



УЧЕБНИК

**ФИЗИОЛОГИЯ  
СЕЛЬСКО-  
ХОЗЯЙСТВЕННЫХ  
ЖИВОТНЫХ**



УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ  
ДЛЯ СТУДЕНТОВ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

# ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКО— ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Под редакцией проф. А. Н. ГОЛИКОВА

Допущено Главным управлением высших учебных заведений при Государственной комиссии Совета Министров СССР по преподаванию и экзаменам для студентов высших учебных заведений по специальности "Ветеринария"

3-е издание, исправленное и дополненное



Москва  
ВЦ Агрпромиздат  
1991

ББК 15.2 591.1  
Ф50 Ф504  
УДК 636:612(075.8)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «КОЛЕС»  
ИЗДАТЕЛЬСТВО «АГРОПРОМІЗДАТ»

Редактор М. Н. Курзина

Рецензенты профессор А. М. Журбенко (ВЦСХИ им П. Л. Погребняка), доцент И. П. Битюков (Курский СХИ)



**Физиология сельскохозяйственных животных**/А. Н. Голыков, Н. У. Базянова, Э. К. Кожебеков и др.: Под ред. А. Н. Голыкова.— 3-е изд., переработанное и дополненное.— М.: Агропромиздат, 1991. 432 с., [4] л. ил.: ил.— (Учебники и учеб. пособия для высш. учеб. заведений).

ISBN 5-10-001154-8

В книге рассмотрены функции систем организма (роста, кровотока, дыхания, пищеварения и выделения, центральной нервной системы). Дана физиология обмена веществ и энергии, желез внутренней секреции, кожи, органов размножения и лактации. В отличие от предыдущего издания (вышло в 1960 г.) раздел учебника значительно переработан, особенно по высшей нервной деятельности и поведения, а также адаптации животных в условиях промышленных технологий. Для студентов вузов по специальности «Ветеринария».

Ф 3705010000-172 264-91  
035(01)-81

ББК 15.2

ISBN 5-10-001154-8

© Издательство «Колес», 1991  
© АО «Агропромиздат», 1991,  
с изменениями

# ВВЕДЕНИЕ

Физиология (от греч. *physis* — природу и *logos* — учение) — наука о жизнедеятельности организма и отдельных его частей: клеток, тканей, органов, функциональных систем. Она раскрывает механизмы осуществления функций организма, их взаимосвязи между собой, регуляцию и приспособление организма к условиям внешней среды в процессе эволюции.

Нормальная физиология служит важнейшей научной основой большинства ветеринарных и зоотехнических дисциплин: патологической физиологии, фармакологии, диагностики и терапии, хирургии, акушерства и искусственного осеменения, кормления и разведения животных. Ветеринары за исключением лошадей в основе физиологических процессов, функций органов и систем организма по взаимодействию с окружающей средой, можно повысить продуктивность животных (молочную, мясную, шерстяную) и др.) и успешно проводить ветеринарные и зоотехнические мероприятия.

Физиология тесно связана с такими морфологическими науками, как анатомия и гистология. Понять работу любого органа можно, лишь зная его строение, ибо функция и форма связаны неразрывно. Эта связь меняется вследствие длительной мутации — с изменением формы в процессе приспособления особей к изменяющейся структуре

работал у них нужные для себя качества, что, естественно, в различной степени сказалось на развитии отдельных органов. Например, современная молочная высокоудойная корова должна поедать большое количество корма, чтобы обеспечить высокую продукцию молока, а это сказывается на работе ее органов пищеварения. Повышенная нагрузка на пищеварительный тракт отражается на работе органов дыхания и кровообращения. У скаковой лошади работа всего организма направлена на то, чтобы обеспечить максимальную быстроту движения. Дыхание и кровообращение у нее под влиянием отбора и тренинга претерпевают изменения, необходимые для выполнения именно этой работы. Обмен веществ и функции различных систем организма свиньи также имеют особенности, обеспечивающие накопление мяса и сала. Следовательно, физиология изучает и факторы внешней среды, действующие на организм. В организме все время происходят изменения: он растет, развивается и, наконец, стареет. При этом меняются некоторые функции и скорость те-

нии жизненных процессов. Данные вопросы также изучает физиология.

Разнообразные цели и задачи физиологии требуют привлечения других наук, казалось бы, далеких от физиологии. Например, за функциональным состоянием организма животных, находящихся на расстоянии, можно следить с помощью радиотелеметрических систем. Химия, и особенно биохимическая, дает возможность определять даже незначительные изменения, происходящие во внутренней среде организма под влиянием тех или иных внешних воздействий.

Физиология имеет большое значение в формировании диалектико-материалистического мировоззрения.

**Краткая история физиологии.** Сведения о строении и функциях организма систематизированы и изложены в сочинениях гениального греческого философа, врача, «отца медицины» Гипократа (V—IV вв. до н. э.). Римский ученый Гален (II в. н. э.) описал строение стенок желудка, кишечника, кровеносных сосудов, матки. Он проводил сложные опыты над животными, переносил у них спинной мозг и по наступившим затем выпадениям функций выяснил роль нервной системы в организме. Но представления Галена о кровообращении были ошибочны: он утверждал, что артерии наполнены не кровью, а воздухом, центром кровообращения является не сердце, а печень.

В Средней Азии, в Хорезме, около тысячи лет тому назад жил крупнейший ученый, таджикский врач Ибн-Сина (Авиценна), описавший различные физиологические процессы у людей. Его трактаты оказывали большое влияние на медицину вплоть до XVII столетия. Ибн Сина подчеркивал благотворное влияние правильного питания, чистого воздуха, солнечного света на состояние организма. Большое значение он придавал нервной системе, воздействию на все функции организма. Ли-

шью вместе с собой брал с двумя баранами и волком. Баранов сдерживали и кормили одинаково, но одним с одним из них был помещен волк: хищник не мог приблизиться к барану, но находился в непосредственной близости от него. Постоянный страх привел к тому, что этот баран плохо ел, все время беспокоился и наклонялся к волку. Другой же баран, сдерживавшийся в спокойной обстановке, оставался здоровым.

Начало физиологии как экспериментальной науки, изучающей процессы, протекающие в здоровом организме, было положено в XVII в. английским врачом Уильямом Гарвеем, который исследовал движение крови и в 1628 г. описал его в книге «Anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus» («О движении сердца и крови у животных»). Этот период считается началом экспериментальной физиологии еще и потому, что Гарвеем применен новый метод исследований, в котором разрезали наружные широчины и ткани живого организма и обнажали необходимые для наблюдения органы. Такой метод получил название *инсекции*, или живосечения, и долгое время был одним из основных в практике научных исследований по физиологии.

В XVII в. ученые рассматривали функции организма с точки зрения физики, механики и химии, не учитывая того, что процессы в живом материале протекают иначе, чем в мертвой. Например, таких воззрений придерживался Рене Декарт (1596—1650). Он открыл явление рефлекса, т. е. отражение организмом воздействий окружающей среды. Декарт понимал это явление чисто механически и считал, что оно аналогично работе произвольной машины.

В XVIII в. основоположник русской науки Михаил Васильевич Ломоносов (1711—1765) открыл закон сохранения материи и энергии, послуживший основой материалистического естествознания, и высказал пред-

подожжение об образовании тепла в живом организме. Он первый еще в 1757 г. задумал до Юнга (1802) и Гельмгольца (1855) выкалывать желчь и стрек материя для опыта, то есть о трех компонентах цветности крови. В 1748 г. Ломоносов доказал, что воздух является смесью газов. Через 30 лет был выделен чистый кислород, а Лавуазье установил, что дыхание сводится к окислению органических соединений тела кислородом воздуха. Следовательно, еще в XVIII в. появились представления о дыхании как о процессах окисления и об освобождении энергии (животной теплоты), обусловленной реакциями окисления.

В XVII и XVIII столетиях среди ученых Западной Европы господствовали метафизические понятия о неизменности живых организмов. Поэтому каждое явление, происходящее в живом организме, рассматривали вне связи «то с воздействиями окружающей среды и другими процессами, протекающими внутри его. Все явления природы считали обособленными, неподвижными, не связанными друг с другом и неизменяющимися.

Понимание механистического понимания природы, существовали еще и другое, идеалистическое мировоззрение, называемое идеализмом. Его сторонники считали, что существует познаваемая, нематериальная сила, которая и руководит явлениями живой природы. Эту идею, тормозящую развитие естествознания вообще и физиологии в частности, опроверг Чарльз Дарвин, опубликовавший в 1859 г. работу «О происхождении видов путем естественного отбора». Теория эволюции Ч. Дарвина нашла благодатную почву в России, где материалистические взгляды проповедовали великие революционные демократы Герцен, Чернышевский, Белинский, Добролюбов. «Происхождение видов» под редакцией Н. М. Сельенина вышло в России несколькими месяцами раньше, чем на родине Дарвина, в Ан-

глии. Но и до Дарвина в первой половине XIX в., было сделано много интересных открытий в области физиологии, в частности с применением метода инсекции. В 1822 г. французский ученый Ф. Мажанди (1785—1855) установил раздельные существование чувствительных и двигательных червяных волокон. В Германии исследовател И. Мюллер изучил много данных о функции органов зрения, слуха, а также о свойствах крови и лимфы у человека. Он первый описал и функция желез внутренней секреции: щитовидной, поджелудочной, надпочечников. Ученый Мюллера Дюбуа Раймон разработал методку раздражения мышцы и нервов электрическим током, создал представление о возникающих электрических явлениях в тканях при возбуждении. Другой ученик Мюллера Г. Тельмгольц описал оптическую систему глаза, изучил проведение возбуждения в нервах. Эти ученые были основателями физико-химического направления в физиологии: они считали, что в основе жизни лежат физические и химические процессы, отрицая существование биологическую сущность жизненных процессов. Они полагали, что материальный мир (включая в это понятие и нервные процессы, протекающие в коре головного мозга) противостоит физическому миру, сознанию человека и что связь этих противоположных явления непознаваема.

Эта физиологическая школа, несмотря на ее ошибочные представления, внесла большой вклад в физиологию. Были исследованы функции ряда органов с применением новых методов, в частности графической записи физиологических процессов (сокращения сердца, изменений кровяного давления и пр.).

Важные замечание имели открытия Мадьяни о наличии капилляров в кровеносной системе и русским ученым А. М. Шуклинским (1748—1798) о тонкой структуре почек.

В 30—40-е годы XIX столетия

получены первые данные о проводящих путях и ядрах спинного и продолговатого мозга. С помощью методов графической регистрации были изучены процессы сокращения мышцы, распространение электрических потенциалов по нервной системе, колебания давления в кровеносных сосудах и пр.

Открытие закона сохранения энергии, клеточной теории (Р. Вирхов, 1858—1902) и эволюционное учение послужили основой для развития всех биологических наук в тот период.

В середине XIX в. французский ученый Клод Бернар привнес большие исследования в области физиологии пищеварения, обмена веществ, кровеносной и нервной систем. Наибольшее значение для развития физиологии имели его работы по выяснению роли пищеварительных соков, функции печени в образовании и обмене глюкозы и гликозы. Проводя операции на жеребятках и крольках, он установил роль симпатических нервов в изменении просвета кровеносных сосудов.

Много данных было получено о функциях центральной нервной системы. Изучалась рефлекторная деятельность, причем под термином «рефлексы» понимали реакции животных, постоянно получаемые в ответ на определенные раздражители при условии целостности спинного и продолговатого мозга. Следовательно, это был период изучения врожденных рефлексов. Во второй половине XIX в. исследовали также свойства и функции нервных аппаратов (рецепторов), воспринимающих воздействия внешней среды (Э. Вебер, Г. Гельмгольц, И. М. Сеченов и др.). В этот период начато изучение роли рецепторов, заложенных во внутренних органах и скелетных мышцах.

Основноволожником экспериментальной физиологии в России был А. М. Философский (1807—1849); он выпустил учебник по физиологии,

ставший первой русской оригинальной и критической сводкой по физиологии. Особый интерес представляют его работы о сущности процессов дыхания и теплообразования.

Значительные достижения в области физиологии были сделаны русскими учеными А. П. Вальтером (1817—1889) и В. А. Басовым (1812—1879). Вальтер установил влияние нервной системы на внутренние процессы в организме, а Басов разработал наложение фистулы желудка у собак без нарушения иннервации, доказав возможность длительного физиологического эксперимента.

Работы русских физиологов XIX в. отличались своей материалистической направленностью. Во второй половине XIX в. в России работал ряд выдающихся физиологов во главе с И. М. Сеченовым, которого И. П. Павлов назвал «отцом русской физиологии».

В 1852 г. Сеченов открывает явление торможения в центральной нервной системе, имеющее универсальное значение. С этого времени при исследовании деятельности центральной нервной системы начинают изучать процессы торможения, возникающие наряду с возбуждением.

В 1863 г. вышел из печати труд Сеченова «Рефлексы головного мозга», который был оценен Павловым как «гениальный взмах сеченовской мысли». Основное значение данной работы заключается в материалистическом понимании мира, в признании его познаваемости.

И. М. Сеченов сформулировал важное положение, что в основе деятельности головного мозга лежит рефлекторная деятельность и все сознательные и бессознательные акты по своему происхождению есть рефлексы. Он воспитал ряд ученых, среди которых были В. В. Пашутин (1845—1901), создавший русскую школу психологической физиологии, крупнейший фармаколог Н. П. Кринкич (1845—1924); М. Н. Шатерин

кня (1870—1939), изучивший обмен веществ; А. Ф. Самойлов (1867—1931) — исследователь электрических явлений в живых тканях.

Работы Семенова оказали большое влияние на развитие физиологии в России. Н. Е. Введенский (1852—1922) исследовал процессы возбуждения в торможениях в нервных и мышечных тканях. Им создана теория лабильности, объясняющая протекание нервного процесса во времени; позднее он сформулировал теорию парабоза о единстве процессов возбуждения и торможения.

Эти работы Введенского и его учеников получили свое дальнейшее развитие в исследованиях А. А. Ухтомского (1875—1942), который разрабатывал учение о доминанте в центральной нервной системе и провел ряд опытов по усвоению ритма раздражений как одного из принципов деятельности возбудимой ткани.

Успешные исследования по физиологии проведены в Казанском, Харьковском, Киевском и других университетах, где работали замечательные физиологи: Н. О. Ковалевский, Н. А. Миславский, В. М. Бехтерев, В. А. Данилевский, В. Ю. Чаговец и др.

Идеи Сеченова развивал и разрабатывал его последователь, гениальный русский физиолог, академик Иван Петрович Павлов. С 1878 г. он работал ординатором в физиологической лаборатории при клинике С. П. Боткина, идеи которого о значении нервной системы для нормальной и патологической деятельности организма оказали большое влияние на дальнейшее направление работ Павлова. До 1890 г. Павлов занимался вопросами кровяного обращения, а затем приступил к исследованиям процессов пищеварения. В 1904 г. ему была вручена крупнейшая международная награда того времени — Нобелевская премия. Уже в конце XIX в. Павлов имел мировую славу, был избран почетным членом многих зарубежных академий, университе-



И. М. Сеченов (1829—1905)

тов и физиологических обществ. Однако наибольший размах его деятельность получила после Великой Октябрьской социалистической революции. В 1921 г. был издан декрет, подписанный В. И. Лениным, о создании благоприятных условий для работы Павлова. По этому декрету в селе Павлово (бывших Кутуших) построена биологическая станция, где и в настоящее время продолжается многолетняя работа по физиологии.

Значение трудов И. П. Павлова настолько велико, что всю историю физиологии можно разделить на два периода: допавловский и павловский. В допавловский период физиология была почти исключительно аналитической наукой, т. е. изучала частные вопросы. В XIX в. ученые собрали много данных о работе отдельных органов, но не раскрыли взаимосвязи функций целостного организма, который рассматривался как «клеточное государство», сумма клеток. В результате метафизического подхода физиологи нередко изучали функции отдельных органов и клеток



И. П. Павлов (1849—1936)

без связи их с жизнедеятельностью целого организма, развивавшиеся в определенных условиях среды.

Аналитический метод способствовал тому, что в XIX в. изучение нервной системы сводилось к последованиям лишь врожденных рефлексов. Обнаруживаемые в острых опытах довольно постоянные влияния нервной системы на функции различных органов считались единственно доступной формой для изучения черт деятельности. Высшие формы деятельности центральной нервной системы, определяющие поведение организма, не рассматривались.

На протяжении XIX в. постоянно велась борьба между идеализмом и материализмом. Среди западных физиологов, особенно в Германии, широкое распространение имел физиологический идеализм — направление немецкого физиолога И. Мюллером, который отрицал возможность влияния внешнего мира на органы чувств. Распространению такого направления в науку способствовали те, что материализм еще оставался метафизическим и ме-

тафизическим, страдал ограниченностью, недостаточно раскрывал связи между отдельными явлениями и окружающей средой.

И. П. Павлов создал новое направление в физиологии, характеризующееся как «синтетическая физиология» — изучение жизненных процессов в целостном организме при его разнообразных взаимоотношениях с окружающей средой. Он отмечал: «Цель синтеза — оценить значение каждого органа с его истинной и жизненной силой, указать его место и соответствующую ему меру». Неразрывное сплетение анализа и синтеза — один из основных принципов павловских исследований.

Физиологические процессы не могут протекать нормально у животных, подвергшихся претаровке при вивисекционных опытах. Принимая это, Павлов создал принципиально новые методы исследований нормальных, здоровых животных в хроническом эксперименте, дающем возможность изучать взаимосвязь отдельных систем организма и реакцию его на изменения окружающей среды.

Познание деятельности организма возможно только при условии изучения регулирующей роли центральной нервной системы в каждом физиологическом процессе. В 1883 г. Павлов разрабатывает теорию рефлекса, поставив под этим «физиологическое направление, стремящееся распространить влияние нервной системы на возможно большее количество деятельности организма».

Развивая идеи И. М. Сеченова, Павлов распространил понятие о рефлексе на все стороны деятельности центральной нервной системы и приступил к изучению сложнейших физиологических процессов, происходящих в высшем отделе нервной системы — в коре больших полушарий мозга, деятельность которой лежит в основе психических актов. В опытах на собаках он выявил особенность рефлексов, осуществляе-

ных деятельности коры больших полушарий мозга, в частности их *целостными рефлексами*.

И. П. Павлов и первые десятилетия своей научно-педагогической деятельности в основном работал в области физиологии кровообращения и пищеварения. Завершением этих работ явилось учение о высшей нервной деятельности, которое он изложил в своих знаменитых трудах: «Двадцатипятилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных» (1923) и «Лекции о работе больших полушарий головного мозга» (1927).

Посредством условных рефлексов происходит наиболее совершенное приспособление животного организма к окружающей среде, быстрая и целесообразная реакция на всевозможные изменения, происходящие во внешней среде. Павлов создал строгие объективные научные методы исследования физиологических механизмов, лежащих в основе деятельности мозга, открыл основные закономерности высшей нервной деятельности и указал пути, по которым идет эволюция центральной нервной системы, каким образом происходит приспособление животного к среде его окружающей. Этим определяется основополагающее значение работ И. П. Павлова не только для физиологии, но и для всей биологической науки.

Работы Павлова в дальнейшем продолжил его чадолюбивый наследователь и ученик, К. М. Быков (1886—1961), развивая павловское учение о высшей нервной деятельности, исследовал влияние коры больших полушарий головного мозга на деятельность внутренних органов.

Л. А. Орбели вместе с А. Г. Гандишвили и другими сотрудниками работал над развитием так называемой идеи о трофическом значении нервной системы и выдвинул теорию симпатической иннервации — элементарно-трофическую теорию.

Большое значение имеют исследования П. К. Аюхкина в этой области, выдвинувшего представление о функциональных системах и установивших огромную роль обратных связей в образовании и укреплении условных рефлексов и поведенческих реакций.

**Развитие физиологии сельскохозяйственных животных.** Основное значение формирования и течения физиологических процессов присущи всем млекопитающим, но в приложении этих функций у разных видов животных имеются существенные различия. В нашей стране имеются большие достижения в области физиологии, способствующие развитию различных отраслей животноводства. Значительно расширились и углубились представления о многих функциях организма животных. Большой вклад в развитие физиологии сельскохозяйственных животных внесли такие ученые, как М. М. Зарядовский, Н. Ф. Попов, И. А. Барышников, К. Р. Викторов, И. П. Иванов, А. Д. Сингешков, А. И. Лопырин, П. Ф. Соколенков, Н. В. Курилов, А. А. Адиев и многие другие.

Важнейшие направления в физиологии — изучение особенностей пищеварения и изыскание путей наиболее эффективного использования питательных веществ животными. В ряде институтов коллективы научных работников изучали функции размножения животных и методы повышения их плодотворности и плодовитости. В результате исследований существенно изменилось использование плечевых производителей и маточного состава, повысилась эффективность случки. Разработаны метод искусственного осеменения, широко применяемый в настоящее время и метод пересадки эякроиов (трансплантация).

Значительные успехи достигнуты в выяснении функции желез внутренней секреции. Данный раздел науки называют *эндокринологией*, достижения которой применяются в

практике животноводства. Расширились представления о закономерностях синтеза, секреции и выведения молока из молочных желез животных, разработаны физиологические приемы машинного доения коров. Успехи в этой области служат основой многих мероприятий по повышению молочной продуктивности животных и эффективности машинного доения. Изучены качества первых процессов и разработаны методы отбора животных, обладающих сильной нервной системой, что необходимо учитывать при создании высокопродуктивных стад, отар, отборе спортивных лошадей.

**Важнейшие физиологические функции.** Организм находится во взаимосвязи с внешней средой. И. М. Сеченов так сформулировал это положение: «Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен; поэтому в научное определение организма должна входить и среда, на него влияющая». Процессы, происходящие в живом организме, качественно отличаются от явлений мертвой природы. Постоянный обмен веществ между живым организмом и окружающей средой является основным признаком жизни. С прекращением обмена прекращается и жизнь.

В живом организме постоянно протекают два процесса: ассимиляция и диссимиляция. Эти процессы взаимно противоположны, неразрывно связаны один с другим и существуют одновременно. Ассимиляция — это процесс усвоения веществ, поступающих из внешней среды, в результате которого образуются клетки и межклеточное вещество. Диссимиляция — это процесс распада живой материи, в результате которого освобождается энергия живого вещества, необходимая для жизнедеятельности организма. Эти процессы могут быть уравновешены или же один из них может преобладать. Так, в растущем организме преобладают процессы ассимиляции, и ста-

рости же процессы диссимиляции.

С обменом веществ связан ряд свойств организма, характеризующих его жизнедеятельность. К этим свойствам относится *возбудимость* (раздражимость) — способность реагировать на воздействие внешней среды переходя от состояния относительного покоя в состояние деятельности. Изменение условий внешней среды или физиологического состояния организма, достигнув определенной величины, ведет к изменению интенсивности обмена веществ, что обуславливает переход живой материи из состояния относительного покоя к деятельности.

**Гомеостаз** — постоянство химического состава и физико-химических свойств внутренней среды — является особенностью целостного организма и имеет важнейшее значение для его жизнедеятельности.

Он выражается наличием ряда устойчивых количественных показателей (констант), характеризующих нормальное состояние организма, как-то: температура тела; осмотическое давление крови и тканевой жидкости; величины содержания в них калия, натрия, хлора, фосфора, а также белков и сахара, концентрации водородных ионов и др.

Клетки организма нормально функционируют лишь при относительно постоянстве осмотического давления, обусловленного постоянством содержания в них электролитов и воды. Они чувствительны к сдвигам концентрации водородных ионов, изменению уровня сахара в крови.

Организм — это саморегулирующаяся система, реагирующая как единое целое на различные воздействия внешней среды. Функции и реакции в нем регулируются двумя системами (гуморальная и нервная). Филогенетически гуморальная (гумор — жидкость) регуляция значительно более древняя, чем нервная. Гуморальная регуляция осуществляется при помощи веществ, циркули-

рукция в кропи и жилилетия орга-  
низма. она имеется даже у низших  
сущестл. Все органы и ткани в про-  
цессе жизнедеятельности вырабаты-  
вают специфические вещества, уча-  
ствующие в регуляции различных  
функций организма. Некоторые из  
них образуются во всех тканях (уг-  
лекислый газ) или во многих тканях  
(гистамин); другие — в отдельных  
тканях (деннин, виетилхолин); ряд  
важных веществ вырабатывается  
в желудочно-кишечном тракте (деп-  
линген, секретин). Большинство  
этих веществ оказывают регули-  
рующее влияние на органы и про-  
цессы в организме через кровь, то  
есть гуморальным путем.

Гуморальные связи имеются в  
растительном и животном мире. Од-  
нико жиротные обладают еще одной  
важнейшей связью — через нервную  
систему. Гуморальная система по  
сравнению с нервной является более  
медленной (она осуществляется в  
200—20 000 раз медленнее) и дей-  
ствует по принципу «всем—всем—  
всем». Нервная регуляция отличается  
строгой направленностью. Чем  
выше животное по филогенетиче-  
скому развитию, тем в большей сте-  
пени его функции находятся под кон-  
тролем нервной регуляции.

Железы внутренней секреции вы-  
рабатывают гормоны, которые имеют  
большое значение для всей жизне-  
деятельности организма. Икреты  
эндокринных желез участвуют в кон-  
троле таких важнейших биологиче-  
ских процессов, как рост, дифферен-  
цировка, размножение, включая на  
все виды обмена веществ и энергии.

Таким образом, в организме су-  
ществует единый нервнo-гумораль-  
ный механизм регуляции различных  
функций. Первая система координи-  
рует как деятельность внутренних  
систем организма, так и взаимодей-  
ствие и уравновешивание его с окру-  
жающей средой. Принцип пластичности  
и гибкости всей жизнедеятельности ор-  
ганизма особенно животных и челове-  
ка является основой взаимодействия  
организма и окружающей среды.

И. П. Павлов назвал *нервизмом*  
(теорию «нервизма»)

Основу работы нервной системы  
составляет рефлекс, то есть отражен-  
ное. *Рефлекс* — это ответная реакция  
организма на раздражение, осущест-  
вляемая через центральную нерв-  
ную систему. Раздражение воспри-  
нимается рецепторами, и возникаю-  
щее возбуждение передается по цент-  
ростремительным нервным волок-  
нам в *афферентные* нервные центры,  
откуда возбуждение передается по  
моторным нейронам (*эфферентные*),  
которые проводят возбуждение к ра-  
бочим органам — мышцам, железам.  
Таким путем по рефлекторной дуге  
осуществляется ответная реакция ор-  
ганизма на раздражение. Например,  
укол в ногу животного вызывает ее  
отдергивание и двигательную реак-  
цию.

Нервный путь, по которому про-  
ходит возбуждение, идущее от рецеп-  
торов через центральную нервную  
систему до различных органов, назы-  
вается *рефлекторной дугой*, которая  
имеет обратную связь (рефлектор-  
ное кольцо) с центральной нервной  
системой, сообщающую о результа-  
тах действия, регулируя силу и ча-  
стоту раздражения.

**Физиология и биоклибернетика.**  
Клибернетика (от греч. *kybernetike* —  
искусство управления) — наука об  
управлении автоматизированными  
процессами. Управление процессами  
осуществляется с помощью сигнала,  
несущего определенную инфор-  
мацию. В организме к таким сигналам  
относятся нервные импульсы,  
имеющие электрическую природу, а  
также различные химические веществ-  
ва, например гормоны. Клибернетика  
изучает вопросы восприятия, коди-  
рования, переработки и хранения  
информации с учетом обратной реф-  
лекторной связи. Физиология и био-  
клибернетика взаимно дополняют друг  
друга. Так, управление уровнем на-  
куума при вакуумном доении хорошо  
регулируется величиной потока мо-  
лока и скоростью молокоотдачи, то

ость животного сами создают нужный режим дыхания (система «Юндлактор», новая система «Неман»). Имеется опыт регуляции температуры воздуха в свинарнике с помощью специальной педали, которую нажимают свиньи, включая таким образом устройство для обогрева помещения. Обыкновенная автоматика в коровнике или конюшне тоже работает по принципу обратной связи. Для разработки нормированного кормления также используется обратная связь пищевого рефлекса.

Союз физиологии и биокibernетики возник несколько десятилетий назад. Но за это время математический и технический прогресс дал возможность создать также приборы, как искусственный водитель сердечного ритма — электронный стимулятор

сердца, давший жизнь многим тысячам ранее обреченных людей.

В физиологии сформировались направления, изучающие связь организма с внешней средой, неизмеримо усложнившиеся в результате научно-технического прогресса: биоритмология, этология, физиология животных с высокой продуктивностью и репродуктивной функцией.

За последнее десятилетие важнейшие положения физиологии пополнились новыми научными данными, особенно по эндокринологии и адаптации сельскохозяйственных животных. Авторы настоящего издания учебника стремились по возможности сохранить текст и установленные приложения, но переработать и дополнить изложение наиболее существенными новыми данными.

# Глава 1

# ФИЗИОЛОГИЯ

# СИСТЕМЫ КРОВИ

В составе крови входят клетки, циркулирующие по сосудам: органы, в которых происходит образование клеток крови и их созревание (костный мозг, селезенка, вилочковые железы и др.), и регуляторной нейронно-гуморальной аппаратуры.

Для нормальной деятельности всех органов необходима постоянная концентрация их крови. Прекращение кровоснабжения даже на короткий срок (в норме всего на несколько минут) вызывает необратимые изменения. Это обусловлено тем, что кровь выполняет в организме важнейшие функции, необходимые для жизни. Основные функции крови следующие.

**Транспортная (питательная) функция.** Кровь приносит к клеткам питательные вещества (глюкозу, аминокислоты, моносахара и др.) от пищеварительного тракта в кровеносном органе. Эта функция нужна клеткам в качестве строительного и энергетического материала, а также для обеспечения их специфической деятельности. Например, через нисса коры должно пройти  $5000-5500$  л крови, чтобы его секреторные клетки образовали 1 л молока.

**Выводная (выделительная) функция.** С помощью крови происходит удаление из клеток тела и из конечных продуктов обмена веществ, мочевина и даже артериальное давление, мочевина, мочевая кислота, креатинин, азотистые соли и т. д. Эти вещества в кровеносном органе выделены и далее выводится из организма.

**Терморегулирующая (теплопроводящая) функция.** Кровь переносит кислород от легких к тканям, образующимся в них теплотой газ транспортирует к легким. Оттуда он удаляется и выводится. Обмен переносит кислород и углекислый газ кровью зависит от интенсивности обмена веществ в организме.

**Защитная функция.** В крови имеются очень большое количество лейкоцитов, обладающих способностью поглощать и переваривать микробы и другие инородные тела, болезнетворные организмы. Эта способность лейкоцитов была впервые раскрыта ученым И. И. Мейсманом (1883 г.) и получила название фагоцитоза, а сами клетки были названы

фагоцитами. Как только в организм попадает инородное тело, лейкоциты устремляются к нему, захватывают и перепаривают его благодаря различию жидкой системы ферментов. Нередко они поглощают в этой борьбе и трупы, склеиваясь в одном месте, образуютной фагоцитарной агглюляцией лейкоцитов, получившей название клеточной иммунности. В жидкой части крови в ответ на попадание в организм инородных веществ появляются особые химические соединения — антитела. Если они обнаруживают ядовитые вещества, выделенные микробами, то их называют антитоксичными, если выявляют склеивание микробов и других инородных тел, их называют агглюляционными. Под влиянием антител может происходить растворение микробов. Также антитела имеют названые целлюлы. Существуют антитела, вызывающие осаждение ферментных белков, преципитаты. Наличие антител в организме обеспечивает его аутофагоцитоз и иммунитет. Такую же роль играет бактерицидная пронепроницаемая система.

**Терморегулирующая функция.** В силу своего непрерывного движения и большой теплоемкости кровь способствует рассредоточению тепла по организму и поддержанию определенной температуры тела. Во время избытка тепла в нем происходит резкое усиление притока обмена веществ и выделение тепловой энергии. Так, в функционирующей скелетной железе количество тепла увеличивается в 2-3 раза по сравнению с состоянием покоя. Еще больше возрастает образование тепла и микробов во время их деятельности. Но тепла не накапливается в избытке в организм. Оно поглощается кровью и выводится по всему телу. Изменяется температура крови вызывает возбуждение центра регуляции тепла, расположенных в промежуточном мозге и гипоталамусе, что приводит к соответствующему изменению образования и отдачи тепла, в результате чего температура тела поддерживается на постоянном уровне.

**Корреляционная функция.** Кровь, протекая по капиллярам в замкнутой системе кровеносных сосудов, обеспечивает связь между различными органами, в организме функционирует

кой единая целостная система. Это связь осуществляется при помощи различных веществ, поступающих в кровь (гормоны и пр.). Таким образом, кровь участвует в гомеостатической регуляции функций организма.

Кровь и ее производные — тканевая жидкость и лимфа образуют внутреннюю среду организма. Функция крови направлена на то, чтобы поддерживать относительное постоянство среды этой среды. Таким образом, кровь участвует в поддержании гомеостаза.

Кровь, имеющаяся в организме циркулирует по кровеносным сосудам не вся. В обычных условиях значительная часть ее находится в так называемых депо: в печени до 20 %, в селезенке примерно 16, а в коже до 12 % от всего количества крови. Соотношение между циркулирующей и депо-кровью меняется в зависимости от состояния организма. При физической работе, неречном возбуждении, при кровопотере часть депонированной крови рефлекторным путем выводится в кровеносные сосуды.

Количество крови различно у животных разного вида. У лошади, коровы долейственной породы использование количества крови у спортивных лошадей достигает 14—15 % от массы тела, а у тяжеловозов — 7—8 %. Чем интенсивнее обмен веществ в организме, тем больше крови у животного.

## ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КРОВИ

Кровь по своему содержанию неоднородна. При отстаивании в пробирке свернувшейся крови (с добавлением лимоннокислого натрия) она разделяется на два слоя: верхний (60—65 % общего объема) — желтоватая жидкость — плазма, нижний (40—45 % объема) — осадок — форменные элементы крови (толстый слой красного цвета — эритроциты, над ним тонкий беловатый осадок — лейкоциты и кровяные пластинки). Следовательно, кровь состоит из жидкой части (плазмы) и взвешенных в ней форменных элементов.

**Вязкость и относительная плотность крови.** Вязкость крови обусловлена наличием в ней эритроцитов и белков. В нормальных условиях вязкость крови в 3—6 раз больше вязкости воды. Она увеличивается при больших потерях воды организмом (тошнота, обильное потение), а также

при возрастании количества эритроцитов. При уменьшении числа эритроцитов вязкость крови снижается.

Относительная плотность крови колеблется в очень узких границах (1,035—1,056) (табл. 1). Плотность эритроцитов выше — 1,08—1,09. Благодаря этому происходит оседание эритроцитов, когда свертывание крови предотвращается. Относительная плотность лейкоцитов и кровяных пластинок ниже, чем эритроцитов, поэтому при центрифугировании они образуют слой над эритроцитами. Относительная плотность цельной крови в основном зависит от количества эритроцитов, поэтому у самцов она несколько выше, чем у самок.

**Осмотическое и онкотическое давление крови.** В жидкой части крови растворены минеральные вещества — соли. У млекопитающих их концентрация составляет около 0,9 ‰. Они находятся в диссоциированном состоянии в виде катионов и анионов. От содержания этих веществ зависит в основном осмотическое давление крови. *Осмотическое давление* — это сила, вызывающая движение растворителя через полупроницаемую мембрану из менее концентрированного раствора в более концентрированный. Клетки тканей и клетки самой крови окружены полупроницаемыми оболочками, через которые легко проходит вода и почти не проходят растворенные вещества. Поэтому изменение осмотического давления в крови и тканях может привести к набуханию клеток или потере ими воды. Даже незначительные изменения солевого состава плазмы крови губительны для многих тканей, и прежде всего для клеток самой крови. *Осмотическое давление* крови держится на относительно постоянном уровне за счет функционирования регулирующих механизмов. В стенках кровеносных сосудов, в тканях, в отделе промежуточного мозга — гипоталамусе имеются специальные рецепторы, реагирующие на изменение осмотического давле-

Показатели	Линьки	Крупный росялый скот	Окны	Самцы	Крылатые	Птицы	Рыбы	Путные закры
Объем крови, мл/кг массы	85—100	65—82	70—90	65—80	55—65	40—120	30—45	55—60
Показатель гематокрита, %	30	36	32	42	40	37	39	32
Плотность крови	1,054	1,055	1,046	1,048	1,051	1,052	1,035	1,056
Кислотная емкость (по Неслому), кг%	550	510	520	500	490	410	300	450
Число эритроцитов, млн/мл	6—9	3—7,5	7,5—12,5	6—7,5	5—7,5	2,5—4,5	1,5—2,5	8,5—11
Число лейкоцитов, тыс/мл	7—12	4—10	6—11	8—16	5,5—9	20—40	25—50	4—10
Число тромбоцитов, тыс/мл	350	450	350	210	190	50	—	300
Содержание гемоглобина, г/л	80—140	90—120	70—110	90—110	100—125	80—130	110—120	120—170
Окислительная устойчивость эритро- цитов, % NaCl	0,54	0,53	0,65	0,64	0,63	0,40	0,28	0,46
СО <sub>2</sub> (по Неслому), мм:								
15	35	0,15	0,2	1,1	1,1	0,5	0,5	0,5
30	54	0,35	0,6	3,0	3,0	2,0	2,0	0,9
45	58	0,51	0,6	5,0	5,0	3,5	3,0	1,7
60	64	0,70	0,6	8,0	8,0	4,0	4,0	2,5
Лейкоцитарный формула:								
базофилы	0,5	1,0	0,5	0,5	1,0	2,0	1,0	0,5
эозинофилы	4,0	6,5	7,5	2,0	2,0	8,0	—	4,5
палочкоядерные нейтрофилы	4,5	3,0	4,0	4,0	7,0	—	—	5,0
сегментоядерные нейтрофилы	51	28	40	44	36	30	94	45
лимфоциты	34	57	45	45	52	54	5,0	2,0
моноциты	3,0	4,5	3,0	4,5	2,0	6,0	10—15, c*	4—5
Скорость свертывания крови, мин	10—12	7—9	4—5	3—4	5—6	2—3		

\* 1194 воздействиями солнечного света.

ния — осморегуляция. Раздражение периферии при выводит рефлекторное изменение деятельности выделительных органов, и они удаляют избыток воды или солей, присутствующих в крови. Большое значение в этом отношении имеет кожа, соединительная ткань которой впитывает избыток воды из крови или отдает ее в кровь при повышении осмотического давления последней.

Величину осмотического давления обычно определяют косвенными методами. Наиболее удобен и распространен криоскопический способ, когда находят депрессию, или понижение точки замерзания крови. Известно, что температура замерзания растворов тем ниже, чем больше концентрация растворенных в нем частиц, то есть чем больше его осмотическое давление. Температура замерзания крови млекопитающих на  $0,56 - 0,58$  °C ниже температуры замерзания воды, что соответствует осмотическому давлению 7,6 атм, или 768,2 кПа.

Определенное осмотическое давление создают и белки плазмы. Оно составляет 1/220 общего осмотического давления плазмы крови и колеблется от 3,325 до 3,99 кПа, или 0,03—0,04 атм, или 25—30 мм рт. ст. Осмотическое давление белков плазмы крови называют онкотическим давлением. Оно значительно меньше давления, создаваемого растворенными в плазме солями, так как белки имеют огромную молекулярную массу, и, несмотря на большее их содержание в плазме крови по массе, чем солей, количество их граммы молекул оказывается относительно небольшим, к тому же они значительно менее подвижны, чем ионы. А для величин осмотического давления имеет значение не масса растворенных частиц, а их число и подвижность.

Онкотическое давление препятствует чрезмерному переходу воды из крови в ткани и способствует реабсорбции ее из тканевых пространств, поэтому при уменьшении количества

белков в плазме крови развивается отек тканей.

**Реакция крови и буферные системы.** Кровь животного имеет слабощелочную реакцию. Ее pH колеблется в пределах 7,35—7,55 и сохраняется на относительно постоянном уровне, несмотря на постоянное поступление в кровь кислот и щелочных продуктов обмена. Постоянство реакции крови имеет большое значение для нормальной жизнедеятельности, так как сдвиг pH на 0,3—0,4 смертельно опасен для организма. Активная реакция крови (рН) является одной из жестких констант гемостаза.

Поддержание кислотно-щелочного равновесия достигается наличием в крови буферных систем и деятельностью выделительных органов, удаляющих избытки кислот и щелочей.

В крови имеются следующие буферные системы: гемоглобиновая, карбонатная, фосфатная, белковая плазмы крови.

**Гемоглобиновая буферная система.** Это самая мощная система. Примерно 75 % буферов крови составляет гемоглобин. В восстановленном состоянии он является очень слабой кислотой, в окисленном — его кислотные свойства усиливаются.

**Карбонатная буферная система.** Представлена смесью слабой кислоты угольной ( $H_2CO_3$ ) и ее солей — бикарбонатов натрия и калия ( $NaHCO_3$  и  $KHCO_3$ ). При обычно существующей в крови концентрации водородных ионов количество растворенной угольной кислоты примерно в 20 раз меньше, чем бикарбоната. При поступлении в плазму крови более сильной кислоты, чем угольная, ионы сильной кислоты взаимодействуют с катионами натрия бикарбоната, образуя натриевую соль и воду, соединяясь с анионами  $HCO_3^-$ , образуют малодиссоциированную угольную кислоту ( $H_2CO_3$ ). При поступлении в плазму крови мощной кислоты вод-

вызывает реакцию  $\text{CH}_3\text{CHOHC(=O)OH} + \text{NaHCO}_3 = \text{CH}_3\text{CHOHC(=O)ONa} + \text{H}_2\text{CO}_3$ .

Так как угольная кислота слабая, при ее диссоциации образуется много водородных ионов. Кроме того, она действительно содержится в эритроцитах фермента карбоангидраза, или угольной ангидраза, угольная кислота распадается на углекислый газ и воду. Углекислый газ выделяется в окислительном процессе, и в результате реакции крови не происходит. В случае поступления в кровь избыточных ионов поступают в реакцию с угольной кислотой, образуя бикарбонаты и воду: реакция в итоге остается постоянная. На долю карбонатной системы приходится относительно небольшое количество веществ крови, ее роль в организме незначительна, так как с помощью этой системы связано выведение углекислого газа легкими, что обеспечивает более мелкое и быстрое восстановление нормальной реакции крови.

Фосфатная буферная система. Эта система образована смесью однозамещенного и двухзамещенного фосфорнокислого натрия, или дигидрофосфата и гидрофосфата натрия ( $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  и  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$ ). Первое соединение слабо диссоциирует и ведет себя как слабая кислота, второе — имеет свойства слабой щелочи. Вследствие небольшой концентрации фосфатов в крови роль этой системы менее значительна.

Белки плазмы крови. Как и все белки, они обладают амфотерными свойствами: с кислотами ведут себя в реакции как основания, с основными — как кислоты, благодаря чему участвуют в поддержании pH на относительно постоянном уровне.

Мощность буферных систем неодинакова у разных видов животных. Особенно велика она у животных, биологически приспособленных к напряженной мышечной работе, например у лошадей.

Вследствие того что в воде обмена веществ образуется больше кислотных продуктов, чем щелочных, способность сдвигать реакцию в кислую сторону более вероятна, чем в щелочную. В связи с этим буферные системы крови обеспечивают гораздо большую устойчивость по отношению к поступлению кислот, чем щелочей. Так, для сдвига реакции плазмы крови в щелочную сторону к ней нужно прибавить раствора едкого натра в 40—70 раз больше, чем в воде. Чтобы вызвать сдвиг реакции крови в кислую сторону, к плазме приходится прибавлять соляной кислоты в 327 раз больше, чем в воде. Следовательно, запас щелочных веществ в крови значительно больше, чем кислотных, то есть щелочной резерв крови во много раз превышает кислотный.

Так как в крови имеется определенное и довольно постоянное отношение между кислотными и щелочными компонентами, принято называть его кислотно-щелочным равновесием.

Величину щелочного резерва крови можно определить по количеству содержащихся в ней бикарбонатов, которые обычно выражают в кубических сантиметрах углекислого газа, образующегося из бикарбонатов путем прибавления кислоты в условиях равновесия с газовой смесью, где парциальное давление углекислого газа равно 40 мм рт. ст., что соответствует давлению этого газа в альвеолярном воздухе (метод Ван-Слайка).

Щелочной резерв у лошадей составляет 55—57 см<sup>3</sup>, у крупного рогатого скота — в среднем 60, у овец — 50 см<sup>3</sup> углекислого газа в 100 мл плазмы крови.

Несмотря на наличие буферных систем и хорошую запасаемость организма от сдвига реакции крови, изменение кислотно-щелочного равновесия все же возможно. Например, при напряженной мышечной работе щелочной резерв крови резко уменьшается — до 20 об. %, то есть

Библиотека  
СамСХИУ  
РНБ № 329

решающее значение имеет единство рН-ного кордешне крупного рогатого скота кветлем гнлгем или концентратами лриводит к сильному снижению щелочного резерва (до 10 об%)

Если поступающие в кровь кислоты вызывают лишь уменьшение щелочного резерва, но не сдвигают активную реакцию крови в кислую сторону, то наступает так называемый *компенсированный ацидоз*. Если не только исчерпывается щелочной резерв, но и сдвигается реакция крови в кислую сторону, возникает состояние *некомпенсированного ацидоза*. Различают также *компенсированный* и *некомпенсированный алкалоз*. В первом случае происходит увеличение щелочного резерва крови или уменьшение кислотного без сдвига реакции крови. Во втором случае наблюдают и сдвиг реакции крови в щелочную сторону. Это может быть вызвано скапливанием или введением в организм большого количества щелочных продуктов, а также выведением кислот или повышенной задержкой щелочных веществ. Временное состояние компенсированного алкалоза возникает при скапливании легкого и усиленном выведении углекислого газа из организма.

Как ацидоз, так и алкалоз может быть метаболическим (негазовым) и респираторным (дыхательным, газовым). *Метаболический ацидоз* характеризуется снижением концентрации бикарбонатов в крови. *Респираторный ацидоз* развивается в результате накопления углекислоты в организме. *Метаболический алкалоз* обусловлен увеличением количества бикарбонатов в крови, например при введении внутрь или парентерально веществ, богатых гидроксильными ионами. *Газовый алкалоз* связан с гипервентиляцией, при этом углекислый газ усиленно удаляется из организма.

**Состав плазмы крови.** Плазма крови — это сложная биологическая среда, тесно связанная с тканевой жидкостью организма. В плазме кро-

ви содержится 70—82% воды и 8—10% сухих веществ. В состав сухих веществ входят белки, глюкоза, липиды (нейтральные жиры, лецитин, холестерин и т. д.), молочная и лимонноградная кислоты, небелковые азотистые вещества (аминокислоты, мочевина, мочевая кислота, креатин, креатинин и т. д.), различные минеральные соли (преобладает хлористый натрий), ферменты, гормоны, витамины, пигменты. В плазме растворены также кислород, углекислый газ и азот.

Белки плазмы крови и их функциональное значение. Основную часть сухого вещества плазмы составляют белки. Общее их количество равно 6—8%. Ичется несколько десятков различных белков, которые делят на две основные группы: альбумины и глобулины. Соотношение между количеством альбуминов и глобулинов в плазме крови животных разных видов различно (табл. 2).

2. Среднее количество альбуминов и глобулинов в плазме крови у животных разных видов

Вид животных	Альбумины		Глобулины	
	г%	г/л	г%	г/л
Лошадь	2,7	27	4,6	46
Крупный рогатый скот	3,3	33	4,1	41
Свинья	4,4	44	3,9	39
Куры (несушки)	2,3	23	2,8	28
Козы	3,9	39	2,7	27
Собаки	3,1	31	2,1	21
Овцы	3,1	31	2,3	23

Соотношение альбуминов и глобулинов в плазме крови называют *белковым коэффициентом*. У свиней, овец, коз, собак, кроликов, человека он больше единицы, а у лошадей, крупного рогатого скота количество глобулинов, как правило, превышает количество альбуминов, то есть он меньше единицы. Полагают, что от величины этого коэффициента зависит скорость оседания эритроцитов. Она повышается при увеличении количества глобулинов.

Для разделения белков плазмы применяют метод электрофореза. Если разложить электрический заряд, разные белки движутся в электрическом поле с неодинаковой скоростью. С помощью этого метода удалось разделить глобулины на несколько фракций:  $\alpha_1$ -,  $\alpha_2$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -глобулины. В глобулиновую фракцию входит фибриноген, имеющий большое значение в свертывании крови.

Альбумины и фибриноген образуются в печени, глобулины, кроме печени, еще и в костном мозге, селезенке, лимфатических узлах.

Белки плазмы крови выполняют многообразные функции. Они поддерживают нормальный объем крови и постоянное количество воды в тканях. Как крупномолекулярные коллоидные частицы, белки не могут проходить через стенки капилляров в тканевую жидкость. Оставаясь в крови, они притягивают некоторое количество воды из тканей в кровь и создают так называемое онкотическое давление. Особенно большое значение в его создании принадлежит альбумину, имеющим меньшую молекулярную массу и отличающимся большей подвижностью, чем глобулины. На их долю приходится примерно 80% онкотического давления.

Большую роль играют белки и в транспорте питательных веществ. Альбумины связывают и переносят жирные кислоты, пигменты желчи;  $\alpha_1$ - и  $\beta$ -глобулины переносят холестерин, стероидные гормоны, фосфолипиды;  $\beta$ -глобулины участвуют в транспорте металлических катионов.

Белки плазмы крови, и прежде всего фибриноген, участвуют в свертывании крови. Обладая амфотерными свойствами, они поддерживают кислотно-щелочное равновесие. Белки создают вязкость крови, имеющую большое значение в поддержании артериального давления. Они стабилизируют кровь, препятствуя чрезмерному оседанию эритроцитов.

Протеины играют большую роль

иммунитете. В  $\gamma$ -глобулиновую фракцию белков входят различные питатели, которые защищают организм от заражения бактериями и вирусами. При иммунизации животных количество  $\gamma$ -глобулинов увеличивается.

В 1954 г. в плазме крови был открыт белковый комплекс, содержащий липиды и полисахариды, — *пропердин*. Он способен вступать в реакции с вирусными белками и делать их неактивными, а также вызывать гибель бактерий. Пропердин является важным фактором врожденной невосприимчивости к ряду заболеваний.

Белки плазмы крови, и в первую очередь альбумины, служат источником образования белков различных органов. С помощью методики меченых атомов доказано, что введенные парентерально (минуя пищеварительный тракт) белки плазмы быстро включаются в белки специфические для различных органов.

Белки плазмы крови осуществляют креаторные связи, то есть передачу информации, влияющей на генетический аппарат клетки и обеспечивающей процессы роста, развития, дифференцировки и поддержания структуры организма.

Небелковые азотсодержащие соединения. В эту группу входят аминокислоты, полипептиды, мочевины, мочевая кислота, креатин, креатинин, аммиак, которые также относятся к органическим веществам плазмы крови. Они получили название остаточного азота. Общее количество его составляет 1—15 ммоль/л (30—40 мг%). При нарушении функции почек содержание остаточного азота в плазме крови резко возрастает.

Безазотистые органические вещества плазмы крови. К ним относят глюкозу и нейтральные жиры. Количество глюкозы в плазме крови колеблется в зависимости от вида животных. Наименьшее ее количество содержится в плаз-

процентов). Неправильные одностороннее кормление крупного рогатого скота кислым силосом или концентратами приводит к сильному снижению щелочного резерва (до 10 об%).

Если поступающие в кровь кислоты вызывают лишь уменьшение щелочного резерва, но не сдвигают активную реакцию крови в кислую сторону, то наступает так называемый *компенсированный ацидоз*. Если не только исчерпывается щелочной резерв, но и сдвигается реакция крови в кислую сторону, возникает состояние *некомпенсированного ацидоза*. Различают также *компенсированный* и *некомпенсированный алкалоз*. В первом случае происходит увеличение щелочного резерва крови или уменьшение кислотного без сдвига реакции крови. Во втором случае наблюдают и сдвиг реакции крови в щелочную сторону. Это может быть вызвано скапливанием или введением в организм большого количества щелочных продуктов, а также выведением кислот или повышенной задержкой щелочных веществ. Временное состояние компенсированного алкалоза возникает при гипервентиляции легких и усиленном выведении углекислого газа из организма.

Как ацидоз, так и алкалоз может быть *метаболическим* (стазовым) и *респираторным* (дыхательным, газовым). *Метаболический ацидоз* характеризуется снижением концентрации бикарбонатов в крови. *Респираторный ацидоз* развивается в результате накопления углекислоты в организме. *Метаболический алкалоз* обусловлен увеличением количества бикарбонатов в крови, например при введении внутрь или парентерально веществ, богатых гидроксильными ионами. *Газовый алкалоз* связан с гипервентиляцией, при этом углекислый газ усиленно удаляется из организма.

**Состав плазмы крови.** Плазма крови — это сложная биологическая среда, тесно связанная с тканевой жидкостью организма. В плазме кро-

ви содержится 90—92 % воды и в 10 % сухих веществ. В состав сухих веществ входят белки, глюкоза, липиды (нейтральные жиры, лецитин, холестерин и т. д.), молочная и пировиноградная кислоты, небелковые азотистые вещества (аминокислоты, мочевины, мочевая кислота, креатин, креатинин и т. д.), различные минеральные соли (преобладает хлористый натрий), ферменты, гормоны, витамины, пигменты. В плазме растворены также кислород, углекислый газ и азот.

Белки плазмы крови имеют функциональное значение. Основную часть сухого вещества плазмы составляют белки. Общее их количество равно 6—8 %. Имеется несколько десятков различных белков, которые делят на две основные группы — альбумины и глобулины. Соотношение между количеством альбуминов и глобулинов в плазме крови животных разных видов различно (табл. 2).

2. Среднее количество альбуминов и глобулинов в плазме крови у животных разных видов

Вид животных	Альбумины		Глобулины	
	г%	г/л	г%	г/л
Лошадь	2,7	27	4,6	46
Крупный рогатый скот	3,3	33	4,1	41
Свиньи	4,4	44	3,9	39
Курь (несушки)	2,3	23	2,8	28
Козы	3,9	39	2,7	27
Собаки	3,1	31	2,1	21
Овцы	3,1	31	2,3	23

Соотношение альбуминов и глобулинов в плазме крови называют *белковым коэффициентом*. У свиней, овец, коз, собак, кролика, человека он больше единицы, а у лошадей, крупного рогатого скота количество глобулинов, как правило, превышает количество альбуминов, то есть он меньше единицы. Полагают, что от величины этого коэффициента зависит скорость оседания эритроцитов. Она повышается при увеличении количества глобулинов.

Для разделения белков плазмы применяют метод электрофореза. Имен различным электрическим зарядом, разные белки движутся в электрическом поле с различной скоростью. С помощью этого метода удалось разделить глобулины на несколько фракций:  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\beta$ - и  $\gamma$ -глобулины. В глобулиновую фракцию входит фибриноген, имеющий большое значение в свертывании крови.

Альбумины и фибриноген образуются в печени, глобулины, кроме печени, еще и в костном мозге, селезенке, лимфатических узлах.

Белки плазмы крови выполняют многообразные функции. Они поддерживают нормальный объем крови и постоянное количество воды в тканях. Как крупномолекулярные коллоидные частицы, белки не могут проходить через стенки капилляров в тканевую жидкость. Оставаясь в крови, они притягивают некоторое количество воды из тканей в кровь и создают так называемое онкотическое давление. Особенно большое значение в его создании принадлежит альбуминам, имеющим меньшую молекулярную массу и отличающимся большей подвижностью, чем глобулины. На их долю приходится примерно 80 % онкотического давления.

Большую роль играют белки и в транспорте питательных веществ. Альбумины связывают и переносят жирные кислоты, пигменты желчи;  $\alpha_2$ - и  $\beta$ -глобулины переносят холестерин, стероидные гормоны, фосфолипиды;  $\beta$ -глобулины участвуют в транспорте металлических катионов.

Белки плазмы крови, и прежде всего фибриноген, участвуют в свертывании крови. Обладая амфотерными свойствами, они поддерживают кислотно-щелочное равновесие. Белки создают вязкость крови, имеют важное значение в поддержании артериального давления. Они стабилизируют кровь, препятствуя чрезмерному оседанию эритроцитов.

Протеины играют большую роль

в иммунитете. В у-глобулиновую фракцию белков входят различные антитела, которые защищают организм от вторжения бактерий и вирусов. При иммунизации животных количество  $\gamma$ -глобулинов увеличивается.

В 1954 г. в плазме крови был открыт белковый комплекс, содержащий липиды и полисахариды, — *трипердин*. Он способен вступать в реакцию с вирусными белками и делать их неактивными, а также вызывать гибель бактерий. Трипердин является важным фактором врожденной невосприимчивости к ряду заболеваний.

Белки плазмы крови, и в первую очередь альбумины, служат источником образования белков различных органов. С помощью методики меченых атомов доказано, что введенные парентерально (минуя пищеварительный тракт) белки плазмы быстро включаются в белки, специфические для различных органов.

Белки плазмы крови осуществляют каталитические связи, то есть передачу информации, влияющей на генетический аппарат клетки и обеспечивающей процессы роста, развития, дифференцировки и поддержания структуры организма.

Небелковые азотсодержащие соединения. В эту группу входят аминокислоты, полипептиды, мочевина, мочевиная кислота, креатин, креатинин, аммиак, которые также относятся к органическим веществам плазмы крови. Они получили название остаточного азота. Общее количество его составляет 11—15 ммоль/л (30—40 мг%). При нарушении функции почек содержание остаточного азота в плазме крови резко возрастает.

Безазотистые органические вещества плазмы крови. К ним относят глюкозу и липиды, в частности жиры. Количество глюкозы в плазме крови колеблется в зависимости от вида животных. Наименьшее количество содержится в плазме

ме крови жабовых — 2,2—3,1 ммоль/л (40—60 мг%), жирных с подоксидом желудков — 5,51 ммоль/л (100 мг%), в крови кун — 7,2—16,1 ммоль/л (130—200 мг%)

Неорганические вещества плазмы (соль). У млекопитающих они составляют около 0,9 г% и находятся в диссоциированном состоянии в виде катионов и анионов. От их содержания зависит осмотическое давление

## ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ

Форменные элементы крови делят на три группы: эритроциты, лейкоциты и кровяные пластинки. Общий объем форменных элементов в 100 объемах крови называют показателем гематокрита.

**Эритроциты.** Красные кровяные клетки составляют главную массу клеток крови. Своё название они получили от греческого слова «эритрос» — красный. Они определяют красный цвет крови. Эритроциты рыб, амфибий, рептилий и птиц — крупные, овальной формы клетки, содержащие ядро. Эритроциты млекопитающих значительно меньше, лишены ядра и имеют форму двояковыпуклых дисков (только у верблюдов и лам они овальные) (табл. I—VII). Двояковыпуклая форма увеличивает поверхность эритроцитов и способствует быстрой и равномерной диффузии кислорода через их оболочку.

Эритроциты состоят из тонкой сетчатой стромы, ячейки которой заполнены пигментом гемоглобином, и более плотной оболочки. Последняя образована слоем липидов, заключенным между двумя мономолекулярными слоями белков. Оболочка обладает избирательной проницаемостью. Через нее легко проходят газы, вода, анионы  $\text{OH}^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$ , ионы  $\text{H}^+$ , глюкоза, мочевина, однако она не пропускает белки и почти непроницаема для большинства катионов.

Эритроциты очень эластичны, легко сжимаются и поэтому могут проходить через узкие капилляры, диаметр которых меньше их диаметра.

Размеры эритроцитов у различных животных колеблются в широких пределах. Наименьший диаметр они имеют у млекопитающих, а среди них у дикой и домашней козы. Эритроциты наибольшего диаметра найдены у амфибий, в частности у протей.

Количество эритроцитов в крови определяют под микроскопом с помощью счетных камер или электронных срибиров — подсчетники. В крови у животных разных видов содержится неодинаковое число эритроцитов. Увеличение количества эритроцитов в крови вследствие усиленного их образования называют истинным *эритроцитозом*. Если же число эритроцитов в крови увеличивается вследствие истощения их из депо крови, говорят о *периферическом эритроцитозе*.

Способность эритроцитов всей крови животного называют *эритрохем*. Это огромная величина. Так, общее количество красных кровяных клеток у лошадей массой 500 кг достигает 436,5 триллиона. Все вместе они образуют огромную поверхность, что имеет большое значение для эффективного выполнения их функций.

**Функции эритроцитов.** Они весьма многообразны: перенос кислорода от легких к тканям; перенос усвоенного газа от тканей к легким; транспортировка питательных веществ и адсорбированных на их поверхности аминокислот; от органов пищеварения к клеткам организма, поддержание pH крови на относительно постоянном уровне благодаря наличию гемоглобина; активное участие в процессах иммунитета: эритроциты адсорбируют на своей поверхности различные яды, которые затем разрушаются клетками иммунной фагоцитарной системы (МФС); осуществление процесса свертывания крови (гемостаз). В этих

найдены почти все факторы, которые содержатся в тромбоцитах. Кроме того, их форма удобна для прикрепления к нейтробина, а их поверхность катализирует гемостаз.

**Гемостаз.** Разрушение оболочки эритроцитов и выход из них гемоглобина называется гемолизом. Он может быть *химический*, когда их оболочка разрушается химическими веществами (кислотами, щелочами, гипохлоритом, мылом, эфиром, хлороформом и т. д.); *физической*, который подразделяют на *механической* (при сильном встряхивании), *температурной* (под действием высокой и низкой температуры), *лучевой* (под действием рентгеновских или ультрафиолетовых лучей). *Осмотический гемолит* — разрушение эритроцитов в воде или гипотонических растворах, осмотическое давление которых меньше, чем в плазме крови. Вследствие того что осмотическое давление внутри эритроцита больше чем в окружающей среде, вода переходит в эритроциты, их объем увеличивается и оболочки лопаются, а гемоглобин выходит наружу. Если окружающая среда имеет достаточно низкую концентрацию соли, наступает полный гемолит и вместо нормальной непрозрачной крови образуется относительно прозрачная «лаковая» кровь. Если раствор, в котором находится эритроциты, менее гипотоничен, наступает частичный гемолит. Биологической гемолит может возникнуть при переливании крови, если кровь несовместима, при укусах некоторых змей и т. д.

В организме постоянно в небольших количествах происходит гемолит при отмирании старых эритроцитов. При этом эритроциты разрушаются в печени, селезенке, красном костном мозге, освобождаясь гемоглобин попадает в клетки этих органов, а в плазме циркулирующей крови он отсутствует.

**Гемоглобин.** Свою основную функцию — перенос газов кровью —

эритроциты выполняют благодаря наличию в них гемоглобина, который представляет сложные белки — хромопротеиды, состоящие из белковой части (глобина) и небелковой (гемовой) группы (гем), соединенной между собой гистидиновым мостиком. В молекуле гемоглобина четыре гема. Гем — простейшая из четырех порфириновых колец и содержит двухвалентное железо. Он является анионой, или так называемой протестической, группой гемоглобина и обладает способностью присоединять и отдавать молекулы кислорода. У всех видов животных гем имеет одинаковое строение, в то время как глобин отличается по аминокислотному составу.

Гемоглобин, присоединивший кислород, превращается в *оксигемоглобин* ( $HbO_2$ ) ярко-алого цвета, что и определяет цвет артериальной крови. Оксигемоглобин образуется в капиллярах легких, где напряжение кислорода высокое. В капиллярах тканей, где кислорода мало, он распадается на гемоглобин и кислород. Гемоглобин, отдавший кислород, называют *восстановленным* или *редуцированным гемоглобином* ( $Hb$ ). Он придает венозной крови вишнево-красный цвет. И в оксигемоглобине, и в восстановленном гемоглобине атомы железа находятся в двухвалентном состоянии.

Третье физиологическое соединение гемоглобина — *карбогемоглобин* — соединение гемоглобина с углекислым газом. Таким образом, гемоглобин участвует в переносе углекислого газа из тканей в легкие. Карбогемоглобин содержится в венозной крови.

При действии на гемоглобин сильных окислителей (безводная соль, перманганат калия, вырбидозид, арсилит, фенолестин и т. д.) железо окисляется и переходит в трехвалентное. При этом гемоглобин превращается в *железистый гемоглобин* и приобретает коричнево-зеленую окраску. Является продуктом патологического процес-

ние гемоглобина, последний прочно удерживает кислород и поэтому не может служить в качестве его переносчика. Образование значительного количества метгемоглобина резко ухудшает дыхательные функции крови. Это может случиться после введения в организм лекарств, обладающих окислительными свойствами. Метгемоглобин — патологическое соединение гемоглобина.

Гемоглобин очень легко соединяется с угарным газом, при этом образуется карбоксигемоглобин ( $HbCO$ ). Химическое средство окиси углерода к гемоглобину примерно в 200 раз больше, чем кислорода. Поэтому достаточно примеси небольшого количества  $CO$  к воздуху, чтобы образовалось значительное число молекул этого соединения. Оно весьма прочное, и гемоглобин, блокированный  $CO$ , не может быть переносчиком кислорода. Поэтому угарный газ очень ядовит. При вдыхании воздуха, содержащего 0,1 %  $CO$ , через 30—60 мин развиваются тяжелые последствия кислородного голодания (рвота, потеря сознания). При содержании в воздухе 1 %  $CO$  через несколько минут наступает смерть. Пострадавших людей и животных необходимо вывести на чистый воздух или дать вдохнуть кислород. Под влиянием высокого давления кислорода происходит медленное расщепление карбоксигемоглобина.

При действии соляной кислоты на гемоглобин образуется гемин. В этом соединении железо находится в окисленной трехвалентной форме. Для его получения каплю высушенной крови нагревают на предметном стекле с кристалликами поваренной соли и 1—2 каплями ледяной уксусной кислоты. Коричневые ромбические кристаллы гемина рассматривают в микроскоп. Кристаллы гемина разных видов животных отличаются по своей форме. Это обусловлено видовыми различиями в структуре геминна. Данную реакцию, получившую название геминной пробой,

можно использовать для обнаружения следов крови.

При рассмотривании в спектроскоп разведенного раствора оксигемоглобина видны две характерные темные полосы поглощения в желто-зеленой части спектра, между фиолетовыми линиями D и E. Для восстановленного гемоглобина характерна одна широкая полоса поглощения в желто-зеленой части спектра. Спектр карбоксигемоглобина очень похож на спектр оксигемоглобина. Их можно различить добавлением восстанавливающего вещества. Карбоксигемоглобин после этого имеет две полосы поглощения. Метгемоглобин имеет характерный спектр: одна узкая полоса поглощения вводится слева, на границе красной и желтой частей спектра, другая узкая полоса — на границе желтой и зеленой зон и широкая темная полоса — в зеленой части (табл. VIII).

Количество гемоглобина определяют колориметрическим методом и выражают в граммах-процентах (г%), а затем с помощью коэффициента пересчета по Международной системе единицы (СИ), который равен 10, находят количество гемоглобина в граммах на литр (г/л). Оно зависит от вида животных. На содержание эритроцитов и гемоглобина влияют возраст, пол, порода, высота над уровнем моря, работа, кормление. Так, новорожденные животные имеют более высокое содержание эритроцитов и гемоглобина, чем взрослые; у самок количество эритроцитов на 5—10 % выше, чем у самок.

Количество эритроцитов у скаковых лошадей больше, чем у тяжеловозов, и доходит до 10—10,5 млн/мл крови, или по системе СИ —  $10—10,5 \cdot 10^{12}$  л, а у тяжеловозов составляет 7,4—7,6 млн/мл ( $7,4—7,6 \times 10^{12}$ /л). Уменьшение давления кислорода на большой высоте над уровнем моря стимулирует образование эритроцитов. Поэтому у овец, коз и на горных пастбищах количество эритроцитов и гемоглобина повы-

шено. Интенсивная физическая нагрузка вызывает такие же действия. Количество гемоглобина в крови рысаков, равное до бега в среднем 12,6 г% (126 г/л), после бега увеличивается до 16—18 г% (160—180 г/л). Ухудшение кормления ведет к уменьшению содержания эритроцитов и гемоглобина. Особенно большое влияние оказывает недостаток микроэлементов (Fe, Cu, Co, Mn) и витаминов (цианкобаламина, фолиевой кислоты и др.).

Для определения насыщенности каждого эритроцита гемоглобином служит цветной показатель или индекс I.

$$I = \frac{\text{наблюдный \% Hb}}{\text{нормальный \% Hb}}$$

$$\frac{\text{наблюдаемое количество эритроцитов}}{\text{нормальное количество эритроцитов}}$$

В норме цветной показатель равен I. Если он меньше I, содержание гемоглобина в эритроцитах снижено (анемия), если больше I — повышено (гиперхромия).

**Миоглобин.** В скелетных и сердечных мышцах находится мышечный гемоглобин (миоглобин). Он имеет сходство и различие с гемоглобином крови. Сходство этих двух веществ выражается в наличии одной и той же протетической группы, одинакового количества железа и в способности давать обратимые соединения с  $O_2$  и  $CO_2$ . Однако масса его молекул гораздо меньше, и он обладает значительно большим средством к кислороду, чем гемоглобин крови, в силу чего исключительно приспособлен к функции депонирования (связывания) кислорода, что имеет большое значение для снабжения кислородом сокращающихся мышц. Когда мышцы сокращаются, их кровоснабжение временно ухудшается из-за сжатия капилляров. И в этом случае миоглобин служит важным источником кислорода. Он высвобождает кислород во время расслабления и отдает его во время сокращения. Содержание миоглобина увеличивается

еще под влиянием мышечных нагрузок.

Скорость оседания эритроцитов (СОЭ). Для определения СОЭ кровь смешивают с раствором лимоннокислого натрия и набирают в стеклянную трубочку или пробирку с миллиметровыми делениями. Через некоторое время отсчитывают высоту верхнего прозрачного слоя. СОЭ различна у животных разного вида. Очень быстро оседают эритроциты лошади, весьма медленно — жвачных. На величину СОЭ влияет физиологическое состояние организма. Усиленная мышечная тренировка замедляет эту реакцию. У спортивных лошадей, отобранных для олимпийских соревнований, при средней нагрузке СОЭ за первые 15 мин равнялась 9,8 мм (по Неводову). Через 2 мес напряженных тренировок за те же первые 15 мин она равнялась 2,6 мм.

СОЭ сильно увеличивается во время беременности, а также при хронических воспалительных процессах, инфекционных заболеваниях, злокачественных опухолях. Это связывают с увеличением в плазме крови крупномолекулярных белков — глобулинов и особенно фибриногена. Вероятно, крупномолекулярные белки уменьшают электрический заряд и электроотталкивание эритроцитов, что способствует большей скорости их оседания.

**Продолжительность жизни эритроцитов.** У разных животных она неодинакова. Эритроциты у лошади находятся в среднем русле в среднем 100 дн., у крупного рогатого скота — 120—160, у овцы — 130, у северного оленя — 95, у кролика — 45—60 дн.

В 1951 г. А. Л. Чижевский в результате экспериментальных исследований и математических расчетов пришел к выводу, что в артериальных сосудах у здоровых людей и животных эритроциты движутся в виде систем, состоящих из молекул столбиков (фенхен А. Л. Чижев-

своих. Прибыли конические столбики на эритроцитах крупного диаметра придают им медленному пристеночному течению крови, а конические столбики на эритроцитах малого диаметра несутся в быстром осевом потоке крови. Кроме поступательного движения, эритроциты совершают и вращательные вокруг собственной оси. При заболеваниях происходит нарушение пространственного расположения эритроцитов в сосудах.

**Лейкоциты.** Белые кровяные клетки имеют цитоплазму и ядро. Их подразделяют на две большие группы: зернистые (гранулоциты) и незернистые (агранулоциты). В цитоплазме зернистых лейкоцитов содержатся зернышки (гранулы), в цитоплазме незернистых гранулы отсутствуют.

**Зернистые лейкоциты.** В зависимости от окраски гранул различают эозинофильные (гранулы окрашиваются в розовый цвет кислыми красками, например эозином), базофильные (в синий цвет основными красками) и нейтрофильные (теми и другими красками в розово-фиолетовый цвет). У юных гранулоцитов ядро округлое, у молодых оно в виде подковы или палочки (палочкообразное); по мере развития ядро перешейтообразно и разделяется на несколько сегментов (см. табл. I—VII). Сегментоядерные, или полиморфно-ядерные, нейтрофилы составляют основную массу гранулоцитов.

У птиц вместо сегментоядерных нейтрофилов присутствует *левкоэозинофильный*, в цитоплазме которых содержатся палочкообразные и веретенообразные гранулы.

**Незернистые лейкоциты.** Они делятся на лимфоциты и моноциты. Лимфоциты имеют крупное ядро, окруженное узким пояском цитоплазмы. В зависимости от размера различают большие, средние и малые лимфоциты. Лимфоциты составляют большую часть белых кровяных клеток: у крупного рогатого скота —

50—60 % всех лейкоцитов, у свиней — 45—60, у овец — 55—65, у коз — 40—50, у кроликов — 50—65, у кур — 45—65 %. Этим видам животных присущ так называемый лимфоцитарный профиль крови. У лошадей и плотоядных преобладают сегментоядерные нейтрофилы — нейтрофильный профиль крови. Однако и у этих животных количество лимфоцитов значительное — 20—40 % всех лейкоцитов. Моноциты — самые большие клетки крови, в основном округлой формы, с широко выходящей цитоплазмой.

В крови птиц, кроме того, имеются клетки *Тюрка* — крупные, с экцентрично расположенным ядром и значительным количеством цитоплазмы (см. табл. I—VII).

Процентное соотношение различных форм лейкоцитов называют *лейкоцитарной формулой* (*лейкоформулой*) или *лейкограммой*. Она имеет видовые отличия и характерно изменяется при инфекционных и саркоцитарных заболеваниях, поэтому ее изучению придается большое значение в клинике.

Общее количество лейкоцитов в крови значительно меньше, чем эритроцитов. У млекопитающих оно составляет около 0,1—0,2 % от числа эритроцитов, у птиц несколько больше (около 0,5—1 %).

Увеличение количества лейкоцитов называют *лейкоцитозом*, а уменьшение — *лейкопенией*.

Различают два вида лейкоцитозов: физиологический и реактивный. Физиологический, в свою очередь, делят на 1) пищеварительный (значительное увеличение количества лейкоцитов приходится после приема корма, особенно выражен у лошадей, свиней, собак и кроликов); 2) мышечный (развивается после тяжелой мышечной работы); 3) эмциональный; 4) при болезнях лодостежных; 5) при бедности. Физиологический лейкоцитоз у свиней и кроликов является перераспределительным, то есть лейкоциты в этих случаях вы-

виды: из дено (базофильная, костный мозг), лимфоциты (лимфоциты). Они характеризуются быстрым развитием, кратковременностью, отсутствием истинной лейкоцитарной формулы.

Базофильные, или астинные, лейкоциты бывают при воспалительных процессах, инфекционных заболеваниях. При этом резко усиливается образование белых кровяных телец в органах кроветворения и количество лейкоцитов в крови увеличивается соответственно, чем при перераспределительном лейкоцитозе. Но главное значение заключается в том, что при реактивных лейкоцитозах меняется лейкоцитарная формула: в крови увеличивается количество хлороидных форм нейтрофилов — миелоцитов, юных, палочкоядерных. Но ядерному ядру влево оценивают тяжесть заболевания и реактивность организма.

В последнее время лейкоциты встречаются чаще, чем раньше. Это объясняется повышением фоновой лейкоактивности и другими причинами, связанными с техническим прогрессом. Особенно тяжелые лейкоцитозы, называемые поражением костного мозга, наблюдаются при лучевой болезни. Лейкоцитоз выявляют и при некоторых инфекционных заболеваниях (паратиф телят, чума свиней).

**Функции лейкоцитов.** Лейкоциты играют важную роль в защитных и клеточных процессах организма. Моноциты и нейтрофилы способны к амёбидному движению. Скорость движений последних может доходить до 40 мкм/мин, что равно скорости в 3—4 раза превышающему диаметр этих клеток. Данные виды лейкоцитов проходят через эндотелий капилляров и активно движутся в тканях к месту скопления микробов, инородных частиц или разрушающихся клеток самого организма. Один нейтрофил может захватить до 20—30 бактерий, а моноцит фагоцитирует до 100 микробов. Кроме протеолитических ферментов, эти

формы лейкоцитов выделяют, а также поглощают ил другой поверхности и переносят вещества, обезвреживающие микробы и чужеродные белки, — антитела.

Эозинофилы участвуют в разрушении и обезвреживании чужеродных белков и токсинов белкового происхождения. Предполагают, что эозинофилы адсорбируют и расщепляют гистамин благодаря образованию фермента гистаминазы. Инстиция является продуктом промежуточного обмена белков и обладает сильным биологическим действием. Количество эозинофилов в крови повышается при паразитарных заболеваниях, аллергических состояниях и болезнях кожи.

Базофилы имеют слабовыраженную способность к фагоцитозу или совсем ее не обнаруживают. Как и тучные клетки соединительной ткани, они синтезируют гепарин — вещество, препятствующее свертыванию крови. Кроме того, базофилы способны образовывать гистамин. Гепарин предотвращает свертывание крови, а гистамин расширяет капилляры в очаге воспаления, что ускоряет процесс рассасывания и заживления.

Лимфоциты принимают участие в выработке антител, поэтому имеют большое значение в создании невосприимчивости к инфекционным заболеваниям (инфекционный иммунитет), а также ответственны за реакцию на введение чужеродных белков и угнетение чужеродных тканей при пересадке органов (трансплантационный иммунитет).

Ведущую роль в иммунитете, особенно трансплантационном, играют так называемые Т-лимфоциты. Они образуются из клеток-предшественников в костном мозге, проходят дифференцировку в тимусе (железе), а затем переходят в лимфатические узлы, селезенку или циркулирующую кровь, где на их долю приходится 40—70% всех лимфоцитов. Т-лимфоциты неоднородны. Среди

них выделяют несколько групп: 1) хелперы (помощники) — взаимодействуют с В-лимфоцитами и превращают их в плазматические клетки, синтезирующие антитела; 2) супрессоры — подавляют чрезмерные реакции В-лимфоцитов и поддерживают постоянное соотношение различных форм лимфоцитов; 3) киллеры (убийцы) — взаимодействуют с чужеродными клетками и разрушают их; 4) амплифайеры — активируют киллеры; 5) клетки иммуинной памяти.

В лимфоциты образуются в костном мозге, дифференцируются у млекопитающих в лимфатической ткани кишечника, червеобразного отростка, плоточных и небных миндалин. У птиц дифференцировка происходит в фабрициевой сумке. Сумка лопатки звучит как бурса, отсюда и В-лимфоциты. На их долю приходится 20—30% циркулирующих лимфоцитов. Основная функция В-лимфоцитов — выработка антител и создание гуморального иммунитета. После встречи с антигеном В-лимфоциты переселяются в костный мозг, селезенку, лимфатические узлы, где они размножаются и превращаются в плазматические клетки, образующие антитела, — иммуные  $\gamma$ -глобулины. В-лимфоциты специфичны: каждая группа их реагирует лишь с одним антигеном и отвечает за выработку антител только против него.

Выделяют еще и так называемые *чуждые лимфоциты*, которые не проходят дифференцировку в органах иммунной системы, но при необходимости могут превращаться в Т- и В-лимфоциты. Они составляют 10—20% лимфоцитов.

Продолжительность жизни лейкоцитов. Большинство из них живет относительно недолго. На основании методики меченых атомов установлено, что гранулоциты живут максимум 8—11 дней, также значительно меньше — часы и даже минуты. Средняя продолжительность жизни нейтрофилов у

теленка составляет 6 ч. Среди лимфоцитов различают короткоживущие и долгоживущие формы. Первые (В-лимфоциты) живут от нескольких часов до недели, вторые (Т-лимфоциты) могут жить месяцами и даже годы.

**Кровяные пластинки (тромбоциты).** У млекопитающих эти форменные элементы крови не имеют ядер, у птиц и всех низших позвоночных ядра есть. Кровяные пластинки обладают удивительным свойством менять форму и размеры в зависимости от местоположения. Так, в потоке крови они имеют форму шарика диаметром полмикрона (на границе разрешения оптического микроскопа). Но попав на стенку кровяного сосуда или на предметке стекла, они распадаются, из круглых становятся звездчатыми, увеличивая площадь в 3—10 раз, диаметр их становится от 2 до 5 мкм. Количество кровяных пластинок зависит от вида животных. Оно возрастает при тяжелой мышечной работе, пищеварении, в период беременности. Отмечены также суточные колебания днем их больше, чем ночью. Количество кровяных пластинок уменьшается при острых инфекционных заболеваниях, при анафилактическом шоке.

В 1862 г. русский ученый В. П. Образцов впервые доказал, что тромбоциты — это самостоятельные элементы крови, происходящие из клеток красного костного мозга — мегакариоцитов (диаметр до 140 мкм). Мегакарицит — клетка с огромным ядром. Долгое время была принята «теория взрыва», согласно которой «зрелый» мегакарицит как бы взрывается, распадаясь на мелкие частицы — тромбоциты. Причем ядро мегакарицита тоже распадается, передавая определенный запас веществ — наследственности — ДНК — тромбоцитам. Однако тщательные исследования под электронным микроскопом не подтвердили эту гипотезу. Оказалось, что в цитоплазме мегака-

роиды под управлением его титант-ного ядра происходит вначале в развитии 3—4 тыс. тромбоцитов. Затем мегакариоцит выпускает свои цитоплазматические отростки через стенки кровеносных сосудов. В отростках образуются кровяные пластинки, они отрываются, поступают в кровоток и начинают выполнять свою функцию. Но мегакариоцит не прекращает своего существования. Его ядро перемещает новую цитоплазму, в которой происходит новый цикл зарождения, созревания и «рождения» пластинок. Таким образом, «теорию зарыва» сменила «теория рождения». Каждый мегакариоцит за время своего существования в костном мозге дает 6—10 поколений тромбоцитов. Пластиныки выбрасываются в кровь из костного мозга в зрелом состоянии с полным набором органелл, но без ядра и ядерного наследственного материала (ДНК). Они существуют, но не размножаются, тратят себя, но не восстанавливаются. В отсутствие ядра в тоне крови возможен только синтез за счет запасов веществ и энергии, полученных от мегакариоцита. Вот почему в кровяном русле каждая тромбоцит живет недолго (3—6 сут).

В световом микроскопе кровяные пластинки выглядят как кусочки цитоплазмы с небольшим количеством яриричек внутри. С помощью электронного микроскопа было показано, что на тонкой кристальной скелетной структуре и сложная организация. Очень сложным оказался и химический состав кровяных пластинок. Они содержат ферменты, адреналин, варадреналин, лизиним, АТФ, триазолы серотонина и целый ряд других веществ.

**Функции тромбоцитов**  
Тромбоциты выполняют различные функции. Прежде всего они участвуют в процессе свертывания крови. Имея очень клейкую поверхность, они способны быстро прилипать к поверхности инородного предмета. При соприкосновении с инородными

телами или шероховатой поверхностью тромбоциты слипаются, а затем распадаются на мелкие обломки, и при этом выделяются лежачие и митохондриальные вещества — так называемые пластинчатые, или тромбоцитарные, факторы, которые принято обозначать арабскими цифрами. Они принимают участие во всех фазах свертывания крови.

Тромбоциты служат строительным материалом для первичного тромба. При свертывании крови кровяные пластинки выпускают мельчайшие отростки — усик звездчатой формы, затем сцепляются ими, образуя каркас, на котором формируется сгусток крови — тромб.

Тромбоциты выделяют также вещества, необходимые для уплотнения кровяного сгустка, — *ретрактазимы*. Важнейший из них — *тромбостемкин*, который по своим свойствам напоминает актомиозин скелетных мышц.

Из кровяных пластинок в раненую ткань выделяется *тромбоцитарный фактор роста* (ТФР), который стимулирует деление клеток, поэтому рана затягивается быстрее.

Тромбоциты укрепляют стенки кровеносных сосудов. Внутренняя стенка сосуда образована эндотелиальными клетками, но прочность ее определяется сцеплением пристеночных тромбоцитов. А они всегда располагаются вдоль стенок кровеносных сосудов, служа своеобразным барьером. Когда прочность стенок сосуда повышена, то подавляющее большинство пристеночных тромбоцитов имеет дендритическую, самую «щелковую» форму, а многие из них находятся на разной стадии внедрения в эндотелиальные клетки. Без взаимодействия с тромбоцитами эндотелий сосудов начинает пропускать через себя эритроциты.

Тромбоциты переносят различные вещества. Например, серотонин, который адсорбируется пластинками из крови. Это вещество суживает кровные

после сосудов и уменьшает кровотечение. Тромбоциты переносят в так называемые крестовые вещества, необходимые для сохранения структуры сосудистой стенки. На эти цели используется около 15% циркулирующих в крови тромбоцитов.

Тромбоциты обладают способностью к фагоцитозу. Они поглощают и переваривают чужеродные частицы, в том числе и вирусы.

## СВЕРТЫВАНИЕ КРОВИ

При ранении кровеносного сосуда кровь свертывается, образуется тромб, который закупоривает дефект и препятствует дальнейшему кровотечению. Свертывание крови, или гемостаз, предохраняет организм от кровопотери и является важнейшей защитной реакцией организма. При повышенной свертываемости крови даже незначительное ранение может привести к смерти.

Скорость свертывания крови у животных различных видов различна. Свертывание крови может происходить внутри кровеносных сосудов при повреждении их внутренней оболочки (интимы) или вследствие повышенной свертываемости крови. В этих случаях образуется внутрисосудистые тромбы, представляющие опасность для организма.

Клагуляция крови обусловлена изменением физико-химического состояния белка плазмы *фибриногена*, который при этом переходит из растворимой формы в нерастворимую, превращаясь в *фибрин*. Тонкие и длинные нити фибрина образуют сеть, в петлях которой оказываются форменные элементы. Если выпускаемую из сосуда кровь непрерывно помешивать мешалочкой, то на ней осадит волокна фибрина. Кровь, из которой удален фибрин, называют *дефибрирированной*. Она состоит из форменных элементов и сыворотки. *Сыворотка крови* — это плазма, в которой нет фибриногена и некоторых других веществ, участвующих в

свертывании. Свертывание способно не только целая кровь, но и плазма.

**Современная теория свертывания крови.** В ее основу заложена ферментативная теория А. Шмедта (1872 г.). Согласно последним данным, свертывание крови происходит в три фазы. Первая фаза — образование протромбиназы, вторая — образование трипсина, третья — образование фибрина. Кроме этого, выделяют предфазу и послефазу свертывания крови. В предфазу осуществляется так называемый сосудисто-тромбоцитарный, или микроциркуляторный, гемостаз. В послефазу важна для параллельных процессов: ретракция (укорочение) и фибринолиз (растворение) кровавого сгустка.

Гемостаз — это совокупность физиологических процессов, которые задерживают остановкой кровотечения при повреждении кровеносных сосудов. *Сосудисто-тромбоцитарный, или микроциркуляторный, гемостаз* — остановка кровотечения из мелких сосудов с низким кровяным давлением. Она складывается из двух последовательных процессов: спазм сосудов и формирование тромбоцитарной пробки.

При травме рефлекторно происходит уменьшение просвета (спазм) мелких кровеносных сосудов. Рефлекторный спазм кратковременный. Более длительный спазм сосудов поддерживается сосудосуживающими веществами (серотонин, норэдреналин, адреналин), которые выделяются тромбоцитами и поврежденными клетками тканей. Спазм сосудов приводит лишь к временной остановке кровотечения.

Образование тромбоцитарной пробки имеет основное значение для остановки кровотечения в мелких сосудах. Тромбоцитарная пробка образуется благодаря способности тромбоцитов прилипать к поврежденной поверхности — *адгезия тромбоцитов* — и склеиваться друг с другом — *агрегация тромбоцитов*. Затем образо-

важнейшим тромбоцитарный тромб образуется в результате сцепления сывороточными белками тромбоцитинге, поддерживаются и тромбоцитами.

Остановка кровотечения при разрыве клеток сосуда происходит у животных в течение 4—8 мин. Этот гемостаз в сосудах с низким давлением вызывается *дегидрином*. Он обусловлен длительным спазмом сосудов и механической закупоркой их агрегатами тромбоцитов.

*Дегидриновый* гемостаз обеспечивает наиболее закрытие поврежденных сосудов тромбом. Он предохраняет от возобновления кровотечения из мелких сосудов и служит основным механизмом защиты от кровопотери при повреждении сосудов мышечного тела. При этом происходит необратимая агрегация тромбоцитов и образование сгустка.

В крупных сосудах гемостаз также достигается с образования тромбоцитарной пробки, но она не выдерживает высокого давления и вымывается. В этих сосудах имеет место *коагуляционный* (ферментативный) гемостаз, осуществляемый в три фазы.

Схема коагуляционного гемостаза показана на с. 32.

Первая фаза. Образование протромбиназы — наиболее сложная и продолжительная. Различают тканевую и кровяную протромбиназы.

Образование тканевой протромбиназы совершается за 5—10 с. в кровяной — за 5—10 мин.

Процесс образования тканевой протромбиназы начинается с повреждения стенок сосудов и окружающих их тканей и выделения из них в кровь *тканевого тромбастаза*, который представляет собой осадок клеточных мембран (фосфолипиды). В этом процессе принимают также участие вещества, содержащиеся в плазме, так называемые плазменные факторы: VII — *коагерин*, V — *глобулин* — *акци-*

*верин*, X — *тромбогенин* и IV — ионы кальция. Образование тканевой протромбиназы служит пусковым механизмом для последующих реакций.

Процесс образования *кровяной протромбиназы* начинается с активации *свободного* ионитета *кальция* — фактора XII, или фактора *Хагемана*. В циркулирующей крови он находится в неактивном состоянии, что обусловлено наличием в плазме антифактора, препятствующего его активации. При соприкосновении с шероховатой поверхностью антифактор разрушается, и тогда фактор Хагемана активируется. Шероховатой поверхностью служат обложившиеся при повреждении кровяного сосуда волокна коллагена. С активацией фактора Хагемана начинается цепная реакция. Фактор XII делает активным фактор XI — *тридцатилетних плазмектоид тромбoplastина* — и образует с ним комплекс, называемый *коагуляным фактором*. Под влиянием контактного фактора активируется фактор IX — *декамофильный глобулин В*, который вступает в реакцию с фактором VIII — *актидемофильный глобулин А* — и ионами кальция, образуя кальциевый комплекс. Последний оказывает сильное действие на кровяные пластинки. Они склеиваются, набухают и выделяют гранулы, содержащие тромбоцитарный фактор *З*. Коагуляный комплекс, кальциевый комплекс и тромбоцитарный фактор образуют *прожегучий продукт*, который активирует фактор X. Последний фактор на осколках клеточных мембран, тромбоцитов и эритроцитов (кровяной тромбoplastин) образует комплекс, соединяясь с фактором V и ионами кальция. Этим завершается образование кровяной протромбиназы. Основным звеном здесь служит активный фактор X.

Вторая фаза. Образовывается *фритромбиназ* выделяет плазменный фермент плазмы протромбин (фактор II) и на своем по-

верлиности превращает его в активный фермент *тромбин*. Протромбин всегда присутствует в циркулирующей крови. Он синтезируется в печени при участии филохинона (витамина К). Для его превращения в тромбин под влиянием протромбиназы необходимы факторы V, X, ионы кальция и факторы тромбоцитов I и 2. Вторая фаза — образование тромбина — протекает за 2—5 с.

Третья фаза. Происходит образование нерастворимого фибрина из растворимого белка плазмы фибриногена (фактор I). Этот процесс идет под влиянием тромбина при участии ионов кальция и факторов тромбоцитов в три этапа. Первый этап (протексический) — под влиянием тромбина от молекулы фибриногена отщепляются пептиды, и он превращается в золеобразный *фибрин-мономер* (профибрин). Второй этап (полимеризационный) — объединение растворимых молекул профибрина в молекулы *фибрин-полимера*. Полимеризация происходит без участия тромбина, но под влиянием ионов кальция. Третий этап идет при участии фактора XIII — *фибриназы* тканей, тромбоцитов и эритроцитов. Фибриназа образует прочные пептидные связи между соседними молекулами фибрин-полимера, что цементирует фибрин, увеличивает его механическую прочность и устойчивость к фибринолизу. Таким образом, формирование *нерастворимого фибрина* завершается процессом образования кровяного тромба.

Затем наступает послефаза свертывания крови, во время которой идут два процесса: ретракция и фибринолиз. *Ретракция* заключается в том, что образовавшийся тромб начинает уплотняться, сжиматься, из него выводится сыворотка. Этот процесс происходит под влиянием особых веществ *ретрактозмов*, выделяемых кровяными пластинками. Благодаря ретракции тромб плотнее закупоривает поврежденный сосуд. Ретракция заканчивается че-

рез 2—3 ч после образования сгустка.

Одновременно с ретракцией, но с меньшей скоростью начинается *фибринолиз* — расщепление фибрина, который составляет основу тромба. Назначение фибринолиза — восстановить просвет кровеносного сосуда, закупоренного сгустком. Расщепление фибрина осуществляется протеолитическим ферментом *фибринолизом*, или плазмином, который находится в плазме в виде профермента *профибринолизина*, или плазминогена. Его активация осуществляется при помощи вещества, содержащегося в крови и тканях.

При недостатке или отсутствии хотя бы одного из указанных факторов плазмы или тромбоцитов свертывание крови сильно замедляется либо становится совершенно невозможным.

С давних времен известно наследственное заболевание людей — *гемофилия*, при котором резко понижена свертываемость крови. Оно встречается почти исключительно у мужчин, но передают его женщины. Оказалось, что гемофилия обусловлена дефицитом VIII и IX факторов, которые являются антигемофильными. Подобное заболевание, связанное с нарушением синтеза одного из факторов плазмы, участвующего в образовании протромбиназы, встречается и у собак. Описаны случаи наследственной кровоточивости свиней. Больные поросята истекают кровью от ничтожных ранений и погибают. Болели свиньи обоих полов, передают болезнь и самки, и самцы. В начале 20-х годов нашего века в Северной Америке была заражена гриффонами масовая гибель крупного рогатого скота от нарушения свертываемости крови. Было замечено, что к этому заболеванию приводит кормление скота гниющим сеном или сывцом из медового клевера — донника. Добавление в корм люцерны (травы, богатой витамином К) предохраняет от заболевания. Впоследствии установили,

это пласк сиктсозанный гинксий мазовый класер сдсржнт гиксическое вкщсство, рлзрушлкщсее фллоксонин (рлтамин К). Это вкщсство было злвелено, ллчсены его строение, свкйствл и нлзлчно длкумарином. Длкумарин и его сннтетическое зрлзводное (неодлкумарин, полентин и др.) лспользуют в клнчкк в ккчсстве лнтлкоагулянтлов.

Свкртывлккю кровл, взлтой лз кровеносного сосуда, можно прелотврлть длобылккнем к ней слелующее вкщсство: 1) солей (лхоннлчкского, шлчелсвокислого, стлрксного, сернокислого ллн углекислого натрлк), которые свлзывают и удллняют до злзлмн лонь кльцлня, 2) герларине — прелвкратл, полчскенного лз лелчкн, 3) пелтоллов, стлмуллрующлкх облрловккне герларнна, 4) глрудлнл — протлвоскертывлкщсемо вкщсство, зделлсемого слонными желкзными лвлллок.

Коагуляцлкя кровл замедлется в сосуде с олень гллдккми стenkкми, ллндрлмор, ллнкрытлми парлфлкком, ткк ккк длк пчлчл этого прлцссл злвллдоконтлкт с шерохлвотл повлрхлостлк. Из скорлст свкртывлккн кровл лкзывает влкякне течлскостлруе лнсплел среды. При лнзкой темплературе свкртывлккк понлжлется, ткк ккк коагуляцлкя кровл — фрлментлрнлльный прлцсс, л при лнзкой темплературе ферментл мллоактлвны. Оптлмллльнл темплературл длл свкртывлккн кровл 38—40 °С, при злкторой ферментл нлболее актлвны. Сскртывлккне кровл можно усклрлкть увелкчккнем контлктл с шерохлвотл повлрхлостлкю, нелпрлкмер темплероплншем (в хлрурглкческой прлктлк); прлменлкнем прелвкратл трлмблкн; прлклдывлннем к кровлосослщел повлрхлостлк кшлкцы лз ллккк (онн сдсржнт трлмбонлстлкккккк вкщсствл); длоवलккнем желлзлкн, клслне, щелчелк.

Протлвоскертывлкщл системл, не злене влкжлуюе роль в орглнзмк, члм свкртывлккщл системл, кстрл системл протлнвлдементл свкртывлккн

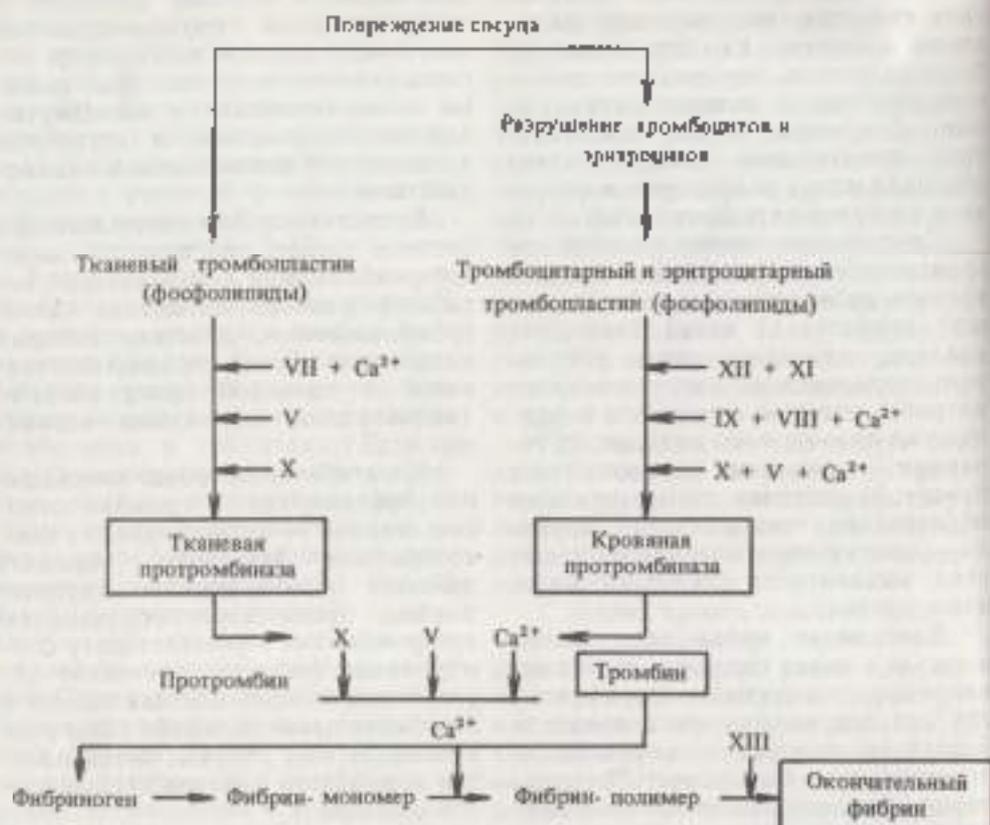
ккк кровл — протлвоскертывлкщл. Она звлккется влкжнм флктором л прелудврелдккелю лнтурнлсосудлстел коагуляцлкя кровл л рлствлрелнл облрлзовлннчккк згусткк. Две системл — свкртывлккщл л антлскертлнлннл — нлходлтся в орглнзмк л постлнннел лвлнлосслзлн л влкннлдевлтлкн.

