

УДК 575.8:591.466.599

ДЕЯКІ ОСОБЛИВОСТІ ЕВОЛЮЦІЙНИХ ЗМІН ТИПІВ МАТКИ У ССАВЦІВ

В. Г. Бірюков

Харківський зооветеринарний інститут, 312050 Мала Данилівка, Дергачівський р-н, Харківська обл., Україна

Одержано 16 січня 1997

Некоторые особенности эволюционных изменений типов матки у млекопитающих. Бирюков В. Г. — Определена эволюция типов матки, выявлены факторы ее обуславливающие, установлена биологическая закономерность перехода таксонов от одного типа матки к другому. Выявлен комплекс таксономического сходства и видового различия взаимосвязи органов совокупления и на морфофункциональном уровне доказано, что видовое разнообразие структур шейки матки и полового члена у млекопитающих является механизмом репродуктивной изоляции. Дополнена и усовершенствована классификация типов маток млекопитающих.

Ключевые слова: млекопитающие, репродукция, матка, эволюция.

Factors Responsible for the Uterus Type Evolution in Mammals. Biryukov V. G. — The uterus type evolution is outlined, its responsible factors are revealed, biological regularities of one uterus type taxa transition to another are established. A complex taxonomic similarity and specific distinctness in copulatory organs interrelation is elucidated to show that specific cervix uteri and penis structural diversity provides a mechanism of reproductive isolation. A classification of the uterine types in mammals is enhanced.

Key words: mammals, reproduction, uterus, evolution.

Вступ

В літературі описано будову жіночих статевих органів багатьох видів ссавців (Finn, Poster, 1975). Відомо, що маткові труби завжди парні, тоді як матки і піхва можуть мати різну будову і з'єднані по-різному у різних видів (Hafez, 1973). Більш примітивні ссавці (клясичні і сумчаті) мають парні матки і піхви (Жеденьов, 1958), у всіх інших ссавців піхва одна. Найчастіше морфологи розрізняють три основні типи маток: подвійну, дворогу і просту, але насправді по-різному об'єднані матки різних видів утворюють велику різноманітність форм, проміжних між подвійною і простою маткою. Безперечним є те, що процес еволюції йшов від подвійної матки до простої, але в чому полягає біологічна закономірність поступового переходу ссавців від одного типу матки до іншого з точки зору доцільності, залишається не з'ясованим.

Серед статевих органів самок ссавців найбільшою різноманітністю характеризується шийка матки (Kanagawa, Hafez, 1973), а у самців — статевий член (Ashdown, 1957). Функціональне значення цієї різноманітності не вивчене. Взаємозв'язок будови переддвір'я піхви та піхви і статевого члена у мавп вперше помітив R. Anderson ще у 1872 році. Значно пізніше I. Feoden (1967) висунув гіпотезу про заково-ключову спеціалізацію копулятивних органів, яка, однак, не одержала подальшого розвитку.

Таким чином, структурно-функціональний взаємозв'язок між копулятивними органами самки і самця ссавців в залежності від виду і типу маток залишається ще майже не дослідженим. У питаннях, що стосуються механізму введення сперми самцями в статеві органи самок і особливо транспортування її в самій статевій системі самок, існує багато недостатньо аргументованих думок і висновків.

Матеріали і методи

Особливості будови та функціональний взаємозв'язок органів парування у ссавців з різним типом маток досліджували на статевих органах самців і самок десяти видів: кролів, нутрій, пацюків,

морських свинок, свиней, великої рогатої худоби, овець, кіз, оленів і коней. Анатомічна будова статевих органів вивчалась на п'яти самках та п'яти самцях кожного виду. Для вивчення окремих деталей морфології використовували мікроскоп МБС-1. Зміну конфігурації статевого члена у кнуря при ерекції фіксували на фотоплівці, у бугая і барана — на широкоформатній (36 мм) кіноплівці. Процес еякуляції у бугая і барана викликали за допомогою вкороченої штучної вагіни.

Результати досліджень

Найбільш примітивна будова парувальних органів виявлена у кролів. У кролиці обидві матки своїми відокремленими піхвовими частинами шийок самостійно відкриваються в просвіт піхви. Довжина піхви досягає 12–15 см. Сечостатевий синус також має відносно велику довжину. Між сечостатевим синусом і піхвою знаходиться кавернозний сфінктер, який при охоті приходить в стан ерекції і закриває просвіт статевої трубки (рис. 1).

