б.* Цитировано по А. В. Лебединскому и соавторам, 1964.
- Можарова Е. Н.* Углеводный обмен у больных с поражением придатка мозга и изменение его под влиянием рентгенотерапии. «Вестник рентгенологии и радиологии», 1933, т. 12, № 1—2, стр. 161—173.
- Неменов М. И.* «Рентгенология», Л.—М., т. 1, 1933.
- Никитин С. А.* Введение в радиобиологию. Киев, Госмедиздат УССР, 1958.
- Нечаева И. Д.* Экспериментальные опухоли яичников у мышей, возникающие под влиянием рентгеновых лучей. «Вопросы онкологии», 1956, 2, 2, стр. 185—193.
- Нуждин Н. И., Шапиро Н. И., Петрова О. Н., Китаева О. Н.* Влияние ионизирующих излучений на плодовитость мышей и жизнеспособность их потомства. В кн.: «Сессия АН СССР по мирному использованию атомной энергии», 1955, Заседание отдела биологических наук, М., 1955а, стр. 14—33.
- Они же.* Влияние рентгеновского и гамма-облучений на эстральный цикл самок мышей. Сборник работ по радиобиологии, М., 1955б, стр. 113—149.
- Окинчиц Л. Л.* К вопросу о рентгенизации яичников. «Журнал акушерства и женских болезней», 1906, 20, 10, стр. 979—988.
- Орбели Л. А.* Действие ионизирующих излучений на животный организм. В кн.: «Сессия АН СССР по мирному использованию атомной энергии», 1955, стр. 3—13.
- Осиповский А. И.* Влияние гамма-лучей на размножение белых крыс и их потомство. «Медицинская радиология», 1957а, 2, 4, стр. 30—38.
- Осиповский А. И.* Аномалия развития потомства животных, облученных γ -лучами, и их наследование в ряде поколений. Всесоюзная научно-техническая конференция по применению радиоактивных и стабильных изотопов в народном хозяйстве и науке. Тезисы докл., М., 1957б, стр. 103.
- Петрова О. П.* Радиочувствительность яичников золотистых хомяков. Сб.: «Радиационная генетика», Изд-во АН СССР, 1962а, стр. 236—246.
- Петрова О. Н.* Сравнительная радиочувствительность гонад самок некоторых видов грызунов. Сб.: «Действие ионизирующей радиации на организм», Изд-во АН СССР, 1962б, стр. 31—66.
- Пигалев И. А.* Клиника поражений радиоактивными веществами и

вопросы патогенеза. В кн.: «Биологическое действие излучений и клиника лучевой болезни», М., 1954, стр. 76—106.

Побединский Н. И. Лучевые осложнения при рентгенорадиотерапии (обзор литературы). М., Медгиз, 1954.

Репрев А. В. Синтез и анализ в курином яйце во время нормальной инкубации и под влиянием лучей Рентгена и радия. «Вестник рентгенологии»; 1927, т. 5, вып. 4.

Рябинина З. А. Восстановление структуры и функции яичников белой крысы после длительного белкового голодания. Сб.: «Процессы регенерации и клеточного размножения у животных», Изд-во Московского университета, 1961, стр. 85—108.

Самолетов И. А., Костин И. Г., Салганик М. Г. Влияние радиоактивных излучений на процесс инкубации куриных яиц. «Птицеводство», 1958, № 11, стр. 23—26.

Самойлова Г. О. О некоторых механизмах влияния малых доз хронического общего облучения на высшую нервную деятельность и некоторые вегетативные функции белых крыс. «Медицинская радиология», 1959, т. 4, № 8.

Студицкий А. И. Спорные вопросы современного учения о регенерации. «Журнал общей биологии», 1963, т. 24, № 4, стр. 241—260.

Тарусов Б. И. Основы биологического действия ионизирующих излучений. М., Медгиз, 1954.

Тарханов И. Р. Физиологическое действие рентгеновских лучей на центральную нервную систему. Больничная газета Боткина, 1896а, 33, стр. 753.

Тарханов И. Р. Опыт над действием рентгеновских лучей на животный организм. «Изв. С.-Петербургской биологической лаборатории», 1896б, 1, 3, стр. 47.

Тимофеев-Ресовский Н. В. О действии слабых доз ионизирующих излучений на рост и развитие растений. Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, вып. 9. Свердловск, 1957.

Фунштейн Л. В. Атлас патологической анатомии острой лучевой болезни в эксперименте. Медгиз, 1961, 216.

Шапиро Н. И., Нуждин Н. И., Китаева О. Н. Исследование причин нарушения эстрального цикла у мышей, подвергнутых общему рентгеновскому облучению. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1957, т. 5, 537—555.

Шапиро Н. И., Нуждин Н. И., Петрова О. Н. Влияние рентгеновского облучения на выживаемость и плодовитость морских свинок. «Журн. общ. биол.», 1958, 19(4), 249—264.