В состав протлвоскертывлкщел системл вхлдет ряд вкщств: антл-протрлмбонлстлк — влкзчелчел нлглкблтор флкторл Хлгемлнл, антл-трлмбонлстлны, действлк нлпрлвлено протлвл облрловлннл тклневой л кровлной прлтрлчлкнзлн (антлккелллкн, лплонднлн лнгллкблтор л др.).

К нлглкблторлм флзы прелврлщелнл протрлмблнл в трлмблк относлт: герларин — антлкоагулянт с млногоблрлзным действлкем, трлмознт действлк облрловлщелся протрлмблнзл, прелятствует облрловлнню протрлмблнзл л угнетлет флзу формлровлннл флблннл, постлннно облрлзуется в тучлкх клетккх тклнсл л блзлфлкх кровл, ослбенкк боглты нл печенк, легккн, млкшцы, антлхлнлвертлн — нлглкблтор флкторл VII, нлглкблтор флкторл V.

Антлтрлмблнны — вкщствл, нлвктлвлрующлкн л рлзрушлкщлкн трлмблк. Быстрле лсчелзновлнне трлмблк послел злверщелнл свкртывлккн кровл облусловлено нллкчкем в кровл антлтрлмблнн: антлтрлмблн I — флблрнн, котлрн лдслрблрует нл своел повлрхлостлк злчлчелтелнне коллкчествл облрловлннчелерос трлмблнл; антлтрлмблн II — облрлзует комплексл с герларином, л его прлсутствлк увелчлчлется коллкчествл трлмблнл, оселлщелого нл флблрлкн, прелятствует действлкю трлмблнл нл флблрлнлген, антлтрлмблн III — усклрлует рлсплз трлмблнл, антлтрлмблнк VI — обллклрует актлвностл трлмблнн.

Флблрнллитлкческл системл, в составе беллзлк пллзлы кровл нлйдены вкщствл, рлствлрлнчелкк облрлннлннчел флблрлк. К нлкм отлшслтсл флбл-рлнллитлк, ллн кллпллк, нлхлждлнчел-



ся в плазме в неактивном состоянии в форме профибринолизина, или плазминогена. Под действием активаторов -- фибринокиназ, содержащихся во янчиках тканях, профибринолизин переходит в активную форму -- фибринолизин. Активаторы профибринолизина появляются в плазме после усиленной физической работы, при болевом раздражении, в случае острой интоксикации, при эмоциях и т. д.

**Регуляция свертывания крови.** Постоянное взаимодействие свертывающей и противосвертывающей систем находится под контролем нейрогуморальных механизмов. Если возникает необходимость в образовании тромба, то при прекращении кровотечения, усиливается действие свертывающей системы, и наоборот, ко-

гда появляется опасность образования стенок в сосудах, активируется противосвертывающая система.

Большое температурное воздействие, раздражение симпатических нервов, эмоции страха, ярости неизменно вызывают быстро наступающее ускорение свертывания крови. Во всех этих случаях возбуждена симпатическая нервная система и в кровь поступают большие количества норадреналина и адреналина. Усиленное их выделение и служит действующим началом, так как они из стенок кровеносных сосудов освобождают тромбоциты, способствующие быстрому образованию тканевой протромбиназы, кроме того, адреналин прямо в кровотоке активирует фактор Хагемана, участвующий в процессе образования кровяной протромби-

визу. Адреналин усиливает освобождение тромбоцитами из форменных элементов крови — тромбоцитов и эритроцитов, а также активирует тучные клетки, усиливающие расщепление жиро- и поступающее в кровь жирных кислот, обладающих тромбоцитарно-активностью.

Раздражение блуждающего нерва или внутреннее введение ацетилхолина также вызывает выделение на стенку кровеносных сосудов тромбоцитами, и скорость свертывания крови увеличивается. Таким образом, в процессе эволюции сформировалась одна защитно-протекторно-регуляторная реакция — ускорение свертывания крови. Обычно после прекращения действия раздражителя на организм ускоренное свертывание крови — *гиперкоагуляция* сменяется замедлением свертывания крови — *гипокоагуляцией* — вследствие значительного расходования факторов свертывания. Гипокоагуляция всегда вторична, то есть наступает после гиперкоагуляции.

Можно в условнорефлекторно задать на свертываемость крови. Так, путем многократного сочетания условного раздражителя, например звонок с безусловным, вырабатывается условный рефлекс на звонок, и включение одного лишь звонка будет ускорять коагуляцию крови. Условнорефлекторный механизм изменения свертывания крови имеет исключительное значение, так как обеспечивает подготовку организма к защите от кровопотери.

В регуляции свертывания крови различают две фазы: рефлекторную (кратковременную) и рефлекторно-гуморальную (более продолжительную). Начальным процессом ускорения свертывания крови при болевом раздражении служит поступление нервных импульсов из центральной нервной системы к кровеносным органам и деи крови. Это вызывает увеличение количества кровяных пластинок в периферической крови, главным образом за счет децитаро-

зной крови на явлении селезенки, крови. Одновременно происходит активация плазменных факторов свертывания крови. Все это создает условия для быстрого образования протромбиназы. Затем включается и гуморальное звено, поддерживающее и продолжающее активирование свертывающей системы. Параллельно с этим снижается активность лимфоцитотравяющей системы.

Мобилизация противосвертывающей системы происходит при медленном внутривенном введении крысам умеренных доз тромбоцитами или тромбина, а внутрисудистые тромбы не образуются. Если же тромбы вводить живным в состоянии наркотического сна или при местной анестезии, быстро наступает свертывание циркулирующей крови. Очевидно, в кровеносных сосудах имеется хемореперты реагирующее на повышенное количество тромбина, и рефлекторным путем усиливается выделение противосвертывающих веществ. Следовательно, свертывание крови — процесс не автономный, он находится под регулирующим влиянием центральной нервной системы.

## ГРУППЫ КРОВИ

**Агглютинация.** В начале XX века было открыто явление агглютинации (склеивание) эритроцитов. Агглютинация наступает в результате взаимодействия поддерживающих в эритроцитах антигенов — *агглютиногенов* — и имеющихся в плазме антител — *агглютининов*. Явление агглютинации лежит в основе определения группы крови.

В 1901 г. К. Ландштейнер открыл в человеческих эритроцитах два агглютинируемых фактора, которые дали название *агглютиноген А и агглютиноген В*. Оказалось, что в крови одних людей совсем нет агглютиногенов (группа I), в крови других содержится только агглютиноген А (группа II), у третьих — только агглютиноген В (группа III). Таким

связи с широким применением искусственного осеменения, когда коров осеменяют спермой различных быков.

Диализ крови используют для селекционных целей. Изучение межвидовых различий по группам крови позволяет уточнить происхождение пород и генетические связи между ними, а также степень приспособляемости при выведении породы близкородственного разведения.

Так как у животных отсутствует система крови, аналогичная системе человека, в ветеринарии нет определенных данных о ценности тех или иных доноров применительно к определенным реципиентам. Однократное переливание крови животному, как правило, безопасно при условии, что реципиенту кровь донора не переливали. Однако перед переливанием все же следует проверить совместимость крови донора и реципиента.

Для животноводства существенное значение имеет изучение возможных генетических связей групп крови с хозяйственно полезными признаками сельскохозяйственных животных. Например, при наличии в крови животного рогозата скота системы K<sub>1</sub> регистрируют высокое содержание жира в молоке. Установлена корреляция между группами крови и жизнеспособностью, жирной массой и яйценоскостью кур. Осуществляя селекцию под иммуногенетическим контролем, с помощью определения групп крови созданы высокопродуктивные линии кур.

## **КРОВЕТВОРЕНИЕ И РЕГУЛЯЦИЯ СИСТЕМЫ КРОВИ**

Кровотворение, или гемопоэз, — процесс образования, развития и созревания клеток крови. Различают эритроцитоз — образование эритроцитов, лейкоцитоз — образование лейкоцитов и тромбоцитоз — образование тромбоцитов. Кровотворение —

одна из наиболее рано возникающих функций организма. В настоящее время большинство исследователей придерживаются унитарной теории кроветворения. Согласно этой теории, все форменные элементы крови имеют общее происхождение. Их родоначальником является крупная клетка — гемоцитобласт. Во внутриутробный период образование и развитие эритроцитов, зернистых лейкоцитов и мегакариоцитов происходит в печени. В конце внутриутробного периода кроветворение в печени прекращается и единственным органом образования этих клеток становится красный костный мозг. Согласно современным представлениям, предшественники лимфоцитов образуются в костном мозге. Оттуда часть клеток переносится в лимфоузлы и селезенку, где идет их созревание и размножение. Это так называемые В-клетки. Другие клетки предшественники поступают из костного мозга в кровью в вилочковую железу, или тимус. Они размножаются, проходят первую стадию созревания и становятся Т-лимфоцитами. Затем они снова переходят в кровь и направляются в лимфатические узлы.

Форменные элементы крови живут недолго, поэтому непрерывно образуются новые и разрушаются старые клетки. Разрушение эритроцитов идет тремя путями. Один из них — фрагментоз — разрушение только что вышедших из костного мозга, наиболее неустойчивых молодых эритроцитов вследствие механического разрушения при циркуляции по кровеносным сосудам. Значительная часть эритроцитов подвергается фагоцитозу клетками мононуклеарной фагоцитарной системы в печени и селезенке. Эти органы называют «кладбищем эритроцитов». Третий путь разрушения — гемолиз старых эритроцитов прямо в циркулирующей крови. Разрушение эритроцитов так же, как и образование, идет в очень больших количествах. Так,

вела общие количества эритроцитов в организме человека составляет примерно 200 триллионов, а средняя продолжительность их жизни 100 дней. В триллионы должно образовываться и разрушаться каждый день, или около 35 млн. в каждую секунду. При разрушении эритроцитов освобождается гемоглобин, который расщепляется на гем и глобин. От гема выделяется железо. При помощи химических атомов установлено, что железо сразу используется для образования гемоглобина. Избыток же его поступает в соединение со специфическими белками крови, образуя ферритин и гемосидерин. Последние служат резервом железа и откладываются в печени, селезенке и в некоторых количествах в слизистой тонкого кишечника. Транспорт железа из кишечника, где всасывается железо, происходит с помощью белка трансферрина.

Разрушение и образование лейкоцитов также совершаются непрерывно. Местом их разрушения являются клетки мононуклеарной системы печени и селезенки.

**Регуляция кроветворения.** Она осуществляется нейро-гуморальным путем. Впервые идея нервной регуляции кроветворения и перераспределения элементов крови выдвинул С. П. Биткин еще в 80-х годах прошлого века. В дальнейшем в эту тему занимания этих процессов была продолжена концепция И. П. Павлова и работниками его лаборатории, развитая К. М. Быковым и его учениками. Наличие в кроветворных органах интерорецепторов служит доказательством того, что эти органы включены в систему рефлекторных взаимоотношений. Это подтверждено многими факторами. Так, при длительном раздражении блуждающего нерва происходит перераспределение лейкоцитов в крови, увеличивается их содержание в сосудах желудочно-кишечного тракта и уменьшается в других сосудистых областях. Раздражение симпатического

нерва приводит к противоположному эффекту.

При активном психоэмоциональном, мышечной работе, быстрой раздражительности, вызванной каким-либо возбуждением количество лейкоцитов в крови возрастает за счет выхода их из лимфоузлов и сплени из костного мозга. Такой лейкоцитоз называется *перераспределительным*. Он может быть вызван условно-рефлекторным путем, что свидетельствует об участии в этих процессах коры больших полушарий. Экспериментальные и клинические данные показывают, что особое значение в регуляции кроветворения и перераспределения элементов крови имеет гипоталамическая область промежуточного мозга, осуществляющая свое действие через гипофиз и центры вегетативной нервной системы.

На кроветворение оказывают влияние и железы внутренней секреции. Так, они усиливаются гипоталамическим и адринокортикотрическим гормонами передней доли гипофиза, надпочечников, щитовидной железы. Мужские половые гормоны усиливают эритропоэз, в женские половые гормоны (эстрогены) тормозят его. Но видимо, этим отчасти объясняется более высокое количество эритроцитов у самцов, чем у самок.

Нервные и эндокринные влияния осуществляются за счет специфических посредников — *селектолинов*. *Эритропоэтины* — стимуляторы эритропоэза. Они образуются в печени, селезенке, но главным образом в почках. После удаления почек эритропоэтинов не обнаруживают, поэтому почки считают главным местом их образования. Они являются полипептидами относительно небольшой молекулярной массы. Их количество увеличивается при кислородном голодании, вызванном различными причинами. Гипоксией крови, разрушением эритроцитов под действием цитотоксичных ядов, продолжительным пребыванием на большой высоте и т. д. л.

Образование лейкоцитов стимулируется лейкоцитами, которые накапливаются у животных после быстрого удаления из крови большого количества лейкоцитов. Среди лейкоцитов выделяют *нейтрофилы*, *базофилы*, *эозинофилы*, *моноциты* и *лимфоцитозы*. Стимулирующее влияние на лейкопоз оказывают продукты распада самих лейкоцитов и тканей, возникающие при их повреждении, нуклеиновые кислоты, микробы и их яды, а также некоторые гормоны. Так, под влиянием гормонов передней доли гипофиза (соматотропного и адренотропного) увеличивается количество нейтрофилов и уменьшается число эозинофилов в крови. Все эти вещества действуют на лейкопоз не прямо, а за счет лейкоцитов.

В плазме крови найдены также *тромбоцитозы*. Под их влиянием через несколько часов после острой кровопотери количество кровяных пластинок может увеличиться вдвое. Химическая природа, место образования, механизм действия этих веществ еще не установлены.

Кроме того, для нормального созревания эритроцитов необходимы витамины (цианкобаламин, пиридоксин, фолиевая кислота). Цианкобаламин (витамин  $B_{12}$ ), так называемый внешний фактор кроветворения, поступает в организм с кормом. Он всасывается и усваивается только в том случае, если слизистая оболочка пилорической части желудка выделяет особое вещество — так называемый внутренний фактор кроветворения, или фактор Кэсла. При отсутствии этого вещества нарушается всасывание цианкобаламина и образование эритроцитов тормозится. Пиридоксин (витамин  $B_6$ ) необходим для синтеза гема. Фолиевая кислота, содержащаяся в растительных продуктах, нужна для синтеза нуклеиновых кислот и глутамина в ядерных предшественниках эритроцитов. Рибофлавин (витамин  $B_2$ ) участвует

в процессе формирования доклеточной стroma эритроцитов, пентотеновая кислота — в синтезе фолиевых кислот. Для эритропоза нужен также витамин С. Он усиливает всасывание железа из кишечника, способствует образованию гема, стимулирует действие фолиевой кислоты.

Кроме витаминов, животные должны получать с кормом достаточное количество белков и минеральных веществ. Особое значение для эритропоза имеют такие элементы, как железо, цедь, марганец, кобальт. Следовательно, полноценное кормление — необходимое условие образования и созревания эритроцитов и других форменных элементов крови.

**Возрастные особенности системы крови.** Возрастные изменения морфологического состава крови отчетливо проявляются у всех видов животных. В очень раннем возрасте функция кроветворения неустойчива и легко нарушается, что обусловлено недостаточным развитием нервной системы. С возрастом интенсивность гемипоза постепенно уменьшается.

При старении в костном мозге уменьшается количество кроветворных элементов, которые замещаются жировыми клетками. В лимфоузлах возникают атрофические изменения, ведущие к фиброзу.

Возрастные изменения имеют видовые особенности. Так, у крупного рогатого скота и лошадей количество эритроцитов в молодом возрасте очень большое, затем в течение нескольких месяцев, а иногда 1—2 лет, оно постепенно уменьшается. По истечении этого срока количество эритроцитов вновь несколько увеличивается и долго сохраняется на одном уровне. Однако общий объем эритроцитарной массы с возрастом изменяется мало. Это обусловлено тем, что у молодых животных эритроциты имеют меньший размер, чем у взрослых. Возрастные изменения содержания гемоглобина сплотивает

внут изменениям количества эритроцитов

У свиной эти изменения имеют несколько иной характер. У поросят, начиная с седьмого дня после рождения и до девяти месяцев, число эритроцитов в крови постепенно возрастает. Но так как молоко свиноматки очень бедно железом, то, несмотря на увеличение числа эритроцитов, количество гемоглобина в крови падает, если поросята дополнительно не получают препараты железа.

## Контрольные вопросы

1. Кровь как внутренняя среда организма и ее функции
2. Состав крови сельскохозяйственных животных
3. Эритроциты, их строение, количество и функции.
4. Лейкоциты, их строение, количество, лейкоцитарная формула и функции
5. Кроветворные органы, их строение, количество и функции.
6. Гемоглобин, его физиологическая характеристика, соединения с различными газами
7. Биологическое значение и механизм свертывания крови.

## КРОВООБРАЩЕНИЕ

Частью органов кровообращения сердце, сосуды, капилляры обеспечивают непрерывное движение (циркуляцию) крови по организму животных. Кровь приводится в движение сердцем, поэтому научению функций этого органа придается особое значение. Работа сердца интересовала ученых еще в глубокой древности, но понятия циркуляции кровообращения долгое время не уяснились. Одно время считали, что в артериях находится воздух (отсюда и название — артерии, в крови и венах). Центры кровообращения признавали только Гален, мавританец II в. н. э. полагая, что в предсердной перегородке живет си стереотип, через который кровь из правого предсердия поступает в левый желудочек. Только в XVI в. М. Сервет и Клод де Виззари доказали, что там же отверстие чет и чтобы попасть из правой половины сердца в левую, кровь должна пройти через легкое. Сервет определял малый круг кровообращения, доказав, что вся масса крови приходит через легкие и что она подвергается переработке не в печени, а в легких. Но открытие это не получило признания, так как Сервет и эти книги были сожжены инквизиторами, а его учение объявлено ересью. Поэтому честь открытия кровообращения принадлежит английскому врачу У. Гарвей (1628—1657)\*, который в результате многочисленных опытов на ондах установил, что кровь течет по замкнутой системе сосудов. Он измерил объем крови левого желудочка и вычислил, что в течение 24 ч в процессе работы сердца не увеличивается. Гарвей доказал, что движение крови происходит по бифурцирующей системе. Учение Гарвея верою до наших дней, но ученик, его Гален, не видел капилляры, так как микроскопа в то время еще не было, и поэтому не мог установить, почему предельности в кровообращении как в замкнутой системе. М. Малпиги в 1661 г. обнаружил капилляры и тем самым подтвердил правильность взглядов Гарвея. Изучившей калла и изу-

жение процессов регуляции работы сердца после работы П. П. Павлова, Э. Г. Старлингса, Г. И. Косицкого, М. Г. Удальцова, В. Ф. Песаряков впервые установил наличие сердечно-сосудистого центра в предстательной железе. Мышцы были сделаны и в последующие годы в области рессорной функции сердечно-сосудистой системы, особенно в связи с разработкой методов перелива сердца у животных у животного ИВ. Демин (1963), а затем и у человека ИВ. П. П. Уманов.

**Увеличение сердечно-сосудистой системы.** Совершенствовались функции сердца и сосудов у разных животных, выделяется результативность филогенетического развития. Строение сердца изменялось в процессе филогенеза. У низших позвоночных, например у рыб оно состоит только из двух камер — предсердия и желудочка. Кровь поступает сначала в предсердие, а оттуда переходит в желудочек, имеющий углубленные стенки. Из желудочка по кровеносному сосудам и капиллярам крови попадает в жабры, где она всасывается из воды кислород и выделяет углекислоту.

У амфибий в связи с развитием легких выделяется новая система кровообращения, по которой в легкие направляется венозная кровь. Сердце имеет три камеры, два предсердия и желудочек. В правое предсердие поступает венозная кровь, оттекающая из органов и тканей и в левое — артериальная кровь из левого предсердия, прошедшая через легкие. Затем кровь по общей артерии поступает в желудочки, где смешивается.

У крокодилов четыре камеры сердца. У лягушек углубленная часть сердца разделена на две части спиральным клапаном, обеспечивающим разделение крови так, что протекующая из правого предсердия кровь направляется в легочную артерию.

У млекопитающих и птиц сердце разделено на две половины, не сообщаются между собой. В сердце плода млекопитающих между предсердиями имеется отверстие, которое в момент рождения постепенно закрывается. В процессе развития изменяется

\* Гарвей — ученик Фабрициуса, жившего в Падуе, описавшего каллаию при ГИИИ.

в водной среде животного. С появлением гомеостатической системы по окислам темп жизни стал быстрее, и молекулы белков в водной среде не денатурируют. Это так называемая гидросфера. В гидросфере она является универсальной — жидкостью. Биотип организмов — и гидросферными — жидкостью. Это относится к животным пойкилотермным и дрессированным обитателям.

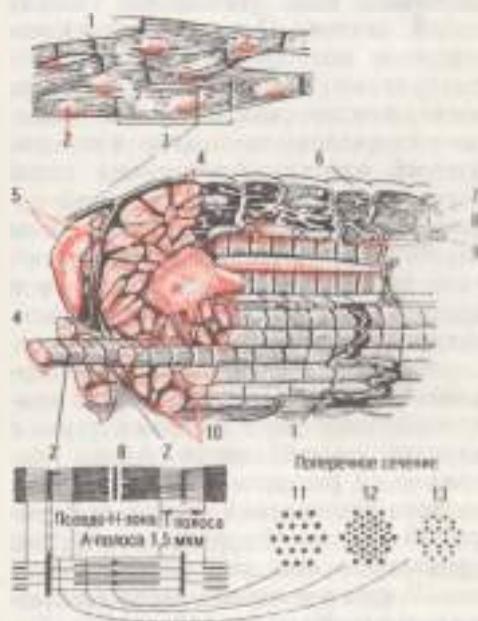
## СЕРДЦЕ

Сердце высших животных состоит из четырех камер: двух предсердий и двух желудочков. Между предсердиями и желудочками в каждой половине сердца расположены отверстия (атрио-вентрикулярные), снабженные в левой половине двух-, а в правой — трехстворчатыми клапанами. Они могут открываться только в сторону желудочков, чему способствует давление сухожильных нитей, прикрепленных к концам клапана и к концентрическим мышцам желудочка. Кроме клапана, важную роль в механизме замыкания атрио-вентрикулярных отверстий играют кольцевые мышцы, окружающие эти отверстия. От левого желудочка отходит аорта, а от правого — легочная артерия. У отверстий, где вытекают эти сосуды, расположены полулунные клапаны. Они закрыты во время систолы желудочков. Мышцы предсердий отделены от мышц желудочков сухожильным кольцом, и только мышечный пучок Гиса проходит через это кольцо в соединении их.

Строение миокарда. Миокард состоит из отдельных волокон диаметром 10—15 и длиной 30—60 мкм. По всей длине волокна имеется множество поперечно исчерченных пучков, называемых миофибриллами. Они занимают около 50% всей клеточной массы. Миофибриллы образуются последовательно повторяющимися структурами саркомера. Концы саркомерных соседних миофибрилл прижимают друг к другу, и вследствие этого волокна выглядят полосатыми и поперечными. Саркомеры состоят из нитей, так называ-

емых, представляющих собой тень из сократительных белков, ориентированных относительно друг друга особым образом.

Под электронным микроскопом видно, что саркомер состоит из чередующихся светлых и темных участков между линиями Z (рис. 1). Ширина миофибриллы равна 1 мкм. Центральная полоса А (длиной 1,5 мкм) содержит нити (диаметром 0 мкм) белка миозина. Полоса I, лежащая рядом с полюсом А, содержит нити (диаметром 5 мкм) белка актина. В полосе А нити актина обычно перекрывают нити миозина. В центре полосы А расположена зона H, состоящая из центральной T-линии. В миозиновые нити несколько утолщаются при длине саркомера 2,2 мкм. Миозин, который содержится только в полосе А, способен расщеплять аденозинтрифосфорную кислоту



1 — строение миокарда (под микроскопом).

1 — актиновые нити, 2 — миозин, 3 — саркомер, 4 — Z-линия, 5 — миофибрилла, 6 — саркомер, 7 — Z-линия, 8 — миофибрилла, 9 — саркомер, 10 — миофибрилла, 11 — актиновые нити, 12 — миозин, 13 — саркомер.

ГАТФ) на аденозиндифосфорную кислоту (АДФ) и неорганический фосфат, то есть проявляет свойства аденозинтрифосфатазы. Кроме того, он обратимо связывается с актином, образуя актомиозин. Сокращение мышц обусловлено обратимым связыванием актина и миозина с образованием актомиозина (с расщеплением АТФ на АДФ) в присутствии  $\text{Ca}^{2+}$ . Каждое миокардиальное волокно окружено оболочкой — *сарколеммой*, состоящей из поверхностной мембраны клетки и покрывающей ее базальной мембраны.

Миокардиальные волокна ветвятся и соединяются друг с другом с помощью так называемых вставочных дисков-нексусов, последние образуют истинные границы клеток: из-за этого миокард не является настоящим синцитием, а похож, скорее, на «лоскутное одеяло», состоящее из отдельных, тесно связанных между собой клеток. Однако в функциональном отношении миокард рассматривают как синцитий, так как электрическое сопротивление вставочных дисков очень мало и генерируемый клетками потенциал легко переходит через них на рядом расположенные клетки. Вставочные диски служат местом перехода электрических импульсов от одной клетки к другой, обеспечивая функциональную непрерывность миокарда.

**Физиологические свойства сердечной мышцы.** Организм всегда приспособляет ритм работы сердца к характеру выполняемой работы. Например, у рыбакки в процессе бега частота сокращений сердца достигает 200 и более ударов в минуту, что превосходит исходный уровень в 4—5 раз. У коров в период отела она может повышаться до 110 ударов. Такой широкий диапазон работы сердца объясняется физиологическими свойствами сердечной мышцы: инертности, возбудимости, проводимости, сократимости и рефрактерности.

**Автоматия сердца.** Под автоматией сердца понимают эту спо-

собность ритмически сокращаться без каких-либо внешних возбуждений, под влиянием импульсов, возникающих в нем самом. Выработка ритмических импульсов связана с функцией мышечной ткани, а не нервной структур. Последние влияют на силу и частоту импульсов, но сам процесс автоматического ритма генерируется в мышечной ткани, расположенной в узлах сердца.

В каждой группе клеток, задающих ритм автоматически, так называемых *пейсмекеров*<sup>\*</sup>, заложены не только регуляторы частоты, но целая программа частотных сокращений. Разные отделы сердца проявляют различный автоматизм.

Клетки миокарда в течение десятилетия жизни животных и человека способны находиться в состоянии непрерывной ритмической активности, что обеспечивается энергичной работой ионных насосов этих клеток. Во время диастолы из клеток выводятся ионы  $\text{Na}^+$ , а внутрь клетки возвращаются ионы  $\text{K}^+$ . Ионы  $\text{Ca}^{2+}$  проникают в цитоплазму, где захватываются саркоплазматическим ретикулумом. Функционирование ионных насосов зависит от ряда факторов, но важнейшее значение имеют ослабление и недостаточное кровоснабжение мышцы сердца (ишемия) и, как следствие, уменьшение запасов АТФ и креатинфосфата в клетках миокарда, снижение электрической и механической работы сердца.

Движение ионов через мембраны пейсмекеров обуславливает затальный процесс самовозбуждения в них, распространяющийся на проводящие миоциты и миокард. Пусковой принципиальный механизм самовозбуждения, заложённый в клетках водителя сердечного ритма, обозначают как триггерную теорию автоматии, объясняющую движение ионов через

\* Пейсмекер — задающий темп при культивировании отдельных клеток сердечной мышцы можно наблюдать их автоматическое сокращение (С. Азаров).

мембраны клеток (триемембранный потенциал).

Автоматизм сердца обычно наблюдается у млекопитающих, то есть у позвоночных из группы млекопитающих, стелые лягушки, протозоя через сеть ветвей Ришера. Изучение работы изолированного сердца плода лягушки было впервые проведено на кафедре физиологии Московской государственной академии с помощью системы Тарале. Наиболее выраженным свойством автоматизма обладает сенсорный узел сердца работали более 72 ч.

**Возбудимость\*** Сердечная мышца способна возбуждаться от различных раздражителей: электрических, химических, термических и др. В основе процесса возбуждения лежит появление отрицательного электрического потенциала в участке сердца первоначально возбуждающемся. Повышается температура ткани, усиливается обмен веществ.

О возбуждении мышцы сердца обычно судят по изменению разности потенциалов, возникающих между возбужденным участком (отрицательный заряд) и невозбужденным (положительный заряд). В момент возбуждения возникает электродвижущая сила сердца величиной от 0,1 до 1,20 мВ. Последняя обусловлена переходом катионов  $Na^+$  через мембрану внутрь мышечного волокна. Мембрана при этом деполаризуется, приобретает положительный заряд. Возможность вызывать возбуждение сердца, например электрическими раздражениями, используют в медицине. Источником раздражений служат специальные приборы — электронные стимуляторы. Под действием электрических импульсов

сердце начинает возбуждаться и работать в заданном ритме<sup>†</sup>.

Процессы деполяризации и реполяризации происходят в разных участках миокарда неодновременно, поэтому величина разности биопотенциалов между различными участками сердечной мышцы в течение сердечного цикла изменяется. Условною линией, соединяющую в каждый данный момент две точки (два полюса), принято называть электрической осью сердца. В каждый момент работы сердца его электрическая ось характеризуется определенной величиной и направлением, то есть обладает признаками векторной величины.

**Проводимость.** Проведение возбуждения в сердце осуществляется электрическим путем вследствие образования потенциалов действия в мышечных клетках-пейсмекерах. Межклеточные контакты — нексусы служат местом перехода возбуждения с одной клетки на другую. Вначале процесс возбуждения в сердце возникает в области устья полых вен, в сино-аурикулярном узле, а затем распространяется на другие отделы проводящей системы сердца.

Сино-аурикулярный узел — главный водитель ритма сердца, вырабатывает в среднем 70—110 импульсов в минуту, и с такой же частотой сокращаются предсердия. Вторым, не менее важным местом, обладающим свойством генерировать нервные импульсы с частотой 40—50 в минуту, является атрио-вентрикулярный узел Ашоффе—Тавира, от которого берет начало пучок Гиса (мышечный мостик, проводящий возбуждение от предсердий к желудочкам). Пучок Гиса имеет две ножки, одна из которых идет к левому, а другая — к правому желудочку. Концевые по-

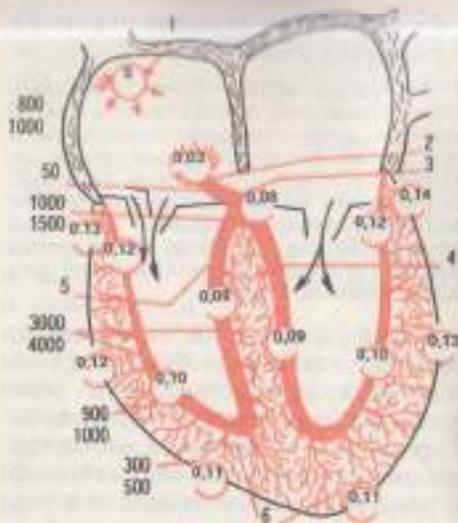
\* Возбудимость обусловлена существованием в клеточной мембране ионных каналов. Изменение ритма ионных каналов возбуждения в ответ на действие раздражителя лежит в основе работы проводимости. В последние годы открылись возможности исследования структуры ионных каналов методами рентгеновской дифракции и рентгеноинтерференции. Новая etapa в изучении природы возбудимости связана с метаболической регуляцией ионных каналов и их участием в зарядовом внутреннем клеточном процессе (Г. Н. Худяков, 1967).

† Электрический стимулятор сердца воспроизводит электрические импульсы, подобные импульсам водителя ритма сердца с частотой 70—110 в/мин. Устройства автоматизированной и компьютерной цепи ввода и поджигающей импульсы и векторы подводят через электроды к сердцу.

длина этих волокон увеличивается на множественные волокна, расположенные под эпикардия и заканчиваются в сердечной мышце (волокна Пуркинье). По этим толчайшим волокнам возбуждение передается всем мышечным волокнам, вызывая одновременное их сокращение. Для обеспечения работы сердца необходима скоростью служит анатомическая целостность проводящей системы сердца. Повреждение волокон ритма вызывает его остановку.

У теплокровных животных скорости проведения возбуждения в разных отделах неодинаковы. От основания правого предсердия до верхушки сердца импульс пробегает за 0,11 с, а до узла Ашоффа—Лавара только за 0,08 с (рис. 2). Максимальная скорость проведения возбуждения в волокнах Пуркинье составляет 4000 мм/с, минимальная в атриоventрикулярном узле — 50 мм/с. Причина более медленного проведения импульса в этом участке сердца до сих пор не выяснена. Это физиологическое свойство имеет большое значение для координационной работы предсердий и желудочков — возбуждение желудочков начинается лишь через 0,12—0,18 с после того, как начинается возбуждение предсердий. Итак, разные отделы сердца имеют неодинаковую проводимость, что зависит от содержания в них гликогена и длительности рефрактерных фаз. В случае поражения проводящей системы ритм сердца сильно замедляется, возникают аритмии.

Сократимость сердечной мышцы. Это свойство обусловлено ультраструктурными особенностями волокон миокарда в соотношении между длиной и ширинойшем саркомера (сократительной единицы миокарда). Сокращение саркомера только на 20% обеспечивает полную функцию сокращения желудочков. Сила сокращения сердечной мышцы прямо пропорциональна ее начальной длине мышечных волокон, то есть длине перед началом сокра-



2 Скорость распространения импульса (мм/с) в различных предсердиях и желудочках и на различных участках проводящей системы (цифры даны в мм/с)

в различных участках указаны: предсердно-предсердный узел (1); узелок Купера (2); предсердно-желудочковый узел (3); левый ствол пучка Гиса (4); левый и правый стволы пучка Гиса (5); волокон Пуркинье (6).

щения. Эта особенность сердечной мышцы была установлена Э. Старлингом и получила название «закон сердца». В скелетных мышцах сила сокращения зависит от силы раздражения, а в сердечной мышце это связано главным образом с воздействием нейрогуморальных веществ. Например, гормон адреналин увеличивает приток толщины миокарда в период систолы на 30%. Это же свойство используют на практике для восстановления деятельности сердца при его остановке.

Изотоничном перитонии затрачиваемой в момент сокращения сердечной мышцы, служат макроэргические фосфорсодержащие соединения — аденозинтрифосфат и креатинфосфат. Резерв этих соединений существенно ограничен, поэтому в диастолическом фосфорилировании.

Рифрактерности миокарда и экстрасистола. Под рифрактерностью понимают неспособность сердечной мышцы отвечать второй опаской возбуждением или повторное раздражение или на критической в мажори импульсе от индивиду ритма. Это определяется большой длительностью периода рифрактерности. Такое временное состояние возбуждаемости называют абсолютной рифрактерностью. Период рифрактерности длится столько же времени, сколько продолжится систола. Если в спусковом узле возникает попеременное возбуждение в ритму, когда рифрактерный период окончен, наступает экстрасистола, причем стуча, следующая за ней, длится столько же времени, сколько у обычной паузы после систолы. Экстрасистола может возникнуть вследствие возбуждения и самого желудочка. Желудочковая экстрасистола, что приводит к продолжительной так называемой комплексаторной задержке. Экстрасистолы регистрируют и при попеременном возбуждении атрио-вентрикулярного узла.

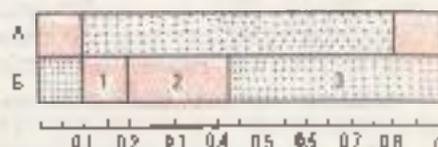
Тренивание и мерцание предсердий. Фибрилляция — это особая форма нарушения ритма сердца, характеризующаяся быстрыми асинхронными сокращениями мышечных волокон предсердий и желудочков, доходящими до 400 (при тренировке) и 600 (при мерцании) в минуту. Фибрилляция желудочков может привести к смерти животного, так как в этом случае продвижение крови по сосудам резко нарушается. Фибрилляцию желудочков можно прекратить сильным ударом электрического напряжения в несколько киловольт, вызывающим одновременное возбуждение всех мышечных волокон желудочка, после чего восстанавливаются их синхронные сокращения. Мерцание предсердий даже в течение длительного времени опасности для жизни не представляет.

**Сердечный цикл.** Основан функцией сердца — впадение в артерии

крови, происходящее в нем во время. В основе этой функции лежит ритмическое сокращение мышц желудочков в предсердий.

Различают несколько фаз, определяемых как периоды напряжения, повышения крови и расслабления сердечной мышцы. Сокращение сердечной мышцы называют *систолай*, а расслабление — *диастолой*. Во время систолы происходит отбрасывание крови от сердца, а во время диастолы — заливается их кровью. В нормальных физиологических условиях систола и диастола четко согласованы по времени. Правильно чередуются они составляя *сердечный цикл*. Началом каждого сердечного цикла считают систолу предсердий (левое предсердие сокращается чуть позже правого), продолжительностью в среднем 0,1 с. Во время систолы давление в их полостях несколько повышается (на 2—3 мм рт. ст.), что обеспечивает выталкивание крови из предсердий. При сокращении предсердий кровь не может поступать в вены, так как их отверстие суживается и самым начале систолы. Атрио-вентрикулярные клапаны свободно открываются, поскольку желудочки в этот момент находятся в стадии диастолы и кровь свободно поступает в них. По окончании систолы предсердий начинается одновременная систола желудочка — 0,3—0,4 с, предсердия же в это время находятся в состоянии диастолы (рис. 3).

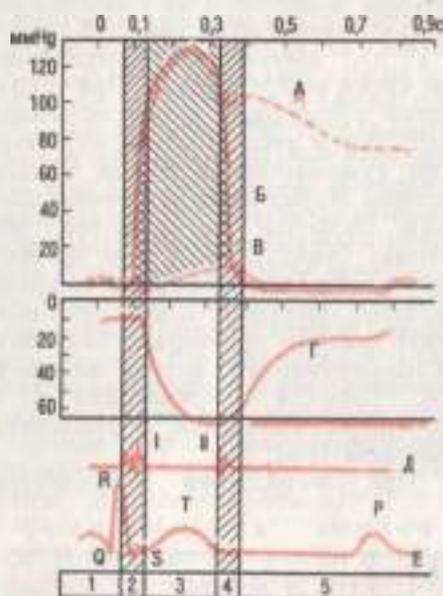
При сокращении мускулатуры



3 Схема сердечного цикла у коровы при частоте сокращений 70 раз в 1 мин.

А — работа предсердий (в 1 с — возбуждение мышц, в 2 с — напряжение и в 3 с — расслабление); Б — работа желудочков (в 1 с — возбуждение и в 2 с — фаза напряжения).

желудочков и в них быстро возрастает давление крови, поэтому атрио-вентрикулярные клапаны захлопываются, полулунные клапаны раскрываются чуть позже. В этот момент давление крови в полости желудочков становится выше, чем в аортальной системе, и полулунные клапаны раскрываются, происходит изгнание крови из сердца. Сразу после открытия полулунных клапанов (0,05—0,1 с) удаление крови из сердца начинает замедляться и сокращение миокарда ослабевает. В среднем через четверть секунды (что зависит от частоты работы сердца) после раскрытия полулунных клапанов систола желудочков прекращается, их мускулатура расслабляется и начинается диастола. В этот момент аортальные клапаны захлопываются, так как давление крови в желудочках резко



4 Процессы, соответствующие фазам сердечного цикла:

A — аорта, B — желудочки, B — правый желудок, C — левый желудок, D — давление в I — первой и II — второй камере, E — электрическая активность, F — закрытие атрио-вентрикулярных клапанов и начало сокращения желудочков, G — раскрытие аортальных клапанов, H — фаза изгнания крови, I — фаза замедления кровотока, J — падение давления в аорте.

падает и становится ниже, чем в аорте и левых артериях (рис. 4).

Хотя оба желудочка сокращаются синхронно, давление крови в них различное, поскольку сокращение левого желудочка в момент систолы приблизительно в два раза сильнее правого, что зависит от толщины слоя миокарда (рис. 5). Так, в аорте в конце диастолы желудочка давление достигает 60—100, а в легочной артерии только 8—15 мм рт. ст. В период изгнания крови оно поднимается соответственно до 130—160 и 15—30 мм рт. ст.

Продолжительность систолы у разных животных изменяется в зависимости от частоты сокращений, характера работы и массы тела. Систола во времени зажимает от 30 до 50 % всего цикла.

**Продолжительность систолы по отношению к сердечному циклу, % (по Е. Кальбу)**

Свиньи . . . . .	54
Плоды . . . . .	50
Козы . . . . .	47
Крупный рогатый скот . . . . .	44
Человек . . . . .	42
Собаки . . . . .	32
Лошади . . . . .	31

Ритм работы сердца зависит от массы, вида животного и уровня обмена веществ. Частота сердечных сокращений у животных разных видов различна: у слонов — 25—28, лошадей — 32—42, верблюдов — 32—52, крупного рогатого скота и свиней — 60—80, собак — 70—80, кроликов — 120—140, хорь — до 300 в минуту.

Неодинакова она и у животных разных возрастов. Частота сердечных сокращений у плода коровы достигает 120—190, у однодневных поросят — 236 в минуту, а недельному возрасту она увеличивается у них до 246, затем уменьшается и на 15, 30, 45 и 60-й день составляет соответственно 210, 171, 167 и 161.

Частота сердечного сокращения зависит от размера животного, чем оно крупнее, тем медленнее ст-



А



Б

В) Поперечный разрез сердца лошади через желудочки и предсердия:

А — во время систолы, Б — во время диастолы

кращается сердце. Это объясняется тем, что у мелких животных обмен веществ протекает на более высоком уровне, чем у крупных. Высокий уровень обмена веществ может обеспечиваться только очень интенсивной циркуляцией крови, а следовательно, более быстрым ритмом работы сердца. Частота сердечного ритма существенно меняется при физической работе. Например, у рысистых лошадей при легкой нагрузке частота сокращений сердца находится в пределах 77—83 ударов в минуту, при средней — 109—120 и при тяжелых — до 150. При резвых аллюрах у денных лошадей она увеличивается по сравнению с состоянием покоя в 6—7 раз (А. А. Чельдиев, 1977).

У сердца есть важный помощник — это так называемое «периферическое сердце», то есть совокупность механизмов сокращения сосудов мышц, по ним перекачивается кровь по артериям до капиллярам, венозным, посткапиллярам и венулам и вены, а затем к прямому предсердию. В процессе этой перекачки важную роль играют спирально расположенные микронасосы, которые приводятся в движение скелетными мышцами при их сокращении. Ске-

летную мышцу можно рассматривать как физиологический вибратор или самостоятельный эластический насос в системе кровообращения, причем микронасос не выключается даже тогда, когда мышца находится в состоянии покоя, то есть в тонусе слабого сокращения.

Таким образом, развитие кровообращения у млекопитающих пошло не по пути увеличения массы сердца, а по пути использования самих мышц в качестве многочисленных и эффективных «периферических сердец», помогающих сердцу в его работе.

Величина сердца животных зависит от массы тела. Так, у лошадей масса сердца составляет 0,6—1%, у крупного рогатого скота — 0,4—0,6, свиней — 0,3—0,4, собак — 0,6—1% массы тела.

**Тоны сердца.** Работа сердца сопровождается рядом механических, звуковых, электрических и некоторых других явлений, характеризующих динамику сокращений сердечной мышцы, кровенаполнения его полостей, звукам клапанов и др.

Звуковые явления, которыми сопровождается работа сердца, называются тонами сердца. Их легко прослушать, если приложить к грудной клетке ухо или специальный прибор — фонендоскоп. Для прослушивания сердечных звуков и отдельных структур сердца применяют и наиболее чувствительный ультра-

звучной способ. Первый тон возникает в начале систолы желудочков (систолический), он более глухой, протнжный и низкий, второй тон слышен в начале диастолы желудочков (диастолический), он более короткий и резкий, напоминающий звук «дуд». Происхождение первого тона связано с колебательными движениями натянутых створок атриоventрикулярных клапанов и сухожильных нитей, прикрепленных к ним, а также с сокращением всей массы мышечных волокон. Второй тон вызывается захлопыванием члндуловных клапанов сердца в момент начинающейся диастолы желудочков, когда давление в них становится ниже, чем в аорте и легочной артерии.

Третий тон возникает вследствие вибрации стенок желудочков в начале фазы их наполнения кровью, чет-вертый тон — двухминутный, образуется в результате расслабления предсердий и падения давления в них, когда кровь устремляется из желудочков в предсердия.

Исследование тонов сердца с помощью чувствительного микрофона, соединенного с осциллографом, дает возможность графически зарегистрировать оба тона сердца (филикардиография). Этим способом удается уловить не только два первых тона, но также третий и четвертый тоны.

В результате изменения формы сердца (от эллипсоидной до круглой) возникает *сердечный толчок*. Плотность стенок желудочков резко возрастает, и стенка сердца ударяет и надавливает на грудную кистку. Сердечные толчки хорошо ощущаются рукой при прикладывании ладони или пальцев к груди в области расположения сердца. У всех сельскохозяйственных животных они определяются легко, но особенно сильные толчки сердца у свиней. Изменения контуров сердца и аорты можно видеть на экране рентгеновского аппарата (рентгенокардио).

**Систолический и минутный объем кровотока.** Количество крови, выбрасываемой желудочками сердца в минуту, называется минутным объемом кровотока, причем он одинаков для левого и правого желудочков, если животное находится в состоянии покоя. Минутный объем сердца у лошадей равен 20 — 30 л, у коров массой до 500 кг — 35 л, у овец — до 4, у собак — 1,5 л. Разделив минутный объем на число сокращений сердца в минуту, можно вычислить *систолический объем кровотока*. У лошади массой до 500 кг он достигает 850 мл, у крупного рогатого скота такой же массы — 560, у овцы — 55, у собаки массой 10 кг — 14 мл.

При напряженной работе систолический и минутный объемы резко изменяются. Так, у лошади минутный объем может достигать 120—160 л; у тренированных рысаков увеличение минутного объема происходит в результате увеличения систолического объема сердца, а у нетренированных вследствие увеличения частоты сердечных сокращений.

Объем выбрасываемой желудочками крови в момент систолы характеризует работу сердца как насосного аппарата. Его можно измерить способом И. П. Павлова. Для этого каллиранированное сердце животного ставят через катетер в трубку из резины, наполненной кровью или питательной жидкостью, и определяют объем смещенного воздуха.

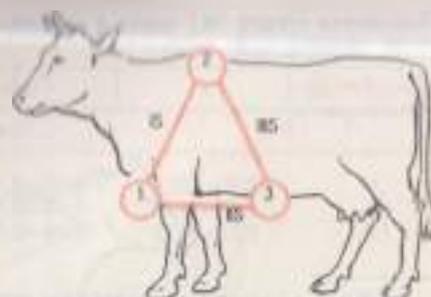
**Биопотенциалы.** Электрические явления в сердце возникают в результате разности потенциалов между возбужденным и не возбужденным участком органа. Их можно обнаружить, приложив металлические электроды (электродкардиографин) к поверхности тела (область груди, сердце, конечности, хвост и др.), как как образовавшиеся сильные линии призываяны (каши организм на всем протяжении). Этот метод широко используется в ветеринарии и медицине для определения сердечной деятельности у животных в связи с их адап-

такой 16-канальной, тренигом, высоковольтным болюшем и изучением обмена веществ.

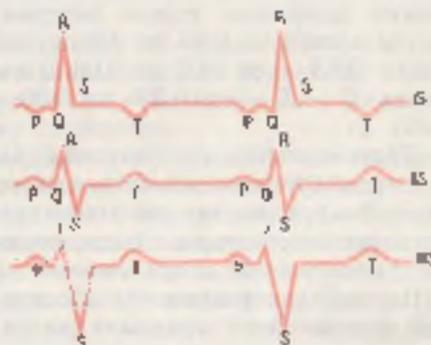
Для получения электрокардиограммы на бумажной ленте пользуются специальными приборами — электрокардиографами и ламповыми или полупроводниковыми усилителями. Разработаны и такие приборы, которые позволяют регистрировать электрокардиограмму на расстоянии с помощью телеадиопередачи. Такие приборы — телеэлектрокардиографы — применяют при регистрации деятельности сердца у лошадей в конном стойле и некоторых физиологических исследованиях.

**Электрокардиограмма.** ЭКГ здоровых животных состоит из отдельных зубцов и интервалов между ними, обозначаемых буквами латинского алфавита *P, Q, R, S, T* (рис. 6, 7). Зубец *P* отражает возбуждение правого и левого предсердий. У крупного рогатого скота и лошадей он нередко имеет раздвоенную вершину, что связано с неодновременным возбуждением предсердий. Комплекс зубцов *QRS* амплитудой он амплитуде, отражает процесс возбуждения желудочков и момент их систолы. Зубец *QRS* — волея возбуждения от основания к верхушке сердца, а зубец *T* — от верхушки к основанию. Интервал от начала *P* до начала зубца *Q* показывает время проведения возбуждения от предсердий к желудочкам. Интервал *Q—T* почти совпадает с длительностью механической систолы и характеризует время возбуждения желудочков и момент систолы (рис. 6). Поскольку величины зубцов и интервалов у здоровых животных установлены точно, то по отклонениям их размеров можно судить о нарушении проведения возбуждений в той или иной отделе сердца, особенно в существующем узле. Электрокардиография — незаменимый метод физиологических и клинических исследований.

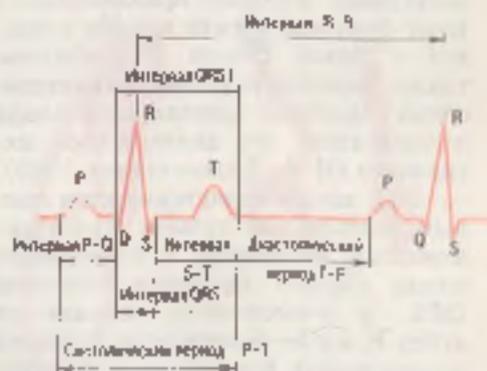
В электрофизиологии интервал



6 Схематический рисунок электрокардиограмм в сагиттальных отведениях (I, II, III) у крупного рогатого скота (по М. П. Ротевскому)



7 Электрокардиограмма коровы в сагиттальных отведениях (I, II, III — сагиттальные отведения)



8 Схематический рисунок интервалов ЭКГ:

где *P* — возбуждение предсердий, *Q, R, S* — возбуждение желудочков, *R* — начало систолы и *T* — момент окончания возбуждения желудочков.

Отведение	Пределы нормальных колебаний				
	P	Q	R	S	T
I	0,07—0,15	0,07—0,12	0,43—0,62	0,03—0,40*	0,19—0,24
II	0,15—0,19	0,05—0,11	0,20—0,42	0,31—0,54	0,29—0,41
III	0,15—0,22	0,03—0,1**	0,12—0,26	0,66—0,90	0,35—0,51

\* Зубец S в I сагиттальном отведении отменяет дельта в кривой 3—4-летнего возраста

\*\* Зубец Q в III сагиттальном отведении наблюдается у 10% коров

Q—T принято считать электрической систолой; механическая систола начинается несколько позже, чем электрическая. В электрокардиограмме здоровых коров интервал P—Q длится от 0,19 до 0,21 с; интервал QRS—от 0,07 до 0,08 с; интервал Q—T—от 0,35 до 0,39 с (табл. 3).

Ранее считали, что биотоки сердца плода крупных животных записать очень трудно, так как этому препятствуют околоплодные воды, имеющие значительное сопротивление.

На кафедре физиологии Московской ветеринарной академии разработана методика регистрации биотоков сердца внутриутробного плода коровы с применением отечественных электроэнцефалографов (А. П. Голыков, Р. С. Вершинкина, 1974) (рис. 9). Были использованы пластинчатые электроды, которые прикладывали к коже брюшной стенки коровы с правой и левой сторон. Устанавливали также биоэлектрические характеристики сердечной деятельности плода и показатели его двигательной активности (И. А. Дарчашвили, 1980).

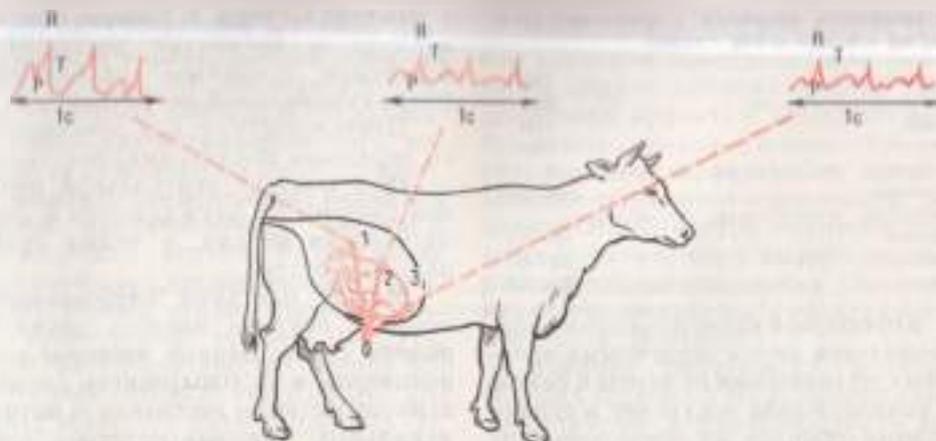
ЭКГ плода характеризуется полным комплексом зубцов, присущих взрослым животным. У 3-месячного плода хорошо различим комплекс QRS, у 4-месячного—появляется зубец P, а у 5-6-месячного возраста можно видеть все элементы электрокардиограммы. Исследование сердечной деятельности у овец и коров можно проводить с помощью фонокардиографии (И. А. Уразаев, Т. П. Новшников, 1973). Авторы сконструировали

установку, позволяющую регистрировать тонк. сердца плода и матери. В последние годы получили распространение ультразвуковой метод исследования сердца.

Вектор-электрокардиография. ВКГ характеризует векторную величину разности потенциалов, зависящую от ориентации электрического поля сердца. При возбуждении сердца в теле животного возникает электрическое поле. Образующееся поле можно представить как диполь, характеризующийся величиной и направлением результирующего вектора. Диполь сердца формируется на поверхности тела в различные моменты сердечного цикла и зависит от видовых особенностей возбуждения миокарда, а также связан с особенностями строения сердца и расположением его в грудной полости.

Таким образом, ВКГ является проекцией на плоскость двух отведений динамики результирующего вектора в течение сердечного цикла. При поражении миокарда результирующий вектор отклоняется в различные направления, что дает возможность диагностировать различные болезни сердца. Причем этот метод имеет некоторые преимущества перед электрокардиографией.

Нормальная ВКГ состоит из трех петель (рис. 10). Петля P регистрирует динамику ЭДС предсердий. Петля QRS отражает возбуждение желудочков, петля T—угасание возбуждений (восстановление объема) желудочков. При анализе ВКГ не



9) Схема расположения электродов для получения биопотенциалов сердца лошади.

И — общая точка, лежащая на правой передней конечности; I — точка вентральной области на 15-20 см; 2 — точка, расположенная за седельные ребра на уровне лопки; 3 — точка, лежащая за седельные ребрышки, средняя по линии шкелетных суставов иереку-рента; соответствует каждому отведению: 1) — I — максимальный амплитуда сигнала — минимальная амплитуда зубца Q; обусловлено гетерогенным предложением (по А. Н. Гудкову и Р. С. Вершининой).

обходимо определить направление вращения луча, записывающего петлю QRS (вращение петли, направление записи ее), так как после этого можно обозначить начальное и конечное отклонение и временно представить пространственную динамику моментального вектора. Кроме того, в форме характерны определенное направление записи петли QRS и ее величина, выраженная в миллиметрах или милливольт, а также наибольшая ширина. Перпендикулярная максимальному вектору.

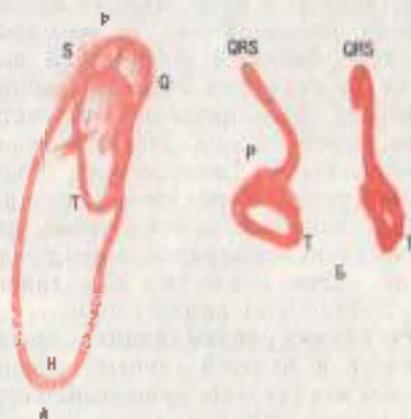
Известно делают в четырех отведениях, три из которых расположены в околосердечной области и одно — на спине. В ветеринарной практике применяют электроды-зажимы, которые надежно фиксируются в коронарный принцип биотоки сердца.

Кровоснабжение сердца. Более 10% крови, производимой через аорту,

поступает по коронарным сосудам в мышцы сердца. Сердечная мышца особенно чувствительна к недостатку кислорода.

Для нормальной деятельности сердца соотношение АТФ и АДФ должно быть равно 5:1. Гормоны щитовидной железы и надпочечников, а также витамин группы В поддерживают жизнедеятельность сердечной мышцы на оптимальном уровне.

Наиболее интенсивную нагрузку выполняет левый желудочек, обеспечивающий бесперебойное кровоснабжение всех органов.



10) Вектор-характеристики

А — левый и Б — правый

повышения кровяного давления в 190 г/мм

Площадь сердца	700
Штрома (ткань) сердца	1300
Почки	250
Мозг	140
Скорость циркуляции во время работы	40-100
Скорость циркуляции во время покоя	70-75
Диаметры	30-60
Плотность	20-30

Коронарное кровообращение обеспечивается двумя сердечными артериями, отходящими от аорты в самом ее начале. Кровь поступает в сердце главным образом из левой коронарной артерии (до 80%). Сосудистые капилляры образуют густую сеть. В сердечной мышце их в два раза больше, чем в скелетных мышцах, что указывает на исключительно интенсивный обмен веществ в сердце. Из капилляров кровь попадает в правое предсердие через венозный синус, а некоторая ее часть через сосуды Тебезия — многочисленные отверстия для венозной крови в предсердиях и желудочках. Сосуды Тебезия представляют собой систему, по которой осуществляется дополнительная циркуляция крови, так называемая работавшая мышца сердца. В предсердиях человека они имеют строение вен, а в желудочках представлены в виде извитых ходов, глубоко проникающих в миокард. В случае большой физической нагрузки (у скаковых лошадей) сердце может дополнительно получать кровь через сосуды Тебезия непосредственно из желудочков. Сердечные ушки тоже имеют внутреннюю полость, наполненную кровью, что способствует кровенаполнению предсердий. Эти полости выполняют роль дополнительных камер сердца.

**Регуляция работы сердца.** Сердце находится в высшей степени приспособленным механизмом приспособления к постоянно меняющимся условиям, в которых находится организм в данный отрезок времени. Быстрое и точное приспособление гемодинамики

к факторам среды и уровню обмена веществ и энергии достигается благодаря сложным механизмам нейро-гуморальной регуляции.

Деятельность сердца регулируется первыми импульсами, поступающими к нему из центральной нервной системы по блуждающим и симпатическим нервам, а также гуморальным путем.

Между центрами блуждающего нерва и сердца имеется двухнейронная связь. Первые нейроны расположены в продолговатом мозге, а их отростки аксоны в интрамуральных ганглиях сердца. Здесь образуются вторые нейроны, отростки которых идут к узлу Кне — Флека, мышечным волокнам предсердий и атрио-вентрикулярному узлу.

Симпатический нерв передает импульсы сердцу также по двухнейронной цепочке. Первые нейроны расположены в боковых рогах грудных отделов спинного мозга. Их отростки заканчиваются в шейных и грудных симпатических узлах. Особенно много нервных волокон отходит к сердцу от звездчатого ганглия, где расположены вторые нейроны.

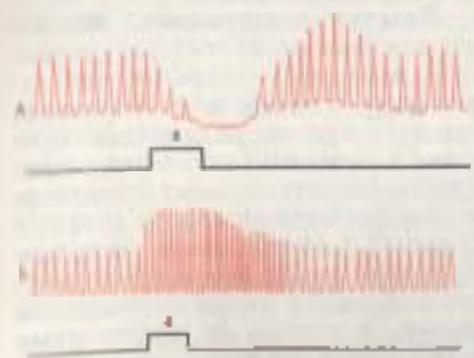
Раздражение блуждающего нерва вызывает замедление ритма биения сердца, что так называемый отрицательный *хронотропный эффект*. Одновременно уменьшается и сила сокращений (отрицательный *инотропный эффект*), понижается возбудимость сердечной мышцы (отрицательный *базилтропный эффект*), уменьшается скорость проведения возбуждения в сердце (отрицательный *дромотропный эффект*). При сильном раздражении блуждающего нерва возможна полная остановка сердечной деятельности, однако прекратившись вначале сокращение сердца постепенно может восстановиться, несмотря на продолжающееся раздражение. Такое явление называют *реколлапсом сердца* из-под влияния блуждающего нерва. Действие блуждающего нерва на сердце

может быть подобным действием симпатических нервов, то есть ускорить ритм сердца. Это объясняется тем, что отделанные антоксид блуждающие и парасимпатические нервы оказывают влияние на работу сердца.

Возбуждение симпатических нервов на сердце противоположно действию блуждающих нервов. Раздражение симпатических нервов вызывает учащение биения сердца (положительный хронотропный эффект) (рис. 11). В составе симпатических нервов обнаружены спинальные волокна, которые ускоряют ритм сердечных сокращений (ускорители сердца — *in. accelerantes cordis*).

И. П. Паркин детально вывел действие симпатических нервов на сердце и доказал наличие нервных волокон, влияющих на усиление сердечных сокращений без заметного ускорения сердечного ритма. Эти нервные волокна служат усилителями сердечной деятельности (положительный инотропный эффект). В то же время считают, что они являются и трофическими волокнами, то есть действуют на сердце путем стимуляции обмена веществ.

Трофические действие усиливающего нерва сердца подтверждается опытами на собаках с помощью симпатического иннервации. У 14 летних животных сердце не способно длительно долго сопротивляться под тяжестью своей массы, оно не может сберечь и возбудить значащие энергетические ресурсы.



11 Сокращения сердца при раздражении блуждающих (А) и симпатических (Б) нервов и — моменты раздражения

Раздражение симпатических нервов усиливает проведение возбуждений в сердце (положительный дромотропный эффект) и повышает возбудимость сердца (положительный батмотропный эффект). Это происходит вследствие усиления деполяризации клеток водителя сердечного ритма, что и вызывает ускорение деятельности сердца. Одновременно увеличивается амплитуда потенциалов действия.

Влияние симпатических и блуждающих нервов на сердце имеет важное значение в приспособлении его к характеру работы, выполняемой животным. Так, если у собаки перерезать симпатический нерв, то сердце не может приспособиться к быстрому бегу. Ускорение сокращений отстает от физической нагрузки, выполняемой животными, и, как следствие, возникает серьезное нарушение в процессах кровообращения, дыхания и обмена веществ.

Гуморальная регуляция деятельности сердца осуществляется химическими активными веществами, выделяющимися в кровь и лимфу из желез внутренней секреции и при раздражении тех или других нервов. При раздражении блуждающих нервов в их окончаниях выделяется ацетилхолин, а при раздражении симпатических — норадреналин (симпатин). Из надпочечников в кровь поступает адреналин. Норадреналин и адреналин сходны по химическому составу и действию, они ускоряют и усиливают работу сердца, ацетилхолин — тормозит. Тироксин (Тиреоидитовидный железный повышает чувствительность сердца к действию симпатических нервов).

Большую роль в обеспечении оптимального уровня сердечной деятельности играют электролиты крови. Повышенное содержание ионов калия усиливает деятельность сердца, уменьшается сила сокращения, замедляется ритм и проведение возбуждения по проводящей системе сердца, возможна остановка сердца

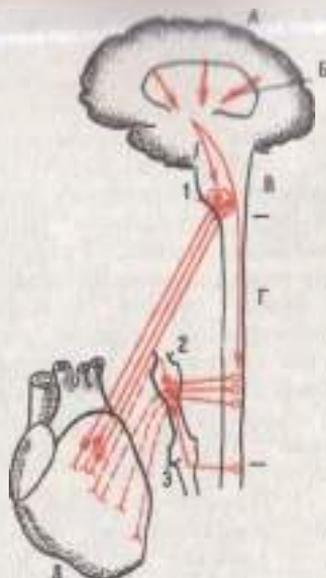
в тракте. Ионы кальция повышают возбуждимость и проводимость миокарда, усиливают сердечную деятельность.

В каждой мышечной клетке сердца постоянно работают механизмы регуляции белка, обеспечивающие сохранение ее структуры. При увеличении нагрузки на сердце, например при усиленной работе, ускоряется синтез сократительных белков миокарда, развивается гипертрофия миокарда (у спортсменов лошадей). Вставочные диски, соединяющие между собой клетки миокарда, имеют различную структуру. Они обеспечивают транспорт необходимых веществ через мембрану миоцита, проводят возбуждение с клетки на клетку, выполняют механическую функцию, объединяя все клетки миокарда в функциональный синцитий. Подобный тип межклеточных взаимодействий получил название кресторных связей.

Внутриклеточные механизмы регуляции обеспечивают изменение интенсивности деятельности миокарда в соответствии с количеством крови, притекающей к сердцу. Этот механизм получил название «закона сердца» — сила сокращения миокарда пропорциональна степени исходной величины — длине мышечных волокон или степени растяжения их в момент диастолы, что обеспечивает наибольший приток крови к сердцу (механизм Франка — Старлинга).

Рефлекторная регуляция функции сердца обеспечивается центрами продолговатого и спинного мозга, корой полушарий (моторной и премоторной зоной), а также гипоталамической областью промежуточного мозга (рис. 12).

Ритм и сила сокращений сердца изменяются при эмоциональном возбуждении — ярости, страхе. Например, у рысаков наблюдают так называемое предстартовое состояние, проявляющееся учащением сердцебиения. Это связано с раздражением гипоталамо-гипофизарной системы



## 12 Рефлекторная регуляция сердца:

А — кора большого мозга, Б — гипоталамус, В — продолговатый мозг, Г — спинной мозг; Д — сердце; 1 — нерв блуждающий с нерва, идущего к сердцу в прозрачном канале спинного мозга; 2 — вставочный ганглий к которому идут волокна симпатического нерва из спинного мозга; 3 — второй (русский) симпатический ганглий, линии ганглиями — симпатический нерв, линии ганглием — постганглийный симпатический нерв, идущий к сердцу; линии сплетения — ветви нерва большого мозга и ядра блуждающего нерва и симпатические нервные волокна сердечной мышцы.

и надпочечников, которые выделяют в кровь катехоламины.

Болевые раздражения, повышение температуры воздуха вызывают ускорение или замедление сердцебиения. Например, при механическом раздражении брюшины и кишечника остановка сердца происходит при сильных ударах по передней стенке живота (рефлекс Гольца), афферентные импульсы поступают по чревным нервам и через спинной мозг к ядрам блуждающих нервов, а отсюда по эфферентным путям идут к сердцу.

При усилении работы организма в условиях высокой температуры воздуха сердцебиение учащается по-

нее резко, чем при такой же работе, но в условиях нормальной температуры. Охлаждение организма вызывает урежение ритма.

При надавливании пальцами на глазные яблоки наступает урежение сердечных на 10—20 ударов в минуту (рефлекс Ашера), а если надавить лошади закрутку на правое ухо, то сердечный ритм ускоряется. Это связано с передачей возбуждения 26-й двигательному нерву на центры симпатической нервной системы.

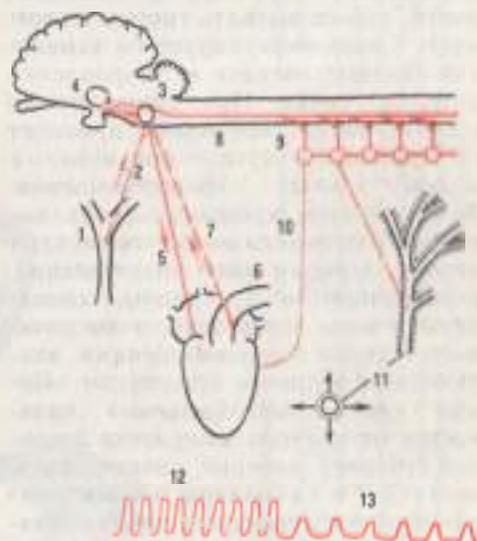
Важное значение в регуляции сердца имеют рецепторы, находящиеся в определенных участках крупных кровеносных сосудов (дуга аорты, сонные артерии, устья полых вен). Разрешенные здесь барорецепторы (прессорецепторы) и хеморецепторы образуют так называемые сосудистые рефлексогенные зоны (рис 13). Керавые окончания центроостремительных нервов, расположенные в сосудистой стенке указанных артерий и вен, представляют собой прессорецепторы. Их естественным раздражителем является растяжение сосудистой стенки при повышении артериального давления. Возникающий в результате этого поток центроостремительных импульсов, исходящих от прессорецептора, повышает тонус клев блуждающих нервов, что и приводит к замедлению и ослаблению сердечных ритмов. Причем чем сильнее поток центроостремительных импульсов, тем больше тормозится деятельность сердца.

Гистологически доказано наличие рецепторов и в самом сердце — в миокарде, эндокарде. Их раздражение изменяет работу сердца и тонус кровеносных сосудов. В правом предсердии и у устья полых вен располагаются механорецепторы, реагирующие на растяжение, возникающее при повышении давления и наполнении предсердия или в полых венах. Центроостремительные импульсы от этих рецепторов обуславливают рефлекторное ускорение ритма сердца. Длительные импульсы влияют и на ра-

боту других органов. Например, при повышении давления крови в легком предсердии выделение мочи почками увеличивается в 2—5 раз, вследствие чего уменьшается объем циркулирующей крови, и поэтому наполнение кровью полостей сердца приходит в норму.

Хеморецепторы раздражаются гуморальным путем при изменении химического состава крови: избыток  $CO_2$ , недостаток  $O_2$  и ряда других веществ. В легочной артерии имеются рецепторные зоны, поэтому при повышении в ней кровяного давления сердечный ритм замедляется (рефлекс Париза).

В регуляции сердечного ритма имеют значение и сигналы от проприорецепторов скелетных мышц. При мышечной работе потоки био-



13 Схема рефлекторных влияний на тонус сосудов с рефлексогенных сосудистых зон:

1 — каротидный синус, 2 — каротидный нерв, 3 — центр блуждающего нерва, 4 — каротидный синус, 5 — волокна блуждающего нерва, 6 — дуга аорты, 7 — депрессорный нерв, 8 — спинной мозг, 9 — симпатический ствол, 10 — центростремительные симпатические волокна, 11 — артериальные сосуды (увеличение и сужение) и расширение; 12 — график замедления сердца при и 13 — после раздражения барорецепторов в каротидном синусе и дуге аорты

ткань усиливается, что тормозит деполяризация блуждающего нерва и ведет к учащению сердцебиений.

Вливающие корни блуждающих нервов на деятельность сердца подтверждаются многочисленными исследованиями с образованием условных рефлексов. Например, если звуковой раздражитель сочетать несколько раз с надавливанием на глазное яблоко, вызывающее замедление работы сердца, то затем этот раздражитель в без надавливания на глаз вызывает ускорение сердцебиений.

## СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Движение крови по кровеносным сосудам — непрерывное условие жизни клеток, тканей и организма. Даже кратковременная остановка кровообращения, особенно в головном мозге, может вызвать гибель животного. Кровь циркулирует по замкнутой системе сосудов в направлении артерия — вена. При движении по сосудистой системе кровь проходит по сложному пути: большому и малому кругу кровообращения. Большой круг кровообращения начинается от левого желудочка сердца аортой, которая дает разветвления, переходящие в артерии, капилляры и вены всего тела, и заканчивается двумя большими венами, впадающими в правое предсердие. Малый круг кровообращения начинается от правого желудочка легочной артерией, которая, разветвляясь, переходит в капилляры легких и заканчивается легочными венами, впадающими в левое предсердие (рис. 14).

При расслаблении предсердий, то есть во время диастолы, их полости наполняются кровью (левое — артериальной, а правое — венозной). В момент систолы предсердий кровь из них изгоняется в полости желудочков, и в момент систолы желудочков она поступает в артериальную систему: легочную артерию и аорту. Легочная артерия — единственная

артерия в организме, по которой течет венозная кровь: из правого желудочка в легкие, а легочная вена — единственная, по которой течет обогащенная кислородом артериальная кровь из легких в левое предсердие.

**Кровеносные сосуды.** Артерии подразделяют на два вида: артерии эластического типа (аорта, легочная артерия), у которых в средней оболочке преобладают эластические волокна, и артерии мышечного типа (все остальные артерии, обеспечивающие органы и ткани артериальной кровью). Вены по строению сходны с артериями, но их средняя оболочка значительно тоньше, и они имеют клапаны, препятствующие обратному току венозной крови. Стенки капилляров состоят из одного слоя эндотелия и звездчатых клеток Руже, выполняющих сократительные функции.

Движение крови по кровеносным сосудам осуществляется в соответствии с законами гидравлики и гидродинамики. Учение о движении крови (гемодинамика) основано на физических явлениях движения жидкостей в замкнутых сосудах. Гемодинамика определяется двумя силами: давлением, под которым жидкость движется, и сопротивлением, которое оказывает жидкость вследствие своей вязкости, трения о стенки трубки и вихревых движений. Движущей силой крови служит разность давлений, возникающая в начале и в конце трубки. Относительная разность давлений к возникающему при этом сопротивлению определяет объем жидкости, протекающей по кровеносному сосуду в единицу времени. Эту зависимость можно выразить формулами

$$Q = \frac{P_1 - P_2}{R},$$
$$R = \frac{P_1 - P_2}{Q}$$

где  $Q$  — объем жидкости,  $P_1$ ,  $P_2$  — ртутный столбик в начале и в конце трубки;  $R$  — сопротивление потоку.



...уровняemia позволяют сделать важные расчеты по гемодинамике. С их помощью можно определить периферическое сопротивление движению крови в кровеносном спусуде малого и большого круга кровообращения. Для этого нужно звать величины давления в начале и в конце каждого из кругов кровообращения и объем крови, которая поступила из желудочков сердца в сосудистую систему и возвратилась к предсердиям.

Объем крови, протекающей за единицу времени через аорту или полую вену и через легочную артерию или легочные вены, одинаков. Количество крови, отходящей от сердца (в норме), соответствует приходу ее к сердцу (так называемый венозный возврат). Если нарушается один из клапанов (недостаточность митрального отверстия или клапанов аорты), то гемодинамика нарушается.

В движении крови имеет значение эластичность сосудистых стенок. Хорошо выраженные упругие свойства аорты и артерий обеспечивают непрерывный ток крови по всей сосудистой системе.

Во время систолы сердце развивает кинетическую энергию, которая расходуется на вытолс крови и растяжение аорты и превращается в энергию эластического напряжения артериальных стенок. Сила эластического напряжения сосудов поддерживает кровоток во время диастолы.

Электрокинетические явления в движении крови обуславливают возникновение заряда между внутренней и наружной поверхностями сосуда. Эта разность потенциалов тем больше, чем выше скорость движения крови. Движение крови ускоряет положительнее ионоотделение заряженных ионов, особенно кальция, из просвета сосуда в сосудистую стенку (В. А. Губовин).

**Артериальный пульс.** При сокращении желудочков возникают ритмические колебания артериальных

стенок, называемые систолическим повышением давления в артериях. Эти ритмические колебания артериальных спусудов называют артериальным пульсом.

Пульсовая волна образуется в момент повышения давления в аорте, что по времени соответствует изганию крови из желудочков. Она распространяется со скоростью 5—8, а в периферических артериях — 6—12 м/с. Пульсацию артерий можно ощутить прикосновением к любой доступной артерии: у лошадей — к наружной подчелюстной, у коров — к лицевой, у мелких животных — к бедренной и пальцевой артериям. У крупного рогатого скота и лошадей пульс хорошо прощупывается на хвостовой артерии. На эту артерию легко наложить манжетку для исследования артериального давления.

Регистрацию пульса у животных осуществляют графически (сфигмография) или более точными электронными приборами — пульсотактометрами, а также радиотелеметрическими способами. Пульсовая кривая характеризуется двумя основными холмами: подъемом кривой (анакрота) и ее спуском (катакрота). Подъем пульсовой волны обусловлен повышением артериального давления и соответствующим ему расширением сосудистой стенки. В момент спуска кривой появляется вторичный, или диокротический подъем и образуется так называемая инцизура, или выемка. Она возникает вследствие обратного тока крови по крупным артериям назад к левому желудочку, но полулунный клапан аорты в этот момент уже закрыт. Кривая отражается от него, вызывая вторичное растяжение сосудистой стенки.

Чем более растяжима стенка и чем выше вязкость крови, тем медленнее распространяется и тем быстрее ослабевает пульсовая волна. Так, у нижнего конца брюшной аорты уже нет диокротического подъема. Ско-

ность пульсовой волны возрастает при уменьшении растяжимости артерий (за счет гипертонии, склероза сосудов).

**Венный пульс.** Его регистрируют в крупных, близко расположенных к сердцу венах (пупке и яремные вены). Он образуется вследствие затрудненного оттока крови из вен к сердцу во время систолы предсердий и желудочков. В момент систолы желудочков давление внутри вен повышается, и происходит колебание на стенке. Эти колебательные движения у крупных животных можно наблюдать и зарегистрировать (флебодиагностика).

На флюбиграмме отмечают три зубца. Один зубец возникает в результате систолы предсердий, другой — обусловлен толчком сонной артерией, лежащей рядом с яремной веной, третий зубец связан с расширением стенки вены. Венный пульс имеет диагностическое значение при некоторых болезнях сердца.

**Давление крови.** В артериях оно зависит от объема крови, поступающей из сердца, и от сопротивления оттоку крови в мелких артериях, артерiolaх и капиллярах. При влиянии животного кривизны в артерию кровяное давление будет постепенно увеличиваться, что связано с увеличением минутного объема крови, и наоборот, уменьшение дачного объема, например при кровозасторе, приводит к снижению артериального давления.

По мере удаления артерий от сердца давление в них снижается. Это объясняется тем, что часть энергии расходуется на преодоление сопротивления оттоку крови через всю сосудистую систему организма, причем по мере продвижения крови через артерии и капилляры давление постепенно падает до 10—15 мм рт. ст.

Кровяное давление измеряют манометрично или кровяным способом (по оксигнометрии). Определение кровяного давления манометрично основано на жидкостном уровне или выходящем из сосудовном уровне (выходящий

метод Н. С. Кароткина), или жидкостным при выделении из артерии мочи (метод В. Котуркевича). При первом способе манометр вводится в артерию через иглу, которую вводят в артерию через отверстие, обычно сформулируют. Если игла, ее в положении накачанной манжеткой, в момент систолы вытеснит воздух, то в момент, когда давление в манжетке станет чуть ниже систолического, появится пульсативный звук, что укажет на уровень максимальной или систолического. Давления. Немного ниже звука будет соответствовать минимальному давлению. Давление можно измерить с помощью манжетки, наложенной у животного животу, придувая пульс ниже манжетки будет соответствовать величине систолического давления в артерии.

Более точные результаты получают при измерении давления крови прибором — электрометрическим измерителем давления (ЭИД-1). Кровяное давление можно зарегистрировать и с помощью ртутного манометра с графической записью.

Падение кровяного давления в артериях вследствие систолы желудочков характеризует **максимальное**, или **систолическое**, давление. Спад давления во время диастолы сокращается диастолическому давлению, или **минимальному**. Разность между систолическим и диастолическим давлением (амплитуда колебаний давления), называется **пульсовым давлением**. Оно пропорционально количеству крови, выброшенной при систоле, и характеризует величину систолического объема. Эти три величины — максимальное, минимальное и пульсовое давление крови — важные показатели физиологического состояния всей сердечно-сосудистой системы и деятельности сердца в данный период времени (табл. 4).

4. Средние показатели систолического и диастолического давления у животных, мм рт. ст.

Животное	Артерия	Уровни давления		
		систолическое	диастолическое	пульсовое
Собака	Лопаточная	172	124	48
Собака	Бедренная	151	91	60
Коралка	Хвостовая	128—129	66—69	29
Свинья	Эпигастричная	131	91	40
Свинья	Бедренная	151	114	37

Величина систолического давления зависит от возраста. У коров 2—5 лет систолическое давление в хвостовой артерии составляет 117—120 мм рт. ст., в возрасте 8—12 лет при тех же условиях 125—128 мм рт. ст. У старых коров кровяное давление никогда не повышается до 230 мм рт. ст., что неблагоприятно сказывается на длительности плода, который может рожаться в состоянии асфиксии [Р. С. Вершичина, 1974].

У свиней в возрасте до 2 лет систолическое давление на хвостовой артерии составляет в среднем 133 мм рт. ст., у свиной 4—5 лет оно увеличивается до 153, а у более старых животных — до 164 мм рт. ст.

У мелких животных систолическое и диастолическое давление находится приблизительно в тех же параметрах, что и у крупных животных. Например, у кунярейк, крыс и голубей систолическое давление колеблется в пределах 135—220, а диастолическое — 154—158 мм рт. ст.

Падение артериального давления может произойти вследствие уменьшения возврата крови к сердцу и, следовательно, снижения минутного объема крови, выбрасываемой сердцем. Это происходит при расширении капиллярного и венозного русла и скоплении в них крови. Повышение содержания  $CO_2$  в крови вызывает падение давления крови приблизительно на 20 мм рт. ст.

Физическая работа способствует увеличению артериального давления преимущественно за счет усиления работы сердца. Систематическая физическая тренировка приводит к устойчивому повышению артериального давления. Снижение температуры воздуха также сопровождается повышением артериального давления вследствие сужения сосудов кожи. Давление крови увеличивается с возрастом, что связано с потерей эластичности кровеносных сосудов.

Давление крови в венах, расположенных в грудной полости, почти равно атмосферному и зависит от

фазы дыхания. В венах, лежащих за пределами грудной полости, давление равно 4—10 мм рт. ст. У собак венозное давление в правой верхней вене составляет 0,1 мм рт. ст., в левой — 0,5, в передней плечевой вене — 3, плечевой вене — 4,9, лопаточной вене — 5,1, вене Сафена — 7,4 мм рт. ст. В больших венах оно на 2—6 мм рт. ст. ниже атмосферного давления (отрицательное давление).

Низкое давление в венах не может служить силой, обеспечивающей гемодинамику, поэтому здесь действуют другие факторы: присасывающее влияние грудной клетки, когда при вдохе расширяются легкие и одновременно сжимаются вены, сокращения мышц, выжимающие кровь из вен, клапаны вен, способствующие однонаправленному кровотоку к сердцу. Воздействие дыхательных движений на венозное кровообращение называют *дыхательным насосом*.

**Скорость кровотока.** В различных сосудах скорость кровотока неодинакова, что связано с суммой диаметров всех вен и артерий. *Линейная скорость кровотока* — путь, пройденный частицей крови в 1 с, — возрастает от периферии к сердцу. У собаки время полного кругооборота крови составляет 40 с, у свиной и коз — 13, у кролика — 8 с. Скорость кровотока в капиллярах примерно в 2—3 раза ниже, чем в артериях, что связано с суммарной величиной диаметров всех капилляров. Общей их диаметр в 800—800 раз больше, чем артерий, поэтому скорость движения крови в капиллярах значительно меньше — до 0,3—0,5 мм/с. Суммарная величина диаметров всех вен приближается к диаметру артерий, в результате этой скорости движения крови в венах вновь возрастает.

Наряду с линейной скоростью нужно учитывать еще и объемную скорость кровотока, или *величину кровотока*. Она зависит от того, насколько развита сосудистая сеть и

внутри органа, и от работы этого органа. Скорость кровотока можно измерять с помощью веществ, непосредственно вводимых в кровь (индикатор), или более точным ультразвуковым способом. Для этого в артериях на небольшом расстоянии прикладывают две малюсенькие металлические пластинки, которые преобразуют эластические колебания в электрические, а манометр — электрические в механические. Этим способом по показаниям прибора вычисляют скорость кровотока.

Скорость кровотока в периферических органах среднего калибра составляет 7—14 см/с, в полых венах несколько больше — 20 см/с. В артериях скорость кровотока больше, чем в венах, и составляет 10—44 см/с, в момент излития крови из сердца — 1, падая к концу диастолы до 0 см/с.

В организме сельскохозяйственных животных насчитывают много миллиардов капилляров. Длина каждого капилляра — 0,3—0,7 мм, диаметр — 6—8 мкм. Величина, форма и число капилляров в разных органах неодинаковы, что связано с особенностями структуры и функции органа. Чем выше уровень обмена веществ в ткани, тем больше в ней капилляров. В сером веществе мозга сеть капилляров более густая, чем в белом.

Капилляры подразделяют на две группы: первые — магистральные — образуют кратчайший путь между артериями и венами, вторые представляют собой боковые ответвления от магистральных капилляров и образуют капиллярные сети. Иногда также капилляры, которые содержат только плазму, глиматозные. Скорость кровотока в магистральных капиллярах выше, чем в капиллярной сети. Они выполняют важную роль в распределении крови в капиллярной сети, обеспечивая микроциркуляцию.

В венах и тканях кровь течет по всем капиллярам. Приблизитель-

но 1% из полностью (временной) выключена из кровообращения. Во время ритмической работы органов, например при сокращении мышцы, секреторной железе, вследствие усиленного обмена веществ, число функционирующих капилляров увеличивается.

В некоторых участках кожи, почках, легких имеются неперемежаемые соединения артерий и вен. Такие соединения называют *артерио-венными анастомозами*. Они играют важную роль в регуляции капиллярного кровообращения. В обычных условиях артерио-венозные анастомозы закрыты и кровь течет через капиллярную сеть. При понижении или повышении внешней температуры артерио-венозные анастомозы открываются, в результате чего кровь непосредственно поступает из артерий в вены. Таким образом предотвращается перегревание или охлаждение организма.

Непрерывный кровоток в капиллярах обуславливает разницу в давлении в начале артерий и в конце их, при переходе в вены. На артериальном конце капилляров давление равно 30—35, а на венозном — 15 мм рт. ст. При расширении проводящих артерий давление в капиллярах повышается, а при их сужении — понижается.

**Распределение циркулирующей крови и кровяное дефицит.** В период физической нагрузки на ту или другую систему организма или при усилении физиологических функций организм происходит перераспределение крови. Оно возникает в зависимости от температуры воздуха. Например, в процессе пищеварения усиливается приток крови к внутренним органам и одновременно уменьшается кровообращение в мышцах и коже. При беременности усиливается плацентарное кровообращение. Физическая работа ведет к сужению сосудов пищеварительного тракта и к усилению притока крови в мышцы.

Значительная часть крови в орга-

визме (до 45—50 %) находится в так называемых крупных делю — в печени, селезенке, легких, подкожных сосудах сплетениях, где движение ее резко замедляется. Так, в печени она перемещается в 10—20 раз медленнее, чем в других сосудах, а в селезенке может быть гичги полностью выключена из кровообращения. Резервуарная функция селезенки осуществляется с помощью специальной структуры сосуда, особенно венозных синусов, имеющих сфинктеры. При расслаблении последних кровь из них свободно переходит в вены. Кровь селезенки содержит больше эритроцитов и за 15—18 % больше гемоглобина, чем кровь других органов, поэтому поступление крови из селезенки способствует повышению транспорта кислорода.

Важную роль в качестве делю крови играет печень. В стенках крупных печеночных вен имеются сфинктеры, которые, сокращаясь, суживают устье вен, что препятствует току крови от печени. В результате этого кровь задерживается в печени. Кровь в этом случае не выключается из циркуляции, как в селезенке, но ее движение замедляется.

**Регуляция кровообращения.** Механизм регуляции кровообращения связан с изменением диаметра кровеносных сосудов. Тонус кровеносных сосудов постоянно регулируется вегетативной нервной системой. Артерии и артериолы имеют сосудосуживающие нервные волокна — *вазоконстрикторы*, относящиеся к симпатической нервной системе, и сосудорасширяющие — *вазодилататоры*, принадлежащие к парасимпатической нервной системе. Влияние симпатических нервов распространяется на сосуды внутренних органов, за исключением сердца.

Сосудосуживающее действие обусловлено тем, что по симпатическому нерву к кровеносным сосудам поступают нервные импульсы, которые поддерживают их стенки в состоянии

некоторого напряжения (тонуса). Если симпатический нерв передерзеть, то стенок выключаются и артерии и сосуды расширяются. У высших животных расширение сосудов уха наблюдалось в течение длительного времени (до двух лет), причем при болевых раздражениях оно удлинялось (А. Н. Гольков, 1961).

Расширение сосудов происходит при раздражении задних корешков спинного мозга, а стенок артерий парасимпатические нервные волокна, однако вазодилататоры, по-видимому, играют второстепенную роль в регуляции тонуса сосудов.

**Сосудодвигательные центры** расположены в продолговатом мозге на дне IV мозгового желудочка. Центр имеет два отдела: прессорный и депрессорный. Раздражение первого отдела вызывает сужение артерий и подъем кровяного давления, раздражение второго — расширение артерий и соответствующее падение давления. Сосудодвигательный центр находится в состоянии постоянного возбуждения, что обеспечивает тонус сосудистой системы в целом.

Функция сосудодвигательного центра осуществляется рефлекторным и гуморальным путем. Как уже упоминалось, артерии и артериолы находятся в состоянии определенного тонуса, обуславливающего степень их сужения. Этот артериальный тонус, в свою очередь, определяется тонусом сосудодвигательного центра, получающего импульсы с периферии от рецепторов, расположенных в различных органах и тканях, особенно в стенке дуги аорты, в сердце, сонных артериях и др. Важное значение имеют прессорбарорецепторы, расположенные в дуге аорты и в области разветвления сонной артерии на внутреннюю и наружную (каротидный синус). Места расположения прессоррецепторов, регулирующих кровообращение и давление крови, называют *сосудистыми рефлексогенными зонами*. посредством специальных нервов они связаны

в сосудодвигательном центре. Так, рецепторы аорты передают сигналы депрессорному нерву приходящему в составе блуждающего нерва, рецепторы сонных артерий — симпатическому нерву Гейнгофа, вступающему в мозг в составе языкоглоточного нерва.

Раздражение депрессорного нерва вызывает рефлекторное повышение тонуса центра блуждающего нерва, одновременно снижается тонус сосудосуживающего центра, и кровяное давление падает, замедляется сердечная деятельность, расширяются сосуды внутренних органов.

Роль рефлексогенной зоны сонной артерии (каротидного синуса) в регуляции кровяного давления доказывает следующий опыт. Если пережать сонную артерию ниже места ее разветвления на наружную и внутреннюю, то произойдет быстрое ее кровенаполнение, вследствие чего возбуждены рецепторы и сигнал поступит в сосудодвигательный центр. Ответной реакцией центра выразится повышение артериального давления. Это обусловлено тем, что импульсы из рефлекторного поля сонной артерии вызывают рефлекторное понижение тонуса сосудосуживающего центра и повышение тонуса ядра блуждающего нерва, вследствие этого сердечная деятельность замедляется, сосуды расширяются и артериальное давление быстро падает (депрессорный эффект) (рис. 15).

Обе указанные рефлексогенные зоны имеют важное значение в регуляции постоянства артериального давления и нормальном состоянии она препятствуют его повышению. Это дает основание называть сосудистые рефлексогенные зоны «сосудодвигательным кровяного давления». Снижение артериального давления, например при кровопотере, слабости сердца, ведет к уменьшению раздражения прессорецепторов, поэтому ослабевает и «суживающее» действие сосудодвигательного центра. Наряду с сосудистыми барорецепторами



15 Резкое падение артериального давления при раздражении прессорецепторов каротидного синуса у собаки (депрессорный эффект):

а — отрезок раздражения прессорецепторов

имеются еще хеморецепторы, чувствительные к изменению химического состава крови. Они расположены в восходящей части аорты (аортальное тельце) и в сонных артериях (каротидное тельце), а также в сосудах сердца, селезенки, надпочечников, почек. Эти рецепторы высокочувствительны к изменениям  $\text{CO}_2$  и кислорода в крови, окиси углерода, цианидам, никотину и другим веществам. Раздражение хеморецепторов передается сосудодвигательному центру, повышая его тонус. В результате этого быстро суживаются сосуды, повышается кровяное давление и возбуждается центр дыхания. Следовательно, раздражение хеморецепторов вызывает сосудистые рефлексы прессорного характера.

Сосудистые рефлексы могут возникать в результате воздействия разных раздражителей: электрического тока, холода и тепла, радиации и других физических факторов.

В функциональном отношении сосудодвигательный центр получил влияние коры полушарий и других отделов головного мозга (симпатическая извилистая премоторная зона). Это влияние можно видеть при эмоциональном возбуждении животных, сопровождающемся повышением артериального давления. Образование

условных рефлексов на изменение тонуса кровеносных сосудов подтверждает правильность механизма влияния коры надпочечников на функцию сосудодвигательного центра.

Некоторые биологически активные вещества (гормоны, медиаторы) обладают сосудосуживающим и сосудорасширяющим действием. Гормоны надпочечников адреналин и норадреналин, гормон задней доли гипофиза (АДГ) вызывают сужение артерий в артериол органов брюшной полости и легких. Однако сосуды мозга и сердца реагируют на эти вещества расширением, что способствует улучшению питания сердечной мышцы и тканей мозга. В слизистой оболочке кишечника, в мозге при распаде кровяных пластинок образуется серотонин, обладающий сосудосуживающим действием; он препятствует кровотечению в этих органах в случае повреждения тканей.

В почках вырабатывается особое сосудосуживающее вещество — ренин. Это фермент самостоятельно не вызывает сужения сосудов, но, поступая в кровь, активирует глобулин плазмы — гипотензиоген, превращая его в активное сосудосуживающее вещество — гипотензин, который сужает сосуды, в результате чего давление крови повышается. При нормальном кровообращении в почках образуется сравнительно мало ренина, но при ограниченном притоке крови для падении кровяного давления вырабатывается значительное количество.

Способностью расширять сосуды обладают: гистамин, ацетилхолин, простагландины, аденозинтрифосфорная кислота, брадикинин и др. Брадикинин — очень активное сосудорасширяющее вещество, образующееся в тканях здорового организма. В состоянии физиологического покоя гормоны, расширяющие сосуды, циркулируют в крови в небольшом количестве, но, если необходимо снизить кровяное давление,

например при повышенной физической нагрузке, они в большом количестве поступают в кровь, вызывая депрессорный эффект.

Первая и гуморальная регуляция кровообращения тесно связаны. Например, адреналин при раздражении симпатического черепной системы прекращает действие вследствие попадания в кровь аминоксидазы, разрушающей фермент.

## ОСОБЕННОСТИ КРОВООБРАЩЕНИЯ В НЕКОТОРЫХ ОРГАНАХ

**Кровообращение в сердце.** Кровообращение в венечных сосудах сердца происходит преимущественно во время систолы. В момент систолического «напряжения» желудочков сердечная мышца сдавливает расположенные в ней сосуды, поэтому кровоток ослабевает. При экстремальном сужении просвета венечных артерий путем мажорации интими резко ослабевает сердечная деятельность, нарушается ритм, возможна даже внезапная остановка сердца. Закупорка только одной венечной артерии тромбом ведет к серьезным нарушениям кровоснабжения и питания миокарда (инфаркт).

Ток коронарного кровообращения может измениться в зависимости от давления в аорте. Расширение артерий происходит при раздражении ветвей симпатического нерва, иннервирующих коронарные сосуды. Эмоции могут вызывать усиление или ослабление кровотока. Например, в эксперименте коронарное кровообращение у собаки значительно усиливается при появлении кошки.

**Кровообращение в мозге.** Мозг получает кровь от артерий, радиальных и коллатеральных от мягкой оболочки мозга, в них кровь поступает по валикулярному кругу. Между артериями и венами анастомозов нет, капилляры находятся в открытом состоянии. Оттекающая от мозга кровь поступает в вены, образующие синусы

в твердой мозговой оболочке. Основность кровообращения в мозге — возможность кровотока, обеспечивающая постоянный транспорт кислорода к нейронам. Последние способны уже через 5—6 мин при отсутствии поступления кислорода. Прекращение притока крови к мозгу вызывает последние исчезновение биоэлектрических колебаний коры головного мозга, что свидетельствует о прекращении движения ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  через клеточные мембраны.

**Легочное кровообращение.** Циркуляция крови в легких обеспечивает как малым (через легочную артерию), так и большим (бронхиальную артерию) кругом кровообращения, но газообмен между венозной кровью и венолидами, поступающим в легкие, осуществляется только за счет малого круга. Эритроциты проходят через легкие приблизительно за 0,2, находясь в легочных капиллярах, где происходит газообмен, в течение 0,7 с. У взрослых животных количество крови, проходящей по бронхиальным сосудам, по сравнению с объемом крови в легочных артериях, очень невелико и составляет 1—2 % минутного объема кровотока. Емкость желудочного русла легких может уменьшаться и увеличиваться вследствие эластичности легочной ткани значительно растягивается. Поэтому кровенаполнение легких помещается в пределах 10—20 % в общем объеме крови, легкие служат одним из кровяных депо организма.

**Кровообращение в печени.** Оно связано с процессами пищеварения и выделения барьерной функции. Печеночная вена печени распадается на сеть капилляров, которые, объединяясь и сливаясь, образуют печеночную вену, поэтому кровь, поступающая в печень через воротную вену, дважды проходит через капилляры. Такое строение капиллярной системы обеспечивает прохождение всей массы крови через печеночные клетки и освобождение ее от про-

дуктов продукции обмена (глюкоза, глюкоза, фруктоза). Если кровь из воротной вены направить непосредственно в толую вену (мощную режешь), произойдет отравление организма со смертельным исходом. Такой опыт на собаках был впервые выполнен в 1877 г. Н. В. Эшлом.

**Кровообращение в селезенке.** На микровидных веточках капилляров селезенки расположены кисточки, заканчивающиеся слепыми расширениями с отверстиями. Через эти отверстия кровь переходит в пульсу, а оттуда в синусы, имеющие отверстия в стенках. Селезенка, как губка, может вытискивать большое количество крови. Кровь селезенки содержит больше эритроцитов и на 15 % больше гемоглобина, чем кровь, циркулирующая в сосудах, поэтому вытискивание крови из селезенки способствует повышению транспорта кислорода.