Статевий член кроля слабо розвинутий. Вентральна частина сечостатевого каналу в дистальній половині пеніса являє собою фіброзну плівку. Краніально вона різко розширюється і від серединної площини до бокових країв пеніса, спіральсно скручуючись, утворює несправжній подвійний отвір сечостатевого каналу.

У зв'язку з виявленням високого тону переддвірно-піхвового сфінктера в період охоти у кролиці виникла необхідність з'ясувати механізм транспортування еякуляту через його отвір.

Для цього у п'яти самців в експерименті звужували вдвічі уретральний отвір. В процесі коїтусу у таких самців відбувався розрив фіброзної частини стінки сечостатевого каналу. На нашу думку, це вказує на те, що одночасно з еякуляцією у самця відбувається потужне спазматичне скорочення м'язової оболонки сечостатевого синусу самки, яке забезпечує вихід еякуляту з великою виштовхувальною силою. Розриву фіброзної стінки сприяла гелева фракція еякуляту, яка зустрічала опір при проходженні через вдвічі зменшений в діаметрі отвір сечостатевого каналу самця.

У нутрії за рахунок часткового злиття маток утворилось загальне тіло шийки маток з двома цервікальними каналами, і її піхвова частина набула язикоподібної форми. Відповідно, у самців нутрій мішкоподібне вп'ячування кінцевої частини добре розвинутого статевого члена панчохоподібно надівається на піхвовий виступ шийки маток, а кістка статевого члена забезпечує при цьому

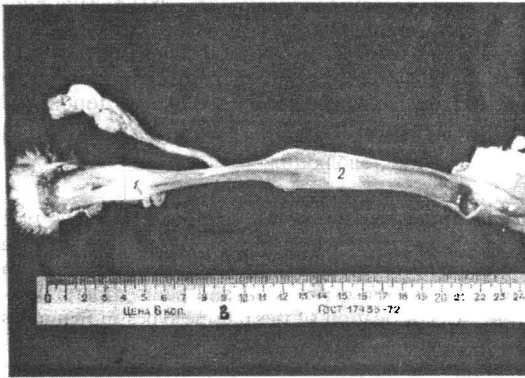


Рис. 1. Довжина піхви та сечостатевого синуса кролика: 1 — сечостатевий синус; 2 — піхва; 3 — уретра.

Fig. 1. Vaginal and urogenital sinus length in rabbit: 1 — urogenital sinus; 2 — vagina; 3 — urethra.

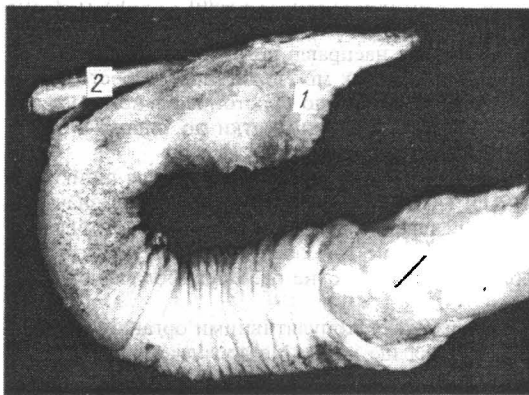


Рис. 2. Статевий член нутрії: 1 — дивертикул статевого члена; 2 — статевочленна кістка.

Fig. 2. Penis of nutria swamp beaver: 1 — penis diverticle; 2 — os penis.

жорстку опору структур, що стикуються (рис. 2).

У пацюків матки мають спільну шийку і піхвову частину циліндричної форми. Остання розділена борознами на 4 лопаті: дорсальну, вентральну і дві латеральних. Латеральні лопаті закривають піхвові отвори цервікальних каналів (рис. 3). У самців статевий член має манжеткоподібний препуцій. В центрі головки статевого члена виступає конусної форми фігурний хрящовий відросток, що є кінцевою частиною статевочленної кістки, дорсальна його поверхня овальна, вентральна — дволопатева. Під хрящовим відростком розміщується подвійний статевочленний відросток (рис. 4).