- Шефер Д. Г.* Рентгеновские лучи и центральная нервная система. Ростов-на-Дону, 1936.
- Эрлексова Е. В.* Ауторадиография. В кн.: «Радиоактивные изотопы в медицине и биологии». Практическое руководство, М., Медгиз, 1955.
- Albers-Schönberg*—Über eine bisher unbekannte Wirkung der Röntgenstrahlen auf den Organismus. Med. Wschr., 1903, 1, S. 1859.
- Allen Edgar*—Ovogenesis during sexual maturity. Amer. J. Anat., 31, 439, 1923.
- Allen Edgar, Creadick R. N.*—Ovogenesis during sexual maturity. The first stage, mitosis in germinal epithelium, as shown by the colchicine technique. Anat. Rec., 1937, 69, 191.
- Allen E., Thomas T. B., Wilson J. G., Hession D. A.*—Differential growth in the ovaries and genital tract near the time of ovulation in rats treated with colchicine. Amer. J. Anat., 72, 291, 1943.
- Ancel G., Bouin P.*—Rayons X et glandes genitales. Presse Medic., 1907, 15, 228.
- Arai H.*—In: Marshall's Physiology of Reproduction. 1962, Vol. 1, P. 1. Ovarian Changes, Parkes A. S., Ed., London, 427.
- Béclère A.*—In: Modern Trends in Endocrinology. Ed. H. Gardiner-Hill, London, 1958, 257.
- Bergenie J. L., Tribondeau J., Recamier D.*—Action des rayons X sur l'ovaire de la lapine. Compt. Rend. Soc. Biol. 1905, 58, 284.
- Bloom W.*—The ovary, in histopathology of irradiation from external and internal sources. 1948. McGraw-Hill Book Company Inc., New York, National Nuclear Energy Series, Div. 4, Vol. 221, Chap. 13.
- Brambell F. W. R., Fielding U., Parkes A. S.*—Changes in the ovary of the mouse following exposure to X-rays. 4. The corpus luteum in the sterilized ovary, and some concluding experiments. Proc. Roy. Soc., B. 1928, 102, 385.
- Brambell F. W. R., Marian G. F.*—Sex-reversal in pigeon (*Columbalivia*). Proc. Roy. Soc., B. 1929, 104, 459.
- Brambell F. W. R., Parkes A. S.*—Changes in the ovary in the mouse following exposure to X-rays. 3. Irradiation of the non-parous adult. Proc. Roy. Soc. B. 1927, 101, 316.
- Brambell F. W. R., Parkes A. S., Fielding U.*—Changes in the ovary of the mouse following exposure to X-rays. 1. Irradiation at three weeks old. Proc. Roy. Soc. B. 1927a, 101, 21.
- Brambell F. W. R., Parkes A. S., Fielding U.*—Changes in the

ovary of the mouse following exposure to X-rays. 2. Irradiation at or before birth. *Proc. Roy. Soc. B.* 1927b, 101, 95.

Brambell F. W. R.—In: *Marshall's Physiology of Reproduction*, Vol. 1, P. 1, Ovarian Changes, Parkes A. S. Ed., London, 1956, 397.

Brambell F. W. R.—Development of sex in vertebrates. London, 1930.

Bullough W. S.—Effect of oestrin injections on the mouse ovary. *Nature*, 1942a 149, 271.

Bullough W. S.—Oogenesis and its relation to the oestrous cycle in the adult mouse *J. Endocrinol.* 1942b, 3, 341.

Bullough W. S.—The method of growth of the follicle and corpus luteum in the mouse ovary. *J. Endocrinol.* 1942c, 3, 150.

Bullough W. S.—Mitotic activity, *Mus Musculus L.* A study of its relation to the oestrous cycle in normal and abnormal conditions. *Philos. Trans., B.* 1946, 231, 453.

Butcher E. O.—The origine of definitive ova in the white rat (*Mus norvegicus albinus*). *Anat. Rec.* 1927, 37, 13.

Butcher E. O.—Regeneration in ligated ovaries and transplanted ovarian fragments of the white rat (*Mus norvegicus albinus*). *Anat. Rec.* 1932, 54, 87.

Clark Ch.—A survey of the biological effects of X-radiation. *Radiology* 1936, 26, 3. 295.

Cole L. J., Habermeyer J. G., Stolan H. L.—Immediate and low level effects of ionizing radiations (*Proc. Symp. Venise*, 1959), 1960, 361.

Collins C. J.—In: *Modern Trends in Endocrinology*. Ed. H. Gardiner-Hill, London, 1958, 257.

Cowperthwaite M. H.—Observation on pre-and pos-pubertal oogenesis in the white rat, *Mus norvegicus albinus*. *Amer. J. Anat.* 1925, 36, 69.

Davenport C. B.—Regeneration of ovaries in mice. *J. Exper. Zool.* 1925, 42, 1.

Davis D. E., Hall O.—Polyovuly and anovular follicles in the wild Norway rat. *Anat. Rec.* 1950, 82, 153.