**Последствия прекращения кровообращения.** Нарушенные функции, а затем и гибель ткани после прекращения кровообращения обусловлены прекращением притока кислорода и токсическим действием на ткани накапливающейся в них продукции распада. Сократительная функция скелетных мышц исчезает через 20—30 мин после прекращения кровотока. Но необратимые изменения в ткани начинают значительно позднее — через 2 ч. Изолированное сердце можно оживить через 70—90 ч после смерти животного, если пропустить через сосуды или желудочки сердца теплый раствор Тирьеде или дефибрированную кровь.

Наиболее дифференцированные ткани сразу теряют функциональность при остром нарушении кровообращения (сетчатка глаза). Клетки мозговой коры при остановке кровообращения начинают гибнуть через 5—6 мин. Если у собак через 12—15 мин после прекращения кровообращения восстановить работу сердца, то функции свиного мозга восстанавливаются, но их поведение

становится таким же, как у собак с удаленной корой полушарий мозга.

## ЛИМФА И ЛИМФООБРАЩЕНИЕ

В организме наряду с кровеносными сосудами имеется еще система лимфатических сосудов, по которым возвращается в кровь тканевая жидкость (рис. 16). Всосавшаяся в лимфатические сосуды тканевая жидкость называется лимфой. Важнейшая функция ее — возврат белка из тканевых пространств в кровь, участие в перераспределении воды в организме, молокообразовании, пищеварении и обмене веществ.

**Лимфатическая система.** Она состоит из лимфатических сосудов, лимфатических узлов, грудного и шейного протоков. Грудной лимфатический проток — основной коллектор, доставляющий лимфу в венозное русло. На уровне 4—5-го грудных позвонков расположены блочные сети лимфатических сосудов, а его шейный отдел представляет несколькими стволами, сливающимися у крупного рогатого скота с наружной и внутренней яремными венами, или с одной из них. Грудной отдел лимфатического протока имеет анастомозы с краниальными средостенными лимфатическими узлами (К. А. Петраков, 1983). Из межтканевых пространств лимфа собирается в лимфатические сосуды, затем проходит систему регионарных лимфатических узлов, поступает в грудной и шейный лимфатические протоки и наконец в полые вены, смешиваясь в правом предсердии с венозной кровью.

В тканях находится разветвленная сеть замкнутых лимфатических капилляров, стенки которых обладают очень высокой проницаемостью, через них могут проходить коллоидные растворы и взвеси. Лимфатические капилляры объединяются в мелкие лимфатические сосуды. Стенки их подобны стенкам мелких вен, но только более тонкие.

Крупные лимфатические сосуды



16 Схема связи кровеносных и лимфатических капилляров:

- 1 — кровеносный капилляр, а — б — терминал артериального капилляра, в — венозный;
- 2 — лимфатический капилляр, в — клапан;
- 4 — волокна соединительной ткани [по Д. А. Жданову].

имеют клапаны и веточки симпатических нервов, раздражение последних вызывает сокращение сосудов. Лимфатические сосуды — это как бы дренажная система, удаляющая избыток тканевой, или интерстициальной, жидкости, находящейся в органах. Отекающая от тканей лимфа поступает в биологические фильтры — лимфатические узлы, они задерживают и частично обезвреживают различные вещества и бактерии.

Чужеродные частицы поступают в лимфатическую, а не в кровеносную систему, потому что лимфатические капилляры имеют более проницаемые стенки. Фильтрация в лимфатических узлах осуществляется как механически, так и благодаря фагоцитарной активности их ретикулоэндотелиальных клеток. В легочных лимфатических сосудах, например у животных, живущих в больших городах, а также у лошадей, раббитов и др. птиц,

вещь доминок или в камениломачик, обнаруживают большие количества чешуи пшени (пыльцеые зерновок). Лимфатические узлы служат местом образования лимфоцитов, и лимфы, выходящая из узлов, обогащается лейкоцитами форменными элементами.

**Состав и свойства лимфы.** Лимфа образуется из крови, поэтому ее химический состав близок к составу плазмы крови, но в разных отделах лимфатической системы он неодинаков (табл. 5).

А. Состав лимфы, %

Вещества	Плазма крови	Лимфа из нового сосуда	Лимфа грудного протока
Белок	8	2	4
Холестерин	0,02	0,33	0,33
Кальций	0,02	0,023	0,024
Гликоген	0,12	0,12	0,13
Наблюдательный узел	0,032	0,034	0,029
Фибриноген	0,4	—	0,04

Лимфа, взятая из лимфатических протоков во время голодания или после приема нежирной пищи, бесцветная, почти прозрачная, с плотностью около 1,015. В ней содержатся белки, белковые азотистые вещества, глюкоза, соли, гормоны, ферменты, витамины и антитела. Состав белков такой же, как в плазме крови, но количество их меньше. Наиболее низкое содержание белков в лимфе, оттекающей от конечностей (1—2 %), кожи, мышц. Стенки лимфатических капилляров в них менее проницаемы. Наибольшим содержанием белка отличается лимфа печени (в среднем 5,3 %).

Вследствие меньшего содержания белков в лимфе вязкость и плотность ее ниже, чем плазмы крови. Лимфа имеет несколько более высокую концентрацию хлоридов и бикарбонатов, чем плазма крови. Реакция ее щелочная, pH немного выше, чем у плазмы крови.

Состав лимфы в органах зависит от их функционального состояния. Так, лимфа сосудов кишечника а

зиднее лимфатического грудного протока после приема корма, богатого жиром, становится непрозрачной, молочно-белого цвета в связи с тем, что в ней содержится взвесь капелек жира, выходящего из кишечника. В лимфе обычно нет эритроцитов. Количество лимфоцитов после прохождения лимфатических узлов возрастает и в грудном протоке составляет около 5—20 тыс. мм<sup>3</sup>. Кроме лимфоцитов, в лимфе имеется небольшое количество моноцитов и гранулоцитов. В лимфе нет кровяных пластинок, но она свертывается, так как содержит фибриноген и ряд факторов свертывания. После свертывания лимфы образуется рыхлый желтоватый сгусток и выступает жидкость, называемая сывороткой. В лимфе и крови обнаружены факторы гуморального иммунитета — комплемент, пропердин, лизоцим. Их количество и бактерицидная активность в лимфе достоверно ниже, чем в крови.

Количество лимфы, содержащейся в различных органах, зависит от их функции. Наиболее интенсивно она образуется в печени, что имеет большое значение для эвакуации образующихся белков. Например, на 1 кг живой массы ее приходится в печени — 21—36 мл, в сердце — 5—18, в селезенке — 3—12, в мускулатуре конечностей — 2—3 мл. По грудному протоку в кровь поступает около 2 мл лимфы на 1 кг живой массы в час. У коровы массой 500 кг в кровоток поступает около 24 л лимфы в сутки.

**Роль лимфатических узлов.** Каждый лимфатический узел контролирует определенный участок лимфатической системы. При попадании в организм микробов или трансплантации чужеродной ткани ближайший к этому месту лимфатический узел уже через несколько часов начинает увеличиваться в размерах, лимфоциты влетают его интенсивно делиться и образуют огромное количество новых лимфоцитов. Функция новых

лимфоцитов — органидами специфический самозащиты организма (иммунной реакции) от чужеродных агентов — антигенов. Малые лимфоциты образуются из «зрелых» клеток костного мозга. В лимфатических узлах различают длительно живущие тимусзависимые (Т-лимфоциты), которые пришли стадии развития в тимусе, и недолговечные В-лимфоциты, которые не были в тимусе, а прямо из костного мозга попали в лимфатические узлы.

Макрофаги первыми атакуют инвазивные в организм антигены. Т-лимфоциты вырабатывают особое вещество (гуморальный фактор), которое уменьшает подвижность макрофагов, благодаря чему антигены концентрируются в лимфатических узлах. Там на них обрушивается вся мощь иммунной защиты. Один тип Т-лимфоцитов («клетки-убийцы») непосредственно уничтожает антигены, другой тип Т-лимфоцитов (клетки памяти) после первого внедрения чужеродного агента сохраняет память о нем на всю жизнь и обеспечивают более активную реакцию на вторичное вторжение. Т-лимфоциты вместе с макрофагами «преподносят» антиген в таком виде, что это стимулирует В-лимфоциты к превращению сначала в большие лимфоциты, а затем в плазматические клетки, производящие антитела против данного антигена.

Таким образом, лимфатические узлы играют важную роль как в инфекционном, так и трансплантационном иммунитете.

**Механизм образования и движения лимфы.** В 50-х годах прошлого века К. Мидден предложил фильтрационную теорию образования плазменной жидкости и лимфы. Согласно этой теории, лимфообразование происходит в результате разницы гидростатического давления в кровеносных капиллярах и тканевой жидкости. В дальнейшем данную теорию дополнил Э. Старлинг. Он отметил, что, кроме разницы гидроста-

тического давления в кровеносных капиллярах в тканях, важную роль играет также разность онкотического давления в крови и тканях.

Увеличение гидростатического давления крови и капиллярах способствует образованию лимфы, а повышение онкотического давления препятствует. Фильтрация жидкости из крови происходит в начальном артериальном конце капилляра, а возвращается она в кровь в венозном конце. Это обусловлено большей величиной кровяного давления в артериальном участке (30 мм рт. ст.) и меньшей — в венозном (15 мм рт. ст.) и некоторым повышением онкотического давления в венозном конце капилляра. При уменьшении в плазме крови онкотического давления начинается усиленный переход жидкости из крови в ткани. Повышение осмотического давления тканевой жидкости в лимфы также усиливает образование лимфы. Это отмечает в тех случаях, когда в этих жидкостях накапливается большое количество низкомолекулярных конечных продуктов обмена веществ, например при усиленной мышечной работе.

Стенка капилляров обладает избирательной способностью к различным веществам. Повышение лимфообразования происходит под действием некоторых веществ, получивших название лимфогенных (гистин, гистамин, экстракты из печени).

Лимфатические капилляры высокопроницаемы для многих клеток и веществ. Так, эритроциты, лейкоциты, хиломикроны, макромолекулы легко проникают в лимфатические капилляры, поэтому лимфа выполняет не только транспортные, но и защитные функции.

В механизме перемещения лимфы важную роль играют ритмические сокращения стенок некоторых лимфатических сосудов. Особенно четкая способность к постоянной ритмической активности выражена у самого крупного лимфатического сосуда —

грудиного притока. Благодаря сильной ритмической сжимаемости стенок грудного протока обеспечивается поступление лимфы и этот проток и ее перекачивание необходимыми приборами и насосами системы. Поэтому грудной лимфатический проток называют отряем сердца — лимфатическим. Объем лимфы, поступающей через грудной проток в кровь за сутки приблизительно равен объему всей лимфы.

Движению лимфы по организму, как и перемещению крови, способствуют сокращения мускулов, сгибание и разгибание конечностей, массаж тела.

В движении лимфы большое значение имеет отрицательное давление в плевральной полости. Во время вдоха оно способствует расширению грудного лимфатического протока и соответственно в него лимфы из периферических лимфатических сосудов, особенно из апикальных звеньев конечностей. Скорость движения лимфы значительно меньше, чем крови. В шейном лимфатическом протоке лимфа за 1 мин проходит 240—300 мм лимфы. Давление лимфы в лимфатических сосудах составляет 8—10 мм водн. ст., а у места впадения грудного протока в полые вены — 4 мм водн. ст. Эта разница в давлении крови и лимфы обеспе-

чивает ее движение по системе лимфатических сосудов и капилляров.

В сложной системе регуляции лимфообращения и лимфообразования большую роль играют пиркадные ретикулярные ганглии риногалакто-гипофизарно-надпочечниковой системы, определяющие уровень циркулирующих биогенных аминов. Это фактор рассматривают как регулятор метаболизма белков, липидов и углеводов, ответственных за транспорт всех биологических жидкостей [Р. С. Орлов, 1987]. Движение лимфы осуществляется за счет работы лимфангиомов, представляющих собой ячейки лимфатических сосудов и подчашечных ядреперитонеально возбуждающему влиянию.

Для выяснения состава лимфы и механизма лимфообразования применяется методика получения лимфы из грудного протока крупного рогатого скота [Б. З. Иткин, 1967].

### Контрольные вопросы

1. Объясните, какими свойствами обладает сердечная мышца.
2. Дайте характеристику сердечного цикла у разных животных.
3. Как обеспечивается регуляция работы сердца и кровообращения?
4. Какие особенности кровообращения в разных органах?
5. Как образуется лимфа и в чем заключается ее физиологическое значение?
6. Объясните значение лимфатических узлов.

# Глава 3 ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

Дыхание — совокупность процессов, обеспечивающих потребление кислорода и выделение двуоксида углерода в атмосферу. В эволюции дыхательной функции лежат такелые окислительно-восстановительные процессы, обеспечивающие обмен энергии в организме.

Сущность дыхания заключается в обеспечении процессов, при помощи которых животные и растительные клетки потребляют кислород, oxidит двуокись углерода и переводят энергию в форму, доступную для биологического использования. Поступающий из окружающей среды кислород доставляется к клеткам, где он связывается с углеродом и водородом, которые отщепляются от высокомолекулярных веществ, включенных в цитоплазму. Конечные продукты превращенной энергии, удаляемых из организма, — двуокись углерода, вода и другие соединения — содержат большую часть кислорода, поступающего в организм, остальной кислород входит в состав цитохломи. Кислород обеспечивает основные биохимические окислительные процессы, обеспечивающие энергию, поэтому чрезвычайно жизнь и здоровье животных невозможны при недостаточном снабжении организма кислородом. При прекращении окислительных процессов животные погибают через несколько минут.

В процессе дыхания различают обмен воздуха между внешней средой и альвеолами (внешнее дыхание) или венгиляцией легких, обмен газов кровью, потребление кислорода клетками и выделение ими двуоксида углерода (клеточное дыхание).

**Эволюция дыхания.** У одноклеточных организмов газы непосредственно проникают через оболочку клетки — диффузное дыхание. У низших многоклеточных, например червей, насекомых, обмен газов происходит через клетки поверхностных покровов — кожное дыхание. У низших позвоночных — рыб, амфибий, пресмыкающихся — уже есть специальные органы дыхания. У рыб органами дыхания служат жабры разнообразного строения. Жабренное дыхание у некоторых рыб, кроме жабр, имеется еще кожное и кишечное дыхание. Из кишечной трубки образуются

плавательный пузырь, клетки которого активно поглощают кислород, например, у щуки 35, у морского омуля — 80 %.

У большинства насекомых снабжение организма кислородом осуществляется через тончайшие сети ветвей трахей.

У птиц, как и у рептилий, трахея делится на два бронха, которые, проходя сквозь легкие, открываются в воздушные мешки. Легкие сравнены с кистевой камерой. Воздух через легкие поступает через разветвленные бронхи и бронхиолы в воздухоносные мешки. Наиболее крупные из них расположены в брюшной полости, а более мелкие — в грудной. Все они имеют оторстки, прилегающие к трубчатые кости конечностей. Диафрагма у птиц, как и у рептилий, отсутствует. Воздухоносные мешки как резервуары воздуха улучшают воздухообмен в легких, поддерживают тело птицы в полете, на воде, способствуют его охлаждению.

## ВНЕШНЕЕ ДЫХАНИЕ

У млекопитающих газообмен почти полностью совершается в легких. Через кожу и пищеварительный тракт он осуществляется только в пределах 1—2 %. У лошадей во время напряженной работы возможное дыхание возрастает до 8 %.

В филогенезе дыхательного аппарата важное значение имело развитие и совершенствование дыхательной мускулатуры, обеспечивающей постоянную смену воздуха в легких, поэтому респираторные мышцы развиты хорошо.

Дыхание совершается ритмически, что обеспечивает поддержание постоянства напряжения двуоксида углерода ( $\text{CO}_2$ ), концентрации ионных водорода ( $\text{H}^+$ ) и напряжения

альвеолы (О<sub>2</sub>) и артериальной крови. Весь процесс газообмена происходит в легочных альвеолах, тесно соприкасающихся с сосудистыми капиллярами и эритроцитами (рис. 17).

**Механизм вдоха и выдоха.** Процесс дыхания обусловлен движением грудной клетки и растяжением легких. При спокойном дыхании, при вдохе (инспирации) дыхательная мускулатура сокращается, все ребра, поскольку они фиксированы в суставах, описывают дугу вверх и вперед и грудная клетка расширяется в продольном и поперечном направлениях. Расширению грудной клетки спереди назад способствует и сокращение диафрагмы. При вдохе положение сухожильного центра ее остается неизменным, а увеличиваются лишь мышечные участки. Диафрагма становится конусовидной.

Прекращение вдоха создает предпосылки для выдоха (экспирации): межреберные мышцы расслабляются и грудная клетка в силу эластичности и собственной тяжести возвращается в исходное положение, а отталкиваемые назад диафрагмой брюшные внутренности подаются вперед и купол диафрагмы становится выпуклым. Сдавливаемая грудная клетка равномерно сдвигает легкие, выжимая из них воздух. Участие рачковидных мышц в дыхательном акте было выяснено с помощью регистрации их биопотенциалов (электрокардиограмм).

Выдох осуществляется обычно пассивно вследствие расслабления упомянутой мускулатуры. Однако при форсированном выдохе сокращаются внутренне межреберные и задние нижние зубчатые мышцы, а также мышцы живота. Вдох совершается несколько быстрее, чем выдох. У коров соотношение вдоха к выдоху по времени составляет 1:1,2.

Для регистрации дыхательных движений применяют метод *резонансово-вольфовых*. Он заключается в измерении электрической емкости тканей, находящейся между двумя электро-

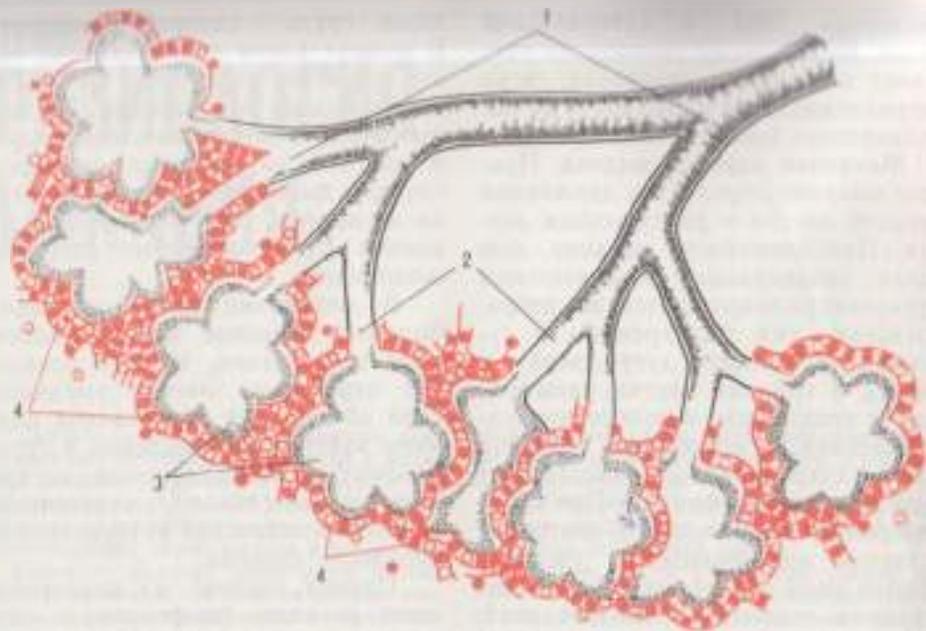
дами груди — грудной эластичности. В момент вдоха сопротивление тканей достигает максимума (1—2 Ом), а при выдохе — минимума. По данным резонансовограммы можно судить о частоте дыхательных движений, глубине дыхания, длительности вдоха и выдоха, что необходимо для оценки функционального состояния животного.

В механизме вдоха и выдоха большое значение имеет эластическая гнга легких, то есть постоянное стремление легких уменьшить свой объем. Она обусловлена наличием эластических волокон в стенке альвеол и поверхностным натяжением пленки (около  $\frac{2}{3}$  эластической тяги), покрывающей внутреннюю поверхность альвеол.

Пленка состоит из нерастворимого в воде фосфолипида — сурфактанта, который стабилизирует поверхностное натяжение. При вдыхе молекулы сурфактанта прилетают друг к другу менее плотно, что способствует усилению поверхностного натяжения. При выдохе молекулы прилегают более плотно, что снижает поверхностное натяжение жидкости и препятствует слипанию альвеол и ателектазу (спадению легкого). Если бы внутренняя поверхность альвеол была покрыта водным раствором, поверхностное натяжение должно было бы быть в 5—8 раз больше. В таких условиях произошло бы полное спадение одних альвеол при перерастяжении других.

**Отрицательное давление в плевральной полости.** Легкие расположены в асимметрически закрытой полости, образованной стенками грудной клетки и диафрагмой. Изнутри грудная полость выстлана плеврой, состоящей из двух листков. Один листок прилегает к грудной клетке, другой — к легким. Между листками имеется щелевидное пространство, или плевральная полость, запечатанная плевральной жидкостью.

Грудная клетка в утробном периоде и после рождения растет бы-



**17** Участок легкого с альвеолярными капиллярами (увеличение)

1 — терминальный бронхиол; 2 — альвеолярный мешок; 3 — альвеола; 4 — капилляр; 5 — эритроциты

стрее легких. Кроме того, плевральные листы обладают большой всасывающей способностью. Поэтому в плевральной полости устанавливается отрицательное давление. Так, в альвеолах легких давление равно атмоферному — 760, а в плевральной полости — 745—754 мм рт. ст. Эти 10—30 мм и обеспечивают расширение легких. Если проколоть грудную стенку так, чтобы воздух вошел в плевральную полость, то легкие тут же спадутся (ателектаз). Это происходит потому, что давление атмосферного воздуха на наружную и внутреннюю поверхность легких сравняется.

Легкие в плевральной полости всегда находятся в несколько растянутом состоянии, но во время вдоха их растяжение резко увеличивается, а при выдохе уменьшается. Это явление хорошо демонстрирует модель, предложенная Дюндерсом (табл. IX).

Если подобрать бутылку, по объему соответствующую величине легкого, предварительно поместив их в эту бутылку, и вместо дна натянуть резиновую пленку, выполняющую роль диафрагмы, то легкие будут расширяться при каждом оттягивании резинового дна. Соответственно будет изменяться величина отрицательного давления внутри бутылки.

Отрицательное давление можно измерить, если ввести в плевральное пространство инъекционную иглу, соединенную с ртутным манометром. У крупных животных оно достигает при вдохе 30—35, а при выдохе уменьшается до 6—12 мм рт. ст. Колебания давления при вдохе и выдохе влияют на движение крови по венам, расположенным в грудной полости. Так как стенки вен легки-растяжимы, то отрицательное давление передается на них, что способствует расширению вен, их кровенаполнению и возврату венозной крови к правой предсердию, при выдохе приток крови к сердцу усиливается.

**Типы дыхания.** У животных различают три типа дыхания: реберный,

всех грудной — при вдохе преобладает сокращение наружных межреберных мышц; диафрагмальный, или брюшной, — расширение грудной клетки происходит преимущественно за счет сокращения диафрагмы, реберно-брюшной — вдох обеспечивается в разной степени межреберными мышцами, диафрагмой и брюшными мышцами. Последний тип дыхания свойственен сельскохозяйственным животным. Изменение гигадактилия может свидетельствовать о заболевании органов грудной или брюшной полости. Например, при заболевании органов брюшной полости преобладает реберный тип дыхания, так как животное оберегает больные органы.

**Жизненная и общая емкость легких.** У собак крупные собаки и овцы выдыхают в среднем 0,3—0,5, лошади — 5—6 л воздуха. Этот объем называется *дыхательным воздухом*. Сверх данного объема собаки и овцы могут вдохнуть еще 0,5—1, в лошади — 10—12 л — *дополнительный воздух*. После нормального выдоха животные могут выдохнуть приблизительно такое же количество воздуха — *резервный воздух*. Таким образом, при нормальном, неглубоком выдохе у животных грудная клетка не расширяется до максимального предела, и находится на некотором потакимальном уровне, при необходимости за счет максимального сокращения мышц инспираторов. Дыхательный, дополнительный и резервный объемы воздуха составляют *жизненную емкость легких*. У собак она составляет 1,5—2 л, у лошадей — 26—30, у крупного рогатого скота — 30—35 л воздуха. При максимальном выдохе в легких еще остается немного воздуха, этот объем называют *остаточным воздухом*. Жизненная емкость легких и остаточный воздух составляют *общую емкость легких*. Величина жизненной емкости легких может значительно уменьшаться при некоторых заболеваниях, что при-

водит к нарушению газообмена.

Определение жизненной емкости легких имеет большое значение для выяснения физиологического состояния организма в норме и при патологии. Ее можно определить с помощью специального аппарата, называемого *вдыхающим спирометром* (аппаратом «Спиро I-В»). К сожалению, эти способы трудно применимы в производственных условиях. У лабораторных животных жизненную емкость определяют под наркозом, при вдыхании смеси с высоким содержанием  $\text{CO}_2$ . Величина наибольшего выдоха примерно соответствует жизненной емкости легких. Жизненная емкость изменяется в зависимости от возраста, продуктивности, породы и других факторов.

**Легочная вентиляция.** После спокойного выдоха в легких остается резервный, или остаточный, воздух, называемый также альвеолярным воздухом. Около 70% вдыхаемого воздуха непосредственно поступает в легкие, остальные 25—30% участвия в газообмене не принимают, так как он остается в верхних дыхательных путях. Объем альвеолярного воздуха у лошадей составляет 22 л. Поскольку при спокойном дыхании лошадь вдыхает 5 л воздуха, из которых в альвеолы поступает только 70%, или 3,5 л, то при каждом вдохе в альвеолы вентилируется только  $\frac{1}{2}$  часть воздуха (3,5:22). Отношение вдыхаемого воздуха к альвеолярному называют *коэффициентом легочной вентиляции*, и количество воздуха, проходящего через легкие за 1 мин, называют *объемом легочной вентиляции*. Минутный объем величина переменная, зависящая от частоты дыхания, жизненной емкости легких, интенсивности работы, характера питания, патологического состояния легких и других факторов.

Воздухоносные пути (гортань, трахея, бронхи, бронхиолы) не принимают непосредственного участия в газообмене, поэтому их называют

8 Состав и парциальное давление газов вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха при барометрическом давлении 760 мм

Газ	Состав воздуха, %			Парциальное давление воздуха мм рт.ст.		
	вдыхаемый	выдыхаемый	альвеолярный	вдыхаемый	выдыхаемый	альвеолярный
Кислород	20,82	16,3	13,90	158,25	116,2	101,1
Двуокись углерода	0,03	4,0	5,62	0,30	28,5	40,0
Азот	79,15	79,7	80,48	596,45	596,3	571,8
Водяные пары (приблизительно)	От 0,5 во вдыхаемом до 6,5 % в выдыхаемом и альвеолярном воздухе					

\* Если выход  $\text{CO}_2$  из крови в альвеолярный воздух и переход  $\text{O}_2$  из альвеолярного воздуха в кровь увеличивается, то при неизменной величине альвеолярной вентиляции  $\text{CO}_2$  в альвеолярном воздухе растет, а  $\text{O}_2$  падает. Наоборот, если обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью не изменяется, а альвеолярная вентиляция возрастает, то в альвеолярном воздухе концентрация  $\text{CO}_2$  будет падать, а  $\text{O}_2$  увеличиваться.

вредным пространством. Однако они имеют большое значение в процессе дыхания. В слизистой оболочке носовых ходов и верхних дыхательных путях имеются серозно-слизистые клетки и мерцательный эпителий. Слизь увлажняет пыль и увлажняет дыхательные пути. Мерцательный эпителий движениями своих волосков способствует удалению слизи с частицами пыли, песка и другими механическими примесями в область носоглотки, откуда она выбрасывается. В верхних дыхательных путях находится множество чувствительных рецепторов, раздражение которых вызывает защитные рефлексы, например кашель, чихание, фырканье. Данные рефлексы способствуют выведению из бронхов частиц пыли, корочка, микробов, ядовитых веществ, представляющих опасность для организма. Кроме того, вследствие обильного кровоснабжения слизистой оболочки носовых ходов, гортани, трахеи согревается вдыхаемый воздух.

Объем легочной вентиляции несколько меньше количества крови, протекающей через малый круг кровообращения в единицу времени. В области верхушек легких альвеолы вентилируются менее эффективно, чем у основания, прилегающего к диафрагме. Поэтому в области верхушек легких вентиляция относительно

преобладает над кровотоком. Малые вено-артериальные анастомозы и сниженное отношение вентиляции к кровотоку в отдельных частях легких — основная причина более низкого напряжения кислорода и более высокого напряжения двуокси углерода в артериальной крови по сравнению с парциальным давлением этих газов в альвеолярном воздухе.

**Состав вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха.** Атмосферный воздух содержит 20,82 % кислорода, 0,03 % двуокиси углерода и 79,03 % азота. В воздухе животного-водческих помещений обычно содержится больше двуокси углерода, водяных паров, аммиака, сероводорода и др. Количество кислорода может быть меньше, чем в атмосферном воздухе.

Вдыхаемый воздух содержит в среднем 16,3 % кислорода, 4 % двуокси углерода, 79,7 % азота (эти показатели приведены в пересчете на сухой воздух, то есть за вычетом паров воды, которыми насыщен выдыхаемый воздух). Состав выдыхаемого воздуха непостоянен и зависит от интенсивности обмена веществ, объема легочной вентиляции, температуры атмосферного воздуха и др.

Альвеолярный воздух отличается от выдыхаемого большим содержанием двуокси углерода — 5,62 % и

аналогичном количестве кислорода — в среднем 14,2—14,6% азота — 80,48% (табл. 6). Выдыхаемый воздух содержит азота не только в меньшей, но и вредного пространства, т. е. он имеет такой же состав, как и атмосферный.

Азот в газообмене не участвует, но процентное содержание его по сравнению с воздухом несколько ниже, чем в вдыхаемом и альвеолярном. Это объясняется тем, что объем выдыхаемого воздуха несколько меньше, чем вдыхаемого.

Предельно допустимая концентрация двуоксида углерода в скотных зданиях, конюшнях, телятниках — 0,06%; но уже 1%  $\text{CO}_2$  вызывает заметную одышку, и легочная вентиляция увеличивается на 20%. Содержание двуоксида углерода выше 10% ведет к смерти.

## ПЕРЕНОС ГАЗОВ КРОВЬЮ

Кровь служит переносчиком кислорода из альвеолярного воздуха к тканям и двуокиси углерода от тканей тела к легочным альвеолам. Количество газа, растворяющегося в крови, зависит от следующих факторов: состав жидкости, объем и давление газа в жидкости, температура жидкости и физические свойства данного газа. Для определения степени растворимости газа введен показатель — коэффициент растворимости. Он отражает объем газа, который может раствориться в 1 мл жидкости при температуре 0°C и давлении его, равном 760 мм рт. ст. Если над жидкостью находится несколько газов, то каждый из них растворяется соответственно его парциальному давлению.

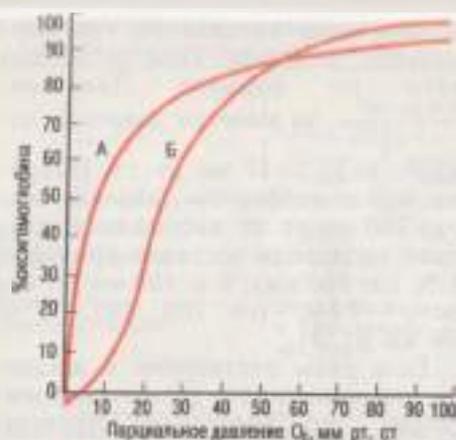
**Парциальное давление** — это часть общего давления газовой смеси, приходящегося на долю того или иного газа смеси. Парциальное давление можно узнать, если известны давление газовой смеси и процентный состав данного газа. Если общее давление газовой смеси обозначить  $P$  (мм рт. ст.), а содержание газа — и

его объемная процентная, то парциальное давление газа  $p$  можно найти по формуле Дальтона  $p = P \cdot \frac{v}{100}$ , за вычетом давления во-

дящего пара — 47 мм рт. ст. Например, при атмосферном давлении воздуха 760 мм рт. ст. парциальное давление кислорода составит примерно 21% (от 760 мм), т. е. 159 мм рт. ст., азота — 79% (от 760 мм), т. е. 596 мм рт. ст.

Если газы растворены в жидкости, то применяют термин «коэффициент», что аналогично понятию «парциальное давление». У млекопитающих животных напряжение кислорода в крови ниже атмосферного. Так, в атмосферном воздухе оно равно 150 мм рт. ст., а при переходе его в клетки — несколькими миллиметрами, причем уровень напряжения кислорода непосредственно связан с местом его нахождения в данный период дыхания (альвеолярный воздух, артериальная и венозная кровь).

**Связывание и перенос кислорода кровью.** Кислород, поступающий в кровь, поглощается плазмой в незначительном количестве, основной же его часть переходит в эритроциты, где связывается с гемоглобином (Hb) и образует с кислородом непрочное, легко диссоциирующее соединение — оксигемоглобин —  $\text{HbO}_2$ . Связывание кислорода гемоглобином зависит от напряжения кислорода в крови и является легкообратимым процессом. При понижении напряжения кислорода оксигемоглобин отдает кислород. Соотношение между парциальным давлением и количеством образовавшегося оксигемоглобина можно выразить кривой диссоциации оксигемоглобина, напоминающей по форме гиперболу (рис. 18). Нижняя часть кривой характеризует свойства гемоглобина в зоне низкого парциального давления кислорода, которые близки к имеющимся в тканях. Средняя часть кривой создает предположение о свой-



18. Кривые диссоциации оксигемоглобина в водном растворе (А) и в крови (Б) при напряжении двуокиси углерода 40 мм рт. ст. (по Баркрофту)

ствах гемоглобина при тех величинах напряжения кислорода, которые имеются в венозной крови, а величина ее почти соответствует условиям, existing в альвеолах легких. При парциальном давлении кислорода 80—100 мм рт. ст., то есть в тех условиях, которые имеются в альвеолах, он быстро поступает в кровь, и образуется оксигемоглобин. При низких парциальных давлениях кислорода, как это происходит в тканях, оксигемоглобин распадается, и кислород, освобождаясь, переходит в ткани.

На связывание кислорода гемоглобином влияет наличие двуокиси углерода. При одном и том же парциальном давлении в присутствии окиси углерода меньше связывается кислорода и кривая диссоциации оксигемоглобина смещается вправо. В связи с этим поступление CO<sub>2</sub> из тканей в кровь облегчает освобождение кислорода из оксигемоглобина и переход его в ткани. Поэтому, выделение из крови CO<sub>2</sub> в легких способствует связыванию кислорода гемоглобином.

В связывании мышц кислородом при напряженной работе важную роль играет внутримышечный пи-

мелт миоглобин, который так же, как и гемоглобин, связывает кислород. Связывание кислорода с миоглобином более прочнее, чем с гемоглобином. При этом существенное значение имеют ферментативные внутриклеточные процессы.

Количество кислорода, которое может быть связано 100 мл крови при полном переходе гемоглобина крови (Hb) в оксигемоглобин (HbO<sub>2</sub>), составляет кислородную емкость крови. 1 г гемоглобина может связать 1,34 % мл кислорода, следовательно, если в крови содержится 14 % гемоглобина, то она способна связать 19 мл кислорода. У большинства животных кислородная емкость крови составляет 14,2—19,8 об % (табл. 7).

7. Кислородная емкость крови у разных видов животных, об %

Животные	Емкость крови	Животные	Емкость крови
Крупный рогатый скот	15,4	Кошки	15,0
Овцы	16,9	Кролики	16,0
Козы	14,2	Куры	16,0
Свиньи	17,8	Голуби	18,3
Лошади	14,9	Утки	15,1
Собаки	19,6	Гуси	14,6

Связывание и перенос углекислого газа кровью. В венозной крови содержится 50—58 об % двуокиси углерода, причем наибольшая ее часть содержится в плазме и эритроцитах в виде угольной кислоты, около 2,5 об % — в растворенном состоянии и 4—5 об % связано с гемоглобином в виде карбогемоглобина.

Образуясь в тканях двуокись углерода легко диффундирует в кровь сосудов кашалитов большого круга кровообращения, так как напряженность CO<sub>2</sub> в тканях значительно выше его напряженности в артериальной крови. Двуокись углерода, растворяясь в плазме, диффундирует внутрь эритроцитов, где под влиянием фермента карбоангидразы превращается в угольную кислоту: CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O ⇌ H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>. Поскольку эти

доуокисью углерода в эритроцитарной плазме переходит в угольную кислоту, напряжение  $\text{CO}_2$  внутри эритроцита падает до нуля.

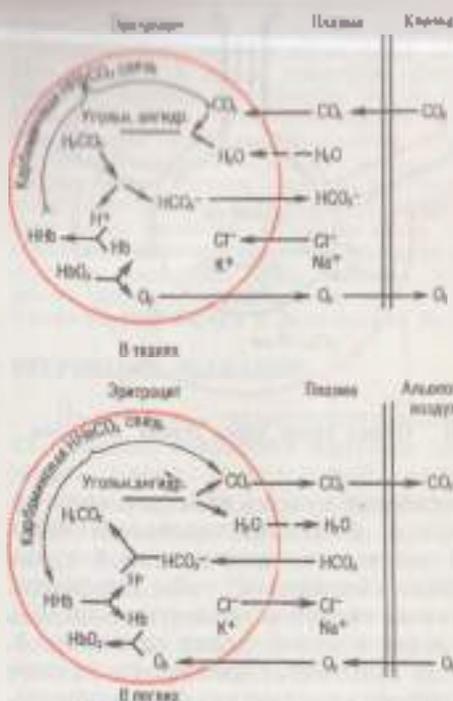
В связи с этим в эритроцитах постоянно поступают новые порции  $\text{CO}_2$ , концентрация ионов  $\text{HCO}_3^-$ , образующихся в эритроцитах, возрастает, а эти ионы начинают диффундировать в плазму. Здесь они при соединении  $\text{Na}^+$  образуют  $\text{NaHCO}_3$ , несвязанный хлор проникает в эритроциты (рис. 19).

Оксигемоглобин имеет константу диссоциации в 70 раз большую, чем дезоксигемоглобин. Оксигемоглобин — более сильная кислота, чем угольная, а дезоксигемоглобин — более слабый. Поэтому в артериальной крови оксигемоглобин, вытесняющий ионы  $\text{K}^+$  из бикарбонатов, переходит в виде соли  $\text{KHbCO}_2$ . В тканевых капиллярах часть  $\text{KHbCO}_2$  отдает кислород и превращается в  $\text{KHb}$ . Но это угольная кислота, как более сильная, вытесняет ионы  $\text{K}^+$ :  
 $\text{KHbCO}_2 + \text{H}_2\text{CO}_3 = \text{KHb} + \text{O}_2 + \text{K}^+ + \text{HCO}_3^-$

Таким образом, превращение оксигемоглобина в гемоглобин сопровождается увеличением способности крови связывать двуокись углерода. Это явление получило название *эффекта Хилда*. Гемоглобин служит источником катионов  $\text{K}^+$ , необходимых для связывания угольной кислоты в форме бикарбонатов. В эритроцитах тканевых капилляров образуется дополнительное количество бикарбоната калия, а также дезоксигемоглобин, а в плазме крови увеличивается количество бикарбоната натрия.

Бикарбонат с кровью попадает в капиллярный малый круг кровообращения, где в эритроцитах происходит обратная реакция, и несвязанная двуокись углерода из крови поступает во внешний диффузия в альвеолярный воздух.

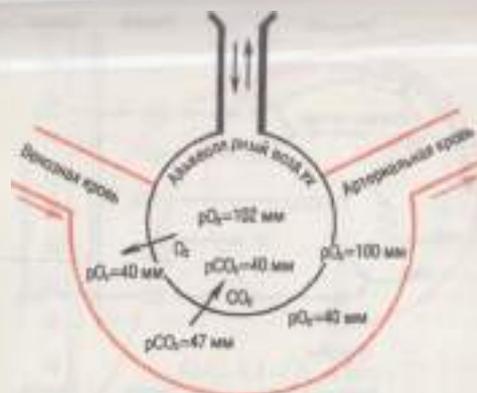
**Газообмен в легких.** Обмен газов между альвеолярным воздухом и легочной кровью малого круга крово-



19 Схема ионного присоединения и ионного обмена при поступлении в эритроциты крови кислорода и вытеснения углерода

обращения происходит вследствие разницы парциальных давлений кислорода ( $102 - 40 = 62$  мм рт. ст.) и двуокиси углерода ( $47 - 40 = 7$  мм рт. ст.). Эта разница вполне достаточна для быстрой диффузии газов на поверхности соприкосновения стенки капилляров с альвеолярным воздухом (рис. 20). Двуокись углерода диффундирует через альвеолы примерно в 25 раз быстрее кислорода, поэтому достаточно разности давлений всего в 0,03 мм рт. ст. Даже при разнице в давлении  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  — 35 мм через  $1 \text{ см}^2$  альвеол проходит за минуту 6,7  $\text{см}^3$ , а через всю поверхность альвеол человека — 6600  $\text{см}^3$  кислорода. Такая скорость и величина диффузии кислорода полностью обеспечивают максимальную интенсивную физическую работу.

**Газообмен в тканях.** В тканях кровь отдает  $\text{O}_2$  и получает  $\text{CO}_2$ ,



## 20 Обмен газов через стенку альвеолы

Поскольку напряжение двуокиси углерода в тканях достигает 60—70 мм рт. ст., а в венозной крови только 46 мм рт. ст., то он диффундирует из тканей в тканевую жидкость и далее в кровь, делая ее венозной.

В газообмене кислорода важное значение имеет активная способность клеток энергично потреблять кислород. Поэтому его напряжение в протоплазме уменьшается и может быть равно нулевой значению. Вследствие этого кислород быстро проникает из крови капилляров большого круга кровообращения, где его напряжение составляет 100 мм рт. ст. и более, в тканевую жидкость, где давление 20—37 мм рт. ст.

Ткани потребляют приблизительно 8 об. % или 40 % всего кислорода, содержащегося в артериальной крови, но при усиленной мышечной работе потребление кислорода достигает 50—60 %. Количество кислорода, которое получают ткани из общего содержания в артериальной крови, выражаемое в процентах, называют коэффициентом утилизации кислорода. Его можно вычислить определением разницы в содержании кислорода в артериальной и венозной крови. Повышению коэффициента утилизации кислорода способствует усиленное образование молочной и угольной кислот при значительной физической работе, а также раскры-

тие нефункционирующих капилляров в работающей ткани. Утилизация кислорода способствует повышению температуры работающих мышц и усиление ферментативно-энергетических процессов в клетках.

**Клеточное дыхание.** Окисление в тканях происходит в клетках и внеклеточном веществе. Оно включает 1) отдачу водорода, или дегидрирование; 2) присоединение кислорода и 3) перенос электрона, или перемену валентности. Окисление начинается с дегидрирования, то есть вначале ферменты дегидразы активируют водород, входящий в состав окисляющегося вещества. Затем к водороду присоединяется кислород, и образуется вода, эта реакция происходит при участии железосодержащих дыхательных ферментов. В процессах окисления участвуют ферменты пероксидазы и оксидазы. Последняя легко присоединяет молекулярный кислород, при этом образуется перекись. Атом кислорода отщепляется от перекиси и переносится к другим трудноокисляемым веществам при содействии фермента пероксидазы.

В клеточном дыхании очень большую роль играет цитохромная система (цитохром + цитохромоксидаза). Цитохромы и флавопротенды — переносчики водорода. В клеточном дыхании принимают также участие ферменты — переносчики — аминокрупп, фосфата и др.

Многие ферменты, участвующие в клеточном дыхании, являются производными витаминов группы В (В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub> и др.). Кроме того, в восстановительно-окислительных процессах в клетках принимает участие аскорбиновая кислота (витамин С). Интенсивность клеточного дыхания зависит от вида животного и его продуктивности.

**Взаимосвязь дыхания и кровообращения.** Отрицательное давление в плевральной полости обеспечивает венозный возврат крови в правое предсердие. В нижней части дан

зены в брюшной полости увеличивает, что также способствует притоку крови из периферия сосудов и по дилатации брюшины в брюшину брюшной полости. Властные прижатия — мощное действие грудной полости кризиса возникает из большого круга кровообращения и наполняет критические сосуды малого круга. Кроме того, при повышении кровяного давления рефлекторно тормозятся дыхательные движения вследствие раздражения рецепторов каротидного синуса. И напротив, падение артериального давления вызывает учащение дыхания и изменение его глубины.

Изменение дыхания зависит от частоты раздражения афферентных волокон рецепторов растяжения легких. Особыми много их в области дорной легких. Эти так называемые ирритативные рецепторы обладают одновременно свойствами механо- и деморценторов. Они раздражаются при достаточном сильных изменениях объема легких. Часть ирритативных рецепторов возбуждается при обычных вдохах и выдохах. Раздражителями этих рецепторов могут быть аммиак, эфир, двуокись серы, табачный дым. Сильное возбуждение ирритативных рецепторов возникает при пневмотораксе, отеке легких, застое крови в малом круге кровообращения и вызывает одышку, кашель.

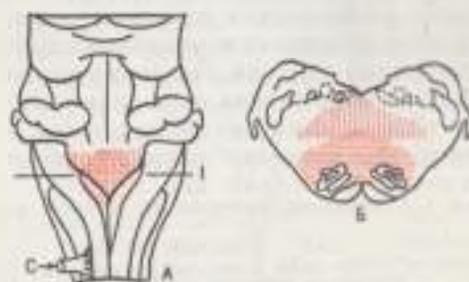
Асфиксия (удушье) возникает вследствие прерыва в дыхании, вызванного от разных причин; она может быть вызвана нарушением функции дыхательного центра, легких, крови или тканей. В этих случаях ткани не могут использовать кислород. Например, при воспалении легких альвеолы наполняются тканевой жидкостью, что препятствует оксигенации крови и вызывает асфиксию от недостатка кислорода.

Дыхание плода. В процессе утробного развития плод получает через пуповинные кровеносные сосуды, тесно контактирующие с кровью матери и плацентой. Это тем, при рождении обнаруживается, что происходит

в реакцию суживания напряжением кислорода и быстрого изгнания и крови плода давлением кислорода и других продуктов обмена. Пуповинный дыхательный центр плода предполагает, что и означает термин плод. Приспособление дыхания плода через кровеносные прижатия быстро, так как кислород не пережить сосудов пуповины не способствует возбуждению дыхательного центра и плод может погибнуть, не сделав вдоха. Существенное значение имеет раздражение рецепторов излучения, кожи, мышц и внутренних органов, передающиеся по центральным нервным и дыхательным центром.

## РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ

Дыхание — саморегулирующийся процесс, в котором ведущее значение имеет дыхательный центр, расположенный в ретикулярной формации продолговатого мозга, в области дна четвертого мозгового желудочка (Н. А. Миславский, 1855). Он является парным образованием и состоит из скопления нервных клеток, формирующих центры вдоха (инспирация) и выдоха (экспирация), которые регулируют дыхательные движения. Однако точной границы между центрами вдоха и выдоха не существует, имеются лишь участки, где преобладают одни или другие (рис. 21). В верхней части варолиева моста находится центр пневмотаксии, контролирующей деятельность вышеуказанных центров. Во время вдоха он вызывает возбуж-



21 Дыхательные центры мозга

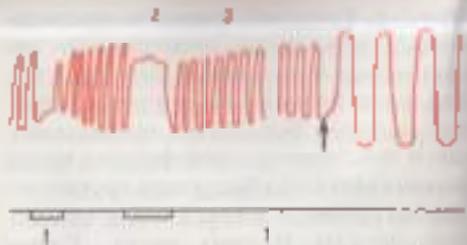
А — вертикальная ориентация мозгового ствола; Б — поперечный разрез мозгового ствола; В — горизонтальный разрез; Г — левый и правый полушария — центры вдоха; Д, Е, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P, Q, R, S, T, U, V, W, X, Y, Z — центры выдоха.

дение нейронов центра выдоха и таким путем обеспечивает ритмичное чередование (инспираторные) вдоха и выдохов?

Дыхательная мускулатура и диафрагма получают нервные импульсы из дыхательного центра, поэтому она подчинены ритмическому возбуждению нейронов центра. Мотонейроны, аксоны которых образуют диафрагмальные нервы, находятся в области III — IV шейных сегментов, а мотонейроны, отростки которых образуют межреберные нервы, иннервирующие соответствующие межреберные мышцы, расположены в передних рогах грудного отдела спинного мозга.

В коре головного мозга имеется центр, регулирующий и приспосабливающий дыхание к изменяющемуся составу организма. Таким образом, дыхательный центр в целом состоит из созвездия нейронов, расположенных на различных этапах центральной нервной системы.

От легких по блуждающим нервам дыхательному центру передаются центроостремительные импульсы. Рецепторы, расположенные в легких, и респираторные мышцы ритмически возбуждаются при растяжении и сжатии легких во время вдоха и выдоха. Импульсы, возникающие в легких во время вдоха, поступают в дыхательный центр и тормозят вдох, а при выдохе тормозят выдох. В этом заключается механизм саморегуляции дыхания. После перерезки блуждающего нерва указанная саморегуляция дыхания прекращается и животные начинают дышать глубоко и очень редко (рис. 22).



22 Влияние блуждающего нерва на ритм дыхания:

1 — разорванное время во время вдоха и 2 — выдох 3 — нормальный ритм дыхания, источник — перерезка нерва

Возбудимость дыхательного центра изменяется под влиянием нервных импульсов, поступающих по симпатическим нервам. Если раздражать их, то возбудимость дыхательного центра усиливается, а дыхание учащается. Этим образом объясняют изменение ритма дыхания при эмоциях, общем возбуждении, половом поведении, спаривании.

Нейроны дыхательного центра обладают свойством автоматии — автоматического возбуждения, связанного с обменом вещества в них и накоплением двуоксида углерода. Это было доказано в опытах с изолированным прищипованным мозгом, в котором наблюдали постоянные ритмические колебания биопотенциалов. Если даже перерезать все афферентные нервы, то и тогда в дыхательном центре циклические колебания биопотенциалов, однако это не значит, что он может нормально работать без притока импульсов от легких, сокращающихся межреберных мышц и диафрагмы, а также независимо от газового состава притекающей к нему крови. Дыхательный центр функционирует по принципу рефлекса с обратной связью. Недостаток кислорода и накопление двуоксида углерода в крови приводят к возбуждению дыхательного центра и, следовательно, к ускорению ритма дыхания, что обеспечивает постоянство снабжения организма  $O_2$  и удаление

\* Механизм периодической деятельности дыхательного центра пока точно не известен. Известно только торможение инспираторных нейронов при смене вдоха и выдоха. Существует модель механизма дыхательного центра, включающая два процесса: генерацию центрального инспираторного возбуждения (ЦИВ) и механизм торможения инспирации.

из него  $\text{CO}_2$ , двуокись углерода, водородные ионы и остальные газы вызывают усиление и ускорение дыхания, что связано с их выходом через кровь на периферии дыхательного центра, а также специальные хеморецепторы, стимулирующие раздражение двуокисью углерода и снижением напряжения кислорода. Они находятся в каротидных синусах и улитке дуги мозга.

Изменение газового состава крови в регуляции дыхания было впервые высказано Л. Фридрихом (1871) в опыте с перекрестными кровообращениями. Для этого у двух собак перерезали, а затем спедили сонные артерии и времные вены. В результате такого перекрестного спедиения полость одной собаки снабжалась кровью из туловища другой собаки и наоборот. Когда у одной из собак зажимали трахею и производили искусье (анное), у другой собаки возникала резко выраженная одышка (анспное). Это доказывает, что у первой собаки вследствие недостатка кислорода произошло накопление  $\text{CO}_2$  в крови и, как следствие, возбуждение дыхательного центра, усиление вентиляции легких.

Дыхательный центр может возбуждаться не только в результате поступления в него крови, насыщенной двуокисью углерода, но и под влиянием раздражений, идущих из сосудов рефлекторных зон при колебаниях и состоянии возбуждения при изменении химического состава крови (избыток  $\text{CO}_2$ , недостаток кислорода, изменение концентрации водородных ионов).

Различные функциональные состояния организма отражаются на частоте и глубине дыхания. Большие реакции, холод, повышенная температура воздуха изменяют эти явления. Во время отрывания корма животные рефлекторно задерживают выдох в кри глатании у млекопитающих прекращается вдох.

Важное значение в рефлекторном поддержании тонуса дыхательного

центра имеет сдвигается оболочка мозговых сосудов. Струи воздуха, проходящая через сдвинутую оболочку, раздражает чувствительные окончания тройничного нерва и порождают рефлекторно тонус центра.

Приспособление дыхания к изменению условий внешней среды тесно связано с функцией висших отделов мозга. Так, у собак с удаленной корой полушарий дыхание и покое осуществляется без видимых отклонений, но при попытке сделать даже несколько шагов у них возникает резко выраженная одышка. Усиление дыхания можно выработать рефлекторно, сочетая специфические раздражения хеморецепторов сосудистых рефлекторных зон с любыми внешними раздражителями, например световым или звуковым.

В регуляции дыхания большое значение имеет сложная система информации висших центров об изменении парциального давления кислорода и углекислого газа в крови при разнообразных условиях физической работы.

## **ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ ОТ ВОЗРАСТА, ВИДА ЖИВОТНЫХ И РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ**

Частота дыхательных движений у разных животных неодинакова и зависит от возраста, вида животных, уровня обмена веществ в организме, а также от температуры окружающей среды, атмосферного давления и некоторых других факторов (табл. 8).

В Частота дыхательных движений в 1 мин

Вид животного	Частота дыхания	Вид животного	Частота дыхания
Лягушка	6—12	Олень	8—16
Бурый медведь	10—30	Собака	10—30
Кит	8—20	Коза	14—25
Овца	8—20	Крыска	10—15
Кот	10—18	Хрюшка	100—150
Свинья	8—18	Мышь	200
Верблюд	5—12		

и инстинктивных животных, как правило, дыхание более частое, но с возрастом частота дыхания постепенно уменьшается. Так, у поросят в первые недели жизни частота дыхания уменьшается с 42 до 31 дыхательного движения, у верблюжат — с 20—22 до 10—12 (к третьему месяцу), у телят — с 67 при рождении до 22 к 11-му месяцу.

Физическая работа, эмоциональное возбуждение, повышение температуры воздуха, пищеварение учащают дыхание. Во время сна дыхание более редкое. С увеличением частоты дыхания его глубина уменьшается. Частота и глубина дыхания зависит и от интенсивности обмена веществ. У высокопродуктивных коров частота дыхания равна 30, а у среднепродуктивных — 15—20 дыхательных движений в минуту. У коров-рекордисток частота дыхания, особенно в напряженный период лактации, значительно возрастает, что указывает на приспособление организма к высокому уровню обменных процессов, особенно при высококонцентрации коридена.

Избыток  $\text{CO}_2$  в крови и сдвиг рН в кислую сторону приводят к заметному углублению дыхания. Недостаток кислорода в крови вызывает учащение дыхания (табл. 9). При повышении температуры воздуха с 20 до 40 °С дыхание у 6-месячных телят учащается с 29 до 86 дыхательных движений в минуту, у коров при тех же условиях — с 16 до 32.

Чем старше животные, тем ярче выражено влияние высокой температур воздуха, ускоряющих ритм ды-

10 Влияние жаркой температуры воздуха на частоту дыхания у теллят (по Р. А. Нурбаевской)

Возраст	Температура воздуха				
	15 °С	40 °С	15 °С	20 °С	25 °С
Новорожденные	45	40	40	35	30
10—15 дн.	30	28	25	25	23
1 мес	25	24	22	22	19
2 "	24	20	16	16	14
3 "	18	17	15	13	13

хательных движений. Чем меньше масса животного, тем выше у него частота дыхания.

Частота дыхания с понижением температуры воздуха уменьшается, а глубина дыхания увеличивается (табл. 10). Это связано с более рациональным расходованием тепла через дыхательные пути и употреблением вдыхаемого воздуха. Акт вдоха замедляется по сравнению с актом выдоха для уменьшения теплоотдачи.

Изменение дыхания при мышечной работе. Во время интенсивной физической работы вентиляция легких значительно усиливается, частота дыхания нарастает. Эти изменения могут возникнуть рефлекторно даже перед началом работы, но они выражены слабо. В начале напряженной работы мышцы количество кислорода оказываются недостаточным для полного удовлетворения возросших потребностей в нем. Вследствие этого образующаяся молочная кислота не может полностью окислиться до  $\text{H}_2\text{O}$  и  $\text{CO}_2$ , она быстро накапливается в мышцах и в значительном количестве поступает в кровь. Такое состояние называют кислородной задолженностью. Накопившаяся в мышцах молочная кислота (до 100—200 мг% вместо 15—24 в норме) быстро вытесняет углекислоту из ее связи с ионами натрия и калия, вследствие чего увеличивается напряжение двуокиси углеро-

9 Влияние температуры воздуха на частоту дыхания у теллят (по Л. Э. Кравцовой)

Возраст	Температура воздуха		
	15 °С	35 °С	40 °С
Новорожденные	67	143	126
10—12 дн.	36	78	108
1 мес	32	74	82
2 "	31	60	73
11 "	22	57	75

до в крови и возбуждается дыхательный центр. При быстром беге у тренированных лошадей наступает сильная одышка с хрипами, резко увеличивается сердечный ритм (до 120 ударов в 1 мин), повышается артериальное давление.

Если заставить животное дышать в замкнутом пространстве, например пропускать вдых и выдох в герметизированную палатку (мешок), то содержание двуокиси углерода будет постепенно увеличиваться, а парциальное давление кислорода — уменьшаться. На практике применяют способ так называемого *возвратного дыхания*, то есть дыхания в мешок, когда поступает воздух, который уже проходил через легкие животного и имеет пониженное содержание кислорода и двуокиси углерода. В результате такой тренировки дыхание у лошадей становится более глубоким, а частота сердечных сокращений не увеличивается; они успешно выступают в скачках и соревнованиях по гребюрке. Воздействие на организм методом возвратного дыхания активизирует центральные регуляторные механизмы глубокого ритмического дыхания в условиях шадящего режима сердечной деятельности (Л. А. Парышева, 1981).

**Дыхание при изменении атмосферного давления.** Понижение атмосферного давления на высотах 2500—3000 м ведет к снижению парциального давления кислорода в альвеолярном воздухе до 55—60 мм рт. ст. При дальнейшем подъеме в горы парциальное давление еще больше снижается, соответственно падает и насыщение крови кислородом (гипоксия), и наступает недостаточное насыщение тканей кислородом (гипоксия); последнее обусловлено недостаточным поступлением кислорода из альвеолярного воздуха в кровь. Такое состояние может возникнуть при низком парциальном давлении кислорода в атмосфере, недостаточной вентиляции легких, например при пневмопраксе или непроходимости

верхних дыхательных путей, в случае нарушения функций дыхательного центра при стрессовых ситуациях и др.

Анемически гипоксия обусловлена снижением способности крови связывать кислород, то есть снижением кислородной емкости крови.

Острое кислородное голодание может приводить к потере сознания без предварительных неприятных ощущений. Животные, не адаптировавшиеся к горной местности, тяжело переносят недостаток кислорода в атмосферном воздухе. У них возникает сильная одышка, происходит «вымывание» углекислого газа из организма со сдвигом кислотно-щелочного отношения в щелочную сторону. Возникает газовый алкалоз, возбудимость дыхательного центра падает. Снижение вязкости крови кислородом до 14—35% вызывает спазм кровеносных сосудов и прекращение биоэлектрической активности нейронов головного мозга.

У горных пород овец уменьшение парциального давления кислорода вызывает некоторые изменения в дыхании, однако они хорошо приспособились к условиям гипоксии. У них отмечают повышенное содержание эритроцитов в крови, пониженную чувствительность нейронов головного мозга к недостатку кислорода.

Высокогорные бараны архары и козлы имеют мощные рога, масса которых достигает 30 кг (почти 20% общей массы животного). Установлено, что в рогах, расположенных на костных стержнях с обширными костномозговыми полостями, вырабатываются дополнительные эритроциты и гемоглобин, необходимые в условиях пониженного парциального давления кислорода на высоте 4—5 тыс. м.

Животным, обитающим на больших высотах, обычно свойственно высокое содержание гемоглобина в крови. У собак, выросших на высоте 4500 м, было больше на 49% гемоглобина крови и на 67% миоглобина в мышцах, чем у собак равнин. Если

животные поднимаются в горы, то количество гемоглобина в их крови возрастает и увеличивается ее кислородная емкость. Когда животные впервые попадают в условия гипоксии, эритроциты выходят из костных депозитов, например из селезенки, в циркулирующую кровь, а позднее под влиянием гормона эритропоэтина усиливается кроветворение. Синтез гемоглобина начинается уже в первые 12 ч, а к третьему дню он достигает максимума. В заре эмбриопозитин образуется в почках, в юкстагломерулярных клетках. По-видимому, почки реагируют на гипоксию. Тестостерон и пролактин усиливают действие эритропоэтина, а эстрогены ослабляют. Эритропоэтин воздействует на стволовые клетки костного мозга, побуждая их поглощать железо и продуцировать ретикулоциты.

На больших высотах организм страдает не только от недостатка кислорода, но и от недостатка двуокси углерода в крови и тканях (гипокапния). Возбудимость дыхательного центра понижается, поэтому дыхание не усиливается настолько, насколько это требуется для удовлетворения потребности организма в кислороде. Если сблизить к вдыхаемому воздуху некоторое количество двуокси углерода (до 3%), общий составные организма при высотной болезни заметно улучшаются.

Дыхание при повышенном барометрическом давлении. При спуске в глубину (работа в кессонах, оушкание подлодочке и др.) давление воздуха может достигать 8—10 атм, в таких случаях азот воздуха поступает в кровь (растворяется) в количестве, пропорциональном давлению. При быстром переходе от высокого давления к низкому азот быстро выделяется из крови, образуя в ней пузырьки, которые могут закупорить кровеносные сосуды (воздушная эмболия). При закупорке сосудов сердца или мозга наступают тяжелые расстройства: возможна даже смерть. Поэтому изменить дав-

ление нужно медленно. В таких случаях азот будет постепенно выделяться из крови в воздух легких.

Иногда применяют искусственное повышение давления в спинальном барокамере, куда помещают животное. При давлении в 6 атм происходит диффузия кислорода воздуха через кожу в кровь и ткани и насыщение их этим газом (гипербарация). В таких случаях осуществляют сложные операции при ишемическом или искусственном дыхании, так как восстанавливается функция дыхательного центра.

## ОСОБЕННОСТИ ДЫХАНИЯ У ПТИЦ

Дыхание у птиц в морфофункциональном отношении отличается от дыхания у млекопитающих животных. У них относительно длинная трахея, легкие прочно прикреплены к ребрам и отсутствует диафрагма. У птиц, кроме легких, имеются хорошо развитые воздухоносные мешки, расположенные в грудной и брюшной полостях и проникающие в трубчатые кости. В воздухоносных мешках газообмен не происходит, но они выполняют роль резервуаров воздуха, облегчают полет птиц, предохраняют их от перегревания.

При вдохе реберная стенка смещается назад и вниз и передняя часть грудобрюшной полости увеличивается. Заполняющийся воздух поступает в легкие и далее по мелким бронхам проникает в воздухоносные мешки. При выдохе грудная клетка сжимается и воздух из воздухоносных мешков проходит через легкие в обратном направлении. Таким образом, через альвеолы воздух проходит как во время вдоха, так и во время выдоха, дважды насыщая кислородом кровь (рис. 23). Особенно важную роль выполняют воздухоносные мешки во время полета птицы. В этот период грудная клетка остается неподвижной и воздух насыщается воздухоносными мешками при взлетах крыльев.

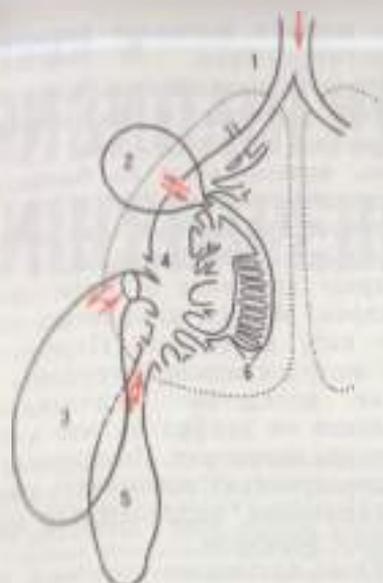


Схема движения воздуха в воздухоносных путях птицы:

1 — гортанный бросок, 2 — краниальный и дорсальный рудиментарный мешок, 3 — место перехода воздуха в средние бронхи, 4 — бронхиальный воздушный мешок, 5 — вторичные бронхи и пилебронхи, 6 — Миллеровы брызгалки.

Частота дыхания у разных видов птиц неодинакова. Ву время сна ритм дыхания замедляется.

Частота дыхательных движений у птиц в 1 мин

Курица	20—40
Утка	30—75
Гусь	15—25
Поползень	12—14
Скворец	40—60

Легочная вентиляция в полете резко возрастает. Так, в покое у птицы массой 400 г она составляет 7,2 л в минуту, а в полете — 147 л в 1 мин. Частота дыхания в покое равняется 26, а в полете — 487 дыхательных движений в минуту. Частота пульса увеличивается в 2 раза (А. Д. Слоним, 1976).

Главным регулятором к недостатку кислорода, у птиц сильная потребность возникает при снижении содержания его в воздухе на 1—2 %.

Регуляция дыхания у птиц сходна с регуляцией у млекопитающих, но недостаточно изучена. Если у кур перерезать блуждающий нерв, то ин-

тенсивнее резко замедляется, а при разрыве нерва его центральные концы соединяются остаточной мышцей.

## ГОЛОС ЖИВОТНЫХ

Звуки, издаваемые животными и птицами, — ржание, пение, мычание, лай — представляют собой гамму различных тембров и частот определенной высоты и силы. Каждому виду животных присущи свои, характерные для него звуки голоса. Причем здоровые животные обладают способностью формировать свой, типичный голосовой оттенок, а то время как больные животные обычно утрачивают это свойство, особенно при заболеваниях голосового аппарата и центральной нервной системы.

Анатомические особенности голосового аппарата объясняются строением гортани: у птиц нет каудоортанника, но имеется нижняя гортань у бифуркации трахеи. У собак есть большие голосовые губы, направленные несколько вперед и вниз, что способствует образованию лающих звуков. У свиней голосовые губы разделены на передние, малые и задние, между которыми имеются маленькие кармашки. У крупного рогатого скота голосовые губы перпендикулярны к дну гортани, боковых кармашков нет.

Голос животных — сложная, многоэлементарная рефлекторная реакция. При образовании звуков голосовые связки, содержащие эластические и мышечные волокна, сжимаются и при прохождении воздуха вибрируют. Просвет голосовой щели непрерывно изменяется, и в проходящем потоке выходящего воздуха образуются звуковые волны. Высокочастотные звуки возникают при сохранении иннервации и нормального тонуса мышц гортани, надгортанника, голосовых связок, а также при хороши развитых легких и трахее.

Оттенки голоса животных и птиц в значительной степени изменяются

в связи с их передвижением, а также с возрастом и полом. Например, по истечку рожания догады усилиют об опасности, призывное ржание кобылы вызывает ответные реакции жеребенка.

## **ВЗАИМОСВЯЗЬ ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ С ДРУГИМИ СИСТЕМАМИ ОРГАНИЗМА**

Снабжая организм кислородом и отводя избыток двуоксида углерода, органы дыхания способствуют поддержанию гомеостаза. Сохранение нормальных физиологических констант организма ( $O_2$ ,  $CO_2$  и pH артериальной крови) обеспечивается тесным взаимодействием систем дыхания и кровообращения. Насыщенные артериальной крови кислородом в начале мышечной нагрузки понижается в результате дискоординации функций дыхательной и сердечно-сосудистой систем. Важная роль в установлении соответствия минутных объемов вентиляции и кровообращения отводится коррелирующему влиянию коры полушарий мозга.

Органы дыхания анатомически связаны с системой кровообращения. Сердце накапливающих лежит в ямке на поверхности легких и частично прикрывается ими. Под влиянием постоянной вентиляции легочная ткань всегда имеет более низкую температуру, чем сердечная мышца. В силу этого легкие отнимают часть тепла от сердца и охраняют его от перегревания. Дыхание служит важным фактором терморегуляции. Легкие теряют тепловую энергию, согревая вдыхаемый воздух, особенно при низкой температуре. С прямой поверхности легких при испарении воды теряется до 10% всего отдаваемого организмом тепла. Большие значение имеют рефлексы, поступающие от органов дыхания в тепловой центр; вдыхание холод-

ного воздуха вызывает понижение температуры тела.

Имеется взаимосвязь между органами дыхания и пищеварения. Движения грудной клетки и диафрагмы воздействуют на близкорасположенные печень и желудок. Физиологический массаж этих органов улучшает кровообращение в них, ускоряет движение и отток лимфы и желчи. Мышца диафрагмы помогает акту дефекации. Переполненный желудок может затруднять дыхание вследствие значительного давления на диафрагму, что наблюдается при перекорме. Некоторые газы (водород, метан), всасываясь в кровь из кишечника, выделяются с выдыхаемым воздухом.

Кожа принимает участие в газообмене. Дыхание через кожу дополняет внутреннее дыхание и способствует обмену двуоксида углерода, который выделяется через кожу. Обмен газов в коже происходит вследствие разницы их парциального давления и зависит от внешних факторов. Он возрастает при высокой температуре воздуха, физической работе, снижении атмосферного давления.

В зонах расположения потовых желез дыхание через кожу более выражено, чем в других местах. Сальные железы несколько ограничивают газообмен, так как они обычно заполнены секретом, который, покрывая кожу, препятствует потреблению кислорода.

## **Контрольные вопросы**

1. Объясните как осуществляется механизм вдоха и выдоха?
2. Как происходит транспорт кислорода кровью и выведение из организма двуоксида углерода?
3. Дайте характеристику регуляции дыхания.
4. Какие внешние и внутренние факторы влияют на дыхание?
5. В чем заключается взаимосвязь органов дыхания с другими системами организма?

# Глава 4

## ФИЗИОЛОГИЯ

### ПИЩЕВАРЕНИЯ

Пищеварение — это физиологический процесс, заключающийся в превращении питательных веществ корма из сложных химических соединений в более простые, доступные для усвоения организмом. В процессе выполнения режущей работы органам пищеварения затрачивается энергия. Восстановление энергетических ресурсов обеспечивается поступлением в организм питательных веществ — белков, углеводов и жиров, а также воды, витаминов, минеральных солей и пр. Большинство белков, жиров и углеводов — высокомолекулярные соединения, которые без предварительной подготовки не могут всасываться из пищеварительного канала в кровь и лимфу, усваиваясь клетками и тканями организма. В пищеварительном канале они подвергаются физическим, химическим, биологическим воздействиям и превращаются в низкомолекулярные, растворимые в воде, легко всасываемые вещества.

Приятие пищи обуславливается особым чувством — чувством голода. Голод (пищевая депривация) как физиологическое состояние (в отличие от голода как патологического процесса) является выражением потребности организма в питательных веществах. Такое состояние возникает вследствие уменьшения содержания питательных веществ в теле и циркулирующей крови. В состоянии голода происходит усиление возбуждения пищеварительного тракта, усиливаются его секреторная и двигательная функции. Изменяется поведенческая реакция животного, направляемая на поиск пищи. Пищевое поведение у голодных животных обусловлено возбуждением нейронами различных отделов центральной нервной системы. Совокупность этих нейронов Н. С. Лиллов назвал пищевым центром. Этот центр формирует и регулирует пищевое поведение, направляемое на поиск пищи, определяет возможность всех сложных рефлекторных реакций, обеспечивающих нахождение, добывание, потребление и захват пищи.

Пищевым центром — сложным симметричным симметрично циркуляторным комплексом, ведущий отдел которого представлен латеральными ядрами гипоталамуса. При раздраже-

нии этих ядер возникает отказ от пищи (апатия), а на раздражение усиливает потребление пищи (гиперпатия).

У голодного животного, которому перелита кровь от сытого животного, происходит угнетение рефлексов на добывание и прием пищи. Известны разные вещества, вызывающие состояние «сытости» и «голодной» крои (см. форзац). В зависимости от вида и химической природы эти вещества предложено несколько теорий, объясняющих чувство голода. Согласно метаболической теории, промежуточные продукты цикла Кребса образуются при расщеплении всех питательных веществ, циркулируя в крови, определяют степень пищевой возбужденности животных. Обнаружено биологически активное вещество, выделенное из слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки — антретин, которое регулирует аппетит. Уместно выделить инстинктивный панкреатин. В регуляции специфического аппетита большую роль играют вкусовой индикатор и его высший отдел в коре полушарий мозга.

**Основные типы пищеварения.** Различают три основных типа пищеварения: интраклеточное, внеклеточное и мембранное. У малых организмов — представителей животного мира, например простейших, осуществляется интраклеточное пищеварение. На мембране клетки есть специализированные, или катаралы, формируются пищеварительные пузырьки или так называемые фagoцитозные вакуоли. При помощи этих своеобразных одноклеточный организм захватывает пищевой материал и перерабатывает его с помощью ферментов.

В организме многоклеточных интраклеточное пищеварение свойственно только лейкоцитам, фагоцитам крови. У высших животных пищеварение происходит в системе органов, выполняющей первоначально функцию — внеклеточное пищеварение.

Переваривание питательных веществ ферментами, локализованными на структурах клеточной мембраны, слизистых оболочек желудка и кишок, пространственно выходящих промежуточные продукты между интра-

являются и пищеварительной секрецией, называются железистыми или пищеварительными железами.

Основными функциями органов пищеварения — секреторная, моторная (двигательная), всасывательная и экскреторная (выделительная).

**Секреторная функция.** Пищеварительные железы вырабатывают и выделяют в пищеварительный канал соки: слюнные железы — слюну, железы желудка — желудочный сок и слюну поджелудочной железы — поджелудочный сок, кишечные железы — кишечный сок и слизь, печень — желчь. Пищеварительные соки, или, как их еще называют, секреты, смачивают пищу и вследствие наличия в них ферментов способствуют химическому превращению белков, жиров и углеводов.

**Моторная функция.** Мускулатура пищеварительных органов благодаря своим млным сократительным свойствам способствует продвижению пищи, передавая ее по пищеварительному каналу и перемешиванию.

В са сывательная функция. Ее выполняет слизистая оболочка отдельных участков пищеварительного канала: обесцвечивает слюну и воды и обесцвеченных частей пищи в кровь и лимфу.

**Экскреторная функция.** Слизистая оболочка желудочно-кишечного тракта, печень, поджелудочная и слюнные железы выделяют свои секреты в просвет пищеварительного канала. Через пищеварительный канал осуществляется связь внутренней среды организма с окружающей средой.

**Роль ферментов в пищеварении.** Ферменты — это биологические катализаторы, ускоряющие гетерогенную реакцию веществ. По своему химическому строению они относятся к белкам. По физическому — к коллоидным веществам. Ферменты вырабатываются клетками пищеварительных желез большей частью в виде проферментов — предшественников ферментов, не обладающих активностью. Проферменты становятся активными только при воздействии ряда физических и химических активаторов различного для каждого из них. Например, профермент пepsинogen, продуцируемый железами желудка превращается в активную форму — пepsин под действием абсорбированной (соединенной) кислоты желудочного сока.

Пищеварительные ферменты специфичны, то есть каждый из них вызывает катализированную реакцию только на определенное вещество. Активность, или как ее еще называют, проявляют при определенной реакции среды — кислой или щелочной. И. П. Павлов установил, что фермент пepsин в щелочной среде теряет свое действие, а в кислой восстанавливает его. Ферменты чувствительны к изменению температуры среды: при небольшом повышении температуры действие ферментов усиливается, а при нагревании свыше 60°C прекращается термически. Длительное

действие ими в повышенной температуре действует на денатурацию белков, поэтому оптимально при их исследовании температура среды. Для биологических и животных ферментов оптимальная температура среды 36—40° С. Антибиотики ферментов выделяют только от культур, выращенных в оптимальных условиях в культуре. Ферменты относятся к гидролазам — они расщепляют химические вещества с помощью присоединения Н<sup>+</sup> и ОН<sup>-</sup> ионов. Ферменты, расщепляющие углеводы называются амилацидными ферментами, или амиллазами, белки (протеины) — протеплитическими, или протеолитическими, липиды — липолитическими или липазами.

**Методы изучения функций органов пищеварения.** Наиболее совершенными и объективными методом исследования функций пищеварительных органов считается павловский метод. В довоенное время Ф. Ф. Лордкипанидзе изучал протеплитическими способами. Чтобы составить представление об изменении пищи в пищеварительном тракте, необходимо брать содержимое из различных его участков. Р. А. Ресниор (XVII—XVIII вв.) для получения желудочного сока вводил животному через ротовую полость оловянные металлические трубочки с отверстиями, пищеварительный каналник из плотного материала (у собак, птиц и овец). Затем через 14—30 и животных убивали и извлекали металлические трубочки для изучения их содержимого. Спаланжаны также же трубочки заполнял не пищевым материалом, а губками, из которых впоследствии отжимал жидкую массу. Нередко для изучения изменений пищи содержимое пищеварительного тракта убитых животных совмещали с заварочным корнем (В. Эленбергер и др.). В А. Барон и Н. Зигалл несколько позже осуществили операцию катезомии желудка у собак, но они не могли выделить чистого секрета желудочных желез, так как содержимое желудка было смешано со слюной и принятой водой. Чистый секрет удалось получить в результате разработанной И. П. Павловым классической физиологической методики, что дало возможность установить неполные закономерности в деятельности пищеварительных органов. Павлов и его сотрудники при помощи хирургических приемов на предварительных подготовленных животных разработали методика выведения протока пищеварительных желез (слюнных, поджелудочной и др.), получения искусственного секретов (ферментов) из отдельных клеток. Оперированные животные после выщипывания давали время саужили объектами для изучения функций органов пищеварения. Павлов этот метод назвал методом физиологический. В настоящее время физиологический методика в значительной мере усовершенствована и широко применяется для изучения пищеварительных процессов у высших позвоночных животных.

Важно знать для исследования функций слизистой оболочки желудка и кишечника животного, что в желудке, или пищеводе которой можно обнаружить наличие определенных ферментов. Для установления различных степеней активности и окислительной активности тканей лабораторные животные применяют различные радиоизотопные метки, например метки азотистой пероксида, метки калия и др. (см. стр. 104).

## **ПИЩЕВАРЕНИЕ В ПОЛОСТИ РТА**

Пищеварение в полости рта состоит из трех этапов приема корма, собственно ротового пищеварения, глотания.

**Прием корма и жидкости.** Прежде чем принять какой-либо корм, животное обнюхивает его при помощи зрения и обоняния. Затем с помощью рецепторов ротовой полости отбирает подходящую корм, отставляя непригодные примеси.

При свободном выборе и оценке вкусовых качеств корма, растворов различных пищевых и отвергаемых веществ у жвачных возникают двенадцатипетельные фазы пищевого поведения: первая фаза опробования качества корма и питья и вторая — фаза приема корма и питья для отказа от них. Молоко, сыворотка, растворы глюкозы и уксусной кислоты в фазе опробования и особенно в фазе акта глотка увеличивают количество актов глотания, исключают в частоту сокращений желудка. Растворим бикарбоната натрия и солей хлоридов калия, кальций ацетатной концентрации тормозит прохождение первой и второй фаз (К. П. Михайлов, 1973).

Животные захватывают корм губами и языком и зубами. Хорошо развитая мускулатура губ и языка позволяет совершать многообразные движения в различных направлениях.

Лошадь, свинья, коза при поедании зерна захватывают его губами, траву подергивая резцами и при помощи языка направляют в ротовую

полость. У коров и свиной губы менее развиты, они берут корм языком. Коровы отщипывают траву при боковом движении челюстей, когда резцы нижней челюсти соприкасаются с дентальной пластинкой верхней челюсти. При этом резцы захватывают пищу зубами (острами резцов и клыками).

Прием воды и жидкого корма у разных животных также неодинаков. Большинство травоядных пьет воду, как бы высасывая ее через жевальную щель у середины зуб. Отодвинутый назад язык, раздвинутые челюсти способствуют приложению воды. Пальчатые лякают воду к жидкую пищу языком.

**Жевание.** Корм, попавший в ротовую полость, прежде всего подвергается механической обработке и результате жевательных движений. Жевание осуществляется движениями длинными нижней челюсти то на одной, то на другой стороне. У лошадей ротовая щель при жевании обычно закрыта. Лошадь сразу тщательно жуёт принятый корм. Жвачные лишь слегка разжевывают его и проглатывают. Свины тщательно жуёт корм, разламывая плотные части. Плодовые разминают, раздробляют корм и быстро проглатывают, не пережевывая.

**Слюноотделение.** Слюна — это продукт секреции *Salivaria* — отделение трех пар слюнных желез: подязычных, подчелюстных и околоушных. Кроме того, в ротовую полость попадает секрет мелких желез, расположенных на слизистой оболочке боковых стенок языка и щек.

Жидкую слюну, без слизи, выделяют серозные железы, густую, содержащую большое количество глюкоропротеида (мудин), — смешанные железы. К серозным относят околоушные железы. Слизистые железы — молочные и подчелюстные, так как в их секреторных клетках серозные, так и слизистые клетки.

Для изучения деятельности слюно-

нах желез, а также вострии и слюисты выделяемых ими секретов (слюны) И. П. Павлов и Д. Д. Глиньский на собаках разработали методику наложения хронических фистул протоков слюнных желез (рис. 24). Суть этой методики заключается в следующем. Вырезают кусочек слизистой оболочки с выводным протоком, выводят его на поверхность щеки и пришивают к коже. Через несколько дней рана заживает и слюна выделяется не в ротовую полость, а наружу. Слюну собирают в цилиндрики, подвешенные к прикреплённой к щеке воронке.

У сельскохозяйственных животных выведение протока проводят следующим образом. Через кожный разрез в отпрепарированный проток вставляют Т-образную канюлю. В этом случае слюна вне опыта попадает в ротовую полость. Но данный метод применим только для крупных животных. Для мелких же в большинстве случаев применяют метод выведения протока вместе с папиллой, которую вкалывают в кожный лоскут.

Основные закономерности деятельности слюнных желез и их значение в процессе пищеварения исследовал И. П. Павлов.

Слюноотделение у собак происходит периодически только при попадании корма или каких-либо других раздражителей в ротовую полость. Количество и качество отделяемой слюны в основном зависят от вида и характера принимаемого корма и целого ряда иных факторов. Длительное потребление крахмалистых кормов обуславливает появление амилolyтических ферментов в слюне. На количество отделяемой слюны влияют степень влажности и консистенция корма: на мягкий хлеб у собак выделяется меньше слюны, чем на сухари; больше секретится слюны при поедании мясного порошка, чем сырого мяса. Это связано с тем, что для смачивания сухого корма необходимо больше

слюны. Это подтверждено верно и в отношении крупного рогатого скота, овец и коз и подтверждено многократными опытами.

Слюноотделение у собак усиливается и при попадании в рот так называемых отвергаемых веществ (песок, горечи, кислоты, щелочи и другие неприятные вещества). Например, если смочить слизистую ротовой полости раствором соляной кислоты, секреция слюны усиливается (саливация).

Состав выделяемой слюны на пищевые и отвергаемые вещества неодинаков. На пищевые вещества выделяется слюна, богатая органическими веществами, особенно белком, в качестве отвергаемых — так называемая отмытая. Последнее надо рассматривать как защитную реакцию: посредством усиленного слюноотделения животное освобождается от вредных пищевых веществ.

Состав и свойства слюны. Слюна — вязкая жидкость слабощелочной реакции с плотностью 1.002—1.012, содержит 99—99.4% воды и 0.6—1% сухих веществ.

Органические вещества слюны представлены главным образом белками, особенно муцином. Из неорганических веществ в слюне присутствуют хлориды, сульфаты, карбонаты кальция, натрия, калия, магния. Слюна содержит также некоторые продукты обмена веществ:  $\text{CO}_2$ , соли угольной кислоты, мочевины и др. Вместе со слюной могут выделяться и лекарственные вещества, краски, введенные в организм.

В слюне имеются ферменты  $\alpha$ -амилаза и  $\alpha$ -глюкозидаза.  $\alpha$ -Амилаза Птианин действует на полисахариды (крахмал), расщепляя их до декстринов и мальтозы.  $\alpha$ -Глюкозидаза действует на мальтозу, превращая этот дисахарид в глюкозу. Ферменты слюны активны только при температуре 37—40 °C и в слабощелочной среде.

Слюна смачивает корм, облегчает процесс жевания. Кроме того, она



84 Фистулы околоушной железы у животных

раздражает пищевую массу, извлекая из нее вкусовые вещества. Попаданием муцина слюны склеивает и обволакивает пищевой комок и тем самым облегчает его проглатывание. Пищеварительные ферменты корма, растворившись в слюне, расщепляют крахмал.

Слюна регулирует кислотно-щелочное равновесие, щелочными веществами нейтрализует кислоты желудка. Она содержит вещества, обладающие бактерицидным действием (лизины и лизоцим), принимает участие в терморегуляции организма. Посредством слюноотделения животное освобождается от избыточной тепловой энергии. В слюне имеются калькреин и паротин, регулирующие кровообращение слюнных желез и изменяющие проницаемость клеточных мембран.

Слюноотделение у животных различных видов. Слюноотделение у лошади возникает периодически, только при приеме корма. Больше отделяется слюны на сушке корма, значительно меньше — на зеленую траву и увлажненные корма. Поскольку лошади тщательно жуят корм попеременно то на одной, то на другой стороне, то и слюна больше отделяется железистой стороны, где происходит жевание.

При каждом жевательном движении из фистулы протока околоушной железы выводится слюна на расстояние до 25—30 см. Попадая на кожу, у лошади механически

раздражение кормом служит ведущим фактором, обуславливающим секрецию слюны. На деятельность слюнных желез влияют и вкусовые раздражители: при введении в ротовую полость растворов поваренной соли, соляной кислоты, соды, перца слюноотделение усиливается. Секреция повышается также при даче дробленых кормов, вкусовые качества которых более осязательны, и при добавлении к кормам дрожжей. Секреция слюны у лошади вызывается не только кормовыми, но и отвергаемыми веществами, так же как и у собаки.

В течение суток у лошади отделяется до 40 л слюны. В слюне лошади на 989,2 части воды приходится 2,6 части органических веществ и 8,2 части неорганических, pH слюны 7,55.

В слюне лошади мало ферментов, но расщепление углеводов все же происходит. Главным образом за счет ферментов корма, которые активны при слабощелочной реакции слюны. Действие ферментов слюны и корма может приближаться и при поступлении кормовых масс в начальную и центральную отделы желудка, где пока еще поддерживается слабощелочная реакция.

Процесс слюноотделения у жвачных протекает несколько иначе, чем у лошадей, поскольку корм в ротовой полости тщательно не пережевывается. Роль слюны в данном случае сводится к смачиванию корма, что облегчает процесс глотания. Основное влияние на пищеварение в ротовой полости слюны оказывает во время жевания. Околоушная железа обильно секретарует как по пречи

приеме корма в жвачки, так же и перистальтика, в поджелудочной отделении слюны перистальтика.

На деятельность слюнных желез оказывает влияние целый ряд факторов со стороны преджелудка, особенно рубца. При повышении давления в рубце усиливается отделение секрета околоушной железой. На слюнные железы влияют и химические факторы. Например, введение в рубец усвоенной и молочной кислоты сначала угнетает, а затем усиливает слюноотделение.

У крупного рогатого скота в сутки производится 90-100, у овцы 6-10 л слюны. Количество и состав продуцируемой слюны зависят от вида животного, корма и его консистенции. В слюне жвачных органические вещества составляют 0,3, неорганические — 0,7%, рН слюны 8-9. Высокая щелочность слюны, ее концентрация способствуют нормализации биохимических процессов в преджелудках. Обильное количество слюны, поступающей в рубец, нейтрализует кислоты, образующиеся при брожении клетчатки.

Слюноотделение у свиней происходит периодически, при приеме корма. Степень секреторной деятельности слюнных желез у них зависит от характера корма. Так, при поедании жидких болтушек слюна почти не вырабатывается. Характер и способ приоттавления корма влияют не только на количество отделяемой слюны, но и на ее качество. За сутки у свиней выделяется до 15 л слюны и примерно половина ее секретуруется околоушной слюнной железой. Слюна содержит 0,42% сухого вещества, из которого 57,5 приходится на органические вещества, а 42,5% — на неорганические, рН 6,1-8,47. Слюна свиней обладает выраженной амплитической активностью. Она содержит ферменты трипсин и мальтазу. Ферментативная активность слюны может сохраняться в отдельных порциях содержимого желудка до 5-6 ч.

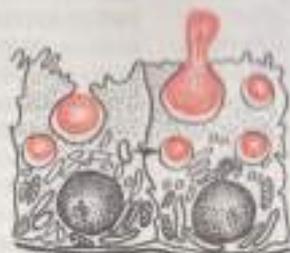
Регуляция слюноотделения. Слюноотделение происходит под действием безусловного и условного рефлексов. Это сложная рефлекторная реакция. Вначале в результате захватывания корма и поступления его в ротовую полость происходит возбуждение рецепторных аппаратов слизистой оболочки губ языка. Корм раздражает периферические окончания волокон тройничного и языкоглоточного нервов, а также ветви (верхнеотрашники) блуждающего нерва. По этим центробежным путям импульсы из ротовой полости достигают продолговатого мозга, где расположен центр слюноотделения, затем поступают в таламус, гипоталамус и кору больших полушарий. На слюноотделительном центре возбуждение передается к железам по симпатическим и парасимпатическим нервам, последние проходят в составе языкоглоточного и лицевого нервов. Околоушная железа иннервируется ветвями языкоглоточного и ушно-височной ветвие тройничного нерва. Поджелудочная и подязычная железы снабжены ветвью лицевого нерва, называемой барабанной струной. Раздражение барабанной струны вызывает активную секрецию жидкой слюны. При раздражении симпатического нерва выделяется небольшое количество густой, со слизью (симпатической) слюны.

Первая регуляция мозга состоит из функции околоушной железы жвачных, так как непрерывность ее секреции обусловлена постоянным воздействием хемо- и механорецепторов преджелудков. Подязычные и поджелудочные железы у них секретуют периодически.

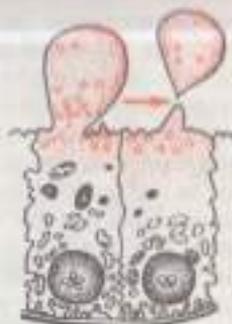
Деятельность слюноотделительного центра продолговатого мозга регулируют гипоталамус и кора больших полушарий. Участие коры больших полушарий в регуляции слюноотделения у собак было установлено И. П. Павловым. Условный сигнал, например звонок, стреловож-



А



Б



В

10 Типы выведения секрета слюнными железами

А — микромеркральный, Б — макромеркральный, В — эпиринный

дачей дачей корма. После нескольких таких сочетаний на один только звонок у собаки выделяется слюна. Это слюноотделение Павлов назвал условнорефлекторным. Условные слюноотделительные рефлексы вырабатываются и у лошадей, свиней, явоники. Однако у последних условный натуральной раздражитель снижает секрецию слюнных желез. Это объясняется тем, что они постоянно возбуждены и непрерывно секретируют.

На центр слюноотделения действуют множество различных раздражителей — рефлекторных и гуморальных. Раздражение рецепторов желудка и кишечника может возбуждать или тормозить слюноотделение.

Образование слюны — это секреторный процесс, осуществляемый клетками слюнных желез. Процесс секреции включает синтез клетки составных частей секрета, формирование гранул секрета, выделение секрета из клетки и восстановление первоначальной ее структуры. Она покрыта мембраной, которая образует микровыростки, внутри ее содержатся ядро, митохондрии, комплекс Гольджи, эндоплазматический ретикулум, поверхность выростов которой усеяна рибосомами. Через мембрану в клетку избирательно

поступают вода, минеральные соединения, аминокислоты, сахара и другие вещества.

Образование секрета происходит в канальцах эндоплазматического ретикулума. Через их стенку секрет переходит в вакуоли комплекса Гольджи, где и происходит окончательное его формирование (рис. 25). Во время покоя железы более зернисты из-за наличия множества гранул секрета, во время слюноотделения в виде него количество гранул уменьшается.

**Глотание.** Это условнорефлекторный акт. Пережеванный и увлажненный корм движением щек и языка подается в виде кома на спинку языка. Затем язык прижимает его к мягкому нёбу и проталкивает сначала к краю языка, затем в глотку. Корм, разлажная слизистую глотки, вызывает рефлекторное сокращение мышц, приподнимающих мягкое нёбу, а корень языка прижимает надгортанник к гортани, поэтому при глотании ком не попадает в верхние дыхательные пути. Сокращением мышц глотки пищевой ком проталкивается дальше к воронке пищевода. Глотание может осуществляться только при непосредственном раздражении афферентных нервных окончаний слизистой глотки корнем или спинкой. При сухости рта глотание затрудняется или отсутствует.

Рефлексы глотания осуществляются следующим образом. По чувствительным нервам приближения и мышечного тонуса нервом возбужде-

пре передается и продолговатый мозг, где расположен центр глотания. Из него возбуждение идет обратно по эфферентным (двигательным) волокнам тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов, что и обуславливает сокращение мышц. При потере чувствительности слизистой глотки (перерезка афферентных нервов или смазывание слизистой кокаином) глотания не происходит.

Продвижение пищевого кома из глотки по пищеводу происходит благодаря его перистальтическим движениям, которые вызываются блуждающим нервом, иннервирующим пищевод.

Перистальтика пищевода — это волнообразные сокращения, при которых происходит чередование сокращений и расслаблений отдельных участков. Жидкая пища проходит по пищеводу быстро, непрерывной струей, плотная — отдельными порциями. Движение пищевода вызывает рефлекторное раскрытие входа в желудок.

## ПИЩЕВАРЕНИЕ В ЖЕЛУДКЕ

В желудке пища подвергается механической обработке и химическим воздействиям желудочного сока. Механическая обработка — перемешивание, а затем и передвижение ее в кишечник — осуществляется сокращениями мышц желудка. Химические превращения пищи в желудке происходят под влиянием желудочного сока.

Процесс образования железой слизистой желудочного сока и его отделение в полость составляют секреторную функцию желудка. В однокамерном желудке и сычуге жвачных железы соответственно их расположению делят на кардинальные, фундальные и пилорические.

Большинство желез расположено в области дна и малой кривизны желудка. Железы дна занимают  $\frac{1}{3}$  поверхности слизистой желудка

и состоят из главных, обкладочных и добавочных клеток. Главные клетки вырабатывают ферменты, обкладочные — соляную кислоту, добавочные — слизь. Секреты главных и обкладочных клеток смешиваются. Кардинальные железы состоят из добавочных клеток, железы пилорической области — из главных и добавочных клеток.

**Методы изучения желудочной секреции.** Экспериментальное изучение желудочной секреции впервые было начато русским хирургом В. А. Басовым и итальянским ученым Блондио (1842), которые создали искусственную фистулу желудка у собак. Однако метод басовской фистулы не давал возможности получать чистый желудочный сок, так как он смешивался со слюной и пищевыми массами.

Методику получения чистого желудочного сока разработал И. П. Павлов с сотрудниками. У собак делали фистулу желудка и перерезали пищевод. Концы перерезанного пищевода выводили наружу и подшивали к коже. Продолженный корм не попадал в желудок, а вываливался наружу. Во время акта еды у собаки выделялся чистый желудочный сок, несмотря на то что корм не попадал в желудок. Павлов этот метод назвал опытом «минимой кормления». Этот способ дает возможность получать чистый желудочный сок и доказывает наличие рефлекторных влияний со стороны полости рта. Однако с его помощью нельзя установить влияние корма непосредственно на железы желудка. Последнее удалось изучить методом изолированного желудочка. Один из вариантов операции изолированного желудочка предложил Р. Гейденгайм (1878). Но этот изолированный желудочек не имел нервной связи с большим желудком, его связь осуществлялась только через кровеносные сосуды. Этот опыт не отражал рефлекторное влияние на секреторную деятельность желудка.

И. П. Павлов (1896) предложил способ получения мясного желудочного сока с сохраненной иннервацией. Желудочный желудок гачет связи с пищевым желудком посредством нервов в сосудах, что полностью отражает секреторную деятельность большого желудка (рис. 26).

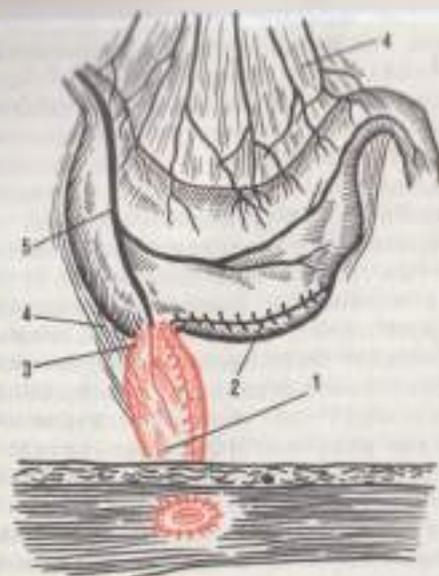
Изолированный желудок по Павлову можно создать в разных частях стенки желудка. Например, в области получают изолированный желудочек из донной части желудка в результате сохранения нервных связей с кардиальной и пилорической областями.

**Состав и свойства желудочного сока.** Желудочный сок — бесцветная, прозрачная жидкость кислой реакции, содержащая органические и неорганические вещества.

**Неорганические вещества** желудочного сока. Это хлористоводородная (соляная) кислота, хлористые соли калия, натрия, кальция, аммония и магния; имеются также сульфаты и фосфаты. Соляная кислота находится в желудочном соке в свободном состоянии, но может вступать в химическое соединение со слизью и органическими веществами пищи и переходить в связанное состояние. Концентрация ее в желудочном соке зависит от вида пищи.

Желудочные железы обладают способностью образовывать хлористоводородную (соляную) кислоту в высоких концентрациях. Концентрация ионов водорода в желудочном соке может достигать 150—170 мэкв/л, в то время как концентрация ионов водорода в крови при pH 7,3 составляет всего 0,00005 мэкв/л. При таком концентрационном градиенте между желудочным соком и кровью происходит образование хлористоводородной кислоты. В то же время концентрация ионов хлора, составляющая и крови в среднем 100 мэкв/л, увеличивается в желудочном соке только до 170 мэкв/л.

В механизме образования хлори-



**26** Схема изолированного желудочка по Павлову:

1 — изолированный желудочек; 2 — линия разреза; 3 — нервно-мышечная связь изолированного желудочка; 4 — пищевод; 5 — ветвь блуждающего нерва

стоводородной кислоты различают два относительно самостоятельных процесса: обменные процессы в секреторных клетках, доставляющие ионы водорода и хлора и добавляющие энергию для обеспечения транспорта ионов, транспорт самих ионов через мембранные системы, отделяющие полость желудка от крови или внутриклеточного пространства.