Для з'ясування структурно-функціонального взаємозв'язку шийки маток і статевого члена при еякуляції у п'яти самців був ампутований хрящовий відросток головки пеніса. Самок, яких парували з експериментальними самцями, забивали через 5–10 хвилин після коїтусу. У всіх самок спермії виявились тільки на передній поверхні піхвових пробки і склепіннях піхви у вигляді згрупованих брильок. При ретельному дослідженні маткової рідини і цервікальних каналів спермії не були виявлені у жодної із забитих тварин. Таким чином, самець пацюка без хрящового відростка статевого члена здатний еякулювати, але не здатний транспортувати сперму через цервікальні канали матки. Ймовірно, що у нормі манжеткоподібний препуцій як втулка знаходить на піхвову частину шийки маток, а хрящовий відросток своїми напівкільцями розсуває її латеральні лопаті, що дає можливість подвійному сечостатевому каналу самця сполучитися з цервікальними каналами.

У самок морської свинки є спільне тіло, що об'єднує шийки маток, єдина його піхвова частина має циліндричну форму (рис. 5). На цій ділянці цервікальні канали злиті. Дістальна частина статевого члена сам-

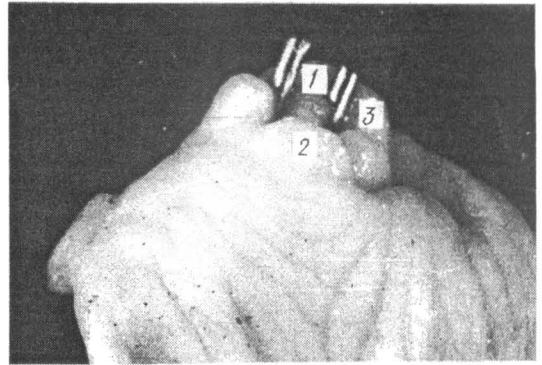


Рис. 3. Піхвова частина шийки маток пацюка: 1 — дорсальна лопать; 2 — вентральна лопать; 3 — латеральні лопаті.

Fig. 3. Vaginal part of the cervix of rat: 1 — dorsal lobe; 2 — ventral lobe; 3 — lateral lobes.

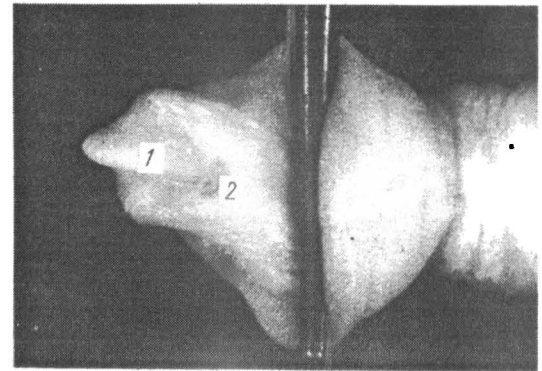


Рис. 4. Хрящовий відросток статевого члена пацюка: 1 — дволопасний хрящовий відросток; 2 — подвійний сечостатевий відросток.

Fig. 4. Cartilaginous projection of the penis of rat: 1 — bilobed cartilaginous process; 2 — paired urogenital process.

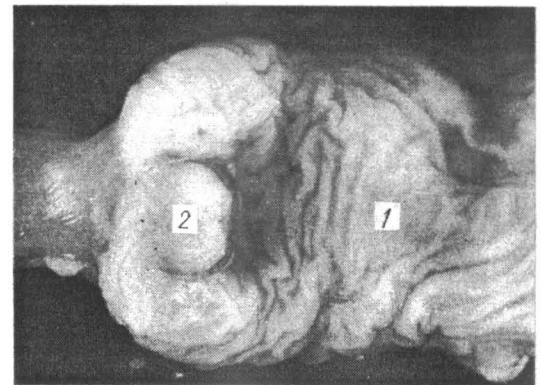


Рис. 5. Піхвова частина шийки маток морської свинки: 1 — піхва; 2 — піхвова частина шийки маток.

Fig. 5. Vaginal part of the cervix of Guinea pig: 1 — vagina; 2 — vaginal part of the cervix.