Dawson A. B.—Histogenetic interrelationships of oocytes and follicle cells. A possible explanation of the mode of origin of certain polyovular follicles in the immature rat. *Anat. Rec.* 1951, 110, 181.

Dederer P. H.—Polyovular follicles in the cat. *Anat. Rec.* 1924, 60, 391.

Dempsey E. W., Bassett D. L.—Observations on the fluorescence, birefringency and histochemistry of the rat ovary during the reproduction cycle. *Endocrinology* 1943, 33, 384.

- Deringer M. K., Lorenz E., Uphoff D. E.*—Fertility and tumor development in (c57 ZXA), F1 hybrid mice receiving X radiation to ovaries only, to whole body, and to whole body with ovaries shielded. *J. Nat Cancer Inst.* 1955, 15 (4), 931.
- Desaive P.*—Contribution radio-biologique à l'étude de l'ovaire. *Arch. Biol.* 1940, Paris, 51, 5.
- Desaive P.*—Contribution radio-biologique à la démonstration de la fixité, dans l'ovaire de lapine adulte des sources du développement folliculaire. *Acta Neerl. Morph.* 1941, 4, 10.
- Desaive P.*—Influences du mode d'irradiation de l'hypophysectomie, des hormones gonadotropes et des radioprotectures chimiques sur la réponse de l'ovaire de lapine aux rayons röntgen. *Acta Radiol.* 1954, 41, 6, 545.
- Desaive P.*—Restauration of primordial follicles in irradiated ovary. *Advances in Radiobiol.*, 1956.
- Döderlein A.*—Strahlenbehandlung und Nachkommenschaft. Ref.: *Zbl. ges. Radiol.* 1929, 6, 13, 721.
- Drips D. G.*—In: *Modern Trends in Endocrinology*. Ed. H. Gardiner-Hill, London, 1958, 257.
- Dubuisson H.*—In: *Marshall's Physiology of Reproduction*, Vol. 1, P. 1. Ovarian changes, Parkes A. S. Ed., London, (1962), 497.
- Ducke K. L.*—Activity of the germinal epithelium in the ovary of a pregnant harvest mouse. *Anat. Rec.* 1944, 89, 135.
- Edeiken L.*—In: *Modern Trends in Endocrinology*. Ed. H. Gardiner-Hill, London 1933, 1958, 257.
- Engle E. T.*—Polyovular follicles and polynuclear ova in the mouse. *Anat. Rec.* 1927, 35, 341.
- Eschenbrenner A. B.*—Biological effects of long-continued whole-body γ -irradiation on mice, guinea pigs, and rabbits. V. Pathological effects of γ -irradiation. USAEC Report CH—3644, 1946.
- Essenberg J. M.*—Effect of X-rays on the incubation period, sexual development and egg-laying in white and brown Legborn chickens. *Poultry Sci.* 1935, 14, 5.
- Essenberg J. M., Karash*—An experimental study of the effects of roentgen rays on the gonads of the sexually mature domestic fowl. *Radiology*, 1940, 34, 358.
- Evans H. M., Swezy O.*—Ovogenesis and normal follicular cycle in adult mammalia. *Mem. Univ. Calif.* 1931, 9, 119.
- Evans T.*—The fast neutron hazard. *Nucleonics*, 1942, 4, 3, 2.
- Everett N. B.*—The origine of ova in the adult oposum. *Anat. Rec.*, 1942, 82, 77.
- Eymer H.*—Цит. по О. Н. Петровой (1962 6).

- Fell H. B.*—Histological studies on the gonads of the fowl. 1. The histological basis of sex reversal. *J. Exper. Biol.* 1923, 1, 97.
- Fell H. B.*—Histological studies on the gonads of fowl. 2. The histogenests of the so-called „Luetal“ cells in the ovary. *J. Exper. Biol.* 1924, 1, 293.
- Foote C. L., Witchi E.*—Effect of sex hormones on the gonads of frog larvae (*Rana calmitans*). Sex inversion in females; stability in males. *Anat. Rec.* 1939, 75, 75.
- Flynn T. R., Hill J. P.*—The development of the monotremata. 4. Growth of the ovarien ovum, maturation, fertilisation, and early cleavage. *Trans. Zool. Soc. London*, 1939, 24, 445.
- Foda M. S., Kassim K. A.*—Ovarian and pituitary irradiation in amenorrhoe and sterility. *Acta Endocrinol., Suppl.* 51, First International Congress of Endocrinology Copenhagen, 1960, 601.
- Forest M. S.*—Irradiation on the treatment of anovulation. *Med. Journ. Australia* 1957, 1, 44 (9) 325.
- Fraenkel M.*—Über Geschlechtsbeeinflussung durch Röntgenstrahlen auf dem Wege der EierstocksSchädigung. *Arch. Frauenkrank., u. Eugenetik*, 1920, 6, 3/4.
- Frenkel M.*—Die Bedeutung der Zellfunction steigerten Strahlenwirkung in Bezug auf Zellsterilisation und zur Frage der Schädigung von Nachkommenschaft durch Röntgenstrahlen. *Strahlentherapie*, 1924, 16, 5, 620.
- Frieben*—Hodenveränderungen bei Tieren nach Röntgenbestrahlungen. *Münch. Med. Wschr.* 1903, 52.
- Friedman M., Finkler R. S.*—In: *Modern Trends in Endocrinology*, Ed. H. Gardiner-Hill, London, 1958, 257.
- Fritschi G.*—Цитировано по О. Н. Петровой (1962 6).
- Furth J., Upton A., Christenberry K. et al.*—Some late effects in mice of ionizing radiation from an experimental nuclear detonation. *Radiology*, 1954, 63, 4, 562.
- Gauss*—Die temporäre sterilisierung tuberculöser Frauen durch Röntgenstrahlen. *Verh. dtsh. Ges. Gyn.* 1911, 14.
- Génaud P.*—Les effets radioactifs de l'explosion atomique. *Presse Méd.* 1950, 58, 52, 504.
- Génaud P.*—Les sequelles de l'explosion atomique. *Presse Méd.* 1953, 1, 17.
- Geller F. C.*—Zellveränderungen im Eierstock der geschlechtsreifen weissen Maus nach Röntgenbestrahlung. *Arch. Gynaek.* 1930, 141, 61.