Органические вещества желудочного сока. К ним относят белки, значительную часть которых составляют ферменты желудочного сока, молочная, фосфорная и аденозинтрифосфорная кислота. В желудочном соке встречаются и некоторые промежуточные продукты белкового обмена: аминокислоты, креатинин, мочевая кислота.

В желудочном соке содержатся ферменты: протеазы, расщепляющие белки, липаза, расщепляющая жиры. Пепсин, желатиназа и химозин (трипсин) — это пролазы. Желу-

домные железы выделяют лецитиновые эмульсии, предшествующие пепсину. Их три: один из них образуется клетками всех отделов желудка, а два других — клетками желез дна желудка. Образование пепсиногена в главных клетках, подобно синтезу белков, связано с образованием и накоплением желатинных гранул. При накоплении гранул тормозится синтез пепсиногена (пропепсина), а при их уменьшении возникает базальная секреция его. Образование пепсина из лецитиногена происходит по типу аутокаталитической реакции. Активация происходит при pH ниже 5,4 с наибольшей активностью при pH 2. При выделении пепсиногена неактивен, он активизируется лишь под влиянием соляной кислоты, превращаясь в активные ферменты — пепсины. Активация пепсина происходит в результате отщепления полипептида, содержащего аргинин.

*Пепсин* активен только в кислой среде, создаваемой соляной кислотой (рН 0,8—1). В результате гидролиза пепсин расщепляет белки пищи до полипептидов и пептидов. В этом большую роль играет хлоридоводородная (соляная) кислота, под влиянием которой белки набухают и становятся более доступными для воздействия указанного фермента. О содержании пепсина в желудочном соке судят по степени активности его действия, или по переваривающей силе сока. Пепсин действует не на все виды белков одинаково. Так, белки мяса и крови (фибрин) расщепляются быстрее, чем яичный белок, коллаген и пр. Пепсин выделен в чистом виде в кристаллическом состоянии.

*Химозин*, или реннин, который образуется из пророчина, действует на молочный белок казеининген, превращая его в казеин, и тем самым створаживает молоко. Активность химозина проявляется в слабокислой, нейтральной и слабощелочной средах, и только в присутствии

слизи кишечника. У молодых животных химозина больше, чем у взрослых, что связано с их молочным питанием. У взрослых животных больше пепсина и соляной кислоты.

*Желатиназа* — фермент с протеолитическим свойством, выделяется из экстракта слизистой оболочки желудка. Этот фермент разжижает желатина гораздо быстрее, чем кристаллический пепсин.

*Липаза* желудочного сока расщепляет нейтральные жиры на жирные кислоты и глицерин. Хорошо поражен его действие на жир молока (эмульгированный жир).

Железы различных отделов желудка выделяют неодинаковый желудочный сок. Так, желудочный сок желез слизистой малой кривизны обладает большей протеолитической активностью, чем сок, выделенный железами большой кривизны.

Кроме сока, в желудке вырабатывается слизь. Слизистой секрет пилорических желез щелочной реакции с pH 7,8—8,4, он содержит пепсин, но последний при указанной реакции среды неактивен и белки расщеплять не может. Активность пепсина, поступающего из слизи при вращении, проявляется только при добавлении 0,2—0,5%-ного раствора соляной кислоты. Считают, что пепсина больше в самой слизи, чем в жидкой части пилорического секрета. Таким образом, слизь желудочных желез наряду с предохранением желудочной стенки от различных раздражений (механических, химических и термических) участвует и в переваривании белков как носитель фермента. Переваривающая способность секрета пилорических желез значительно ниже чем у сока фундальных желез.

Желудочный сок переваривает как растительные, так и животные белки, однако самопереваривание стенки желудка не происходит. По этому вопросу выказаны ряд противоположений. Одни ученые считают, что действие сока на стенки желудка

приводит к увеличению скорости перемещения дольчатых ресничек крови, циркулирующей между желёзистыми клетками, подавляет деградацию переносимых веществ, предположительно наличие в стенке желудка особого фермента, оказывающего противоположное действие, — аспинклиназа.

**Секреция желудочного сока.** Закономерности секреторной деятельности желез желудка были выявлены последовательными на собаках (Павловский способ) У голодных собак выделяется секрет щелочной реакции, состоящий в основном из слизи и небольшого количества пилорического жёлаза. При поступлении корма и поступлении его непосредственно в желудок, а также под влиянием раздражителей, обонятельных и других раздражителей, связанных с приёмом корма, выделяется уже кислый желудочный сок.

Весь процесс работы желудочных желез состоит из двух фаз: рефлекторной и суммарной.

**Рефлекторная фаза.** Корм возбуждает рецепторы ротовой полости, от которых импульсы по эфферентным нервам (язычный, языколоточный и др.) передаются в центр пищеварения, расположенный в промежуточном мозге. Далее по эфферентным волокнам, идущим в составе парасимпатического блуждающего нерва, возбуждение передаётся ганглионарным клеткам, расположенным в стенке желудка. Это вызывает нервными импульсами со стороны ротовой полости и глотки, приходящими к железистым клеткам желудка. Доказательством рефлекторного выделения желудочного сока служит опыт с кашиним кирде-ием, когда желудочная секреция усиливается, несмотря на то что корм из перерезанного пищевода вываливается, не попадая в желудок. Через 5-6 мин после кормления у эфферентноинтактных собак начинается выделяться желудочный сок. Секреция его прекращается, если перерезать блуждающий нерв, идущий к желудку,

и при раздражении периферического конца данного нерва секретация сока возобновляется. Это безусловный рефлекс — желудочного сокращения, начало которого у всех животных связано с процессами приёма корма.

Секреция желудочного сока начинается у животных обычно до начала приёма корма благодаря действию раздражителей, раздражающих о корме (онд, запах, звук посуды и т. д.). Секрет, отделившийся таким путем, И. П. Павлов назвал анестетичным или «запальным», соком. Анстетит, как проявление возбуждения корковых (кортикальных) центров, вызывает секрецию желудочного сока. Это доказывает, что в регуляции деятельности желез желудка участвуют и центры, расположенные в коре больших полушарий головного мозга. В данном случае секреция желудочного сока является условно-рефлекторной. Условно-рефлекторная секреция желудочного сока аналогична слюноотделению, вызываемому как на натуральные, так и на индифферентные раздражители. Следовательно, рефлекторная фаза секреторной деятельности желудочных желез связана с безусловным и условным рефлексом, поэтому данную фазу называют слюнорефлекторной.

Р. Гейденгани, А. Айви и С. Н. Мечулин в опытах на собаках установили действие механического раздражения на желудочные железы. При перерезке блуждающего нерва механическое раздражение не вызывает секреции желудочного сока, что служит доказательством рефлекторной природы «механической секреции». Продолжительность рефлекторной фазы равна 1—2 ч, дальнейшая секреция сока происходит под влиянием суммарно-химических факторов.

Наряду с рефлекторным возбуждением деятельности желудочных желез существует и рефлекторное торможение. Например, сильное вые-

иное раздражение (световое и звуковое), эмоции, а также болевые раздражения тормозят желудочную секрецию. Тормозящие влияния желудочным железам передаются через симпатические нервы.

Таким образом, в регуляцию деятельности желудочных желез участвуют как парасимпатические, так и симпатические нервы. В составе этих нервов имеются волокна, регулирующие секреторный процесс, — секреторные — и волокна, регулирующие питание и обмен веществ клеток желудочных желез, — трофические.

**Гуморальная, или нейрохимическая, фаза.** Она обуславливается действием на желудочные железы химических веществ корма и продуктов их расщепления, всосавшихся в кровь. Если незаметно для животного ввести корм в полость желудка через fistульное отверстие, исключая этим рефлекторное возбуждение, то отделение желудочного сока начинается не сразу, а через довольно продолжительный период (30 мин и более). В этом случае стимулятором секреции служат химические агенты, входящие в состав корма. Химические агенты — это продукты переваривания белков, экстрактивные вещества чая (бульон), отвары из овощей, одним словом, все легко растворимые в воде составные части пищевых средств. Продукты расщепления корма, всасываясь в кровь, становятся химическими раздражителями для желудочных желез. Химическая природа этих раздражителей не совсем еще выяснена. Однако доказано наличие в крови вещества, всосавшихся из желудка, и их стимулирующее действие на желудочную секрецию. И. П. Разяков, вводя кровь от накармленной собаки в кровь голодной, наблюдал у последней обильную секрецию желудочного сока.

Местом наиболее активного всасывания таких гуморально-химических раздражителей в желудке считается привратник (пилорус). При

раздражении привратника химическими агентами в его стенке вырабатывается особое вещество — гастрин, который, всасываясь в кровь, оказывает соответствующее влияние на железы два желудка. Указанное вещество вначале выделяется в неактивной форме (прогастрин) и только с участием соляной кислоты желудочного сока он переходит в активную форму (гастрин). Противоположные влияния оказывают пептон, образующийся в исторической части желудка, и энтерогастрон — в слизистой двенадцатиперстной кишки. Гастрин и энтерогастрон образуются под влиянием соляной кислоты. Под действием гастрина в железах два желудка образуется гистамин, вызывающий секрецию обкладочных клеток, вырабатывающих соляную кислоту. Гистамин является производным аминокислоты — гистидина. Как гастрин, продуцируемый железами слизистой пилоруса, так и гистамин, выделяемый слизистой два желудка, образуются не только под влиянием химических агентов, но и при раздражении блуждающего нерва.

Химические раздражители действуют на секреторный аппарат желудка через нервные образования, которые, в свою очередь, связаны с центральной нервной системой. Поэтому гуморально-химическую фазу называют еще нейрохимической, она протекает менее интенсивно, но продолжительно (10 ч и более). Желудочный сок, отделяющийся во время рефлекторной фазы под влиянием нервных импульсов, обладает большей кислотностью и большей силой, переваривающей белок, чем сок, образующийся во время нейрохимической фазы.

**Моторика желудка.** В желудке имеются гладкие мышцы, расположенные в три слоя: продольный, круговой и косой. Сокращения этих мышц вызывают движения, или моторику, желудка. У входа в желудок косой слой мышц формирует карди-

ктивный сфинктер. В пилорическом отделе желудка крупной силой образует два сфинктера: предпилорического, расположенный между фундальной и пилорической частями, и вышеческий, закрывающий выходное отверстие.

Движения желудка изучают различными методами. Один из них графическая регистрация при помощи введенного в желудок баллона из тонкой резины, наполненного воздухом или водой и соединенного через манометр с записывающим прибором. Другой метод — наблюдение за движениями желудка при помощи рентгеновских лучей. Моторику желудка изучают также регистрацией биотоков с мышц желудка при помощи введенных электродов (М. А. Собенин, 1956).

При экспериментальном и клиническом исследовании движений желудка используют радиотелеметрическую методику, так называемое интродюзондирование. В желудок вводят миниатюрный и свободно перемещающийся в его полости радиотеледатчик (радиокапсулу), который реагирует на давление со стороны стенок желудка и передает эту информацию в специальное радиоприемное устройство с регистрирующей самописцем (рис. 37).

Движения желудка носят сложный характер и зависят в основном от степени его наполнения и времени кормления животного. Пустой желудок не имеет полости, и его стенки соприкасаются одна с другой вследствие тонического сокращения мышц. Кардинальный сфинктер закрыт, а пилорический открыт. При приеме корма комки пищи, попадая в пищевод и раздражая его слизистую оболочку, вызывают рефлекторное раскрытие кардинального сфинктера и расслабление мышц желудка из каждого желудка. В результате этого первые порции ложатся на дно желудка, последующие — постепенно заслонкой заполняют всю его полость. Различают два вида сокра-

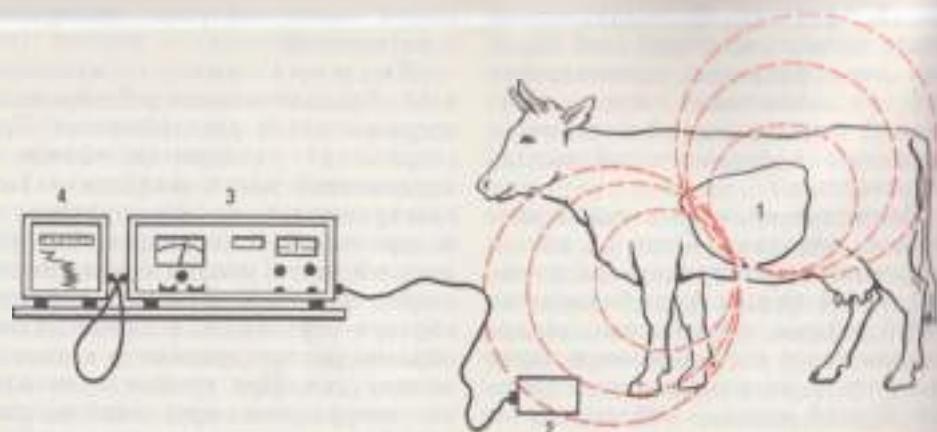
щений мышц желудка тонические и ритмические.

Ритмические сокращения. Гладкие мышцы периодически сокращаются и расслабляются. Эти сокращения начинаются обычно в кардинальной части желудка и распространяются по направлению к пилорической. В кардинальной и фундальной части мышцы сокращаются слабо, а в пилорической — сильно, образуя перстяжки, которые волнообразно распространяются к выходу из желудка. При прохождении волны сокращения круговые мышцы сокращаются на ограниченном участке, и полость желудка в этом месте сжимается, а нижележащий участок расширяется. Ритмические сокращения способствуют перемешиванию пищи, прилитыванию ее желудочным соком и передвижению в сторону кишечника.

Тонические сокращения. Происходит длительное напряжение мускулатуры фундальной части желудка. Вследствие этого в желудке создается постоянное давление, которое не перемешивает содержимое, а отжимает продукты переваривания по направлению к пилорической части.

Сокращение косых мышц малой кривизны желудка при приеме воды или жидкой пищи сближает кардинальную и пилорическую части желудка. Образуется так называемая желудочная бороздка, по которой жидкие вещества могут поступать через расслабленный пилорический сфинктер прямо в кишечник.

Регуляция моторики желудка. Сокращения желудка возникают в результате раздражения его рецепторов, а также рецепторы двенадцатиперстной кишки пищей и хлористоводородной (соляной) кислотой желудочного сока. Регуляция моторики осуществляется блуждающим (парасимпатическим) и симпатическим нервами — рефлекторно и посредством влияния различных химических веществ, находящихся в



27 Схема радиочастотной системы для эмбразонодиурезиса;

- 1 - радиочастота; 2 - приемник питания; 3 - радиочастота; 4 - регистратор

пище и крови, гуморально. Центро-стремительные импульсы от рецепторов желудка и двенадцатиперстной кишки идут по блуждающему и тазовому симпатическому нервам. Центрифужные импульсы от центра поступают тоже по блуждающему и симпатическому нервам. Блуждающие нервы возбуждают сокращения мышц желудка, симпатические тормозят. Центр, регулирующий движения желудка, расположен в продолговатом и среднем мозге, а в свою очередь, подчиненным нейронам, которые лежат в высших отделах спинного мозга, включительно до коры больших полушарий.

Мышцы желудка могут сокращаться и при перерезке всех нервов, даже вырезанный желудок при орошении его физиологическим раствором сокращается, то есть обладает автоматией, что обусловлено наличием в стенке желудка интрамуральных нервных образований.

К гуморальным раздражителям, вызывающим сокращения мускулатуры желудка, относят гастрин, гистамин, ацетилхолин, норадреналин. Тормозят движения желудка интестогастрин, адреналин, норадреналин, норадреналин, норадреналин.

**Переход содержимого желудка в кишечник.** Переход содержимого желудка в двенадцатиперстную кишку, или эвакуация, вызывается чередующимся открытием и закрытием пилорического сфинктера. Этот процесс получил название *пилорического рефлекс*. Механизм его состоит в следующем. Когда содержимое желудка, пройдя по желудочному каналу, поступает в его пилорическую часть, рецепторы в этом месте раздражаются хлористоводородной (соляной) кислотой и сфинктер открывается. Часть содержимого в результате сокращения мышц желудка переходит в двенадцатиперстную кишку. Реакция в кишечнике становится кислой вместо щелочной, и теперь та же соляная кислота, действуя на рецепторы слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки, рефлекторно вызывает закрытие пилорического сфинктера. Когда под влиянием желудочных соков (поджелудочный и кишечный соки, желчь) соляная кислота нейтрализуется, а большая часть поступившей массы переместится дальше по кишечнику, весь процесс повторяется снова. Наряду с соляной кислотой закрытие сфинктера вызывает поступление жира в двенадцатиперстную кишку, поэтому жирная пища долго задерживается в желудке.

Скорость эвакуации пищи из желудка в двенадцатиперстную кишку

возник от ряда факторов: жонглентенной в реакции желудочной содержимого его биомеханического давления в стенозе канальцев двенадцатиперстной кишки. Содержимое желудка вынуждено переходить в двенадцатиперстную кишку, когда оно становится полужидким или жидким. Вода и желчные пана поступают в кишечник быстро, полужидкая масса наивается в желудке плотвадных 3-5, грубая — 8—10 ч. Углеводистая пища эвакуируется быстрее белковой и особенно жирной, щелочная быстрее кислой. Гипертонические растворы задерживают эвакуацию и переходят в кишечник после разбавления их желудочным соком до физиологической концентрации. Растяжение двенадцатиперстной кишки тормозит эвакуацию.

Рвота — защитная реакция организма, при которой животное освобождается от вредных веществ, попавших в желудочно-кишечный тракт. Рвота — сложнорефлекторный акт. Она возникает в результате раздражения слизистой корня языка, нёба, глотки, желудка и кишечника или брюшины, а также при непосредственном раздражении центра рвоты раздражаемыми веществами, всосавшимися в кровь. Такими раздражителями могут быть бактериальные токсины, разлагающиеся яды, некоторые промежуточные продукты обмена веществ. Рвота начинается с антиперистальтических сокращений мускулатуры кишечника, что вызывает передвижение содержимого от кишечника в желудок. Затем в результате сокращения мышц желудка, брюшной стенки, грудной клетки, диафрагмы и открытой кардиальной сфинктера содержимое желудка проходит в пищевод, по которому антиперистальтически его сокращения выбрасываются через рот наружу. Носоглотка и гортань в этот момент закрываются, рот открывается, язык опускается вниз.

Центрограммические нервные волокна, по которым идет импульс

в центр рвоты, проходят в составе блуждающего (ваггантального) и некоторых других нервов. Центр рвоты находится в продолговатом мозге на дне IV желудочка. Центробежными нервами, вызывающими рвоту, являются блуждающие и черепные симпатические нервы, иннервирующие кишечник, желудок, пищевод, а также нервы, которые иннервируют диафрагму и мышцы грудной и брюшной стенок.

Наряду с возбуждением центра рвоты во время акта рвоты возбуждается также и другие центры дыхательный, сердечно-сосудистый и спинномозговой. Рвота может быть и условнорефлекторной.

У лошадей обычно рвоты не бывает, ее наблюдают очень редко даже в патологических случаях. Это связано с особенностями анатомического строения кардиальной части желудка — конца пищевода.

**Желудочное пищеварение у лошади.** По характеру пищеварения сельскохозяйственных животных подразделяют на два типа. Первый тип — животные с однокамерным желудком (лошади, свиньи). У них желудочно-кишечное пищеварение и переваривание корма в основном происходит под влиянием пищеварительных ферментов, а продукты переваривания всасываются в кишечнике.

Второй тип — животные с многокамерным желудком (группы рогатый скот, овцы, козы, верблюды). У них преобладает желудочное пищеварение и значительная часть корма переваривается без участия ферментов пищеварительных соков.

Желудок лошади однокамерный, имеет форму продолговатого конусовидного мешка. В нем различают кардиальную, фундальную и пилорическую части. Кардиальная часть желудка, имеющая расширенный куполообразный слепой мешок, выстлана слизистой оболочкой и не содержит желва. Фундальная и пилорическая части желудка выстланы железистой слизи-

стой оболочкой, в которой заложены железы трех типов, образующие зону кардинального, фундального и пилорического желез. Зона кардинальных желез занимает небольшую площадь в виде узкой полоски между слепым мешком и фундальной зоной. В пилорической части желудка у входа в двенадцатиперстную кишку расположен участок, отделенный двумя круговыми перехватами, — пилорический мешок (рис. 28). Объем желудка — 7—15 л, что зависит от породы, величины и возраста лошади.

Корм, поступивший в желудок, располагается постоянно в таком положении сохраняется в течение нескольких часов. Первые порции хорошо пропитываются желудочным соком и, пропитавшись к выходу из желудка, освобождают место для последующих порций, обильно смоченных щелочной слюной в процессе продвижения корма. Слюна способствует сохранению щелочной реакции содержимого желудка в его кардинальной и центральной частях. Здесь создаются благоприятные условия для развития бактериальных процессов и активизации ферментов корма.

Под действием бактерий происходят брожения: молочный, уксусный, масляный кислот, метана, двуокиси углерода. Слизистая слепого мешка обладает довольно высокой амилазной активностью. Содержимое, прилегающее к стенкам желудка, особенно в фундальной и пилорической частях, пропитывается желудочным соком. В нем содержатся ферменты: пепсины и липазы. Таким образом, во всех частях желудка лошади идет одновременное переваривание крахмала, белка и жира. Переваривание углеводов под влиянием ферментов корма и бактерий продолжается до тех пор, пока содержимое желудка не пропитается кислым желудочным соком. После этого в желудке перевариваются только белок и жир.

Переваривание корма в желудке и переход его в двенадцатиперстную



28 Схема расположения желез желудка лошади (А) и свиньи (Б).

1 — пищеод., 2 — кардинальные, 3 — фундальные и 4 — пилорические железы, 5 — двенадцатиперстная кишка; 6 — приротовая 12-й доли желудка часть желудка

кишку происходит медленно. Обычно при регулярном кормлении (2—3 раза в сутки) желудок у лошади всегда бывает заполнен, и только через 36 ч голодания в нем остаются следы корма, а через 48 ч сохраняется небольшое количество (1—1,5 л) мутной жидкости щелочной реакции.

Кислотность желудочного сока лошади составляет 0,24 %, из которых 0,14 % приходится на свободную соляную кислоту.

Железы желудка лошади секретируют непрерывно. Даже в условиях голодания секретделение не прекращается до трех и более суток, лишь несколько падает уровень его концентрации и снижаются ферментативная активность и кислотность. Каждый прием корма усиливает деятельность желез желудка. В часы кормления и при насыщении происходит повышение секреции. Это так называемый условный рефлекс на время. Он определяется о наличии рефлекторной фазы в желудочном сокотделении.

Количество, кислотность и активность ферментов желудочного сока зависят от характера и вида принятого корма. Например, сильными возбуждателями желудочной секреции являются зеленая трава, клеверное сено, коркоз, капустный сок. Отрубная секреция сока усиливают незначительно, но повышают его кислотность. Овес повышает как секрецию сока, так и кислотность. Добавки к овсу или сене поваренной соли

судей, растительная горечь, корень желтошита прищиповидный (сукровичная, кисловатый бульон), а также вода гидролитически обработанного корма усиливают секрецию желудочного сока.

У свиней шимилена рефлекторная и нейрохимическая фазы секреции, а также установлена возможность выработки условных рефлексов на отделение желудочного сока.

Моторика желудка свиньи зависит от особенностей его строения, степени наполненности кормом и времени кормления. В слепом мешке в fundальной части в основном происходят тонические сокращения и корм не перемещивается. В пилорической части наряду с тоническими совершаются и ритмические (перистальтические) сокращения, образуются слабые перетяжки, не отмечаются, в результате этого корм почти не перемещивается. Скорость передвижения содержимого желудка в кишечник зависит от вида корма. Эвакуация корма из желудка иощази начинается через 7—9 мин после кормления, а через 4—4,5 ч он весь переходит в кишечник.

Вместо близкого расположения входа и выходного отверстий впади на желудка по его малой кривизне переходит в кишечник с перемычкой, лишь слегка смачивая содержимое и не разжижая его. Эвакуация воды из желудка осуществляется настолько быстро, что зерна пшеницы через 2—6 мин оказываются в кишечнике.

**Желудочное пищеварение у свиней.** У свиньи желудок однокамерный, мешчатого типа. У входа в желудок расположен довольно большой куполообразный выступ — слепой мешок. По строению слизистой оболочки в желудке различают следующие зоны: пищеводную, кардиальную, слепого мешка, дна желудка и пилорическую (см. рис. 28). Пищеводная зона не имеет желез. В слизистой слепого мешка и кардиальной

зонах железы нет. Они вырабатывают слизистый секрет, в котором нет пепсина и хлористоводородной (соляной) кислоты. Железы fundальной и пилорической зон устроены так же, как у плотоядных, и вырабатывают те же ферменты.

Секреторную деятельность желудочных желез и пищеварение в желудке свиней изучали с помощью fistульной методики и изолированных желудочков по Гейденгайну и Павлову. А. В. Квасницкий предложил методику пилоронда, позволяющую исследовать процессы переваривания в различных слоях содержимого желудка свиней.

Желудочный сок свиней содержит ферменты пепсинген (пепсин) и химозин, паличии липазы и амилазы, гично не установлен. Пепсин обладает хорошей протеолитической активностью. Химозин быстро створаживает молоко, он присутствует в желудочном соке у поросят и взрослых животных. В желудке свиней перевариваются также углеводы при помощи ферментов свиньи и растительных корочков. Наиболее благоприятные условия для переваривания углеводов имеются в кардиальной зоне и слепом мешке. В желудке свиньи происходит молочнокислое брожение, но молочной кислоты образуется незначительное количество — не более 0,1 %.

Ферментативная активность и кислотность желудочного содержимого неодинаковы в различных слоях желудка. Белок быстрее переваривается в нижних слоях желудочного содержимого, так как в этих слоях кислотность выше. Кислотность желудочного содержимого колеблется в пределах 0,35—0,45 %; она в основном зависит от наличия хлористоводородной (соляной) кислоты.

У свиней, как и у других сельскохозяйственных животных, желудочный сок выделяется непрерывно. Прием корма вызывает усиление этой секреции. У свиней хорошо выражены также и рефлекторная фаза деятель-

ность желудочных желез. Интенсивность секреции при приеме корма зависит от аппетита животного. Она снижается при воле и канчке корма, то есть условнорефлекторно.

На секретинность желудочного сока различные корма влияют неодинаково. Например, силосовая корма увеличивают желудочную секрецию, повышают кислотность и переваривающую силу сока. Технологическая обработка корма также влияет на секретинку на разломный или поджаренный ячмень выделяется больше сока, чем на неплотный или сырой.

Корма в желудке сваней располагаются неоднородно, горизонтально. Вначале заполняется область привратника и дна, а затем кардиальная. Поение водой после кормления мало влияет на смешивание кормов в желудке, так как она сразу же переходит в кишечник. Скармливание жидких болтушек непосредственно одна за другой вызывает частичное их смешивание. Желудочный сок припугивает корм в направлении снизу вверх. Так, через час после кормления желудочный сок хорошо припугивает лишь нижние слои корма, а через 5 ч — уже все слои. В результате этого в нижних слоях сразу же после кормления начинается переваривание белком пепсином желудочного сока, а в средних и верхних слоях продолжается переваривание углеводов ферментами слюны и сомы корма; когда эти слои припугиваются желудочным соком, то переваривание углеводов прекращается и начинают перевариваться белки.

Переход корма из желудка в кишечник сваней изучали с помощью фистулы желудка по Басову и методика внешнего дуоденального анастомоза (внешнего жюстика) двенадцатиперстной кишки, который связывает желудок с кишечником. Методика внешнего анастомоза разработана А. П. Синешеклыч, она дает возможность изучить динамику эвакуации и определить общее коли-

чество содержимого желудка, которое в кишечник. Корма в желудке сваней долго не задерживаются и начинают переходить в кишечник во время кормления или сразу же после него, хотя основная масса доклевает желудок в зависимости от состава рации в течение 6—8, а иногда 12 ч после кормления.

Содержимое желудка в кишечник поступает неоднородно отдельными порциями объемом от 5 до 100 мл. Интервал между ними колеблется от 10 с до 15—20 мин. В первые часы после кормления эвакуация идет быстро, но к 4—6 ч начинает постепенно замедляться, и к 7—8 ч в кишечник переходит уже небольшое количество желудочного содержимого. На скорость эвакуации влияет степень наполнения желудка: чем больше в желудке корма, тем больше его уходит за единицу времени.

**Желудочное пищеварение у жвачных животных.** Желудок жвачных сложный, многокамерный. Он состоит из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сызгуга. Первые три отдела называются преджелудками, а только последний отдел сызгуга — является истинным желудком. У крупного рогатого скота, овец и коз желудок четырехкамерный, а у верблюдов трехкамерный (отсутствует книжка).

**Рубец** — самая большая начальная камера желудка жвачных. Его емкость его у крупного рогатого скота составляет 100—100 л, у овец и коз — 13—23 л. Рубец занимает почти всю левую половину, а сзади — часть правой половины брюшной полости. Слизистая оболочка рубца не имеет желез, она выстлана плоским ортокератином с поверхности многоклеточной эпителием и формирует множество различной величины сосочков до 1 см длиной (у мелких жвачных — до 0,5 см).

**Сетка** — это небольшой округлый мешок. Слизистая оболочка ее не имеет желез, она выстлана изнутри сетки и под пластинчатых связок

высотой до 12 мм. Складки перевернутой, формируя ячейки и перегородки. Сетка соединяется с рубцом и книжкой перед отверстием, а с поджелудочной — посредством особыми асимметричного образования — пальцевидного выроста.

Поджелудочный желоб — это члукончатая трубка, идущая от пищевода по дну сетки до входа в книжку. На образован складками слизистой оболочкой, пальцаемая губами, в которых расположены железы и нервы. В молодняка в молочный период внешенный желоб обеспечивает доступ кленне молока через канал книжки в сычуг, минуя сетку и рубец. У взрослых животных он участвует в эвакуации содержимого из сетки в книжку и сычуг.

Книжка лежит в правом подребере, имеет округлую форму. С одной стороны она служит продолжением сетки, а с другой — переходит в сычуг. Слизистая оболочка книжки образует различную динну складки, называемые листочками или выростками. Створки и края книжки имеют грубыми короткими выростками.

Сычуг представляет собой истинный желудок. Он вытянут в длину в форме пропалуги груши, утолщенным основанием соединяется с книжкой, а суживавшейся, изогнутой на конце частью — пилорусом — переходит в двенадцатиперстную кишку. Слизистая оболочка сычуга имеет железы, а зависимость от их вида в сычуге различают зону кардинальную, фундальную и пилорическую.

Пищеварение в рубце. Рубец рассматривают как большую продолговатую камеру с подвижными стенками. Слединый корм находится в рубце до тех пор, пока не достигнет определенной консистенции измельчения и только тогда переходит в последующие отделы пищеварительного тракта. Измельчается корм в результате перемешивания происходящего жвачки при которой

корм по рубцу отряхивается и разбивается комочки, пережевывается, смешивается со слюной и вновь проглатывается.

В рубце переваривается до 70% сухого вещества рациона, причем это происходит без участия пищеварительных ферментов. Расщепление клетчатки и других веществ осуществляется ферментами микроорганизмов, содержащихся в преджелудке. В нем протекают сложные микробиологические и биохимические процессы. Корм в рубце содержится длительное время. Например, при скармливание сена в рубце через 24 ч остается еще половина этой порции. Мелкие частицы корма проносятся из рубца быстрее крупных. Задержка корма в рубце способствует созданию постоянных благоприятных условий для рубцовых процессов и сбраживания трудноперевариваемых компонентов рациона.

Роскляя содержимого рубца нестойко содержится в пределах рН 6,5—7,4 и смещается в кислую сторону в период наиболее интенсивного сбраживания корма. В этот момент образование кислот брожения преобладает над их всасыванием и нейтрализацией.

Непрерывное выделение слизи и поступление ее в рубец необходимо для осуществления биохимических процессов в преджелудках. Образование щелочной среды обусловлено и регулируется процессами, протекающими в рубце (кислотность, давление и др.). В свою очередь, пищеварение в рубце во многом зависит от поступления в него слизи. Буферные свойства секрета слюнных желез, особенно наличие карбонатов и фосфатов, способствуют нейтрализации кислот брожения и образованию солей жирных кислот. Эти кислоты так же, как и свободные кислоты, являются конечными продуктами ферментации в преджелудках и легко всасываются.

Температура в рубце в течение суток колеблется в пределах 38—

41 °С (днем 38—39°, ночью 39—41 °С) независимо от приема корма; у лошадей и свиней температура в желудке может резко меняться в зависимости от температуры принимаемого корма и воды.

Периодическое поступление в рубец корма, оптимальная реакция среды и постоянная температура, непрерывное истощение слюны из ротовой полости и ионов из стенок преджелудка, перемешивание и продвижение пищевых масс, всасывание конечных продуктов обмена микроорганизмов в кровь и лимфу — все это создает благоприятные условия для жизнедеятельности, размножения и роста микрофауны рубца. Микроорганизмы способствуют усвоению клетчатки и простых небелковых азотистых веществ корма.

В преджелудках жвачных развиваются в основном анаэробные микроорганизмы: простейшие (инфузории) и бактерии. В каждую из этих групп входят большое число видов. Видовой состав зависит от того, какой корм преобладает в рационе. При смене рациона меняется и популяция микроорганизмов. Поэтому для жвачных важное значение имеет постепенный переход от одного рациона к другому.

В содержимом рубца имеется большое количество видов бактерий, общее их количество может достигать  $10^{11}$  в 1 г. Рост и размножение одних микроорганизмов сопровождается автолизом и отмиранием других, поэтому в рубце всегда присутствуют живые, разрушающиеся и мертвые микроорганизмы. В преджелудках содержатся кокки, стрептококки, молочнокислые, целлюлозолитические и другие бактерии, которые попадают в рубец с кормом и водой и благодаря оптимальным условиям активно размножаются. Самые важные микроорганизмы рубца — целлюлозолитические, количество которых может доходить до  $10^9$  на 1 г содержимого. Эти бактерии расщепляют и переваривают клет-

чатку, что имеет большое значение для питания жвачных.

Амилонитические бактерии, в основном стрептококки, представлены в рубце многочисленной группой. Они находятся в рубце при даче различных рационов, их количество особенно возрастает при использовании зерновых, крахмалистых и сахаристых кормов.

Молочнокислые бактерии в преджелудках играют важную роль при сбраживании простых углеводов (глюкоза, мальтоза, галактоза, лактоза и сахароза). Молочнокислые бактерии имеют большое значение для молодняка при молочном и смешанном кормлении.

Между всеми видами микроорганизмов существует симбиотическая связь: активное развитие одних видов может стимулировать или тормозить размножение других. Так, развитие стрептококков сдерживает рост молочнокислых бактерий, и наоборот, активное размножение молочнокислых бактерий создает неблагоприятную среду для жизнедеятельности стрептококков.

Простейшие рубца относятся к подтипу инфузорий (Ciliophora), классу ресничных инфузорий (Ciliata), состоящему из десятка родов и множества (около 100) видов. Они попадают в преджелудки, как и многие другие микроорганизмы, с кормом и очень быстро размножаются (до 4—5 поколений в день). В 1 г содержимого рубца находится до 1 млн инфузорий, размеры их колеблются от 20 до 200 мкм. Инфузории играют важную биологическую роль в рубцовом пищеварении. Они подвергают корм механической обработке, используют для своего питания трудноперевариваемую клетчатку и благодаря активному движению создают своеобразную микроциркуляционную среду. Внутри инфузорий можно увидеть мельчайшие частицы корма, съеденного животным. Инфузории разрыхляют, измельчают корм, в результате чего увеличивается его кон-

ривность, он становится более доступным для действия бактериальных ферментов. Инфузории, переваривая белки, крахмал, сахара и клетчатку, накапливают в своем теле полисахариды. Белок их тела имеет широкую биологическую ценность. Однако значение инфузорий для рубцового пищеварения скоту еще недостаточно, так как их трудно извлечь вне организма.

Значение микроорганизмов увеличивается только расщеплением корма в преджелудке\*. В процессе жизнедеятельности микроорганизмы синтезируют белки своего тела. Продвигаясь вместе с кормовой массой по пищеварительному тракту, они перевариваются и используются организмом животного, доставляя ему более полноценный белок по сравнению с тем, который был получен с кормом. За счет микроорганизмов животные получают за сутки около 100 г полноценного белка. Это очень важный биотехнологический процесс.

Клетчатка — сложный полисахарид. Она составляет основную массу корма у сельскохозяйственных животных. В растительных кормах ее содержится до 40—50%. В пищеварительных соках животных нет ферментов, переваривающих клетчатку, однако в преджелудках жвачных расщепляется 60—70% переваримой клетчатки под действием целлюлолитических бактерий.

Клетчатка имеет большое физиологическое значение для жвачных не только как источник энергии, но и как фактор, обеспечивающий нормальную моторику преджелудков. При малом количестве корма, богатого клетчаткой, ее переваримость понижается из-за более быстрого прохода содержимого преджелудков в кишечник. Переваривание клетчат-

ка в рубце уменьшается и в том случае, когда в рацион добавляют легкоперевариваемые углеводы, например крахмал, сахарозу. Это объясняется тем, что целлюлолитические бактерии используют более простые формы углеводов, вследствие чего расщепление клетчатки снижается.

Ферменты бактерий расщепляют клетчатку (сложный полисахарид) до более простых форм: вначале до дисахарида целлюлобозы, а затем до моносахарида глюкозы. Продукты расщепления клетчатки в рубце подвергаются различным видам брожений.

В рубце жвачных крахмал легко сбраживается с образованием летучих и нелетучих жирных кислот. Расщепляют крахмал бактерии и инфузории. Последние переваривают крахмал, захватывая его зерна. Бактерии воздействуют на крахмал с поверхности.

Бактерии и инфузории, расщепляя крахмал, накапливают внутриклеточный полисахарид гликоген, а также амилектин, который медленно и длительно сбраживается, что способствует сохранению постоянства биохимических условий в рубце и предупреждает возникновение патогенного брожения при поступлении свежего корма.

Простые сахара (дисахариды и моносахариды) всегда содержатся в траве и других кормах, а также образуются в рубце как побочный продукт ферментации при расщеплении клетчатки и гемицеллюлозы. При сбраживании сахаров появляются молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты.

Интенсивность бродильных процессов очень велика, за сутки в рубце коровы образуется до 4 л летучих жирных кислот (ЛЖК). Образование кислот с более длинной углеродной цепью, таких, как валериановая, капроновая и других, незначительно. В увеличивающемся количестве ЛЖК могут образовываться в рубце и в результате расщепления белков (изомасля-

\* Микробиальный белок — это белок животного происхождения, он является полноценным, так как содержит все незаменимые аминокислоты.

пан, гликозидеривативная и 2-метилглютаминная кислоты).

Общее количество ДЖК в составе отдельных клеток зависит от рациона. В большинстве случаев в рубце преобладает уксусная кислота. Наибольшее количество ее образуется при даче рациона, содержащего много клетчатки. Использование рациона, богатых крахмалом и сахарными корнями, благоприятствует образованию пропионовой кислоты. При употреблении концентратных зерновых рационов в отсутствие грубых влажностных кормов уровень уксусной кислоты в рубце снижается, а концентрация пропионовой и масляной кислот повышается. При недостатке углеводных кормов в рационе за счет кислот селосоединенных кормов наблюдается уменьшению концентрации пропионовой и увеличению уксусной и масляной кислот, что нередко приводит к заболеваниям типа ацидоза и кетозов.

Отсутствие жирные кислоты образующиеся в рубце, почти полностью высвобождаются в преджелудках. В свободном состоянии они усваиваются лучше, чем их соли. Всасываемые ДЖК используются организмом жвачных в качестве главного источника энергии и как необходимые компоненты в различных ассимиляторных процессах: они служат одним из источников образования жира.

В рубце жвачных под действием протеолитических ферментов микроорганизмов растительные белки корма расщепляются до пептидов, аминокислот, а затем до аммиака. Микроорганизмы рубца могут использовать не только белок, но и небелковые азотистые вещества. Поэтому часть белка в рационе жвачных можно заменять синтетической мочевиной (карбамидом). Карбамид содержит 45% азота, добавлять его в корм целесообразно как для экономии белка, так и в качестве азотистого источника для микроорганизмов. В рубце карбамид расщеп-

ляется ферментами уреазой, выделяющей микроорганизмами, до аммиака и диоксида углерода. Из аммиака в продуктах расщепления углеводных кормов микроорганизмы синтезируют более полноватные белок своего тела, в состав которого входят многие незаменимые аминокислоты.

В рацион корма карбамид можно добавлять в количестве 25—30% от суточной потребности в перевариваемом протеине, то есть 80—150 г на голову. Овцам дают 30—35%, карбамиды есть 13—18 г в сутки. Скармливают карбамид в 2—3 дачи, постепенно увеличивая с кормом. При использовании карбамида рацион должен содержать достаточное количество легкопереваримых углеводов. Если рацион беден легкопереваримыми углеводами и дают большое количество карбамида, то в рубце образуется очень много аммиака, который всасывается в кровь. Печень не в состоянии перевести весь аммиак в мочевины, количество его в крови возрастает, и наступает отравление организма. Вместо карбамида жвачным можно также скармливать аммонийные соли уксусной и пропионовой кислот. Эти вещества обогащают рацион азотом и углеводами, служат хорошей подкормкой для микроорганизмов и стимулируют их рост и развитие.

В процессе жизнедеятельности микроорганизмы рубца синтезируют и витамины группы В: рибофлавин, тиамин, пантотеновую, фолиевую и биотин, никотиновую, фолиевую и пантотеновую кислоты, биотин, пиридоксин, цианкобаламин а также жирорастворимый витамин К (филлохинон). Поэтому взрослые жвачные при сбалансированном кормлении не нуждаются в добавлении этих витаминов в рацион, но малыши, у которого рубец еще не функционирует, должен получать их с кормом.

Установлена следующая закономерность синтеза витаминов. Если увеличивают количество антибиотиков в корме, то объем синтеза их в рубце

соединяется. Сигнал антагонизма возникает также от наличия необходимых ферментов, например кофактора для синтеза витамин В<sub>12</sub>.

В процессе жизнедеятельности микроорганизмов в рубце образуются газы. Они являются важными признаками макробактериальных процессов и необходимы для дальнейших реакций, протекающих в преджелудке. В результате витрических ферментов создается среда щелочных питательных веществ. Количество и состав газов зависят от вида корма и уровня ферментативных процессов в рубце. Наибольшее количество газов образуется через 2—3 ч после кормления у крупного рогатого скота достигает 25—35 л в 1 ч, за сутки может образоваться до 100 л газов в зависимости от вида корма. Наибольшее газообразование происходит при скармливании соевых кормов, особенно бобовых. В рубце образуются азотокислоты, углекислый газ, водород (до 70%), метан (до 40—50%), аммиак, небольшое количество водорода, сероводорода и кислорода.

Низшие газы рубца, не используемые микроорганизмами, в основном удаляются при отрыжке, и только небольшое количество их всасывается в кровь, а затем выделяется через легкие при дыхании. Образование очень большого количества газов нежелательно: потеря значительной части газов идет к тому, что снижает небольшое количество питательных веществ рациона.

**Функция сетки.** Сетку рассматривают как сортировочный орган. Из рубца в сетку поступает корм, в значительной степени обработанный и ферментированный. Между сеткой и преджелудком имеется складка, которая во время сокращения рубца частично закрывает отверстие между ними. Через это отверстие проникает только измельченная разжиженная масса, а крупные крупные частицы остаются в рубце для дальнейшего переваривания. При сокращении сетки поступающая в нее масса пере-

ходит в книжку. Сетка так же, как рубец, способствует отрыгиванию жвачки.

**Функция книжки.** Книжка служит фильтром, между ее листочками задерживаются недистигицированные мелкие частицы корма, проходящие через сетку. При сокращении книжки обеспечивает дальнейшее измельчение задержанных частиц корма. В книжке переваривается до 20% клетчатки, всасывается до 70% поступивших в нее кислот, кроме того, происходит интенсивное всасывание воды.

Порция содержимого сетки из области большего давления переходит в книжку, в область меньшего давления (внутрижелудочное давление у крупного рогатого скота 284 мм вод. ст. и превосходит внутрикнижковое в 2,4 раза). В этом смысле книжка выполняет роль «приспособляюще-выжимающей помпы»: при ее сокращении жидкая масса выжимается, а при расслаблении выплываешь.

В сычуг из книжки содержимое переходит отдельными порциями через всегда открытое книжки-сычужное отверстие. Переход обусловлен гравитацией (вертикальными сокращениями тела, листочков книжки и разностью внутрижелудочного давления). Из книжки, области большего давления (116 мм вод. ст.), содержимое переходит в сычуг — область меньшего давления (46 мм вод. ст.).

В книжке содержимое не переваривается. Книжка выполняет четко выраженные границы функции (А. Я. Рабкоя, 1985).

**Моторика преджелудков.** Сокращения преджелудков изучают с помощью тех же методов, что и сокращения однокамерного желудка. Кроме того, для исследования рубца применяют метод пальпации, то есть прищипывания рубца рукой в области полойной ямки. Движения рубца можно измерять специальным прибором — руминимет-

фом, укрепляемым в области сонечной кишки.

Сокращения отдельных частей преджелудков координированы между собой и происходят последовательно в таком порядке: сетка, преддверие рубца, дорсальный мешок и вентральный мешок рубца. Каждый отдел при сокращении уменьшается и частично выжимает содержимое в соседние отделы, которые в этот момент находятся в расслабленном состоянии. Во время отрыгивания жвачки происходит дополнительное третье сокращение сетки. При сокращении сетки грубые крупные частицы содержимого выталкиваются обратно в рубец, а измельченная и посушистая пищевая масса поступает в книжку, а затем в сычуг. Во время сокращения сетки расширяется сычуг и в нем создается отрицательное давление, что способствует переходу пищевой массы из книжки в сычуг.

В результате этого жидкая масса насыщается из книжки в сычуг, а грубые частицы этой массы сокращениями книжки вводятся в межластчатые пространства и измельчаются.

Сокращения преджелудков регулирует находящийся в продолговатом мозге нервный центр через блуждающие и симпатические нервы. Блуждающие нервы усиливают, а симпатические тормозят сокращения преджелудков.

Возбуждение центра происходит при раздражении рецепторов, расположенных в различных отделах пищеварительного тракта. Например, раздражение рецепторов ротовой полости при пережевывании корма учащает и усиливает сокращения преджелудков. Раздражение рецепторов двенадцатиперстной кишки тормозит сокращения преджелудков.

Отделы преджелудков рефлекторно влияют на сокращения друг друга. Например, переполнение сычуга тормозит сокращения книжки, а переполнение книжки тормозит сокращения рубца и сетки.

На сокращения преджелудков

влияет кора больших полушарий головного мозга. Это подтверждается опытами по выработке условных рефлексов. Измельченных сокращений рубца, а также опытами, в которых только показ корки вызывает учащение и усиление сокращений преджелудков.

Преджелудки могут сокращаться и при нарушении их связи с центральной нервной системой. Если перерезать оба блуждающих нерва, то первое время сокращений преджелудков не возникает. Затем сокращения вновь устанавливаются, но при этом различные отделы сокращаются асинхронно. Эти данные согласны с функцией интринсических нервов образований в стенках преджелудков. В нормальных условиях ритм работы преджелудков подчинен центральной и вегетативной нервной системе.

Жвачный процесс. Животные животные, захватывая корм, проглатывают его почти не пережевывая. Затем в перерыве между приемами корма он отрыгивается в ротовую полость, тщательно пережевывается и снова проглатывается. Отрыгивание принятого корма, пережевывание и обратное проглатывание называют жвачным процессом. Время, в течение которого происходит пережевывание многократно отрыгиваемой рубцовой массы, называют жвачным периодом (К. И. Михайлов, 1953).

Жвачный процесс начинается не сразу после приема корма, а через некоторое время: у крупного рогатого скота — через 30—70, у овец — 20—45 мин. — за это время корм в рубце набухает и размягчается, что облегчает его пережевывание. Время наступления жвачного периода зависит от характера корма и внешних условий. Грубый сухой корм задерживает появление жвачного процесса, вода, разжижающая содержимое рубца, ускоряет. Жвачка начинается быстрее при положении лежа животного в лежачем положении. Различного рода раздражители вызывают

Зависит от животно, видовой температуры окружающей среды, на явнее на солнцепеке задерживается наступление жвачного периода. У и больше. В ночное время жвачных периоды наступают чаще, чем в. В сутки бывает 6—8 жвачных периодов, каждый из которых длится 1—1,5 мин. При даче грубых кормов периоды более продолжительны, а при скармливания концентратов рогаты пережевывают до 100 кг сочного рубца в течение суток.

Отрывание жвачки происходит следующим образом. Вначале возникает довольное сокращение глотки и пищевого желоба, в результате этого содержимое сетки поднимается и кардинальному отверстию пищевода. Одновременно с сокращением сетки происходит остановка дыхания на фазе выдоха, а затем до при закрытой гортани, так называемый холостой вдох. Давление грудной полости понижается, грудная часть пищевода растягивается, в нем возникает разрежение. В результате этого происходит насасывание кормовых масс из рубца и сетки в пищевод. Затем животное делает вдох, давление в грудной полости повышается и давит на грудную часть пищевода. Вследствие такого явления и антиперистальтического движения пищевода находящаяся в нем масса продвигается в рот.

При искусственно созданном препятствии насасывания кормовых масс животное делает повторные попытки вдоха при закрытой гортани. Следовательно, глубина вдоха и выдоха и их повторение регулируют скармливание кормовых масс в пищевод.

Жидкую часть поступившей в рот кормовой массы животное проглатывает мелкими глотками, а плотную пережевывает в течение 20—60 с. Пережеванный корм проглатывается в рубце смешивается со всей массой содержимого.

Отрывание жвачки — сложноперефлекторный акт. Отрывание

вызывает при раздражении глубинными клетками корма желобчатодвигательная преддверия рубца, пищевода и желоба и сетки. Это было доказано в опытах с раздраженным через фистулу рубца различными отделами преджелудков. При раздражении указанных рецепторов возникает отрывание, при раздражении выдыхающего оно прекращается.

Раздражение от рецепторов передается по центроостремительным нервам в продолговатый мозг, где находится центр отрывания. Из центра возбуждение по центробежным нервам передается к мышцам, принимающим участие в отрывании. Из всех центробежных нервов, участвующих в регуляции отрывания, основная роль принадлежит блуждающим нервам, иннервирующим преджелудки. После перерезки блуждающих нервов жвачные периоды прекращаются.

Физиологические особенности пищеварения в преджелудках жвачных необходимо учитывать при составлении рационов. В состав рациона следует подбирать такие корма, чтобы количество и сочетание их обеспечивало создание наиболее благоприятных условий для жизнедеятельности микроорганизмов рубца. От активности последних зависит интенсивность процессов переработки и усвоения питательных веществ в преджелудках и последующих отделах пищеварительного тракта, что в конечном итоге влияет на продуктивность и физиологическое состояние животного.

Пищеварение в сычуге. Сычуг — это истинный желудок, слизистая оболочка которого имеет железы, вырабатывающие сычужный сок. Секреторная функция сычужных желез изучена с применением фистульной методики и изолированных желудочков по Гейденгайну и Пиллону.

Сычужные железы секретируют непрерывно, выделяя в течение суток большое количество сока. Непрерывно

ность секрета связана постоянным поступлением содержимого желудка в слугу. На уровень секреции влияет дрессировка коров. В этот момент она усиливается в результате рефлекторного влияния коры на железу сычуга. В сычужном соке содержатся ферменты пепсин, химозин и липаза. Количество хлористоводородной (сольной) кислоты меняется в зависимости от возраста животного в пределах 0,12—0,46%. Сычужный сок у крупного рогатого скота имеет рН 2,17—3,14, у телят — 2,5—3,4.

В регуляции секреции сычуга участвуют нервная система и химические факторы. Различают рефлекторную и нейро-химическую фазы секреции.

Желудочное пищеварение у молодняка жвачных в молочный и переходный периоды. Телята и ягята рождаются с недостаточно развитыми и морфологическом и функциональном отношении органами пищеварения. В ранний молочный период, особенно в первые дни после рождения, когда в пищеварительных соках новорожденного еще содержится мало ферментов, в молоке матери присутствуют ферменты, способные переваривать питательные вещества молока.

В первые время после рождения у молодняка жвачных желудочное пищеварение мало отличается от пищеварения у животных с однокамерным желудком. У новорожденного теленка рубец, сетка и книжка, вместе взятые, по размеру меньше половины сычуга. В первые месяцы жизни теленка эти отделы растут быстро, и к 3-месячному возрасту они уже примерно в 4 раза больше сычуга, размеры различных отделов сложного желудка по отношению друг к другу становятся почти такими же, как у взрослых животных. Этот период переходный. К 6-месячному возрасту у телят устанавливается тип пищеварения, свойственный взрослым жвачным.

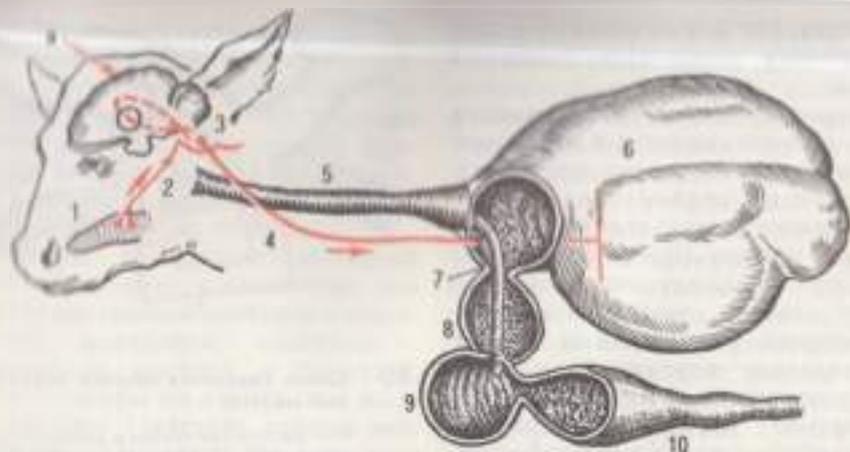
У телят-молочников питательные

вещества корма перевариваются в сычуге и книжке в результате действия ферментов пищеварительных соков. Особенности пищеварения в сычуге у телят заключается в том, что сычужный сок содержит много фермента химозина. У телят, питающихся только молоком, рубец не функционирует и в отщепляемых газах нет метана. Он появляется в переходном на растительные корма как продукт брожения в рубце.

В переходный период развиваются не только преджелудки, но и все другие органы пищеварения. Пищеварение растительных кормов требует более усиленной деятельности органов пищеварения, чем при молочном кормлении. На развитие органов пищеварения влияет структура рациона — соотношение различных кормов: соложа, концентратов, соевых и грубых кормов. В переходный период около 10—20% питательных веществ корма усваивается уже в преджелудках. По мере роста теленка в преджелудках переваривается 40—50% корма, а усвоение клетчатки увеличивается в 3 раза, что соответствует уровню, характерному для взрослых животных. Приучение теленка в раннем молочном и переходном периодах к растительным кормам стимулирует развитие преджелудков.

Особенность желудочного пищеварения у новорожденных телят состоит также в том, что у них нет желудочного периода. Он наступает у теленка примерно на третьей неделе жизни и связан с началом приема грубых кормов. В рубце появляются микроорганизмы и перестраивается деятельность околовитных слюнных желез. Наступление жвачного периода можно ускорить. Для этого теленкам нужно скармливать комки жвачки, отрыгнутые коровой. В таких случаях в рубце появляются микроорганизмы и жвачный период начинается с 8—10-го дней жизни.

У молодняка жвачных в молочный период рубец не развивается и во время приема корма связан с руб-



29 Схема рефлекторной регуляции смыкания пищевода желудка.

1 — мандибула нижней челюсти, 2 — иннервированный путь из ганглиона тройничного нерва, 3 — нервный центр проводящий по мозгу, 4 — иннервированный путь, идущий в эфемерный ганглий нерва, 5 — глотка, 6 — рубец, 7 — мышечный желудок, 8 — глотка, 9 — пищевод, 10 — сфинктер и мышечный желудок пищевода и головного мозга.

принадлежит пищеводному желудку. Во время питья молока и воды эти органы сокращаются мышцами губ пищеводного желудка, губы смыкаются и образуют «трубку», составляющую как бы продолжение пищевода. Смыкание губ пищеводного желудка — это рефлекторный акт, осуществляющийся при раздражении рецепторов языка и глотки в момент глотания. Центр рефлекса пищевода находится в промежуточной коре. Центробежные импульсы передаются по блуждающим нервам (после перерезки последних рефлекс исчезает (рис. 29)). Рефлекторный акт смыкания губ пищеводного желудка подтверждается опытом смышленых коров и телят: у эзофаготомированных телят. У них также регистрируют рефлекс пищевода при выпойке молока, несмотря на то что молоко выливается наружу через перерезанный пищевод.

Емкость пищеводного желудка

очень мала, поэтому молоко может проходить по нему и сейчас только небольшими порциями. При выпойке из ведра теленок делает большие глотки, и большие порции молока раздвигают губы пищеводного желудка, в результате значительная часть молока выливается в рубец. В этом возрасте у телят рубец еще не функционирует, попавшее в него молоко загнивает, и развивается заболевание желудочно-кишечного тракта. Чтобы не допустить подобных случаев, необходимо поить телят молоком из специально оборудованных доильнок.

С ростом телят значение пищевода уменьшается, губы его грубеют и смыкаются не полностью. В результате этого у взрослых животных жидкость при выпойке лишь частично поступает в рубец, а основное ее количество попадает в желудок.

Хотя у телят и ягнят в раннем возрасте преджелудки еще анатомически недоразвиты, но у них уже присутствует амилазная, сахаразная и фосфатазная активность.

## ПИЩЕВАРЕНИЕ В КИШЕЧНИКЕ

Кормовые массы, частично перепаренные в желудке, поступают, отделанными порциями поступаю...

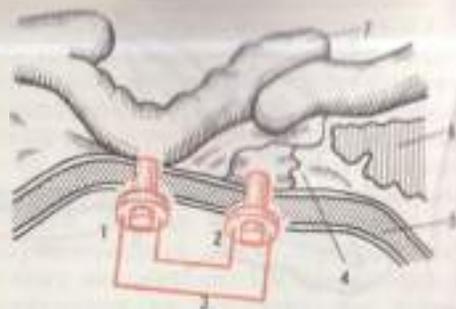
кишечник, где они соединяются поджелудочным, кишечным соками и желчью.

**Секрция поджелудочного сока.** Очень важное значение в пищеварении имеет сок поджелудочной железы. Секрцию поджелудочной железы изучают с помощью острых и хронических опытов. При острых опытах в проток поджелудочной железы вводят канюлю, соединенную с регистратором, позволяющим определить величину секрета. Результаты острых опытов не дают возможности всесторонне изучить секреторную деятельность поджелудочной железы.

Хронические опыты на собаках проводят с фистулой протока поджелудочной железы по способу И. П. Павлова. У животного вырезают кусочек стенки двенадцатиперстной кишки вместе с впадающим в него протоком поджелудочной железы. Стенку кишки зашивают, а вырезанный кусочекшивают в кожу. Однако из протока сок все время выделяется наружу, поэтому очень трудно сохранить длительно здоровыми таких животных.

Фистулу протока поджелудочной железы у крупного рогатого скота получают следующим образом. Вырезают небольшой участок двенадцатиперстной кишки с впадающим в нее протоком поджелудочной железы. Оба конца изолированного отрезка кишки зашивают и в нее вставляют фистульную трубку. Концы перерезанной кишки сшивают и тоже вставляют вторую фистульную трубку. Обе фистульные трубки выйдут наружу и соединят между собой трубой, образуя внешний мостик — анастомоз. Во время опыта резиновую трубку снимают и собирают поджелудочный сок (рис. 30).

Сок поджелудочной железы — это прозрачная, бесцветная жидкость щелочной реакции. Плотность сока 1,008—1,010; pH 7,2—8,0 (у лошадей — 7,3—7,58, у крупного рогатого скота — около 8). В поджелу-



30 Схемы операции проточа поджелудочной железы:

1 — фистульная трубка в двенадцатиперстной кишке; 2 — фистульная трубка в поджелудочном протоке двенадцатиперстной кишки; 3 — двенадцатиперстная кишка; 4 — фистула после получения сока; 5 — проток поджелудочной железы; 6 — поджелудочная железа; 7 — мышечный слой желудка; 8 — мышечный слой двенадцатиперстной кишки.

дочном соке 90 % воды и 10 % плотного остатка. В состав плотного остатка входят белковые вещества и минеральные соединения: двууглекислый натрий, хлористый натрий, хлористый кальций, фосфорнокислый натрий и др. Из минеральных веществ больше всего в нем двууглекислого натрия (до 0,7 %). Поджелудочный сок содержит ферменты трипсин, химотрипсин, карбоксипептидазы А и В, эластазу, α-амилазу, мальтазу, лактазу, инвертазу, липазу, нуклеазу (рибонуклеазу, дезоксирибонуклеазу).

Трипсин расщепляет белки до пептидов и аминокислот. Выделяется в виде неактивного трипсиногена, который активируется ферментом кишечного сока энтерокиназой. Химотрипсин выделяется в форме неактивного химотрипсиногена, активируется трипсином. Химотрипсин расщепляет белки и полипептиды до аминокислот.

Карбоксипептидазы действуют на полипептиды и отщепляют от них аминокислоты со стороны свободной карбоксильной группы. Инвертаза расщепляет дисахариды на свободные аминокислоты.

Лактаза действует на белки соединительной ткани — эластин, коллаген; *трипсин* расщепляет протеины; *мультиаз* — нуклеиновые кислоты или мононуклеотиды и фосфорную кислоту; *амилаза* — крахмал и гликоген до мальтозы, мальтозы — мальтозу до глюкозы.

*Лактала* расщепляет молочный сахар на глюкозу и галактозу; она имеет существенное значение в пищеварении молодняка, *инвертаза* — сахарозу на глюкозу и фруктозу; *липаза* — жиры на глицерин и жирные кислоты (действие липазы значительно усиливается под влиянием желчи).

Механизм секреции поджелудочного сока, И. П. Павлов установил, что за секреторную деятельность поджелудочной железы влияет блуждающий нерв. Он обратил внимание на высокую чувствительность поджелудочной железы ко всякого рода рефлекторным раздражениям, которые тормозят ее секрецию. Чтобы исключить эти влияния, у собаки под наркозом путем перерезки отделяли мозговой мозг от продолговатого, в котором находится центр поджелудочной секреции, и животное переводили на искусственное дыхание. После этого отпиривали к перерезанному блуждающему нерву, а в проток поджелудочной железы вставляли зонд. Раздражение периферического конца блуждающего нерва вызывает активную секрецию поджелудочного сока, повышается содержание в нем органических веществ. Следовательно, блуждающий нерв играет определенную роль в регуляции ферментобразования данной железой. Секреторные волокна обильны также в составе симпатических нервов, иннервирующих поджелудочную железу.

При стимуляции отдельных волокон блуждающего нерва наряду с усилением сокращения происходит и его торможение. Отделение поджелудочного сока начинается при вводе хорма или раздражении рецеп-

торов полости рта и глотки. Таким образом секреторная деятельность поджелудочной железы выделяется условными и безусловнорефлекторными воздействиями, то есть наблюдается первая или сложнорефлекторная регуляция секреции поджелудочного сока. Установлено участие гипоталамуса и структур лимбической системы — миндалевидного комплекса и гипокама и регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы у коз (К. Т. Ташев, Р. С. Ахлова, 1961).

Наряду с нервной существует и гуморальная регуляция. Проникновение соляной кислоты в двенадцатиперстную кишку вызывает секрецию поджелудочного сока даже после перерезки блуждающих и черепных (симпатических) нервов и разрушения продолговатого мозга. При введении ее непосредственно в кровь секреция не наступает. Под влиянием хлористоводородной (соляной) кислоты желудочного сока, поступающего в кишечник, из клеток слизистой оболочки двенадцатиперстной и верхней трети тонкой кишки выделяется просекретин. Соляная кислота активирует просекретин, превращая его в секретин. Входящая в кровь, секретин действует на поджелудочную железу, усиливая выделение ее сока; одновременно он тормозит функцию обкладочных желез, чем препятствует чрезмерно интэнсивной секреции соляной кислоты железой желудка. Секретин — это полипептид, состоящий из 27 аминокислотных остатков, с молекулярной массой около 5 тыс., в физиологическом отношении является гормоном. Под влиянием секретина образуется большее количество поджелудочного сока, бедного ферментами и богатым щелочами.

В слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки наряду с секретин образуются еще один гормон — *панкреозимин*. Он усиливает образование ферментов в поджелудочном соке. Секретин поджелудочного сока

участвуют также *гастрин*, образующийся в париетической части желудка, секретин, инсулин, бимбинин, субстанция Y, соли желчных кислот. Тиреоидное влияние на секрецию панкреатического сока оказывают также нейротензин, как гастроинтестинальный полипептид (ГИП), панкреатический полипептид (ПП), нуклеотидный ингибирующий полипептид (ВИП) и соматостатин.

Гуморальная регуляция поджелудочной секреции не является самостоятельной и обособленной. Секретин действует на секреторные клетки поджелудочной железы не непосредственно, а через симпатическую нервную систему. Вовлечение симпатической нервной системы эрготрином значительно снижает секрецию, возникающую при введении хлористоводородной (солонной) кислоты в двенадцатиперстную кишку. Следовательно, гуморальную регуляцию секреторной деятельности поджелудочной железы надо рассматривать как нейро-химическую регуляцию.

Характер секреции сока зависит от вида пищевых веществ. При кормлении собаки хлебом секреция длится до десяти часов и выделяется большее количество сока. На молоко и на мясо секреция заканчивается быстро (к пятому часу): на чашку выделяется мало сока, на мясо — много, но меньше, чем на хлеб. При кормлении мясом образуется много трипсина, при кормлении молоком — много липазы и трипсина.

**Образование и выделение желчи.** Желчь — секрет печени, выделяющийся в просвет двенадцатиперстной кишки.

Образование и выделение желчи у животных изучают обычно в хронических опытах, применяя методику наложения фистулы на желчный пузырь или на желчный проток.

Желчеобразование в клетках печени происходит непрерывно. Желчь собирается в печеночный проток, который после слияния с пузырным протоком образует общий желче-

вый проток, впадающий в двенадцатиперстную кишку. Вне периода интенсивного желчного проток бывает закрыт и желчь по пузырному протoku направляется в желчный пузырь. Во время пищеварения в двенадцатиперстную кишку поступает желчь как из печени, так и из пузыря.

Желчеобразование — это тонкий секреторный, но и экскреторный процесс, в результате которого из организма выводятся желчные пигменты: холестерин, мочевина, пуриновые основания, фосфорные соединения и пр. Образование желчи участвуют некоторые химические вещества, действующие гуморально (гастрин, соляная, желчная и другие кислоты, экстрактивные вещества корма и сама желчь). Секреция желчи зависит от функции большого полушария мозга.

Различают два вида желчи: печеночную и пузырную. Печеночная желчь жидкая, прозрачная, светло-желтого или грязно-зеленого цвета, плотность ее 1,009—1,013, pH 7,6, воды и щел. 96—99%. Пузырная желчь выделяется всасываниями во стенки желчного пузыря густой, темного цвета; плотность 1,026—1,048, pH 6,8; количество воды 80—86%. Пузырная желчь содержит соль, которая выделяется единственными железами стенок пузыря. Цвет желчи у травоядных темно-зеленый, у плотоядных красно-желтый. Окраска желчи зависит от наличия в ней желчных пигментов.

К специфическим органическим веществам, входящим в состав желчи, относят желчные пигменты и желчные кислоты. Желчные пигменты это билирубин и биливердин. Билирубин образуется из гемоглобина при разрушении эритроцитов и обычно содержится в желчи в виде солей щелочных металлов. Биливердин образуется при окислении билирубина. Он темно-зеленого цвета и всегда присутствует в желчи травоядных.

В желчи малоконjugирующая есть хо-

1116, 1117) — карболовая, хининовая кислоты, тирозоловая кислота. В соку желчи, кроме желчных кислот (аминокислот, выходят холестерин, фосфолипиды, амиды и свободные жирные кислоты, билирубин, пуриновые основания) — натриевые, калиевые, кальциевые соли угольной, фосфорной и других кислот.

Выделение желчи в процессах пищеварения многообразно. Она понижает поверхностное натяжение растворов и образует превращение жиров в тонкую эмульсию, в виде которой они легче перевариваются пищеварительными ферментами. Благодаря своей щелочности желчь способствует нейтрализации желудочного сока, поступающего в кишечник из желудка, и оказывает действие печени, разбавляющего урину. Под влиянием желчи усиливается действие липазы, амилазы и протеолитических ферментов поджелудочного и кишечного соков. Желчные кислоты легко образуют желчедельные соединения с жирными кислотами, это обусловлено их эмульсионной способностью в кишечнике. Желчь обладает бактерицидным и дезодорирующим свойством.

Вне серию пищеварения желчь в кишечник не поступает. Выход из желчного протока закрыт специальным сфинктером, и желчь собирается в желчном пузыре. У лошади, верблюда и оленя желчного пузыря нет, но функцию выполняют желчные каналы большого размера.

В двенадцатиперстную кишку желчь начинает поступать через 5—10 мин после приема корма, и выделение ее продолжается 5—8 ч. Первые порции поступающей желчи более темные и более густые, так как вначале выделяется желчь из желчного пузыря, затем поступает более светлая печеночная желчь.

На желчный пузырь желчь выделяется вследствие сокращения его стенок. Одновременно с этим происходит расслабление сфинктера двенадцатиперстного желчного протока у выхода

в двенадцатиперстную кишку. Секреция и выделение желчи у сельскохозяйственных животных имеют те же закономерности, что и у собак. Выделение желчи в кишку регулируется рефлекторным и гуморальным путем. Рефлекторное выделение желчи начинается при поступлении корма в желудок и кишечник или при покое корма, когда есть условнорефлекторно. Корм в желудке механически раздражает его рецепторы, что вызывает рефлекторное сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера желчного протока. Рефлекторное воздействие на процесс выделения желчи осуществляется через блуждающие и симпатические нервы. Раздражение блуждающих нервов усиливает выделение желчи, а симпатических — тормозит. Это происходит потому, что блуждающие нервы вызывают сокращение стенок пузыря и расслабление сфинктера, а симпатические нервы, наоборот, осуществляют сокращение сфинктера и расслабление пузыря. Центральная регуляция желчевыделительной функции печени у животных происходит с помощью симпатико-лимбической образований мозга. К ним относятся латеральные, вентромедиальные ядра гипоталамуса, базальные и латеральные ядра миндалин (Н. У. Базанов, К. Т. Ташенов, 1985).

Гуморальным раздражителем, вызывающим сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера желчного протока, служит гормон холецистокинин. Он образуется в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки под влиянием хлористоводородной кислоты и жирных кислот и некоторых других веществ.

Выделение желчи и секреция желудочного сока зависят от характера принимаемой пищи. Наибольшее количество желчи выделяется на молоко, так как оно содержит жир, в меньшем — на хлеб. Синтезируемое выделение желчи и поджелудочного сока обеспечивает одновременное воздействие этих пищеварительных

соков (на питательные вещества корма).

Количество и качество желчи зависят от характера принимаемого корма. Общее количество выделяющейся желчи в сутки составляет, у лошадей — 6—7,2 л, у крупного рогатого скота — 7—9,5, у овец и коз — 1—1,5, у свиней — 2,4—3,8 л.

При содержании животных на пастбище или при вскармливании в зимний рацион концентратов (овес, жмых) образование и выделение желчи усиливаются.

**Пищеварение в тонком отделе кишечника.** Тонкий кишечник состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок.

Слизистая оболочка тонких кишок собрана в многочисленные кишечные складки, которые располагаются в разных направлениях. На слизистой имеются мельчайшие выступы — ворсинки. Слизистая образована одноклеточным призматическим каемчатым эпителием. На протяжении всей слизистой тонкого кишечника, кроме верхнего отдела двенадцатиперстной кишки, расположены лимфоузлы желез, выделяющие сок. В верхнем отделе двенадцатиперстной кишки имеются брунцеровы железы, которые по своему строению и составу секрета сходны с железами пилорической части желудка.

Тонкий отдел кишечника у травоядных животных очень длинный: у коров он достигает 40—49 м, у овец и коз — 24—26, у лошадей и свиней — до 20 м.

Для изучения секрета кишечника у собак Б. Тири предложил операцию изолированного участка кишки. При этой операции вырезают отрезок кишки с сохранением брыжейки. Один конец отрезка зашивают наружу, другой зашивают в кожную рану. Концы переделанного кишечника сшивают для восстановления целостности пищеварительного тракта. Методику операции Тири видоизменил Велла, предложив выводить в кожную рану оба конца

изолированного отрезка кишки. Эта операция получила название фистулы Тири—Велла. Однако чаще пользуются методом Тири—Паллава. При этом способе петли кишечника изолируют и результате разобщения слизистой оболочки между основным кишечником и отделенным его участком. Этот метод позволяет сохранить серозно-мышечную оболочку, ограждающую нервную и гуморальную регуляцию.

Состав кишечного сока. Кишечный сок — бесцветная жидкость щелочной реакции (рН 8,2—8,7), слегка мутноватая от примеси слизи, эпителиальных клеток, кристаллов холестерина. В кишечном соке содержатся муристый натрий и углекислые соли.

Кишечный сок завершает химическую обработку питательных веществ корма, поэтому в нем преобладают ферменты, действующие на прочежучные продукты расщепления белков и углеводов (крахмала и гликогена). В нем содержатся протеолитические ферменты: аминокатипептидаза и дипептидаза (их называют обычно смесью пептинов), расщепляющие полипептиды и дипептиды до аминокислот. На дисахариды действуют ферменты мальтазы, инвертазы и лактазы, превращающие дисахариды в моносахариды.

В кишечном соке имеются также слабоактивные ферменты: нуклеаза, липаза  $\alpha$ -амилаза. Кроме того, в кишечном соке присутствует фермент энтерокиназа, действующая на трипсиноген и переводящая его в трипсин, а также щелочная фосфатаза, обеспечивающая процесс фосфорилирования углеводов, аминокислот и их переход через клеточные мембраны (всасывание).

Механизм секреции кишечного сока. Секреция кишечного сока у собак происходит непрерывно. При раздражении желудка жевательного жерва выделяется больше кишечного сока и увеличивается его содержание в нем ферментов. Механизм

— как у некоторых другие раздражители чаще раздражают усиление секреции. Так, введение в отворок желудка, изолированный до Тирн — желу, стекающего шарика или резиновой дреники усиливает секрецию желудочного сока. К числу химических раздражителей относят желудочный сок, продукты переваривания белков и углеводов, мыла и др. Эти раздражители действуют на секреторный аппарат кишечника и после перерезки блуждающих и симпатических нервов, иннервирующих кишечника, то есть независимо от центральной нервной системы. Считают, что химические и физические раздражители вызывают секрецию кишечного сока, действуя на нервные образования (Мейснера и Ауэрбахово сплетения), расположенные в стенке кишечника.

**Кишечное полостное пищеварение.** Процесс пищеварения в тонком кишечнике состоит из трех последовательных этапов (перидов): полостное пищеварение — пристеночное пищеварение — всасывание.

А. Д. Синецков предложил изучать кишечное пищеварение при помощи методики внешних анастомозов. Хирургическим путем разобщают в том или ином участке кишечника и создают здесь обходной путь (внешний анастомоз) для перехода содержимого из вышележащего отдела в нижележащий (рис. 31).

Для одновременного изучения процессов пищеварения в двенадцатиперстной или других кишках и всасывания поджелудочного сока применяют методику «тройняк». Принцип этой методики заключается в наложении кронической фистулы на поджелудочную железу и внешнего анастомоза на двенадцатиперстную кишку и другие участки тонкого кишечника. Методика внешних анастомозов дает возможность расчленять кишечник на отдельные части и изучать процесс пищеварения в каждом отделе.



31 Схема положения внешнего анастомоза у жареных:

1 — поджелудочная железа, 2 — двенадцатиперстная кишка; 3 — фистулярные трубки, оставленные в кишечнике соединительными и слабыми резиновыми трубочками

Секреция сока у животных происходит непрерывно. Механизм образования и состав сока такие же, как и у собак.

В результате переваривания питательных веществ корма и смешивания его с пищеварительными соками содержимое тонкого кишечника приобретает вид однородной жидкой массы, которую называют *химусом*. Общее количество химуса очень велико: у овец оно составляет 15—20 л, у свиней — 50, у лошадей — 100, у верблюда — 124—146 л. В химусе тонкого кишечника около  $\frac{1}{4}$  приходится на долю пищеварительных соков. Например, у верблюда — представителя пустынных животных — химус тонкого отдела кишечника намного жиже, чем у других видов животных, хотя он и потребляет меньше воды.

Выделение в кишечник с пищеварительными соками большого количества воды, органических и минеральных веществ способствует созданию устойчивого состава химуса. Это имеет важное значение для процессов пищеварения и обмена веществ. При значительной потере химуса изменяется состав крови — в ней увеличивается содержание гемоглобина и эритроцитов. В результате выведения с химусом большого количества воды происходят снижение содержания минеральных веществ и

одно, быстро во времени, равнение и при этом, что может привести к гибели животного.

Движение тонкого кишечника осуществляется в результате сокращения продольных и круговых (поперечных) гладких мышц.

Для изучения движений кишок используют различные методики: 1) наблюдение за животным со вскрытой брюшной полостью (последует движение кишок, погруженных в теплую ванну с физиологическим раствором); 2) наблюдение за движением кишечника через целлулоидное окошечко, вживленное в брюшную стенку животного; 3) графическая регистрация движений кишечника с помощью резинового баллончика, введенного через фистулу в кишку; 4) наблюдение для фотографирования кишечника при помощи рентгеновых лучей после введения кишки контрастной массой (например, сернохлорным барием); 5) запись движения изолированного отрезка кишки, помещенного в раствор Рингера.

Различают следующие виды движений кишечника: маятниковобразные, ритмические (сегментированные) и перистальтические.

*Маятниковобразные движения* — на концах короткого участка кишечника образуются узкие перехваты вследствие сокращения кольцевой мускулатуры. В участке, ограниченном этими перехватами, сокращаются продольные мышцы — кишка укорачивается и расширяется, при расслаблении этих мышц она удлиняется и суживается. В результате таких движений хилус передвигается то краевально, то кулачально и термеминьяется с пищеварительными соками.

*Ритмические, или сегментированные, движения* — в результате сокращения круговых мышц на кишечнике образуется перегородка, разделяющая кишку на множество сегментов. В следующие несколько секунд в расширенной части каждого

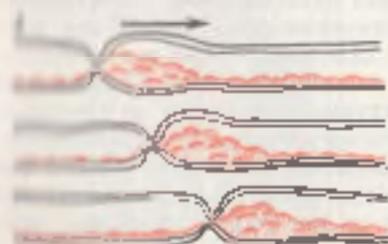
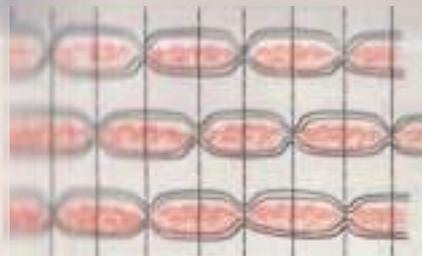
сегмента также образуется перегородка, и она разделяется пополам в поперечном, двух сегментов сегментов преобразуются затем в один новый сегмент (рис. 32). Такие сокращения повторяются многократно. Они не вызывают продвижения хилуса вдоль кишечника, но способствуют, как и маятниковобразные движения, перемешиванию содержимого и тесному соприкосновению его со стенкой кишки.

*Перистальтические движения* называют поступательное продвижение хилуса по кишечнику. Сокращаются круговые мышцы, образуя кольцевой перехват, впереди него кольцевая кишка расширяется. Благодаря таким сокращениям содержимое кишки выжимается из суженного участка и передвигается в расширенный. Затем сокращение круговых мышц распространяется на следующий участок.

Когда по длине кишки проходят несколько таких маятниковобразных сокращений, то движения кишки принимают сходство с движением дождевого червя. Поэтому такие движения и получили название червеобразных, или перистальтических.

Перистальтические сокращения следуют одно за другим с определенным ритмом и скоростью, при этом хилус продвигается только в одном направлении.

Характерная особенность двигательной функции кишечника — автоматия — способность кишечника ритмически сокращаться при нарушении нервных связей с центральной нервной системой или же после полного исключения его от организма. Так, изолированный отрезок тонкой кишки, помещенный в раствор Рингера, сокращается длительное время. Автоматия обусловлена ганглионами кишечника (аурибухона сплетения), она присутствует в мышечном элементе кишечника. Роль ганглиональных нервных клеток заключается в координации сокращения продольных и круговых мышц кишечника.



11 Схема движения кишки:

1 — движение в состоянии покоя; 2 — усиление тонуса (сокращений) мышечной оболочки; 3 — расслабление (расширение) оболочки кишки

На сокращения кишечной мускулатуры влияют центральная нервная система, механические и химические раздражения, а также состояние других отделов пищеварительного тракта и всего организма в целом. Импульсы от центральной нервной системы по блуждающим и симпатическим нервам идут к мышцам кишечника. Действие этих нервов изучено в опытах с раздражением их индукционными электрическими токами. Раздражение блуждающего нерва усиливает мышечные сокращения и повышает их тонус, а симпатического — вызывает тонус. В зависимости от силы раздражения и тонуса кишечной мускулатуры эффект от раздражения нервов может быть противоположным. Так, раздражение блуждающего нерва в момент возбужденного состояния кишечника (повышенный тонус) обуславливает ослабление его сокращения. При слабом раздражении симпатического нерва сокращения наблюдаются в том случае, когда тонус кишки ослаблен и вид выхлещивается и выки-

на движение кишечника является в различные функциональные состояния, например, тень, страх, боль приводит обычно к усилению кишечных сокращений. При некоторых сильных эмоциях (страх и др.) иногда возникает бурная перистальтика, вызывающая так называемый нервный ишик.

Движения кишечника изменяются и под влиянием механического раздражения рецепторов слизистой оболочки. При растяжении стенки кишки хлупсом поступающим из желудка, начинаются перистальтические и маятниковые движения. Сильным раздражителем кишечных движений служит грубый корм, содержащий трудноперевариваемое вещество — клетчатку.

К численным раздражителям, возбуждающим движения кишечника, относят холин, антерокринин, серотонин. Эти вещества образуются в слизистой кишок во время пищеварения, всасываются и поступают в кровь, действуя гуморально. Антерокринин и серотонин рассматривают как специфические гормоны — возбудители движений кишок.

На движения кишечника влияют и химические передатчики нервно-мышечных медиаторы. Они образуются в окончаниях вегетативных нервов, иннервирующих кишечник. При раздражении блуждающего нерва выделяется ацетилхолин, симпатического — нордреналин (гемипатин). Они действуют местно, так как быстро разрушаются ферментами: ацетилхолин — холинэстеразой, а нордреналин — аминоксидазой, присутствующими в крови и в клетках тела. Если в опыте на собаках с перекрестным кровообращением воспрепятствовать разрушению ацетилхолина холинэстеразой и раздражать у одной из собак блуждающий нерв, то можно наблюдать усиление сокращения кишок у обеих собак. Это можно объяснить тем, что ацетилхолин образующийся в окончаниях блуждающего нерва, поступает

в кровь и возбуждает мышцы кишки другой собаки.

Движения кишечника усиливают желчь, экстрактивные вещества, кислоты, щелочи, растворы солей и продукты переваривания белки — полипептиды. Механизм влияния этих химических, а также механических раздражителей, действующих на слизистую кишечника, весьма сложен. Они могут или влиять рефлекторно, возбуждая хеморецепторы слизистой, или стимулировать образование химических веществ, которые всасываются в кровь, гуморально действуют на движения кишечника. В движениях кишечника сельскохозяйственных животных и его регуляции отечают те же закономерности, что у собак и других животных.

Мембранное пищеварение. Для ферментативного расщепления пищи важное значение имеет соприкосновение (контакт) ее со слизистой оболочкой кишечника. Переваривание питательных веществ на поверхности слизистой тонкого кишечника получило название пристеночного (мембранного) или клеточного пищеварения.

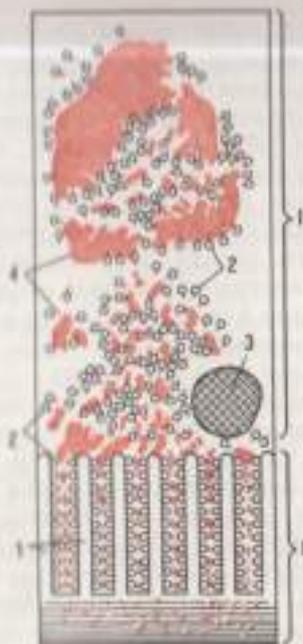
Пристеночному пищеварению способствует структура слизистой тонкого кишечника. На поверхности ворсинок имеется так называемая щеточная кайма, образованная громадным количеством микроворсинок (до 3000 на одной клетке). Между микроворсинками на клеточной мембране имеются ферменты, структурно связанные с мембраной.

В результате движений кишечника происходит непрерывное перемешивание химуса и его соприкосновение со щеточной каймой. Пищевые частицы, размеры которых меньше расстояния между микроворсинками, поступают в щеточную кайму и здесь подвергаются пристеночному перевариванию. Более крупные частицы не могут проникнуть в зону пристеночного пищеварения и, оставаясь в полости кишечника, подвергаются расщеплению ферментами

химуса до более мелких размеров (рис. 33).

Отличие пристеночного пищеварения от полости заключается в следующем. Полостное пищеварение осуществляется под действием ферментов, выделяемых в полость пищеварительного тракта. Эти ферменты теребщаются вместе с химусом и участвуют в первоначальных стадиях пищеварения. Пристеночное пищеварение происходит под влиянием как ферментов, адсорбированных из химуса, так и ферментов, структурно связанных с мембраной кишечных клеток. При пристеночном пищеварении конечные стадии расщепления питательных веществ проходят на клеточной мембране, через которую осуществляются и процессы всасывания. Поэтому благодаря пристеночному пищеварению значительно возрастает скорость ферментативного расщепления питательных веществ и их всасывания.

Пристеночное пищеварение свойственно не только кишечнику сельскохозяйственных животных, слизистые желудка лошади, свиньи, телят и преджелудков жвачных тоже обладают гидролитической активностью. Опыт с инкубированной субстрата в присутствии кусочков рубца, сетки, книжки, сычуга и тонкого кишечника показали, что гидролиз крахмала со сахаразы и дипептида глицилаланина протекает значительно интенсивнее, чем без них. Пристеночный гидролиз крахмала наиболее активно протекает с участием слизистой книжки, а гидролиз сахаразы — слизистой сетки. Кроме того, в слизистой оболочке присутствуют щелочная и кислая фосфатазы, сульфатдегидрогеназа. Наличие данных ферментов и определяет высокую дезорбирующую и гидролизующую способность преджелудков, особенно рубца, примерно 70—80% углеводов (легкопереваримых) гидролизуются и всасываются в преджелудках. Указанное подтверждается и гистохимическими



88 Схема взаимоотношения полости (I) и пристеночного (II) пищеварения в полости кишки:

1 — микроворсинки; 2 — ферменты (на поверхности микроворсинок или строго ориентированы); 3 — мucus (по своим размерам он не может проникнуть в просвет кишки); 4 — мucus-гранулы; 5 — клетки кишечника на разных стадиях расщепления.

исследованиями. Так, щелочную, кислотную фосфатазу и сукцинат-дегидрогеназу гистологически обнаруживают даже в ротовом слое.

Электронно-микроскопическими исследованиями слизистой преджелудка установлено наличие в ней многоклеточных межклеточных щелей, а также своеобразное бесплодное расположение ее рогового слоя. В межклеточных пространствах происходит всасывание ферментов, участвующих в гидролизе.

На свободной поверхности слизистой желудка овес находятся цитологические выпячивания (микроворсинки), которые имеют меньшие размеры и расположены реже по сравнению с таковыми тонкого кишечника. На поверхности одной клетки слизистой пищеварительной части

выделяется до 290—360 микроворсинок, в области дна желудка — 200—220, а в кардиальной части число их уменьшается почти в 2 раза. Количество микроворсинок варьирует в зависимости от функционального состояния железистых клеток\*.

**Пищеварение в толстом кишечнике.** Невсосавшаяся часть химуса из тонких кишок переходит в начальный участок толстого кишечника через илеоцекальный сфинктер. Он пропускает содержимое только в одном направлении. Сфинктер открывается периодически каждые 30—60 с. и химус небольшими порциями поступает в слепую кишку. Раскрытие сфинктера — это рефлекторный процесс, происходящий в результате раздражения рецепторов в вышележащих отделах пищеварительного тракта. При наполнении слепой кишки и ее растяжении сфинктер плотно закрывается и не допускает выхода содержимого из тонких кишок.

Железы толстых кишок выделяют небольшое количество сока. В нем содержатся такие же ферменты, что и в соке тонких кишок, но их много и переваривающая сила у них небольшая. В слизистой оболочке толстых кишок много бокаловидных клеток, выделяющих слизь. Реакция содержимого в передней и средней части толстого кишечника щелочная, а в задней части, ближе к прямой кишке, становится кислой. Секрция сока в толстых кишках обусловлена в основном механическим раздражением стенок кишечника. Пищеварение в толстом кишечнике осуществляется главным образом за счет ферментов, принесенных с химусом из тонких кишок. У плотоядных переваривание питательных веществ корма в толстом кишечнике имеет небольшое значение, так как он почти полностью переваривается и всасывается в тонком кишечнике.

\* Подсчитано, что благодаря наличию микроворсинок увеличилась поверхность слизистой в 14—39 раз.

В толстом кишечнике находится огромное количество бактерий (до 15 млрд. в 1 г содержимого), которые вызывают сбраживание углеводов и синтез белков. Под влиянием бактерий из остатков питательных веществ химуса образуются кислоты и различные газобразные вещества: сероводород, двуокись углерода, метан, водород. При гнилостном разрушении белка и фосфорных его продуктов образуются ядовитые для организма соединения: крезол, фекол, скатол, андол и другие, которые всасываются в кровь и обезвреживаются в печени. В толстом кишечнике происходит изменение некоторых веществ. Так, за счет сероводорода образуются сульфиды, билирубин превращается в стеркобилин, холестерин — в копростерин.

Толстые кишки являются и органом выделения: через их стенки выделяются минеральные и некоторые другие вещества. В задних отделах толстой кишки содержится густая масса вследствие всасывания воды. Здесь образуется кал.

Для процессов пищеварения в толстом кишечнике важное значение имеют бактерии, расщепляющие клетчатку. Если у жвачных клетчатка расщепляется в основном в преджелудках, то у животных с однокammerным желудком, особенно у лошади, это происходит в слепой кишке. Слепая кишка у лошади — это как бы вторичный желудок; объем ее 32—36 л, здесь переваривается до 40—50% клетчатки и до 30% белка. В слепой кишке имеются бактерии, которые вызывают сбраживание клетчатки с образованием летучих жирных кислот. Щелочная среда, необходимая для жизнедеятельности бактерий, создается слюной. Пищеварительные процессы продолжают и в большой ободочной кишке, но в малой ободочной кишке их почти нет, реакция среды здесь кислая.

У свиней в толстом кишечнике химус находится от 16 до 20 ч. Независимо от длительности пребывания

остатков питательных веществ у свиней процессы переваривания идут в значительно меньших размерах. В толстом кишечнике свиней вступает обычно небольшое количество углеводов и белков корма, успешнее переваривается и усваивается в предыдущих отделах пищеварительного тракта. В толстые кишки этих животных вступает около 14% углеводов и около 12% белка корма, а переваривается здесь лишь до 9% углеводов и до 3% белка.

В толстом кишечнике животных сбраживается и всасывается в кровь 45—20% клетчатки корма. В химусе слепой кишки свей находится значительное количество общего азота и его фракций (белкового азота — 81,6—82,6%, небелкового — 16,7—18,1%) и идентифицируются до 17 аминокислот (Г. Н. Несибяев, 1987).

Движения толстого кишечника изучают теми же методами, что и тонкого. Движения толстых кишок носят такой же характер, как и тонких, но они более слабые и более медленные. В слепой и ободочной кишках наряду с перистальтическими происходят и антиперистальтические движения, что обеспечивает лучшее пережевывание содержимого. На слепой кишке содержимое сдвигается перистальтическими сокращениями, перебрасывается в большую ободочную кишку.

Толстые кишки обладают автоматией, которая выражена слабее, чем в тонких. Слепая кишка и часть большой ободочной кишки иннервируются блуждающими нервами, идущими от крестцовой части спинного мозга. Самостоятельную иннервацию толстые кишки получают от верхнего и нижнего брюшечного узлов. Влияние нервной системы на движения толстых кишок изучено мало. Движения толстой кишки возбуждаются преимущественно в результате механических раздражений слизистой оболочки.

У сельскохозяйственных живот-

они существуют те же закономерности биологических явлений в толстых кишках, что и у собаки. У лошади в толстых кишечных при сокращениях мышц и задним отделом толстого кишечника образуются перемычки, замыкающие весь просвет кишки. Они наиболее выражены в заднем отделе, где происходит формирование и уплотнение кала.

**Всасывание.** Всасыванием называют процесс поступления различных веществ в кровь и лимфу через сложную биологические мембраны (кожу, слизистую клетчатку, слизистую и серозную оболочки брюшной полости и т. д.). Наибольшие биологические значение имеет всасывание в пищеварительном тракте, так как этим путем организм получает все необходимые ему вещества для энергетических и пластических процессов.

Всасывание в пищеварительном тракте изучают методом прямых и косвенных исследований. С помощью прямых методов проводят исследования на фистульных животных. Например животному с фистулами желудка и двенадцатиперстной кишки вводят в желудок исследуемые растворы и собирают через фистулу двенадцатиперстной кишки. Животным с фистулами кишечника или кишечника антагонизмом растворы вводят в один участок кишечника и выводят из другого. Всасывание исследуют также на животных с изолированными чавловским желудочком или с изъязвленной петлей кишечника. Кроме того, проводят петрные опыты на животных с перевязкой желудка или участка кишечника с двух концов. В изолированных участках вводят растворы и по изменению их состава определяют степень всасывания.

С помощью косвенных методов изучают химический состав крови и лимфы, оттекающих от различных отделов пищеварительного тракта. Для этих целей применяют методику вазотомии — каллежине — каллежине кровеносные сосуды. Операцию

эту осуществляют следующим образом: на наружной стенке кровеносного сосуда с помощью тонкой закрепляют тонкую металлическую трубку. Другой конец ее вводят на минимальную глубину в просвет сосуда через трубку вводят иглу и шприца. Эта методика позволяет брать кровь в любое время от разных кровеносных сосудов. Широко используют также метод меченых веществ, который дает возможность проследить скорость всасывания отдельных веществ в разных отделах пищеварительного тракта их судьбу в организме. Применяют и гистологический метод, исследуют присутствие различных веществ в слизистой пищеварительного тракта.

Слизистые оболочки различных отделов пищеварительного тракта обладают разной степенью всасывания. В ротовой полости всасывания почти не происходит, так как корм здесь находится непродолжительное время. В желудке всасываются вода, глюкоза, аминокислоты, минеральные вещества, но в небольшом количестве. Это обусловлено тем, что в желудке происходит выделение соляной кислоты желез в его полости, и поэтому всасывание против тока жидкости затрудняется.

В преджелудках жвачных идет интенсивное всасывание. Слизистая преджелудков выстлана многослойным эпителием, имеющим очень толстый орогователый слой, снабженный большим количеством кровеносных сосудов. Всасывательная способность слизистой преджелудков велика, поскольку она покрыта большим количеством ворсинчатых образований. В кишке всасывательная поверхность значительно увеличена за счет листочков. В преджелудках жвачных всасываются вода, летучие жирные кислоты, глюкоза, аминокислоты, растворы минеральных солей и другие вещества. Всасывание в преджелудках зависит от интенсивности протекания переваривания корма.

В двенадцатиперстной кишке размеры всасывания человека, кишка короткая, и в ней мало всасывающей поверхности.

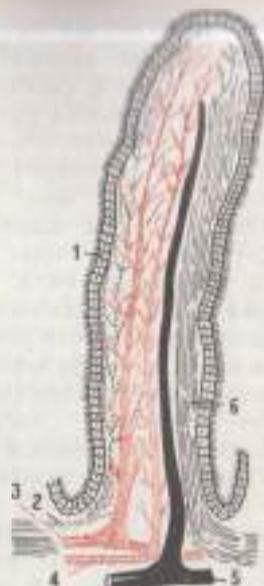
Самое интенсивное всасывание у всех животных происходит в тонком кишечнике, где очень большая всасывающая поверхность. Слизистая толстых кишок образует очень много складок. На ней имеется огромное количество ворсинок (до 2500 на  $1 \text{ см}^2$ ), что в 20—25 раз увеличивает поверхность слизистой кишечника. У коровы общая поверхность ворсинок достигает  $17 \text{ м}^2$ , у лошади — 12, у собаки —  $0,52 \text{ м}^2$ . Очень много ворсинок в начальном отделе кишечника, но по направлению к толстой кишке количество их уменьшается. Ворсинки покрыты однослойным каемчатым цилиндрическим (призматическим) эпителием. На каждой эпителиальной клетке расположены мельчайшие микроворсинки (до 3000), что в 30 раз повышает всасывающую поверхность ворсинки. Таким образом, микроворсинки значительно увеличивают общую всасывающую поверхность слизистой оболочки кишечника, например, у собак она достигает  $500 \text{ м}^2$ .

К каждой ворсинке подходят мелкие артерии, которые в ней разветвляются на капилляры. Вне периода всасывания большинство капилляров не функционирует. Кровь оттекает от ворсинок по венам. В центре ворсинки находится лимфатическая полость, которая служит началом лимфатического сосуда. Внутри ворсинки присутствуют гладкие мышечные волокна, а также нервные волокна с нервными сплетениями, расположенными в подслизистом слое (рис. 34).

Всасывание питательных веществ происходит и в толстых кишках, но здесь оно невелико, так как большая часть из них всасывается раньше.

В толстых кишках всасываются летучие жирные кислоты и особенно вода.

Механизм всасывания



34 Схема строения ворсинки:

1 — микроворсинки; 2 — артериальный; 3 — лимфатический; 4 — венозный; 5 — соединительный; 6 — главные микроворсинки

В процессах всасывания осуществляютя фильтрация, диффузия и осмос. На уровень фильтрации влияет гидростатическое давление в кишечнике. Увеличение его до 8—10 мм рт. ст. ускоряет всасывание, но при достижении давления до 80—100 мм рт. ст. кровеносные сосуды ворсинок сдавливаются и всасывание прекращается. Однако в кишечнике гидростатическое давление обычно не превышает 3—5 мм рт. ст., поэтому фильтрация незначительно ускоряет всасывание.