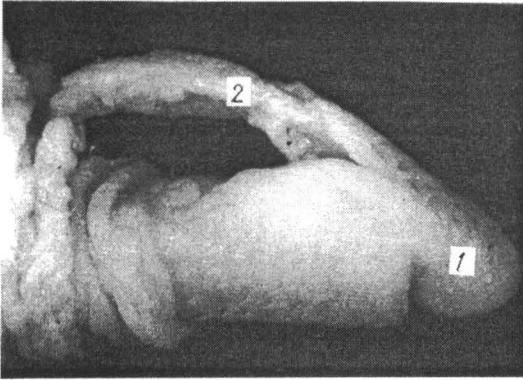


Рис. 6. Статевий член морської свинки: 1 — відросток статевого члена; 2 — статевочленна кістка.

Fig. 6. Penis of Guinea pig: 1 — penis projection; 2 — os penis.



Рис. 7. Піхвова пробка морської свинки.

Fig. 7. Vaginal plug of Guinea pig.

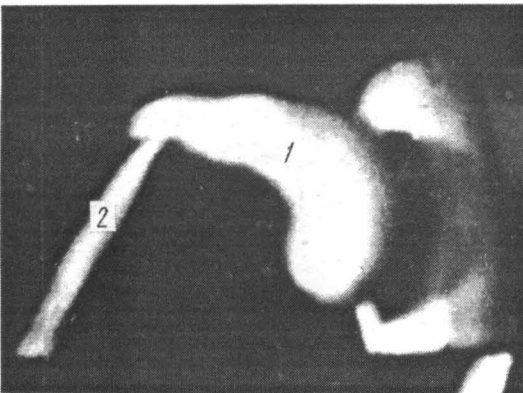


Рис. 8. Конфігурація статевого члена бика при еякуляції: 1 — спіральне скручування кінцевої частини статевого члена; 2 — струя сякуляту.

Fig. 8. Bull penis configuration at ejaculation: 1 — spiral twist of the penis tip; 2 — ejaculate.

ця закінчується втулкоподібним відростком, на вентральній поверхні якого є щілина, що дає йому можливість змінювати діаметр. При порівнянні будови статевого члена та шийки матки морських свинок просліджується їх взаємна пристосованість: очевидно, відросток статевого члена може надіватися на піхвову частину шийки маток і сполучати сечостатевий канал з піхвовим отвором цервікальних каналів. Статевочленна кістка заходить своєю верхньою в дорсальну частину відростка, забезпечуючи тим самим, як і у вище описаних видів, жорстку опору структур, що стикаються (рис. 6).

У самок морських свинок, забитих зразу після осіменіння, передня половина просвіту піхви була сильно розтягнута піхвовою пробкою, приклеєною до її стінок клейко-слизовою масою (рис. 7). Якщо самки осіменялись самцями з ампутованими міхурцевими залозами, в піхві їх була тільки велика маса спермій без пробкової речовини. Ретельне дослідження цервікальних каналів і маток таких самок виявило відсутність спермій у їх просвіті, і це дозволяє стверджувати, що саме секрет міхурцевих залоз своїм тиском сприяє транспортуванню спермовміщуючої фракції еякуляту через цервікальні канали в матки. Подібні процеси, вірогідно, мають місце також у нутрії та пацюка.

За даними наших досліджень будова та функції статевих органів гризунів мають певні особливості. По-перше, матки мають спільне тіло шийки і різний ступінь злиття цервікальних каналів, спільну добре розвинуту піхвову частину шийки, будова якої видоспецифічна. По-друге, кінцева частина статевого члена конгруентна (повністю відповідає) структурі піхвової частини шийки маток (пацюк, морська свинка), або має спеціальні пристосування (дивертикул статевого члена нутрій), які можуть забезпечити стикування статевого члена з піхвовим виступом

шийки маток і сечостатевого каналу з цервікальними. Таким чином, будова кінцевої частини статевого члена у гризунів, на відміну від зайцеподібних, відображає вузьку видову структурну спеціалізацію піхвової частини шийки маток.

Таку матку, у якої шийкові частини об'єднані в одне тіло і є спільна піхвова частина шийки маток, можна вважати перехідним типом, що поєднує в своїй будові ознаки подвійної та дворогої матки. Подібно до маток дворогого типу, вона має загальне тіло шийки матки та її піхвової частини. При цьому може бути два ізольованих цервікальних канали (нутрія, пацюк). Тоді кожна матка, як і у більш примітивних випадках матки подвійного типу, самостійно відкривається в просвіт піхви. Якщо ж цервікальні канали частково зливаються (морська свинка), є лише один отвір, як у дворогої матки.