- Genther J. T.*—Irradiation of the ovaries of guinea pigs and its effect on the oestrous cycle. *Amer. J. Anat.* 1931, 48, 99.
- Gérard P.*—Contribution à l'étude de l'ovaire des mammifères. L'ovaire de *Galago mossambicus* (Young). *Arch. Biol., Paris.* 1920, 30, 357.
- Gérard P.*—Etude sur l'ovogénèse et l'autogénèse chez les lémuriens du genre *Galago*. *Arch. Biol., Paris.* 1932, 43, 93.
- Gilman a. Baetjer*—(1903). Cit. by Essenberg.
- Guthrie M. J., Jeffers K. R.*—A cytological study of the ovaries of the bats *Myotis lucifugus* and *Myotis grisescens*. *J. Morph.*, 1938, 62, 583.
- Gricouroff G.*—Etude histologique de l'action des rayons X sur l'ovaire à la période d'ovogénèse. *Radiophysiol. et Radiothérapie.* 1930, 2, 1.
- Halberstädter L.*—Die Einwirkung der Röntgenstrahlen auf Ovarien. *Berl. Klin. Wsch.* 1905, 3, 64.
- Hamlett, G. W. D.*—Extra-ovarian sex cords on an armadillo ovary. *Anat. Rec.* 1935, 62, 195.
- Hanmann J. O.*—In: *Modern Trends in Endocrinology*. Ed. H. Gardiner-Hill, London, 1958, 257.
- Hanson F. B., Heys F.*—On ovarian regeneration in the albino rat. *Proc. Soc. Exper. Biol.*, 25, 183, 1927.
- Hargitt G. T.*—The formation of the sex glands and germ cells of mammals. 4. Continuous origin and degeneration of germ cells in the female albino rat. *J. Morphol.* 1930, 49, 333.
- Hargitt G. T.*—The formation of the sexglands and germ cells of mammals. 5. Germ cells in the ovaries of adult, pregnant, and senile albino rats. *J. Morphol.* 1930, 50, 453.
- Harrisson R. J.*—The changes occurring in the ovary of the goat during the oestrous cycle and in early pregnancy. *J. Anat., London.* 1948, 82, 21.
- Harrisson R. J.*—Multiovular follicles in the ovaries of lower primates. *Nature*, 1949, 164, 409.
- Hartman G. G.*—Polynuclear ova and polyovular follicles in the opossum and other mammals, with special reference to the problem of fecundity. *Amer. J. Anat.*, 37, 1, 1926.
- Haterius H. O.*—An experimental study of ovarian regeneration in mice. *Physiol. Zool.* 1928, 1, 45.
- Hertwig P.*—Vererbare Semisterilität bei Mäusen nach Röntgenbestrahlung, verursacht durch reziproke Chromosomentranslokationen. *Z. Indukt. Abstr. u. Vereb. Lehre*, 1940, 79, 1.