Более существенное значение имеют фильтрация, осмос и диффузия. Например, законами осмоса объясняют всасывание воды из гипотонических растворов. Если ввести в кишку раствор глюкозы с меньшей концентрацией по сравнению с концентрацией ее в крови, то вначале всасывается вода, а потом глюкоза. При введении в кишку раствора глюкозы с концентрацией, превышающей ее содержание в крови, вначале всас-

создается глюкоза, а потом уже вода.

Для всасывания в участок кишки, снабженный путем перегибания с двух концов, плотнического растно-ра заростного натрия или сыворотки крови они быстро всасываются, несмотря на одинаковые осмотическое давление в крови и полости кишечника. Всасывание в этих случаях нельзя объяснить диффузией и осмосом. Однако если отравить эпителий двенадцатника фтористым натрием, то кишечная стенка будет вести себя как обычная полупроницаемая мембрана и всасывания не произойдет, поскольку переход вещества через нее осуществляется по законам осмоса.

Вода из кишки всасывается в 100 раз быстрее, чем если бы она всасывалась в точном соответствии с процессами диффузии и осмоса. Все это указывает на то, что всасывание происходит в результате активной деятельности клеток эпителия слизистой оболочки кишечника. Оно связано с процессами обмена веществ в специальных клетках, в которых при всасывании увеличивается потребление кислорода и образуется тепловая энергия. Понижение температуры или применение ванн, угнетающих обмен веществ, подавляет всасывание.

Движение ворсинок ускоряет всасывание, сокращаясь, они выжимают из себя кровь и лимфу, а при расслаблении создается разреженность в капиллярных полостях и сосудах, в результате этого всасываются вещества, растворенные в хилусе.

Движение ворсинок вызывают различные раздражители, среди них главную роль играют вещества, образующиеся при пищеварении в кишечнике. К ним относят продукты переваривания белка — пептиды и аминокислоты, глюкозу, желчные кислоты, экстрактивные вещества. В слизистой оболочке кишки вырабатывается особый гормон — мотилин, который возбуждает движение ворсинок. Наличие сумбуральной стимуляции движения ворсинок

подтверждается тем, что введение крови старой собаки в кровь молодой вызывает у последней движение ворсинок. Сокращение ворсинок регулируется хилетением. Мейсснера, Лаложеним и подслизистом слое у основания ворсинок. Механические раздражения их плотными частицами хилуса во время движения кишок усиливают движения ворсинок.

**Всасывание белков.** Белки всасываются в кишечнике в основном в виде аминокислот и частично в виде низкомолекулярных полипептидов. Степень всасывания последних точно не установлена. Полипептиды могут образовываться из аминокислот в стенке кишечника и поступать в кровь. Некоторые белки при избыточном поступлении их с кормом частично всасываются без расщепления. Подобные явления отмечают у новорожденных животных. У них глобулины молока всасываются без изменений, и в результате этого организм получает готовые иммунные тела. У травоядных животных, главным образом у жвачных, расщепление белка под влиянием микроорганизмов начинается в желудке, где и происходит их частичное всасывание.

**Всасывание углеводов.** Углеводы всасываются в основном в кишечнике, главным образом в виде моносахаридов — глюкозы, галактозы, фруктозы и маннозы. При избытке в корме дисахаридов часть их может всасываться без предварительного расщепления до моносахаридов. Различные моносахариды всасываются с неодинаковой скоростью. Быстрее всасываются глюкоза и галактоза, скорость всасывания фруктозы меньше в 2 раза, а маннозы — в 6 раз по сравнению с глюкозой. Следовательно, эпителиальная клетка кишечника обладает высокой избирательностью в резорбции углеводов. Это, видимо, определяется наличием на мембране микроворсинок специфических транспортных систем для переноса различных сахаров. По данным Уголена, на мем-

бразях микроворсинки имеют транспортный характер, который осуществляется через ферменты и их переносчики.

У животных количество всасывающейся глюкозы и других моносахаридов невелико, так как большая часть углеводов обрабатывается у них до доступных жирных кислот и преджелудках и в таком виде здесь и всасывается. Но скорость всасывания их можно расположить в следующем порядке: глюкоза, масляная, трииноновая. Смеси кислот всасываются быстрее, чем каждая кислота в отдельности. Всасывание этих кислот обусловлено активными процессами эпителия рубца.

Всасывание жиров. Расщепление жиров в пищеварительном тракте невелико. Расщепляется только примерно 30—45% всего количества жира, поступающего с кормом. Поэтому всасывание жира происходит как в виде продуктов его расщепления — глицерина и жирных кислот, так и в виде перацетиленово эмульгированного жира. Всасывание жиров без предварительного расщепления возможно только тогда, когда они хорошо эмульгированы и образуют тонкодисперсную систему, состоящую из мельчайших капелек жира, диаметр которых меньше 0,5 мкм. Жиры с высокой точкой плавления эмульгируются и всасываются труднее, чем с низкой. Без предварительного расщепления может всасаться 97—98% растительного масла, а тристеаринов — 11—15%.

Глицерин хорошо растворим в воде и поэтому быстро всасывается. Жирные кислоты нерастворимы в воде, для их всасывания необходимо присутствие желчных кислот в полости кишечника. Желчные кислоты остаются в связи с жирными кислотами и образуют сложные комплексы солей, хорошо растворимые в воде и легко проникающие в эпителиальные клетки ворсинок кишечника. Здесь они распадаются на свои компоненты.

Освободившись из простых комплексов проникают в лимфатические сосуды путем инстиляции в ячеи. Во всасывании жира важную роль играет желчь. Это наглядно показывает опыт Даэра. Если у крышки перевязать желчный проток и соединить желчный пузырь с тонкой кишкой ниже обычного места введения желчи в проток, то наблюдали следующее. Лимфатические сосуды будут обогащены жиром только ниже этого места поступления желчи, а в участке, куда она обычно поступает лимфатические сосуды не содержат жира.

В слизистой кишечника жирные кислоты быстро вступают во взаимодействие с глицерином, в результате чего образуются частицы нейтрального жира. Их можно наблюдать, рассматривая под микроскопом препараты из слизистой кишечника, обработанные осмиевой кислотой, которая окрашивает жир в черные шпиглы. Всосавшиеся жиры в основном поступают в лимфатическую систему и лишь в небольшой части — в капилляры кровеносной системы. В толстой кишке жир всасывается в основном в виде эмульсии.

Механизм всасывания жиров еще не совсем выяснен. До недавнего времени считали, что продукты их гидролиза всасываются в кишке из кишечника путем инстиляции. Однако исследования, проведенные с применением электронного микроскопа, показали, что роль инстиляции во всасывании жиров незначительна. Всасывание их проходит более сложно при тесном взаимодействии между структурой энтероцитов и транспортируемыми жирными частицами. Р. О. Файтельберг делит процесс всасывания жиров на несколько этапов: 1) транспорт продуктов гидролиза и пристекольного липолиза через ацильную мембрану; 2) транспорт хиломикрон через мембраны эндотелия лимфатических и кровеносных сосудов; 3) транспорт жирных частиц по мембранам капилляров.

защита маточной сети и вакуумно-электрическим комлектом. Жидкие вещества с различным соотношением к вязкости от количества, катодная и анодная системы их оттока.

Исследования воды и мочи в различных местах. Вода всасывается во всех отделах пищеварительного тракта. В желудке ее всасывают осмотически, так как здесь она концентрируется мало. Основное всасывание воды происходит в кишечнике.

У различных видов сельскохозяйственных животных в силу особенностей процесса пищеварения всасывание воды в желудочной кишке и в тонком кишечнике происходит неодинаково. У жвачных реабсорбция воды начинается в преджелудках. Интенсивное всасывание воды происходит в рубце и в тонком осле. Активно всасывается вода в водопитанном рубце крупного рогатого скота и овец. По данным А. Д. Синецкой, в микрокакорном желудке жвачных всасывается до 60—70% мочевой воды. Однако несмотря на то что желудок реабсорбирует большую часть питьевой воды, жвачкой способностью всасывать ее обладает и кишечник. Так, в изолированной петле тонкой кишки овцы за 30 мин всасывается от 47 до 53% водной воды.

В двенадцатиперстной кишке циркулирует большое количество воды, что обусловлено преимущественно секреторной пищеварительных соков. Так, у коров в течение суток вместе с пищеварительными соками выделяется 100—180 л воды, которая почти полностью всасывается в кишечнике (в среднем выделяется около 10% воды). Скорость всасывания воды изменяется, если она смешана с солями, сахаром или жирами. Переход воды из кишечника в кровь зависит от осмотического давления раствора. На гипертонических растворах вода не всасывается, наоборот, она переходит из крови в осмотический кишечника и наоборот концентрацию раствора.

При всасывании ионических растворов как воды, так и растворенные в ней соли проходят через слизистую кишечника независимо друг от друга.

Минеральные вещества всасываются в основном в тонком кишечнике. Всасывание солевых ионов натрия и калия идет лучше на голое и ионических растворов. Соли кальция всасываются в кишечнике в результате образования комплексных соединений с жирными и желчными кислотами. На интенсивность всасывания кальция влияет количество солей натрия и калия. Избыток калия по сравнению с натрием ухудшает всасывание кальция.

Фосфор всасывается из органических и неорганических соединений. Быстрота его всасывания зависит от скорости расщепления этих соединений.

Железо усваивается в виде окисных и закисных солей, причем всасывание закисных солей происходит быстрее. Микроэлементы медь, никель, цинк, бром, кобальт и другие всасываются в виде органических и неорганических соединений.

Регуляция процесса всасывания. Роль нервной регуляции процессов всасывания в значительной мере недостаточна. Считают, что ее участие проявляется в пределах тех же закономерностей, которые наблюдаются в отношении регуляции секреторной и моторной деятельности пищеварительного тракта. Степень активности моторных и секреторных процессов определяет размеры всасывания конечным звеном. На процессы всасывания влияет вода больших полушарий, что доказано при выработке условий рефлексов, тормозящих или ускоряющих процесс всасывания различных веществ.

Регулирующее влияние на всасывание оказывают горькие вещества надпочечников, а также витаминная группа В и аскорбиновая кислота, влияющие на всасывание углеводов, железа, кальциферол — кальция и фосфора.

**Дефекация.** В нижнем отделе толстой кишки в результате уменьшения объема содержимое сгущается в 15—20 раз и заканчивается формированием кала. В состав его входят кишечная слизь, остатки отмершего эпителия слизистой оболочки кишечника, холестерин, ферменты, желчь, придающая калу характерный цвет, минеральные вещества и микроорганолы. Последние составляют около 20—30% от объема кала. Кроме того, в кале содержатся части корма, оставшиеся непереваренными, в том числе клетчатка.

Общее количество кала у животных зависит от характера и количества корма. При растительном корме кала больше, чем при животном. Корова ежедневно выделяет около 40 кг, овца — около 3, лошадь при кормлении луговым сеном — 16—17, а при даче овса и сена — 9—10 кг кала.

Каловые массы накапливаются в заднем отделе толстой кишки перед выходом в прямую. Дефекация — это освобождение толстых кишок от каловых масс. Она наступает в результате раздражения слизистой прямой кишки накапливающимися в ней калом. Постоянного выбрасывания кала не происходит, так как у выхода из прямой кишки имеются два сфинктера. Внутренний сфинктер состоит из гладкой мускулатуры, наружный — из поперечнополосатой. Эти сфинктеры находятся в состоянии постоянного тонического сокращения.

Раздражение рецепторов прямой кишки вызывает рефлекторное сокращение мышц толстой и прямой кишок и раскрытие внутреннего и наружного сфинктеров. Одновременно с этим сокращаются мышцы, поднимающие заднепроходный сфинктер, и создается опора для продольной мускулатуры прямой кишки, что препятствует выпадению последней. Акту дефекации способствуют сокращения диафрагмы и мышц брюшного пресса, повышающие внутрибрюш-

ное давление и выталкивающие каловые массы из толстой кишки в прямую, а из прямой — наружу.

## ПИЩЕВАРЕНИЕ У СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПТИЦ

У птиц пищеварительная система по своей структуре и функции приспособлена к яркому и переносимому корму растительного и животного происхождения.

**Ротовое пищеварение.** У зерновки птиц клюв твердый, с острыми краями, приспособленный для срывания и дробления твердого корма. На клюве у водоплавающих птиц имеется ороговевший выступ, служащий для обрывания травы, а на краях клюва — многочисленные выдеревчатые роговые пластинки, с помощью которых птица при захвате венки корма в воде отщепляет и измельчивает корм. Язык покрыт роговыми сосочками и способствует захватыванию и проглатыванию корма.

В ротовой полости корм не задерживается и быстро проглатывается. У птиц небольшие слюнные железы находятся сбоку в средней и задней частях языка и на дорсальной поверхности основания языка, а имеются также железы угла рта, передние и задние подчелюстные железы. Слюны выделяется очень мало, но она содержит слизь, которая облегчает проглатывание корма. В слюне птиц содержится птиалин.

**Пищеварение в полости зева.** Из рта корм поступает в зев, который хорошо развит у кур и других зерноядных птиц. У гусей и уток вместо зева имеется веретенообразное расширение пищевода. В зеву твердые корма увлажняются и размягчаются.

Слизистая оболочка зева не содержит желез, секреторных ферментов, но в нем происходит переваривание углеводов, белков и жирных ферментами растительных кормов,

и также микрофлорой. Продукты переваривания в зобу не всасываются.

Продолжительность пребывания корма в зобу зависит от его вида, количества и консистенции. Мягкий и влажный корм быстро переходит в желудок, твердые зерновые корма — медленнее. На эвакуацию содержимого зоба влияет степень наполненности желудка. Импульсы, идущие из зобного желудка, вызывают сокращение зоба. Наполнение желудка кормовой массой тормозит сокращение зоба, и передвигание корма из него временно прекращается. Возбуждающие нервы возбуждают сокращение зоба, после перевязки этих нервов зоб не сокращается.

**Пищеварение в желудке.** Желудок птиц состоит из двух отделов железистого и мышечного. Из зоба корм поступает в железистый отдел желудка, в нем слизистая расположена 30—40 пар крупных трубчатых желез, выделяющих желудочный сок, который содержит хлористоводородную (свободную) кислоту и прокаталитические ферменты.

Для изучения процессов пищеварения в желудке пользуются павловой fistульной методикой.

У птиц секретрия желудочного сока постоянная, но прием корма ее усиливает. При минимуме кормления или подражанием птицы кормом внезапно принимается рефлекторная фаза секретрии желудочного сока. Выделяющийся в эту фазу сок птиц, как и млекопитающих, обладает повышенной кислотностью и переваривающей силой.

Железистый отдел желудка очень мал, и в нем практически не происходит накопления и переваривания корма. Подлинно выделяющийся в этот отдел и мышечный отдел желудка, где и происходит переваривание корма.

Мышечный отдел желудка имеет хорошо развитые гладкие мышцы. В нем происходит механическое переваривание корма. Здесь обычно нахо-

дит мелкое гомогенное, кусочек стекла и другие твердые предметы, заглотившие птицы, они елицируют перестраивание корма. Слизистая мышечного отдела желудка имеет железы, выделяющие коагуляционный секрет. Данный секрет накапливается на поверхности, застывает и превращается в ротовую пленку (кутикулу), которая постоянно стирается и возобновляется. Роговая оболочка предохраняет мышечную стенку от повреждения твердыми предметами. Мышечный отдел желудка хорошо развит у зерноядных птиц. У кур между отделами желудка находится сфинктер, препятствующий обратному переходу содержимого — из мышечного отдела в железистый. У уток и гусей такого сфинктера нет и содержимое непрерывно забрасывается из одного отдела желудка в другой.

В мышечном отделе желудка птиц интенсивно переваривается корм. В нем расщепляются белки, углеводы, в меньшей степени жиры. Белки в желудке расщепляются до аминокислот. В мышечный отдел желудка постоянно забрасывается содержимое двенадцатиперстной кишки, вследствие этого процессы пищеварения в нем усилены; ферменты кишечного и желудочного соков расщепляют здесь питательные вещества, поскольку концентрация хлористоводородной (свободной) кислоты в желудке незначительна (0,1%). Кроме того, в такой слабокислой среде сохраняется активность ферментов корма и развиваются бактерии, переваривающие все питательные вещества, особенно крахмал, не могут развиваться только облигатно-анаэробные бактерии.

Оба отдела желудка сокращаются каждые 20—30 с. При сокращении стенок мышечного отдела желудка давление в его полости повышается, у кур оно достигает 140, у уток — 180, у гусей — 265 мм рт. ст.

Контрастная и секреторная функции желудка регулируются

блуждающими нервами. При перерезке этих нервов моторика и секреторная деятельность желудка затормаживаются.

**Кишечное пищеварение.** Содержимое желудка отдельными эдидкими порциями (у уток) или сплошной массой (у гусей) переходит в двенадцатиперстную кишку. Данная кишечника у птиц относительно небольшая. В связи с этим корм проходит через желудочно-кишечный тракт быстро (у кур в среднем за 24 ч). Тем не менее в тонком кишечнике птиц осуществляется основное переваривание белков, жиров и углеводов.

В двенадцатиперстную кишку поступает поджелудочный сок щелочной реакции, имеющий те же ферменты, что и у млекопитающих. У птиц относительная масса поджелудочной железы значительно больше, чем у млекопитающих, что, видимо, связано с ее интенсивной секреторной деятельностью.

Печень у птиц большая, и соответствует этому образуется и выводится больше желчи по отношению к их массе, чем у млекопитающих. Так, у кур на 1 кг массы тела в сутки выделяется в среднем 37 мл желчи, у собаки — 10, у лошади — 10—12, у коровы 5—15 мл. Отделение желчи у птиц происходит постоянно. При приеме корма желчеотделение усиливается. Желчь выводится двумя путями: через желчный пузырь — непосредственно в кишечник. Желчные протоки правой и левой долей печени сливаются у ворот печени, образуя расширение — синус, через который желчь может выводиться из синуса в кишку, минуя желчный пузырь. В период интенсивного пищеварения пузырьная и печеночная желчь выводится одновременно.

Железы слизистой оболочки толстых кишок вырабатывают сок слабощелочной реакции. В нем содержатся те же ферменты, что и в слюне млекопитающих.

Толстая кишка у птиц имеет вид рюкля, в самом начале ее имеется два отростка — слепые кишки. У большинства домашних птиц, особенно трициптовых, они хорошо развиты. В слепые кишки поступает только часть дигеста, в основном жидкая, с примесями мелких частей корма. В слепых кишках под действием микробиоты жомов происходит расщепление белков, жиров и углеводов, выделяя клетчатку.

Движения кишечника у птиц те же, как и у млекопитающих, но у птиц наряду с перистальтическими происходят и антiperистальтические сокращения. В результате этого содержимое передвигается по кишечнику вперед и вперед и забрасывается в желудок.

Толстая кишка заканчивается расширенным отделом — клоакой. В ее полость открываются два выводных отверстия — клоакальные органы — сперматофоры и яйцеводы. В клоаке происходит ферментизация кала. У птиц он полужидкий (74 % воды), выделяется вместе с мочой. На поверхности кала образуется белая пленка из кристаллов янтарина. Опорожнение кишечника происходит так же, как и у млекопитающих.

Процессы всасывания в кишечнике птиц происходят интенсивно. Слизистая имеет множество ворсинок и энтерообразных придатков, что способствует быстрому всасыванию.

## Контрольные вопросы

1. Роль микрофауны и макрофауны в пищеварительных процессах.
2. Регуляция секреции желудочного сока.
3. Механизм секреции поджелудочного сока.
4. Роль желчи в процессе пищеварения.
5. Механизм процесса всасывания.
6. Функции желчного пузыря.
7. Особенности пищеварения у молодых животных.
8. Особенности пищеварения у птиц.
9. Роль и значение пищеварительных процессов в пищеварении.
10. Печень и желчевыводящие пути.

# ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Основной жизнедеятельности жизни организмов служит обмен веществ и энергии. Живые и белки — химиям переработки. Но объективно тем, что белок является из сложной системы жизни, то есть, одна из его функций — синтез белков. Следовательно, для белков — это на Земле — это синтез.

В организме происходят переработка и биохимическая протекание биохимических процессов. И. П. Павлов рассматривает обмен веществ как функцию физиологическую функции организма.

Обмен веществ — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой.

Анализаторы, или аккамуляторы — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Анализаторы — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Анализаторы — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой.

Диффузия, или катаболизм — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Диффузия — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Диффузия — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой.

Обмен веществ и энергии — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Обмен веществ и энергии — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Обмен веществ и энергии — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой.

Регуляция обмена веществ — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Регуляция обмена веществ — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Регуляция обмена веществ — это процесс, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой.

Регуляция обмена веществ в организме осуществляется центральной нервной системой, в первую очередь кора головного мозга и подкорковые образования. Однако особенно имеет значение гипоталамус. В нервных клетках гипоталамуса кора головного мозга осуществляет путь управления тончайшими процессами обмена веществ и энергии. Гипоталамус осуществляет нервную систему и железы внутренней секреции гипоталамус регулирует и контролирует многообразные процессы жизнедеятельности клеток, органов и тканей.

Обмен веществ у животных состоит из трех этапов. Его основной этап представляет биохимический процесс в результате механической, биохимической и химической обработки происходит переработка корма.

Второй этап начинается с момента всасывания питательных веществ в кровь и лимфу. Здесь происходит синтез и распады органических веществ. При этом образуются биохимические продукты обмена. Этот этап представляет биохимический обмен, это расщепление и белки, углеводы, липиды, минеральные и водные. Биохимический этап состоит в расщеплении конечных продуктов обмена веществ на органические.

Методы изучения обмена веществ. Для изучения обмена веществ и энергии — это метод, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Методы изучения обмена веществ — это метод, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой. Методы изучения обмена веществ — это метод, в котором происходит обмен веществ с окружающей средой.

индус жвачки. Данный метод дает полную информацию о процессах обмена веществ.

Для изучения обмена веществ в организме организм иногда применяют метод ингаляционных проб. Такие пробны в течение некоторого времени способны сохранять свою жизнедеятельность и исследовать для своей деятельности различные вещества, пропускаемые через кровеносные сосуды.

При изучении процессов обмена веществ, в частности белков, в синтезе их в различных органах существенную помощь оказал метод меченого вещества, разработанный русским ученым Г. С. Лондоним. Наряду с аминокислотами в настоящее время широко применяют желтый катализатор *краснокислоты* (серины).

Перелопухив метод меченого атома, или изотопный метод, благодаря которому установлен ряд закономерностей протекания обмена. Те или иные аминокислоты мечены путем замещения отдельных атомов гелием азотом ( $^{14}N$ ), тяжелым углеродом ( $^{13}C$ ) или гелием водородом ( $^3H$ ). Затем с помощью соответствующих методов прослеживают путь превращения меченой аминокислоты.

## ОБМЕН БЕЛКОВ

Организм животного — чрезвычайно сложная биохимическая лаборатория. Здесь постоянно с огромной скоростью происходят многочисленные химические реакции, разрушаются и вновь создается множество простых и сложных химических соединений.

Среди веществ, которые входят в состав всех тканей и органов животного, особое значение имеют белки. Они играют исключительную роль в жизнедеятельности организма, служат главными носителями жизни. Не случайно второе их название — *протеины* — происходит от греческого слова «протеос», что значит первый или главный. Белки специфичны, это зависит от различий в форме молекул — конформации, которая обусловлена определенным порядком чередования аминокислот в полипептидной цепи молекулы белка.

Функция белка определяется тем, что он составляет основу живой протоплазмы. Кроме того, белки принимают участие в регуляции метаболизма, в секреторных процессах и в реакциях, обеспечивающих выс-

шим организмам энергию от биологических источников. Белки входят также компонентами и системами клетки. Так, белок гемоглобин в эритроцитах переносит кислород, а другие углерода и органические.

Аминокислоты — это строительные единицы белка. Сейчас известно большое число различных аминокислот, но наиболее важны из них 20. Все аминокислоты, встречающиеся в белках, содержат аминогруппу и карбоксильную группу, различаются они по радикалам. Благодаря наличию аминогруппы аминокислота может вступать в реакцию с кислотами и реагировать с кислотами, а карбоксильная группа позволяет ей реагировать с основаниями. Поэтому белки способны выполнять роль буферов.

Биологическая ценность различных белков неодинакова. Они зависят от аминокислотного состава. В настоящее время установлено, что из 20 аминокислот восемь являются незаменимыми, восемь — заменимыми, четыре — частично заменимыми.

К *заменимым аминокислотам* относятся те кислоты, которые могут синтезироваться в организме в достаточном количестве из других аминокислот или органических соединений. К ним относятся: аланин, аспарагин, глутамин, глицин, пролин, серин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты.

*Незаменимыми аминокислотами* называют такие, которые не синтезируются в организме, но необходимы для его нормального роста и развития, для поддержания динамического равновесия. При хроническом недостатке или отсутствии незаменимых аминокислот организм теряет в весе и в конце концов погибает. Поэтому они должны быть обязательно включены в организм вместе с кормом. К таким аминокислотам относятся: валин, изолейцин, лейцин, метионин, треонин, лизин, триптофан, фенилаланин.

Частично заменимыми являются

азотом, гистидин, цистеин и тирозин.

Значение незаменимых аминокислот состоит в том, что, кроме участия в образовании белка, они играют важную роль в обмене веществ, и имеют различные специальные функции в организме. Например, метионин принимает участие в процессе метилирования при образовании гомона с креатином и вместе с тирозином участвует в синтезе адреналина и норадреналина. Фенилаланин и тирозин необходимы для образования адреналина, норадреналина и тироксина. При отсутствии кальция происходит перерождение тканей головного мозга и наступает мышечная слабость. Триптофан служит источником синтеза антагониста адреналина — серотонина. Аргинин принимает участие в образовании мочевины и является источником гуанидиновой группы при синтезе креатина. Гистидин имеет в организме кольцо, которое не может быть синтезировано организмом.

Потребность в поступлении незаменимых аминокислот с кормом значительно меньше у животных. Это объясняется тем, что бактериальная флора рубца синтезирует отдельные незаменимые и в достаточном количестве заменимые аминокислоты.

Животные белки (молоко, мясо, яйца) содержат все заменимые аминокислоты, их называют полноценными белками. В большинстве растительных белков (горох, пшеница, ячмень, кукуруза, горох) некоторые незаменимые аминокислоты отсутствуют или находятся в очень малых количествах. Поэтому такие белки не обеспечивают всех потребностей животного организма, и они называются неполноценными. Следовательно, при составлении рациона для сельскохозяйственных животных и птиц необходимо учитывать, с одной стороны, потребность организма в аминокислотах, с другой — содержание незаменимых аминокислот в кормах. Это обеспечивает нормальный

рост и развитие животного, повышает продуктивность, и другие его хозяйственно важные признаки.

Биологическая ценность белка определяется также степенью усвоения (ассимиляции) его организмом. Чем больше ассимилируется данного белка, тем меньше его нужно для покрытия потребностей организма в белках и тем, следовательно, больше его биологическая ценность. Биологическая ценность белка тем выше, чем ближе его аминокислотный состав к составу белков данного организма.

**Азотистый баланс.** Использование белка тканями происходит беспрерывно. Для выяснения количественной стороны белкового обмена необходимо знать количество принятого с кормом белка и уровень его усвоения организмом. Ввиду того что белок в отличие от углеводов и жиров содержится в своей молекуле азот (14 — 19%), то количество поступивших в организм и использованных белков можно судить по величине азотистого баланса. Для расчета принимается, что 100 г белка в среднем содержат 16% азота. Определяя содержание азота в кормах и выделенное его количество вместе с калом, мочой и потом, можно установить азотистый баланс. По его величине устанавливается приход и расход белка, для чего найденную величину азота умножают на  $6,25$  ( $100 : 16 = 6,25$ ).

У взрослого здорового животного, находящегося в нормальных условиях кормления и содержания, отмечают плотное равновесие, то есть количество азота, потребленного с белком, и количество азота, выделенного из организма, равны.

При окислении белков образуется аммиак, который поступает в кровь, печень и почки, где из него синтезируется мочевина. Частично мочевина крови выводится с мочой, а также экскретуруется в преджелудки, выделяется слюнными железами и снова поступает в рубец. Такой круго-

оборот азота служит важнейшей приспособительной реакцией организма, позволяющей ему истый баланс корма (рис. 35).

*Положительным азотистым балансом* называют состояние, когда часть азота корма задерживается в организме. Дефицит баланса может быть при усиленном синтезе белка в период роста и развития организма, во время беременности, восстановительного периода после голодания или болезни.

*Отрицательный азотистый баланс* характеризуется тем, что из организма выделяется больше азота, чем его поступает с кормом. Это происходит при кормлении пенициллином белками, белковым голодании, а также при различных заболеваниях, связанных с усиленным распадом белков тканей.

Использование белков тканями организма осуществляется непрерывно, независимо от их поступления с кормом. Животный организм в зависимости от количества белков в кормах может иметь различную высоту уровня азотистого равновесия. Белок в теле взрослого организма в обычных условиях не откладывается про запас, а разрушение его в процессе обмена неистов идет постоянно. Поэтому для каждого вида животного существует максимальная и минимальная граница азотистого равновесия. Причем данная граница колеблется в зависимости от породы, возраста, пола, физиологического состояния и внешних климатических условий. Следовательно, азотистый баланс характеризует состояние белкового обмена в организме. Хронический отрицательный азотистый баланс неизбежно приводит к смерти животного. Отсюда возникает вопрос о научно обоснованных нормах белкового кормления сельскохозяйственных животных. Даже при безбелковом кормлении из организма с мочой выделяются азотистые вещества, то есть идет разрушение белка в процессе метаболизма. Для

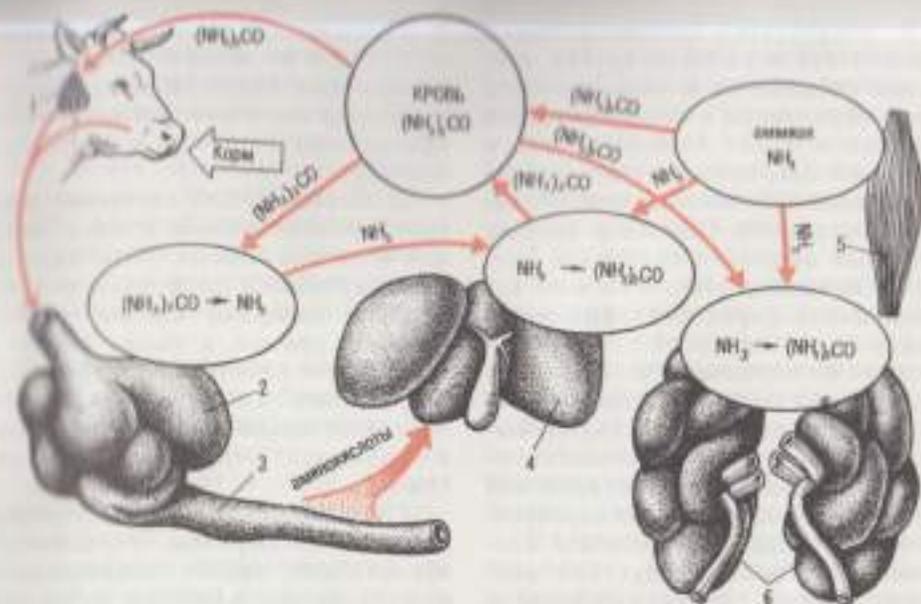
того чтобы постоянно поддерживать азотистое равновесие в организме, необходимо обязательное поступление определенного количества белка. Это минимальное количество белка, способствующее поддержанию азотистого равновесия в организме, наиболее названо *белковым минимумом*.

Для сельскохозяйственных животных белковый минимум (в граммах на 1 кг живой массы) примерно следующий: для овцы и свиньи — 1; для лошади и коровы — 4,7—4,8, в работе — 1,2—1,42; для нелактирующей коровы — 0,6—0,7, для лактирующей — 1. Эти нормы примерно превышают количество белка, выходящего из организма и ниже при безбелковом питании, названное коэффициентом белкового эквивалента. Указанный белковый минимум не только удерживает азотистое равновесие, но и полностью покрывает энергетические потребности организма.

Однако для определения суточного количества белка в кормах существенное значение имеют не только количественные, но и качественные показатели. Для поддержания нормального роста и развития организма требуется разное количество белка, в зависимости от его аминокислотного состава.

Потребность организма в белках корма зависит и от таких питательных веществ, как жиры и углеводы. Эндокринный белковый катаболизм уменьшается, если все энергетические затраты организма восполняются полностью за счет углеводов и жиров. Тем самым они заметно предупреждают распад белков организма.

**Обмен аминокислот.** После всасывания в кровь и частично в лимфу аминокислоты в организме животного преобразуются в ряд превращений. Во-первых, происходит синтез белка, направленный на удовлетворение физиологических затрат белка и результате жизнедеятельности орга-



10 Мышечное азотистое равновесие у животных.

1 — голова животного 2 — печень 3 — почки 4 — сердце 5 — мышцы 6 — моча

визме. Белок органов и тканей имеет присущий для данного вида животного, даже индивидуума, аминокислотный состав. Поэтому для синтеза различных тканевых белков необычайно важно определенно избранный набор незаменимых аминокислот. При отсутствии хотя бы одной незаменимой аминокислоты биосинтез белка не осуществляется. Часть свободных аминокислот затрачивается на синтез биологически важных веществ — гормонов, ферментов и других важных соединений. Другая часть подвергается нейробластному окислительному процессу, используется в качестве энергетического материала с образованием конечных продуктов — аммиака углекислого газа и воды. При этом процессе окисления аминокислот в молекулах тканевых белков происходит с разной скоростью. Так, белки печени обновляются полностью за 18—12 сут., белки плазмы крови — за 18—45 сут.

В обмене аминокислот главнейшее значение имеют реакции деза-

минирования, трансминирования и декарбоксилирования.

Имеется несколько путей дезаминирования: восстановительный, окислительный и гидролитический. Продуктами дезаминирования аминокислот могут быть различные кетокислоты (тировиноградная, янтарная, уксусная, α-кетоглутаровая), оксикислоты (молочная кислота и др.) с выделением аммиака. У животных окислительный путь является преобладающим типом дезаминирования.

Почти все аминокислоты в процессе обмена вещества подвергнутся *трансминированию* (переминерализации). В процессе дезаминирования и трансминирования аминокислот образуются кетокислоты, которые являются звеньями как промежуточного обмена аминокислот, так и обмена углеводов и жиров. Через эти соединения осуществляется связь безбелкового обмена с жировым и углеводным.

*Декарбоксилирование* аминокислот состоит в отщеплении карбоксильной группы в виде двуокиси углерода. Декарбоксилирование подвергается в кетокислотах, производящих при дезаминировании

В результате дезаминирования аммионокислот и распада других групп кислот соединений и т.д. образуются аммиак, двуокись углерода и вода. Аммиак токсичен для животных, поэтому его дальнейшее привело бы к неизбежному ограничению организма. Однако у высших животных аммиак в органах и тканях не накапливается, а за счет существующих ферментативных механизмов он связывается (обезвреживается) и переходит в мочевину.

Мочевина — это главный конечный продукт азотистого обмена, выделяющийся с мочой у млекопитающих животных. У птиц и рептилий основной конечный продукт азотистого обмена представляется мочевой кислотой. Конечными продуктами азотистого обмена, кроме мочевины и мочевой кислоты, являются креатин и гиппуровая кислота.

Образование мочевины происходит в печени в результате орнитинового цикла, открытого Г. Кребсом (1933) и позже дополненного новыми данными. Начальный этап синтеза мочевины — соединение аммиака с уриловой и аденозинтрифосфорной (АТФ) кислотами, что дает карбамилфосфат. Последний присоединяется к орнитину, образуя цитруллин, переходящий в аргинин. Под действием аргиназы аргинин распадается на мочевину и орнитин. Возможны и другие пути нейтрализации аммиака в организме. Глутаминовая и аспарагиновая кислоты связывают аммиак, превращаясь в глутамин и аспарагин.

**Обмен сложных белков.** Среди белков этой группы существенное биологическое значение имеют нуклеопротеиды, в качестве простетической группы имеющие нуклеиновые кислоты. Во всех живых существах содержится два вида нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК). Они имеют большое физиологическое значение в жизни клеток — в их развитии, размножении и делении.

Нуклеиновые кислоты состоят всего лишь из четырех комбинаций пятивалентных нуклеотидов. Каждый нуклеотид включает азотистое основание, сахар (гептозу) и фосфорную кислоту.

В состав ДНК из азотистых оснований входят аденин, гуанин, цитозин и тимин. Кроме того, имеются дезоксирибоза и фосфорная кислота.

РНК содержит аденин, гуанин, цитозин, урицил, а также рибозу и фосфорную кислоту. Специфичность нуклеиновой кислоты определяется последовательностью расположения и ее цепи этих четырех типов нуклеотидов.

Пути обмена сложных белков весьма разнообразны. Расщепление нуклеиновых кислот происходит в кишечнике под влиянием ферментов поджелудочной железы — рибонуклеаз и дезоксирибонуклеаз. Поли-нуклеотиды в кишечнике расщепляются на отдельные мононуклеотиды, а последние при отщеплении фосфорной кислоты превращаются в нуклеозиды, которые всасываются в кровь и поступают в органы и ткани. В тканях нуклеотиды под действием ферментов нуклеотидаз расщепляются на азотистые основания и сахар. При этом образуются пуриновые (аденин, гуанин), пиримидиновые (цитозин, урицил, тимин) основания и пентозы. Азотистые основания пуринового ряда затем подвержены гидролитическому дезаминированию и дальнейшему окислению до мочевой кислоты. В свою очередь, мочевая кислота под действием фермента уриказы превращается в аллантоин и выделяется с мочой. Что касается сахаристого компонента нуклеиновых кислот, то он окисляется до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ .

В физиологии животных орнитин имеет существенное значение имеют обменные процессы других сложных белков — хромопротеидов — гемоглобина и миоглобина.

**Регуляция белкового обмена.** Белковый обмен находится под регу-

твенное влияние центральной нервной системы. В гипоталамической области промежуточного мозга находится гипоталамический центр регуляции белкового обмена. На белковый обмен оказывает влияние и нервная система вегетативной нервной системы. В свою очередь, центральная нервная система регулирует функцию (как осуществляет свою работу) внутренней секреции: щитовидной железы, надпочечников и гипофиза.

При гипотиреозе функции щитовидной железы тормозятся обмен белков, однако гормон очень важное для нас вещество — коратин, который перекочит в мочу. Может также выступать отрицательный азотистый баланс. Гипотиреозная щитовидная железа сопровождается явлениями обратного порядка, то есть замедляется обмен веществ, останавливается рост тела, что вызывает задержку и кретинизм.

Под влиянием гормонов корковой части надпочечников (минералокортикоиды — дезоксикортикостерон, альдостерон) в печени и почках усиливается дезаминирование, в связи с чем больше выделяется азота с мочой. При этом увеличивается и общий обмен белков. Более активное влияние на обмен белков оказывает другая группа гормонов — глюкокортикоиды (кортизол, кортизон, адренокортизон). Эти гормоны ускоряют распад белков и аминокислот. В результате чего усиливается выделение азота из организма. Недостаток кортикоидных гормонов вызывает явления обратного гиряка.

Гипофиз посредством своих гормонов регулирует деятельность желез внутренней секреции, а его передняя доля (адеюгоипофиз) регулирует также обмен белков и рост организма. Механизм влияния гормона роста на обмен белков заключается в том, что он стимулирует их синтез в первую очередь в мышцах, в меньшей степени в печени. Вследствие этого с мочой выделяется меньше азота, снижается и уровень аминокислот

в плазме крови. Следовательно, при росте как бы способствует экономному расходованию белков за счет повышения расхода жиров.

Большую роль в белковом обмене играют печень и почки. От их физиологического состояния во многом зависит азотистый обмен.

В печени происходит не только синтез белков, но и их перестройка (трансаминирование, дезаминирование). В ней осуществляются процессы обезвреживания аммиака, он превращается в мочевину или используется на образование аминокислот. Здесь же происходит реакция обезвреживания продукта гниения белков (ридол, скатол, фенолы).

В почках совершается дезаминирование аминокислот, освобождающийся при этом аммиак связывается кислотами, а соли выводятся с мочой. Через почки выделяются и остальные продукты азотистого обмена: мочевины, креатинина, мочевая кислота, аммиак и гишуровая кислота. При заболевании почек может происходить задержка конечных продуктов белкового обмена, что вызывает отравление организма и может привести к гибели животного.

## ОБМЕН УГЛЕВОДОВ

К важнейшим группам органических соединений, синтезируемых и используемых клетками организма, относятся углеводы. Различают простые и сложные углеводы. Сложные углеводы, или полисахариды, состоят из остатков большого количества молекул простых углеводов — моносахаридов.

Углеводы служат основным источником энергии в организме. Примерно 60—75% потребности организма в энергии обеспечивается углеводами. Они выполняют многообразные функции. Некоторые углеводы, соединяясь с белками и липидами, образуют структурные компоненты клеток и их оболочки. Рыбий и дезоксирибоза играют очень важную

роль в качестве составных частей ДНК и РНК.

Уклоной источник углеводов для большинства животных — это клетчатка (пищеваримый). В рубце у жвачных и в толстом кишечнике у животных с однокамерным желудком (лошадь, свинья) при расщеплении клетчатки образуется глюкоза. Одна ее часть всасывается в кровь, другая служит пищей для микробов и подвергается дальнейшему распаду с образованием летучих жирных кислот: уксусной, масляной, пропионовой и др.

Основная часть всасывающейся из пищеварительного тракта углеводов через воротную вену поступает в печень, где из них образуется гликоген; здесь он депонируется и служит основным резервным источником образования глюкозы. Часть глюкозы из печени поступает в большой круг кровообращения и транспортируется кровью в органы и ткани, где окисляется и используется для покрытия энергетических затрат организма. Непользуемая часть глюкозы в жировых депо превращается в триглицериды.

Печени принадлежит важная роль в регуляции постоянства концентрации сахара в крови. При избыточном поступлении углеводов в организм в печени происходит синтез гликогена, а при недостаточном поступлении, наоборот, гликоген в ней расщепляется до глюкозы. Таким способом поддерживается нормальное количество сахара в крови.

Гликоген синтезируется не только в печени, но и в других органах и тканях. Значительное количество гликогена содержится в мышцах. Они выделяют также местным усилочным потреблением углеводов, особенно во время работы, а во время отдыха синтезируют гликоген за счет глюкозы крови.

В организме животных использование гликогена и глюкозы клетками и тканями, вплоть до образования конечных продуктов обмена с

выделением энергии, происходит двумя путями. Распад углеводов происходит без участия кислорода, называется анаэробным, а с участием кислорода — аэробным.

При анаэробном расщеплении углеводов вначале как промежуточное вещество образуется пируват, триацетат кислоты, который затем может становиться в мышечной ткани молочной кислотой. Анаэробное расщепление углеводов в мышечной ткани — многоэтапный процесс. Главным путем окисления углеводов энергетически менее выгодно, чем аэробное их окисление. Однако с физиологической точки зрения продукты зашпеленной углеводов, образующиеся при анаэробном процессе, имеют исключительное важное значение для жизнедеятельности организма. Эта стадия обеспечивает выживание организма при физиологических функциях в условиях недостаточного снабжения тканей и органов кислородом. Кроме того, потенциальная энергия, заключенная в молочной кислоте, не теряется. Образующийся молочная кислота либо далее окисляется в аэробных условиях до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  по циклу Кребса, либо снова превращается в гликоген. Анаэробный распад обеспечивает энергетические потребности мышечных волокон, недостаточен для головного мозга.

Важнейший процесс окисления углеводов в тканях животных — это аэробный распад, конечные продукты которого — двуокись углерода и вода. При этом полностью освобождается заключенная и усиленная энергия, которая в основном накапливается и высвобождается в виде АТФ.

**Регуляция обмена углеводов.** Углеводный обмен постоянно поддерживается в крови, гликоген в печени регулируется центральной нервной системой.

Еще в середине XIX в. Клод Бернар (1813) было показано, что утка для четвертого желудка производит

В крови мозга у кролика вызывает повышенный распад гликогена и печени, повышение сахара в крови и гипогликемию. Распадающиеся на две четверти молекулы глюкозы мертвые ядра при раздражении передают возбуждение на вершинку почечкам в печени и вызывают усиленное превращение глюкозы в гликоген в печеночных клетках.

Гормон, регулирующим углеводный обмен, служит склеивание гликогенных клеток в промежуточном мозге. Существуют многочисленные пути между группами ядер промежуточного мозга и высшими элементами гипофиза. Между ними имеется тесная взаимосвязь.

В регуляции углеводного обмена участвуют кора головного мозга, гипоталамус и вегетативная нервная система. Прием возбуждающих симпатической нервной системы регулирует распад гликогена до глюкозы, а во время парасимпатической — наоборот, это обратное влияние из гипофиза.

Важное влияние на углеводный обмен оказывают железа внутренней секреции — поджелудочная, щитовидная, надпочечники, гипофиз и другие, которые под контролем центральной нервной системы регулируют окислительную и диссинтезную углеводный обмен.

При гиперфункции щитовидной железы происходит уменьшение содержания гликогена в печени, так как гормон тироксин усиливает потребность сахара тканями.

Очень важную роль в регуляции углеводного обмена играет поджелудочная железа, вырабатывающая гормон инсулин. Последний стимулирует синтез фермента гексокиназы, который катализирует образование глюкозо-6-фосфата. Далее глюкозо-6-фосфат используется на синтез гликогена в печени и мышцах и на окисление и тканях животного с выделением энергии. Кроме того, инсулин ускоряет транспорт глюкозы в клетки, повышает синтез жирных

кислот и замедляет их окисление, способствует увеличению адипонил-глицерил и т. д. Все это, вместе взятое, влияет на снижение уровня сахара в крови. Гипогликемия, вызванная инсулином, опадает в первую очередь для головного мозга. В этом случае поджелудочная железа вырабатывает другой гормон — глюкагон, который повышает уровень сахара в крови за счет ускорения фосфорилирующего расщепления гликогена в печени.

Не менее важную функцию в регуляции обмена углеводов выполняет гормон надпочечников — адреналин. Поступая в кровь, он повышает обмен веществ, усиливает мышечную работоспособность и расщепление гликогена в печени и мышцах, вследствие чего увеличивается содержание сахара в крови. Адреналин активизирует в печени и мышцах фермент фосфорилазу, который ускоряет распад гликогена. Следовательно, инсулин — это сахаропонижающий гормон, а адреналин — сахароповышающий. На уровень углеводного обмена влияют и некоторые гормоны коры надпочечников — минералокортикоиды и глюкокортикоиды.

В регуляции углеводного обмена особое место занимает передняя доля гипофиза — аденогипофиз. Он является универсальным органом, действующим на обмен углеводов, жиров, белков, рост организма и на функции многих желез внутренней секреции. Например, гормон роста снижает использование глюкозы и повышает ее уровень в крови.

Таким образом, распад и синтез гликогена в печени, поддержание сахара в крови на определенном уровне и дальнейшее превращение углеводов в организме находится под контролем довольно сложной регулирующей системы. Ведущая роль в регуляции углеводного обмена, как и вообще обмена других веществ, принадлежит центральной нервной системе.

Липиды (от греч. *lipos* — жир) — это общее название для жиров и жироподобных веществ — липидов.

Молекула жира состоит из одной молекулы глицерина и трех молекул жирной кислоты, поэтому их называют *триглицеридами* или *нейтральными жирами*.

*Жироподобные вещества*, или *липиды*, — соединения, растворимые в органических растворителях; к ним относятся фосфатиды, стерины, стерины, воски и ганглиозиды.

Жирные кислоты с одной или несколькими двойными связями называют *ненасыщенными*. В состав любого жира входят насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты. Их соотношение различно. Например, жиры, содержащие большие количества ненасыщенных жирных кислот, более тугоплавкие и твердые, и наоборот, при большем содержании ненасыщенных жирных кислот они, как правило, жидкие. Ненасыщенные жирные кислоты находятся главным образом в растительных жирах. Жиры, имеющие температуру плавления, близкую к температуре тела животных, хорошо эмульгируются и лучше перевариваются.

Большое биологическое значение имеют высоконасыщенные жирные кислоты — арахионовая, линолевая и линоленовая. Линолевая кислота (витамин F) незаменима для животного организма, и она должна поступать с кормом. Линоленовая и арахионовая кислоты могут образовываться из линолевой при наличии достаточного количества витаминов группы B.

*Липиды* (жиры, фосфолипиды, стерины) играют большую физиологическую роль в организме. Они входят в состав клеточных структур, особенно клеточных мембран. Подобно белкам липиды служат компонентами плазматической мембраны, окружающей каждую клетку, а также

ядерной оболочки и ряда оргanelл клетки (митохондрии, микросомы).

Умно фосфолипидов содержится в мозге, нервной ткани, а также в почечниках. Однако основная масса липидов в виде нейтральных жиров откладывается в качестве запасаемого материала, образуя жировую ткань. Места жирового депо — подкожная клетчатка, сальник и жировая ткань обвешивающая органы брюшной и грудной полости.

Жиры играют важную роль в регулировании теплового баланса. Палео проводят тепло, жировой слой ограничивает теплоотдачу. Эластичная жировая ткань в качестве своеобразной подкладки для ряда внутренних органов (почки) способствует фиксации их в полостях тела и служит для защиты от механически повреждений. Кроме того, жир, содержащий сальными железами, представляет собой смазку, предохраняющую кожу от высыхания и растрескивания.

Жир — основной резерв энергии в организме. Он содержит большее количество потенциальной энергии по сравнению с другими веществами. При полном сгорании 1 г жира выделяется 38,9 кДж (9,3 ккал).

Различают белую и бурую жировую ткань. Бурая жировая ткань встречается в основном у эмбрионов и животных в ранний постнатальный период. В клетках бурой жировой ткани в отличие от белой обнаружено большое количество митохондрий. Цвет этой ткани зависит от железосодержащих пигментов — пигментов, которые составляют важную часть окислительной ферментативной системы митохондрий. Митохондрии служат энергетическим центром клетки, поэтому бурый жир выполняет важную функцию в поддержании температурного гомеостаза у новорожденных.

При окислении в организме жиры выделяют не только энергию, но и дают значительное количество воды,

Поэтому жиры служат также источником образования воды в организме. Если при окислении 1 г белка образуется 0,41 мл воды, при окислении 1 г углеводов — 0,56 мл, то при окислении 1 г жиры выделяется 1,07 мл воды. Образование воды — важная часть обмена жиров. Это особенно важно для животных, обитающих в засушливых районах. Так, у верблюдов и птиц курдючной породы запасенный жир (горб, курдюк) может окисляться интенсивно и организм успешно справляется с водной недостаточностью в течение продолжительного времени (8—13 дн.) за счет значительного образования эндотенной воды. Наконец, жиры являются факторителями ряда витаминов — группы А, D, Е, К.

Жиры в организме сельскохозяйственных животных составляют 10—20% живой массы, а при откорме иногда достигают 30% и более. Однако содержание жира в жировых тканях организма значительно отличается у разных видов сельскохозяйственных животных и течение их индивидуальной жизни в зависимости от условий содержания, кормления и возраста. Поэтому жировые отложения нельзя считать долговременными запасами питательных веществ, используемыми только в случае голодания. — они беспрерывно расходуются и восстанавливаются. Исследования с мечеными кислотами показали, что у мышей в течение одной недели обновляется половина резервных жиров.

Комплексы липидов с белками получили название *липопротеидов*. Циркулирующие в крови *липопротеины* — это второй, мобильный резерв жира, так как под влиянием особого фермента — *липопротеиновой липазы* — из жира, входящего в состав *липопротеидов*, могут освобождаться жирные кислоты.

*Фосфолипиды* — важные компоненты клеточных и животных клеток вообще и нервных клеток в частности. Обмен фосфолипидов сви-

зан с обменом жиров. Фосфолипиды способствуют всасыванию жиров, участвуют в их транспортировке кровью, в синтезе жира молока и предотвращают ожирение печени. Они играют важную роль в органах размножения и при развитии зародка.

*Стероиды* представляют собой сложные соединения К стероидам, имеющим важное физиологическое значение, относятся гормоны коркового слоя надпочечников, мужские и женские половые гормоны, соли желчных кислот, холестерина и кальциферол (витамина D).

*Холестерин* — важный структурный компонент нервной и других тканей. Он содержится во всех клетках животного. Причем его общее количество в организме остается примерно на одном уровне даже после длительного голодания животных. Холестерин имеет двойное происхождение. Незначительная его часть поступает с кормом, но большая часть образуется в организме. Наилучшим исходным материалом для синтеза холестерина в организме, видимо, служат жиры, затем белки и, наконец, углеводы.

Холестерин способен связывать ядовитые вещества, поступающие в организм или образующиеся в нем, и даже обезвреживать их. Он участвует в образовании желчных кислот, кальциферола, гормонов коры надпочечников и половых гормонов.

Холестерин, являясь жизненно важным компонентом организма, при нарушении его обмена способствует возникновению очень серьезных заболеваний — атеросклероза, а также желчекаменной болезни, некоторых поражений кожи, а по мнению отдельных ученых, даже злокачественных опухолей.

Поскольку основную часть рациона сельскохозяйственных животных составляют целлюлоза и белки, то источником жира в животных организмах, помимо липидов, служат углеводы и белки. Например, по 100 г

крахмала может образоваться 1 г жира, из 1 г белков же количества белка — 51 г жира. Для такого синтеза жиров от углеводов и белков необходимо наличие общих для жирового, белкового и углеводного обмена промежуточных соединений, какими служат пировиноградная, уксусная и другие кислоты. Однако жиры корма нельзя считать целиком углеводными и белковыми, так как такие незаменимые жирные кислоты, как линолевая, линоленовая и арахидоновая, в организме не синтезируются. Эти кислоты являются специфическими жирными кислотами, поэтому они обязательно должны поступать с кормом. Жиры могут частично возмещать недостаток углеводов, но такая взаимозаменяемость возможна только в определенных пределах и зависит от калорийной ценности данных веществ (*правило изокалорийности*). Однако, учитывая пластическое значение белков и жиров, нельзя руководствоваться этим правилом, которое определяет только энергетические нужды организма. Поэтому при составлении рациона необходимо учитывать, что животные должны получать достаточное количество белков, жиров, углеводов, а также минеральных веществ и витаминов. Следовательно, правило изокалорийности в практике кормления сельскохозяйственных животных имеет ограниченное значение.

**Переваривание, всасывание и промежуточный обмен липидов.** В желудочно-кишечном тракте липиды подвергаются сложной химической обработке. Переваривание жиров осуществляется ферментами — липазами, содержащимися в желудочном, поджелудочном и кишечном соках. В желудке гидролизуются только эмульгированные жиры, то есть жир молока. Основное переваривание жиров происходит в толстом отделе кишечника при активном участии желчи.

Под влиянием парных соединений желчных кислот (таурохолевых, гли-

кохолевых и др.) жир превращается в тончайшую эмульсию и становится доступным действию фермента липазы, которая расщепляет его на глицерин и жирные кислоты. Последние, образуя комплексные соединения с желчными кислотами, проникают через ворсинки кишечника в стенку. Жирные кислоты, поступившие в стенку кишечника, могут соединиться с глицерином жир — третий период свой третий период для другого вида животного. Данный жир как и непосредственно всасываемые соединения с небольшим количеством белка, образует так называемые триглицериды различной плотности (липопротеиды). Из стенки кишечника липопротеиды попадают в лимфатическое русло и в кровь, а затем в другие органы. Таким образом, перичи органа через который проходит жир в виде хиломикронов, — легкие. Эти жиры отличаются от углеводов и аминокислот, которые всасываются непосредственно в кровь и поступают в печень.

Легкие играют важную роль в обмене всасываемого жира. И вот присутствуют особые клетки — гистиоциты, которые обладают способностью захватывать жир. При избыточном всасывании жира он временно задерживается гистиоцитами. Следовательно, легкие играют роль буферной, предохраняющей артериальную кровь от избыточного поступления жира. Это имеет большое физиологическое значение для организма так как значительное увеличение концентрации жира в артериальной крови может привести к повышению ее свертываемости, закупорке мелких сосудов, а также к увеличению его отложения в жировой депи. Однако в легких жир не только задерживается, но и расщепляется. Здесь происходит окисление и окисляющиеся жирные кислоты, а образовавшиеся при этом тепло сдерживает поступающий в легкие холодный воздух.

Поступающие из легких в кровь

Липиды частично проходят от печени к кишечнику и жирнокислоты, частично в печень, где, соединяясь с белками, образуют липопротеины. Часть липопротеинов, которые высвобождаются в кровь, расщепляется липолизом липазой. Освобождающиеся при этом жирные кислоты используются как источник энергии. Жирные кислоты, которые не были окислены в энергетическом обмене, поступают в кровь и в печень, где соединяются с глицерином и вновь образуют триглицериды. Инозитин, фосфорилируясь с белками, становится фосфолипидом и выводится из печени в кровь для участия в обмене веществ.

Липопротеины, попавшие в поджелудочную железную клетчатку, сальники и брюшину, откладываются в виде запасного жира. Причем синтезируемый жир всегда специфичен для каждого вида животного.

В жировое депо поступают и те жиры, которые клетки организма синтезируют из продуктов распада углеводов и некоторых аминокислот. Кроме того мере необходимости доставляет жиры из депо к клеткам из периферических, главным образом в клетки печени.

Преобразования жира в тканях животного начинаются с его расщепления под действием фермента липазы на глицерин и жирные кислоты, которые затем, окисляясь, различными путями превращаются в ацетилкофермент А. Исследования из печени с кровью выявляется в клетках различных тканей, органов и окисляется по циклу Кребса до двуокиси углерода и воды.

При окислении липидов в организме вряду с конечными продуктами ( $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ ) образуются и другие побочные соединения. Особое значение имеют продукты неполного окисления жирных кислот, объединяемые под наименованием кетонных или ацетоновых тел. Группу ацетоновых тел составляет ацетоуксусная кислота,  $\beta$  оксимасляная кислота

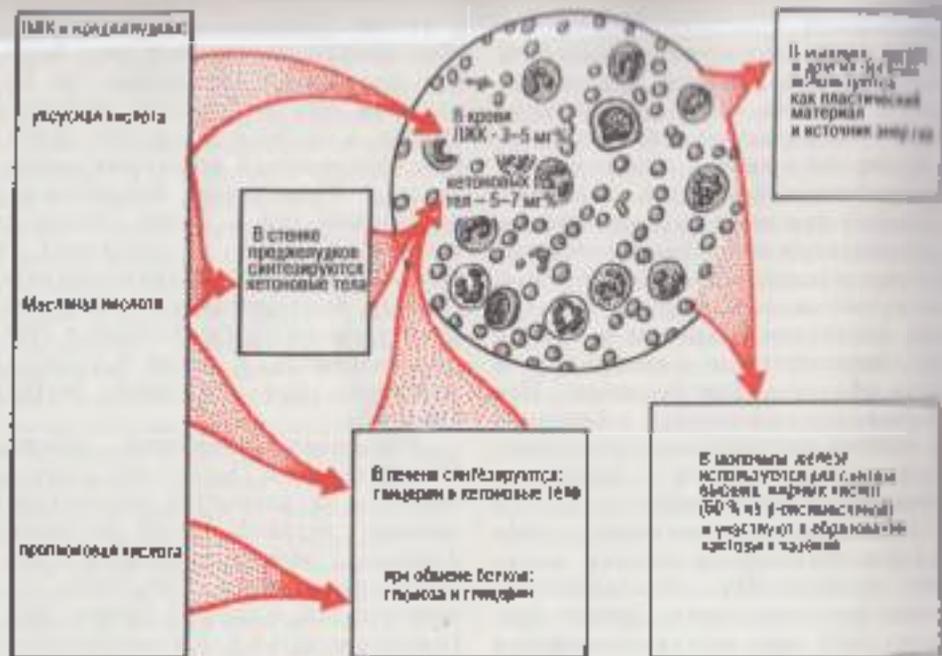
и другие. Печень — основное место образования ацетоновых тел. Большое количество ацетоновых тел образуется при нарушении жирового обмена, а также в результате обменных превращений некоторых аминокислот. Увеличение концентрации ацетоновых тел в крови оказывает вредное влияние на организм, в особенности на центральную нервную систему. Ацетонемия часто регистрируется у высокоудойных коров и других животных, а также и у других животных при сахарном диабете (рис. 36).

**Регуляция липидного обмена.** Обмен липидов так же, как и других веществ, регулируется центральной нервной системой. Центр регуляции липидного обмена находится в промежуточном мозге. Регуляция осуществляется, с одной стороны, через симпатическую и парасимпатическую систему, с другой — через железы внутренней секреции.

Большое значение в обмене жиров имеет процесс отложения запасного жира и жировой ткани в его мобилизации. Симпатическая нервная система способствует мобилизации жира. При ее возбуждении, обусловленной мышечным напряжением, отрицательными эмоциями, возникает убыль жира в жировой ткани. Наоборот, слабая возбудимость симпатической нервной системы способствует понижению расщепления жира и приводит к ожирению.

К железам внутренней секреции, через которые нервная система влияет на жировой обмен, относят гипофиз, щитовидную, надпочечную, половые железы и др.

Переход углеводов в жиры осуществляется непосредственно в жировой ткани. Этот сложный процесс регулируется гормонами поджелудочной железы — инсулином. Препаративно углеводов в жиры способствует гормон передней доли гипофиза — пролактин. Гормон (инсулин  $\text{H}_1$ ) также активизирует процесс образования жира из углеводов.



### 36 Синтез и использование кетонных тел и органические кислоты (по А. А. Сусоколу)

Мобилизация жира и его энергетическое использование стимулируются гормоном щитовидной железы — тироксин. Он активизирует окислительные процессы, в результате чего усиленно расщепляется сахар, печень теряет гликоген и получает из жировых депо жир.

Соматотропный гормон гипофиза ускоряет как выход жирных кислот из жировой ткани, так и их сгорание. Выделяемая при этом энергия обеспечивает синтез белка, что ведет к усиленному росту организма. Следовательно, гормон роста способствует экономному расходу белков и интенсивному использованию вместо них жиров. Гипофункция гипофиза приводит к значительному отложению жира (гипофизарное ожирение), а гиперфункция — к истощению (гипофизарная кахексия).

Удаление половых желез приводит к избыточному отложению жира в организме. Поэтому в ветеринар-

ской практике при массовом отравлении животных широко применяют кастрацию. Изменение липидного обмена возможно и при расстройстве функции желудочно-кишечного тракта. Вместе с жирами в организм поступают и необходимые жаростойкие витамины (группы А, D, E, K). Поэтому при недостаточном содержании жиров в корме у животных возникают авитаминозы. При недостатке в кормах фосфатидов и аминокислот метионина может наступить жировое перерождение печени.

На белковый, углеводный и жировой обмен наряду с центральной нервной системой влияют почти все железы внутренней секреции. Резко разграничивать регуляторную деятельность каждой железы на типичный обмен веществ очень трудно, поэтому их рассматривают всегда в комплексе. Обмен веществ имеет ряд общих реакций, связывающих между собой обмен белков, углеводов и жиров в единый биохимический процесс.

В действительности и при обычных условиях обменные процессы тесно связа-

ме друг с другом. Взаимные связи постоянно изменяются как на основе изменений вестей, образующихся из кислорода, белков, жиров и углеводов, так и на основе энергетической зависимости. Энергия, образующаяся при расщеплении одних соединений, утилизируется в живой клетке для синтеза других.

Так, например, углеводный обмен нельзя рассматривать изолированно от обмена белков и жиров. В ходе обменных процессов в организме существует взаимосвязь и переплетение различных видов обмена. Белки и даже жиры могут быть источником образования гликогена, а за счет углеводов может осуществляться образование жиров, что происходит при «откорме» животных. Кроме того, за счет углеводов путем трансформирования могут быть также синтезированы многие заменимые аминокислоты. Причем возможен и обратный процесс, то есть большинство аминокислот может служить источником для образования ивовинородной кислоты — главного посредника в обмене белков и углеводов.

Взаимосвязь промежуточного обмена углеводов и жиров ярко выражена при сахарном диабете. При этом уменьшение использования углеводов и нарушение их промежуточного обмена способствуют нарушению обмена жиров, что приводит к ожирению животных тел.

И наконец, роль белков в обмене веществ определяется тем, что они выполняют каталитические функции в реакциях их расщепления и синтеза.

### **ВОДНО-СОЛЕВОЙ ОБМЕН**

Для нормальной жизнедеятельности организма, кроме органических веществ — белков, жиров и углеводов, большое значение имеют неорганические вещества — вода и минеральные соли. Хотя они не служат энергетическим материалом, но имеют большое физиологическое значение. Вода и соли принимают

активное участие во всех биохимических процессах, происходящих в организме животного.

Сохранение оптимального соотношения между содержанием воды и содержанием солей в организме — необходимое условие его нормальной жизнедеятельности. При нарушениях водно-солевого обмена возникают отеки, судороги, слабость, тяжелые формы аземий, и также несбалансированное мочеиспускание.

**Водный обмен.** Вода входит в состав каждой клетки живого организма. Она является растворителем всех веществ, поступающих в организм, и необходима для нормального течения всех процессов жизнедеятельности: дыхания, кровообращения, пищеварения и многих других. С обменом воды связано не только поступление питательных веществ в организм, их всасывание и распределение, но и выделение конечных продуктов обмена веществ. Кроме того, от поступления и выделения воды зависят распределение и отдача тепла в организме.

Химически чистой воды в организме нет, в ней растворены многие вещества: белки, сахара, витамины и больше всего минеральные соли. Поэтому обмен воды тесно связан с обменом солей. Вода в организм поступает вместе с питьевой водой и кормом. Некоторое количество ее образуется и в организме.

В теле взрослых животных содержится до 65 % воды, у молодых животных ее больше. Так, в организме новорожденного теленка содержание воды достигает 75 %, к полуторагодовалому возрасту ее количество снижается до 62, а у взрослого бика — до 52—55 %. Распределение воды между тканями также неодинаково, больше ее содержится в тканях головного мозга — 70—80 %, меньше в костях — 22 %.

Вода в организме распределяется примерно следующим образом: 71 % всего количества ее находится внутри клеток, 19 % сосредоточено в тканях

и воде, выходящей из воды и 10% входит в состав плазмы, лимфы и других жидкостей, циркулирующих в организме. Основное дело воды в теле животного — мышцы (50%), кожа, подкожная клетчатка, печень, почки и другие органы.

Потребность в воде у разных животных неодинакова, она зависит также и от характера кормления. При потреблении сухого корма организму нужно больше воды, чем при даче влажного корма. На каждый килограмм сухого вещества корма в условиях умеренных температур коровы потребляют 4—6 л воды, лошади и овцы — 2—3, свиньи — 7 л.

Вода, поступающая с кормом в организм, всасывается в желудочно-кишечном канале и через воротную вену попадает в печень, а затем в общий круг кровообращения. Из капилляров она переходит в ткани, а ткани выделяют воду обратно в кровоносную систему. Кроме этого кислородата, вода из клеток тканей поступает частично в межклеточные пространства, в лимфатические сосуды и через лимфатический грудной поток вновь возвращается в кровоносную систему.

На обмен воды между тканями и кровью оказывает влияние: кровяное давление в капиллярах, общая концентрация хлоридов натрия и коллоидных веществ, то есть осмотическое и онкотическое давление. Этот механизм и обеспечивает перемену воды и питательных веществ плазмы из кровоносного русла в ткани и поступление в кровь продуктов тканевого обмена.

Значение воды для организма очень велико, после исключения ее из рациона животные погибают через несколько суток. Причем полное голодание при переносимом поступлении воды животное переносит легче, чем безводное голодание. Так, при полном голодании без воды голуби погибают на шестой день, при приеме воды — на 12-й день, крышки

соответственно через два и пять дней, лошади, лишённые воды, погибают через 17—18 дн. При обезвоживании организма происходит нарушение продуктов обмена веществ, особенно азотистого.

Выделение воды из организма осуществляется несколькими путями: в основном через почки с мочой, через легкие в парнообразном состоянии, через кишечник с экскрементами, через кожу с потом.

Абсолютное количество воды, выделяющейся из организма, и ее распределение по отдельным путям увеличивается заметно под действием различных внешних условий и физиологического состояния животного. На состояние организма существенно влияет соотношение между количеством принимаемой и выделяемой воды.

Задержка воды в тканях зависит от содержания солей в крови. Поэтому с водно-солевым обменом тесно связано чувство жажды, которое одни ученые рассматривают как местное, а другие — как общее чувство.

Регуляция водного обмена. Количество потребляемой и выделяемой воды регулируется центральной нервной системой. Независимость осмотической концентрации крови в организме поддерживается специальной системой, частью которой служат нечленистокрылы. Сложностью осморегуции обладают и верные клетки гипоталамической области мозга — нейроны. В регуляции водного обмена участвуют различные отделы центральной нервной системы, но окончательные сигналы по эфферентным нервным волокнам поступают к ядрам супраоптического ядра гипоталамуса. Обезвоживание организма активизирует деятельность этих нейронов. В них образуется гормон, который поступает в гипофиз, а затем выделяется в кровь и переносится к почкам. При этом увеличивается всасывание воды в почечных канальцах и уменьшается

се даурек, поэтому этот гормон называют *актиндуретическим* (АДУ).

На водный обмен оказывают влияние железы внутренней секреции: щитовидная, поджелудочная железа. Особое значение имеет вилочковая железа. Гормон передней его доли вызывает митоз деление (диурез), а задняя (АДУ) уменьшает объем выделяющейся мочи. В свою очередь, функция желез внутренней секреции находится под контролем центральной нервной системы.

**Минеральный обмен.** Минеральные вещества входят в состав всех органов и тканей организма и играют важную роль в процессах обмена. Для нормального роста и развития организм должен получать с кормом достаточное количество минеральных веществ.

В организме животных имеются все известные химические элементы в их естественной форме. Они находятся в тканях животных в различных состояниях: в виде ионов и в виде минеральных солей — кристаллов, в миклах тканей и в виде веществ или коллоидных растворов в соединении с белками.

Минеральные вещества участвуют в основных физиологических процессах: в обеспечении нормального водного баланса и распределения воды в организме, в поддержании осмотического давления крови и клеточных жидкостей, в регуляции кислотно-щелочного равновесия; во многих ферментных реакциях как катализаторы; в создании оптимальной среды для действия ферментов и гормонов; участвуют активно во функциях центральной нервной системы, сердца, эндокринных желез и т. д.

Минеральные вещества должны постоянно поступать в организм с кормом, так как они постоянно выделяются из организма через почки, желудочно-кишечный тракт и кожу. Поэтому не только отсутствие в рационе некоторых солей, но и их недостаток приводит к определенным расстройствам функций организма.

При недостатке минеральных веществ нарушается нормальное течение физиологических процессов, что ведет к задержке роста и развитию заболеваний, снижению продуктивности, снижению выносливости ряда заболеваний (рахит, остеопороз, сухотка и др.), нередко заканчивающихся гибелью животных.

**Макроэлементы.** Минеральные вещества, присутствующие в организме в больших количествах, называют макроэлементами. Наибольшее значение имеют натрий, калий, кальций, фосфор, магний, сера, хлор, железо.

**Натрий и калий** в организме животных находятся преимущественно в виде растворенных в воде и ионизированных хлоридов, фосфорнокислых, углекислых и сернокислых солей. Незначительная часть этих элементов соединена с белками и продуктами обмена — метаболитами. Калий содержится преимущественно внутри клеток, натрий — и межклеточных жидкостях.

В физиологии животного организма особенно значение имеет хлорид натрия, который обуславливает пластичность осмотического давления крови и межклеточной жидкости. С постоянством концентрации хлорида натрия связан переход воды из тканей в окружающую их среду и обратно. Следовательно, хлорид натрия играет существенную роль в регуляции водного обмена. Ионы натрия находятся в составе буферных систем крови и оказывают влияние на активность ферментов активизируют амиллазу, фруктокиназу и угнетают действие некоторых аминотрансфераз и фосфофатаз. Ионы натрия необходимы для транспорта аминокислот через ядерную мембрану в митохондриях ауклоцитоплазме. Натрий резко повышает эффективность азота в организме.

Ионы кальция участвуют в процессе передачи возбуждения и в образовании медиатора — ацетилхолина.

Незначительным количеством кальция влияет на работу сердца — поддерживает его автоматизм, понижает тонус мышц и замедляет ритм сердечных сокращений. При обильном скармливании кальция повышается обмен кальция и фосфора в организме. Однако даже небольшое изменение концентрации кальция в плазме крови чревато тяжелыми последствиями. Часто его действие антагонистично действию натрия.

Полезнейшая соль — лютециевая необходимая подкормка для всех сельскохозяйственных животных. Однако потребность в солях натрия и кальция у различных животных неодинакова. К избытку натрия более чувствительны свиньи и домашняя птица.

При нормальном состоянии более чем 35 % выделяемого натрия и около 90 % кальция выводится из организма с мочой, остальная часть с потом и калом.

Кальций в основном используется как пластический материал. 97—99 % кальция, содержащегося в организме животных, входит в состав костной ткани. Кальций также обеспечивает возбудимость нервных и мышечной тканей, понижает проницаемость кровеносных сосудов, повышает защитные функции организма, активизируя пропединскую систему и повышая фаллоцитарную функцию лейкоцитов.

Ионы кальция повышают тонус парасимпатической нервной системы, что ведет к усилению тонуса сердца, гладких мышечных волокон, кровеносных сосудов, к изменению проницаемости клеточных оболочек. Кроме того, ионы кальция участвуют в многочисленных ферментативных процессах (свертывание крови и др.), способствуют росту и развитию молодого организма, благоприятно влияют на молочность коров, жирность молока и другие продуктивные качества сельскохозяйственных животных.

В плазме крови концентрация

кальция поддерживается на одном уровне. Сильное колебание этого элемента в крови вызывает судороги. При длительной его недостаточности у молодняка развивается рахит.

Потребность сельскохозяйственных животных в солях кальция приблизительно следующие (на 100 кг массы тела): для коров — около 6 г, для новорожденных телят — до 30, для овец — от 3 до 10, для лошадей — от 35 до 100 г в сутки.

Из организма кальций выводится почками, печенью, энтерием и частью кишечника. У коров и молодых свиноматок кальций выделяется в основном с молоком.

Фосфор в организме в основном находится в костной ткани в виде фосфорно-кальциевых соединений. Соли фосфорной кислоты входят в состав всех клеток и межклеточных жидкостей, различных белков, липидов, углеводов, ферментов и других продуктов метаболизма. Процесс фосфорилирования имеет большое значение для всасывания и межклеточного обмена ряда веществ. Фосфорная кислота участвует в обмене белков, жиров, углеводов и витаминов. Кроме того, соли фосфорной кислоты выполняют роль буферных систем при поддержании кислотно-щелочного равновесия в клетках.

Суточная потребность сельскохозяйственных животных в фосфоре приблизительно следующие (на 100 кг массы тела): для коров — до 3 г, для телят в первые месяцы жизни — до 20—25, для овец — от 2 до 5, для лошадей — до 60 г в сутки.

При нарушении обмена фосфора и кальция могут возникнуть различные заболевания: рахит, остеопороз, остеомаляция.

Неорганический фосфор выводится из организма с мочой и калом. В период лактации животных много фосфора выделяется с молоком.

Маленький преимущественно входит в состав костной ткани и в виде фос-

сывороточного магния. Магний способствует соединению актина с миозином, образуя активный макромолекулярный комплекс, участвующий в процессах сокращения мышц. Ионы магния, входящие в митохондриях, обеспечивают активное участие в окислительном фосфорилировании. Магний входит в комплекс миокина и АТФ, выполняя функции своеобразной «застылки» между этими веществами. Он активизирует распад макромолекулярных связей АТФ, освобождая энергию для мышечного сокращения. Магний включается в проводящую систему, обеспечивая ее естественную резистентность организма к различным возбудителям болезней. Кроме того, он активизирует процессы биосинтеза протеина и выработки антител.

В норме 50—60% всосавшегося магния выделяется кишечником, а остальная часть — почками.

Сера входит в состав белков (кератин, муцин, мукоиды и др.), аминокислот (метионин, цистин, цистеин), физиологически активных веществ (гидратированный инсулин, катехоламины и ряд белковых гормонов), гормонов и его производных и других органических соединений. Сера входит в состав витаминов — тиамина (В<sub>1</sub>) и биотина. Особенно много ее в рогах, шерсти. В формировании шерстного покрова главная роль принадлежит протеину и сере. Шерсть овцы содержит 15—21% азота и 3,4—5% серы.

Основное количество серы поступает в организм вместе с белками корма. Она используется для обезвреживания ряда ядовитых веществ — фенолов, индоксилов и других продуктов обмена. Наряду с другими веществами корма сера участвует в синтезе бактериального белка в рубце жвачных.

Из организма сера выделяется в основном с мочой, в виде солей серной кислоты, частично с калом и жироотделом (у овец).

Азот находится во всех жид-

костях, превращаясь в виде хлористых соединений с натрием и магнием. Как основной анион совместно с вышеуказанными микроэлементами он принимает участие во всех физиологических и биохимических процессах. Хлор входит в состав желудочного сока в виде хлористоводородной (сольной) кислоты. Ионы хлора содействуют поддержанию осмотического давления в жидкостях организма и активированию некоторых ферментов, способствуют нормализации функции нервной системы и повышению продуктивности животных.

Железо поступает в организм вместе с кормами в виде неорганических соединений. Оно присутствует в составе гемоглобина, миоглобина, пероксидазы, оксидазы, каталазы и хлорокромных ферментов, участвующих в биологическом окислении. Железо играет особую роль в процессе кроветворения.

После всасывания железо откладывается в печени, селезенке и слизистой оболочке кишечника в виде ферритина, представляющего собой соединения гидрата окиси железа с белком.

При недостатке железа нарушается образование эритроцитов, что приводит к возникновению анемии. Наиболее часто анемию регистрируют у молодняка в послесосный период, так как железа, поступающего с молоком, недостаточно для нужд организма. Поэтому данному микроэлементу необходимо давать молодняку в виде подкормки.

Для обеспечения потребности организма в железе назначают сернокислое железо в следующих дозах: для молодняка крупного рогатого скота — 50, для свиней — 8—10 мг.

Микроэлементы. Минеральные вещества, содержащиеся в тканях в незначительных количествах, называют микроэлементами. Они принимают участие в росте и развитии животных, повышении их продуктивности, устойчивости и устойчи-

восты против различных заболеваний. К таким микроэлементам относят кобальт, медь, марганец, цинк, йод, фтор, стронций и некоторые другие (табл. II).

**Кобальт** выполняет биологическую роль в обмене веществ. Он активизирует ферменты фосфатазу, карбоксилазу, аргиназу, каталазу. а также гликолитическую функцию крови, усиливает ассимиляцию азота и основную обмен. Кобальт ускоряет рост и развитие, повышает молочную и шерстную продуктивность сельскохозяйственных животных, увеличивает выработку эритроцитов и гемоглобина крови, улучшает качество спермы. Кобальт играет большую роль для организма жвачных — обеспечивает синтез цианкобаламина (витамина  $B_{12}$ ) в рубце, усиливает активность микрофлоры, которая имеет важное значение в процессе пищеварения.

Недостаточное поступление кобальта с кормом приводит к нарушению обменных реакций в организме, и вследствие этого развиваются эндемические заболевания — сухотка, лигулаз и др. У овец при аккобальтозе ухудшается качество шерсти: она становится матовой и длинной.

Для полноценного кормления сельскохозяйственных животных и получения высококачественной продукции необходимо, чтобы в 1 кг сухого вещества рациона содержалось не менее 1 мг кобальта.

**Медь** входит в состав белковых соединений и ферментов. Она содержится в крови и во всех тканях животных, откладывается в значитель-

ных количествах в печени и селезенке. Медь принимает участие в кристаллизации, синтезе гемоглобина, также является катализатором, участвующим в окислении аскорбиновой кислоты. При недостатке ее у животных таких физиологических процессов, как пигментация и кератизация шерсти и пера, остеогенез, формирование миелина, колагена, эластана, оказывает на животных длительную функцию животных и т. д.

При недостатке меди в корме у крупного рогатого скота нарушается процесс роста, функции скелетно-мышечной и кровеносной систем ухудшаются заметно, снижается прирост, молочная продуктивность, репродуктивная способность. Развиваются анемия и энцефалопатия. Потребность разновозрастных групп скота в меди составляет от 5 до 10 мг на 1 кг корма.

Основное место выделения меди — толстый кишечник. На протяжении медь выделяется с жидкими фекалиями кишечника (65—98%) и частично почками.

**Марганец** содержится во всех органах и тканях животных. Особенно много его в костях, печени и почках. Он входит в состав некоторых ферментов и усиливает их активность. Марганец играет важную роль в обмене белка, углеводов и жиров.

Если животных лишить марганца, то задерживается формирование костей, замедляется рост, теряется способность к размножению, процесс усаждения агрегируется. У животных нарушается размножение,

II. Средние показатели содержания основных макро- и микроэлементов в стандартной кормовой смеси сельскохозяйственных животных

Вид животного	Макроэлементы, мг/кг					Микроэлементы, мг/кг				
	С	К	Са	Р	Мг	Сi	Сu	Mn	Zn	I
Лошадь	139,1	4,6	3,1	4,9	1,9	0,1	—	0,7	—	—
Корова	117,3	4,9	2,8	7,5	1,3	0,1	13,1	0,9	23,1	0,1
Овца	141,3	4,9	2,9	3,7	1,9	0,1	9,4	1,8	13,8	0,2
Свинья	145,6	5,1	3,0	1,2	1,1	0,6	34,4	0,9	—	—
Курица	163,0	5,6	5,0	10,6	0,9	0,4	5,4	—	—	0,15

Таблица 12. Потребность различных животных в отдельных микроэлементах, мг/кг сухого вещества корма

Вид животного	Микроэлементы								
	Mn	Co	Zn	I	Se	Mo	Cu	F	
Свинья	40	8—10	0,1—20	0,1—0,5	1	0,10	2,5	0,3—0,5	1—5
Лошадь	20	1—12	5	0,4—0,6	1	0,06	2,0	0,3—0,5	3—10
Овца	25	6—20	4—5	0,1—0,5	1	0,08	1,5—5	0,3—0,5	2—5
Корова	40	10—20	0,1—5	0,2—0,4	1—1,5	0,08	2,0	0,3—0,5	1—5
Коза	45—60	5	40—100	0,2—0,5	—	0,08	2,5	0,3—0,5	8—15
Птица	20	0	20	0,4—0,8	—	0,08	5,0	0,3—0,5	2—17

содержание становится неуверенной. Повышенное потребление марганца тоже неблагоприятно влияет на организм. Оно ведет к задержке роста, снижению в клетках, накапливающимися (карманный рахит, нарушения в развитии эмали зубов (типовые эмаль).

**Цинк** является активной группой элементов из ферментов карбоангидразы, играющей важную роль в процессе дыхания. Он усиливает действие гормонов тиреоиды и гормона железосодержащих желез — инсулина. При отсутствии или недостатке цинка в кормах ухудшаются процессы пищеварения и всасывания в кишечнике, задерживается рост животных, снижается их воспроизводительная способность, нарушается формирование шерстного покрова. В связи с этим, недостаток цинка в кормах может привести к тяжелым нарушениям.

**Иод** — микроэлементный компонент гормона щитовидной железы — тироксина, роль которого в организме исключительно велика.

Недостаток йода в организме ведет к снижению продуктивности, развитию слабого, нежизнеспособного молодняка, развитию эндемического зоба. Признаки йодной недостаточности особенно резко проявляются в горных районах.

**Фтор** встречается во всех органах животных. Наиболее богаты этим элементом кости, зубы, а также шерсть. При недостатке фтора в рационе у животных развивается кариес зубов. Недостаток его ведет к нарушению обмена веществ. При этом развивается

ся эндемический флюороз, для которого характерны крапчатость зубной эмали, снижение иммунитета, замедление роста, деформация костей и суставов.

Стронций содержится во всех органах и тканях животных. Особенно много его в костях и зубах. Отложение стронция в тканях протекает параллельно отложению кальция. При отсутствии стронция в кормах у животных развивается кариес зубов, а при избытке — стронциевый рахит.

Потребности различных видов животных в отдельных микроэлементах приведены в таблице 12. Успехом обеспечения сельскохозяйственных животных микроэлементами зависит от многих факторов.

Регуляция минерального обмена. Солесов обмен теснейшим образом связан с водным обменом. Минеральный состав органов и тканей животных весьма постоянен, что связано с деятельностью органов, депонирующих те или иные минералы. К таким органам относятся кожа, печень, селезенка, костная ткань и др. Регуляция минерального обмена осуществляется гипоталамусом, находящимся в промежуточном мозге. Здесь имеются специальные сенсорные клетки, чувствительные к изменению концентрации электролитов. Служит возбуждающее возбуждение этих клеток вызывает рефлекторные реакции, в результате чего восстанавливается количество осмотического давления крови.

Кроме нервной системы, в регуля-

вещества (витамины) — это органические соединения железа и цинка, входящие в состав ферментов.

## ВИТАМИНЫ

Витаминами называют низкомолекулярные органические соединения, в очень малых дозах обеспечивающие нормальное течение биохимических и физиологических процессов в организме. В настоящее время известно более 30 витаминов, установлена их химическая структура. Организовано промышленное производство многих витаминов для обеспечения потребностей сельскохозяйственных животных.

Специфические нарушения обмена веществ, вызываемые полным отсутствием в кормах того или иного витамина, называют *авитаминозами*, а недостаточным поступлением их в организм — *гиповитаминозами*.

По физико-химическим свойствам и растворимости делят на две группы: жирорастворимые и водорастворимые.

**Жирорастворимые витамины.** К их числу относят витамины групп А, D, E и K.

Витамины групп А. Витамины А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub>, А<sub>3</sub> — антиксерофтальмические. Наиболее распространенная и биологически активная форма витамина А — ретинол (витамин А<sub>1</sub>). Он содержится только в продуктах животного происхождения в молоке, масле, печени рыб и яичцах птиц. Предшественником ретинола служит каротин, который, поступая с кормом в организм животных, превращается в ретинол в стенке тонких кишок, в печени и крови.

Витамины группы А имеют большое физиологическое значение, принимают участие в важнейших химических процессах обмена веществ. При их недостатке у молодняка замедляется или прекращается рост, плохо заживают раны, что связано с торможением процессов регенерации тканей. При А-гиповитаминозе у всех животных наступают патологические

изменения эпителиальной ткани слизистых оболочек дыхательных и пищеварительных органов, аномальной слезы, отмечают выделения из глаза, косячий альбумин, помутнение роговицы, куриную слепоту (гемералопию).

Витамины группы D. Витамины D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>, D<sub>4</sub>, D<sub>5</sub> — кальциферолы, антирахитические витамины. Для крупного рогатого скота, свиней и лошадей имеет значение только кальциферол (D<sub>3</sub>) и холекальциферол (D<sub>2</sub>). Биосинтез холекальциферола происходит в коже животного под влиянием ультрафиолетовых лучей солнца или кварцевой лампы.

Кальциферолами наиболее богаты жир, получаемый из печени морской рыбы (треска, палтус). Они содержатся также в сливочном масле, молоке, яичном желтке, печени животных (дельфина, тюленя, белуги и др.).

Кальциферолы принимают участие в регуляции минерального и энергетического обмена, оказывают влияние на окислительные процессы, углеводный, кальциевый, фосфорный и особенно фосфорно-кальциевый обмен. Фитин фосфора зерновых кормов.

При недостатке кальциферолов у молодняка развивается рахит, а у взрослых животных — остеомаляция. У маток и производителей нарушается воспроизводительная способность, снижается продуктивность.

Новорожденным телатам необходимо скормить в первую неделю двух удоев, которое содержит наибольшее количество витаминов групп А, D, E. Хорошим источником холекальциферола для птицы и поросят служит рыбий жир.

Витамины группы E. К этой группе относятся α-, β- и γ-токоферолы — факторы размножения. Витамины этой группы обладают антиокислительными свойствами, способствуют усвоению и сохранению витаминов группы А и каротина в организме, участвуют в обмене жиров, белков и углеводов. Наибольшей би-

свойственной активностью обладает цитохромы.

Витамины группы E присутствуют в продуктах как растительного, так и животного происхождения: в растительных маслах (кокосовом и льняном), орехах и рисовых отрубях, зеленых овощах, зернах злаков, ореховом масле, масле, масле, яйцах.

При недостатке витаминов группы E нарушается сперматогенез, тормозится развитие зародыша, в дальнейшем эмбрион может погибнуть. Ранней признаком недостаточности витаминов группы E — снижение устойчивости эритроцитов к гемолизу. При недостатке E-витамина развивается мышечная дистрофия, мышцы становятся дряблыми, белыми, снижается деятельность мышечной ткани. Теленки и ягнята становятся аномально жилистыми, при ходьбе задыхаются. У бычков возникают дистрофия печени, иктерус печени.

При обилии в рационах животных крупного рогатого скота и овец а витаминах группы E невелика.

Витамины группы K. K<sub>1</sub> — филохинон, K<sub>2</sub> — фарнахион, K<sub>3</sub> — менадиол — антигеморрагические факторы. Они играют важную роль в процессе свертывания крови. При их отсутствии кровь теряет способность быстро свертываться. В организме снижается уровень белка протромбина и других факторов, участвующих в процессе свертывания крови. Введение витаминов группы K стимулирует синтез данных факторов в печени. Кроме того, при K-дефицитной дистрофии проявляются подложные и внутримышечные кровоизлияния, развивается экзема.

В организме взрослых животных фарнахион стимулирует микропротоки, заселяющими желудочно-кишечный тракт. Поэтому взрослые животные, как правило, не страдают от его недостатка. Что касается новорожденных, то их потребность в витамине обеспечивается за счет молока матери.

При внутримышечной и внутривенной введении витамина E (синтетического витамина) кровоизлияние быстро останавливается. Кроме того, витамин обладает противовоспалительным действием и повышает сопротивляемость организма по отношению к радиационному излучению.

**Индифферентные витамины.** Большой частью они термолabileны, разрушаются от действия щелочей, устойчивы к кислой среде и, как правило, не могут длительно сохраняться в тканях организма. Представители этой группы — аскорбиновая кислота, цитрин, витамин группы B.

**Аскорбиновая кислота** (Витамин C) антиинфекционный витамин, содержится в растительных продуктах: в цитрусовых, плодах шиповника, ягодах черной смородины, капусте, шпинате, салате, картофеле и др.

Источниками этого витамина для животных служат зеленая трава, правильно заготовленный силос, овсяная, ржаная мука, пророщенные зерна, хвойные ветки и хвойная мука, козляк и молоко. В молоке кобыл и слякоматок аскорбиновой кислоты в 5-10 раз больше, чем в молоке коров. Она может образовываться и в организме сельскохозяйственных животных.

Физиологическое значение аскорбиновой кислоты для организма животных огромно. Она участвует в образовании опорных белков — коллагена и хондроитина, способствует синтезу и отложению гликогена в печени, стимулирует секрецию желез желудка, участвует в окислении тирозина и в превращениях нуклеиновых кислот, необходима для синтеза ряда гормонов, ускоряет заживление ран. Кроме того, она повышает сопротивляемость организма к различным инфекциям и неблагоприятным воздействиям внешней среды, стимулирует образование антител, обеспечивает нормальную проницаемость капилляров, влияет на кроветворение, активирует фермент ингибитору.

и участвует в синтезе креатина, помогает организму справиться с отрицательными

Для сельскохозяйственных животных величина потребности в аскорбиновой кислоте еще не установлена. Долгое время считали, что все домашние животные вполне удовлетворяют потребности в витамине С за счет биосинтеза. Однако лошади, свиньи и телята нуждаются в дополнительном поступлении его с кормами.

**Цитрин. Витамин Р** — витамин проницаемости — постоянный спутник аскорбиновой кислоты. Цитрин и аскорбиновая кислота являются синергистами — веществами, действующими в одном направлении. Они вместе участвуют в различных процессах обмена веществ.

Цитрин укрепляет стенки капилляров и регулирует их проницаемость, способствует нормализации давления крови в сосудах. При недостатке этого витамина появляются точечные кровоизлияния на коже, особенно в местах, подвергаемых давлению.

**Витамины группы В** К этой большой группе водорастворимых витаминов, сравнительно хорошо изученных в биологическом отношении, относятся следующие витамины: тиамин (В<sub>1</sub>), рибофлавин (В<sub>2</sub>), пантотеновая кислота (В<sub>3</sub>), никотин (В<sub>4</sub>), пиридоксин (В<sub>5</sub>), фолиевая кислота (В<sub>6</sub>), биотин (Н), пантотеновая кислота (НАВК), инозит, пангамовая кислота (В<sub>12</sub>) и др.

**Тиамин (витамин В<sub>1</sub>)** — антиэритритический фактор, или анерин, содержит атом серы. Его много в зародышах и оболочках семян, бобах, горохе, отрубях, жмыхах, картофеле и зеленых листьях. У животных и человека он синтезируется в желудочно-кишечном тракте.

Тиамин играет важную роль в различных обменных процессах. В виде тиаминдифосфата служит ко-

ферментом ферментов, катализирующих декрбнокислотный цикл в тканях. При нарушении обмена тиамин накапливается в нервных клетках, вызывая при этом парезы. Тиамин активно влияет на обмен углеводов — проводника нервного импульса. Поэтому тиамин широко применяется для лечения различных заболеваний нервной системы.

Недостаток тиамина в кормах чаще проявляется у птиц, реже — у свиней, телят и жеребят. Симптомами недостаточности тиамина у большинства видов животных характеризуются анорексией, летучимым, мышечной слабостью и прогрессирующим нарушением функций нервной системы, приводящим к судорогам и параличам.

Минимальная суточная потребность в тиамине для взрослых животных составляет 3—5 мг, для цыплят — 2—4 мг на 100 кг массы, для жеребят — 60—80 мг на 100 кг живой массы.

**Рибофлавин (витамин В<sub>2</sub>)** относится к веществам флавиновой группы, последние не входят в состав ферментов, исключая желтую окраску. Рибофлавин широко встречается у растительных и животных организмов, а также у микроорганизмов. Источники витамина В<sub>2</sub> — зеленые корма, шпинат, капуста, дрожжи, пшеница, яйца, почки и молоко.

Недостаток рибофлавина в корме приводит к нарушению углеводного обмена, снижению образования глюкогена в печени, замедлению процесса окисления молочной и пропионовой кислот. Витамин В<sub>2</sub> необходим для нормального обмена белка. При его недостатке белок и аминокислоты используются плохо, причем нектариде аминокислоты выделяются с мочой незначительным.

Рибофлавин нужен для нормального зрения, функционирования эритроцитов и нервной системы, для развития плода, синтеза гемоглобина.

Рибофлавин, synthesized с помощью рибофлавина, встречается у грибов, грибов, реже — у водорослей. Его недостаток в рационе приводит к замедлению роста, повышенной смертности паразитов и отсутствию смерти, а у карповой рыбы возникает эндемическая. У свиной дефицит рибофлавина характеризуется медленным ростом, повышенной роживаемостью и хрустальными, обильными выделениями; возникает смерть. Взрослой свиней скот не нуждается в поступлении рибофлавина с кормом.

**Пантотеновая кислота** (витамин В<sub>5</sub>) очень широко распространена в природе. По этому признаку ей и дано название: название *panthothen* встречается — коровку? Зеленые растения и в нежности зерна злаков являются хорошим источником этого витамина. Больше всего его содержится в печени, затем в мясе печени, сердце, яичном желтке и почках. Он синтезируется дрожжами, микрофлорой желудочно-кишечного тракта.

Пантотеновая кислота — составная часть кофермента А (КоА). Как известно, КоА принимает участие в окислительном расщеплении аминокислоты, окислительном расщеплении и синтезе жирных кислот, образовании триглицеридов, фибриногена, ацетилхолина, окисления пиридина-пиримидиновой кислоты, равновесия гомоцистеина, обмена билирубина, физиологическое значение пантотеновой кислоты очень велико и ее биологическая роль в обмене веществ многообразна.

Дефицит пантотеновой кислоты у животных проявляется замедлением роста, чрезмерным развитием паразитов, дерматитами, поражением нервной системы. У поросят при ее недостатке возникают желудочно-кишечные заболевания, дерматиты, нарушение координации движений, истечение слезы из глаз и т.д.

Норма пантотеновой кислоты для всех круп рогатых — 10 мг на 1 кг сухого корма, для поросят — 10 мг,

для лошадей на откорме — 9, для маток створенных и выдояемых — 12 мг на 1 кг корма.

**Холин** (витамин В<sub>4</sub>) входит в состав ацетилхолина. В большом количестве он содержится в зеленых листьях, дрожжах, хлебных злаках, жмыху, арахисе, печени, рыбной и мясной муке.

Холин обладает способностью предупреждать жировую инфильтрацию печени и укреплять всасывание жира. Он принимает участие в образовании одного из сильных медиаторов — ацетилхолина и является побудителем моторной функции кишечника.

Потребность животных и человека зависит от уровня метионина в рационе, а также от обеспеченности фолиевой кислотой и диацикобаламином. На термостатический показатель влияет добавление холин-хлорида в дозе 1,5 г на 1 кг корма.

**Никотиновая кислота** (витамин РР, витамин В<sub>3</sub>) и ее амид пиридоксамид встречаются в природных продуктах в свободном состоянии и в виде нуклеопротеидов входят в состав сложных ферментов. Основными источниками этого витамина служат дрожжи, печень, мясная и рыбная мука, подсолычичный шрот, в небольшом количестве он содержится в зернах хлебных злаков.

Никотиновая кислота занимает очень важное место в обмене веществ, входя в состав кофермента деагидрогеназ. Ферменты, содержащие этот кофермент, катализируют окислительно-восстановительные реакции, протекающие во всех органах и тканях животного организма. Никотиновая кислота способствует образованию пищеварительных соков желудка и поджелудочной железы, влияет на ускорение ритма сердечных сокращений, расширяет периферические сосуды, стимулирует образование эритроцитов и регулирует функции печени.

Гиповитаминоз никотиновой кислоты чаще возникает у свиней и птиц,

а также у животных, в риниие которых содержится много кукурузного зерна и мало белка или триптофана. Отсутствие данного витамина приводит к тяжелому заболеванию — пеллагре. Характерными признаками этого заболевания служат дерматит (поражение кожных покровов), диарея (понос), изменение поведения животных вследствие нарушения функции коры больших полушарий головного мозга. Потребность свиней и птиц в никотиновой кислоте зависит от уровня триптофана в рационе.

**Пиридоксин** (витамина В<sub>6</sub>, адермин) в достаточных количествах присутствует в дрожжах, печени, молоке, бобовых, зерне хлебных злаков, жмыхах, шротах и картофеле.