Цікаво, що у сумчатих з подвійною маткою і піхвою, що не цілком злилася, головка статевого члена роздвоєна (Hafez, 1973). Це є пристосуванням до відповідної будови піхви і матки. В зв'язку з переходом в процесі еволюції до статевочленно-шийкового контакту така будова матки відповідно потребувала формування вузькоспеціалізованих структур органів парування у співвідношенні 2:2, тобто двох піхвових частин шийок і двох структур у кінцевій частині статевого члена.

В подальшому спроможна здатність матки була підсилена шляхом зменшення кількості однорідних структур за рахунок злиття шийок маток, що привело до видової структурної диференціації деталей будови спільних для обох маток піхвової частини шийки і кінцевої частини статевого члена.

Стикувальні пристрої органів парування у тварин з маткою проміжних типів мають різні за формою, але дуже подібні пристосування, які забезпечують з'єднання сечостатевого каналу самців з цервікальними каналами самок під час коїтусу.

Подвійний або такий, що частково злився, цервікальний канал перехідної матки на певному етапі розвитку став стримувати модифікацію шийково-статевочленного контакту як засобу міжвидової репродуктивної ізоляції. Це структурно-функціональне протиріччя було зняте за рахунок подальшого злиття маток. При цьому зберігається відповідність між структурами статевого члена та матки. Така матка характерна для комахоїдних, більшості рукокрилих, хижих, китоподібних, сиренових, свиней, жуйних, конячих (Жеденьов, 1958).

Формування маток з єдиним цервікальним каналом у різних таксономічних групах сприяло виникненню спеціалізованих структур в ділянці піхвової частини шийки матки та цервікального каналу. За рахунок цього зростає спроможна можливість матки, яка набуває ознак дворогого типу, що в свою чергу, зумовило виникнення різноманітних варіантів шийково-статевочленних взаємозв'язків.

Так, у кнурів статевий член в стані ерекції здійснює штопороподібні рухи і набирає конфігурації, що, як ключ замкові, відповідає будові цервікального каналу свині.

Складність і видоспецифічність будови цервікального каналу жуйних визначається поперечними складками. Відповідно, у бугая при максимальному виведенні статевого члена його кінцева частина скручується по спіралі проти стрілки годинника на 300–360° (рис. 8). В момент скручування статевого члена відбувається викид еякуляту під кутом і по спіралі. Зовнішній отвір сечостатевого каналу закритий ковпачком, за рахунок цього пристосування катапультований еякулят



Рис. 9. Положення сечостатевого відростка у барана при ерекції.

Fig. 9. Urogenital process position in ram at erection.



Рис. 10. Піхвова частина шийки матки оленя: 1 — піхва; 2 — піхвова частина шийки матки.

Fig. 10. Vaginal part of the cervix of deer: 1 — vagina; 2 — vaginal part of the cervix.

разом з кінцевою частиною статевого члена в динаміці повторює структуру цервікального каналу.

Велика варіабельність форми піхвової частини шийки матки і зигзагоподібне проходження (хід) цервікального каналу у овець компенсується великою пластичністю сечостатевого відростка, що є характерною особливістю самців цього виду. В нееректованому стані відросток має S-подібну форму, в еректованому стані він виступає спереду статевого члена у вигляді гачка (рис. 9). Барани з ампутованим сечостатевим відростком здатні еякулювати, але не здатні забезпечити при цьому транспортування сперми в цервікальний канал.

У цапа сечостатевий відросток головки статевого члена розташований з лівої сторони. Він прямий, короткий і більшого діаметру, ніж у барана. При анатомічній проекції кінцевої частини статевого члена на піхвову частину шийки матки спостерігається часткова відповідність цих структур. Добре розвинутий язикоподібний відросток піхвової частини шийки матки, що розміщується з правої сторони від входу в цервікальний канал, може обмежувати зміщення головки, розміщеної асиметрично з правої сторони по відношенню до тіла статевого члена. Тим самим збільшується вірогідність контакту еректованого сечостатевого відростка з лейкоподібним дном піхвової частини шийки матки і попадання його в цервікальний канал.