- Henneguy L. F.*—In: Marshall's Physiology of reproduction. Vol. 1, P. 1. Ovarian changes, Parkes A. S. Ed., London, 1956, 497.
- Henriscon B., Rajakoski E.*—Cornell Vet. 1959, 49, 494.
- Hofliger H.*—In: Festschrift Bürgi Die follikelatresie im Ovar des Kalbes, Zurich, 1948.
- Humphery E. N., Zuckerman J.*—J. Endocrinol. 1954, 10, 155.
- Ingalls E. C., Larson P. M., Rothem M. S.*—Irradiation and ovulation. Obstet. Gynaec. 1955, 6, 610.
- Israel S. L.*—Empiric usage of low dosage irradiation in anovulation. Amer. J. Obstet. Gynec. 1954, 64, 971.
- Jacobson L. O., Marks E. K.*—Plutonium project; hematological effects of ionizing radiations in tolerance range. Radiology, 1947, 49, 3, 286.
- Jonckheere F.*—Contribution à l'histogénèse de l'ovaire des mammifères. L'ovaire de canis familiaris. Arch. Biol., Paris, 1930, 40, 357.
- Kalamus H., Metracos J., Silverberg M.*—Sex ratio of offsprings from irradiated male mice. Science, 1952, 116, 3011, 274.
- Kaplan H. S.*—Influence of ovarian function on incidence of radiation-induced ovarian tumors in mice. J. Nat. Cancer Inst. 1950, 11, 1, 125.
- Kaplan J. J.*—Genetic effects in children and grand-children of women treated for infertility and sterility by roentgen therapy. Radiology, 1959, 72, 4, 518.
- Kaplan J. J.*—Third generation follow up after X-ray therapy. Amer. J. Obst. Gynec. 1954, 67, 484.
- Kingery H. M.*—Oögenesis in the white mouse. J. Morphol., 1917, 30, 261.
- Krohn P. L.*—Endometriosis supernumerary ectopic ovarian tissue in a rhesus monkey. J. Obstet. Gynaec. 1951, 58, 430.
- Lacassagne A.*—Etude histologique et physiologique des effets produits sur l'ovaire par les rayons X. Thèse fac. méd. Lyon, 1913. In: Radiation Biology, Alexander Hollander Ed., New York, London, 1954.
- Lacassagne A., Coutard H.*—De l'influence de l'irradiation des ovocytes sur les fécondations. Gynec. Obstét. 1923, 7, 1, 1.
- Lacassagne A., Gricouloff G.*—Action des radiations sur les tissus. Masson et Lie, Paris, 1941.
- Lane C. E.*—Aberrant ovarian follicles in the immature rat. Anat. Rec. 1938, 71, 243.
- Langendorff H., Langengorff M.*—Über den Einfluß Wiederholt verabreichter Kleiner Strahlendosen auf Fertilität und die

Wurfgröße der weißen Maus. Strahlentherapie, 1954, 94, 1, 112.

Langendorff H., Langendorff M.—The effect of repeated small doses on the fertility of the white mouse. Advances in Radiobiology. Proc. V Intern. Conf. on Radiology, Stockholm, 1956, 257.

Latta J. S., Pederson E. S.—The origine of ova and follicle cells from the germinal epithelium of the ovary of the albino rat as demonstrated by selective intra-vital staining with Indian ink. Anat. Rec. 1944, 90, 23.

Leshen S., Cottrol G. E., Waters N. F.—The effect of low dosage X-ray irradiation on reproduction of chickens. Poultry Sci., 1955, 1089, 14, 5.

Lipschutz A.—Dynamics of ovarian hypertrophy under experimental conditions. Brit. J. Exper. Biol. 1925, 2, 331.

Lipschutz A.—New developments in ovarian dynamics and the law of follicular constancy. J. Exper. Biol. 1928, 5, 283.

Lipschutz A., Voss H. E.—Further developments on the dynamics of ovarian hypertrophy. Brit. J. Exper. Biol. 1925, 3, 35.

Lorenz E., Heston W. E., Deringer H. K., Eschenbrenner A. B.—Increase in incidence of lung tumors in strain of mice following long continued irradiation with Xrays. J. Nat. Cancer Inst. 1946, 6, 349.

Lorenz E., Heston W. E., Eschenbrenner A. B.—Effects of chronic irradiation with X-rays on mammary tumor incidence in C₃Hb femal mice. Cancer Res. 1949, 9, 10, 621.

Loyez M.—In: Marshall's Physiology of reproduction. Vol. 1, P. 1. Ovarian changes. Parkes A. S. Ed., London, 1956, 497.

Mainland D.—The pluriovular follicle, with reference to its occurrence in the ferret. J. Anat. 1928, 62, 139.

Mandl A. M.—A quantitative study of the sensitivity of oocytes to X-irradiation. Proc. Roy. Soc., Ser. B. Biol. Let, 1959, 150, (938), 53.

Marshall A. J.—Biology and Comparative Physiology of Birds., 1961 Vol. 2, 195.

Martinovitch P. N.—La lignature temporaire des ovaires de la lapine et le problème de l'ovogénèse post natale chez cet animal. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, 1934a, 116, 1294.

Martinovitch P. N.—La lignature permanente des ovaires des rats blanc et le problème de formation postnatale de cellules germinatives chez cet animal. Experiences effectués sur des ovaires decapsulés. Compt. Rend. Soc. Biol., Paris, 1934b, 118, 349.