Пиридоксин принимает активное участие в белковом обмене — процессах трансаминирования и декарбоксилирования аминокислот, во всех этапах синтеза и обмена пиримидиновой и аспарагиновой кислот.

При недостатке витамина у свиней и птиц замедляется рост, снижается использование корма, появляются дерматиты, судороги, параличи и анемия. У взрослых птиц снижаются яйценоскость и выводимость. У поросят развивается жировая инфильтрация печени. Нарушается координация движений и ухудшается зрение. Аналогичные симптомы отмечают и у телят.

Потребность в пиридоксине для утки, цыплят, кур, индюшат, индеек и гусей составляет от 2,6 до 6,7 мг, для поросят — от 1,5 до 2,5 мг на 1 кг корма.

**Фолиевая кислота** (витамина В<sub>9</sub>, фолицин) содержится в кормах. Особенно много ее в зеленых листьях растений, цветной капусте, дрожжах, печени, грибах, хлебных злаках и сое. Кроме того, она синтезируется в желудочно-кишечном тракте животных.

При участии фолиевой кислоты происходит образование эритроцитов и поддерживается нормальный состав крови. Она усиливает и углубляет действие цианкобаламина. Фолие-

вая кислота — анитропический фактор предупреждает жировую инфильтрацию печени, участвует в синтезе нуклеиновых кислот, пуринов, в регуляции гистидина, стимулирует функцию половых желез. Таким образом, она является антинемическим фактором и фактором роста.

При недостатке фолиевой кислоты у цыплят и индюшат развивается анемия и лейкопения, наблюдается задержка в росте. У свиней также отмечают анемию, слабость и выпадение щетины.

**Биотин** (витамина Н, антисеборейский фактор) широко распространен в природе. Он синтезируется дрожжами и бактериями желудочно-кишечного тракта и рубца животных, а также растениями. Им богаты пшеница, дрожжи, молоко, хлебные злаки и овощи.

Витамин Н обладает огромной биологической активностью. При участии биотина и АТФ происходит реакция карбоксилирования — присоединения CO<sub>2</sub> к органическим кислотам. Биотин обладает способностью соединяться с одним из компонентов яичного белка — авидином, образуя биологически неактивный комплекс, что может вызвать симптомы недостаточности этого витамина.

Отличительный признак гиповитаминоза биотином — развитие дерматита, сопровождающегося выпадением шерсти и обильным выделением сала кожными железами (себорей). Это дало основание назвать биотин витамином Н (от немецкого слова *haut* — кожа) и антисеборейным фактором.

Потребность в биотине удовлетворяется преимущественно за счет его бактериального синтеза не только в организме жвачных, но и свиней и птиц.

**Никотинобиотин** (витамина В<sub>3</sub>) по своему составу, происхождению и физиологическому действию занимает особое место среди других витаминов группы В. Это единственный ви-

в состав которого входит метионин — кобальт (4,5%).

Цианкобаламин синтезируется преимущественно клеточными микроорганизмами, микродиккими рубца, печени, кишечника, почек, парод и мышечную тканьную воду.

Главные источники витамина В<sub>12</sub> — продукты животного происхождения — рубца и мясо-костная мука, молоко, творог, говядина.

Цианкобаламин принимает активное участие в синтезе чукласинового кислоты, метионина и холина, в составлении глутатиона в крови и тканях животных. Он стимулирует синтез белка. Как стимулятор роста витамин В<sub>12</sub> имеет важное значение для жаротворчества. Цианкобаламин — незаменимый фактор кровообразования, стимулирует эритропоэз в костях, гемоглобина, поэтому его считают еще противанемическим фактором. Этот витамин применяют как лечебное средство при расстройстве кровообразования, нарушениях функции печени и нервной системы.

Гиповитаминоз В<sub>12</sub> возникает в основном у свиней, собак и птиц. При этом у животных изменяется белковый обмен, понижается содержание азота в мочевины в крови. Нарушается эритропоэз, тканевое дыхание, снижается содержание гемоглобина и развиваются нервные расстройства.

Потребность животных в данном витамине вполне удовлетворяется за счет синтеза микрофлорой рубца, или в составе рациона имеется достаточно кобальта. Потребность для свиней составляет 20 мг, для птиц — 10—20, для телят и ягнят — 20—40 мг на 1 кг корма.

**Пангамикоферойная кислота (ПАБК)** широко распространена в продуктах растительного и животного происхождения. В больших количествах она содержится в дрожжах и печени. При отсутствии данного витамина задерживается рост и наступает последствие выдох. Главное значение ПАБК состоит в том, что

она входит в состав очень важного вещества — фолиевой кислоты.

**Инозит** (миоинозит) сосредоточен главным образом в листьях, фруктах, зерных злаках, дрожжах, почках, мозге и шитовидной железе.

Инозит, являясь ростовым фактором для некоторых микроорганизмов кишечной флоры, стимулирует микробиологический синтез недостающих витаминов, например биотина. Липотропное действие инозита заключается в отщеплении метионина от белка.

При недостатке инозита у человека развивается ряд нарушений, и прежде всего задерживается рост, выпадает шерсть, позднее появляются изменения функций нервной системы и зрения. Минимальная потребность в инозите установлена только для мышей и крыс, а для других животных пока еще не изучена.

**Пангамонная кислота** (витамин В<sub>15</sub>) усиливает кислородный обмен в клетках тканей, обладает липотропным действием, то есть способна предупреждать жировое перерождение печеночных клеток. Витамин В<sub>15</sub> снижает токсическое действие алкоголя и некоторых других химических веществ.

Некоторые ученые высказывают предположение, что пангамонная кислота усиливает окислительно-восстановительные процессы. Ее применяют для лечения болезней печени, сердечно-сосудистых заболеваний склеротического характера, эмфиземы легких, пневмосклероза и т. д.

**Антивитамины.** К ним относят соединения, которые химически похожи на тот или иной витамин, но по своему действию обладают противоположными, антагонистическими свойствами. Антивитамины известны по отношению к витаминам. Отдельные антивитамины используют с лечебной целью. Например, лекарственные препараты, в состав которых входит антивитамины К, с успехом применяют при лечении тромбофлебитов, инфаркта миокарда и др.

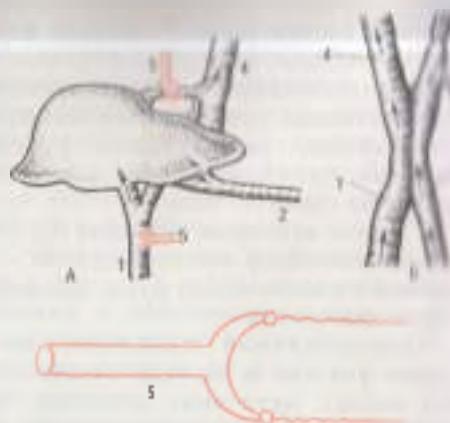
Антигистаминном бифенила действует витамин В<sub>6</sub> — пиридоксин, который снижает действие этого ингибитора, антивитаминами В<sub>1</sub> — тиаминами и пириямиин, В<sub>2</sub> — рибофлавином, пантотилпропаноламин, пантотилгиполамил, В<sub>4</sub> — хлористый триэтилхоль, В<sub>6</sub> — дезоксипиридоксин и метоксипиридоксин, фолиевой кислоты — метилфолиевая кислота, стероаспарагиновая кислота и др.

Механизм действия антивитаминов заключается в конкурентных отношениях с витамином за специфический белок, с которым витамин образует фермент. При высокой концентрации антивитамина он соединяется со специфическим белком, вытесняя витамин. Образовавшийся комплекс с белком не обладает ферментативными свойствами. В этом и состоит основной механизм развития авитаминоза при совместном поступлении в организм витамина и его антивитамина. Поэтому действие антивитамина можно снять только введением в организм соответствующего количества витаминов.

## РОЛЬ ПЕЧЕНИ В ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ

Печень играет большую роль в процессах пищеварения и обмена веществ. Она имеет сложную систему кровообращения. Кровь поступает в нее по печеночной артерии и воротной вене. Причем 80% крови, идущей от органов брюшной полости, поступает по воротной вене и только 20% по печеночной артерии. Кровь оттекает от печени по печеночной вене. Таким образом, все вещества, всасывающиеся в кровь, обязательно поступают в печень и подвергаются различным метаболическим превращениям.

Для изучения функции печени применяют ангиостомический метод, фистулу Экка — Павлова. Для помощи в этих исследованиях биохимический состав притекающей и оттекающей крови (рис. 37). Кроме того, при-



### 37 Методы изучения функции печени

А — схема ангиостомического исследования печени: 1 — воротная вена, 2 — печеночная артерия, 3 — печеночная вена, 4 — желчный проток Экка — Павлова, 5 — канюля (открыта) в воротную вену, 6 — канюля (открыта) в Экка — Павлова, 7 — закрытая канюля в воротной вене, 8 — закрытая канюля в желчном протоке, 9 — закрытая канюля в печеночной вене, 10 — закрытая канюля в желчном протоке, 11 — закрытая канюля в печеночной вене, 12 — закрытая канюля в желчном протоке.

менее метод катетеризации сосудов печеночной системы, разработанный А. А. Алеевым.

В печени синтезируются различные органические вещества: белки, гликоген, жиры, фосфолипиды и другие соединения. Печень принадлежит к существующей сети в обмене белков. Из аминокислот, поступающих с кровью, в печени образуется белок Шибл формируются фибриноген, протромбин, выполняющие важные функции в свертывании крови. Здесь же происходят процессы перестройки аминокислот: дезаминирование, трансаминирование, декарбонирование.

Печень — центральное место обезвреживания ядовитых продуктов азотистого обмена, в первую очередь аммиака, который превращается в мочевины. Ами азот на образование амидов кислот. В печени происходит распад нуклеиновых кислот, окисление пуриновых оснований и образование конечного продукта их обмена — мочевой кислоты. Кроме того, здесь нейтрализуются ядовитые

вещества глицерол, спирт, кислота, фермент, поступающие из пищевого объекта животного и образующиеся в результате гниения белков. Эти вещества соединяются с серой в глюконовую кислоту, превращаясь в эфирно-серные кислоты.

Каждое вещество из организма животного приводит к их гибели. Она наступает, по-видимому, из-за накопления в крови аммиака и других токсичных промежуточных продуктов обмена.

Важную роль печени играет в обмене углеводов. Глюкоза, приносимая из кишечника по воротной вене, в печени превращается в гликоген, являющийся основным запасом глюкозы. Гликоген служит основным углеводным депо организма. Гликогенный гликолиз печени обеспечивает тем же путем работу ферментов и регулирует клеточный иерархический механизм в организме — адреналином, инсулином, глюкагоном. В случае повышенной потребности организма в сахаре, например во время усиленной мышечной работы или при голодании, гликоген под действием фермента фосфорилазы превращается в глюкозу и поступает в кровь. Таким образом, печень регулирует постоянство сахара в крови и нормальное обеспечение ею органов и тканей.

В печени происходит окисление жирных кислот, из которых синтезируются жиры, свойственные для данного вида животного. Под действием фермента липаза жиры расщепляются на жирные кислоты и глицерин. Дальнейшая судьба глицерина зависит от судьбы глюкозы. Это превращение начинается с участием АТФ и кончается расщеплением до конечных продуктов окисления до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ . Иногда при необходимости печень может синтезировать гликоген из молочных кислот. Это еще раз подтверждает связь между обменом жиров и углеводов.

Распад жиров идет в печени вот следующим образом. Под дейст-

вием различных ферментов и при участии  $\text{AcyP}$  и  $\text{KCoA}$  в печени образуются липолиферменты, А, которые вместе с кровью доставляются тканям и органам, где приводят к расщеплению с выделением энергии в образующихся конечных продуктах — двуокиси углерода и воды.

Следовательно, печень выполняет функцию снабжения органов и тканей источниками энергии.

В печени осуществляется также синтез жиров и фосфатидов, которые поступают в кровь, транспортируются по всему организму. Важнейшую роль она играет и в синтезе холестерина и его эфирной. При окислении холестерина в печени образуются желчные кислоты, которые выделяются с желчью и участвуют в процессах пищеварения.

Печень принимает участие в обмене жирорастворимых витаминов, является главным депо ретинола и его провитаминна - каротина. Она способна синтезировать шпанкобальзамин.

Печень может задерживать в себе излишнюю воду и тем самым не допускать разжижения крови, она содержит запасы минеральных солей и витаминов, участвует в липидном обмене.

Печень выполняет некоторую барьерную функцию. Если в нее с кровью заносится какой-либо вид или видовой тип микробов, то они подвергаются обезвреживанию. Эту функцию выполняют звездчатые клетки, расположенные в стенках кровеносных капилляров, пронизывающих печеночные доли. Захваченная ядовитая соединения, звездчатые клетки в споре с печеночными клетками обезвреживают их. Причем по мере необходимости звездчатые клетки вытесняются из стенок капилляров и свободно передвигаясь, выполняют свою функцию. Кроме того, печень способна переходить в спящее, руды, мышьяк и другие вещества в соединительных

Изучение энергетического обмена в организме животных стало возможным после открытия основных законов сохранения материи и энергии (М. В. Ломоносов, 1748). С обменом веществ тесно связан обмен энергии, так как они составляют единый биологический процесс. Животный организм из окружающей среды с кормом получает белки, углеводы, жиры, витамины, минеральные соли, воду, кислород, а выделяет в нее конечные продукты обмена веществ. В результате биохимических реакций, происходящих в организме, образуется большое количество химической энергии, которая используется для поддержания функций жизненно важных органов и может превращаться в другие виды энергии.

Обмен веществ и энергии в организме служит интегральным показателем всех физиологических процессов. Все разнообразные формы жизнедеятельности организма животных тесно связаны с использованием энергии. Закономерности, лежащие в основе этих процессов, в совокупности называют биоэнергетикой. Основные положения термодинамики применимы и к биоэнергетическим процессам.

Живой организм представляет собой систему, в которую непрерывно поступает энергия из окружающей среды и из которой выделяется такое же ее количество. Благодаря этому в организме, как в саморегулирующейся системе, устанавливается динамическое равновесие. Различные стороны проявления жизни требуют затрат энергии, которая должна поступать извне.

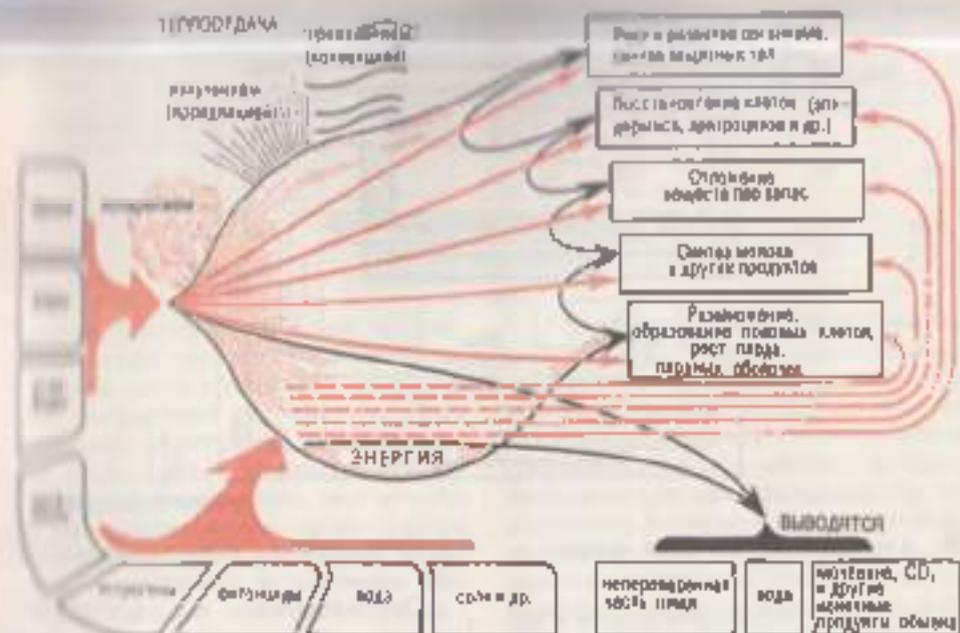
Химическая, или потенциальная, энергия питательных веществ заключена в различных ковалентных связях между атомами в молекулах. Например, в глюкозе количество этой энергии, заключенной между атомами С, Н и О, составляет около 2871,2 кДж (686 ккал на моль

(это энергия на 180 г глюкозы)). Эта энергия освобождается при сгорании  $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6H_2O + 6CO_2 + 2871,2$  кДж.

В живой клетке это огромное количество энергии освобождается не одновременно, а в ходе ступенчатого процесса, управляемого рядом каталитических ферментов, которые в конце концов превращают питательные вещества в  $CO_2$  и  $H_2O$ .

В обмене энергии важную роль играют макроэргетические соединения, в химических связях которых сосредоточено большое количество энергии. К таким соединениям относятся АТФ, АДФ, креатинфосфат и другие, при гидролизе которых освобождается значительное количество свободной энергии. В них аккумулируется потенциальная химическая энергия, заключенная в углеводах, жирах и белках при их распаде в клетках живого организма. При окислении одной граммолекулы глюкозы в анаэробных условиях образуются две моля АТФ, а в аэробных условиях — 38 (в 19 раз больше).

Необходимая энергия черпается из макроэргетических связей АТФ, и поэтому именно АТФ принимает участие в большинстве синтетических процессов, происходящих в организме, начиная от построения белков и до синтеза конечного продукта азотистого обмена — мочевины. Таким образом, АТФ занимает ведущее положение в энергетике организма. Запасенная в ней энергия с помощью ферментов фосфотрансфераз передается с одного процесса обмена веществ на другой, а под действием фермента аденозинтрифосфорида молекула АТФ расщепляется. Освобождающаяся при этом энергия может преобразовываться в другие виды энергии: механическую, тепловую, электрическую и т. д. В результате различных превращений все виды энергии, кроме первичного тепла, превращаются в теплоту (вторичное тепло) и выделяются из организма (рис. 38).



18 Энергия использования питательных веществ животными

В связи с тем, что АТФ постоянно разрушается, обязательным условием жизни является возобновление его запасов в организме. Такое возобновление идет в виде ресинтеза АТФ, происходящего в реакциях различного типа, важнейшая из которых — реакция экзотермического фосфорилирования.

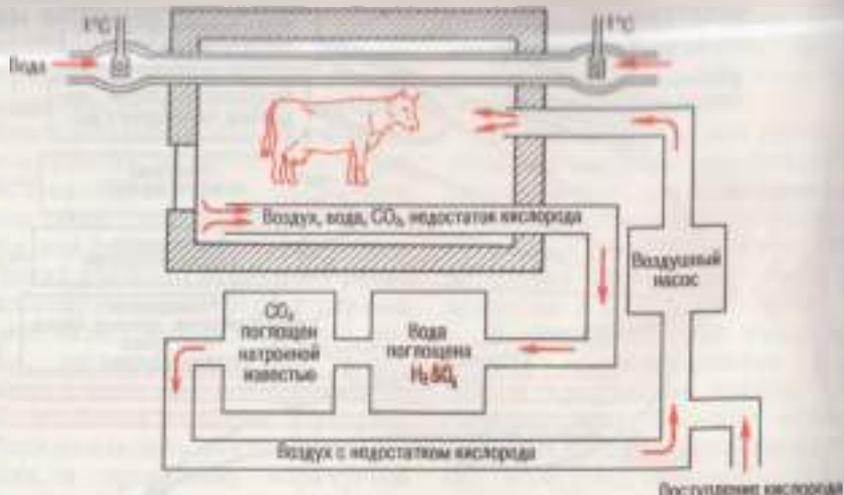
Сложность всех протекающих в клетках процессов распада питательных веществ, синтеза новых соединений и превращения энергии вызывает название *метаболической активности*.

**Методика исследования обмена энергии.** Величину потенциальной энергии в организме можно узнать по количеству питательных веществ, поступивших вместе с кормом. При сжигании пищевых веществ в организме до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  освобождается такое же количество энергии, что и при сжигании их вне организма. При определении теплоты сгорания основных пищевых веществ в калориметре получают следующие величины

(кДж/г): белки — 24,3; углеводы — 17,2; жиры — 38,9. В организме энергия жиров и углеводов используется полностью, а белков частично. Физиологическая калорийная ценность белков равна 17,2 кДж/г. Следующей целью, зная количество принятых с кормом белков, жиров и углеводов, можно подсчитать приход энергии.

Общий расход энергии в организме наиболее точно можно определить по количеству освобожденного тепла, выраженного также в кДж. Количество тепла, выделенного организмом, служит точной мерой всего энергетического расхода организма.

Энергию, заключенную в корме, называют *валовой*, а энергию корма за вычетом энергии в кале — энергией перевариваемых питательных веществ или *перевариваемой энергией*. Энергию, определяемую по разности между валовой энергией корма и потерями ее с калом, мочой, кишечными газами и др., называют физиологически полезной или обменной энергией. Последняя служит научным обоснованным критерием энергетической оценки питательности кормов.



### 39 Сканирование в камере

В процессе обмена веществ в организме постоянно происходит обмен газов. Жизненные проявления организма обуславливаются постоянным и значительным обменом вдыхаемых и выдыхаемых газов. Поэтому изучение газового обмена у животных имеет большое практическое значение для определения уровня и направления обмена веществ и энергии.

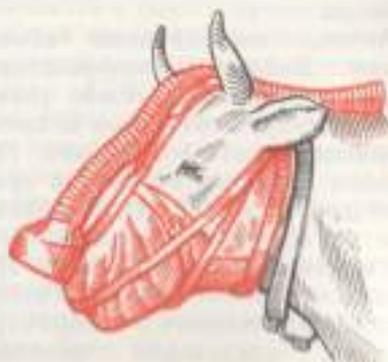
Основная задача при изучении газового обмена заключается в как можно более точном определении количества выделяемой двуокиси углерода ( $\text{CO}_2$ ) и потребленного живот-

ными кислорода ( $\text{O}_2$ ) за определенный промежуток времени.

Освобождение и расход энергии и процессы жизнедеятельности, измеряемые в калориях (калориях), могут быть измерены непосредственно — методом газного обмена. Поэтому для определения количества тепла, образующегося в организме, существуют два метода — прямой и непрямой калориметрии.

Прямая калориметрия. Это непосредственное измерение тепла, выделяемого организмом. Для этого используют специальные калориметрические камеры с теплоизолирующими стенками. Тепло, выделяемое животным, поглощается водой, которая протекает по трубке, проходящей по камере (рис. 39).

### 40 Дыхательные маски для лошадей и крупного рогатого скота



Исследуемая группа	Количество выделенных и сгоревших в 1 г вещества	Поглощено $O_2$ на 1 г вещества	Выделение $CO_2$ на 1 г вещества	Дыхательный коэффициент	Клад энергии	
					$O_2$	$CO_2$
Средняя	18,5	4,9961	4,7817	0,899	19,2	21,8
Группа	40,1	2,1192	1,4273	0,718	19,6	27,7
Группа	17,5	6,4288	4,6288	1,389	21,1	21,1

Разница температуры воды определяется двумя термометрами, показывающими сотые и тысячные доли градуса. По разнице температуры воды вычисляют количество освобожденного тепла (Дж). Метод прямой калориметрии более точен, чем косвенный вычисление тепла, но по технике ее работы и связан с большей затратой времени.

В калориметрии калориметрия наиболее широко применяется на практике. Этот метод изчерпаны объема энергии по выделению двуокиси углерода и поглощению кислорода. Используют специальные герметичные респираторные камеры. Однако они по своей конструкции очень сложны, поэтому газообмен изучают другим методом (рис. 40). Потребление одного литра кислорода или выделение одного литра двуокиси углерода сопровождается образованием определенного количества тепла, что вычисляют калорическим коэффициентом  $O_2$  или  $CO_2$  (табл. 13).

Уровень обмена вещества можно определить по дыхательному коэффициенту. Дыхательный коэффициент вычисляют объемные соотношения выделенного  $CO_2$  к поглощенному  $O_2$  за тот же промежуток времени:  $RQ = CO_2/O_2$ . При этом величина дыхательного коэффициента при окислении белков, жиров и углеводов различна в зависимости от того, какие вещества в организме окисляются во время измерения. Так, при окислении глюкозы дыхательный коэффициент равен 1; жиров — 0,7, белков — 0,8. Величина его зависит от многих факторов.

Газообмен служит интегральным показателем уровня окислительно-восстановительных процессов, так как дыхательный коэффициент дает возможность судить с качественной стороны, характере обмена веществ. Калорические коэффициенты  $O_2$  при окислении белков, жиров, углеводов различны, они неодинаковы и при разных дыхательных коэффициентах. По этому определенному коэффициенту будет соответствовать определенное количество тепловой энергии. Следовательно, по калорическим ценностям кислорода можно рассчитать общую теплопродукцию и организовать живянтаги (табл. 14).

**Основной обмен.** Важным показателем энергетических превращений в организме является основной обмен, характеризующий интенсивность окислительных процессов при стандартных условиях покоя.

Под *основным обменом* понимают выработку энергии в организме и соловном состоянии (натощак) и при полном мышечном покое, то есть то минимальное количество энергии, которое расходуется на функциониро-

14. Количество тепла, образующегося при выделении 1 л кислорода, при разных дыхательных коэффициентах

Дыхательный коэффициент	0,70	0,75	0,80	0,85	0,90	0,95	1,00
Дж	19,6	19,8	20,1	20,3	20,6	20,9	21,1

нание является важными систем (кровообращение, дыхание, пищеварение, деятельность щитовидной железы, внутренней и внешней секреции, центральной нервной системы и т. д.).

Энергию, затрачиваемую организмом животного для образования различных видов продукции, называют *продуктивным обменом*. Таким образом, общая энергетическая потребность организма складывается из энергии, затрачиваемой на поддержание жизнедеятельности, и энергии, необходимой для продуктивности и выполнения работы.

Основной обмен изучают методами прямой и непрямой калориметрии при определенных условиях (постоянная окружающая температура, натощак, полный мышечный покой) спустя 48 ч голодной диеты.

На уровень основного обмена влияют: порода, вид, возраст, пол, живая масса, продуктивность, физическое состояние животного, время года и ряд других внешних и внутренних факторов. Уровень энергетического обмена у разных видов животных приведен в таблице 15.

Из таблицы видно, что чем крупнее животное, тем меньше расходуется энергии на единицу массы тела. Такой способ расчета затрат энергии дает только приблизительное представление об истинном уровне энергетических потребностей. При этом энергетические затраты на 1 м<sup>2</sup> поверхности мало зависят от размеров животного.

15. Энергетический обмен у животных разных видов (по А. Д. Слюкчму)

Вид животного	Масса тела, кг	Температура, °С	
		на 1 кг массы тела	на 1 пометку
Лошадь	441	47,1	3007
Свинья	128	39,9	2112
Собака	15,2	216,7	4346
Крысик	2,3	314,1	5977
Гусь	3,5	279,2	4066
Курица	2,0	297,2	3946

Энергетические потребности разных пород животных неодинаковы и зависят также от пола и возраста. Обычно у самцов основной обмен выше, чем у самок. У растущих животных потребность в энергии больше, чем у взрослых.

Основной обмен меняется в зависимости от сезона года и в течение суток: летом и весной он выше, чем осенью и зимой, днем выше, чем ночью.

Интенсивность обмена инстинктивно регулируется в зависимости от разности между парциальным давлением кислорода (табл. 16). Горный климат оказывает многообразное влияние на организм овец.

У животных наблюдают определенные колебания основного обмена при различных физиологических состояниях: лактации, беременности, мышечной деятельности и т. д. Основной обмен у лактирующих коров на 30% выше, чем у сухих коров.

16. Повышение газоэнергетического обмена у разных пород овец при различных парциальных давлениях кислорода (по Э. К. Кожанбаеву, А. П. Гадиевой)

Порода овец	Температура, °С							
	Парциальное давление кислорода Па (метров над уровнем моря)							
	19 062 (680)		16 932 (1190)		5 332 (2800)		19 405 (741)	
	М	±	М	±	М	±	М	±
Мясошерстная якутско-караульская казахская	9,71	0,591	9,37	0,593	11,63	0,314	8,24	0,823
Казахская тонкорунная	8,03	0,625	7,40	0,431	9,25	0,025	7,49	0,942
Прекос	7,78	0,816	7,78	0,416	11,96	0,440	7,36	0,338
Казахская курдючная	9,29	0,501	8,24	0,447	11,42	0,081	6,64	0,300

На энергетический обмен в организме человека влияет прием корма, который в среднем вызывает повышение скорости обмена в организме животного в среднем на 30%. Такое увеличение скорости обмена приема корма происходит вследствие *обналичения обмена корма*. Причем сильнее действие приема белкового корма, тогда как действие углеводов и жиров менее существенно.

**Регуляция обмена энергии.** С обменом связана тесно связь обмена веществ в организме. Эта взаимосвязь обуславливается регулирующей деятельностью центральной нервной системы. Ведущая роль в регуляции обмена энергии принадлежит передним полушариям. Кроме того в этом принимают участие центры промежуточной ириной системы, расположенные и промежуточном мозге. Большое значение в регуляции уровня энергетического обмена имеют рефлексы, возникающие при раздражении различных интeро- и экстерорецепторов. На интенсивность энергетического обмена оказывает влияние водопитание.

Важную функцию в регуляции энергетического обмена играют гормоны. Их железы внутренней секреции оказывают влияние на обмен энергии, наиболее изучены гипофиз, щитовидная, поджелудочная железы и надпочечники.

## ТЕПЛООБМЕН И РЕГУЛЯЦИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА

Постоянство температуры тела животного — необходимое условие для обмена веществ и воздушный фактор, обеспечивающий нормальный уровень тканевых процессов в целом организме. В то же время уровень обмена веществ и энергии определяет постоянство температуры животного. Тепловой баланс находится в прямой зависимости от равновесия между продукцией энергии, образующейся в результате жизнедеятельности организма, и отдачи ее

в окружающую среду. Поддержание термического гомеостаза в организме животных осуществляется благодаря деятельности сложного физиологического механизма, регулирующего теплопродукцию и теплоотдачу. Теплопродукция — процесс химический, а теплоотдача — физический.

По температуре тела животных делят на две большие группы. К одной принадлежат так называемые *пойхлотермные* (холоднокровные) животные. Температура их тела постоянно изменяется вслед за колебаниями температуры внешней среды. К ним относятся рептилии, земноводные, насекомые и некоторые другие.

Другую группу составляют *гомеотермные* (теплокровные) животные — птицы и млекопитающие. Они способны поддерживать стабильную температуру внутренних частей тела на определенном уровне. Такое постоянство температуры тела называют *изотермией*.

Для каждого вида гомеотермного животного характерна определенная температурная граница (табл. 17).

Низкая температура тела вызывает в организме ряд очень важных физиологических изменений. Самой существенной из них — это уменьшенные потребности в кислороде. Длинным обитательством пользуются хирурги при труднейших операциях на сердце, мозге и других жизненно важных органах в условиях, приближающихся к искусственной аэмии (гипернатрия).

17. Температура тела у различных животных

Вид животного	Температура	Вид животных	Температура
Лошадь	37,5—38,5	Семья	38,0—40,0
Корова	37,5—39,0	Курица	40,5—42,0
Бык	37,0—38,5	Индюк	40,0—41,5
Олень	39,0—38,5	Зяблик	41,0—43,0
Верблюд	37,5—38,5	Гусь	40,0—41,0
Овца	38,5—40,0	Кролик	38,5—39,5
Коза	38,5—40,0	Собака	37,5—39,5

Если температура тела у разных видов животных относительно постоянна, то температура поверхности тела (кожи) подвержена значительным колебаниям. Это зависит как от величины нагревания кожи притекающей кровью, так и от охлаждения ее окружающей средой. Поэтому у пранктов теплокровных животных делят на две части: внутреннюю, или сердцевину (внутренние органы, скелетная мускулатура), и поверхностную оболочку тела (кожа, конечности).

Примерно 50-60% химической энергии корма, освобождаемой в организме, переходит в химические связи особых органических соединений — макроэргив. Остальная энергия в процессе этих превращений выделяется в виде тепла, которое рассеивается в тканях и нагревает их. Температурный гомеостаз в основном поддерживается за счет сердцевины тела. Поддержание температуры тела животного, с одной стороны, осуществляется химической, с другой — физической терморегуляцией.

**Химическая терморегуляция.** Под химической терморегуляцией понимают совокупность физиологических процессов, обеспечивающих обмен веществ и образование тепла в организме животных при воздействии различных температур и других факторов внешней среды. Она является сложным рефлекторным актом, имеющим довольно устойчивый видовой признак, характеризующий отношение разных животных к условиям внешней среды.

Как известно, тепло образуется при окислительных процессах в митохондриях клеток. Мышцы и железы, составляя большую часть живых тканей, служат основными участками теплопродукции. Более 80% тепла организма образуется в скелетных мышцах во время работы. Второе место по выработке тепла занимает печень. Поэтому ведущую роль в осуществлении ламинетской терморегуля-

ции принадлежат скелетным мышцам и печени.

На обмен веществ и энергии влияет температура окружающей среды. При понижении внешней температуры обмен веществ замедляется, а наоборот, при повышении — повышается, чтобы не допустить перегревания организма. Температуры среды, при которой теплоудерживающие механизмы не могут больше поддерживать постоянную температуру тела и теплопродукция должна возрастать, называют *критической*. При чем для разных видов животных эта температура различна.

Среди сельскохозяйственных животных крупной рогатой скот и овцы имеют самую низкую критическую температуру и поэтому могут лучше противостоять холоду. У улитанного скота она ниже, чем у тулитанного, поэтому первая лучше переживает высокие внешние температуры.

**Физическая терморегуляция.** Под физической терморегуляцией понимают совокупность физиологических процессов, регулирующих отдалу тепла из организма и тем самым обеспечивающих устойчивость температуры тела животного.

Организм выводит тепловую энергию следующими способами: 1) радиацией и конвекцией, 2) с испарившейся водой через кожу и дыхательные пути, 3) с калом и мочой.

Первые два способа более важны для выведения тепла по сравнению с третьим. Эффективность данных способов во многом зависит от достаточности запаса воды в организме. Количество тепла, потерянного телом при испарении 1 г воды, составляет примерно 2,4 кДж.

Кожа играет важную роль в терморегуляции, так как около 60% общей потери тепла при испарении происходит через нее. Этому способствуют потовые железы. Хирини развиты потовые железы у лошадей, крупного рогатого скота и овец. В зависимости от уровня климатической тер-

регуляции, влияющим мышечной массы и температура окружающей среды выделяется различное количество тепла. У собак из-за слабого развития потовых желез вода испаряется в основном через дыхательные пути.

Важнейшим совместно действующим механизмом, регулирующих интенсивность обмена веществ и энергии (гормональная терморегуляция), и механизмами, регулирующих кровоснабжение кожи и пототделение, то есть теплоотдачу (физический терморегулятор), температура тела животного всегда находится на постоянном уровне, но имеет суточную ритмику. Обычно она обычно ниже, чем вечером (покриканный ритм).

**Регуляция температуры тела.** Основной центр, регулирующий температуру тела животного, — это гипоталамус. В его передней части располагается центр теплоотдачи, а в задней — центр теплообразования. Взаимодействуя постоянно в коже тепловых и холодовых рецепторов сигналы об изменении температуры поступают в центр терморегуляции, который передает соответствующие импульсы вегетативным, дыхательным, двигательным и другим центрам, участвующим в терморегуляции. Центральная механизм терморегуляции приводится в действие двумя путями. Первым выделяется температурой циркулирующей крови, омывающей гипоталамус. В зависимости от ее температуры возбуждается соответствующий центр, влияющий на теплопродукцию или теплоотдачу. Вто-

рой путь — рефлекторный и условно-рефлекторный.

В осуществлении условно-рефлекторных механизмов, поддерживающих постоянство температуры тела, прямое влияние имеет кора больших полушарий, координирующая функцию гипоталамуса, гипофиза и других желез внутренней секреции: надпочечников, щитовидной железы. Таким образом, регуляция температуры тела животных осуществляется подкорковыми центрами под общим регулирующим влиянием коры больших полушарий головного мозга.

Прощесть терморегуляции у разных животных имеет свои специфичность. Поэтому у них различная степень приспособленности к условиям внешней среды.

## Контрольные вопросы

1. Методы изучения обмена веществ.
2. Физиологические значения белка и углеводов как аминокислот для организма животных.
3. Энергетические и структурное значение жира.
4. Значение углеводов для организма животных.
5. Роль печени в промежуточном обмене белков, жиров и углеводов.
6. Взаимосвязь обмена белков, жиров и углеводов.
7. Роль воды и жирорастворимых витаминов и избыток веществ и энергии.
8. Физиологические значения макро- и микроэлементов для организма животных.
9. Основной и дополнительный обмен и их роль в терморегуляции.
10. Газообмен и как показатель энергетического обмена.
11. Температура тела у сельскохозяйственных животных и ее суточные колебания.
12. Химическая и физическая терморегуляция.

Время года также оказывает влияние на деятельность почек: при высокой температуре окружающей среды мочеобразование уменьшается, при низкой — увеличивается. В среднем за сутки выделяется мочи: у лошадей — 2—2,5 л, у крупного рогатого скота — 6—12, у овец — 1—1,5, у свиней — 2—4, у собак — 0,5—1 л.

**Физико-химические свойства мочи.** Состав мочи изменяется в зависимости от состава корма, количества принятой жидкости, состояния животного (покой, работа, голод, сытое состояние и т. д.).

Моча большинства животных прозрачная, жидкая, желтого цвета за счет пигментов уробилина, уробилина и пигментов растительных кормов. Цвет мочи зависит также от ее количества и концентрации. При усиленном образовании мочи она приобретает светло-желтый цвет, при усиленном — моча интенсивно-желтая (концентрированная). У сельскохозяйственных моча мутная, слизистая, темновато-желтого цвета вследствие присутствия в ней мелких кристаллов уголекислого кальция во взвешенном состоянии. Мукополимерное вещество мочи придает ей слизистый характер.

Плотность мочи колеблется от 1,018 до 1,040 в зависимости от количества потребляемой в организм животного жидкости: увеличение ее приводит к снижению плотности мочи и наоборот.

Осмотическое давление мочи достигает 23—30 мм рт. ст. и подвержено сильным колебаниям, так как организм выводит избытки осмотически активных веществ главным образом через почки.

**Реакция мочи.** При поедании животными корма, богатого белками, реакция мочи становится кислой, растительные же корма содержат много оснований, что вызывает смещение pH мочи в щелочную сторону, а в результате ее становится нейтральной или даже щелочной. Таким об-

разом, реакция мочи обусловлена характером корма. Моча у травоядных животных преимущественно щелочная, pH мочи лошади составляет 8,7—7,1, крупного рогатого скота — 8,1, а жвачных — 5,7—7,0. У плотоядных pH смещен в кислую сторону (5,7), а с возрастом постепенно переходит в щелочную.

Реакция мочи зависит от количества кислот или щелочных продуктов обмена. Во время физической работы в мышцах образуется много двуокиси углерода, а также молочной и фосфорной кислот, которые, попадая в кровь, удаляются почками с мочой из организма. В результате этого реакция мочи становится кислой.

**Химический состав мочи.** В моче сельскохозяйственных животных содержится около 96 % воды и 4 % сухого вещества. В состав сухого остатка входят самые разнообразные вещества как органического, так и неорганического происхождения — минеральные соли. Среди органических веществ мочи главное место занимают азотистые соединения (мочевина, мочевая кислота), пуриновые основания (аденин, гуанин, ксантин, гипоксантин), креатин, гуанидин, кислота, обезвреженное в почках продуктам гниения белков (индикан, фенол, скатол, крезол), пигменты (урокром, уробилин). У млекопитающих основной продуктом белкового распада составляет мочевина (40 % всего азота мочи), а у птиц — мочевая кислота.

Неорганические соли мочи очень разнообразны: хлористый натрий, соли калия, сернистые и фосфорные кислоты соли. В моче могут быть пигменты растительной мочи, лекарственные вещества и др.

В моче здоровых животных нет белков, так как они не проходят через стенки капилляров. Однако сильное физическое напряжение может способствовать повреждению барьера в мочевых капиллярах. Наличие белка в моче может быть следствием или симптомом

кого прилипла в почку, или зато-  
литическое изменение проницае-  
мости стенок капилляров. Присут-  
ствие белка в моче указывает на *гло-  
мерулорит*, содержание в моче кро-  
ви — *гематурия*. При некоторых  
заболеваниях и глистных инвазиях  
в моче обнаруживаются гемогло-  
бин — *гематурия*.

Моча состоит из тех же элемен-  
тов, что и плазма, однако между ни-  
ми имеется различия (табл. 18).  
Так, в плазме содержатся белки (6—  
8 %) и сахар (глюкоза — 0,1—  
0,16 %, а у птиц доходит до 0,22 %).  
В моче их нет. Мочевину в плазме  
крови находят в очень малых про-  
центах (не более 0,05 %), а в моче  
до 4 %. Плазма и моча отличаются  
также по своим свойствам. Осмоти-  
ческое давление плазмы крови —  
величина относительно постоянная  
и равна 7—8 Па. В моче происходят  
резкие колебания осмотического дав-  
ления, и оно может достигать боль-  
шой величины (до 23—30 Па). Плаз-  
ма всегда имеет постоянную слабо-  
щелочную реакцию, ее рН 7,36—  
7,40. Реакция мочи очень изменчива,  
рН мочи может снижаться до 5—  
6,7 и повышаться до 8.

**Механизм мочеобразования.** В на-  
стоящее время процесс мочеобразо-  
вания рассматривают с точки зрения  
фильтрационной-реабсорбционной те-

рии, созданный на основании работ  
ряда ученых (Соберанский, Ри-  
чард, Кешин и др.). Мочеобразо-  
вание протекает в две фазы. Первая  
фаза — фильтрационная. Различия  
в степени отделенных частей неф-  
рона дают право предполагать, что  
каждая из них выполняет свою функ-  
цию. В капсуле Шумлянского-  
Боумана разветвляется большое ко-  
личество петель капилляров маль-  
пиглева клубочка. Кровь в них про-  
текает под очень высоким давлением  
170—90 мм рт. ст. и притом с не-  
которым замедлением. Эндотелий ка-  
пилляров и прилегающая к нему  
стенка капсулы функционирует как пер-  
вичная, функционирующая как фильтр,  
принимаяющая из крови одни ве-  
щества и задерживающая другие.  
В результате плазма, лишаясь кри-  
вляных клеток и белков, проходит со  
всеми остальными растворенными  
в ней веществами в капсулу Шум-  
лянского-Боумана, образуя *пер-  
вичную (пробирочную) мочу*. Жид-  
кость, заполняющая капсулу, по  
составу является истинным филь-  
тратом крови. Концентрация всех  
веществ жидкости соответствует их  
концентрации в плазме крови. В филь-  
trate нет лишь белков.

Обратное действие на фильтра-  
цию в определенной степени оказы-  
вает гидростатическое давление, служа-  
щее силой, притягивающей воду из  
капсулы Шумлянского-Боумана в  
кровь. Величина гидростатического да-  
вления плазмы здоровых животных  
невелика, составляет всего лишь  
50 мм рт. ст., поэтому фильтрация  
первичной мочи осуществляется бес-  
препятственно. Если же артериаль-  
ное давление падает до 40—50 мм,  
давление в капиллярах клубочка  
резко снижается, достигая величины  
онкотического давления плазмы, что  
влечет за собой прекращение обра-  
зования первичной мочи. Следова-  
тельно, все, что попадает в органе-  
лизме кровяное давление, сопровождается  
увеличением гидростатического да-  
вления, создающего гидростатическое да-

18. Состав мочи

Вещество	Количество		По сколько раз данного вещества больше в моче, чем в плазме
	Плазма, %	Моча, %	
Вода	91—93	90—95	Однократно
Белки	7—8	—	—
Сахар	0,1	—	—
Мочевина	0,05	2,0	40
Мочевая кислота	0,002	0,05	25
Na	0,32	0,35	Однократно
K	0,02	0,15	7
Mg	0,001	0,04	40
Ca	0,0025	0,006	2,4
Cl	0,37	0,1	1,6
PO <sub>4</sub>	0,009	0,27	30
SO <sub>4</sub>	0,002	0,18	90

ления выводит ее. Фильтрация в клубочках зависит также от ширины просвета приносящего и отходящего сосудов. При сужении отходящих сосудов лочек клубочковая фильтрация увеличивается, поскольку ток крови в капиллярах клубочка и в приносящем сосуде замедляется, что, в свою очередь, ведет к повышению кровяного давления, стимулирующего ультрафильтрацию плазмы в капсулу клубочка.

Вторая фаза — реабсорбционная фаза обратного всасывания. Ультрафильтрат капсулы после прохождения системы почечных канальцев, эпителий которых обладает более сложной структурой, резко изменяется. Эта жидкость получила название *конечной (дефинитивной) мочи*. Реакция ее у плотоядных — кислая, у травоядных — щелочная. В конечной моче отсутствуют сахар, аминокислоты, продуктов азотистого обмена содержится в десятки раз больше, чем в первичной моче. Например, мочевины больше в 70 раз, сульфатов — в 90 раз и т. д. По разности концентраций некоторых веществ в первичной и конечной моче можно определить, какие количества воды всосались обратно в кровь. Расчет удобно производить по сульфатам, поскольку они не всасываются обратно. В конечной моче в 90 раз сульфатов больше  $40,18 : 0,002 = 90$ , чем в первичной. Для образования одного литра мочи с концентрацией сульфатов 0,18% необходимо, чтобы через канальцы почек прошло 90 л первичной мочи. У некоторых животных (овца, собака) суточное количество мочи в среднем составляет 1,5 л. Для ее образования за сутки через клубочки должно профильтроваться 100 л жидкости и всосаться обратно 98,5 л.

В канальцах всасывается большое количество воды и солей, но, несмотря на это, моча в извитых канальцах остается изотоничной кровяной. Такая изотоничность сохраняется до петли Генле, где имеется особый

механизм — поперечно протянутая система. Оба колена петли Генле — нисходящее и восходящее — облекают разный проток воды с солями. Эпителий нисходящего колена пропускает воду, но не пропускает ионы натрия. Эпителий же восходящего отдела реабсорбирует ионы натрия и не пропускает воду из просвета канальцев в тугую жакокость.

Эпителий извитых канальцев активно участвует в процессе обратного всасывания, избирательно вода полностью или частично, а также вещества и удерживая другие. Так, глюкоза полностью поступает в кровь уже в первом извитом звене почечных канальцев, если ее количество в плазме не превышает 170—200 мг%. Почти полностью всасываются натрий, калий, хлориды. Например, натрия в 83 л первичной мочи содержится 270 г, обратно всасывается 260,5 г и в 1 л готовой мочи содержится только 3,5 г. Хлоридов в первичной моче 333 г, обратно всасывается 327 г и в моче присутствует 6 г. Гликози, хлориды, бикарбонаты — это пороговые вещества, так как они хорошо всасываются. Вещества, не всасывающиеся из почечных канальцев, называются беспороговыми. К ним относятся креатинин, инсулин, сульфаты. Конечные продукты обмена белков — мочевины, мочевая кислота, аммиак — реабсорбируются в незначительных количествах. Нисходящие вещества и плохо всасывающиеся вещества служат мочегонными, так как удерживают воду, уменьшая тем самым ее всасывание в канальцах.

Обратное всасывание есть результат напряженной работы эпителия почечных канальцев, направленной против осмотического давления соприкасающейся с ним жидкостью. Это подтверждается тем, что почки — это самый большой потребитель кислорода в организме млекопитающих и некоторых животных. При выведении мочегонных

ности, когда работа почек резко усиливает потребление ими кислорода, увеличивается в 3—5 раз.

Одновременно с фильтрацией в почках в обратном направлении в канальцах клеток происходит процесс расщепления и синтеза. Для животного типичен характерно, например, образование из гиппуровой кислоты аз бензойной кислоты и глиоксила, приносящих кровью. Основное много гиппуровой кислоты в мочу травоядных животных, так как растительные корма богаты бензойной кислотой. В паренхиме почек происходит синтез мочевины, который происходит в процессе дезаминирования аминокислот к главным образом  $\text{NH}_2$ -группы, отщепляющейся в закислении. Почки способны отщеплять аммиак от мочевины. В почках образуются также креатинин и выделяются фосфаты от органических соединений, содержащих фосфор.

Роль почек в регуляции постоянства внутренней среды. Благодаря деятельности почек организм освобождается от избытка воды и солей. При потреблении больших количества воды и особенно при их травенопозном состоянии (тидремии) она переносит в кожу и мышцы вплоть до образования отеков, затем вода начинает удаляться почками из организма. Усиление мочеобразования, приводящее к возрастанию выведения из организма избытка воды и солей, называют *диурезом разведения*. Диурез может измениться в зависимости от различных факторов: повышения артериального давления вследствие возбуждения прессорецепторов сосудистых рефлексогенных зон и изменения уровня образования антидиуретического гормона гипофиза.

Избыточное количество воды и солей, вызывая раздражение осморорецепторов, находящихся в промежуточном мозге (супраоптическое ядро гипоталамуса) и в сонной артерии, а также в сосудах почек, печени, селезенки, поджелудочной железы,

вызывает осмотическое давление крови. Освобождение организма от избытка солей происходит при усилении образования антидиуретического гормона гипофиза. Этот гормон способствует обратному всасыванию воды из мочи в собирательных трубочках в кроль, в результате чего выделяется концентрированная моча.

Если содержание антидиуретического гормона в крови понижается, то обратное всасывание воды в кроль уменьшается, в результате чего выделяется большое количество мочи (*полиурия*). Таким образом организм освобождается от излишних количеств воды и солей, что способствует поддержанию относительного постоянства осмотического давления.

Вместе с мочой из организма удаляются кислые продукты обмена. Реакция мочи менее постоянна, чем крови. Постоянство реакции мочи сохраняется благодаря активной деятельности почечных канальцев, где происходит всасывание из первичной мочи в кровь большого количества двууглекислого натрия и выделяемая моча содержит больше кислых фосфатов.

При снижении резервной щелочности крови (*ацидозе*) почки выделяют кислую мочу, содержащую  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ , а при алкалозе, то есть повышении резервной щелочности, выделяют более щелочную мочу, содержащую  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  или  $\text{Na}_2\text{HCO}_3$ . Реакция крови поддерживается также благодаря синтезу мочевины в почке. Аммиак связывает кислые продукты, выделяемые с мочой, образуя аммонийные соли, замещая натрий и калий. Благодаря специфической деятельности эпителия извитых канальцев почек происходит избирательная реабсорбция натрия, калия, кальция, фосфора, хлора, за счет чего регулируется их количественное соотношение в организме.

Кроме того, почки участвуют в обмене белков, углеводов и липидов. В почечных клубочках фильтруются

никополимеризирные белки, пептиды, которые, представляя до аминкидаты, через базальную плазматическую мембрану переходят во внеклеточную жидкость и кровь. В почках происходит образование глюкозы — глюконеогенез. Свободные жирные кислоты включаются в состав триацилглицерина и фосфолипидов и в виде этих соединений поступают в кровь.

## РЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИИ ПОЧЕК

Почки иннервируются как симпатическими, так и парасимпатическими нервами, нервы проходят в стволе брюшного нерва, оторые заканчиваясь на блуждающем нерве. Нервные волокна обнаружены не только в стенках сосудов почки, но и в эпителиальных клетках, выстилающих почечные каналы.

При возбуждении блуждающего нерва усиливается отделение воды и уменьшается количество азотистых продуктов. Раздражение ветвей малого брюшного нерва (симпатических ветвей) вызывает уменьшение количества выделенной мочи и повышение содержания хлористого натрия.

Вегетативная нервная система может изменить работу почек в результате сужения или расширения их сосудов, что приводит к изменению кровяного давления, а также вследствие влияния на деятельность почечного эпителия.

Деятельность почек регулируется разными отделами центральной нервной системы.

Опыты с уколами в дно четвертого желудочка продолговатого мозга и особенно в области бугра промежуточного мозга сопровождаются резким усилением мочеобразования. При наложении животным сильных болевых раздражений отделение мочи резко уменьшается (болевая анурия). Это связано с тем, что при болевых раздражениях происходит возбуждение симпатического

отдела, от которого поступают в надпочечники адреналин и стимулируют выделение антидиуретического гормона, который увеличивает диурез. Данный гормон способен повышать проницаемость стенок собирательных трубок почки, вследствие чего вода выходит из мочи и увеличивает жидкого слоя почки и в крови существует мнение, что антидиуретический гормон влияет на проницаемость с помощью фермента гиалуронидаза, образующийся в эпителиальных собирательных трубках. Гетероаскорбиновая кислота — это антибиторин гиалуронидазы, она подавляет действие антидиуретического гормона, резко увеличивает выделение воды с мочой.

На деятельность почек оказывает влияние адреналин (гормон мозгового слоя надпочечников). Он суживает артерии отводящих артериальных сосудов в том смысле увеличивает фильтрационное давление в клубочках. В больших дозах адреналин прерывает диурез. Доктрина о участии внешнего отдела вегетативной нервной системы в регуляции почечных функций была доказана К. М. Бьюкином на собаках с fistulой мочеочечника. Указано следующее образование. Собаке с fistulой мочеочечника вводили воду в желудок или в прямую кишку, что вызывало усиление диуреза. В опытах на 1—3 дня до введения животному воды включали или не включали в историю, не имеющий к моче образованию никакого раздражителя (стук метронома, звучание колокольчика). После ряда опытов — стук метронома и введение воды почка начинала усиленно вырабатывать мочу только на один или дифференциальный (условный) раздражитель.

Методом условных рефлексов можно выработать и торможение мочеотделения. Например, сонное болевое раздражение с зажиганием спичек животного, можно добиться такого подожжения, когда мочеобразо-

Почка будет моментально приסתать, а выведется только при наддифференциальной детоксикации.

Иногда в поведении животного можно заметить, что нарушение мочеиспускания в чаше не выливается для животного. Через 1—2 дня различия в поведении детервированных и нормальных животных не наблюдаются, если животное содержится в обычных условиях. Исходя из этих наблюдений, можно предположить, что почка млекопитающего способна функционировать и без участия первой спиналки. Такие же явления можно наблюдать, работая с почкой, трансплантационной под кожу в области шеи. Чтобы осуществить эту операцию у животного вырезают почку в области и спиналки и с соответствующими спиналками шеи почечную паренхиму спиналки с сонной, почечную мочу — с артерией, конец мочеточника выводят и прижимают на кожу. Как только инкубационная кровь образована, почка начинает функционировать и через мочеточник наружу выводит мочу. Когда почка прижата к шее, повторной операцией удаляют у животного вторую почку. Собака с пересаженной почкой при соответствующем хорошем уходе живет месяцев и даже годы. Однако если у собаки денервированная или пересаженная почка не работает, но если резко нарушаются условия жизни такого животного, то почка все же может в нем прижиться. Например, охлаждение животного, у которого одна почка денервирована, сопровождается длительной полиурией этой почки, тогда как денервированная экскретировать нормально, иногда даже мочи выделяется несколько меньше обычной.

В регуляции функции почек принимают участие и гуморальные системы. Так, мочевина, пуриновые вещества, хлориды натрия, другие соли и азотсодержащие вещества, выходящиеся в кровь, служат специфическими раздражителями почечной спиналки. При искусственном

выведении этих веществ в кровь животного выделением мочи увеличивается. Канальцевый эпителий сильно чувствителен к изменению концентрации некоторых электролитов крови: избыток кальция в крови ведет к понижению способности канальцев реабсорбировать сахар, и тогда он выводится в мочу.

Деятельность почек изменяется и под влиянием гормонов. Особенно сильно угнетающее действие оказывает антидиуретический гормон задней доли гипофиза. Аналогично влияет на почку и гормон щитовидной железы тироксин, введение адреналина, суживающего сосуды почки. Также стимулируется снижением интенсивности мочеобразования.

## ВЫВЕДЕНИЕ МОЧИ

Почки работают непрерывно, моча же из организма выводится периодически. Моча из канальцев собирается в чашечках лоханок. При наполнении их стенки сокращаются и моча поступает в мочеточники. В результате перистальтических сокращений мочеточничков (1—5 в 1 мин) моча со скоростью 2—3 см/с продвигается по ним и поступает в мочевой пузырь. В месте выхода мочепускающего канала из мочевого пузыря расположен внутренний сфинктер, а несколько ниже его — второй сфинктер. Во время наполнения пузыря мочой сфинктеры сжаты, при мочеиспускании они расслабляются, мышцы мочевого пузыря сильно сокращаются, что обеспечивает его опорожнение. Мочеиспускание акт рефлекторный.

Мочевой пузырь, сфинктер мочеиспускательного канала иннервируются симпатическими и парасимпатическими нервами. Симпатические волокна выходят из заднего брюшечного узла. При возбуждении симпатических нервов стенки мочевого пузыря расслабляются, а оба сфинктера в этот момент остаются сокращенными, и моча не может быть

выведен. Таким образом, возбуждение симпатического нерва обеспечивает наполнение мочевого пузыря мочой.

Затовый нерв — парасимпатический; сфинктеру мочеиспускательного канала иннервируется двигательным нервом — ветвью срамного нерва. При возбуждении парасимпатических нервов мышцы стенки мочевого пузыря сокращаются, а сфинктер расслабляется, и моча выводится из пузыря.

Повышение внутриполостного давления в мочевом пузыре сопровождается растяжением его стенок. Это вызывает раздражение рецепторного аппарата нервных окончаний в стенке пузыря, особенно в месте перехода мочевого пузыря в мочеиспускательный канал. В результате этого раздражение по центростремительным нервам передается в центр мочеиспускания, находящийся в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга. Из центра по эфферентным парасимпатическим нервам поступает ответная реакция, происходит возбуждение мышц мочевого пузыря, их сокращение, и совершается акт мочеиспускания.

У птиц моча попадает в клоаку, куда выделяется и кал, мочевой пузырь у них отсутствует. Поэтому чи-

стую мочу можно получить только путем переварки мочеточников перед их выделением в клоаку и выделением их наружу. Из поступившей в клоаку мочи бывает жидкой, зато она смешивается с калом и превращается в полужидкую хлопьевидную массу. У гусей можно собрать до 2 л а у кур до 1 л мочи.

Реакция мочи у птиц разная и зависит от количества и качества потребляемого корма: при голодании она имеет щелочную реакцию, после кормления — кислую. В отличие от млекопитающих в моче птиц много мочевой кислоты; до 70 % общего азота выделяется в виде мочевой кислоты. Из азотистых веществ в моче птиц имеются мочевины, аммиак, гуанин, хреатин, аминокислоты, причем количество мочевины незначительно. Из неорганических веществ в моче птиц содержатся соли кальция, магния (следы), калия, натрия, фосфора, хлора. Сера содержится в основном в виде сульфатов и небольшое количество в виде парных серных кислот.

### Контрольные вопросы

1. Теория образования мочи
2. Состав и свойства мочи.
3. Регуляция деятельности почек
4. Выделительная функция печени

# ФИЗИОЛОГИЯ КОЖИ

Кожа выполняет ряд важных функций. Являясь внешним покровом всего тела животного, она предохраняет глуболежащие ткани от внешних неблагоприятных воздействий. Через здоровую, неповрежденную кожу не могут проникнуть микроорганизмы. Она служит одним из главных регуляторов внутренней температуры тела. Кроме того, кожа играет важную роль как выделительный орган, и, наконец, через нее в результате дыхания происходит выделение углекислоты, водяных паров.

За счет большого числа кровеносных сосудов в коже обеспечивается не только ее нормальное питание, но и депоирование крови. При расширении капилляров она вмещает свыше 10 % крови. Кожа — это «депо» воды и солей. В ней очень много различных экстерорецепторов, что позволяет отнести ее к важнейшим органам чувств.

Кожа плотна и эластична. Плотность ее определяется наличием в ней соединительнотканых пучков, расположенных в определенном порядке, а эластичность создается благодаря эластичным волокнам. Толщина кожи и ее масса зависят от вида, породы, возраста, продуктивности, а также от кормления и содержания животного. Так, у овцы с высокой шерстной продуктивностью (тонкорунная) кожа более тонкая, чем у мясошерстной и мясных пород. Мас-

са кожи у крупного рогатого скота составляет 7 % от массы тела, у овец — 5—7,3 %.

**Секреторная функция кожи.** Она включает образование и отделение пота, кожного сала.

**Отделение пота.** Пот — это продукт секреции потовых желез, расположенных в подкожной соединительнотканной клетчатке. Потовые железы относятся к трубчатым железам, они имеют форму клубочков. Их длинные выводные протоки открываются на поверхности кожи в так называемых потовых порах или в волосяных сумках. Потовые железы у лошадей и овец распределены по всему телу, у коров и свиней сосредоточены главным образом в области головы, и у них они не обладают такой секреторной активностью, как у лошади. Количество потовых желез у лошади большое (около 1500 на 1 см<sup>2</sup> поверхности), потеет она почти всей поверхностью тела, не потеет только крут. У крупного рогатого скота потовых желез гораздо больше (2500 и выше на 1 см<sup>2</sup>). В тех участках тела, где происходит трение, сосредоточено больше потовых желез. У хищных животных потовые железы отсутствуют, очень мало их у грызунов, а у плотоядных они находятся только на подушечках пальцев. Потовые железы участвуют в удалении из организма продуктов азотистого обмена, способствуют регуляции выделения тепла.

...своем великом значении: кожа в процессах теплообмена. С поверхности кожи постоянно испаряется вода. Потеря ее через кожу происходит незаметно, при незначительном потоотделении, так как выделяющийся пот мгновенно испаряется и кожа остается сухой. Такую форму потери воды с кожи называют *неощутимой перспирацией*. При значительных размерах потоотделения, то есть при наличии капель пота на поверхности кожи, происходит *ощутимая перспирация*.

Механизм кожной перспирации весьма сложен, и обусловлен он не только процессами секреции пота, но и сложностью гистоструктуры а также состоянием гидратации и кровоснабжения эпидермиса. Межклеточные щели эпидермиса заполнены густою вязкой жидкостью, выходящей из капилляров кожи. По мере приближения к поверхности кожи содержание воды в эпидермисе понижается, что связано с уменьшением межклеточных щелей. В целом в результате ощутимой и неощутимой перспирации воды испаряется в сутки вдвое больше, чем путем респираторной перспирации (легкими).

Относительно постоянная температура тела поддерживается вследствие того, что кожа способна сохранять тепло в организме и отдавать его в окружающую среду. Соединительнотканый слой кожи благодаря своей гидрофильности регулирует теплопотери организма; при этом теплопроводность данного слоя тем выше, чем больше он содержит воды, так как вода имеет большую теплопроводность, чем соединительная ткань. В результате этого чем суше слой, тем ниже и его теплопроводность. Сохранению тепла способствует наличие подкожного жирового слоя, который плохо проводит тепло.

У животных с ограниченным количеством потовых желез (свинья, кошка, собака) теплоотдача происходит главным образом через дыха-

тельные пути у лошадей и животных в жаркие периоды пассивным путем кожей.

Пот — воднистый секрет с плотностью 1,005—1,021; реакция pH пота альбодельная (рН 6,7—6,8) по на поверхности кожи, смешиваясь с секретом сальных желез, становится кислой. Пот солянистый и содержит в нем хлориды натрия (0,3—0,5%), в незначительных количествах имеются фосфаты, сульфаты и другие хлориды. В состав органических веществ пота входят белки, мочевина, мочевая кислота, креатинин, аммиак, ДЖК, пигменты, витамин.

Пот лошади имеет следующий состав: плотность — 1,021; вязкость — 1,2; рефракция — 1,350; сухой остаток — 9%, общий азот — 281 мг%, белки — 0,71%; альбумина — 0,45; глобулина — 0,55; мочевины — 114%. Пот лошади красно-розово-желтого цвета, содержит много альбуминов и глобулинов, а также мочевины.

Количество выделяемого пота непостоянно и зависит от различных факторов: температуры окружающей среды, влажности воздуха, интенсивности физической работы и т. д.

Регуляция потоотделения. Секреторными органами потовых желез являются симпатические и парасимпатические нервы. Раздражителем при потоотделительном рефлексе служит температура окружающей среды. При ее повышении возбуждаются терморепрессоры кожи, затем через задние рошки спинного мозга возбуждение поступает в спинной мозг, доходит до боковых рогов, где находятся центры симпатической нервной системы. Отсюда импульсы поступают в симпатические узлы, из клеток которых отходят секреторные нервные волокна, направляющиеся к потовым железам. Наличие парасимпатической иннервации потовых желез доказано опытами Н. А. Троицкого с перерезкой блуждающего нерва на седьмой спирали у лошади, при чем

У симметричному і тривалий го-лю. Параеміпатетична іннервація спинних нервів улагоджена в зв'язку з тривалістю лаготропічних і симпатотропічних нервів. Так, наприклад, як вегетативне нервне відділене в орнізіях, намагається улагодити поведінку. В процесі життя мозок розположен центр поведінки, зв'язаний з такими центрами мозку. Вивергнуте волосне склизавку і інші волосні. Потім відбудеться тільки тоді, коли спинні нерви подразжують на рівні у Х грудних позвонків. Поведінка центри спинного мозку зв'язані з висшим вегетативним центром обміну речовин, знаходяться в проміжжочковому мозку. На поведінку впливає і кора головного мозку, зв'язана з висшим вегетативним центром обміну речовин. Поведінка центри рефлекторно, а також генерально — кровью, имеющей повышенную температуру.

Состроения кожного сала. Сальные железы альвеолярного типа располагаются в коже, обычно вблизи волос, их протоки открываются в волосяной мешок. Клетки сальных желез подвергаются жировому перерождению, отмирают в виде мертвых клеток и вытекают в волосяной проток, а затем наружу с помощью жировой или воскообразной массы (кожного сала). Кожа состоит из ненасыщенных глицеридов и эфиров холестерина. В момент выделения кожного сала представляет собой жидкость, но она очень быстро густеет. Под влиянием света тела кожного сала разлагается в образующим летучих жирных кислот со специфическим запахом. Иннервация сальных желез осуществляется симпатическими нервами.

У птиц, особенно водоплавающих, вид кожных позвонков расположено кончиком железа, секрет которого выводится наружу через крупные протоки. Видоплавающие птицы с помощью кожных выделений

заботятся о себе, смазывают ими свои перья, что предохраняет последние от пропитывания водой. Значение кожного сала многообразно. Так, уже у плода едой кожного сала представляет противочумную жидкость из иммунитета в ткани его тела, предохраняет от малярии. Кожное сало, смазывая кожу, защищает роговой слой эпидермиса от высыхания и образования трещин, благодаря чему кожа становится почти непроницаемой для воды, а волосы — мягкими и блестящими.

Смесь жира и кожного сала называют жиром, который имеет большое значение для сохранения качества шерсти у овец. Смазывает шерстинки, жиром предохраняет их от смачивания водой и другими жидкостями, а также делает их более гибкими, прочными и сокращает витки. Кроме того, он способствует склеиванию шерстинок в пучки, формируя тем самым хорошее руно. При недостаточном жирности грязь может проникнуть вглубь руна лишь на небольшую глубину (3—10 мм), что предохраняет шерсть от загрязнения пылью и другими примесями, вызывающими повреждение волокон шерсти и потерю ценных технических свойств. Количество жира зависит от породы, климата, условий кормления. Это больше у шерстных овец, чем у грубошерстных. У меринских овец количество жира составляет от 7 до 30 % к общей массе шерсти.

Цикл жирности у овец 계절ный, так как при этом снижается выход чистой шерсти, происходит «утяжеление», а это, в свою очередь, отражается на мясной продуктивности животных. При разведении той или иной породы овец селекционеры учитывают этот важный биологический фактор. Количество и качество жира можно регулировать правильным кормлением животных и надлежащим уходом за ними.

Жиры состоят из разнообразных химических соединений, которые

делят на две группы соединения, растворимые в воде, содержащие калий, и жирорастворимые соединения, нерастворимые в воде. В состав жиропита входят пальмитиновая, церотиновая, капроновая, олеиновая и другие кислоты, а также эфиры холестерина. Очищенный жиропит — ланолин (восковое вещество, состоящее из холестерина и изохолестерина) — используют для изготовления мазей и парфюмерной и фармацевтической промышленности.

**Рецепторы кожи.** Как внешний покров всего тела кожа подвергается различным воздействиям окружающей среды. Нервные образования ее под влиянием различных факторов приходят в состояние возбуждения. Импульсы возбуждения по центробежным нервам передаются в головной мозг, благодаря чему возникает чувство ощущения. В коже есть рецепторы температуры, осязания, давления, боли, которые расположены в ее эпидермисе. Рецепторы, воспринимающие тепловое раздражение, — тельца Руффини, холодовые раздражения воспринимаются колбамки Краузе, причем холодовых рецепторов (точек) гораздо больше тепловых. Осязательными рецепторами кожи служат клетки Меркеля и тельца Мейснера. Тельца Фатера — Пачини регистрируют ла давление, благодаря им организм ощущает самую незначительную разницу массы предмета, положенного на кожу. Болевые раздражения воспринимаются множеством свободных нервных окончаний, находящихся в верхнем слое эпидермиса.

**Проницаемость кожи.** Кожа обладает свойством односторонней и двусторонней проницаемости. Белтоны, солипептиды и аминокислоты легко проникают только внутрь, в сахара — наружу. Краски проникают и в том, и в другом направлении: метиленовая синь проходит изнутри наружу, а эозин — снаружи внутрь. Такая избирательная проницаемость кожи по отношению к различным

веществам составляет свойство ее кой тканевой мембраны.

Растворимые вещества, проникают через межклеточные щели, и нарушают целостности клетки. Проницаемость кожи неодинакова для у различных видов животных, так у отдельных индивидуумов. Степень проникновения веществ зависит от толщины эпидермиса, количества волосных мешочков, сальных желез и др. Вещества проникают в кожу разными путями через эпидермис, потовые и сальные железы, а также через волосные фолликулы.

У млекопитающих кожи проницаемость низкая. Через кожу трудно проходят некоторые электролиты, а вода почти не проникает. Легче проникают в кожу вещества, растворяющие жиры и липиды, спирт, эфир, хлороформ, ацетон, а также растворенные в воде газы, такие как аммиак, сероводород.

Ультрафиолетовые лучи и ионизирующая радиация повышают проницаемость кожи, а рентгеновы лучи и ионы кальция понижают. О проникновении веществ через кожу судят по выделению его в моче животного. Кожная поверхность несет электрический заряд, связанный с электрическими свойствами эпидермиса. Этими факторами объясняют различия в проницаемости колов химических веществ.

**Обмен веществ в коже.** Он протекает очень интенсивно. В коже постоянно происходят процессы синтеза и распада белков, углеводов и других органических и неорганических веществ. Так, в коже всегда имеются различные фракции белков, продуктов их обмена (мочевина, аминокислоты, креатинин, мочевая кислота и лимонит). Синтезируются в коже муконд, эластин, коллаген и каротин, а также биологически активные вещества, такие как глутамин. Обмен углеводов тоже протекает интенсивно. При физической работе из кожи в кровь поступает значительное количество молочной кислоты. В коже содержится много

вещество больше, чем в крови, и так постоянно происходит синтез меланина. Обмен углеводов в коже связан с содержанием в ее составе углеводов и гликокаллического фермента. В коже найдены также прокатехолазные, липолитические, аутокаталитические ферменты, фенолаза, катифатаза, карбоксилаза, каталаза, пероксидаза и оксидаза. В ней синтезируются витаминные группы D, образуются линолим и имчунные кислоты.

Степень интенсивности кожного процесса в коже изменяется в ее температур. Она обычно выше температуры тела, например, температура кожи овец равна 30,5—31,5°C, а температура их тела 38,5—39,5°C. Измеряют ее специальным медным ртутным термометром или еще помощью электротермометра.

**Пигменты кожи.** Цвет кожи и волос зависит от наличия двух видов пигментов, образующихся до гемоглобина крови, главная составная часть которых представлена гемоксидрином (красный пигмент), а пигмента меланина (меланос — черный). Меланин формируется из аминокислоты тирозина с участием фермента тирозиназы. Этот пигмент не содержит железа, в виде палочкообразных и круглых гранул он находится в коже на границе мальпигиева слоя и дермы. В стержне волос, определяя наличие красного пигмента. От концентрации и распределения этих пигментов зависит окраска меха (волос).

На процесс пигментации кожи влияют возраст, функциональное состояние нервной и эндокринной систем. У молодых животных пигментация кожи менее интенсивна, чем у взрослых. Удаление надпочечников вызывает усиленную пигментацию кожи, при недостаточной деятельности коры этой железы развивается так называемая бронзовая болезнь. При нарушении обмена веществ в организме, истощении и воспалитель-

ных процессах, расстройствах нервной системы кожа изменяет

Животные с непигментированной кожей более чувствительны к действию солнечного света и различных токсических веществ. Пигмент кожи поглощает лучи солнечного спектра, предохраняя тем самым животное от их вредного действия. Пигментов нет у альбиносов, то есть у животных, рожденных совершенно белыми.

**Волосной покров животных.** Волосы, как производное кожи, располагаются на всей поверхности тела животного, кроме твердых кожных образований. Зачатки волоса появляются задолго до рождения животного. Так, зачатки шерстяных волокон начинают закладываться из эпидермальных клеток кожи уже у 50—70-дневных зародышей овец. В постэмбриональный период происходят рост и формирование волос.

Густота и длина волос зависят от породы животного, его индивидуальных особенностей, условий содержания. Густота определяется толщиной волос, их количеством, месторасположением, породой животного, временем года и целым рядом других факторов. У лошадей на 1 см<sup>2</sup> кожи находится в среднем 700 волос; у кроликов породы шиншилла — от 6000 до 12 000, у романовских овец — до 5000, у мериносовых — до 8000.

На рост и густоту волос влияют климат, питание; особую стимулирующую роль играет наличие в корме белка и аминокислот, особенно цистина. В местностях с суровым климатом как у диких, так и у домашних животных волосной покров более густой, длинный. Например, якутская лошадь имеет очень густые и длинные волосы не только на гриве и хвосте, но и на всем корпусе. При перевозке животных из районов с теплым климатом в более северные, суровые места у них отрастает более густая шерсть, чем была раньше. Волосы у молодых животных растут интенсивнее, чем у старых, рост их зависит от сезона года — он интен-





интерингины. Активность гормонов обычно измеряют в биологических единицах действия, чтобы определить их биологическую единицу такую дозу гормона, которая вызывает определенный физиологический эффект. В зависимости от того, на животных какого вида проводят определение, различают мышечные, крышные, крыльчатые и другие единицы.

**Химический синтез гормонов.** Этот метод очень важен для исследования функций эндокринных желез. Если какой-нибудь гормон получен в чистом виде и в достаточно большом количестве, то его изучение сразу же ускоряется. В этом случае гормон можно вводить животным разных видов в кровь, желудочек мозга, втирать в кожу и т. п. Им можно обрабатывать суспензии клеток и субклеточные частицы — ядра, митохондрии, рибосомы. По результатам опыта можно проследить, как действует данный гормон.

**Метод радиоактивных изотопов.** С помощью данного метода изучают процесс биологического синтеза гормонов в железах внутренней секреции, их распределение в разных органах и тканях, химические превращения и пути выделения из организма. Особенно широко применяют метод радиоактивных изотопов при изучении функций шитовидной железы. Путем введения радиоактивного йода ( $^{131}$  или  $^{125}$ ), большая часть которого задерживается шитовидной железой, можно количественно изучить все этапы синтеза и секрета ее гормонов и выяснить, в течение какого времени они происходят. Животному дают выпить воду или молоко с радиоактивным йодом в форме йодистого натрия и через различные интервалы времени определяют количество радиоактивного йода в шитовидной железе, плазме крови и моче.

**Метод радиоавтографии.** Животным вводят гормоны, молекулы которых содержат радиоактивные атомы. Через определенный промежуток времени у животного берут кусочки тканей и делают срезы. Эти срезы помещают в фотографическую эмульсию, чувствительную к радиоактивному излучению. При проявлении участки пленки, подвергшиеся облучению, чернеют, что позволяет судить о локализации гормона.

**Иммунологическо-химический метод.** Используют специфические сыворотки, содержащие антитела против определенных гормонов. Для получения такой сыворотки животному вводят гормон белковой природы, называющийся антигеном. Организм вырабатывает специфические белки — антитела именно к данному гормону. После специальных процедур получают антисыворотку к гормону. Когда такую антисыворотку накалывают на срезы тканей, то она реагирует с теми клетками, в которых содержится данный гормон. Небелковые гормоны (гормоны, стероидные, пептидные) соединяются с белком, и образуется антигено-активный комплекс «белок-

белок, антитело» и выявляют образование этого специфического комплекса у иммунизированной животного.

На основе этого метода разработаны новые типы антигенов, способные обнаруживать гормоны в срезах и клетках, например метод флюоресцирующей антитезы и радиоиммуннологический метод.

**Метод флюоресцирующих антител.** Подучая антитела, специфичные в отношении какого-либо гормона животного природы, следуют к их флюоресцирующей способности в тканях, например метод флюоресцирующей антитезы и радиоиммуннологический метод.

Метод флюоресцирующих антител в отношении антител, специфичных в отношении гормонов животного природы, следуют к их флюоресцирующей способности в срезах и клетках, например метод флюоресцирующей антитезы и радиоиммуннологический метод.

Этим методом удалось установить, что инсулин образуется в  $\beta$ -клетках островковых тканей поджелудочной железы человека. Люди в них обладают флюоресцирующей способностью. Радиоиммунологический метод. Антисыворотку к гормону и препарат для приготовления дополнительного метода радиоактивного изотопа, чаще всего  $^{125}$  I. При смешивании антисыворотки с последующим кристаллизацией антитела взаимодействуют с радиоактивным йодом. По урону радиоактивности, изученной изотопом, можно установить количество этого гормона. Преимуществом радиоиммунологического метода является высокая точность определения количества гормона, измеряемые в десятых долях микрограмма. Этот метод позволяет судить об изменении уровня и скорости синтеза гормонов и метаболизма гормонов.

**Метод моноклональных антител.** Моноклональные антитела получают с помощью гибридной техники. Из мышей иммунизированных определенным антигеном получают лимфоциты, в от мышей, у которых была выведена миелома (плазмидомы), выделают опухолевые миеломные клетки. Лимфоциты и миеломные клетки соединяют, из питательных сред выращивают гибридные клетки (гибридомы). Из них получают гибридную клетку, синтезирующую определенное антитело.

Эту клетку размножают (клонировать) и получают от нее потомство в заданном количестве.

Гибридная клетка образует единственно свой вариант антител, то есть моноклональные антитела. Гормон метят моноклональными антителами, которые являются очень специфическим маркером.

Получив эту метку, гормон обнаруживает себя повсюду, находясь даже в самых минимальных количествах. Изучением этого метода были установлены ранее неизвестные закономерности гормонального регуляции.

**Характеристика гормонов.** Гормоны, или инкреты, характеризуются следующими основными свойствами. Дистальный характер действия. Гормоны действуют на функции органов, расположенных на значительном расстоянии от той железы, в которой они образовались. Так, гормоны передней доли гипофиза, находящегося у основания мозга, воздействуют на шишковидную железу, половые железы, надпочечники. Задняя доля гипофиза выделяет гормон окситоцин, действующий на миоциты молочных желез и мускулатуру матки.

**Специфичность действия гормонов.** Определенные гормоны оказывают регулирующее влияние на определенные процессы. Так, антидиуретический гормон, выделяемый задней долей гипофиза, усиливает обратное всасывание воды в канальцах почек. Инсулин понижает концентрацию глюкозы в крови и т. д. Обычно на деятельность каждого органа, на каждую функцию влияют несколько гормонов. Действие этих гормонов или синергическое (в одном направлении), или антагонистическое (в противоположных направлениях). Так, гормоны коры надпочечников повышают чувствительность тканей к адреналину, а инсулин, в свою очередь, усиливает эффект действия этих гормонов. Свойства эстрогенов и прогестерона не сопоставительны: эстрогены усиливают сокращение ее мускулатуры, а прогестерон тормозит их.

Высокая биологическая активность гормонов. Гормоны образуются эндокринными железами и проявляют свое действие в очень малых количествах. Так, адреналин — гормон мозгового слоя надпочечников — вызывает учащение и усиление сокращений сердца дозушки в концентрации  $1 \cdot 10^{-7}$ . Достаточно 1 г инсулина, чтобы эф-

фективно повысить содержание сахара у 125 000 кроликов.

Небольшой размер молекул гормонов. Это обстоятельство позволяет им легко проникать через эндотелий капилляров и мембраны клеток.

Сравнительно быстрое разрушение гормонов тканями. Гормоны быстро разрушаются тканями, поэтому железы внутренней секреции должны вырабатывать их постоянно.

Отсутствие у большинства гормонов видовой специфичности. Можно использовать препараты, полученные из эндокринных желез разных видов животных. Однако гормоны белковой или полипептидной структуры у разных видов животных отличаются по составу и порядку соединения аминокислот.

**Механизмы действия гормонов.** Гормоны, секретруемые железами внутренней секреции, связываются с транспортными белками плазмы или в некоторых случаях адсорбируются на клетках крови и доставляются к органам и тканям, влияя на их функцию и обмен веществ. Некоторые органы и ткани обладают очень высокой чувствительностью к гормонам, их называют органами или тканями-мишенями для данного гормона. Гормоны влияют буквально на все стороны обмена веществ, функции и структуры в организме. Непосредственное действие гормонов на физиологические функции осуществляется через ферменты.

Согласно современным представлениям, действие гормонов осуществляется на стимуляции или угнетении каталитической функции определенных ферментов. Этот эффект достигается, во-первых, посредством активации или ингибирования уже имеющихся ферментов в клетках, во-вторых, посредством увеличения концентрации ферментов в клетках за счет ускорения синтеза ферментов путем активации генов. Гормоны могут увели-

показь или уменьшат, проникает вклетку кастроина и субклеточных мембран для ферментов и других биологически активных веществ, благодаря чему облегчается или тормозится действие фермента на субстрат.

Различают следующие типы механизма действия гормонов: мембранный, мембранно-внутриклеточный и внутриклеточный (цитозольный).

Мембранный механизм Гормон связывается с клеточной мембраной и в месте связывания изменяет ее проницаемость для глюкозы, аминокислот и некоторых ионов. В этом случае гормон выступает как эффектор транспортных систем мембраны. Такое действие показывает инсулин, изменяя транспорт глюкозы. Но этот тип транспорта гормонов редко встречается в изолированной среде. Инсулин, например, обладает как мембранным, так и мембранно-внутриклеточным механизмом действия.

Мембранно-внутриклеточный механизм. По мембранно-внутриклеточному типу действуют гормоны, которые не проникают в клетку и поэтому влияют на обмен веществ через внутриклеточного химического посредника. К ним относятся белково-липидные гормоны (гормоны гипоталамуса, гирофина, поджелудочной и парашитовидной желез, тиреокальцитонин цитовидной желез); производные аминокислот (гормоны мозгового слоя надпочечников — адреналин и нордреналин, щитовидной железы — тироксин, трийодтиронин).

Функции внутриклеточных химических посредников гормонов выполняют циклические нуклеотиды — циклический 3',5'-аденозинмонофосфат (цАМФ) и циклический 3',5'-гуанилатинофосфат (цГМФ), ионы кальция.

Гормоны влияют на образование циклических нуклеотидов: цАМФ — через аденилатциклазу, цГМФ — через гуанилатциклазу.

Аденилатциклаза встроена в мембрану клетки и состоит из трех основных функциональных частей: трис 421 аминокислотной (R), представляющей собой форму мембранных рецепторов, находящаяся снаружи мембраны сопрягающей (N), представляющей особым N-белком, расположенным в липидном слое мембраны, и каталитической (C), являющейся ферментным белком, то есть собственно аденилатциклазой, которая превращает АТФ (аденозинтрифосфат) в цАМФ.

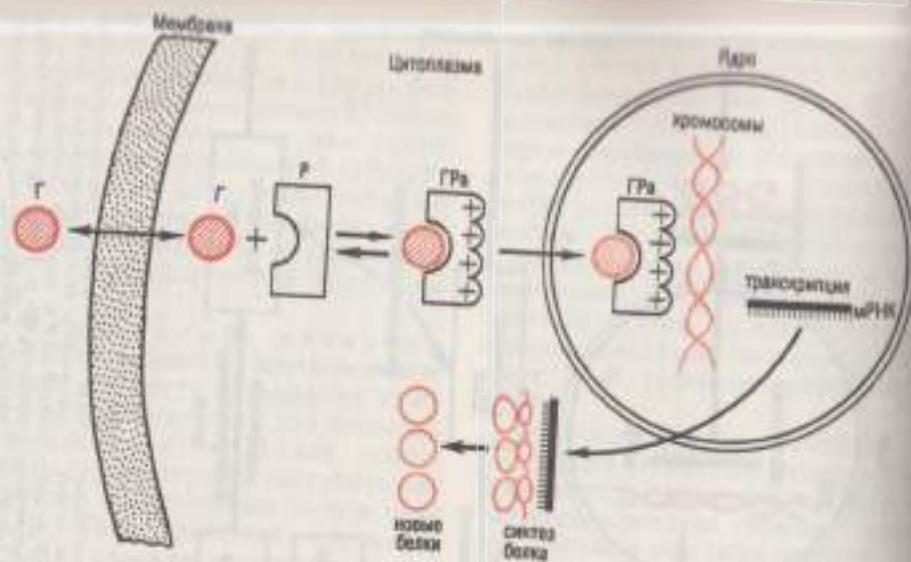
Аденилатциклаза работает по следующей схеме. Как только гормон связывается с рецептором (R) и образуется комплекс гормон — рецептор, происходит образование комплекса N-белок — ГТФ (гуанилатинофосфат), который активирует каталитическую (C) часть аденилатциклазы. Активация аденилатциклазы приводит к образованию цАМФ внутри клетки у внутренней поверхности мембраны из АТФ.

Даже одна молекула гормона, связанная с рецептором, заставляет работать аденилатциклазу. При этом на одну молекулу связанного гормона образуется 10—100 молекул цАМФ внутри клетки. В активном состоянии аденилатциклаза находится до тех пор, пока существует комплекс гормон — рецептор.

Аналогичным образом работает и гуанилатциклаза. Комплекс гормон — рецептор активирует гуанилатциклазу, ее активация приводит к образованию цГМФ внутри клетки из ГТФ.

В цитоплазме клетки находятся неактивные протенинклиды. Циклические нуклеотиды — цАМФ и цГМФ активируют протенинклиды. Существует цАМФ-зависимые и цГМФ-зависимые протенинклиды, которые активируются своим циклическим нуклеотидом. В зависимости от мембранного рецептора, связанного с определенным гормоном, является или аденилатциклаза, или гуанилатциклаза и соответственно





43 Схема внутриклеточного (цитозольного) механизма действия гормонов:

Г — гормон; Р — рецептор; ГР — активированный гормон — рецепторный комплекс

происходит образование или цАМФ, или цГМФ.

Через цАМФ действует большинство гормонов, а через цГМФ — только окситоцин, тиреокальцитонин, инсулин и адреналин (через  $\alpha$ -адренорецепторы).

При помощи активированных протеинкиназ осуществляется два вида регуляции активности ферментов: активация уже имеющихся ферментов путем ковалентной модификации, то есть фосфорилированием (количество ферментного белка не изменяется); изменение количества ферментного белка за счет изменения скорости его биосинтеза.

Влияние циклических нуклеотидов на биохимические процессы прекращается под влиянием специального фермента — фосфодиэстеразы, разрушающей цАМФ и цГМФ. Образующиеся АМФ и ГМФ не способны активировать протеинкиназы.

Другой фермент — фосфопротенид-фосфатаза — разрушает результат действия протеинкиназы, то есть отщепляет фосфорную кислоту от фер-

ментных белков, в результате чего они становятся неактивными.

Внутри клетки ионы кальция содержатся ничтожно мало, вне клетки их больше. Ионы кальция поступают из внешней среды по кальциевым каналам в мембране. В клетке кальций взаимодействует с кальцийсвязывающим белком кальмодулином (КМ). Комплекс  $Ca^{2+}$  — КМ изменяет (модулирует) активность ферментов, что ведет к изменению биохимических функций клеток. Через ионы кальция как внутриклеточных посредников действуют гормоны окситоцин, инсулин, простагландин  $F_{2\alpha}$ .

Таким образом, чувствительность тканей и органов к гормонам зависит от мембранных рецепторов, а специфическое регулирование влияния определяется внутриклеточными посредниками.

Внутриклеточный (цитозольный) механизм действия. Он характерен для стероидных гормонов (кортикостероидов, половых гормонов — андрогенов, эстрогенов и гестагенов). Стероидные гормоны по физико-химическим свойствам относятся к липофильным веществам и способны проникать через липидный слой плазматической мембраны.

Гормон проникает внутрь клетки и взаимодействует со специфическим белком-рецептором, находящимся в цитоплазме, образуя гормон-рецепторный комплекс. В цитоплазме клетка последний подвергается активации. В активированной форме этот комплекс проникает через ядерную мембрану к хромосомам и взаимодействует с ними. При этом происходит активация генов, сопровождающаяся усиленным синтезом мРНК, что приводит к ускоренному синтезу соответствующих ферментов (рис. 43). Цитоплазматический белок-рецептор служит посредником в действии гормона, однако он приобретает эти свойства только после его связывания с гормоном.

Наряду с непосредственным действием на ткани гормоны влияют и через центральную нервную систему. Они возбуждают специальные хеморецепторы, от которых возбуждение направляется в центральную нервную систему, причем рефлекторные дуги рефлексов, вызванных гормонами, замыкаются в разных отделах центральной нервной системы, включая кору больших полушарий.

### ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНАЯ СИСТЕМА

В регуляции деятельности желез внутренней секреции участвуют кора больших полушарий, промежуточный мозг и другие отделы головного мозга. Немедленным регулятором желез внутренней секреции служит гипоталамус — область головного мозга, расположенная в промежуточном мозге. Гипоталамус связан с корой больших полушарий, ретикулярной формацией, подкорковыми образованиями, таламусом, стволом мозга и спинным мозгом. В гипоталамусе находятся ядра, участвующие в регуляции важнейших вегетативных функций.

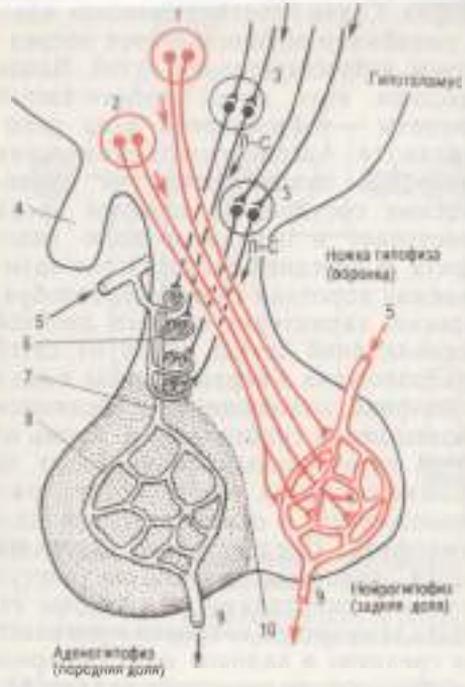
Гипоталамус. Он осуществляет регуляцию деятельности периферических желез внутренней секреции

как через гипофиз, так и через гипофиз. Связь гипоталамических ядер с гипофизом осуществляется посредством нейросекреторных путей. Вдоль аксонов этих путей продвигаются секреты — нейросекреты ядер гипоталамуса. Аксоны гипоталамических нейронов оканчиваются на кровеносных сосудах, по которым кровь поступает в переднюю долю гипофиза. В передней доле есть так называемая воротная система кровообращения, характеризующаяся двойной капиллярной сетью. Одна из сетей расположена в верхнем конце ножки гипофиза, находящемся в срединном возвышении гипоталамуса. Кровь по этой сети капилляров приходит по ножке гипофиза в другую сеть, расположенную в самой передней доле гипофиза. Следовательно, передняя доля гипофиза имеет сосудистую связь с гипоталамусом. Аксоны гипоталамических нейронов проникают в среднюю и заднюю доли гипофиза и образуют там разветвления (рис. 44).

Гипоталамо-гипофизарная система испытывает влияние со стороны желез внутренней секреции (желудочковой, надпочечников) по системе обратных связей. Присутствие гормонов периферических желез в крови по принципу «плюс-минус взаимодействие» способствует нормальному содержанию гормонов, что, в свою очередь, поддерживает постоянство внутренней среды и различных функций организма (рис. 45).

В гипоталамусе образуются высокоактивные гормональные вещества — пептидные гормоны. По аксонам нейросекреторных клеток они поступают в воротную систему кровообращения гипоталамуса и гипофиза и с током крови приносятся в переднюю долю гипофиза.

Нейросекреты гипоталамуса, или пептидные гормоны, — либерины и статины. Либерины — ускоряющие, стимулирующие, активирующие, статины — ингибирующие, угнетающие, замедляющие. На каждый гормон гипофиза в гипоталамусе вырабаты-



**44** Схема связей гипоталамуса с гипофизом:

1 — пара-инфундулярные и 2 — супра-оптические ядра гипоталамуса, 3 — ядра гипоталамуса синтезирующие белковые гормоны (либерины и статины), 4 — перекрестки зрительных нервов, 5 — капиллярная артерия, 6 — венозный синус, 7 — венозная вена, 8 — вторичная капиллярная сеть в задней доле гипофиза (аденогипофизе), 9 — выносящие вены, 10 — средняя доля гипофиза, 11 — ядрами доли гипофиза (нейрогипофиз); Д и С — либерины и статины

тивляется соответствующий либерины, однако статины обнаружены не для всех гормонов (табл. 19).

Как только гипоталамус вырабатывает какой-либо либерины в гипофизе сразу же увеличивается выработка соответствующего ему гормона. Начинается продукция статины — гипофиз отвечает понижением продукции определенного гормона.

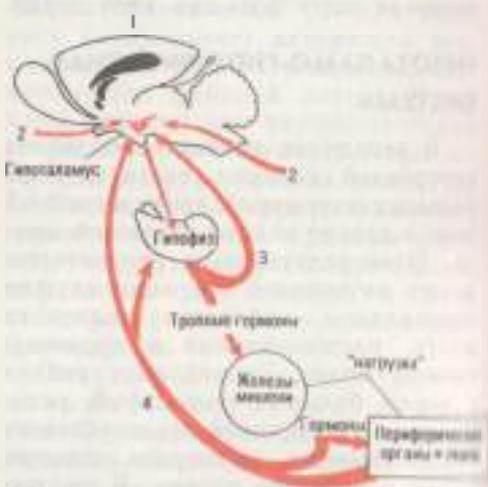
Таким образом, орган центральной нервной системы — гипоталамус выполняет эндокринные функции и является образующим, где нервные

импульсы трансформируются, образуются в гормональные стимулы.

**Гипофиз.** Носит роль мозгового щитовидки, или гипофиза, расположенной турецким седле задней клиновидной кости черепа. С помощью шейки он соединен с надбугорчатой областью гипофиза. Выделяет три доли гипофиза: переднюю (аденогипофиз), среднюю и заднюю (нейрогипофиз).

**Аденогипофиз.** Он состоит из скопления эпителиальных железистых клеток, между которыми расположены соединительнотканная межслойки и кровеносные сосуды. Среди железистых клеток различают дольгипофиза различают три группы: базофильные, хромофильные, или бланковые, клетки.

Передняя доля гипофиза продуцирует ряд гормонов. В частности выделяются шесть гормонов: гормон роста, или соматотропин (СТГ), кортикотропин (АКТГ); тиреотропин (ТТГ); фолликулотропин (ФСГ), лютеотропин (ЛГ); пролактин (ЛТГ). Сюда также относятся «тропные», включенные в название



**45** Схема регуляции функций желез внутренней секреции:

1 — базальные ганглии, 2 — клетки в промежуточной ретикулярной области таламуса, синтезирующие белковые гормоны, 3 — перекрестки зрительных нервов, 4 — абзукрестки зрительных нервов, 5 — периферические органы и ткани

Гипофизарные гормоны

Гипофизарные гормоны		Гормоны-гидрофилы, растворимые в водной среде	Наличие в организме
Действие	Стимулы	Гормоны-липофилы, растворимые в липидной среде	Наличие в организме
соматотропин	Соматостатин	Соматотропин	СНГ
тиреотропин	Не обнаружен	Тиреотропин	АТТ
адренокортикотропин	Гр-ин	Тиреотропин	ТТГ
адренокортикотропин	»	Адренокортикотропин	АКТГ
адренокортикотропин	»	Лейкоцитотропин	ЛТ
адренокортикотропин	Прелактоин	Прелактоин	ПТ
адренокортикотропин	Меланотропин	Меланотропин	МТ

Соматотропин указывает на направленность и специфичность действия, оказываемого гормоном на определенные эффекторы.

Переводимые гормоны (в хининовой природе) делят на две группы: гонадотропные (фолликулостимулирующий и тиротропный) и простые (пролактин — пролактинотропин и галактин).

**Соматотропин** регулирует развитие и рост животных. Стимулирующий рост происходит за счет усиления деления клеток и увеличения синтеза белка. Данный гормон особенно сильно действует на костную и хрящевую ткань, стимулирует рост внутренних органов. Он влияет на углеводный обмен, усиливает секрецию гормона лактогена поджелудочной железы, что ведет к повышению уровня сахара в крови. Соматотропин регулирует жировой обмен, стимулируя окисление жира в печени. В результате действия соматотропина пропорционально увеличиваются размеры органов и тканей. Повышенный уровень гормона у молодых животных ведет к гигантизму (ускоренному росту с пропорциональным развитием костей), а у взрослых животных к акромегалии (неравномерному разрастанию костей).

Соматотропин оказывает как прямое, так и опосредованное действие на периферические ткани. Прямое действие его связано с активацией или аденилатциклазы и образованием цАМФ. Опосредованное действие соматотропина заключается в том, что он вызывает образование соматомединов. Выделено три типа

соматомединов (А, В и С), относящихся к пептидам. Соматомедины образуются в печени и, возможно, в других тканях. Скорость их секреции печенью стимулируется соматотропином. Соматомедины усиливают синтез ДНК, РНК, белка, деление хрящевых клеток, повышают проницаемость мембран мышечной и нервной тканей для глюкозы, увеличивают содержание гликогена в печени и тормозят липолиз в жировой ткани.

**Кортикотропин** вызывает рост мучковой и сетчатой зон коры надпочечников, стимулирует синтез и секрецию глюкокортикоидов. Он оказывает цитокариотическое влияние на обмен веществ, повышает выработку надпочечников, повышает уровень потребления кислорода и усиливает распад жира в организме. Выделенный в организм, он в течение 3-5 мин захватывается тканями надпочечников и почек и разрушается ферментами.