У оленя піхвова частина шийки матки має вигляд циліндра, що виступає на 3–4 см в просвіт піхви. Вентральна частина останньої прорізана глибокими борознами, в її центрі розміщений піхвовий отвір цервікального каналу (рис. 10). При анатомічній проекції кінцевої частини статевого члена оленя на піхвову частину шийки матки спостерігається чітко виражена конгруенція цих структур. За рахунок стикувальних пристроїв (складки кінцевої частини статевого члена входять в борозни вентральної частини піхвового виступу і навпаки) при еякуляції може відбутися суміщення уретрального відростка статевого члена з цервікальним каналом.

У кобили шийка матки порівняно коротка. Складки слизової оболонки і борозни, що лежать між ними, формують пряму структуру цервікального каналу. У жеребця в центрі головки статевого члена є спеціальна ямка, в якій знаходиться сечостатевий відросток. Еректована головка статевого члена при еякуляції може приводити виступаючий сечостатевий відросток у контакт з піхвовим

отвором цервікального каналу і забезпечувати катапультування еякуляту в порожнину тіла матки. Жеребець виділяє об'ємний еякулят з великою виштовхуючою силою, значний об'єм матки є пристосуванням для його прийому.

Між дворогою і простою маткою, як і між подвійною і дворогою, існує перехідна форма, що поєднує в собі ознаки першої та другої. Цей тип матки одержав назву трикутної. Така матка має сильно розвинуте тіло і слабо розвинені роги, вона властива деяким рукокрилим і напівмавпам. Розвиток плода у самок цих тварин відбувається в загальній порожнині тіла матки. Матка простого типу має одну порожнину у середині і невеликі рудименти рогів (мавпи, людина) (Жеденьов, 1958). У мавп, зокрема, також відмічена вузька спеціалізація будови органів парування (Fooden, 1967).

Отже, у поступовій еволюції матки від подвійної до дворогої, від дворогої до простої (одинарної) спостерігається процес злиття подвійних структур в одне утворення. Таким чином, по мірі еволюційного переходу від подвійної матки до простої відбувається процес структурно-функціональної спеціалізації взаємопов'язаних структур шийки матки та статевого члену і формування різноманітних видоспецифічних механізмів копуляції. Механізм введення еякуляту в статеву систему самки визначається типом матки, структурою її шийки, будовою статевого члена, окремими структурними деталями будови сечостатевого синуса і піхви, а також характером еякуляту.

Поліморфізм структур, що забезпечують конгруентність матково-шийкової і статевочленної частин статевого апарату ссавців, очевидно, є одним із механізмів репродуктивної ізоляції видів.

Наведені дані щодо анатомічної будови матки у різних таксономічних груп ссавців дозволяють розрізнити такі типи матки: подвійну, перехідну між подвійною до дворогої, дворого, перехідну від дворогої до одинарної та одинарну.

У ссавців з подвійною маткою кожна з них окремою піхвою частиною відкривається у просвіт піхви, а у видів з неповністю злитою піхвою — у їх просвіті. У тварин з перехідною від подвійної до дворогої маткою шийкові кінці маток злиті в одне тіло, піхвова частина шийки маток має видоспецифічну структуру. Кожна матка відкривається самостійно у просвіт піхви, як подвійна, або, при частковому злитті цервікальних каналів, як двомага — одним отвором. Двомага матка має єдиний цервікальний канал і тіло матки, довжина якого може складати від 5 до 50% довжини її рогів. Перехідна від дворогої до одинарної матка має добре розвинене тіло та слабозвинені роги. Одинарна має єдине тіло та рудименти рогів.

Жеденев В. Н. Анатомия домашних животных // Спланхнология. — М.: Высш. шк., 1995. — Ч. 2. — 411 с.

Ashdown R. R. . Abnormality of the Bovine Penis // American Journal of veterinary Research. — 1957. — 18, № 68. — P. 543–545.

Finn C. A., Poster D. G. The uterus. — London Elektrieker. — 1975. — 290 p.

Fooden I. Complementary Specialization of Male and Female Reproductive Structures in the Bear Macaque, *Macaca arotoides* // Nature (London). — 1967. — 214, № 5091. — P. 99–101.

Hafez E. S. E. The comparative anatomy of the mammalian cervix // The Biology of the cervix. — Chicago University of Chicago press, 1973. — P. 23–76.

Kanagawa H., Hafez E. S. E. Morphology of cervix uteri of Rodentia Carnivora and Artiodactyla // Acta Anatomica Basal. — 1973. — 84, № 1. — P. 118–128.