- Mazer C.*—In: *Modern Trends in Endocrinology*, Ed. H. Gardner-Hill, London, 1958, 257.
- Mole R. H.*—Shorting of life by chronic irradiation: the experimental facts. *Nature*, 1957, 180, 456.
- Murphee R., Whitaver W., Wilding J., Rust J.*—Effects of whole body exposure to irradiation upon subsequent fertility of male rabbits. *Science*, 1952, 115, 3000, 709.
- Murphy D. P.*—The outcome of 625 pregnancies in women subjected to pelvic radium or roentgen irradiation. *Amer. J. Obst. Gynec.*, 1929, 18, 2, 179.
- Murray J. M.*—A study of histological structure of mouse ovaries following exposure to roentgen irradiation. *Amer. J. Roentgenology Radium Therapy*, 1931, 25, 1.
- Ota T.*—Polyovular follicles of dogs. *Japan. J. Obstet. Gynec.*, 1934, 17, 207.
- Pankratz D. S.*—Some observations on the Graafian follicles in an adult human ovary. *Anat. Rec.*, 1938, 71, 211.
- Parkes A. S.*—On the occurrence of the oesterus cycle after X-ray sterilisation. *Proc. Roy. Soc., B.* 1926, 100, 172.
- Parkes A. S.*—On the occurrence of the oesterus cycle after X-ray sterilisation. Part III, The periodicity of oesterus after sterilisation of the adult. *Proc. Roy. Soc., B.* 1927, 101, 421.
- Parkes A. S., Fielding U., Brambell F. W. R.*—Ovarian regeneration in the mouse after complet double ovariectomy. *Proc. Roy. Soc., B.* 1927, 101, 328.
- Pencharz R. I.*—Experiments concerning ovarian regeneration in the white rat and white mouse. *J. Exper. Zool.*, 1929, 54, 319.
- Pert R., Boring A. M.*—In: *Marshall's Physiology of Reproduction*. Vol. 1, P. 1. Ovarian changes, Parkes A. S. Ed., London, 1956, 497.
- Pincus G., Enzmann E. V.*—The growth maturation and atresia of ovarian eggs in rabbit. *J. Morph.*, 1937, 61, 351.
- Rao C. R. N.*—On the structure of the ovary and the ovarian ovum of *Loris lydekkerianus* Cabr. *Quart. J. Micro. Sci.*, 1927, 71, 57.
- Régaud C., Lacassagne A.*—Effets histophysiologiques des rayons de roentgen et de becquerel-curie sur les tissus adultes normaux des animaux supérieurs. *Arch. Inst. Radium, Radiophysiol., Radiothérapie*, Paris, 1927, 1, 1.
- Robinson A.*—In: *Marshall's Physiology of Reproduction*. Vol. 1, P. 1. Ovarian changes, Parkes A. S. Ed., London, 1960, 423.
- Rongy A. J.*—*Amer. J. Obstet. Gynec.*, 1924, 7, 2 169 (for discussion p. 217).

- Rubin J. C.*—In: *Modern Trends in Endocrinology*. Ed. H. Gardiner-Hill, London, 1958, 257.
- Rugh R.*—Selective sterilization of young female mice by radioiodine transmitted through mothers milk. *Proc. Soc. Exper. Biol.*, 1953, 83, 4, 762.
- Rugh R., Wolff J.*—Evidence of some chemical protection of the mouse ovary against X-irradiation sterilization. *Radiat. Res.*, 1957, 7, 2, 184.
- Russell L. B., Russell W. L.*—The effects of radiation on the preimplantation stages of the mouse embryo. *Anat. Rec.*, 1950, 108, 3, 521.
- Schmidt J. G.*—Mitotic proliferation in the ovary of the normal mature guinea pig treated with colchicine. *Amer. J. Anat.*, 1942, 71, 245.
- Schmidt J. G., Hoffman F. G.*—Proliferation and ovogenesis in the germinal epithelium of the normal mature guinea pig ovary, as shown by the colchicine technique. *Amer. J. Anat.*, 1941, 68, 263.
- Shugt P.*—Untersuchungen über die Wirkung abgestufter Dosen von Röntgenstrahlen verschiedener Wellenlänge auf die Struktur und Funktion der Ovarien. *Strahlentherapie*, 1928, 27, 603.
- Slater D. W., Dornfeld E. J.*—Quantitative aspect of growth and oocyte production in the early puberty rat ovary. *Amer. J. Anat.*, 1945, 76, 253.
- Smith A. H., Hage J. S., Julian L. M., Redmond D. M.*—The effect of X-irradiation of the oviduct on egg production and egg quality in the fowl. *Poult. Sci.*, 1956, 35 (3), 539.
- Snell G.*—X-ray sterility in the male house mouse. *J. Exper. Zool.*, 1933, 65, 451.
- Sun Y. C.*—Post-pubertal ovogenesis in the guinea pig. *Anat. Rec., Abstracts*, 1923, 25, 114.
- Swezy O.*—The ovarian chromosome cycle in a mixed rat strain. *J. Morphol.*, 1929, 48, 445.
- Swezy O.*—In: *Marshall's Physiology of Reproduction*, Vol. 1, P. 1. Ovarian changes, Parkes A. S. Ed., London, 1956, 424.
- Tullis J.* The sequence of pathologic changes in swine exposed to the LD100/30 of total body super-voltage X-radiation. *Milit. Surg.*, 1951; 109, 4, 271.
- Warren S., Dixon F.*—Effects of continuous radiation of chick embryos and developing chicks. *Radiology*, 1949, 52, 5, 714.
- Watermann A. J.*—Studies of normal development of the New Zea-