**Тиротропин** стимулирует функцию щитовидной железы, способствует накоплению йода в клетках железы, увеличивает число и жизнеспособность этих клеток, усиливает синтез гормонов ТТГ также повышает распад тиреоглобулина и переход активных гормонов в кровь.

**Пролактин** является стимулятором разнообразных процессов, связанных с репродуктивной и воспитательной деятельностью. Он стимулирует образование молока, действуя непосредственно на ферментные системы железистых клеток альвеол молочных желез. На внутреннюю стенку альвеолы сходятся и сходятся соски грудной железы.

железе, он стимулирует давление и при токах, что стимулирует молокоотдачу.

У самцов окситоцин действует на какие-то другие эффекторы. Предполагают, что у них окситоцин во время спаривания способствует сокращению гладкой мускулатуры сперматозоидных путей, обеспечивая эвакуацию. В умеренных дозах он действует антагонистически по отношению к вазопрессину.

Гипоталамус и гипофиз участвуют в регуляции функций центральной нервной системы. Из гипоталамуса и гипофиза выделены пептиды, действующие подобно морфину. Они были названы *энкефалинами* и *эндорфинами* (эндорфины — производные морфина). Последние представляют собой фрагменты липотропина, гормональное действие которого еще точно не установлено. Эндорфины влияют на функции нейронов центральной нервной системы, участвуют в регуляции поведения и вегетативных интегральных процессов.

## ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа — это самая крупная из эндокринных желез млекопитающих, расположена на шее по обеим сторонам трахеи в виде двух долей — правой и левой, соединенных между собой перешейком.

**Гормоны щитовидной железы.** Ткань щитовидной железы состоит из множества зачатковых железистых пузырьков, называемых фолликулами. Стенка каждого фолликула образована одним слоем эпителиальных клеток, в которых образуются гормоны тироксина и тетраiodотиронина или тирокина. Они выделяются в соединении с белком, образуя *тиреоглобулин*, который может сохраняться в фолликулах в течение нескольких месяцев. Полость фолликулов занята желтоватого цвета — коллоидом, в котором и содержится тироглобулин. Под влиянием протеза,

присутствующего в эпителиальных клетках, тироглобулин распадается, освобождая активные гормоны. Он захватывается эпителиальными клетками и выделяется в окружающую фолликулу кровеносные сосуды. В плазме крови гормоны соединяются с альбуминами и глобулинами, и в тканях эти комплексы распадаются, освобождая тирокин и тироидтаронин. Для образования этих гормонов необходимы аминокислоты тирозин и йод. Между фолликулярными клетками различают соединительную ткань, образующую строму железы. В строме имеются небольшие скопления железистых клеток, называемых парафолликулярными островками.

Тирокина и тироидтаронин стимулируют окислительные процессы в тканях. Они усиливают потребление клетками кислорода и выделение двуоксида углерода, и вследствие этого повышаются основной обмен и образование тепла. Усиливается расщепление белков, жиров, углеводов и выведение из организма воды и солей. Температура окружающей среды существенно влияет на секреторную активность щитовидной железы.

Гормоны щитовидной железы регулируют рост, развитие и дифференцировку тканей. После удаления щитовидной железы у животных в раннем возрасте приостанавливается их физическое, половое и интеллектуальное развитие.

Гормоны щитовидной железы стимулируют окисление хрящевой и губчатых костей, созревание эряной и такой образом ускоряют развитие костей. В этих процессах наиболее значительное имеет комбинационное действие тиреоидных гормонов и гормона роста гипофиза. Однако тироидный регулирует только рост, а гормоны щитовидной железы — как рост, так и дифференцировку. Развитие и скорость роста животных разных пород обусловлены разной интенсивностью секретации тироид-

тот же организм интродуцированной железой. Быстро развивающиеся детеныши питаются молоком более высокой концентрации тироксина, чем медленно развивающиеся.

Гормоны щитовидной железы влияют на рост и развитие кожи и ее производных (шкура и шерсть). При недостаточности щитовидной железы волосы становятся тусклыми, ломкими и выпадает. Кожа делается шершавой.

Набольшими дозами препаратов интродуцированной железой можно ускорить процессы восстановления и заживления ран. Быстро уменьшается площадь ожога, рано появляется эпителизирующая ткань, заживают ранки. Более интенсивно происходит минерализация, быстрее заживают переломы. Гормоны щитовидной железы ускоряют сокращение сердца.

При повышенной функции щитовидной железы приостанавливается развитие половых желез. У взрослых животных может происходить оплодотворение, но эмбрионы обычно погибают и ранние сроки беременности, так как тироксин необходим для обеспечения минерализации плаценты и фолликулярной яйцеклетки в слизистой оболочке матки.

Повышенная функция щитовидной железы неблагоприятно сказывается на деятельности половых желез, повышает их чувствительность к гиподотропным гормонам, что ведет к нарушению половых циклов и прекращению беременности.

Гормоны щитовидной железы принимают активное участие в регуляции рубцовых процессах. Под влиянием гормонов усиливается брожение кормовой массы, возрастает количество ДЖК (главным образом уксусной), ускоряется расщепление их, а также высокомолекулярных жирных кислот в глюкозу в крови, остаются более мощными и частыми сокращения преджелудков.

Тироксиновые гормоны влияют на продукцию молока и содержание

жиров в нем. У крупного рогатого скота железомышью пород интродуцируемая железа функционалирует бикам-активно, чем у молочных, у жирномолочных пород — интенсиивно, чем у коров с низким содержанием жира в масле. Интродуцирование тироксина увеличивает содержание молочного сахара — лактозы — в молоке.

Гормоны щитовидной железы оказывают большое влияние на развитие нервной ткани. При врожденной недостаточности щитовидной железы недоразвита и центральная нервная система. После удаления щитовидной железы у собак пищевые условные рефлексы вырабатываются с большим трудом. Созданный условный рефлекс утрачивается уже на следующий день, и его нужно выработать вновь. При повышенной функции щитовидной железы в центральной нервной системе возбуждается процесс преобладания над тормозным.

Как правило, щитовидная железа у животных наиболее активна зимой и наименее — летом.

Физиологическую гиперфункцию щитовидной железы отмечают при беременности и лактации, особенно у высокопродуктивных коров. Патологическая гиперфункция у животных почти не встречается.

Физиологическую гипофункцию щитовидной железы наблюдают у зимнеявляющихся животных в период спячки (медведи, ежи, суслики, летучие мыши и др.). Пробуждение этих животных связано с повышением функции щитовидной железы. Выделением тироксина можно объяснить, преждевременное пробуждение ежей, находящегося в зимней спячке.

В высокогорных областях, предгорьях, болотистых, торфяных и пещерных местностях, где в почве имеется недостаточное количество йода, возможен недостаток йода в организме животных. При этом наблюдается щитовидная железа обычно увеличивается или в результате разрастания соеди-

интенсивной ткани (простой зоб), или вследствие увеличения железистой ткани (коллоидный зоб). Но как в том, так и в другом случае количество образующихся в ней гормонов понижается по сравнению с нормой и развиваются симптомы гипофункции щитовидной железы.

Гипофункция щитовидной железы может возникнуть при поступлении больших количеств карусы и турнепса, так как они содержат антигиреогенные вещества, блокирующие синтез йодсодержащих гормонов.

Гормон тиреокальцитонин образуется в парафолликулярных клетках щитовидной железы. Гормон не попадает в просвет фолликулов, его нет и в коллоиде. Он представляет собой полипептид, состоящий из 32 аминокислотных остатков, последовательность которых различна у разных видов животных.

Тиреокальцитонин называют гормоном, сберегающим в организме кальций. Он понижает уровень ионизированного кальция и фосфора в плазме крови. Действие этого гормона проявляется быстро и длится 2—3 ч. Понижение количества ионизированного кальция в плазме крови происходит за счет ослабления мобилизации его из костей, а снижение содержания фосфора — за счет усиления выделения фосфора с мочой. Тиреокальцитонин угнетает функцию остеокластов, разрушающих костную ткань, и активизирует функцию остеобластов, формирующих ее. Он усиленно выделяется в кровь при повышении уровня кальция в крови и поддерживает гомеостаз кальция в организме.

Тиреокальцитонин действует на содержание кальция в плазме крови противоположно гормону околотиреоидных желез — паратгормону. Он влияет на уровень кальция в плазме крови и после удаления околотиреоидных желез.

**Регуляция функций щитовидной железы.** Деятельность щитовидной железы регулируется центральной нервной системой двумя путями: ин-

дифферентным путем и через гипофиз.

Щитовидная железа снабжена разветвленной сетью нервных окончаний, излучающих к ней из шейного ганглионального узла, блуждающего, языкоглоточного и плечевых нервов, а также поступающих к нервным сплетениям, расположенным вблизи общей сонной и подключичной артерий.

Большую роль в регуляции функций щитовидной железы играют вегетативная иннервация и гипофиз, который стимулирует ее деятельность, посылая импульсы по симпатическим нервам, усиливающим функцию железы. Кроме того, оказывает влияние через гипофиз, так как в его нейронах вырабатываются нейросекрет, способствующий выделению гипофизом тиреотропного гормона.

Деятельность щитовидной железы находится под контролем коры больших полушарий. Щитовидная железа играет важную роль в приспособительных реакциях организма, возникающих под влиянием различных факторов внешней и внутренней среды. Об этом свидетельствуют морфологические и функциональные изменения щитовидной железы в связи с изменением температуры окружающей среды, сезонностью, зимней спячкой, характером кормления, состоянием организма и различными фазами полового цикла. При беременности, лактации и т. д. Во всех указанных случаях кора больших полушарий и подкорковые образования, получая соответствующие импульсы от экстеро- и интерорецепторов, через гипоталамо-гипофизарную систему и вегетативные нервы воздействуют на щитовидную железу, регулируя ее функции. В свою очередь, изменения функций щитовидной железы служат важным звеном в сложной цепи ценных нейро-гуморальных приспособительных реакций организма к изменениям, происходящим во внешней и внутренней среде.

## ОКОЛОЦИТОВИДНЫЕ

### ЖЕЛЕЗА

Околоцитовидные, или паратиреоидные, железы имеются у всех видов позвоночных животных, за исключением рыб. У млекопитающих они представляют собой две пары околоцитовидных желез, расположенных на поверхности щитовидной железы или непосредственно впереди ее. Паренхима состоит из двух видов клеток: главных и оксифильных. Секретирующей является главная клетка.

После удаления околоцитовидных желез (паратиреоидэктомия) повышается возбудимость нервной системы, животные становятся бесцельными, появляются фибриллярная и спазматическая тетания отдельных мышц конечностей и туловища. В последующем нарастания становится все сильнее и переходит в припадки общих тетанических судорог. Особенно бурно развиваются припадки протекать у собак. Растительоядные животные при механическом раздражении легче переносят удаление околоцитовидных желез. Это объясняется наличием у них добавочных околоцитовидных желез, сохраняющихся после операции, и большим содержанием кальция в корме. Полное удаление паренхимы околоцитовидных желез смертельно для всех видов животных. Судороги, возникающие после удаления околоцитовидных желез, имеют центральное происхождение и связаны с возбуждением двигательных центров среднего и продолговатого мозга вследствие понижения концентрации ионов кальция в плазме крови. При этом одновременно возрастает содержание фосфора. Таким образом, основная функция околоцитовидных желез — поддержание почечного гомеостаза кальция и фосфора.

В 1926 г. из околоцитовидных желез быка был получен экстракт, который способствовал повышению уровня кальция и снижению концентрации фосфора в крови и поддер-

живала жизнь животных с удаленными околоцитовидными железами. Впоследствии был получен гормон околоцитовидных желез — паратирин, представляющий собой белок с молекулярной массой около 8500. Паратирин усиливает активность остеокластов — клеток, разрушающих кости. При этом ионы кальция высвобождаются из костных депозитов и поступают в кровь. Одновременно с кальцием в кровь выводится и фосфор. Но под влиянием паратиринного гормона резко усиливается выведение фосфатов с мочой. Поэтому концентрация фосфата в плазме крови снижается. Паратирин также усиливает всасывание кальция из кишечника и реабсорбцию этого иона в почечных канальцах, что способствует повышению его концентрации в плазме крови.

Регуляция функций околоцитовидных желез. Образование и выделение паратиринного гормона в крови определяется концентрацией ионов кальция в плазме крови. Клетки околоцитовидных желез очень чувствительны к изменениям концентрации этого иона. Снижение его на 1 мг% уже вызывает секрецию паратиринного гормона. Уменьшение уровня кальция в крови самок млекопитающих во время беременности и лактации ведет к гипопаратиринемии околоцитовидных желез и активации их секреторной деятельности.

## НАДПОЧЕЧНИКИ

Надпочечники — парные образования, расположенные над почками. Они окружены плотной соединительной капсулой и состоят из двух слоев, коркового и мозгового. Каждый из этих слоев отделен друг от друга соединительнотканной капсулой, имеет сложное строение и выполняет разные физиологические функции.

**Корковый слой.** Этот слой состоит из трех зон: клубочковой, пучковой и сетчатой. Это не только морфологические особенности структуры

на и физиологически или различают разные функции.

Гормоны коры надпочечников по химическому строению относят к стероидам, они являются производными циклопентаперигидрофенантрина, их называют кортикостероидами. Из коры надпочечников выделяется около 50 биологических соединений, но только некоторые из них можно считать истинными гормонами. Остальные соединения это или преащественники, или продукты обмена кортикостероидов.

По основному физиологическому действию на организм гормоны коры надпочечников делят на три группы: глюкокортикоиды — влияющие преимущественно на обмен углеводов, минералокортикоиды — действующие главным образом на минеральный и водный обмен, половые гормоны — андрогены, эстрогены и прогестерон.

**Минералокортикоиды.** Они регулируют преимущественно минеральный и водный обмен. Истинный гормон этой группы — альдостерон. Он образуется клетками клубочковой зоны, поступая в кровь, транспортируется с альбумином плазмы, абсорбируясь на альбумине плазмы.

Альдостерон участвует в регуляции водно-солевого обмена у животных, он усиливает активность реабсорбцию натрия из первичной мочи. Одновременно с этим он способствует выделению калия, а также ионов водорода и аммония в мочу. Таким образом, альдостерон участвует и в поддержании кислотно-щелочного равновесия.

Регуляция секреции альдостерона осуществляется разнаными путями. Прежде всего на его выделение влияет количество калия и натрия в плазме крови и межклеточной жидкости. Увеличение количества калия или уменьшение натрия стимулируют секрецию гормона. Калий действует на клубочковую зону коры надпочечников непосредственно, а натрий — опосредованно.

Уменьшение концентрации натрия через осморциентрцы вызывает снижение секреции антидиуретического гормона, что ведет к потере воды и уменьшению общего объема внеклеточной жидкости в крови. Это воспринимается рецепторами объема — осмомоносенсорами, через которые регулируется секреция альдостерона.

В юкстагломерулярном аппарате расположен в приносящей артерии почеч, при колебаниях давления крови в артерии и уменьшении растяжения ее стенки вырабатывается ренин. Он действует на глобулин протенд плазмы крови — ангиотензиноген и превращает его в ангиотензин, который стимулирует секрецию альдостерона. Предполагают, что импульсы от рецепторов доходят до эпифиза, где вырабатывается особое вещество — *анteriorнoглoмepуларнoгo гoрмoнa*, который стимулирует функцию клубочковой зоны надпочечников.

**Глюкокортикоиды.** К глюкокортикоидам относят кортизол (гидрокортизон), кортизон и кортикостерон. Кортизол и кортикостерон образуются в лучевой зоне коры надпочечников, а кортизон — из кортизола вие надпочечника.

Существует определенное соотношение между кортизолом и кортикостероном у животных разных видов. В надпочечниках обезьян, овец, коз и морских свинок образуется главным образом кортизол; у крыс, мышей, кроликов и птиц — кортикостерон, а у крупного рогатого скота, лошадей, собак и кошек образуются этих гормонов примерно одинаково.

После поступления в кровь некоторое количество глюкокортикоидов (около 10%) остается свободным. Большая же часть их связана с белком плазмы крови — транскортином. Этот комплекс не обладает гормональной активностью и необходим для транспортировки глюкокортикоидов к тканям. При повышенной потребности организма

в глюкокортикоидах, связываясь с глюкокортиковым гормоном, передают в свободное состояние.

Секреция глюкокортикоидов регулирует гормон передние доли гипофиза АКТГ, образующие катерол-эпинефрин под контролем кортикотропина гипоталамуса.

Глюкокортикоиды участвуют в регуляции обмена углеводов, белков и жиров; водно-электролитного обмена; биохимических реакций: реакции организма на действие стресс-факторов. Они регулируют процесс глюконеогенеза, в результате которого из аминокислот в печени образуется глюкоза. Обмен белков при регуляции путем дезаминирования аминокислот, активируя ферменты, обеспечивающие эти процессы, и поставления сырья для синтеза глюкозы. Глюкокортикоиды ускоряют распад белков в ограничивают интенсивность включения аминокислот во вновь синтезируемые белки. Образующиеся аминокислоты выводятся в печень, где дезаминируются и используются в качестве сырья для глюконеогенеза.

На жировой обмен глюкокортикоиды влияют опосредованно через углеводный обмен. При недостатке глюкозы в организме энергетические процессы (прежде всего в мышцах) тормозятся за счет окисления жирных кислот. В этих случаях глюкокортикоиды увеличивают мобилизацию жира из жировых депо.

Глюкокортикоиды, особенно кортизон, стимулируют также миелоплатино-водный обмен, но их действие значительно слабее адростерона.

Принципиально важное действие глюкокортикоидов заключается в том, что они уменьшают проницаемость капилляров, подавляют активность гиалуронидазы; уменьшают выделение гистамина в капилляры, подавляют разрывание и активное фибринолизин и образование кинина. Глюкокортикоиды увеличивают диффузионную способность

клетки, уменьшают количество диффузоров в эндотелии сосудов в крови.

В сетчатке мие коры надпочечников вырабатываются мужские и женские половые гормоны. К мужским половым гормонам — андрогенам — относят андростендиол, андростерон и др. Активность их значительно меньше, чем тестостерона — гормона мужских половых желез. Андрогены вырабатываются у животных обоего пола, но в небольшом количестве. Женские половые гормоны — эстрогены: эстрадиол и эстрадиол, а также прогестерон. Их вырабатывается меньше, чем мужских половых гормонов.

Кора надпочечников в течение суток функционирует периодически. Эта периодичность обусловлена суточным колебанием секреции кортикотропина гипофизом. Ритмические изменения в деятельности гипофиза связаны с влиянием света на гипоталамо-гипофизарную систему и отражают биоритмические ритмы сезонности животных. У животных, ведущая дневной образ жизни, усиление функции коры надпочечников происходит в дневные часы, у ведущих ночной образ жизни — ночью.

**Мозговой слой.** Он состоит из хромоафинных клеток, родственных клеткам симпатической нервной системы. Эти клетки расположены также на зорте, в месте разветвления обидей спинных артерий, и в симпатических узлах. Все они составляют адреналовую систему.

В мозговом слое надпочечников вырабатываются гормоны адреналин и норадреналин, функционируя в клетках симпатическим. В группу катехоламинов входят также предшественник норадреналина — дофамин. При удалении мозгового слоя надпочечников животных не гибнут, так как отсутствие этого слоя компенсируется функцией других участков адреналовой системы.

Адреналин и норадреналин образуются разными хромоафинными клетками мозгового слоя надпочеч-

ников. Содержание липидов гормонов в мозговом слое надпочечников неодинаково у разных видов животных. Так, в надпочечниках кроликов и морских свинок адреналин составляет 95 %, у коров — 80, у кошек — 50 %. У домашних птиц преобладает норадреналин, достигая 80 % всех катехоламинов. Величина соотношения адреналина и норадреналина в хромаффинных клетках имеет существенное физиологическое значение, так как их биологическая роль различна. Адреналин и норадреналин связываются в крови с белками, и значительная часть их циркулирует в связанном виде. Эти гормоны обладают кратковременным физиологическим действием, поскольку они быстро разрушаются ферментами митохондриальной и цитозольной метилтрансферазой.

Физиологическое действие адреналина и норадреналина на многие органы и ткани подобно действию постганглионарных волокон симпатических нервов. Оно характеризуется повышением энергетического обмена и функций сердечно-сосудистой системы, усилением кровообращения скелетной мускулатуры, торможением деятельности желудочно-кишечного тракта и т. д. Адреналин и норадреналин действуют на органы и ткани через находящиеся в них  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренорецепторы.

Адреналин повышает возбудимость центральной нервной системы, стимулирует поглощение глюкозы тканью мозга и усиливает дыхание нервной ткани. Через ретикулярную формацию он поддерживает активное состояние коры больших полушарий головного мозга. Гормон оказывает возбуждающее действие на некоторые центры гипоталамуса.

Действие адреналина и норадреналина на сердечно-сосудистую систему в основном аналогично эффектам раздражения симпатической нервной системы. Адреналин повышает возбудимость и силу сокращения сердечной мышцы, непосред-

ственно влияет на миокард и проводящую систему. Он вызывает сокращение кровяного давления, увеличение минутного объема и частоты сердечных сокращений. Парадреналин в отличие от адреналина слегка увеличивает минутный объем, замедляет сокращения сердца. Оба гормона вызывают расширение сосудов коронарных и скелетных мышц и сужение сосудов кожи, слизистых оболочек и органов брюшной полости. Под влиянием адреналина расслабляется мускулатура бронхов, в результате чего улучшается легочная вентиляция. Адреналин и норадреналин вызывают расслабление мускулатуры кишечника, сокращение сфинктера pylorического мускула, расширение зрачка.

Адреналин в печени и мышцах активизирует фермент фосфорилазу, расщепляющий гликоген до глюкозы-6-фосфата, который в печени превращается в глюкозу. Распад гликогена в печени приводит к значительному повышению содержания глюкозы в крови. В мышцах гликоген расщепляется не до глюкозы, а до молочной кислоты, при этом образуется АТФ. Часть молочной кислоты поступает в кровь и переносится в печень, где из нее формируется гликоген. Остаточная молочная кислота окисляется в мышцах до двуокиси углерода и воды. Действие норадреналина на углеводный обмен значительно слабее и составляет  $1/4$ — $1/4$  активности адреналина.

Адреналин и норадреналин, активируя липазу жировой ткани, вызывают мобилизацию жирных кислот и их окисление. При этом резко увеличивается потребление кислорода тканями, так как значительно усиливается окисление жирных кислот и возрастает теплообразование. При физической нагрузке повышается выделение адреналина, усиливается липолиз и работающие мышцы обеспечатся энергетическим материалом — жирными кислотами. Адреналин усиливает выделение кислорода

те, что приводит к повышению основного обмена и температуры тела.

Секреция адреналина и норадреналина регулируется гипоталамусом, в котором находятся высшие вегетативные центры. Импульсы от этих центров передаются по симпатическим нервам, иннервирующим мозговой слой надпочечников. Клетки, секретирующие каждый из этих гормонов, иннервируются особыми нервными волокнами, что обеспечивает их выделение независимо друг от друга.

**Гормоны надпочечников и стресс.** Канадский ученый Г. Селье в опытах на животных установил, что при действии на организм различных повреждающих или необычных по силе и длительности воздействий (инфекция, нефекция, чрезмерное физическое напряжение, переохлаждение и т. д.) возникает неспецифическая защитная, приспособительная реакция, или общий адаптационный синдром. Состояние организма, при котором возникает общий адаптационный синдром, Селье назвал реакцией стресса (напряжения).

При стрессе рефлекторно начинает действовать сложнейшие нервные и гуморальные механизмы. Кора больших полушарий головного мозга посылает импульсы в ретикулярную формацию и гипоталамус. При этом возбуждается симпатическая нервная система и из мозгового слоя надпочечников в кровь поступают адреналин и норадреналин. Под их влиянием в гипоталамусе увеличивается образование кортиколиберина, что обеспечивает повышенную секрецию в передней доле гипофиза АКТГ и гормонов надпочечников — глюкокортикоидов. Они повышают резистентность всего организма по отношению к любому стресс-фактору.

В развитии общего адаптационного синдрома Г. Селье выделяет три стадии: режим тревоги, стадия резистентности и стадия истощения.

## ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа — железа двойной секреции, внешней и внутренней. Как железа внешней секреции она относится к системе пищеварительных желез. Поджелудочная железа секретирует гормоны инсулин, глюкагон и соматостатин. Эндокринную функцию поджелудочной железы выполняют островки Лангерганса, названные по имени австрийца, описавшего их в 1869 г. Островки состоят из  $\alpha$ - и  $\beta$ -клеток;  $\alpha$ -клетки крупнее  $\beta$ -клеток и расположены преимущественно по периферии островков. Основную массу островков составляют  $\beta$ -клетки (75 %). Открыты также клетки типа D.

**Гормоны поджелудочной железы.** Гормон инсулин секретируется  $\beta$ -клетками и состоит из двух пептидных цепей. Одна цепь А включает 21 аминокислоту, вторая цепь В — 30 аминокислот. Обе цепи соединены между собой двумя дисульфидными мостиками. Причем в цепи А имеется третий дисульфидный мостик, охватывающий 6 аминокислот. Инсулин разных животных отличается неодинаковым положением отдельных аминокислот в цепях.

В  $\beta$ -клетках инсулин находится в гранулах, где он связан с цинком. Это обеспечивает его дегонирирование. Поступивший из  $\beta$ -клеток инсулин содержится в крови в двух формах: свободной и связанной с белками. Связанный инсулин служит определенным резервом, который может быть быстро использован при поступлении в кровь большого количества глюкозы. Инсулин, не использованный в процессе обмена веществ, разрушается ферментом инсулилизин.

Инсулин регулирует обмен веществ, и прежде всего углеводный. Он является единственным гормоном, при помощи которого происходит использование глюкозы в организме. Инсулин участвует также в обмене жиров и белков.

Этот гормон участвует в транс-

порте глюкозы через клеточные мембраны. Но не все ткани нуждаются в инсулине для транспорта глюкозы в их клетки. Например, в печени, в поджелудочной железе, в мышцах, в эритроцитах, стенка артерий глюкоза поступает без участия инсулина.

Под влиянием инсулина происходит активация транспорта аминокислот, ионов натрия и калия через клеточные мембраны.

На первом этапе обмена глюкозы инсулин активирует фермент гексокиназу (гексокиназу), который производит фосфорилированную глюкозу. Фосфорилированная глюкоза подвергается анаэробному и аэробному окислению.

Избыток глюкозы в мышцах превращается в гликоген, а в жировой ткани — в глицерин и жир.

Инсулин — основной гормон, снижающий содержание сахара в крови. Под его влиянием усиливается использование глюкозы клетками, образование глицерина и замедляется его распад.

Основное действие инсулина в жировом обмене заключается в стимуляции образования жира в жировой ткани, подавлении его расщепления и отложения жира в жировых депо.

При недостатке инсулина возрастает продукция кетонных тел и холестерина. Это происходит из-за неполного окисления свободных жирных кислот, поступление которых в печень и приводит к повышению окислительных возможностей цикла Кребса.

Инсулин принимает участие в регуляции обмена белков. Он стимулирует транспорт аминокислот через клеточные мембраны, включение их в белковые цепи в рибосомном аппарате клеток и биосинтез белка. Ряд гормонов — андрогены, СТГ, тироксин — усиливают влияние инсулина на биосинтез белка. Инсулин тормозит распад белка в тканях.

**Глюкагон** образуется в клетках островков Лангерганса и представляет собой дицепептид с молекуляр-

ной массой 3485, состоящий из 19 аминокислотных остатков. Аминокислотное строение глюкагона различно от многих других гормонов.

Глюкагон участвует в регуляции углеводного обмена. Он активирует фермент фосфофорилазу, который расщепляет гликоген печени до глюкозы. В результате этого процесса содержание глюкозы в печени уменьшается и увеличивается количество глюкозы в крови. На глюкозу глюкагон не действует.

Под влиянием концентрации глюкозы в крови глюкагон действует как антагонист инсулина. Но его можно рассматривать и как гормон синергисты. Глюкагон усиливает содержание глюкозы в крови, а инсулин обеспечивает переход глюкозы в клетки и ее использование.

Глюкагон влияет на жировой обмен. Под его воздействием усиливается расщепление жира в жировой ткани с освобождением свободных жирных кислот. Одновременно глюкагон подавляет процесс превращения глюкозы, фруктозы и углеводов в кислоты в жирные кислоты в жиловых депо.

**Соматостатин** образуется в клетках типа D (кроме поджелудочной железы, он образуется нейросекреторными клетками гипоталамуса). Этот гормон угнетает выделение соматотропина гипофизом, тормозит секрецию глюкагона и инсулина поджелудочной железой.

**Регуляция функции поджелудочной железы.** Секреция инсулина регулируется нервной системой посредством блуждающего и симпатического нервов. Блуждающие нервы стимулируют секреторный процесс, а симпатические — тормозят. Во время вынужденной физической работы увеличивается выделение инсулина в результате поступления импульсов в железу по блуждающим нервам.

На образование и выделение инсулина регулирующее влияние оказывает уровень глюкозы в крови. Высокое содержание ее в крови, происходящий к поджелудочной железе,

активирует деятельность Висцерокортикостероидов, способствует образованию инсулина, увеличивает глюкозу в крови, тормозит его секрецию.

На секрецию инсулина по принципу обратной связи влияет и сама инсулина. Связанные с его количеством в крови, увеличивает образование инсулина.

Секрецию инсулина активирует также гормоны СТЕ, АКТЕГ, ТТГ, тироксиды, тироксин и глюкагон, а также ионы кальция. Адреналин и норадреналин (гормоны) секретирует адреналин.

Регуляция выделения глюкагона осуществляется главным образом обратным путем. На выработку глюкагона влияет уровень глюкозы в крови. Низкий уровень глюкозы возбуждает  $\alpha$ -клетки, стимулируя секрецию глюкагона. Высокий уровень глюкозы — тормозит. Симпатические нервы стимулируют функцию  $\alpha$ -клеток.

## ПОЛОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Мужские и женские половые железы синтезируют половые гормоны, осуществляющие оплодотворение яйца и эмбриональные процессы, связанные с воспроизведением животных. Излучают образование половых гормонов, как мужских, так и женских, образуют холестерин, но в тканях семенника и яичника синтез половых гормонов осуществляется в разных направлениях, так как они отличаются по составу ферментов, влияющих на определенные этапы биосинтеза гормонов.

**Эндокринные функции семенника.** Мужские половые гормоны носят название андрогенов (andrus — мужчина). Различают первичные гормоны, относящиеся к андрогенам, на которых наиболее важен тестостерон. Он стимулирует рост и развитие органов размножения и вторичных половых признаков, а также определяет отношение к самкам — индустрию инстинктов.

Тестостерон участвует в статическом завершении спермиогенеза. При его отсутствии половинчатых зрелых спермиев не образуется. Андрогены регулируют секрецию придаточных половых желез, стимулируют образование отдельных компонентов этих секретов. Половые гормоны адметно влияют на обмен веществ в организме, увеличивая образование белка и в то же время уменьшая количество жира. У молодых животных они стимулируют рост тела. Эти гормоны действуют на функции щитовидной и поджелудочной желез, на пигментацию кожи и на кроветворение.

Андрогены образуются в организме самцов еще до половой зрелости, но не в семенниках, а в коре надпочечников. В период половой созревания аденогипофиз выделяет гонадотропные, которые стимулируют развитие спермиогенного эпителия, придаточных половых желез и спермиогенеза.

Мужские половые гормоны влияют на функциональное состояние центральной нервной системы. После кастрации — удаления половых желез — у самцов резко нарушается деятельность нервной системы, ослабевает способность вырабатывать условные рефлексы, понижается сила и подвижность нервных процессов. Кастрацию обычно применяют в целях лучшего хозяйственного использования животных. Жеребцы и быки после кастрации становятся спокойными, у них исчезает драчливость, уменьшается злобность. Свины-кастрики быстрее откармливаются, мясо их вкуснее и нежнее, чем у некастрированных. Вторичные половые железы (аденогипофиз) обратному развитию. При кастрации в раннем возрасте трубчатые кости усиленно растут в длину, меняются пропорции тела.

**Эндокринные функции яичника.** Яичники синтезируют ряд стероидных гормонов: эстрогены, или жен-

ские половые гормоны, гестагены — гормоны желтого тела яичников и ядрышки.

Термин «эстроген» происходит от слова «эструс» — течка, так как эстрогенные гормоны вызывают течку у самок млекопитающих. С наступлением половой зрелости в яичниках начинается развитие фолликулов. При наличии фолликулов венулярной стадии развития (имеющей полость) фолликулостимулирующий гормон аденогипофиза (фоллитропин) стимулирует в них продукцию эстрогенных гормонов, причем чем крупнее становится фолликул, тем интенсивнее идет в нем синтез гормонов.

Быстрый рост фолликулов обусловлен увеличением в крови самки концентрации обоих гонадотропных гормонов — фоллитропина и лютропина, а процесс овуляции стимулируется лютропином, к этому моменту находящимся в крови в большой концентрации.

Эстрогены продуцируются в фолликуле как клетками теки, так и гранулезными. Они продуцируются не только в яичниках, но и в коре надпочечников и плаценте, а также в семенниках у самцов. В яичниках синтезируются три эстрогенных гормона: эстрадиол, эстраон и эстрадион. Все три гормона сходно влияют на организм самки, но наиболее активен эстрадиол. Они находятся в крови либо в свободном состоянии, либо в комплексных соединениях с белком, инактивируются и разрушаются в печени. Эстрогены взрослых самок вырабатываются яичниками постоянно, в любой период полового цикла или беременности и циркулируют в крови в той или иной концентрации.

У молодых, еще неполовозрелых самок эстрогены стимулируют рост яйцеводов, матки, влагалища, молочных желез, развитие сосков. У половозрелых самок они вызывают гиперемию и пролиферативные процессы в слизистой матки, влагалища и яйцеводах. Этим они способствуют ниж-

лежечным изменениям эндометрия, подготавливая его к восприятию спермы и имплантации, активируют функцию желез, продуцирующих различные секреты, активно отторгаются устаревшие клетки эндометрия. По принципу обратной связи эстрогены переключают гипофиз на аденогипофиз по усилению выработки лютропина. Под действием последнего вскрывается зрелый фолликул и образуется желтое тело. В молочных железах эстрогены стимулируют рост железистых клеток, повышая возбудимость к окситоцину.

Одновременно с воздействием на органы воспроизведения эстрогены возбуждают центральную нервную систему, вызывая состояние половой охоты. Они влияют на белковый, жировой и водно-солевой обмен, поддерживая характер обмена, присущий организму самок.

Гестагены участвуют в регуляции процессов оплодотворения и имплантации. Из гестагенов наиболее известен прогестерон, часто называемый гормоном желтого тела, так как он синтезируется лютеиновыми клетками этого тела. Однако синтез его лютеинизирующимися клетками гранулезы и внутренней теки фолликула происходит, хотя и в меньших количествах, еще и до образования желтого тела к овуляции. В это время прогестерон в синергизме с гонадотропными гормонами стимулирует созревание ооцита в фолликуле, вызывает овуляцию и активирует эпителий матки и влагалища, а также секрецию маточных желез.

После овуляции, во время или большого развития желтого тела и активной его секреции концентрация прогестерона в крови значительно увеличивается. Во время беременности у некоторых видов млекопитающих вырабатываются также и плацентой.

Основное физиологическое действие прогестерона связано с обменом в печени процессов оплодотворения, беременности, родов и лактации. Он

способит сократительную способность гладкой мускулатуры матки, а также ее неустанительной к разрываемости, и частности к окислению. Прогестерон тормозит проявление эстрогенов, стимулирует развитие желтых тел яичника молочной железы и увеличение матки. Под его действием в матке пролиферирующая эпителиальная эндометрия преобразуется в спираторий.

В яичнике, кроме эстрогенов и прогестерона, образуются также мужские половые гормоны. Они продуцируются интерстициальными и желтыми клетками внутренней яичника и участвуют в процессе образования фолликулов. Тестостерон принимает участие в стимулировании процесса овуляции.

**Плацента** образуется желтыми телами, а также эндометрием и тканью плаценты. С увеличением срока беременности содержание этого гормона в крови увеличивается, достигая максимума перед родами. Он играет важную роль в подготовке организма мамы к родам: способствует размягчению тазового сращения (симфиза), а во время родов размягчению и раскрытию шейки матки.

**Гормоны плаценты.** Во время беременности образовавшаяся плацента наряду с другими функциями вырабатывает гормоны, необходимые для нормального течения беременности и развития плода, — **гормоны плаценты.** Плацента продуцирует эстрогены, прогестерон, релаксин и плацентарный гонадотропин, называемый также хорионическим гонадотропином. Продукция плацентарного прогестерона особенно необходима тем животным, у которых желтое тело вырабатывает этот гормон только в первый период беременности. У этих видов животных плацента вырабатывает прогестерон в количестве, обеспечивающем нормальное течение беременности до родов.

Плацентарный гонадотропин по-

является в крови самок со времени прикрепления эмбриона к слизистой матки. По своему действию он сходен с гонадотропинами хорионами гнифиза. Образование хорионического гонадотропина прекращается от абортов, так как он способствует синтезу прогестерона.

У лошадей начиная с 40-го дня беременности в крови появляется гонадотропный гормон, отличающийся по своим свойствам от хорионического гонадотропина и гонадотропных гормонов гипифиза. Этот гормон способен длительно циркулировать в крови, не разрушаясь. Он вырабатывается не хорионом эмбриона, а эндометрием матки (см. главу о размножении) и называется гонадотропном сыззотки крови жеребых кобыл — **СЖК**.

## ТИМУС

**Тимус**, или вилочковая железа (назван так из-за своей формы наподобие двурогой вилки), лежит за грудиной. В тимусе различают два слоя: корковый и мозговой. В обоих слоях имеется два типа клеток: лимфоциты и ретикулярные клетки. Последние в корковом веществе образуют рыхлую сеть, в которой сосредоточено огромное количество лимфоцитов. В мозговом слое ретикулярные клетки крупнее, их больше и лежат они плотнее, лимфоцитов здесь значительно меньше. Тимус хорошо развит у новорожденных животных. У большинства взрослых животных к двум-трем годам (у крупного рогатого скота к шести годам) он подвергается инволюции.

Тимус — основной орган иммунитета — системы защиты организма от всего генетически чужеродного: микробов, вирусов, чужих клеток или генетически измененных собственных клеток. Без тимуса невозможно развитие иммунной системы. В зависимости от механизма действия различают клеточный и гуморальный иммунитет.

Глазные клетки осуществляют иммунологический контроль в организме, — лимфоциты, а также плазматические клетки и макрофаги.

Различают две разновидности лимфоцитов: В-лимфоциты и Т-лимфоциты. В-лимфоциты ответственны за гуморальный иммунитет, а Т-лимфоциты — за клеточный иммунитет, а также регуляцию активности В-лимфоцитов.

Тимус контролирует развитие Т-лимфоцитов. Развитие В-лимфоцитов у птиц находится под контролем фабрициевой сумки. У млекопитающих аналог этой сумки еще не открыт.

Удаление тимуса у новорожденных животных приводит к отсутствию точек образования тимусных формонов, приводит к подавлению защитных сил и к смерти. У таких животных из лимфатических узлов и селезенки исчезают лимфоциты, замедляется рост, проявляются кишечные расстройства. Возникают тяжелые иммунные иммунологические нарушения, вплоть до полной потери иммунитета — организм не способен сопротивляться инфекции и разрушать свои генетически измененные клетки и чужеродные клетки.

Из тимуса выделено пять биологически активных пептидов. Все они обладают функционами гормонов. Из них наиболее изучены три гормона: *тимозин*, *тимин* и *Т-актинин*, влияющие на скорость развития и созревания лимфоцитов.

Таким образом, тимус имеет отношение к формированию и деятельности иммунной системы организма. Функция тимуса тесно связана с другими, ветвистыми пиролонами, действующими на секрецию гормонов в тимусе и образовании лимфоцитов. Так, гормоны соматотропина, тироксина, эстрогены стимулируют образование тимусных гормонов, а глюкокортикоиды, андрогены, прогестерон оказывают противоложащий эффект и угнетают иммунитет.

## ЭПИФИЗ

В эпифизе синтезируется гормон мелатонин из серотонина, который образуется из триптофана. Самой мелатонин периодически повышается в течение суток, то есть имеет выраженный циркадианный ритм и зависит от освещенности. В темноте увеличивается образование мелатонина, а на свету уменьшается. На свету нервные сигналы, поступающие от зрительного анализатора по симпатическим нервным волокнам в эпифиз, тормозит синтез мелатонина.

Мелатонин замедляет синтез фоллиберлина и андобринина в гипофизе и гонадотропных гормонов (фолликулостимулирующего и андростенона) в гипофизе, тем самым угнетая половое созревание. При увеличении светового дня синтез мелатонина ослабляется, активно синтезируются гонадотропные и половые гормоны, что повышает половую активность.

Эти данные имеют большое значение для понимания суточного ритма плодовитости многих видов млекопитающих. У ряда животных, в частности у птиц, половая активность имеет сезонный характер, повышаясь весной и летом, когда в результате более продолжительного светового дня уменьшено образование мелатонина.

Удаление эпифиза у птиц и млекопитающих приводит к преждевременному половому созреванию, увеличению массы семенников и усиленному развитию вторичных половых признаков. У самок удаляется срок существования желтых тел, увеличивается масса матки. При удалении эпифиза происходит преждевременное развитие костной ткани и увеличение массы тела.

Мелатонин — это универсальный регулятор биологических циклов и ритмов. Поскольку цикл биологических процессов в эпифизе отражает смену периодов дня и ночи, то син-

1960), что эта циклическая структура представляет собой своеобразный биологический часы организма.

Мелатонин контролирует процессы деления и дифференцировки клеток. Он участвует в формировании зрительного восприятия образа и цветоощущения и имеет непосредственное отношение к регуляции сна и бодрствования (ночью количество этого гормона в организме резко возрастает).

Мелатонин, кроме эпифиза, синтезируется в клетках желудочно-кишечного тракта, печени, почках.

Роль эпифиза в организме до конца не изучена. Имеются данные, что деятельность гипоталамуса — центральной органа управления эндокринной системы организма — находится под контролем эпифиза.

## ЖИРОВЫЕ ГОРМОНЫ

Первоначально этот термин использовался для обозначения ряда биологически активных веществ, которые называют специфические реакции органов-мишеней, однако для обозначения из них не был найден эндокринный орган, их вырабатывающий, что есть их образование происходит где-то в тканях. Некоторые из этих веществ синтезируются так близко к своим органам-мишеням или клеткам-мишеням, что могут достигать их в результате диффузии, не попадая в кровоток. Этим они отличаются от эндокринных клеток, которые вырабатывают гормоны, переносимые кровью.

Чаще всего большинством этих биологически активных веществ в настоящее время называют тормонами. Они вырабатываются специальными клетками, расположенными в различных органах. Целая группа гормонов полипептидной структуры образуется в эпинефральной ткани (адреналин, секретин, холинэстераза, пазидрексинин, меланокортин и др.). Их действие описано в главе «Эпинефральный».

Почти каротиноиды и желатиновой функцией и регуляцией водно-солевого обмена обладают эндокринной функцией. Они секретируют ренин и ангиотензин.

В ряде органов и тканей из ненасыщенных жирных кислот нового ряда образуются простагландины. Они находятся в тканях в минимальных количествах, обладая определенным физиологическим действием.

## ПРОСТАГЛАНДИНЫ

Простагландины биологически активные вещества, которые были выделены из предстательной железы и спермы человека и животных. В дальнейшем установили, что простагландины образуются во всех тканях животного, оказывая местное действие на клетки. Они являются производными ненасыщенной жирной кислоты (проstagлановой), содержащей 20 атомов углерода. На основании химической структуры их делят на четыре группы: ПГА, ПГБ, ПГЕ, ПГФ. Группы А и Б содержат по два простагландина, отличающиеся между собой только числом двойных связей в молекуле: ПГА<sub>1</sub> и ПГА<sub>2</sub> и соответственно ПГБ<sub>1</sub> и ПГБ<sub>2</sub>. Группы ПГЕ и ПГФ представлены тремя простагландинами каждая: ПГЕ<sub>1</sub>, ПГЕ<sub>2</sub>, ПГЕ<sub>3</sub> и соответственно ПГФ<sub>1</sub>, ПГФ<sub>2</sub>, ПГФ<sub>3</sub>. Первый искусственный простагландин был синтезирован в 1966 г.

Простагландины локализованы в лимбическом наружном слое митохондриальной и клеточной оболочки клетки. Механизм действия их заключается в изменении уровня образования циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) и поступления натрия внутрь клетки.

Простагландины оказывают весьма разнообразное и иногда противоположное действие на органы животных. Так, ПГА и ПГЕ оказывают сильно выраженный сосудосуживающий и спазмолитический эффект

последствие расширения артерий. Находясь в мозговой ткани почек, эти группы простагландинов исполняют, по-видимому, роль антигипертензивных факторов регулирования вгутерриального давления наряду с сосудосуживающей и гипертонической системой ренин — ангиотензин. Количество ПГА и ПГЕ в мозговом слое почек увеличивается при движении животных. Противоположное действие оказывают простагландины группы ПФ: они действуют сосудосуживающе.

Большинство простагландинов стимулирует работу гладкой мускулатуры. Они участвуют в обеспечении нормальной подвижности пищеварительного тракта. Чрезвычайно чувствительна к действию ПГЕ и ПФ мускулатура матки. Введением их можно вызвать одновременное изгнание плода и плаценты без опасных последствий для матери.

К концу полового цикла количество простагландинов в половой системе самки увеличивается, что ведет к рассасыванию желтого тела и возобновлению цикла. Введение синтетических препаратов ПФ<sub>2</sub> также вызывает регрессию желтого тела с последующей активацией половой системы. Это имеет большое значение для регуляции полового цикла и синхронизации течки и охоты у сельскохозяйственных животных.

В наиболее концентрированной форме простагландины содержатся в семенной жидкости самцов, что способствует сохранению жизнеспособности и подвижности спермиев.

Они также участвуют в расширении действия на сосуды, поступающую кровь в область мужского полового члена, и способствуют спирации гладкой мускулатуры во время эрекции при извержении семенной жидкости. Простагландины, освобожденные самыми кожными железами, действуют бактерицидно.

Предполагают, что простагландины участвуют в координации нейро-гуморальной передачи в центральных и периферических синвпсалах при помощи регуляции процесса освобождения медиаторов, либо вводят их в нервную или мышечную мембранную систему.

### Контрольные вопросы

1. Значение желез внутренней секреции в регуляции функций
2. Методы изучения функций желез внутренней секреции и гормонов
3. Механизм действия гормонов
4. Типотельмо-гипофизарная система и ее роль в регуляции функций желез внутренней секреции
5. Гормоны (нейросекреты) гипофизарной системы и их роль в регуляции функций гипофиза
6. Гормоны гипофиза и их роль в организме
7. Гормоны щитовидной железы и их роль в организме
8. Гормоны оксалитовидной железы и их роль в организме
9. Гормоны надпочечников и их роль в организме
10. Гормоны надпочечников и стресс
11. Гормоны поджелудочной железы и их роль в организме
12. Гормоны поджелудочной железы и их роль в организме
13. Регуляция эндокринных функций гипофиза
14. Гормоны гипофиза и их роль в организме
15. Гормоны тимуса и их роль в организме
16. Простагландины и их роль в организме

## РАЗМНОЖЕНИЕ

Размножение, или репродукция, — важный биологический процесс, обеспечивающий выживание вида. У млекопитающих этот процесс очень сложен и происходит при помощи специальных органов размножения, размножения и процессе эволюции и инстинктивной изменчивости у каждого вида животных.

Функциональность органов размножения зависит от крупного и малого рогатого скота — в 10—18-мес. у свиней — с 5—8-го, у лошадей — с 10—18-го мес. В этом возрасте и у человека эмбрионы начинают периодически развиваться фолликулы, созревают яйцеклетки и затем проникают в половую ооциту, а у самцов в семенники начинается образование спермы. Этот период называют наступлением половой зрелости. При благоприятных условиях созревания и хороших кормовых половая зрелость наступает быстрее, а в суровых условиях содержания и при недостаточном кормлении она задерживается.

Половая зрелость наступает значительно раньше, чем заканчивается физиологическое созревание всего организма, и раннее спаривание у последующей беременностью обычно определяет более позднее, в приплод получают слабо развитый и малоплодотворный. Спаривание недоразвитых животных может привести к повреждению у них половых функций в последующие годы. Физиологическая зрелость у телок наступает в возрасте 16—18 мес. у овец и коз — 12—15, у свинок — 9—11 мес. а у коров — 3 лет и только при достижении такого возраста можно их спаривать. Свицон-гроздководителей указанных видов животных начинают использовать примерно в том же возрасте. Животных полдеспелых пород спаривают в более поздние сроки, по достижении ими полного развития.

Длительность использования животных для воспроизводства различна и зависит как от племенной ценности, так и от их старения. Большинство лошадей сохраняют хорошую плодотворность до 18—20, в некоторые — до 25—30 лет. Коров с хорошим уловом обычно держат до 12—14, а овец — до 7—8 лет. Свицон теряют способность к оплодотворению в возрасте 7—10 лет.

## ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ИХ ФУНКЦИИ У САМЦОВ

К органам размножения самцов относятся: семенники с придатками, спермиепроводы, придаточные половые железы и совокупительный орган.

Семенники — это парные половые железы, в которых образуются половые клетки — спермии (сперматозоиды). Семенники имеют яйцевидную форму, но несколько уплощены с боков. Во время эмбрионального развития они образуются в поясничной части брюшной полости плода, а перед рождением или в первые месяцы после рождения опускаются через паховые кольца в мошонку. В случае задержания семенников в брюшной полости самцы теряют плодовитость (при двусторонней задержке) или же она несколько снижается (при односторонней задержке). Это явление называют крипторхизмом, а животных соответственно двусторонним или односторонним крипторхизмом или кастрицием.

Семенники покрыты собственной серозной оболочкой, в янтри разделены радиальными перегородками на камеры, в которых находится перенхимная семенная ткань, состоящая из семенных канальцев и соединительной ткани с интерстициальными клетками. Извитые семенные канальцы семенника представляют собой трубочки микроскопически малого размера, покрытые соединительной тка-

ной оболочкой. Под ней находится питательные клетки — сертолиевы клетки и несколько рядов сперматоцитов. Из них и из клеток, которые образуются спермиди, зародышевые клетки и формирующиеся спермиди расположены внутри извитого канальца в студнеобразном веществе сертолиева эпителия, которое обеспечивает питание зародышевых клеток и формирующихся спермиди и не дает им распадаться. Сформировавшиеся спермиди выделяют фермент гиалуронидазу, которая разжижает студенистое вещество, и спермиди в просвете канальца под влиянием слабощелочной реакции среды приобретают подвижность. Затем они поступают в прямые каналы, сеть семенника и наконец попадают в придаток семенника. У половозрелого самца образование спермиди (сперматогенез) происходит непрерывно, но неравномерно.

Сперматогенез начинается с того, что сперматоциты — первичные половые клетки, выстилающие стенки семенных канальцев, — превращаются в более крупные клетки, называемые сперматоцитами первого порядка. Последние, мейотически делаясь, дают начало двум одинаковым по величине клеткам — сперматоцитам второго порядка. Происходит второе мейотическое деление, в результате которого образуются одинаковые сперматиды. Сперматиды — круглая клетка, содержащая значительное количество цитоплазмы, имеет вдвое большее число хромосом. Для того чтобы превратиться в функционирующий сперматозоид, она должна приобрести определенную форму. Это связано со сложными процессами роста и видоизменения, не сопровождающимися клеточным делением.

Придаток семенника условно делят на три части: головку — начало придатка, тело, расположенное вдоль семенника, и хвост — конечная часть придатка. Канал придатка представляет собой сильно извитую трубочку. Давно его у самцов разных видов

животных колеблется от 50 м (бараны) до 85 м (зеребцы). В начале у головке просвет канала очень узок (0,1—0,2 мм), затем он постепенно расширяется и в хвосте имеет диаметр 1—2 мм. Внутри канальца выстилается высоким цилиндрическим эпителием, выделяющим секрет слабо-кислой реакции.

Продвижение спермиди через канал придатка происходит главным образом за счет сокращения мускулатуры его стенок. Приходя по каналу, спермиди приобретают электрический заряд и стойкость к некоторым воздействиям среды, образующейся в сперме после эякуляции и в процессе размножения самки. В придатке семенника при созревании спермиди митохондрии, разбросанные в их цитоплазме, концентрируются вокруг осевой линии. Это способствует лучшему обеспечению энергией спермиди при движении. Амниоцитоплазматический состав в созревающей спермиди значительно изменяется.

Процесс сперматогенеза протекает длительное время. На завершение сперматогенеза и продвижение спермиди через придаток у быков и баранов при умеренном использовании их в случае требуется около 50 до 60—80 дней, приходится на выхождение спермиди через придаток семенника и дозревание их в нем, следовательно, остальное время тратится собственно на сперматогенез.

В хвосте придатка спермиди могут сохранять оплодотворяющую способность длительное время — до 1—2 мес. Выживаемости спермиди благоприятствует строение придатка, опасного крутыми изгибами и вильными разветвлениями. В этих условиях к спермиди поступает достаточное количество питательных веществ и своевременно удаляются продукты обмена.

Образование спермиди в семенниках, их дозревание и длительное хранение в придатках семенника у млекопитающих происходит при температуре на 3—4 °С ниже температу-

на тварь. Это связано с тем, что температура падает от нее брышной полости, а функции регуляции температуры выполняются кожей и мускулатурой мошонки. В жаркую погоду температура мошонки и семенника увеличивается и семенники опухают, а кожа через многочисленные потовые железы испаряет часть жидкости, за счет чего температура в семенниках понижается. В холодную погоду мускулатура семенника и мошонки сокращается, поверхность кожи сморщивается, кровеносные подтягиваются к брышной стенке, кровеносные сосуды кожи мошонки сужаются и теплоотдача уменьшается. Нарушение терморегулирующей функции мошонки может привести к нарушениям плодотворности и даже к бесплодию животного.

Пониженная температура и слабая реакция тормозят подвижность спермиев, снижают обмен веществ у них и этим сохраняют их живыми. При исключении хотя бы одного из этих условий спермии быстро погибает. Повышение температуры в семенниках до 38—40°C ведет не только к гибели сформированных спермиев, но и к прекращению образования полноценных спермиев в семенных канальцах. У двусторонних протоколоний вследствие высокой температуры в семенниках нормального образования спермиев не происходит, а они не способны оплодотворять яйцек.

Спермии из ложа придатка семенника выделяются через спермопровод и мочеиспускательный канал.

**Спермиопроводы**, левый и правый, являются продолжением канала придатка семенников; находясь в семенных канальцах, они проликают через узкие кольца в брышную полость, проходят над мочевым пузырем, сближаются и впадают в тазовую часть мочеиспускательного канала. Над мочевым пузырем, перед впадением в мочеиспускательный канал, спермиопроводы значительно утолщены. Эти утолще-

ния называют импульсами спермиопроводов. В их стенках имеются железы, выделения которых смешиваются со спермиевыми по времени спермивания. У быка и барана ампула служит еще и местом накопления спермиев во время полового возбуждения перед садкой.

В тазовую часть мочеиспускательного канала, кроме спермиопроводов, открываются протоки придаточных половых желёз: пузырьковидных, предстательной, куперовых и многочисленных уретральных. У жеребца пузырьковидные железы выделяют густой секрет, у быка, барана и хряка жидкий. Предстательная железа вырабатывает жидкий секрет и морщи выражена у жеребцов и хряков. У быков и баранов она развита слабо. Куперовы, или луковичные, железы наибольшей величины достигают у хряка, они выделяют вязкий секрет.

**Половая функция у самцов.** Функция размножения у самцов представляет собой сложный комплекс рефлексов. Половое влечение возникает в результате восприятия анализаторами самца (слуховым, зрительным, обонятельным, тактильным) раздражений, исходящих от самки, при одновременном влиянии на его организм внутренних факторов, основным из которых служит половой гормон — тестостерон, обуславливающий половое влечение к самке.

В проявлении половой функции участвуют различные отделы центральной и вегетативной нервной системы. Кора головного мозга, суммирует раздражения, полученные от анализаторов и внутренней среды, осуществляет свои импульсы через подкорковые половые центры промежуточный мозг (гипоталамус). Эти центры, в свою очередь, передают импульсы в центры эрекции (индугонки ценового члена к старчачинию) и эякуляции (выделения спермы). Центры эрекции и эякуляции тесно связаны и с другими мозговыми

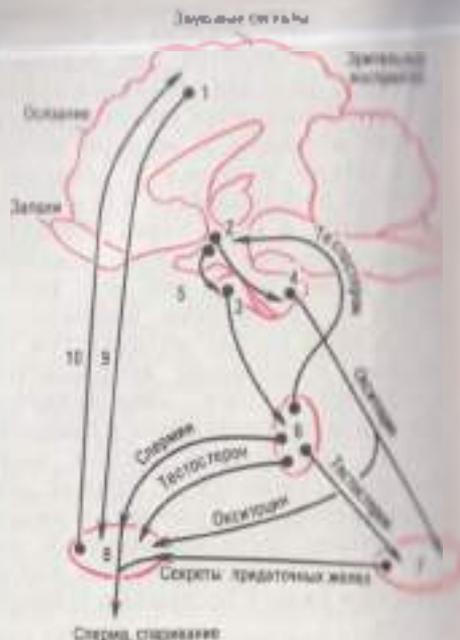
уровне спинных, грудных и шейных ганглиев. Они связаны как с гипоталамусом и корой головного мозга, так и с рецепторами, находящимися в органах размножения. Коровые, подкорковые и спинальные половые центры находятся между собой во взаимодействии. Следовательно, половой центр представляет собой динамически функциональную систему, работающую как единый нервный механизм. Возбуждение передается не только от коркового и гипоталамического центров, но и в обратном направлении — от рецепторов органов размножения в эти высшие центры (рис. 46).

Осуществление половых рефлексов происходит при наличии условных рефлексов, образующихся на основе безусловных в течение индивидуальной жизни животного. Условные половые рефлексы вырабатываются очень быстро. Случка или получение спермы в искусственную вагину ведут к закреплению условных рефлексов с первого сочетания. Условными половыми раздражителями могут быть: вид случайного партнера, подготовка к случке самки и др. При изменении обстановки условные половые рефлексы перестраиваются.

Половой рефлекс у самцов — это сложный цепной рефлекс, состоящий из ряда взаимосвязанных реакций, причем завершение одной из них служит сигналом для возникновения следующей.

В цепочку половых рефлексов различают следующие основные стадии.

**Эрекция совокупительного органа** (полового члена) заключается в том, что вследствие усиленного притока артериальной крови и наполнения ею пещеристых тел полового члена увеличивается в размерах, делается упругим, что способствует введению его в органы размножения самки. При эрекции седалищно-пещеристая и луковично-пещеристая мышцы сокращаются и прижимают корень полового члена к седалищным костям.



46 Схема нейро-гуморальной регуляции процессов воспроизведения у самцов

1 — головной мозг, 2 — гипоталамус, 3 — гипофиз, 4 — фоллиберин, 5 — лютеализирующий гормон, 6 — яичники, 7 — яички, 8 — секреторные вещества яичников, 9 — секреторные вещества яичков, 10 — совокупительный орган, 11 — рецепторы совокупительных органов

чеч задерживается отток крови из него.

**Совокупление** — введение шнурового члена в репродуктивный канал самки, подготовка к выделению спермы. Процесс совокупления у быков и баранов происходит очень быстро, у лошадей и свиней он более длительный.

**Эякуляция** — выделение продуктов половых желез — спермы и секретов через мочеполовой канал. Возбуждение рецепторов полового члена передается по нервным волокнам в центр эякуляции. В ответ на раздражение под влиянием гормонов окситоцина сокращаются мышцы предстательной железы, семявыводящих протоков и придаточных половых желез и мочеполового канала. В результате сперма и выделения придаточных поло-

на железах вступают в мочеиспускательный канал из которого выбрасываются химические индивидуализирующие сокращения мускулатуры. Сперму, выделенную при самот спаривании, характеризуют как дуктом. У жеребцов и быков по сравнению с баранами и козлами придаточные половые железы значительно более развиты и их железы во много раз больше. Характер дуктупта у самцов разных видов животных различен.

Во время эякуляции жеребцы и козы выделяют секреты в определенной последовательности, в три фазы. В первую фазу выделяется жидкий секрет мочеиспускательного канала и луковичных желез, во вторую — масса спермы, в последнюю фазу секреты придаточных желез, способствующие продвижению спермиев через матку, что особенно важно для свиной, рога матки которых имеют большую длину. У быков и баранов сперма выбрасывается одним толчкообразным сокращением входу, придаточных половых желез и мочеиспускательного канала.

В янпулах спермиопроводов быков и баранов постоянно находятся спермии в количестве, достаточном для нескольких эякуляций. У неспособных производителей значительно часть спермиев из янпула выводится с мочой.

Секреты придаточных половых желез выполняют ряд функций: промывание и подготовка мочеиспускательного канала к прохождению спермы, увеличение объема эякулята; тротасквивные спермиев к вершине рогов матки (у свиной); активация движения спермиев, так как они в придатке семенника слабоподвижны или неподвижны.

Концентрация спермиев в хвосте придатка семенников составляет около 3 млрд. в 1 мл, с колебаниями от 3 до 6 млрд. В сперме хряка и жеребца спермии разбавлены секретами придаточных желез в 10—50 раз, быка — в 3—4, в сперме барана — в 2 раза (табл. 20).

20. Средние количественные показатели спермы выделенной различными видами животных

Животное	Объем эякулята в мл	Количество спермиев в 1 мл эякулята	Общая масса спермиев на 1 мл эякулята
Бараны	1—2	2,0—4,0	2—10
Быки	4—5	1,0—1,5	4—10
Жеребцы	50—120	0,1—0,25	1—15
Хряки	50—300	0,1—0,2	20—40

**Физико-химические свойства спермы.** Сперма состоит из двух частей, спермия и жидкости — плазмы, представляющей собой смесь секретов придаточных половых желез. Сперми быков и баранов содержит много белков: у быка — 3,8, у баранов — 10%. В сперме хряка белков 3,8, а у жеребца лишь 1,0—2,5%. В сперме быка и барана присутствуют липиды и фруктоза, а у хряка и жеребцов находят лишь их следы. Из минеральных веществ имеются калий, натрий, хлор, фосфор и ряд микроэлементов.

Спермии — основная часть спермы, так как без них невозможно образование. Плазма спермы содержит питательные вещества для спермиев, соли и другие вещества, влияющие на их жизнедеятельность. В ней есть также выделенные предстательной железой простагландин и вазогландин — активные вещества, вызывающие сокращение мускулатуры матки и кишечника, а также антиагглютинин, препятствующий склеиванию — агглютинации спермиев.

Спермий состоит из головки, шейки (соединительной части), тела и хвоста (жгутика). Длина спермиев сельскохозяйственных животных около 0,06—0,07 мм, или 60—70 мкм. Головка спермия составляет примерно 1/3 его длины. В ней сосредоточена наследственная информация, а шейка, тело и хвост служат двигательным аппаратом спермиев.

Головка спермия представляет собой овальную пластинку, несколько возвышенную с одной стороны и



#### 47 Строение спермы:

1 - чехол головки, 2 - ядрышко, 3 - передний отдел фибрилы; 4 - примесный, 5 - фибриллярный оболочка, 6 - кольчатый канал слай-шпект, коллики, 7 - клеточный канал (протоплазма), 8 - спираль шейки, 9 - сетчатая фибрилла, 10 - радиальная и центральная фибрилы, 11 - спираль, 12 - спираль, 13 - спираль, 14 - три спиральных фибрилы хвоста, 15 - оболочка хвоста, 16 - хвостовая часть.

выпуклую с другой. В головке находится ядро. Передняя часть головки покрыта чехликом, под которым расположена акросома. Считают, что акросома спермиев вырабатывает фермент гиалуронидазу. Короткой и толстой шейкой головка прикреплена к телу, вдвое большему по длине, чем головка. Шейка очень хрупкая, при оплодотворении, когда спермий проникает в яйцо, она ломается и в яйце остается лишь головка. Внутри тела и хвоста спермия заключены нити, состоящая из нескольких фибрилл, на всем протяжении (кроме коллики хвоста) обвитых тройной спиральной нитью. Кончик хвоста состоит из нескольких фибрилл, не покрытых спиральными нитями, а лишь оболочкой (мембраной), покрывающей все остальные части спермия. При большом увеличении он выглядит похожим на кисточку (рис. 47).

Спермии содержат около 25% сухого вещества и 75% воды. Из сухого вещества 85% составляют белки, 14,2% — липиды и 1,8% — минеральные вещества. В спермиях имеется также значительное количество фосфора (около 2,7%), причем в головках содержание его доходит до 4%. В головках спермиев присутствует большое количество белков, связанных

ных с ДНК. В акросоме установлены некоторые палочки мукополисахаридов.

Остальные части спермиев (шейка, тело и хвост) состоят из белков, свободных липидов и солей. Спермий содержит два фермента, причём в них активное участие в окислительных процессах, происходящих внутри них.

Нормальные спермии в жидкой среде способны поступательно и прямолинейно двигаться. Центр движения — тело и шейка. Головка не может самостоятельно двигаться, но спермии без головки могут сохранять способность к движению.

При движении спермия хвост его изгибается в одну сторону, а затем выпрямляется. Односпиральные движения хвоста происходят одно за другим, волнообразно и очень быстро. Головка, имеющая ложкообразную форму, при односпиральных ударах хвоста вращается вокруг своей оси, а вместе с ней вращаются и остальные части спермия. В результате удары хвоста приходятся на все стороны и спермий движется поступательно и прямолинейно.

Все спермии несут одинаковый отрицательный электрический заряд, поэтому одинаково заряженные спермии отталкиваются друг от друга и в жидкой среде не происходит столкновения и сближения их. Но иногда в сперме можно наблюдать агрегацию спермиев склеивание их головками. Это происходит в тех случаях, когда электрический заряд у них недостаточен и при встрече они не в состоянии отталкиваться, а прилипают друг к другу головками и даже остальными своими частями.

Жизнеспособность спермиев в зависимости зависит от температуры и вязкости жидкости, в которой они находятся. Наиболее подвижны спермии при температуре, близкой к температуре тела животных (37—39 °С). Более высокая температура убивает их. При понижении температуры движение спермиев замедляется, а при температуре, близкой к 0 °С, они переходят в состояние анабиоза.

При нарушении осмотического давления в окружающей среде спермии гибнут. В гипотонических растворах гибель спермиев наступает вследствие набухания их от проницающей внутрь воды, а в гипертонических растворах, наоборот, в результате обезвоживания цитоплазмы. Свежеполученная сперма быка и барана имеет нейтральную (рН 7,0) или слабкокислую реакцию (рН 6,7—6,9), сперма хряка и жеребца — щелочную (рН 7,2—7,6). Небольшое увеличение кислотности в сперме ведет к замедлению движения спермиев, а если она останется живыми. Избыточная кислотность прекращает движение спермиев и убивает их. Чрезмерная щелочность, достигаемая, например, добавлением соды, также вызывает усиленное движение спермиев, но затем убивает их.

## ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ИХ ФУНКЦИИ У САМОК

К органам размножения самок относятся яичники, основные половые железы, яйцепроводы — проводящие пути, матку, место развития плода, влагалище с клитором и половыми губами — совокупительные органы.

**Яичники** — парные органы овальной формы, в которых образуются и проходят все стадии роста половых клеток самки — яйца. Размеры яичников меняются в зависимости от функционального состояния и вида животного. У коров и свиней размеры яичников по длине от 2 до 5 см, у

овен — от 0,8 до 2, а у кобыл — от 3 до 12 см.

**Яйцепроводы** — тонкие, слегка извитые трубочки, по ним вышедшие из яичника яйца поступают в матку. Длина яйцепроводов в вытянутом состоянии у коров достигает 25—30 см, у овец — 10—15, у кобыл и свиней — 20—30 см. В самом начале яйцепровод ворничкообразно расширен с бугорчатым краем. Около бугорочки имеется небольшое углубление — сумка, способствующая попаданию яйцевых клеток в воронку яйцепровода, а не в брюшную полость. Далее яйцепровод постепенно суживается и заканчивается очень узким просветом, называемым истмусом. У коров, овец и свиней яйцепровод переходит в рог матки без резких границ. У кобыл этот переход более заметен.

**Матка** состоит из рогов, тела и шейки. У свиней рога матки имеют вид кишечных петель, очень длинные, достигают 150—200 см каждый, тело матки развито слабо, шейка матки не имеет резких границ, и ее отверстие незаметно переходит в влагалище.

**Овогенез.** Процесс образования и созревания женских половых клеток — яиц (яйцеклетки) — называется овогенезом (от греч. — яйцо). Яйца образуются из клеток генеративного (зачаткового) эпителия, которые группируются и образуют фолликулярную зону яичника. Одни из клеток каждой отделившейся группы развивается в первичное яйцо, а остальные — в фолликулярные (гранулезные) клетки. Первичные яйца развиваются до начала первого деления.

Небольшая зародышевых яиц в яичнике овца много, у коров, например, количество их достигает 100 тыс., но лишь немногие из них проходят весь процесс развития и роста.

В начале развития фолликулярные клетки, окружающие яйцо, разминаятся и постепенно образуют вокруг него несколько слоев. Первич-

ный фолликул). Затем в одном месте слой клеток расклевывается и между ними образуется полость с прозрачной жидкостью. В зрелом фолликуле полость с жидкостью составляет его большую часть. В одном месте слой фолликулярных клеток слегка выпячивается в полость в виде небольшого бугорка. В нем находится яйцо. Поэтому выступающую часть эпителия назвали яйценосным бугорком.

В яичнике половозрелого животного обычно имеется несколько фолликулов, но только часть из них достигает полной зрелости, а остальные, достигнув той или иной стадии развития, подвергаются атрезии — уменьшению в размере — и постепенно рассасываются.

У разных видов животных размеры и число фолликулов неодинаковы. У кобыл и коров созревает и овулирует одновременно, как правило, только один, редко два фолликула, которые чаще находятся в разных яичниках. У овец в зависимости от породы созревает одновременно 1—2 фолликула или несколько. У многоплодных пород, в частности у овец романовской породы, одновреchenно может созреть и овулировать 3—4 и даже до восьми фолликулов. Созревшие фолликулы достигают величины 1 см. У свиной одновременно созревает в обоих яичниках 15—20 и даже 40 фолликулов размером до 0,8—1 см в диаметре.

У коров, овец и свиной зрелые фолликулы выступают на поверхности яичника в виде бугорка. Разорвавшийся фолликул у коров достигает 1—1,5, редко 2 см в диаметре. В разрезе фолликула различают три стадии: первый фолликул величиной 0,5—0,75 см, имеет жесткую, толстую оболочку; вторая — фолликул достигает максимального развития, в среднем 1—1,5 см, хорошо прощупывается на поверхности яичника в форме лузьяка с сильно напряженными тонкими стенками; фолликуляция (выделение) жидкости из фолликула хорошо выражена; третий — пропе-

хлит еще большее истончение фолликула и размягчение окружающей стромы яичника. У некоторых животных фолликулы бывают в состоянии овуляции — разрывом стенок зрелого фолликула и выхождением яйца. Овуляцию определяют по уменьшению размеров, срыву стенок фолликула и наличию на его поверхности углубления.

У кобыл различают четыре стадии созревания фолликула. В связи с тем, что фолликулы достигают значительно больших размеров, различающегося фолликула у кобыл определять эти стадии еще трудно.

Перед овуляцией фолликулы у кобыл достигают в диаметре 6—10 см и более, общего яичника значительно увеличивается в объеме. Количество жидкости в фолликуле достигает иногда 50—100 мл и более. Фолликулярная жидкость, продуцируемая оболочкой фолликула, прозрачная, янтарно-желтого или лимонно-белого цвета, содержит эстрогены, гормоны. Ее консистенция и некоторые другие физико-химические свойства изменяются в зависимости от стадии фолликула. По мере созревания фолликула жидкость делается более вязкой и рН ее доходит до 8,0. Фолликулярная жидкость обладает бактериостатичностью (задерживает рост бактерий) и некоторой бактерицидностью (убивает их).

**Овуляция.** Это сложный процесс на внутренние и внешние раздражители. Одна из внутренних раздражителей — заплывание накапливающейся фолликулярной жидкости. Разрыв фолликула объясняют многими факторами, в том числе и действием протолитических ферментов в фолликулярной жидкости. Ткани в наиболее непрочном месте в стенке зрелого фолликула раздираются, происходит разрыв мельчайших капилляров и через образовавшиеся отверстия — «кратер» — в порожку высасывается яйцо вместе с окружающей его клетками яйценосного бугорка.

У коров, овец и свиной разрыв фолликулов может происходить в

на внутренней поверхности яичника, а также в складки слизистой оболочки, а фолликулы разрываются и происходит оплодотворение.

В период овуляции усиливается ток крови в яйцепроводах, их мышечные волокна иннервируются. В результате веронки с сумкой яйцепровода расслабляются, охватывая яичник и способствуют попаданию яйца в яйцепроводной жидкости в яйцеклетку. Благодаря попеременным сокращениям мышечных волокон яйцеклетка происходит насыщение в него вместе с фолликулом вместе с яйцом и яйцеводом его клетками яйцеклеточного дугорка. Яйцо постепенно передвигается в спираль матки.

У коров, овец, свинок и лошадей овуляция осуществляется независимо от того, было или нет спаривание самки с самцом. У некоторых млекопитающих животных, например у кролика, овуляция происходит только после длительного нервного воздействия, например, естественным спариванием. У самок оленей и мышей рогатого скота, собак и лошадей спаривание с самцом и процедура искусственного осеменения, служащие дополнительными раздражителями нервной системы, могут в некоторых случаях повлиять на наступление овуляции.

Во время роста и созревания фолликулов, в период овуляции и в дни, следующие за ней, существенно изменяются функции организма самки, в особенности органов размножения. В яичнике постоянно находятся фолликулы в везикулярной стадии, которые синтезируют половые гормоны — эстрогены, причем при росте и развитии фолликулов синтез гормонов значительно интенсифицируется. Эстрогены в ток крови разносятся по всему организму и при значительном их количестве вызывают у самки течку и яичную охоту.

Течка. Эструс — комплекс сложнейших морфологических и функциональных изменений, происходящих в ор-

ганах размножения самки, направленных на обеспечение продолжения, сохранения и оплодотворения гамет в последующем развитии зародыша. От действия гормонов расширяются артериальные сосуды слизистых оболочек половых путей, которые приобретают красную окраску и становятся отечными. Клетки мускулатуры матки удлиняются, что ведет к временному увеличению ее объема, по окончании течки они укорачиваются. Во время течки наблюдают также попеременное сокращение и расслабление мышечных слоев рогов, тела и шейки матки. Напряжение мускулатуры шейки матки ослабевает, канал ее делается проходным.

Эстрогены стимулируют клетки слизистой матки, влагалища и особенно шейки матки к секреции прозрачной жидкой слизи. Вытекание обильного количества прозрачной слизи особенно ярко выражено у коров и телок. Во вторую половину охоты у коров слизь мутнеет и несколько густеет.

У лошадей явления течки выражены значительно слабее, чем у коров. Наличие во влагалище жидкой прозрачной слизи, вытекающей из шейки матки, у кобыл отмечают лишь незадолго до овуляции и во время ее. На протяжении остального периода охоты выявляют только расслабление мускулатуры шейки матки, покраснение влагалища и увлажнение слизистых половых путей. Течка у животных обычно наступает раньше признаков охоты. У коров она начинается за 24-36 ч до начала охоты и продолжается во время ее, в всего длится 2-3 сут. У свинок ярко выраженные признаки течки (сильное покраснение, припухание и отечность вульвы) регистрируют за сутки до начала яркого проявления охоты.

**Половая охота.** Под влиянием эстрогенных гормонов повышается возбудимость нервной системы, организм мобилизуется на выполнение функций размножения.

Коррелируя во время охоты бесплодно

матов, мчатся, а кобы едят корм, бьют лапой уши, иногда уберают из стада, собираются вместе и приносят друг на друга. У овец подобные признаки охоты выражены слабо. У свиной на чале охоты выражается беспокойным поведением, беспрестанным обнюливанием, пригнаньем на другие матки. В разгар охоты характерным признаком служит креплекс (неодвижность), состоящий в том, что свинья сразу успокаивается и делается очень подвижной, если ей на поясницу положить руку; если к свином в этот период охоты подведут краба, то ее трудно оторвать от него. У кобыл тоже меняется поведение, понижается аппетит. Они сильнее реагируют на различные внешние раздражители (случайные шумы, звуки, поведенческие поступки людей, животных).

Наиболее ярко полные рефлексы у самок всех видов животных проявляются в присутствии самца. Для выявления охоты часто используют самцов-пробников.

У кобыл охота продолжается в среднем 5—7 дн. с колебаниями от 3—4 до 10—12 дн. Считают, что длительность продолжительности охоты у кобыл по сравнению с коровами, у которых она длится 10—20 ч, зависит от значительно большей времени, требующего на созревание и разрыв фолликула. Это связано со структурой яичника кобылы, овуляция в котором может произойти только в овуляционной ямке.

Степень проявления признаков половой охоты у самок тесно связана с температурным фактором и временем дня. Половые рефлексы ярче выражены утром и вечером и в прохладные осенние и летние дни, тогда как в жаркое время дня признаки охоты слабее и иногда затухают совсем.

**Время овуляции.** У коров при полноценном кормлении и хорошей упитанности овуляция обычно происходит через 7—15 ч после окончания охоты. В случае ослабленного тонуса нервной системы, что бывает при истощении, недостаточном и неполно-

ценном кормлении, продолжительность развития фолликулярного эндометрия увеличивается, овуляция задерживается, а в некоторых случаях совсем не наступает. Низкая яйценосная продуктивность при неправильном питании (с большим преобладанием зерновых) подавляет функцию яичников.

У овец большинство фолликулов овулируют через 31—32 ч от начала охоты; у свиной овуляция происходит через 25—40 ч от начала охоты.

У многоплодных животных, у яичников которых одновременно созревает несколько фолликулов, овуляция наступает в сравнительно короткое время. Интервал между разрывом первого и последнего фолликула у овец и коз обычно не более 4 ч. Этот срок лимитируется тем, что желтые тела, образующиеся после разрыва первых фолликулов, начинают продуцировать гормон прогестерон, препятствующий развитию и созреванию остальных фолликулов, находящихся в яичнике.

Овуляция у кобыл обычно происходит за 24—48 ч до окончания половой охоты, но, поскольку длительность охоты, быстрота роста и созревания фолликула подвержены значительным колебаниям, установить время, оптимальное для спаривания, труднее, чем у коров, овец и свиной.

После овуляции признаки охоты в течку, вызванные эстрогенами порожницами, исчезают, секреты слизистой шейки матки и влагалища прекращаются. В шейке матки устанавливается тонус мускулатуры. В слизистой влагалища частично отторгаются эпителиальные клетки.

**Желтое тело.** После овуляции на месте опорожнившегося фолликула образуется желтое тело, которое развивается в основном из фолликулярных клеток, выстилающих складчатые сжавшиеся стенки фолликула. Стростки из соединительнотканной оболочки образуют истинное желтое тело, а разрастившиеся временно в нем сосуды придают ему,

Фолликулы ирисе клетки делаются, растут и превращаются в железистые клетки желтого тела — *желтые* клетки. Эти клетки специализируются по своему строению в функции от фолликулы в яичниках. Они содержат жироподобное вещество — липиды — и пигмент (каротиноидное вещество), окрашивающий желтое тело у овец, свиней и коров в желтый цвет, а у лошадей и лошадинок, переходящий затем в красно-желтый и коричнево-красный.

У овец желтое тело формируется очень быстро. Полость прорвавшегося фолликула заполняется кровянистым секретом в первые часы после овуляции. Через 10 ч кровянистый секрет рассасывается, через сутки полость фолликула заполняется клетками желтого тела, которое выступает над поверхностью яичника в виде чечевичного зернышка диаметром 2–3 мм. Затем желтое тело быстро увеличивается и уплотняется, достигая наибольшей величины через 8 дн. после овуляции.

У свиней стенки лопнувших фолликулов сильно сокращаются и места разрывов быстро зарастают. Кровоизлияний в полость фолликулов у них не бывает. Период формирования желтого тела у коров и свиней составляет 7–8 дн.

У лошадей в начале роста желтого тела в полость фолликула имеются еще остатки фолликулярной жидкости с примесью крови. Постепенно полость заполняется тканью. Через два дня после овуляции желтое тело в яичнике лошади достигает 25–70 мм в диаметре, в последующие дни оно уплотняется, размеры его несколько уменьшаются.

Структура образовавшегося желтого тела непостоянна. Желтое тело служит временной железой, выделяющей в кровь гормон прогестерон. Под его воздействием в слизистой матки происходят процессы, направленные на подготовку к приему и питанию эмбриона. Эпителый эндометрий разрыхляется и набухает, маточные железы также сильно разраста-

ются и начинают секретировать, выделяя вещества, обеспечивающие питание зародка на первых стадиях его развития до имплантации.

Под влиянием прогестерона в яичниках задерживаются различные фазы фолликулов, охота и течка прекращаются и сменяются подшим покоем. Если же прогестерон выделенный яичниками, вышедшего из яичника во время овуляции, желтое тело через несколько дней начинает рассасываться, длительные клетки уменьшаются в объеме, кровеносные сосуды затухают, полость бывшего фолликула заполняется соединительной тканью. В последующие несколько недель ткань желтого тела постепенно исчезает и на ее месте образуется соединительнотканый рубец. У коров и овец этот процесс начинается на 10–12-й день после овуляции, у свиней — на 15–16-й, у лошадей — на 8–12-й день. При рассасывании желтого тела уменьшается или прекращается выработка гормона прогестерона. В яичниках начинают развиваться новые фолликулы и снова увеличивается продукция эстрогенов, гормонов. Комплекс физиологических и морфологических процессов, протекающих в организме самки и период от начала одной течки и охоты до другой, называют *половым циклом* или *половой периодичностью*. По продолжению цикла половой цикл у сельскохозяйственных животных делит на две основные стадии: первая — *течка* и *половая охота*, вторая — *межтечковый*, или *половой покой*. Продолжительность полового цикла и его отдельных стадий у разных видов животных неодинакова (табл. 21).

На проявление половых функций самок существенно влияют условия внешней среды, особенно климатические и сезонные факторы. У большинства пород коров, овец, и свиней охота может повторяться в течение всего года. Но у отдельных видов и пород животных проявляется сезонность размножения, зависящая от длины светового дня. Сезонность старшая

ята, мячат, пахы едят косям, сбавляют удой, иногда убегают из стада, собираются вместе и приглатывают друг во друга. У овец члдибные инстинкты охоты выражены слабо. У свиной начало охоты выражается беспрестанным поведением, беспрестанным обихиванием, приглатием па других чапок. В разгар охоты характерным признаком служит рефлексе неподвижности, состоящий в том, что свинья сразу успокаивается и делается неподвижной, если ей на поясницу положить руку; если к свинье в этот период охоты подведут дырка, то ее трудно отогнать от него. У кобыл тоже меняется поведение, понижается аппетит. Они сильнее реагируют на различные внешние раздражители (случайные шум, звуки, появление посторонних лиц, животных).

Наиболее ярко коловые рефлексы у самок всех видов животных проявляются в присутствии самца. Для выявления охоты часто используют самцов-пробников.

У кобыл охота продолжается в среднем 5—7 дн., с колебаниями от 3—4 до 10—12 дн. Считают, что большая продолжительность охоты у кобыл по сравнению с коровами, у которых она длится 10—20 ч, зависит от значительно большего времени, требуемого на созревание и разрыв фолликулы. Это связано со структурой яичника кобылы, овуляция в котором может произойти только в овуляции ошей яичка.

Степень проявления признаков половой охоты у самок тесно связана с температурным фактором и временем дня. Половые рефлексы ярче выражены утром и вечером и в прохладные весенние и летние дни, тогда как в жаркое время дни признаки охоты слабее и иногда заглушаются.

**Время овуляции.** У коров при тщательном кормлении и хорошей устойчивости овуляция обычно происходит через 7—15 ч после окончания охоты. В случае ослабленного тупуса яичной системы, что бывает при истощении, недостаточном и некачественном

кормлении, продолжительность ранишней фолликулы значительно увеличивается, овуляция задерживается, а в некоторых случаях совсем не наступает. Иногда мильоник продуктивности от неправильного питания (с большой преобладанием зерновых) вызывает функции яичника.

У овец былиншество фолликулы овулирует через 31—32 ч от начала охоты, у свиной овуляции происходит через 25—30 ч от начала охоты.

У многоплодных животных в яичниках которых одновременно созревает несколько фолликулов, их созревание наступает в сравнительно короткое время. Интервал между разрывом первого и последнего фолликулов у овец обычно не более 4 ч. Этот срок лимитируется тем, что желтые тела, образующиеся после разрыва первых фолликулов, начинают продуцировать гормон прогестерон, препятствующий развитию и созреванию остальных фолликулов, находящихся в яичнике.

Овуляция у кобыл обычно происходит за 24—48 ч до окончания половой охоты, но, поскольку длительность охоты, быстрота роста и созревания фолликулы подвержены значительным колебаниям, установить время оптимальное для осеменения труднее, чем у коров, овец и свиной.

После овуляции признаки охоты в течки, вызванные эстрогенами гормонами, исчезают, секрет из влагалища прекращается. Из шейки матки выделяется густое мускулатуры. В слизистой влагалища частично отторгаются эпителиальные клетки.

**Желтое тело.** После овуляции на месте опорожненного фолликулы образуется желтое тело, которое развивается в течение из фолликулярных клеток, выстилающих складчатые складчатые стенки фолликулы. Острые из соединительнотканной оболочкой образуют остов желтого тела, а разрастющиеся кровеносные сосуды производяют его

Фолликулярные клетки желтого тела в базальной части желтого тела — дегенерирующие клетки, редко являющиеся по своему строению и функции ее фолликулярными. Они содержат жироподобное вещество — липиды — и пигмент каротиноидного вещества, окрашивающий желтое тело у овец, свиней и коров в желтый цвет, а у лошадей в оранжевый, и переходящий затем в красный и коричнево-красный.

У овцы желтое тело формируется очень быстро. Полость прорывающегося фолликула заполняется кровяным сгустком и жирные части после овуляции. Через 10 д кровяной сгусток рассасывается, через сутки полость фолликула закладывается клетками желтого тела, которые выступают над поверхностью яичника в виде чечевицеобразного зернышка диаметром 2—3 мм. Желтое тело быстро увеличивается и уплотняется, достигая наибольшей величины через 8 д. после овуляции.

У свиней стенки лопнувших фолликулов сильно сокращаются и места дегенерации быстро зарастают. Кровяной сгусток и полость фолликула у них не баюают. Период формирования желтых тел у коров и свиней составляет 7—8 дн.

У лошадей в начале роста желтого тела и полости фолликула исчезают все остатки фолликулярной жизнедеятельности с примесью крови. Постепенно полость сменяется тканью. Через две дня после овуляции желтое тело у лошадей достигает 25—30 мм в диаметре, и последующие два оно уплотняется, размеры его несильно уменьшаются.

Структура образовавшегося в желтого тела неустойчива. Желтое тело служит временной железой, выделяющей в кровь гормон прогестерон. Под его воздействием в слизистой матки происходят процессы, направленные на подготовку к приему и развитию эмбриона. Эпителлиальный эндометрий разрыхляется и набухает, маточные железы также сильно разраста-

ются и выделяют секреторный, выделяющий вещества, обеспечивающие питание зародышка до первых стадий его развития до имплантации.

Под влиянием прогестерона и андрогенов поддерживается развитие новых фолликулов, охота и точка прекращаются и сменяются половым инстинктом. Если не произошло оплодотворенной яйцк, выпущенного из яичника во время овуляции, желтое тело через несколько дней начинает рассасываться, дегенерирующие клетки уменьшаются в объеме, кровеносные сосуды закрываются, полость бывшего фолликула закладывается соединительной тканью. В последующие несколько недель ткань желтого тела постепенно исчезает и на ее месте образуется соединительнотканый рубец. У коров и свиней этот процесс начинается на 10—12-й день после овуляции, у лошадей — на 15—16-й, у лошадей — на 8—12-й день. При рассасывании желтых тел уменьшается или прекращается выработка гормонов прогестерона. В яичниках начинают развиваться новые фолликулы и снова увеличивается продукция эстрогенных гормонов. Комплекс физиологических и морфологических процессов, протекающих в организме самки и период от начала одной течки и охоты до другой, называют половым циклом или *тепловой периодичностью*. По приведенно самки половой цикл у сельскохозяйственных животных делит на две основные стадии: первая — течка и подован охоты, вторая — межтечковый, или половой покой. Продолжительность полового цикла и его отдельных стадий у разных видов животных неодинакова (табл. 21).

На проявление половых функций самок существенно влияют условия внешней среды, особенно климатические и сезонные факторы. У быдранности чород коров, овец и свиней охота может длиться в течение всего года. Но у одомашенных видов в период зимовки проявляется сезонность размножения, унаследованная ими от диких предков. Сезонность спарива-

21. Средние продолжительности в период от прихода телят и овец, время отлучения

Животные	Продолжительность			Норма отлучения от матери
	полового периода	телят	овец	
Козы	20—22	96—100	96—100	72—140
Коровы	19—21	24—36	10—20	22—36
Овцы	17	30—40	24—40	20—40
Свиньи	20—21	72—96	48—72	20—40

ния у диких животных и птиц связана с необходимостью рождения потомства в определенный период. В процессе отбора выжили те животные, которые приспособились к определенным климатическим и пищевым условиям и рождали детенышей в период, наиболее благоприятный для их воспитания и выращивания. Для большинства видов животных таким периодом является весна.

У разных видов животных сроки плодородия различны. В связи с этим и сроки спаривания — половой сезон — приходится на различные календарные дни года. Факторы внешней среды определяют интенсивность солнечного света, температура, влажность воздуха и прочее — служат сигналами и регуляторами, устанавливающими начало полового сезона. Свет играет особую роль в проявлении половых функций. Зависимость половых функций от изменений светового режима наиболее ярко выражена у птиц и диких животных.

Сезонность проявления половых функций может меняться у одних и тех же животных. Примером могут служить овцы, разводимые в южных районах нашей страны, у которых и жаркие летние месяцы (июль, июль, август) охота не наступает. Однако и во время жаркого южного лета можно вызвать охоту у овец и оплодотворение, если создать соответствующие условия кормления и содержания. С этой целью маток следует пасти только ночью на пастбище с молодой сочной и питательной травой, а днем вы-

пускать в условия теплого выпаса с открытыми окнами и дверями.

В высокогорных местностях и в равнинах климатическими условиями и полупустынных с высокой температурой воздуха, скудными кормами, недостатком воды и др. неблагоприятными условиями содержания половой сезон у овец ограничен 2—3 осенними месяцами. У тех же овец, переведенных в благоприятные условия умеренного климата, культурного содержания (правильного ухода и кормления (в обилие зеленого корма), постепенно расширяются границы полового сезона, и они могут приходить в охоту даже круглый год. Наоборот, у овец, переведенных в неблагоприятные условия сухого, жаркого климата на скудных кормах, половой сезон сокращается до 2—3 мес.

При одомашнивании сельскохозяйственных животных для устранения половой сезонности человек вмешивается в течение жизни и отбор животных. У современных пород свиней, находящихся в теплых помещениях при относительно равномерном кормлении по все время года, половая сезонность исчезла. У коров и лошадей сезонность сохраняется лишь при суровых условиях содержания и неравномерном кормлении в различные сезоны года.

Сезон спаривания определяется хозяйственными соображениями. Молодых коров обычно спаривают в течение всего года, чтобы отели производили круглый год. Случку лошадей при конном содержании, когда жеребята обеспечены помещением, начинают с февраля. Спаривание овец и свиней производят в строго определенные сроки, в зависимости от породы животных и климатических условий.

**Нейро-гуморальная регуляция половых функций.** Размножение (репродукция) — сложный комплекс реакций на определенные раздражители, как позитивные (внутри организма), так и отрицательные (из внешней среды). Ведущую роль в проявлении

Классич. размножения ипобывает нейтральная нервная система, регулирующая секрецию гормонов и опосредующая их обратное действие. Механизмы этой регуляции распределены в гипоталамусе. Внешние раздражители поступают через анализаторы (зрительный, обонятельный, слуховой, вкусовой, осязательный), внутренние раздражители — гормоны — активизируют в центральной нервной системе импульсы, преобразуемые в гипоталамусе в гуморальные факторы, способствующие выделению гормонов гипофиза. Такое преобразование обеспечивается эндокринными свойствами гипоталамических клеток. Специфические эндокринные факторы, вырабатываемые в гипоталамусе и поступающие по жерновой кровеносной системе в переднюю долю гипофиза, стимулируют ее к выделению гонадотропных гормонов. Фолликулостимулирующий гормон вызывает рост и развитие фолликулов. Лютеинизирующий гормон стимулирует разрыв фолликулов — овуляцию и способствует превращению их в желтые тела; в результате воздействия этого гормона желтые тела усиливают продуцирование прогестерона.

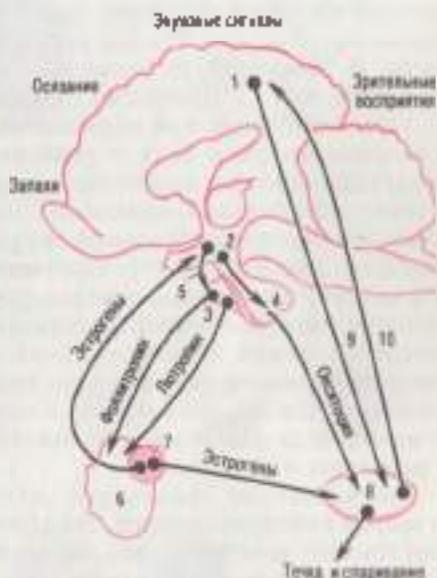
Перед наступлением течки и охоты в кровь выделяется больше фолликулостимулирующего гормона; затем, когда фолликул созрел, поступающие в кровь из яичника эстрогенные гормоны действуют через гипоталамус на гипофиз и из него усиленно выделяется лютеинизирующий гормон. Продуцируемые яичником эстрогены и прогестерон влияют не только на аппарат размножения, но и на нейтральную нервную систему организма. Наступает состояние течки и охоты.

Процесс спаривания или искусственного осеменения рефлекторно ведет к выделению из задней доли гипофиза окситоцина, который вызывает сокращение мышц матки и яйце-

проводов у самок, что способствует быстрому продвижению спермиев в яйцепровод, где и происходит оплодотворение яйца.

Во время течки и охоты под влиянием повышенного количества эстрогенов у самок резко повышается возбудимость гипоталамического полового центра. Большое значение имеют звуковые раздражители и запаховые вещества (феромоны, выделяемые как самками, так и самцами).

Возбужденный гипоталамус посредством ретикулярной формации активизирует (настраивает) кору головного мозга, вызывая в ней сексуальную настроенность в поведении самки или самца, то есть половую доминанту — временный господствующий очаг возбуждения в центральной нервной системе. При этом многие функции организма мобилизуются на осуществление воспроизведения (рис. 48).



48 Схема нейро-гуморальной регуляции процессов воспроизведения у самок при половой доминанте

1 — головной мозг, 2 — гипоталамус, 3 — задняя доля гипофиза, 4 — передняя доля гипофиза, 5 — фолликулы, 6 — яичники, 7 — фолликулы, 8 — эстрогены, 9 — гипоталамус, 10 — окситоцин. По направлению стрелок в овалом кружке, 10 — импульсы с ретикулярной формации

Во время половой доминанты, называемой также фолликулярной фазой, у самок быстро образуются условные рефлексы на обстановку, пробу на охоту самцом и пр. У многих кобыл устанавливается рефлекс на повышение конуса, который выводит животное на пробу и случку.

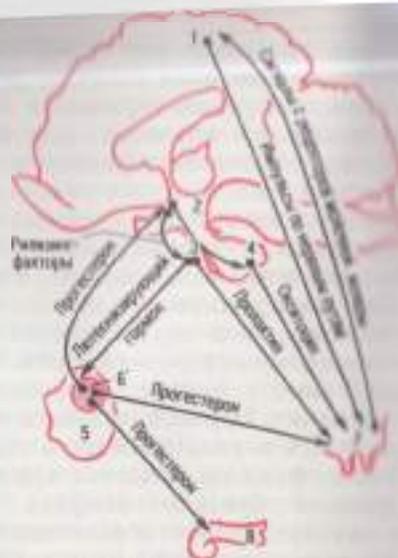
Образовавшиеся условные половые рефлексы очень стойки и у многих животных прочно сохраняются в период беременности.

На практике широко применяется рефлексологический способ, основанный на учете реакции самки на самца или реакции самки на самку. Феномен половой охоты проявляется у бесплодных коров во время стадии возбуждения, поэтому выявление охоты с помощью пробника считают истинным признаком бесплодия, и наоборот, отсутствие охоты в сроки, когда она должна была появиться, принимают за вероятный признак беременности. Этот метод позволяет диагностировать начальные стадии беременности у животных с точностью до 45—100% (В. С. Шипилов).

После овуляции при образовании в яичнике желтого тела и усилении продукции гормона прогестерона наступает *материнская доминанта*, называемая также длительной фазой полового цикла (рис. 49). Прогестерон активирует нервные центры, связанные с материнством. В результате поведение самки меняется, течка и охота прекращаются, самка не подпускает самца для спаривания, в матке начинается подготовка к рождению и развитию плода.

Вышедшие из фолликула яйца не всегда оплодотворяются. Но образовавшееся желтое тело, выделяя прогестерон, все же вызывает материнскую доминанту, которая временно подавляет половую доминанту. Такое состояние, называемое ложной беременностью, снова сменяется половой доминантой.

На ритмическое проявление половой периодичности, особенно на своевременное проявление и длитель-



49 Схема нейро-гуморальной регуляции процессов в яичнике у самок при материнской доминанте:

1 — гипоталамус, 2 — гипофиз, 3 — передняя и задняя доли гипофиза, 4 — яичник, 5 — желтое тело, 6 — матка, 7 — маточная труба, 8 — матка.

ность охоты, течки и процесса овуляции, в значительной мере зависят условия внешней среды, температура, кормление, содержание. В зимнее время фолликулы у многих кобыл и коров развиваются медленно и охота бывает более продолжительной, чем в теплое время при хорошем и частом кормлении. Разнообразное кормление самок ведет к ускорению созревания фолликулов. Ослабление организма какими-либо заболеваниями, недостаточным кормлением, чрезмерной работой и т. д. сопровождается замедлением развития фолликулов, в иногда в них атрофией.