- land with strain of rabbit. I. Ovogenesis. I. External morphology of the embryo. Amer. J. Anat., 1943, 72, 473.
- Wearry G., Munson R., Mole R.*—Effects of daily irradiation by fast neutrons on male fertility. Nature, 1953, 71, 9395, 256.
- Westman A.*—Effects X-ray irradiation of pituitary on sexual system of rat. Acta Obstet. Gynec. Scand., 1953, 32, 1, 108.
- Westman A.*—The influence of X-irradiation on the hormonal function of the ovary. Acta Endocrinol., 1958, 29, 334.
- de Winiwarter H.*—In: Marshall's Physiology of Reproduction, Vol. 1, P. 1. Ovarian changes, Parkes A. S. Ed., London, 1956, 421.
- de Winiwarter H.*—Y a-t-il néoformation d'ovules dans l'ovaire des mammifères adultes. Arch. Biol., Paris, 1942, 53, 259.
- Zondek B.*—Hormones des ovariums und des Hypophysenvorderlappens. J. Springer, Wien, 1935.
- Zuckerman S.*—The number of oocytes in the mature ovary. Rec. Prog. Hormon Res., 1951, 6, 63.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
-----------------------	---

ГЛАВА I

Оогенез у облученных птиц после полового созревания	7
Оогенез постнатального периода	—
Собственные исследования	14
Реакция покровного зачаткового эпителия яичника птицы на воздействие различных доз ионизирующей радиации.	—
Реакция покровного зачаткового эпителия яичника птицы на облучение дозами в 4, 12 и 20 р	—
Реакция покровного зачаткового эпителия яичника на облучение дозами в 100, 300 и 500 р	22
Возникновение необычных ооцитов и фолликулярных структур	24

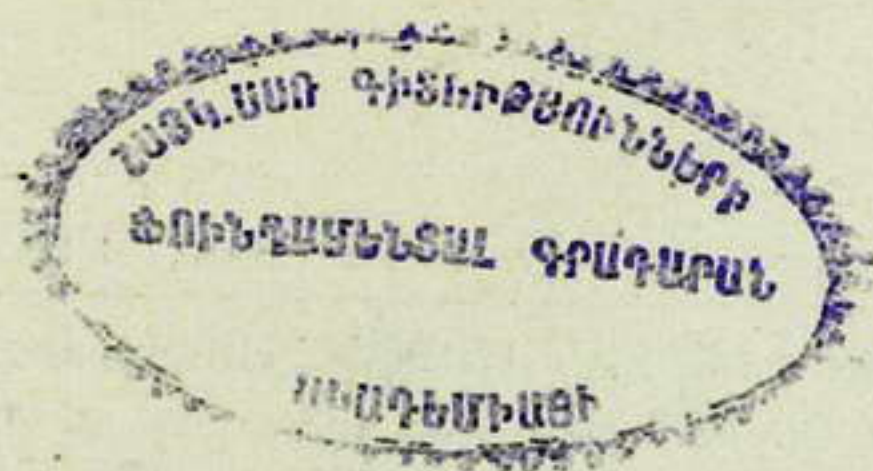
ГЛАВА II

Действие ионизирующей радиации на гистоморфологическую структуру яичника	36
Радиочувствительность фолликулярного аппарата яичника	—
Сравнительная радиочувствительность различных тканевых элементов яичника	41
Изменение радиочувствительности фолликулов при различных дозах и способах облучения	42
Радиочувствительность яичника при его различных функциональных состояниях	45
Радиочувствительность фолликулов и других тканевых элементов яичника к инкорпорированным радиоактивным изотопам	47
Возникновение злокачественных опухолей яичника после воздействия ионизирующей радиации	48
Связь изменения яичников после воздействия радиации с нарушением функциональной деятельности гипофиза	49

Действие ионизирующей радиации на фолликулярный аппарат яичника птицы	52
Собственные исследования	53
Действие ионизирующей радиации на гистоморфологическую структуру яичника домашней птицы при облучении в неполовозрелом возрасте	—
Изменение гистоморфологической структуры яичника кур при облучении дозами в 4, 12 и 20 р.	—
Изменение гистоморфологической структуры яичника при облучении дозами в 100, 300 и 500 р.	62
Возникновение гигантских многоядерных клеток и однородных гигантских шарообразных масс	67

ГЛАВА III

Действие ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию	69
Действие ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию млекопитающих	—
Действие ионизирующей радиации на воспроизводительную функцию птицы	75
Собственные исследования	85
Действие различных доз ионизирующей радиации на яйценоскость кур	—
Объект и методика исследования	—
Первая серия опытов	86
Результаты первой серии опытов	88
Вторая серия опытов	97
Результаты второй серии опытов	98
Третья серия опытов	112
Результаты третьей серии опытов	—
Обсуждение результатов исследований	116
Л и т е р а т у р а	127



СААК КАРАПЕТОВИЧ КАРАПЕТЯН,
ВАРДАН АРШАКОВИЧ ВАРДАНЯН

**ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ
НА ООГЕНЕЗ**

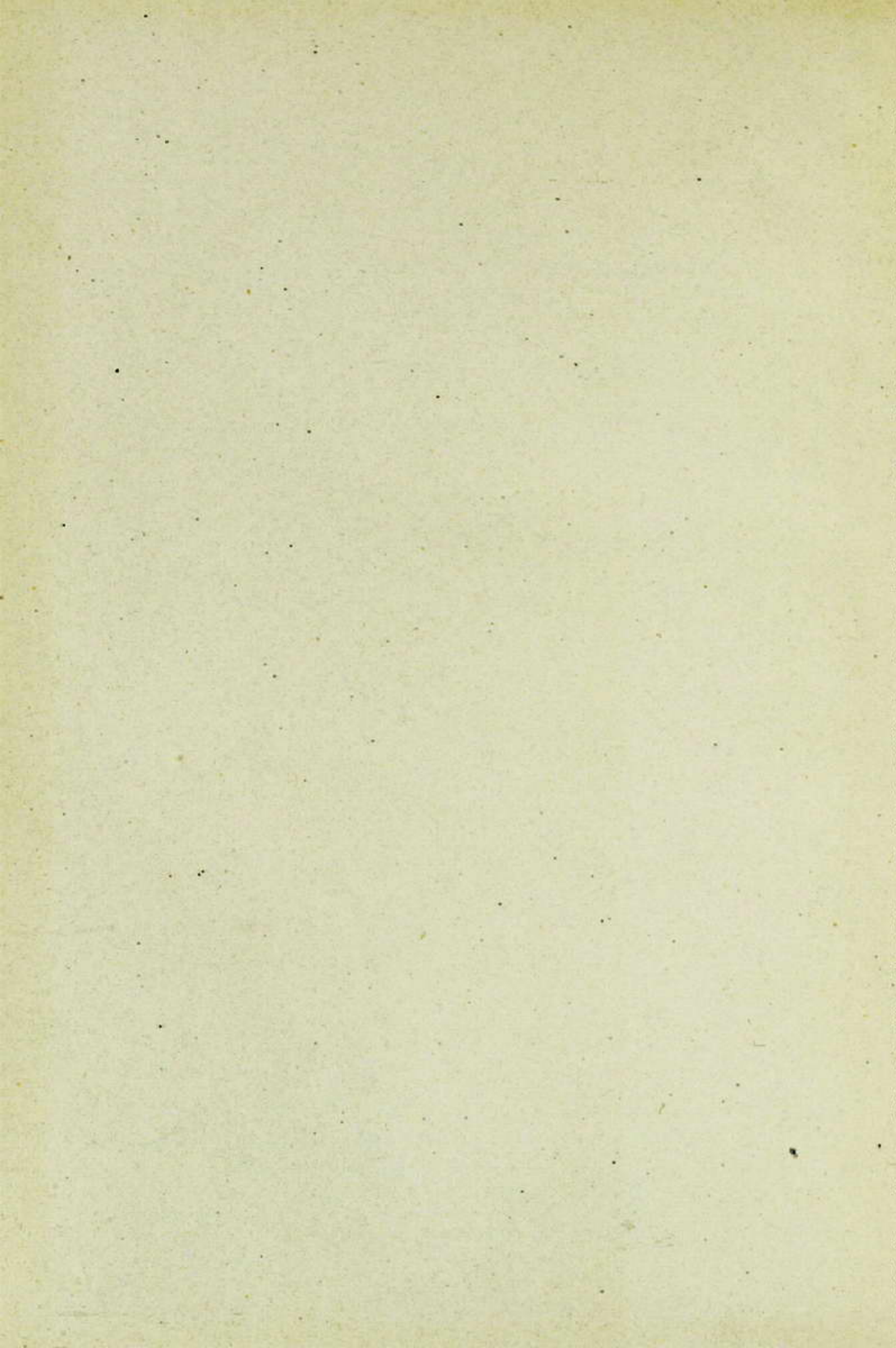
Печатается по рекомендации ученого совета
Института физиологии им. Л. О. Орбели АН Арм. ССР

ВФ 04540, Заказ 615, изд. № 2807, РИСО 1062, тираж 1000

Сдано в производство 21.VIII.1967 г. Подписано к печати 25.XII.1967 г.
печ. л. 9,12. Бум. л. 4,62, усл. п. л. 7,59, изд. 5,48.

Бумага № 1, 84×108¹/₃₂. Цена 38 коп.

Типография Издательства Академии наук Арм. ССР. г. Эчмиадзин



p. ii
183400