**Продвижение и жизнеспособность спермиев в органах размножения самок.** При спаривании у коров, овец и коз сперма попадает во влагалище, а у кобыл и свиней в матку. У быков, баранов и козлов эякуляция происходит очень быстро, одним импульсом. Сперма рассевается по стенкам влагалищной части шейки матки. Перемещение спермиев через шейку, тело



Рис. I. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА:

1 и 2 — лейкоциты; 3 — эозинофил; 4 — юный нейтрофил; 5 — палочкоядерный и 6 — сегментоядерный нейтрофил; 7 — тучная; 8 — средний и 9 — большой лимфоциты; 10 и 11 — моноциты; 12 — клетка Тюрка (по Н. П. Рузавкину)



Рис. II. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ ОВЦЫ:

1 — лейкоцит; 2 — эозинофил; 3 — юный; 4 — палочкоядерный и 5, 6 — сегментоядерные нейтрофилы; 7 — тучная; 8 — средний и 9 — большой лимфоциты; 10 и 11 — моноциты; 12 и 13 — клетки Тюрка; 14 — ретикулы и эритроциты; 15 — тромбоциты



Рис. III. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ ЛОШАДИ

1 — лейкоцит; 2 — эозинофил; 3 — юный; 4 и 5 — палочкоядерные и 6 и 7 — сегментоядерные нейтрофилы; 8, 9 и 10 — лимфоциты; 11 и 12 — моноциты; 13 — клетка Тюрка; 14 — ретикулы и эритроциты

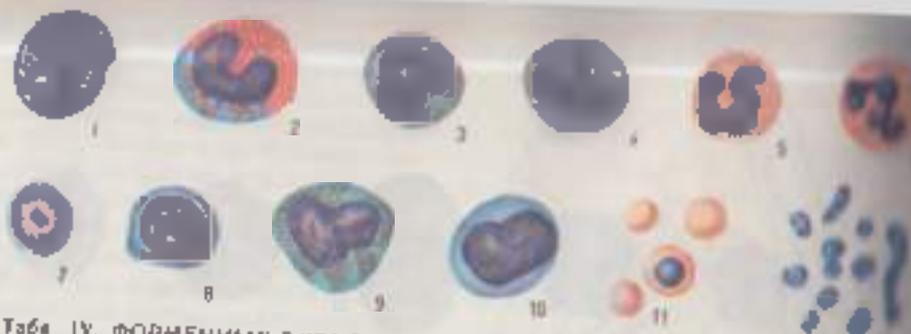


Табл. IV. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ МЫШИ

1 — базофил; 2 — эозинофил; 3, 4 — лимфы; 5 — полиморфноядерный и 6 — сегментоядерный нейтрофил; 7 и 8 — лимфоциты; 9 — моноцит; 10 — клетка Тюрка; 11 — эритроциты разных величин; 12 — тромбоциты



Табл. V. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ СОБАКИ:

1 — базофил; 2 — эозинофил; 3 — полиморфноядерный и 4 — сегментоядерный нейтрофил; 5 — малый и 6 — большой лимфоциты; 7 и 8 — моноциты; 9 — клетки Тюрка; 10 — эритроциты и тромбоциты

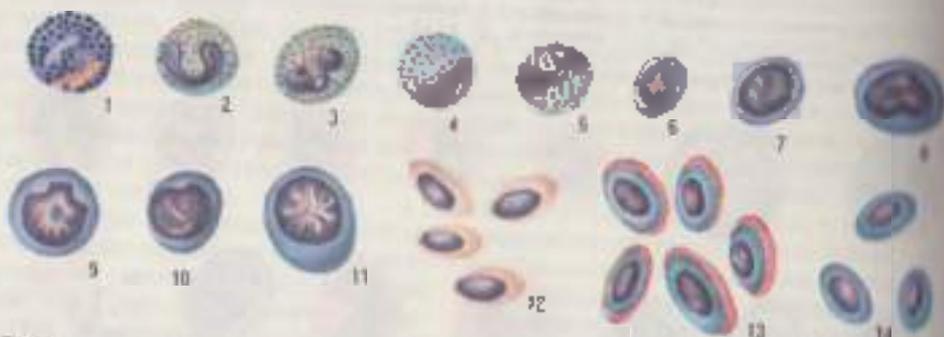


Табл. VI. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ КУРИЦЫ

1 — базофил; 2 и 3 — эозинофилы; 4 — псевдолимфоцит с круглыми гранулами; 5 — псевдоэозинофил с гранулами в ядре лимфоцитных клеток; 6 — малый и 7, 8 — более крупные лимфоциты; 9 и 10 — моноциты; 11 — клетка Тюрка; 12 — эритроциты; 13 — ретикулоциты; 14 — тромбоциты

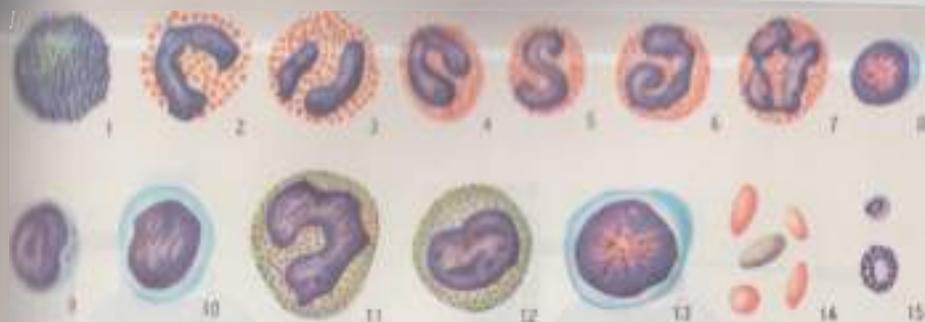


Табл. VII. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ ВЕРХНЕГО

1 — эозинофил, 2 и 3 — лимфоциты, 4 — моноцит, 5 — гетерофильный, 6 и 7 — сегментоядерные нейтрофилы, 8 — миелый, 9 — срединный, 10 — большая лимфоциты, 11 и 12 — моноциты, 13 — клетка Тюрна, 14 — трилоциты, 15 — трилоциты

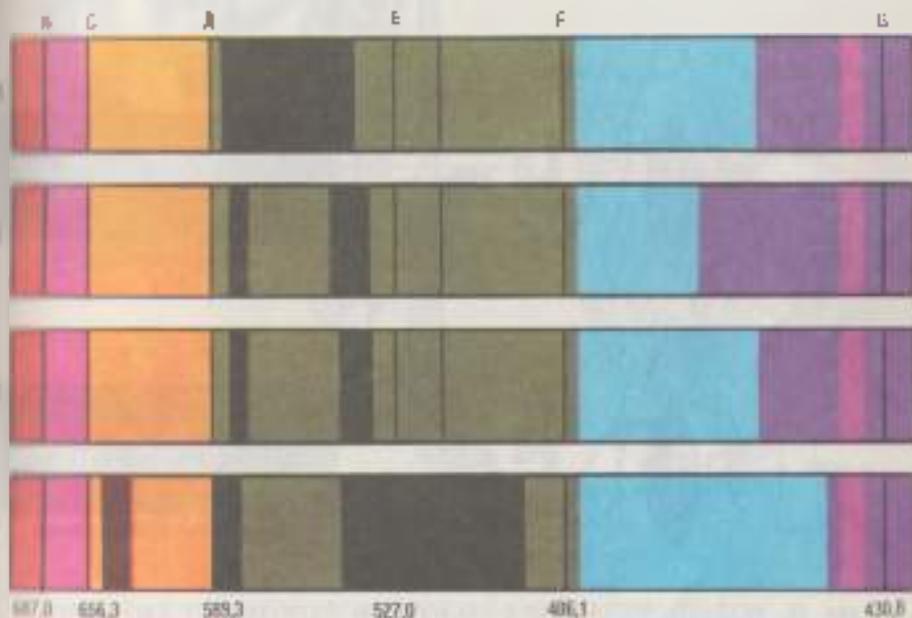


Табл. VIII. СПЕКТРЫ ПОГЛОЩЕНИЯ ГЕМОГЛОБИНА И ЕГО СОЕДИНЕНИЙ:

А — восстановленный гемоглобин (общая ширина пика между линиями Д и Е), Б — окисленный гемоглобин (общая ширина пика между линиями Д и Е), В — карбондигемоглобин, Г — метгемоглобин, Д, С, Д, Е, F, G — основные фракции спектра линии поглощения спектра инфракрасного излучения (длины волн)

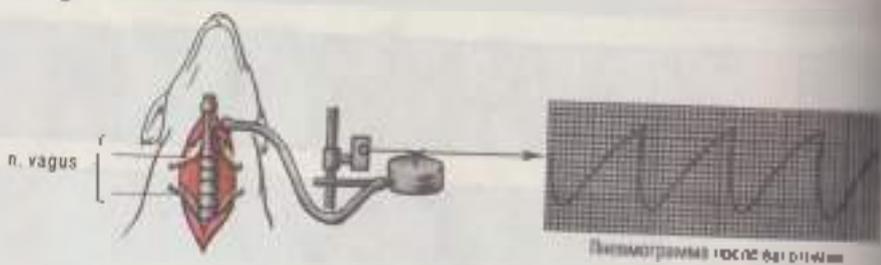
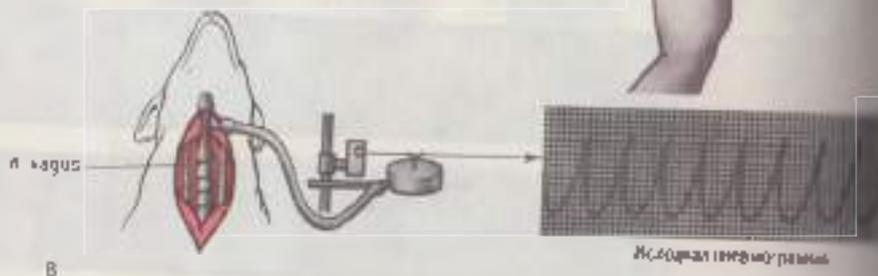
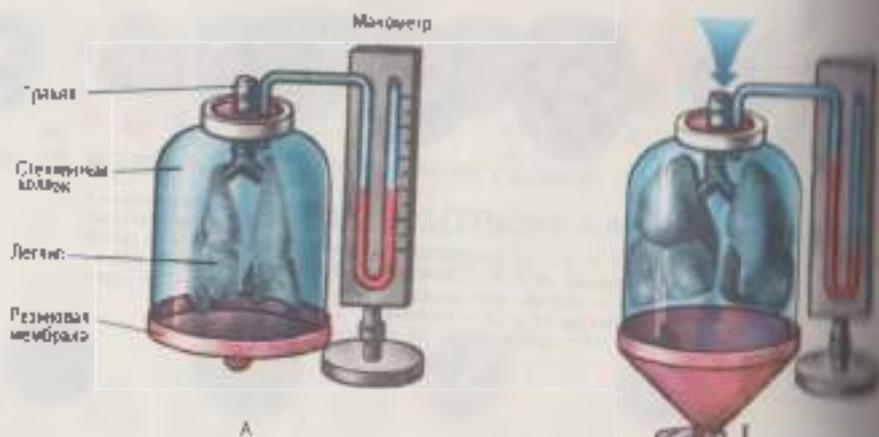


Табл. IX. МОДЕЛЬ МЕХАНИЗМА ЭКИКУРСИИ ЛЕГКИХ ПРИ ДЫХАНИИ.

А — в конце выдоха; Б — во время вдоха; В — ниспадающая дуга при двусторонней ваготомии (Ф. Дондерс, 1888)

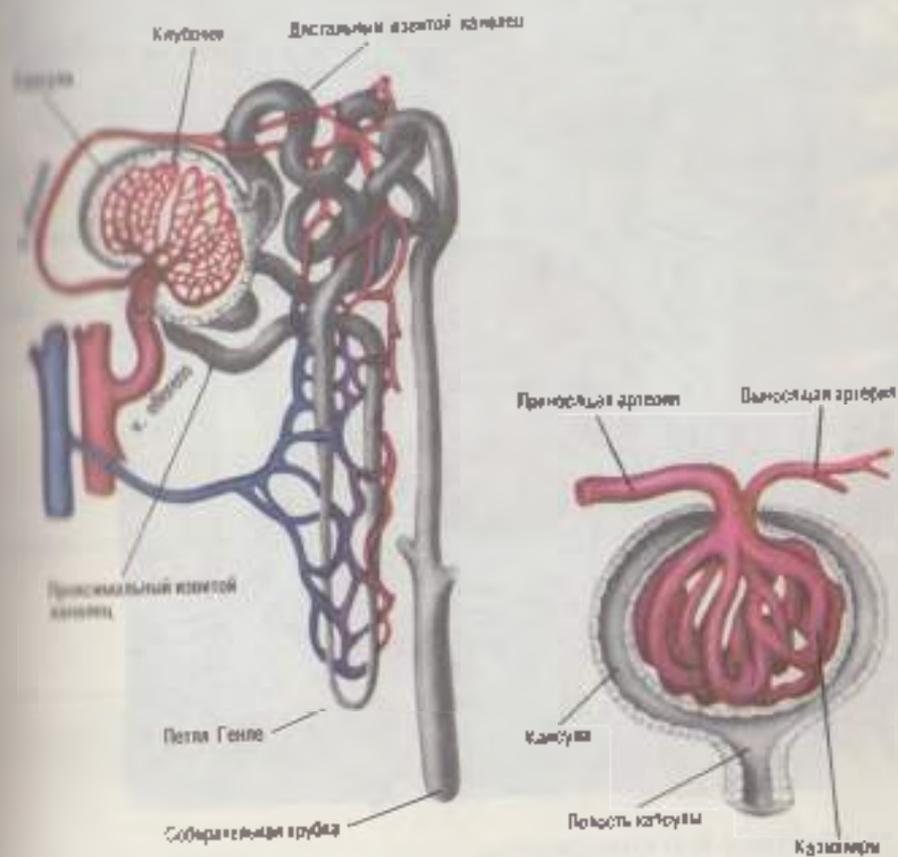


Табл. 8. СТРОЕНИЕ И КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ НЕФРОНА:  
 А — нефрон В — мальпигиев клубочек.

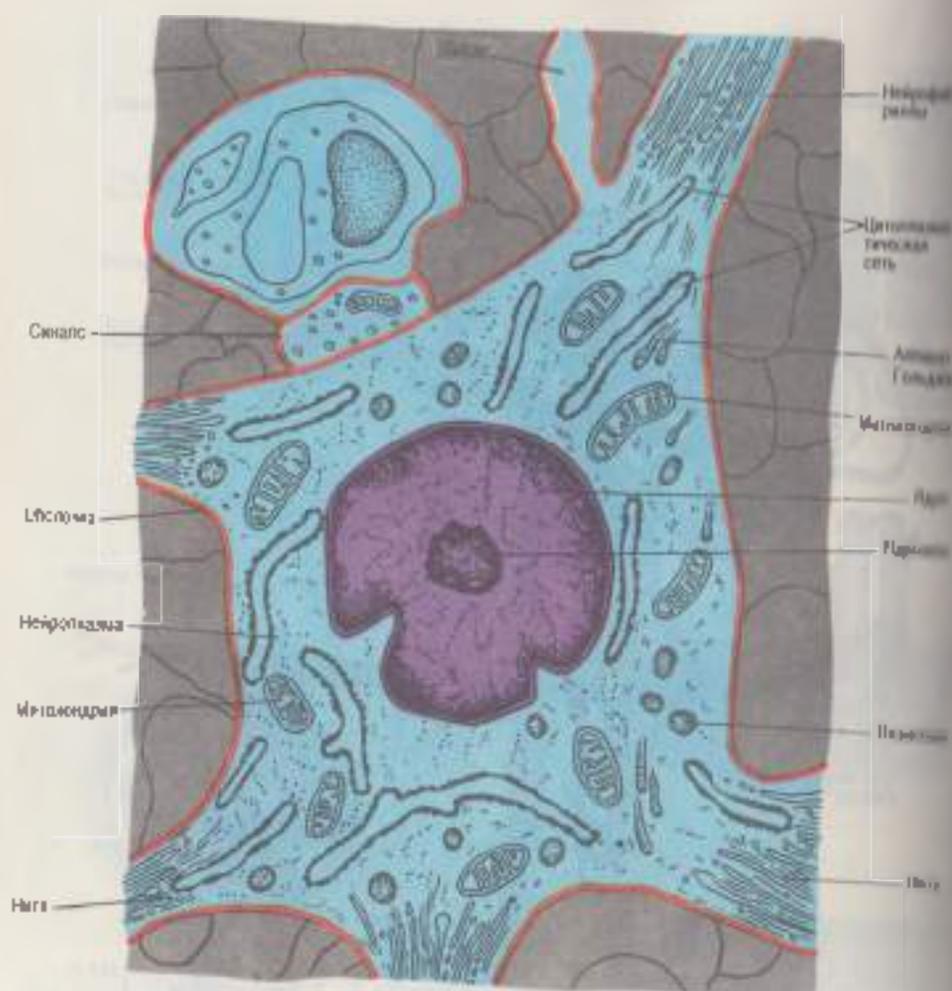


Табл. XI. НЕЙРОН И ЕГО КОМПОНЕНТЫ.

А — нервная клетка, аксон чашки; б — средине кератиноидной оболочки

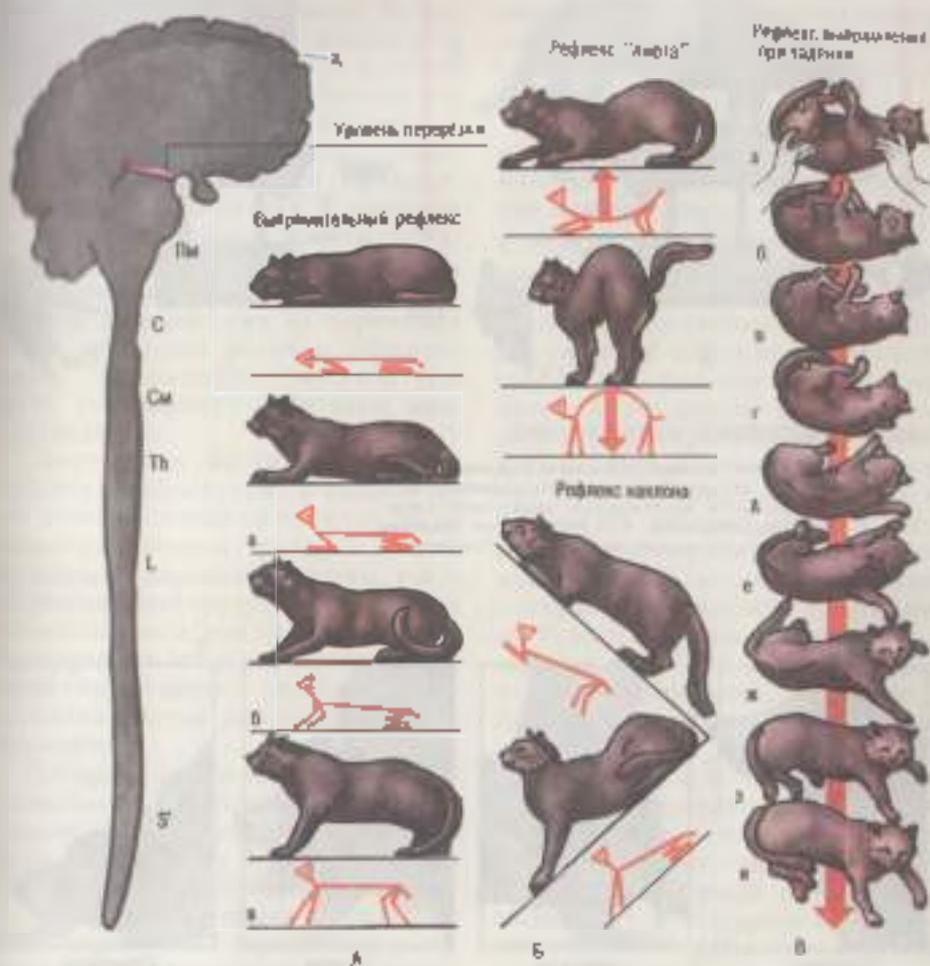


Табл. XII. ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ МЕЗЭНЦЕФАЛИЧЕСКОГО ЖИВОТНОГО.  
 А — передки и ступни пальчиков; б и в — ступни пальцевые рефлексы, г — и — ступни рефлексы

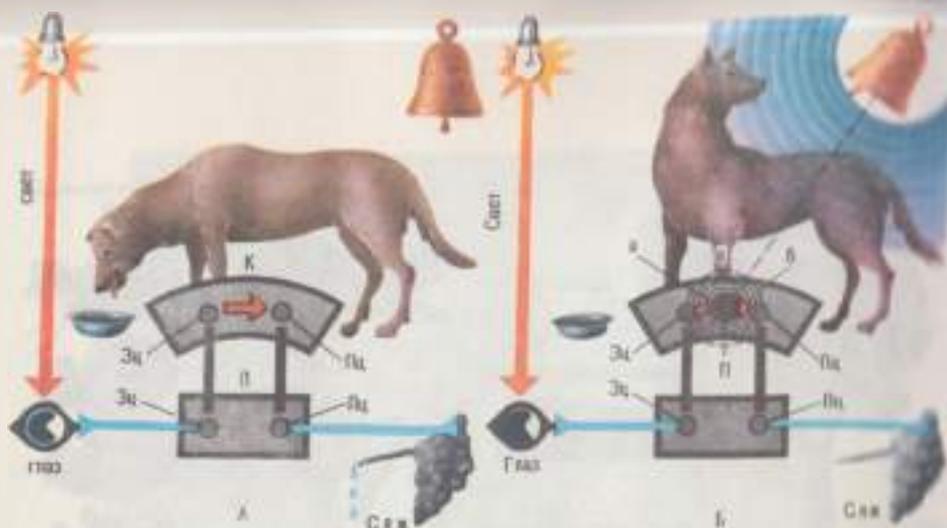


Табл. XIII. ВНЕШНЕЕ ТОРМОЖЕНИЕ.

А — осуществление условного рефлекса; б — внешнее торможение условного рефлекса; в — острое сильное возбуждение вызванного внешнего раздражителя; г — торможение (внешнее отрицательная индукция по И. П. Павлову)



Табл. XIV. ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У ЖИВОТНЫХ ПО И. П. ПАВЛОВУ (I, II, III, IV). ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ГИПОКРАТА.

самойки, флейшманк, чолерич, челанзалия

Присп. матки происходит в результате сокращения мускулатуры этих органов. Устойчивые похоты у самок сопровождается резким увеличением подвижности мускулатуры матки, повышается ее тонус и усиливаются ритмические сокращения мышц. Вследствие этого изменяется и форма матки, значительно утолщаются в укорачиваются ее тело и рога. Сильные сокращения продольных мышц тела и рогов матки одновременно сопровождается расслаблением циркулярных мышц шейки матки и широким расширением ее канала. Все эти сократительные движения мускулатуры ведут к выдаванию спермиев из шейки матки и дальнейшему их перемещению к вершинам рогов и яйцепроводов. Сокращения мускулатуры матки усиливаются действием прогестагенов.

Сокращения матки бывают как безусловнорефлекторного характера, при непосредственном влиянии на ее иннервацию оболочки раздражителей, возникающих с введением спермы, так и условнорефлекторного, через кору головного мозга, при виде самца и т.р. Минутуляция искусственного осеменения так же ведет к реактивным сокращениям матки, как и естественное спаривание.

Моторика матки зависит от функционального состояния яичников: сильные сокращения продольных мышц наблюдали у всех овец, в яичниках которых имелись зрелые фолликулы. После овуляции сокращения продольных мышц ослабевают и замедляются сокращениями циркулярных мышц, имеющих в некоторых случаях характер перистальтики. Затем наступает полное расслабление мускулатуры матки, удлинение ее рогов, перемещение всего органа в полость брюшины таза и полное закрытие канала шейки, делаящее его непроницаемым для спермы.

Сокращения матки при искусственном осеменении и естественном спаривании стимулируются выделениями из влагалища доминантной формы

или охотничьей, который, действуя на гладкую мускулатуру, вызывает ее сокращение. При испуге животного грубым и неумелым обращением с ним на пасть животных выделяется гормон адреналин, который усиливает действие окситоцина, уменьшает сокращения матки и вследствие этого снижает вероятность плодотворности эякуляток.

Спермии могут достигать вершины яйцепровода коровы в течение 2—4 мин после искусственного осеменения или естественного спаривания, а у овец — через 6 мин.

У животных с маточным типом осеменения участие мускулатуры матки в продвижении спермиев было выражено. У кобыл во время охоты и созревания фолликула матка находится в расслабленном состоянии, шейка ее раскрыта и очень чувствительна. При естественном спаривании у кобыл при виде жеребца возбуждается нервная система, отчето рефлекторно сокращается круговая мускулатура матки. Напрягаются мускулатура брюшного пресса, кобыла тужится и выдавливает слизь из матки и мочу. Это сокращение бывает кратковременным, не более минуты, после чего круговая мускулатура и мускулатура брюшного пресса расслабляются, а продольные мышцы матки напрягаются, и в ней образуется полость с повышенным давлением. Такое состояние продолжается 3—5 мин, в начале этого периода происходит сокращение и эякуляция спермы. В результате всасывающего действия матки в этот момент, а также вследствие того что эякулят жеребца выбрасывается из мочеиспускательного канала с большой силой, сперма непосредственно попадает в полость матки и достигает вершины рогов ее в первые же секунды. Через несколько минут продольная мускулатура матки расслабляется и начинает сокращаться круговая мускулатура, что ведет к еще лучшему продвижению спермы во все складки слизистой матки, и вершины рогов; часть спер-

мы стружкой выбрасывается через канал шейки матки позадилнице.

У свиный канал шейки матки очень длинный и сужается в передней части. На внутренней поверхности его имеются выступы, за которые при совокуплении может удерживаться штопоробразный конец полового члена хряка. При эякуляции сперма быстро заполняет рога матки и в результате сокращений ее мускулатуры сперма уже через 10—15 мин достигают яйцепроводов.

Механизм передвижения спермиев из матки в яйцепроводы сельскохозяйственных животных менее изучен, чем перемещение их из влагалища в матку. Яйцепровод в вершине рога матки начинается очень узким отверстием. У лошади оно настолько мало, что в него с трудом проходит булавка. В связи с этим можно предполагать, что сперма перемещается в результате ее всасывания.

У овец поступление спермиев в яйцепроводы регулируется особым сфинктером, расположенным на месте впадения яйцепровода в рог матки. Расслабление этого сфинктера происходит за 10—15 ч до наступления овуляции.

В яйцепроводы попадает очень небольшое число спермиев, всего лишь десятые доли процента от общего количества, введенного при искусственном осеменении или естественном спаривании. В яйцепроводах сперма не накапливается. Они могут присутствовать в большом числе только в шейке или рогах матки, где в течение некоторого времени сохраняются в жизнеспособном состоянии, к отсюда в период, близкий к овуляции, небольшими порциями поступают в яйцепроводы. Спермии перемещаются через яйцепроводы не сплошной потоком, а довольно разрозненно и, если не встретят яйцеклетку, попадают в брюшную полость, где и рассасываются.

Скорость продвижения спермиев зависит от состояния органов размножения самок. Чем ближе к момен-

ту овуляции, тем выше тонус половых путей и их мышечная сократительная способность, тем быстрее спермия перемещаются через матку и яйцевары поды. Соответственно, активные и направленные движение спермии проявляются только вблизи яйца.

В половых путях самок есть участки, в которых спермии могут некоторое время сохранять свою оплодотворяющую способность. У животных с маточным типом осеменения (свиный и кобылы) — это тело и вершина рогов матки, а у животных с влагалищным типом естественной осеменения (коровы и олени) таким участком служит шейка матки. Сокращаемая клетками эндометрия матки, подвывает активность спермиев; фолликулярная жидкость способна активизировать их. Во время овуляции эта жидкость попадает в ампулу яйцепровода, а оттуда в матку и побуждает спермиев к активному движению.

В половых органах коров и овец продолжительность жизни спермиев в среднем равняется 36—48, свиный и кобылы — 24—48 ч.

Среда влагалища самок неблагоприятна для выживаемости спермиев, и они быстро гибнут, если не проникнут далее, в глубь половых путей.

Для выживаемости спермиев большое значение имеет общее состояние организма самок. Например, у кобыл плохой упитанности, изнуренных работой, уже через 12—24 ч после осеменения в матке находили лишь немногих движущихся, погибших спермиев. Такие кобылы оставались холостыми, несмотря на позторные покрытия. У кобыл нормальной упитанности при хорошем содержании и кормлении вблизи матки выявляли подвижные спермии даже через 48 ч после осеменения.

Для длительности сохранения оплодотворяющей способности спермиев существенное значение имеет качество спермы производителей. Фактором можно судить по выживаемости спермиев вне организма: чем

высокой жизнеспособности, тем выше их оплодотворяющая способность.

## ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворением вызывает проникновение спермиев в цитоплазму яйца, слияние ядер спермиев и яйца и образование зиготы — оплодотворенного яйца, способного расти и развиваться и дающего начало новому организму.

Яйца самок млекопитающих животных по сравнению с яйцами птиц очень малых размеров. Яйца птиц и других животных, эмбрионы которых развиваются вне организма, сохраняют запас питательных веществ, необходимых для питания эмбриона.

Яйцо млекопитающих имеет довольно правильную шарообразную форму и называется ооцитом первого порядка, диаметр его всего 0,1—0,2 мм. Ооцит состоит из цитоплазмы с включением желточных зерен и шаровидного ядра. Он покрыт тонкой бесструктурной желточной оболочкой над которой находится прозрачная оболочка в виде ободка. Между этими оболочками имеется околожелточное, или перивителлиновое, пространство. Прозрачную оболочку облегает лучистый венец, состоящий из нескольких слоев удлиненных мелких фолликулярных клеток. Лучистый венец обычно окружен скоплением округлых фолликулярных клеток, оторвавшихся вместе с ооцитом от яйценосного бугорка фолликула. Фолликулярные клетки склеены между собой вязким студенистым веществом, относящимся к мукополисахаридам и содержащим гиалуроновую кислоту.

Ооциты первого порядка остаются на стадии профазы первого мейотического деления до наступления половой зрелости. При созревании того или иного фолликула прерванный процесс первого мейотического деления возобновляется, завершаясь примерно ко времени овуляции. В ядре происходит необычный процесс, образование тетрад и расхождение гомологичных хромосом, а цитоплазма делится так, что первая часть образуется одна крупная клетка — ооцит второго порядка, — содер-

жащая желток и являющаяся основным источником энергии — первым питанием для зародка эмбриона, существующего почти исключительно на ядерной энергии. При втором мейотическом делении (жизнь яйца уже в яйцепровод) ооцит снова делится на две неравные части, образуя крупную овиду и маленький вторичный ооцит, причем обе эти клетки содержат гаплоидное число хромосом. Каждый ооцит получает ровно половину хромосом и часть от матери, а другую половину — от отца.

У самок сельскохозяйственных животных ооциты живут очень недолго. Если контакт со спермием не произойдет в течение 6—10 ч после выхода их из фолликула, структура ооцитов меняется, цитоплазма сморщивается и они гибнут.

Эффективность спаривания сельскохозяйственных животных в значительной мере зависит от своевременности их покрытия. Поскольку яйцо по выходе из яичника способно к оплодотворению всего лишь несколько часов, то спаривание животных следует проводить перед овуляцией, как можно ближе к ее началу.

Яйца млекопитающих не имеют аппарата движения и самостоятельно не перемещаются. Вышедший из фолликула ооцит вместе с окружающими его фолликулярными клетками попадает в яйцепровод. Продвижение его происходит благодаря сокращению мускулатуры стенок яйцепровода. Яйцо перемещается очень медленно, так как перистальтические сокращения мускулатуры стенок яйцепровода чередуются антиперистальтическими.

Проникшие в яйцепровод спермии окружают яйцо и внедряются в лучистый венец. Они выделяют ряд ферментов, один из которых — гиалуронидаза — вызывает распад межклеточного вещества лучистого венца, и клетки его отпадают. Спермии проникают в прозрачную оболочку в околожелточное пространство, после чего происходит второе мейотическое деление. После выделения второго полярного тела один из спермиев, внедрившихся в околожелточное пространство, проникает сквозь желточ-

ную оболочку в цитоплазму яйца. Хвост у него отпадает, и головка быстро набухает, достигая размеров ядра. Затем головка сферична и ядро яйца сливается и дает начало новому организму — *ооците*. Последняя делится на два бластомера (дочерние клетки), каждый из которых одновременно или последовательно снова делится на два бластомера.

Оплодотворение происходит в ближайшей к личинке трети яйцевого ядра. Образовавшаяся после оплодотворения зигота постепенно продвигается по направлению к матке. Она выходит в матку у свиней на 3—4-е сут, у коров и овец на 4—5-е, а у лошадей — на 5—7-е сут после овуляции. Зигота достигает рога матки, находясь в стадии морулы, и представляет собой скопление бластомеров без обособленной полости. По внешнему виду она похожа на ягоду малины, а по объему почти не превышает зиготы в ее первоначальном виде, так как дробившиеся бластомеры уменьшаются в размерах.

В результате спаривания или искусственного осеменения в одном роге матки не все самки становятся беременными. Часто беременность достигается путем многократных повторных покрытий в последующие полные циклы. Несовпадение между количеством осеменений самки и числом рождаемого молодняка может быть как вследствие отсутствия оплодотворения, так и гибели зародышей. Развитие эмбриона может быть нарушено на разных этапах и в зависимости от ряда причин. Чаще всего его гибель (*эмбриональная смертность*) происходит в первые недели беременности, когда эмбрионы в их оболочка очень малы и могут рассосаться в матке, так что аборт (выкидыш) не возникает.

В результате у одноплодных животных осеменяют лишь зашедшую в матку не через 3 нед, а спустя 30—40 дп. в былые. У многоплодных животных (свиней, овец) может погибнуть

лишь часть эмбрионов, а остальные нормально развиваются. В таких случаях плодородность этих животных уменьшается. Эмбриональная смертность может быть вызвана не только специфическими заболеваниями, но встречается и у здоровых самок вследствие ряда причин. К ним относятся: одновременное покрытие (одновременное овуляции) в период течки, которое может привести к ранней беременности; старение самок в поздней стадии родов; последние относятся к коровам, у которых во время первой течки отмечают незавершаемость оплодотворения процессом. Первая течка может наступить через 2—3 нед после отела, но у отдельных коров овуляция матки к этому времени еще не приходит в нормальное состояние. При осеменении таких коров восстановительные процессы затрудняются, и в некоторых случаях возникают заболевания органов размножения и бесплодие. Оплодотворенные яйцеклетки могут наступить при раннем послеродовом осеменении, так как это происходит в яйцепроводе, но имплантиция (крепление) зародыша в матку не наступает, что ведет к его гибели.

В ответ на введение спермы в матку с незаконченным процессом оплодотворения эндометрия организм вырабатывает антитела против спермы, спермиоциты и др. Они вызывают гибель зародыша не только при период осеменения, но, сохраняясь в крови длительное время, препятствуют оплодотворению яйцеклетки и нормальному развитию эмбриона при последующих покрытиях. Осеменение коров заканчивается к 40—50-му дп. после отела.

Частые осеменения неоплодотворяющихся коров вызывают утер антител в их крови против спермы. В процессе микрооплодотворения и оплодотворения самки — спермий и самки — эмбрион образуются иммунные дв-

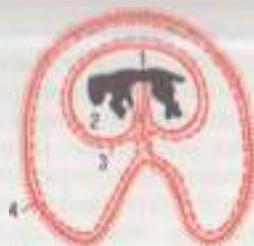
и которые в благоприятных условиях кальцинируются параллельно с образованием и эмбриогенезом, а при нарастании иммунных противободов — претерпевают гибелью эмбриона.

На эмбриогенез отрицательно влияет слишком низкий и слишком высокий энергетические уровни питания. При голодании в крови резко снижается уровень глюкозы, что нарушает топадротропную функцию гипотала, вследствие этого ухудшается процесс имплантации и зародыш гибнет. У ожиревших животных оплодотворение может не произойти из-за физиологической депрессивности яйцеклетки или гибели зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза. Отрицательно влияет и белковый дефицит, в избыток концентрированных кормов в рационе при недостатке грубых кормов резко снижает оплодотворяемость самок и жизнеспособность новорожденных. Для физиологически полноценной беременности большое значение имеет достаточное содержание микроэлементов и витаминов (особенно витамина А) в кормах.

#### ВРЕМЕННОСТЬ

Беременность — это период от оплодотворения до рождения плода. У кобыл это состояние называют жеребостью, у коров — стельностью, у овец — суягностью, у свиней — суточностью.

В яготе млекопитающих, находящаяся в стадии морулы, различают два слоя клеток, светлые и темные. Более светлые клетки образуют наружный слой, под ними располагаются массы темных клеток. Светлые клетки играют большую роль в имплантации зародыша, поэтому этот слой называют трофобластом (питательным слоем). Сая зародыш развивается из темных центральных клеток (эмбриобласта). Образующийся полость и морулу именуют *Бластистой* — *зародышевой морулой*.



50 Схема оболочек эмбриона лошади:

1 - амнион; 2 - желточный пузырь; 3 - аллантоис; 4 - хордан

У сельскохозяйственных животных бластодиса в первые четыре дни пребывания в матке сохраняет прозрачную оболочку, питательная функция клеток трофобласта, прилегающего внутри к прозрачной оболочке, проявляется уже и в это время. Постепенно бластодиса увеличивается в размер, прозрачная оболочка истончается и разрывается. После этого начинает быстро расти и плодное яйцо, в котором образуется желточный пузырь, наполненный прозрачной белковой жидкостью, ассимилированной трофобластом из секрета слизистой матки.

Одновременно с образованием желточного пузыря формируются зародыш и зародышевые (околплодные) оболочки: водная — амнион, мочева — аллантоис и сосудистая — хордан (рис. 50). Образование этих оболочек у лошадей и коров в основном заканчивается через 2 мес после оплодотворения яйца, а у овец и свиней — через месяц. Амнион образует околоплодный пузырь; аллантоис — пузырь, облетающий амнион, к наружной поверхности аллантоиса прилегает третья оболочка — хордан, вместе с аллантоисом формируя аллантохордан. В последнем возникает кровеносная сеть разветвления почечных сосудов, по которым питательные вещества поступают к органам плода и удаляются продукты обмена.

Наружной оболочкой — хорданом у большинства млекопитающих вместе

во слизистой оболочке матки образует плаценту, или детское место. Плацента — это сложный орган, состоящий из измененной слизистой оболочки матки и хориона. При формировании плаценты поверхность хориона становится неровной на всем своем протяжении или на отдельных участках. На хорионе образуются выстилки — *ворсинки*, которые входят в соответствующее углубление слизистой матки — *криты*. У лошадей к свиней ворсинки в этих углублениях только прикасаются к эндотелию слизистой матки, который выделяет питательную жидкость — *эмбриотроф*, или маточное молоко. Эмбриотроф состоит из секрета эпителия, смешанного с лимфой, трансудирующей из отечной слизистой оболочки матки. В его состав входят также остатки лейкоцитов, эритроцитов и продукты распада клеточных элементов.

Плаценту, ворсинки которой лишь прикасаются к эндотелию слизистой матки, называют *эмбриотрофной* или *эпителкохориальной*. В связи с таким строением плаценты у кобыл и свиней при родах и абортах ворсинки хориона вытягиваются из углублений слизистой матки, не разрушая ее.

У жвачных плацента более сложная. Наружная поверхность хориона в большей части гладкая, и лишь в определенных местах расположены участки детской плацентки — *котиледоны*, где сгруппированы сильноветвистые ворсинки. У плода крупного рогатого скота бывает 80—100 котиледонов. На слизистой матки жвачных соответственно котиледонам развешаются материнские части плаценты — *кордукулы*, имеющие вид грибовидных, сидящих на ножках образований с множеством углублений. В них слизистая матки утолщается глыб эпителий, ворсинки хориона проникают прямо в соединительную ткань и, следовательно, более прильжены к кровеносным сосудам матери. Такую плаценту называют *десмохориальной*. У хищников и грызунов, кроме эпителия, исчезают со-

единительнотканые клетки в эндотелии оболочки сосуда, там эпителий хориона непосредственно прилегает к эндотелию кровеносного сосуда матки (*эктохориальная плацента*).

В эмбриональном развитии животного выделяют три периода: *эмбриональный*, когда формируется зародок; *трифобластный*, образуется трифобласт, развивается зародок; *предпоздний* — переходный период от зародка к плоду; *поздний*, заканчивающийся в конце первой трети беременности, в данный период развивается закладка всех органов, *плодный* — от конца предпозднего до рождения животного, в это время плод развивается и развивается все органы. Плод формируется в особь, сходную с родительскими организмами.

Продолжительность беременности у животных разных видов указана в таблице 22.

На продолжительность беременности влияют в некоторой степени климатические факторы и условия питания. При плохом кормлении срок вынашивания плода удлиняется. Плоды мужского пола различаются несколько длительнее, чем женского. Например, жеребчики вынашиваются в среднем на 1—2 дн. дольше, чем кобылочки, а бычки — на 3—5 дн. дольше, чем телочки.

**Питание плода.** Пока оплодотворенное яйцо продвигается по яйце-

22. Продолжительность беременности, дн

Животное	В среднем	Котиледоны
Лошадь	340	307—412
Ослы	380	460—520
Кобылы	295	240—310
Зерновые	365	315—390
Секретные органы	225	195—240
Свиньи	114	110—140
Овцы и козы	150	140—160
Собаки	62	54—65
Лягушки	51	50—54
Кошки	58	56—60
Парки	42	37—40
Соболы	—	250—300
Хрюшки	41	28—37

тотому, а матка не происходит измене-  
ния. Но как только оно происходит,  
тогда, не считаясь с обидкой, начи-  
нается выветривание кровеносные сосуды  
и лимфатические узлы  
и повреждаются, и повреждаются эпител-  
ля выветривают реснички.

У лошади в слизистой эпителии корни-  
она выветривается спиралируется с эпи-  
телией слизистой матки, между ними  
образуется пространство, заполненное  
эктодермой, который всасывается  
и перерабатывается хорномом. Плод  
в течение всей беременности питается  
эктодермой, поэтому достаточное  
количество последнего имеет большое  
значение для нормального развития  
плода.

У животных с более сложной пла-  
центой питание зародыша вначале,  
по мере образования, эмбриотрофное,  
по мере развития плаценты и тесно  
соединения хорнома с тканями  
матки (имплантация) питательные  
вещества начинают поступать из кро-  
ви матери.

Через ворсинки хорнома эмбрион  
всасывает питательные вещества, кис-  
лород и освобождается от двуокиси  
углерода и ненужных продуктов об-  
мена. Процесс питания плода через  
плаценту состоит из ряда сложнейших  
биохимических реакций и фермента-  
тивных процессов. Переход различ-  
ных веществ из крови матери в кровь  
плода осуществляется строго избирате-  
льно. Уровень различных веществ  
в крови плода, в частности минераль-  
ных веществ, таких, как Са, К, Na  
и Fe, отличается от их содержания  
в крови матери.

Высокомолекулярные белки кро-  
ви матери при помощи ферментов  
расщепляются в хорноне до альбу-  
мина, а затем вновь синтезируются в  
теле плода. Жиры и сложные углево-  
ды также сначала распадаются в  
плаценте, а затем снова синтезируют-  
ся.

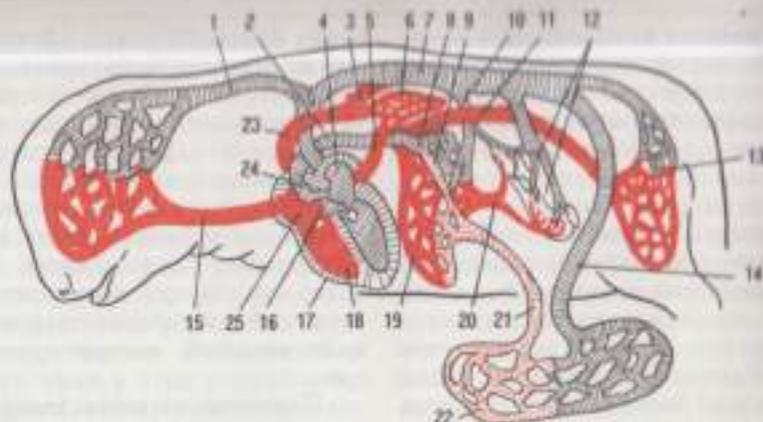
Плацента способна не только ус-  
ваивать и перерабатывать вещества,  
поступающие из крови матери, но и  
накапливать их, например витамин

Витамин В<sub>12</sub> плаценту легко проходит хор-  
номом, плацентарные антитела, вырабаты-  
ваемые организмом матери, по мере  
пропускают многие виды микроор-  
ганизмов в паразитов, предохраняют  
развивающийся эмбрион. Избрав  
теплыми способность эпителиа хор-  
нина пропускать одки вещества  
из крови матери в кровь плода и  
задерживать или подвергать биох-  
мической обработке другие полу-  
чила название плацентарного барь-  
ера.

Передача корных импульсов от  
матери плоду происходит через пла-  
центу посредством особых веществ —  
либидинов. Однако не только мате-  
ринский организм оказывает влияние  
на плод, но имеются и обратные отно-  
шения.

**Кровообращение плода.** В эмбри-  
ональный период легкие не функ-  
ционируют, поэтому кровообращение  
у эмбриона существенно отличается  
от кровообращения у взрослых жи-  
вотных; оно связано с плацентой и  
называется плацентарным.

От позвлошской артерии ответ-  
вляются две пупочные артерии, кото-  
рые входят из плода через пупочные  
отверстия, затем разветвляются в пла-  
центохорноне и образуют тустую сеть  
кровеносных сосудов и капиллярий,  
входящих в ворсинки хорнома (рис.  
51). Мелкие кровеносные сосуды со-  
единяются в пупочные вены, которые  
через пупочное отверстие входят в те-  
ло плода. По этим венам кровь, иду-  
щая от хорнома, направляется в ле-  
вую, оттуда в воротную вену и далее в  
правое предсердие. В перегородке  
между правым и левым предсердиями  
расположено овальное отверстие с  
клапаном. Лечочная артерия, иду-  
щая от правого желудочка, соедине-  
на с аортой временно образующимся  
сосудом — боталловым протоком. Из  
правого предсердия часть крови по-  
падает в левое, где смешивается с ле-  
нозкой кровью из легочной вены, ост-  
альная поступает в правый желудоч-  
ек и из него через боталлов проток  
примешивается к крови аорты. Систе-



## 51 Схемы плацентарного кровообращения

1 — плацентарный ствол, 2 — судельная пупочная вена; 3 — артериальный проток, 4 — левый предсердие, 5 — левый желудочек, 6 — капилляры в легких, 7 — форте, 8 — печеночная вена, 9 — печеночный проток, 10 — венозная артерия, 11 — прищипанная артерия, 12 — капиллярная сеть желудка и тонкого кишечника, 13 — капиллярная сеть в почках, 14 — пупочная артерия; 15 — крайняя пупочная вена, 16 — овальный отверстие, 17 — правый желудочек, 18 — левый желудочек, 19 — коронарный ствол и вены, 20 — ворончатая вена; 21 — пупочная вена, 22 — капиллярная сеть в плаценте, 23 — дугочная артерия, 24 — межжелудочковая перегородка, 25 — правый предсердие.

ма кровообращения плода замкнутой, и крови матери нигде не попадает в кровеносные сосуды плода и наоборот. Все органы и ткани тела эмбриона снабжаются смешанной кровью с небольшим содержанием кислорода и с повышенным содержанием двуокиси углерода.

Гемоглобин эритроцитов плода называют утробным гемоглобином. В отличие от гемоглобина крови взрослых животных утробный гемоглобин легче соединяется с кислородом, более резистентен к кислотам и щелочам. К концу утробного периода эти свойства теряются.

С момента рождения у животных начинают функционировать легкие. Боталлов проток закрывается, и кровь из правого желудочка поступает в легочную артерию. Отверстие между правым и левым предсердиями закрывается, и кровь в левое предсердие по-

ступает только из легочных вен. Пульсовые вены и артерии закрываются, и из них образуются синусы.

**Обмен веществ у плода.** Процесс ассимиляции у плода значительно преобладает над процессом диссимиляции, что обеспечивает его быстрый рост. Плоду не нужно тратить много энергии, так как внутренние органы его, за исключением сердца, почти не работают, потери тепла нет, а двигательные реакции его органов не требуют больших затрат энергии.

Кисленик у плода начинает слабо функционировать лишь во второй половине эмбрионального развития. В нем выделяются ферменты и выделяется первородный кал (меконий), состоящий из желчи, эпителиоцитов и пр. Желчь вырабатывается чрезвычайно, которая начинает функционировать на довольно ранних стадиях развития. Чешуйки эпидермиса заглаживаются плодом. Первородный кал отделяется в желобчатую жидкость еще до рождения и может снова заглатываться. Почки плода выделяют зародышевую мочу.

Сокращения мускулатуры плода, движение его членик можно проследить начиная с середины беременности. Движение плода усиливается как от действия механических факторов (защипания), так и при повышенной температуре его тканей и чрезмерно накопившимся двуокисью углерода. Плод обладает кожей чувствитель-

таль и у лоа функционирует центр стимулирующей деятельности гонады. Развитие движений плода отмечает и при изменении системы кровообращения. Таким образом, основной реакцией плода в утробе матери на меняющиеся условия сытости и сокращения мускулатуры (в основном мускулатуры конечностей). Следовательно, безусловная рефлекторная деятельность у плода довольно выражена. Однако головной мозг эмбриона охлаждается в спячии покоя, как и в глубоком сне, поэтому условно-рефлекторной деятельности у него нет. У плода функционируют внутрисекреторные железы, то есть вырабатываются некоторые гормоны: инсулин, гормон роста и др.

**Влияние беременности на организм самки.** С наступлением беременности у самок изменяются функции многих органов, и в частности внутрисекреторной. Механизм взаимоотношений эндокринных желез в этот период очень сложен и не вполне ясен.

Эстрогенный гормон, вырабатываемый в яичниках во время роста фолликулов, обуславливает рост (гипертрофию) мускулатуры матки и увеличение (пролиферацию) ее слизистой. Прогестерон, вырабатываемый желтым телом, способствует скреплению (инвазии) плода с маткой и повышает чувствительность матки к окситоцину. В яичниках самок, как и раньше, прекращаются рост фолликулов и овуляция. Однако у кобыл в первые месяцы жеребости в яичниках может происходить созревание фолликулов и даже отмечается овуляция. В период беременности у всех животных плацента вырабатывает большое количество эстрогенов и прогестерона. У однокотных имеются видовые особенности нейротропной регуляции функции восприимчивости. У кобыл в первый месяц жеребости отмечают высокую гонадотропную активность гипофиза и недостаточную активность желтого тела. В яичниках жеребих кобыл

в данный период созревают только фолликулы, и кровь увеличивается содержанием пролиферативных эстрогенов, и в то же время матка подвергается специфическому влиянию находящейся в ней бластоцисты. В таких сложных условиях в слизистой матке образуются специфические структуры эндометриальные чашки, выполняющие функцию временных эндокринных желез: клетки их синтезируют и выделяют в кровь гонадотропины, вызывающие рост и развитие доминантных крупных фолликулов. После овуляции на их месте формируются желтые тела, которые выделяют значительное количество прогестерона, что способствует прикреплению зародыша. Под действием прогестерона начинается дегенерация эндометриальных чашеччатых структур, прекращается выработка маточных гонадотропинов. К 3--3½ мес жеребости регулирование соотношения прогестерона и эстрогенов осуществляется в плаценте, где эти гормоны начинают синтезироваться.

В первый период беременности самки лучше усваивают корм, становятся более упитанными, но к концу беременности некоторые из них худеют.

Во время беременности в печени накапливается гликоген, в крови повышается количество нейтральных жиров, липидов и холестерина. Увеличивается общий объем крови, но морфологический состав ее мало меняется. Количество гемоглобина падает в норме, повышается свертываемость, скорость оседания эритроцитов (СОЭ) увеличивается. Количество кальция и фосфора в крови во вторую половину беременности уменьшается, что, по-видимому, связано с большим тратой этих веществ на формирование плода. Количество кальция повышается.

Нарушение минерального обмена у беременных животных ведет к неравномерному росту рогов и быстрому стиранию зубов. Увеличивающаяся

возбудимость и кровяное давление с ее большим притоком к матке идет к некоторой гипертрофии сердечной мышцы. Учащается дыхание, которое становится грудным в результате повышения внутрибрюшного давления в связи с ростом плода. Усиливается деятельность почек, выделяется больше мочи, мочеиспускание и выделение кала становятся более частыми.

**Латентная стадия беременности.** У некоторых видов животных (соболя, корки, горностаи, косули и др.) зародыш длительное время находится в матке, не прикрепляясь к ее стенке. Такое состояние характерно для соболей, у которых спаривание происходит в июле, а щенение — в апреле — начале мая. Но еще в феврале у них в матке присутствуют свободные, не прикрепившиеся бластоцисты. Этот период, когда непркрепившийся зародыш задерживается в своем развитии, называют латентным периодом беременности. Его продолжение связывают с тормозной неактивностью желтых тел в этот период. Биологический смысл латентного периода беременности — рождение приплода в наиболее благоприятное для воспитания и кормления время — весной.

## Роды

Рождение живого плода — сложный физиологический процесс. Нормальные роды, являющиеся результатом законченного эмбрионального развития плода, не бывают внезапными. Организм самки подготавливается к этому акту, а также к дальнейшему постэмбриональному воспитанию новорожденного. Ткани, окружающие шейку матки, влагалищу и вульву, набухают. За 3—4 нед у коров и кобыл образуется отек вымени, который затем все более увеличивается. Непосредственно перед родами в вымени начинается секреть молока. Слезочный аппарат родовых путей в последние дни

расслабляется, по обе стороны шейки формируются глубинные складки, что особенно заметно у коров. В последние сроки наступает под влиянием гормона релаксина, продуцируемого желтым телом в конце беременности.

Желтое тело, а затем и плацента вырабатывают гормон прогестерон, который понижает возбудимость мускулатуры матки, делает ее эластичной, растягиваясь под влиянием влияния увеличивающегося плодного пузыря до очень больших размеров. Но к концу беременности продукция этого гормона значительно уменьшается, а возможно, и прекращается.

Взамен прекращающейся эндокринной деятельности плаценты начинает активно действовать маточный продуцируемый эстрогенный гормон. Тот самым способствует повышению чувствительности мускулатуры матки к ацетилхолину, образующемуся в окончаниях парасимпатических нервных волокон и служащему рабочим жителем гладкой мускулатуры. Понижается чувствительность и к ацетилхолину, который вызывает сокращение мускулатуры матки.

Таким образом, благодаря синтетическому блокирующему действию прогестерона и калению возбуждающих веществ — ацетилхолина и окситоцина — матка подготавливается к родам. Для раздражения ее интерорецепторов возбуждающие импульсы, они исходят от созревшего плода, который начинает усиленно двигаться. В ответ на это мускулатура матки ритмически сокращается — возникают родовые схватки.

Процесс родов делят на три фазы: раскрытия родовых путей, выведения плода; послеродовая фаза.

В первой фазе начинаются родовые схватки, или потуги, длящиеся несколько часов и приводящие к раскрытию шейки матки. Нависшие воды плодные оболочки оттесняются к задку и способствуют расширению влагалища и вульвы. Плодные пузыри разрываются, плодные воды вы-

родов, отчего поперечность родовых путей становится гладкой и бескаменной.

Первая фаза родов переходит во вторую фазу — выделение плода. Эта фаза у коров продолжается от 20 мин до 1—2 ч, у кобыл — 5—20 мин, у свиней — до 2 ч, у сукней — 4—5 ч и более.

Во время третьей фазы выходят родовые оболочки — послед. У крупного рогатого скота отделение последнего происходит через 8—10 ч, у овец и коз — несколько раньше, а у кобыл — через полчаса-час после рождения плода. У свиной послед отделяется обычно после рождения каждого плода.

Роды у животных проходят чаще ночью, то есть в период наиболее покоя и спокойной обстановки. Вероятно, в ночное время понижается температура поверхности коры больших полушарий из подкорковые центры, что благоприятствует процессу родов. Внешний шум, яркое освещение могут затормозить или даже превратить процесс родов.

**Трансплантация зигот.** В последние годы в ряде стран ведутся интенсивные исследования по трансплантации зигот у самок крупного рогатого скота. Вначале пересаживали неплодотворенную яйцеклетку, извлекаемую из фолликулов перед овуляцией. В настоящее время проводят в основном трансплантацию оплодотворенных яиц. Этот метод позволяет ускорить размножение животных ценных линий. При обработке доноров гормонами можно забрать от них одновременно несколько зрелых яиц и пересаживать их реципиентам, менее ценным в племенном отношении. Известно два основных метода трансплантации зигот: хирургический и нехирургический. При использовании хирургического метода делают лапаротомию в подвздошной области и специальной иглой (можно глазной или вагитальной) зиготу в небольшом количестве физиологическим раст-

вором вводят в яйцевод или рог матки. Забрашиив на стадии двух—четырех blastомеров переносят в яйцевод, а на более поздних стадиях развития — в рог матки. Нехирургический метод состоит в том, что иглу вводят глубоко в матку при помощи прибора, напоминающего шприц для искусственного осеменения. Методика трансплантации зигот открывает большие перспективы как для молочного, так и для мясного скотоводства.

## ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ

Взрослые свинки птиц в корке имеют только левые развитые и функционирующие яичник и яйцевод. Правый яичник и яйцевод тоже закладываются в эмбриональном периоде, но остаются недоразвитыми.

Продуктивность домашней птицы, особенно курицы-несушки, в основном связана с деятельностью органов размножения. В период яйцекладки органы размножения у кур сильно увеличиваются: яйцевод достигает 65—70 см длины при массе 75—80 г, а яичники весят по 40 г.

В период паузы в яйцекладке, во время линьки яйцевод сокращается до 17—20 см при массе 4 г, а яичники весят всего лишь около 3 г.

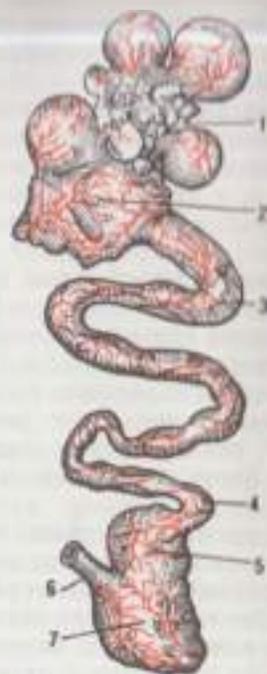
Яичник представляет собой гроздь фолликулов разной величины и зрелости. Всего в яичнике курицы-несушки насчитывают от 500 до 3500 яйцеклеток, находящихся на разных стадиях развития. В самых ранних стадиях яйцеклетки очень малы — около 40 мкм. Более зрелые яйцеклетки окружены фолликулярным эпителием, от которого отделены желтой желточной оболочкой. Развиваясь и накапливая желток, яйцеклетки превращаются в большие шары — яичные желтки, достигающие 35—40 мм в диаметре.

На ранних стадиях развития яйцеклетка серо-белого цвета, более зрелая — желтоватая, а созревшая —

желтого, что зависит от содержания каротиноидов. В точке, где образуется латенца (колбовидный туб), сначала формируется светлый желток, затем концентрическими слоями в течение нескольких дней откладываются слои белого и желтого желтка. Желтый слой образуется в течение дня до полуночи, а светлый — в приложении остальной части ночи.

На поверхности желтка расположен зародышевый диск (собственно яйцеклетка) — белое пятнышко величиной 1—2 мм в диаметре.

**Процесс овуляции, формирование яйца и яйцевлада.** К признакам скорой овуляции относят увеличение полостей жидкости в области яичника и яйцевода и активную перистальтику воронки яйцевода. Овуляция происходит быстро, в течение 1—2 мин; разрыв фолликула начинается с одного конца стигмы и продолжается по всей ее длине, яйцеклетка выходит из фолликула и попадает в брюшную полость или в воронку яйцевода. Воронка яйцевода своими широкими краями охватывает и поглощает овулированную яйцеклетку, вращая ее до тех пор, пока верхние стенки воронки не сомкнутся. Процесс поглощения яйца воронкой продолжается 5—7 мин, а прохождение его по верхней части яйцевода до белковой — около 15—18 мин. Белковая часть яйцевода представляет собой трубку длиной 30—40 см, в ней формируются яйца в течение 3—3,5 ч обволакиваются белком и затем переходят в перешеек — узкий участок длиной 8—10 см, способный расширяться. Здесь яйцо находится 1—1,5 ч. При приближении перешейка является матка — расширенная мускулистая, богатая железами часть яйцевода (рис. 52). В матке яйцо находится довольно долго — около 20 ч, и здесь заканчивается его формирование. В белковой части яйцевода образуется лишь 40—50 % белка. Остальной белок откладывается на яйце в перешейке и матке, пока яйцо не покроется водонепроницаемыми оболочками. Формирование



52 Органы размножения курицы

1 — яичник 2 — воронка яйцевода 3 — белковая часть яйцевода 4 — перешеек 5 — матка 6 — гребень яичника 7 — зародок

подскорлупных оболочек начинается в перешейке, но, когда яйцо попадает в матку, оно еще очень пористое, и здесь в первые 8 ч вода и соли проникают через поры в яйцо. В матке образуется известковая оболочка яйца — скорлупа.

Откладывание яиц происходит через влагалище. Влагалище — это мускулистое широкое образование, длина его соответствует длине яйца. При спуске яйца матка опускается, влагалище и клитакс выворачиваются, и яйцо выскальзывает через верхний край влагалища наружу, почти не соприкасаясь с влагалищем и клитаксой.

В скорлупе имеется много пор, через которые при развитии эмбриона осуществляются газообмен и испарение воды. Если яйца хранятся долго, часть влаги из них испаряется и увеличивается дуга — воздушная камера из тупого конца яйца.

Длительность овуляции у кур, яйцекладка у кур проходит циклически. Цикл световой — это число дней, когда яйцекладка идет ежедневно, без перерыва. Длительность цикла зависит от продолжительности фотопериода яйца в яйцеводе (23—25 ч). У большинства кур-несушек овуляция происходит через 10—30 мин после снесения предыдущего яйца. Куры несутся обычно при дневном свете, и, если яйцо не снесено до темноты, оно задерживается до следующего дня. Поэтому интервалы между яйцами определяются задержкой снесения яйца и последующей овуляцией в связи с наступлением темноты.

**Нейро-гуморальная регуляция яйцекладки.** Передняя доля гипофиза птиц выделяет в кровь гонадотропный гормон, стимулирующий созревание фолликулов в яичнике. Гипофиз синтезирует также антинизирующий гормон, под влиянием которого происходит овуляция. В яичнике образуется фолликулярный гормон и гормон желтого тела. Фолликулярный гормон, или эстрин, по-видимому, синтезируется клетками стенок фолликулов. Под влиянием этого гормона яичеводе сильно увеличивается и желтец его начинают выделять секрет. Кроме того, эстрин способствует повышению обмена веществ и направляет его так, чтобы обеспечить запас веществ, необходимых для образования яйца. Гормон желтого тела, или прогестерон, вероятно, образуется в овулировавшем фолликуле яичника. Предполагают, что этот гормон влияет на время складкишания яйца.

Яйцекладка зависит от условий окружающей среды. Слег — наиболее важной фактор. Изменяя продолжительность светового дня, можно влиять на яйцекладку, усиливая функции гипоталамо-гипофизарной системы. Если кур освещать дополнительным искусственным светом, то можно добиться яйцекладки в любое время суток. Вероятно, тут действуют не только гормональные факторы, но

и то, что при более длинном световом дне птица съедает больше корма, и ее организм поступает больше питательных веществ.

На яйцекладку влияет и воздействие на периферическую систему. Так, если спугнуть несушек курицу с гнезда, то она снесет яйца значительно позднее. Испуг несушек не только снижает количество яиц, но и ухудшает их качество, так как появляются много яиц с кровавыми точками.

У кур овуляция и оплодотворение происходят с незначительным перерывом, не превышающим 20 мин. Если в течение этого времени оплодотворение не произошло, то яйцо остается неоплодотворенным, несчитывая присутствия спермиев в яйцеводе.

Продолжительность эмбрионального развития птиц при искусственной инкубации следующая: куры — 20—21 сут, утки и индейки — 27—28, гуси — 29—30 су. Процесс дробления оплодотворенной яйцеклетки начинается в перешейке через 4—5 ч после овуляции, при попадании зиготы в матку количество бластомеров достигает 4—5, а через 24 ч после начала оплодотворения уже 256. В таком виде яйцо откладывается. При отсутствии необходимых внешних условий развитие зародыша приостанавливается, жизнеспособность его постепенно снижается и через 25—30 дн. после откладки яйца зародыш погибает. Чем раньше после снесения яйцо поступает в инкубатор, тем лучше протекает развитие эмбриона.

**Органы размножения птиц.** У птиц органы размножения слабо развиты и примитивны. Вольфов орган редуцирован; у селезня и гусака он образован из складок нейтральной стенки клоаки, у курицы его нет. Семяники бифидной формы лежат у дорсальной стенки полости тела; левый крупнее правого. Весной семяники сильно увеличиваются. Спермиев образуются в извитых канальцах семянико, оттуда продвигаются в спермивыводный канал в спермивывод, кото-

рыл открывается на небольшом со-  
сочке, расположенном на латераль-  
ной стенке клоаки. Придаточных  
половых желез у птиц нет. Объем  
яйцедота петуха 0,5—0,8 мл, кон-  
центрация спермиев (количество  
их в 1 мл) достигает 7 млрд. Спермии  
длительное время могут сохранять  
оплодотворяющую способность в яй-  
цеводе самок. После отсадки сам-  
цов куры несут оплодотворенные яй-  
ца до 20 дн., а индейки и гуси значи-  
тельно больший срок.

При подсадке петухов к курам,  
которые ранее не спаривались с пету-  
хами, первые оплодотворенные яй-  
ца появляются лишь на третий день.  
Спермии не сразу после спаривания  
или искусственного осеменения до-  
стигают воронки яйцевода, где проис-  
ходит оплодотворение. После введе-  
ния спермы спермии вначале нахо-  
дятся во влагалище и лишь через 5 ч  
появляются в значительном количе-  
стве в матке. Через сутки спермии  
обнаруживают в перешейке и дрисле-

твищем к тому концу белковой части  
и затем и в инкубике яйцевода. У кур  
постоянно находящиеся с петухами  
все отделы яйцевода наполнены спер-  
миями. После отсадки петухов коли-  
чество спермиев в яйцеводе кур по-  
степенно уменьшается и окончательно  
снижается к оплодотворению яй-  
ци. Однако отдельные спермии на-  
ходились во всех частях яйцевода даже  
через 75 дн. после прекращения спа-  
ривания, причем они не были дефор-  
мированы, хотя и не обладали опло-  
дотворяющей способностью.

### Контрольные вопросы

1. Строение и функции половых желез самца.
2. Физико-химические свойства спермы в условиях хранения.
3. Строение и функции половой системы самок.
4. Нейро-гуморальная регуляция репродуктивных функций.
5. Оплодотворение и беременность.
6. Роды.
7. Особенности размножения птиц.

## Глава 10 ФИЗИОЛОГИЯ ЛАКТАЦИИ

Лактацией называют процесс образова-  
ния, накопления и выведения молока из мо-  
лочных желез. Функции молочных желез  
определяются в синтезе молока из продуктов  
питания и крови. Поэтому наряду с понятием  
лактация выделают понятие лактопоэза,  
то есть процесс синтеза и синтез составных  
частей молока. Молочные железы синтези-  
руют специфический белок — казеин, лактозу,  
липоиды, фосфатиды, стерин, аминокислоты,  
витамины и другие вещества, необходимые  
для роста и развития детенышей.

### РОСТ И РАЗВИТИЕ МОЛОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ

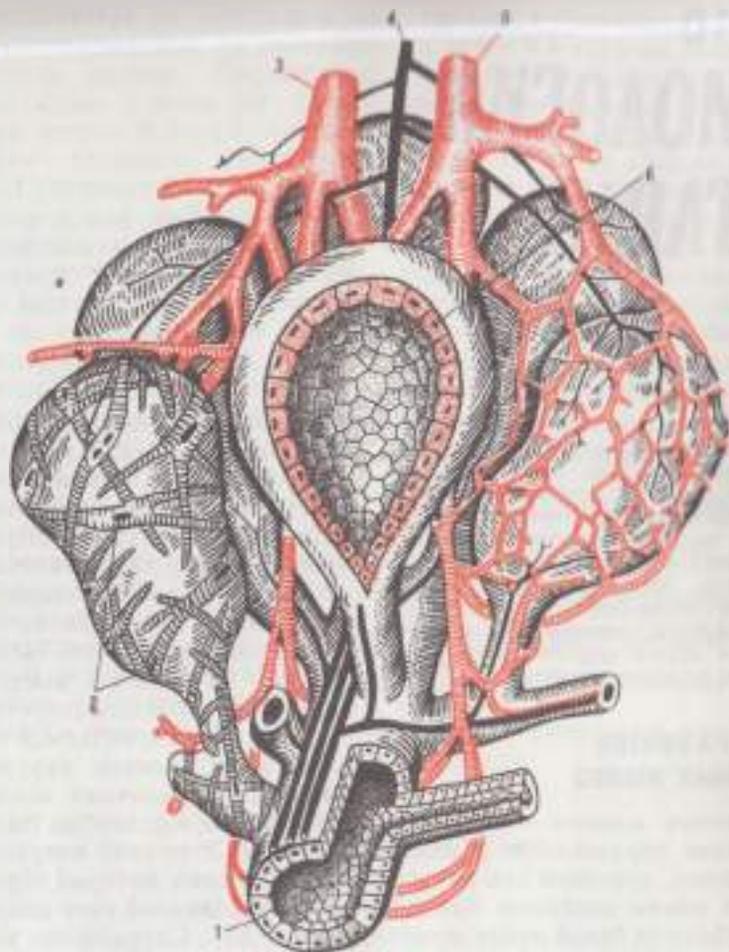
Молочные железы — симметрич-  
ные кожные образования. У свиней,  
кобыл, коров, кроликов они располо-  
жены по обеим сторонам брюшной  
стенки, сбоку от белой линии живота;  
у коров, овец, кобылиц, буйволиц —  
в задней части вентральной поверх-  
ности живота и паха. Молочные же-  
лезы состоят из альвеол, ходов и ци-  
стерн. Каждая железа имеет сосок,  
по которому молоко через сосковый  
канал выводится из организма. Мо-  
лочные железы у ослопроходных —  
коров и утконоса — не имеют со-  
ска.

Строение вымени. Правая и левая  
половины вымени отделены друг от  
друга эластичной перегородкой, вы-  
полняющей функцию связки, поддер-  
живающей вымя. Под кожей имеется  
единичная тканевая капсула, от  
которой в толщину вымени отходит  
эпителиальные пластинки, разделяю-  
щие вымя на доли и четверти. В этих  
проводительных пластинках

проходят кровеносные и лимфатиче-  
ские сосуды, а также нервы. Лимфа-  
тические сосуды вымени представле-  
ны густой сетью капилляров, по кото-  
рым лимфа оттекает к подколенным,  
надколенным лимфатическим узлам  
и к узлу коленной складки.

Каждая доля вымени состоит из  
огромного количества альвеол диа-  
метром 0,1—0,8 мм, выстланных из-  
нутри однослойным секреторным эпи-  
телием, простирающимся и на молоч-  
ные ходы. Клетки наружного слоя  
альвеол и молочных ходов звездча-  
той формы и способны быстро сокра-  
щаться. Этот слой получил название  
миоэпителия, который образует под-  
обие шаровидной сети вокруг альвеол  
(рис 53). Сокращение миоэпителия  
происходит под влиянием гормона  
окситоцина, поступающего к нему по  
кровеносным капиллярам. Каждая  
альвеола, сжатая снаружи миоэпите-  
лиальным слоем, выделяет молоко  
в соответствующий проток. От каж-  
дой альвеолы отходит один проток,  
имеющий сфинктер, регулируемый  
вегетативной нервной системой.  
Альвеолы расположены радиально  
вокруг молочных протоков. Слияв-  
ясь, они образуют средние и крупные  
молочные ходы, открывающиеся в  
молочную цистерну.

Каждая четверть вымени имеет  
отдельный сосок, сообщаящийся с  
цистерной посредством канала. У не-  
которых коров есть добавочные чет-  
верти и соответствующие им соски.  
В сосках кобыл два-три сосковых на-



### 53 Строение молочной железы:

1 — мышный прилок; 2 — млочнотканые слетки на элякоре; 3 — доли; 4 — нервы; 5 — артери; 6 — млочные альвеолы

пала и две млочные цистерны. У свиной в основании каждой соска расположены две-три железы, а сосок заканчивается двумя-тремя млочками; у кошек каналов в соске может быть 4-6, у суки 6-12, у крольчих — 10-15.

У коров вымя образуется в результате слияния трех пар желез, но различны обычно только две передние, третья пара остается недоразвитой. Емкость задних долей больше, чем передних. Большое количество млоч-

ка и вымени удерживается мышцами закрывательными сфинктерами, расположенными у основания соска, а также неслетано целыми строгими млочных протоков, ичечивых сужения в расширения, особенно в тех местах, где они прикочат через соединительнотканые перегородки между долями и дольками.

Нима обильно снабжается кровью через наружные сунитые артерии, причем между млочной продукцией и развитием артерий существует тесная связь. У стирок коров значительно уменьшается количество млочных артерий и удой заметно снижается. Отток млочной крови осуществляется по подкожным венозным и наружным лим-

ной выстилки. У высокоудойных коров она сильно развита.

Железистая кожа, выстилает внутреннюю поверхность наружного семенника и покрыта многочисленными ворсинками, причем каждая центрирует триада или тетрада волосков. Она выступает в чувствительное звено при нарушении семенного барьера. Симптоматическая иннервация отходит от поясничных и крестцовых узлов пограничного нерва. Посттрансплюцентные выдоки выстилают вымени в составе наружного семенника и поднадочно-пахочной нервов. У основания сосков находится мощные сплетения чувствительных нервов, а также несколько биологически активных точек (БАТ).

Биологически активные точки вымени (БАТ) располагаются в области зачаточной соски. В структуру БАТ, которая не изученных, входят кровеносные сосуды и обильная нервная сеть, в местах вхождения в кожу. БАТ обладают повышенной болевой чувствительностью, увеличенным потреблением кислорода, низким кожным сопротивлением и повышенной электропроводностью. В зоне БАТ обнаружены скопления тучных клеток, которые имеют большое значение в регуляции гомеостаза, поскольку способны секретировать гепарин, серамин, гиалуроновую кислоту, сульфаты, серотонин, влияющие на обмен веществ и синаптическую передачу, выполнять роль биологического регулятора. Эти физиологические свойства БАТ используются при лечении многих заболеваний, в том числе при маститах у коров (М. Г. Якубов).

В вымени животных развиты у зародка абвенциальная для соски увеличенная эндеридия, которая, постепенно увеличиваясь, образует мышечные булочки. Эти булочки достигают железистой ткани и соскам, число которых можно определить уже в процессе эмбрионального развития. Сначала мышечные булочки имеют форму диска, а затем, постепенно превращаясь в клуб, приобретает более сложную форму. Одновременно происходит погружение в кожу клетчатки в глубь кожи и одновременно повышается упругость,

сдерживая кожным покрытием. Это так называемый матовый, или свиной, жармаши. Описанием железобудового зачатка эмбриона для эмбрионального для кожного шара железистой материи характерен в виде гребней, расположенных рядом и железистый слой и паренхиме проток вымени.

По мере развития эмбриона первичные зачатки вымени желез беременной из близкого прилегания ближе к линии зачатка эмбрионального складок. Сразу после рождения детеныша зачаток его млочной железы образует два клада, соответствующие железистую полку. Этот участок кожи и оглине от других областей тела андеи выделенного покрова.

У теленок до достижения возраста вымя представляет небольшую полость, или млочную пазуху, от которой отходит система протоков. В этот период вымя растет за счет жировой и соединительной ткани, а железистая ткань развита еще слабо. С наступлением половой зрелости начинается быстрый рост как протоков, так и альвеолярный аппарат. Наиболее быстрый рост и окончательное развитие вымени происходит во время первой беременности. В этот период увеличивается количество нервных волокон и кровеносных сосудов, и уже со второй половины беременности начинает функционировать секреторный аппарат, но образующий секрет еще нельзя назвать молоком.

**Лактация.** Интенсивное функционирование млочных желез лактация — начинается сразу после отела. Наибольшего развития достигают альвеолы и протоки, но и в течение последующих лет отмечают рост и развитие вымени. Считают, что рост млочной железы в основном происходит во второй половине сухостойного периода, когда животные не дают и они готовятся к новой лактации.

После десяти месяцев лактации удои постепенно уменьшаются и коров прекращают давать до нового отела. В снижении уровня лактации важную роль играет гормональная перестройка организма вследствие новой беременности. Уже со 2—4-го мес беременности секреторная функция млочной железы снижается. Окончание лактации свидетельствует о переходе в состояние функционального покоя и наступлении обратного развития (инволюции) млочной железы. В этот период

плотности вымени уменьшаются в размерах, часть мелких протоков атрофируется, а железистая ткань местами замещается жировой. Однако это временное состояние прекращается в связи с новыми половыми циклами. При второй беременности в родах цикл развития молочной железы повторяется.

Особенно интенсивно развиваются молочные железы в период первой беременности, что объясняется влиянием гормонов плацентарных и других гормонов. Наибольшей функциональной деятельностью железы достигают на 5—8-м мес после отела. В период интенсивной работы масса молочной железы может достигать 3% массы тела животного. Сердечная деятельность у лактирующих коров испытывает значительную нагрузку, так как для образования 1 л молока через сосудистую систему вымени должно пройти до 500 л крови. Впервые коровы на 3—8-м мес лактации соматотропина, пролактина, тироксина, инсулина стимулирует молочную продуктивность (Н. О. Кисиль, 1986).

В процессе развития молочных желез (маммогенез) важную роль играют гормоны яичников. Они ускоряют рост протоков желез, развитие альвеол и молочных долек. Гормон желтого тела — прогестерон — усиливает рост протоков желез и тормозит продукцию пролактина, без участия которого молоко не производится. Резкое снижение содержания эстрогенов и прогестерона в крови после родов, вызванное удалением из организма плаценты, вырабатываемой гормоны, ведет к тому, что их тормозящее влияние на гипофиз прекращается и последний начинает продуцировать значительное количество пролактина, вырабатываемого передней долей гипофиза. Секретция молока возникает прежде всего под влиянием этого гормона (см. ниже). Пролактин — не единственный гормон, обеспечивающий маммогенез.

Например, соматотропин (СТГ) может вызвать лактацию без участия пролактина и в то же время усилить влияние тироксина и инсулина на пролактин.

Как и любой орган, молочные железы могут нормально функционировать только при оптимальном влиянии центральной, периферической и вегетативной нервной системы. Молочная железа имеет обильную иннервацию, что указывает на чрезвычайно высокий уровень жизнедеятельности всех ее структурных образований; при искусственном выключении нервной, например при их перерезке (денервации), молочная железа отстаёт в росте, в ней задерживается формирование долек и альвеол, многие альвеолы лишены просветов. Фидма протоков становится неправильной, она расширена и вместе с жидким секретом содержит много слизистых клеток. Трофическое влияние нервной системы поддерживает нормальную структуру и функции молочных желез (М. Г. Закс).

## МОЛОКО И МОЛОЗИВО

Молоко имеет сложный химический состав, и по биологической ценности оно превосходит все другие продукты питания. В молоке содержится более 100 различных веществ, в том числе более 30 жирных кислот, 20 аминокислот, до 40 различных минеральных веществ, 16 витаминов, много ферментов и другие вещества. Некоторые компоненты — казеин и лактазу — ни в каких других природных продуктах не обнаруживают.

Молоко — естественная пища новорожденных животных. Его следует рассматривать как биологическую жидкость, состоящую из плазмы (дисперсная среда) и различных веществ (дисперсная фаза).

Коровье молоко содержит 83—88% воды, 11—18% сухого вещества, в которое входят 3,8—6%

его 2—5 % азотистых веществ, 0,5 % молочного сахара (лактоза), 0,6—0,8 % минеральных веществ, 0,1—0,2 % лимонной кислоты. Из азотистых веществ встречаются казеин — 2—4 %, молочный глобулин — менее 0,1, молочный альбумин — 0,2—0,6, других небелковых азотистых веществ — 0,05—0,15 %. Зола состоит из окиси кальция, фосфорной кислоты, других органических солей.

**Белки молока.** Раньше считали, что в состав молочного белка входят три компонента: альбумин, глобулин и казеин, однако дальнейшие исследования показали, что существует четыре вида казеина, каждый из которых может быть представлен несколькими генетическими вариантами. Альбумин и глобулин представляют сложную многообразную группу белков, называемых сывороточными белками.

Белок молока включает все необходимые для жизни животных аминокислоты (табл. 23). Он входит в группу фосфилпротеидов и состоит из аминокислот, содержащих свободные амины  $\text{NH}_2$  и кислотные группы  $(\text{COOH})$ . Около 80 % всех белков молока приходится на долю казеина. Он соединен с солями кальция, образует с ними казеино-кальциевый комплекс. Казеин синтезируется в молочной железе из транспортируемых кровью аминокислот и фосфатов, а также сывороточных альбуминов, которые вначале гидролизуются до аминокислот, а последние вовлекаются в синтез белка. В присутствии сычужного фермента казеин молока свертывается. Казеин содержит фосфор, необходимый для роста костного скелета и центральной нервной системы.

**α-Лактоальбумин** — серосодержащий белок, в отличие от казеина не осаждается сычужным ферментом. Выделяют три фракции этого белка. В молоке лактоальбумина мало — до 0,62 %, но много в молозиве — 10—12 %. Он имеет важное

значение для животных новорожденных в молочном периоде.

β-Лактоглобулин выполняет защитные функции в организме: его разделяют на две фракции: зуглобулин и псевдоглобулин. Он содержится в молоке в небольших количествах 0,1—0,2 %, в молозиве его 8—15 %.

В молозиве и молоке имеется **лактоферрин**, обладающий свойствами гликопротеидов. Концентрация лактоферрина в секрете молочной железы коров черно-пестрой породы в молочный период достоверно выше, чем в последующие дни. Он задерживает рост многих бактерий и служит фактором неспецифического иммунитета (Б. Е. Караваяев, 1983).

Из небелковых азотсодержащих соединений молоко содержит продукты белкового обмена — мочевины, мочевую кислоту, пуриновые основания, креатин и креатиновый аммиак.

Ферменты молока способны осуществлять включение жирных кислот в глицериды и фосфолипиды и превращать стеариновую кислоту в олеиновую. Кроме того, они могут синтезировать лактозу из добавленной к нему глюкозы. Из ферментов молока наиболее важное значение имеют пероксидаза, липаза, фосфатаза, лактаза.

**Липиды молока.** Молочный жир составляет от 2,5 до 5 %. В молоке различных пород крупного рогатого скота содержание жира неодинаково. Так, в молоке сибирского скота его до 4,5 %, ирландского — 4,0—4,2, джерсейского — до 6 % и выше. У буйволиц, крольчих, северных оленей в молоке более 10 % жира.

Липиды молока представляют собой смесь сложных эфиров глицерина и жирных кислот (преимущественно триглицериды). Преобладают низкомолекулярные жирные кислоты: масляная, капроновая, каприловая, капригоная, лауриновая, пальмитиновая. Жир в молоке нахо-

Вид животного	Сухие вещества	Жиры	Белок	Кальций	Минеральный сахар	Лакта	Лакто-перокси-ФЭ	Кислотность
Корова	11,0	3,7	3,1	2,8	4,8	0,7	1,020	17,0
Коза	13,4	4,4	3,6	3,4	4,5	0,85	1,130	17,0
Овца	18,5	7,2	5,7	4,5	4,0	0,9	1,404	18,0
Буйволыня	17,5	7,7	4,7	3,5	4,7	0,8	1,024	17,0
Верблюдица односторбная	13,0	4,5	3,6	2,7	4,9	0,7	1,010	16,0
Верблюдица двусторбная	15,0	5,4	3,8	2,8	5,0	0,7	1,042	17,0
Зебу	15,9	7,0	4,5	3,7	3,5	1,5	—	—
Самка яка	17,8	6,8	5,0	2,9	5,0	0,9	—	—
Кабилыня	10,7	1,8	2,1	1,2	6,1	0,35	1,032	6,0
Ослица	9,9	1,4	1,9	1,0	6,2	0,5	1,011	6,0
Свинья	17,4	5,9	6,2	—	4,0	1,1	1,021	9,0
Собака	21,1	8,6	7,1	4,0	4,1	1,3	1,021	6,0
Крыска	31,5	10,5	15,5	—	2,9	1,0	1,019	6,0
Самка северного оленя	33,8	18,7	10,0	8,7	4,6	1,4	1,018	12,0
Дельфин-белобочка	51,2	43,7	5,6	—	1,4	0,9	1,011	12,0
Скнй кот	54,3	40,0	12,0	—	1,1	1,2	—	—

Примечание. В женском молоке вода — 98 %, белок — 1,5, жир — 3,5, лактоза — 6—7 %.

дятся в виде мельчайших капелек или шариков, которые при соответствующих условиях поднимаются вверх, образуя слой сливок. Диаметр капелек жира в среднем 3—4 мкм. Капелька имеет мембранную оболочку толщиной около 0,2 мкм и сердцевину из вистери глицерина. Оболочка предохраняет шарики от слияния, дробления и взаимного сцепления. В липиды мембраны входят частично холестерин молока, фосфолипиды и гликолипиды, лецитин, ретинол и каротин.

Лактирующая клетка находится в состоянии постоянной активности. Ее рассматривают как строительную площадку, на которую поступают различные предшественники, а через апикальную часть выделяются молочный белок, жир и углеводы.

**Углеводы молока.** Сладковатый вкус молока придает лактоза, но обычный сахар приблизительно раз в пять слаще лактозы. Последний дисахарид, состоящий из галактозы и глюкозы. Ее в молоке около 4,5 %. Молочный сахар легко усваивается рессувим прилизиком, поэтому лактоза имеет важное значение для питания привада.

**Молозиво.** Молоко первого 7—10 дн лактации значительно отличается от молока по количеству большего количества сухих веществ (до 25 %), белок (до 15 %), минеральных солей, а также по присутствию лейкоцитов, или «молочных телец», иммунных тел, витаминов и др. (табл. 24).

Молозиво по составу белка приближается к крови. В нем много альбуминов и глобулинов, которые удерживаются опраниженным ионизирующим лучшем, чем казеин. Оно содержит лизоцим, который в первые дни после рождения телят выполняет важную защитную роль. Лизоцим разрушает микробы, попадающих в желудочно-кишечный тракт.

Соли кальция оказывают индолбляющее действие, способствуя осе-

24. Состав молока и молозива коровы, % по Г. Ф. Нильсону

Компоненты	Молоко	Молозиво первого дня
Вода	87,5	75,47
Белок	3,3	15,08
Жир	1,8	5,40
Минеральные соли	0,7	1,20
Молочный сахар	4,7	4,34

важною организмом новорожденных в перинатальном кале (меконий) в следующие две недели после родов действие действует на перистальтику желудка способствует росту и развитию кишечной нервной системы. В молозиве высокая концентрация иммуноглобулинов, что необходимо для выживания новорожденного, так как организм непроницаема для антител матери и новорожденные не имеют защиты от микроорганизмов.

В молозиве содержится ингибитор трипсина, который рассматривают как фактор, предохраняющий организм новорожденного от переваривания протеолитическими факторами в пищеварительном тракте новорожденного калом. Наибольшее содержание ингибитора трипсина в молозиве выявляют в первый день после отела, затем происходит снижение, и на 4—5-й день его уже не обнаруживают.

Со временем состав молозива постепенно меняется, уменьшается количество белка и минеральных солей, уменьшаются лейкоциты, возрастает содержание сахара. К 7—12-му дню рождения изменяются химический состав и физико-химические свойства молока, приходящие данному виду животного.

**Физиологическое значение кляток молока.** Клетки молока полиморфно-ядерные лейкоциты (нейтрофилы) — выполняют основную функцию — фагоцитоз. Он заключается в поглощении, нейтрализации и разрушении инородных частиц, особенно бактерий. В гранулах нейтрофилов содержатся кислоты и щелочные фосфатазы, рибонуклеаза, протеаза, антибактериальные вещества (фазолин, лизоцим, антибактериальный фермент). Нейтрофилы живут всего 5-6 ч. Наличие большого количества нейтрофилов в молозиве способствует повышению иммунологической защиты новорожденных животных. Отправившие клетки не фагоцитируются нейтрофилами, эту функцию выполняют макрофаги (моноциты). В единице мл нейтрофилов не содержатся

жидкими лейкоцитами, но включают вещества, действующие на гистамин и квинин. Бактерициды способны к фагоцитозу, а в их гранулах присутствуют гистамин и гистамин, обладающие сосудорасширяющим действием.

Подвижные и оседлые макрофаги (мастициты) имеют большое значение в сухостойный период, когда в процессе замены эпителиальных клеток вымя происходит их слущивание.

## ПРОЦЕСС МОЛОКООБРАЗОВАНИЯ

Процесс секреции молока нужно рассматривать как целостную реакцию всего организма и молочной железы, протекающую циклично при участии нервной, кровеносной, эндокринной и пищеварительной систем.

Молоко образуется в эпителиальных клетках альвеол и эпителий протоков из составных частей крови при участии ферментов и гормонов. По мере образования молоко из железистого эпителия выделяется в полость альвеол, накапливается в них и затем в процессе доения поступает в протоки и молочную цистерну. Каждая эпителиальная клетка образует молоко со всеми присущими ему свойствами. В эпителиальных клетках синтезируются: молочный жир, лактоза, белки (А и В, казеины,  $\beta$ -глобулин). Витамины, минеральные вещества и некоторые белковые соединения (иммунные глобулины, сывороточный глобулин) переходят из крови в молоко без изменений.

В процессе секреции молока железистые клетки накапливают в себе одни составные части крови и преграждают путь в молоко другим. По сравнению с плазмой крови в молоке крови содержится в 90—95 раз больше сахара, в 26 — жира, в 14 — кальция, в 9 раз калия и т. д. Однако ряд веществ в молоке присутствует в меньшей концентрации, чем в плазме крови: так, белков в 2 раза, натрия

26 Состав молока и главные крики у коров, % (по Чалбирду)

Вещество	Молоко	Плазма крови*
Вода	87,0	91,0
Глицерин	—	0,05
Лактоза	4,90	—
Сывороточный альбумин	—	3,20
Сывороточный глобулин	—	4,40
Молочный альбумин	0,52	—
Молочный глобулин	0,05	—
Аминокислоты	—	0,003
Казеин	2,90	—
Сейтрачный жир	3,70	0,00
Фосфолипиды	0,04	0,20
Эфир холестерина	Следы	0,17
Кальций	0,12	0,000
Фосфор	0,10	0,011
Натрий	0,05	0,34
Калий	0,15	0,03
Хлор	0,11	0,35
Лимонная кислота	0,20	Следы

\* Содержание аминокислот в общем белке коровьего молока, %

Валер	5,4	Фениламин	5,7
Лейцин	10,5	Тирозин	6,4
Изолейцин	5,5	Триптофан	1,4
Треонин	4,5	Лизин	6,8
Тирозин	3,7	Гистидин	2,6
Цистин	0,7	Аргинин	3,8

в 7 раз меньше и т. д. (табл. 25).

Сущность процесса молокообразования заключается в поглощении из крови клетками железистого эпителия предшественников молока (аминокислот, липидов и др.), а затем в их синтезе и выделении (экструзия) из клетки в полость альвеолы в виде готового секрета.

При переходе молока из клеток в альвеолы оно еще не окончательно синтезировано. Под влиянием ферментов и гормонов молоко дозревает в полости альвеол, причем часть осевших элементов молока подвергается ферментативному расщеплению и всасывается обратно в кровь (реабсорбция), что, в свою очередь, стимулирует дальнейшую его продукцию. В молочной железе непрерывно идет реабсорбция некоторых составных частей молока в кровь. Во время действия окситоцина и при доении реабсорбция усиливается. Реабсорбция и секреция взаимно обуславливают друг друга, нарушение рав-

сорбиционного процесса плечет за собой и нарушение секреторных процессов образования молока. Аппарат реабсорбции включает микроворсинки вникающей части клеток, альвеолы и многочисленные на 2—3-й день лактации, ворсинки в складках элизистой оболочки дистерны и лимфических протоков также выполняющих функцию аппарата реабсорбции.

Чтобы попасть в эндотелиальную клетку альвеолы, в которой синтезируется молоко, вещества должны проникнуть через сосудистую стенку капилляра: его эндотелий, межклеточные пространства и, наконец, мембрану.

В секреторном процессе помимо диффузии вещества через мембрану происходит обволакивание их липидностью мембраны. Это явление получило название *микокситоза*. Молекулы аминокислот, глюкозы, ацетата и ряда других веществ легко диффундируют указанным путем, но, по-видимому, существует еще специальная система для альбуминов и иммуноглобулинов, которые поступают из крови в молоко в неизменном виде.

В синтезе молока большую роль играют андоплазматический ретикулум и сетчатый комплекс Гольджи, где первично синтезируются крупные вакуоли и мембраны. Образовавшиеся промежуточные продукты перемещаются в околязерную мембрану. Функция митохондрий состоит в обеспечении энергетических процессов за счет расщепления АТФ ферментом аденозинтрифосфатазой. Последний участвует в процессе экструзии секрета молока.

**Синтез белков.** Эндотелиальные клетки альвеол поглощают из крови предшественников белков — свободные аминокислоты, а также белки плазмы крови. В крови, оттекающей от вымени, постоянно обнаруживаются на 0,9—1,2 % меньше свободных аминокислот, чем в артериальной крови, следовательно, часть аминокислот синтезируется в эндотелиаль-

тах клетках в молочный белок. В наиболее поздний период идет интенсивное образование  $\alpha$ - и  $\beta$ -казеинов,  $\alpha$  и  $\beta$ -лактоглобулинов. В молочной переломной стадии содержание иммуноглобулинов бывает минимальным и достигает 70 %, а в конце первой недели уменьшается до 19,5 %.

Сопоставно современным представлениям, белки молока выделяются из железистых клеток по механизму обратного эндоцитоза — разновидность мерокринологического типа секреции, состоящая в цитоплазме вакуоли. Присутствие эпителиальных клеток с вакуолями в течение всей лактации и сухостя доказывает, что мерокринологическая секреция осуществляется в молочный период, разгар лактации и во время запуса (С. Е. Аленичкина, 1985).

**Синтез молочного жира.** Молочный жир образуется из глицерина и жирных кислот. Важный источник жира молока — уксусная кислота в форме ацетата. Она образуется в рубце жвачных в результате уксуснокислого брожения, поэтому чем выше содержание уксусной кислоты в артериальной крови, тем интенсивнее идет синтез жира в молоке. В среднем в рубце образуется от 550 до 2000 г уксусной кислоты.

Синтез молочного жира можно рассматривать как процесс, протекающий в две стадии: 1) формирование фонда жирных кислот и глицерина, 2) включение их в триглицериды молока. Насыщенные жирные кислоты от  $C_4$  до  $C_{18}$  с четным числом углеродных атомов вместе с олеиновой кислотой составляют около 9 % жирных кислот молочного жира. Поэтому наиболее важно знать происхождение именно этих кислот. Есть данные, что жирные кислоты жира молока происходят из липидов крови, с одной стороны, и в результате непосредственного синтеза в клетках молочной железы — с другой. Главным источником высокомолекулярных жирных кислот служит метаболически подвижная фракция триглицеридов,

находящихся в составе  $\beta$ -липопротеидов плазмы.

Избыток в рационе концентратов и измельченного корма (сеяная мука) приводит к уменьшению образования уксусной кислоты, а следовательно, снижению жирности молока. При помощи сбалансированных рационов и гормонов шкотовидной железы можно регулировать жирность молока. Чем выше активность шкотовидной железы, тем больше процент уксусной кислоты в содержимом рубца и выше жирномолочность. Скармливание коровам больших количеств качуцы и туркенса, содержащих антиагрегандные вещества, уменьшает жирность молока.

В глицеридах молока имеется около 150 различных жирных кислот, но только 10 из них обнаруживаются постоянно, причем их химические формулы имеют короткие боковые цепи и они обладают резким запахом. Приблизительно половина липидов синтезируется из двухуглеродных фрагментов, а олеиновая, пальмитиновая и стеариковая кислоты поступают в вымя с кровью.

При формировании капелек жира внутри клеток эпителии вначале вокруг ядра образуются суданофильные гранулы. Они постепенно накапливаются в ациклярной части клетки, перешнуровываются, проходя мембрану и оттесняя ядро, выделяются в полость альвеол.

**Синтез молочного сахара.** Лактоза формируется из углеводов крови, находящихся в ней в свободном состоянии, при участии ферментов — лактозосинтетазы, галактозилтрансферазы, гексокиназы и др. Синтез лактозы осуществляется в эпителиальных клетках. Глюкоза соединяется с фруктофрилизованной галактозой и образует в эпителиальных клетках лактозу.

**Типы секретов молока.** Особенности образования молока в секреторных клетках эпителиа весьма сложны и не в полной мере изучены. Основной тип секретов молока — *мерокри-*

новой Эпителиальная клетка, вливающая кровь из сосудистого карманира, выбирает из нее вещества, которые используются для образования молока (образующиеся капельки жира продвигаются в верхушечную часть клетки (апикальную) и отсюда постепенно (по частям) просачиваются через мембрану, оставляя на своем месте быстро исчезающую вакуоль. Клетка остается непроврежденной. Мерокриновый тип отмечают в разгаре лактации.

В холостивый период, по-видимому, секреция молока происходит по *апокриновому* типу, то есть происходит превращение дистального участка клетки в секрет. Апикальная часть клетки «выбрасывает» в просвет альвеолы вместе с секретом фрагменты цитоплазмы.

В стадии involуции наблюдают *эктокриновый* тип секреции, при котором происходит преобразование всей клетки в секрет молока.

В процессе секреции молока часть его основных элементов подвергается ферментативному расщеплению и всасывается обратно в кровь (реабсорбция), что, в свою очередь, стимулирует секрецию.

При *леймокриновом* типе секреции капилл секретa уносит на себе частицы плазматической мембраны. Этот тип сходен с апокриновым.

Выделение секрета безкапильной природы относят к типичному мерокриновому типу, а выделение жира к леймокриновому. Поскольку основной секреторный процесс в железистых клетках молочных желез происходит в интервале между двумя доениями, выход секрета без повреждения клетки (мерокриновый или леймокриновый) можно считать основным (И. И. Грачев, 1971).

**Емкостная система вымени.** Непрерывно образующееся молоко вначале заполняет альвеолы и мелкие протоки, затем средние, широкие и только после этого продвигается в цистерны. Заполнение емкостной системы молоком вызывает постепенное

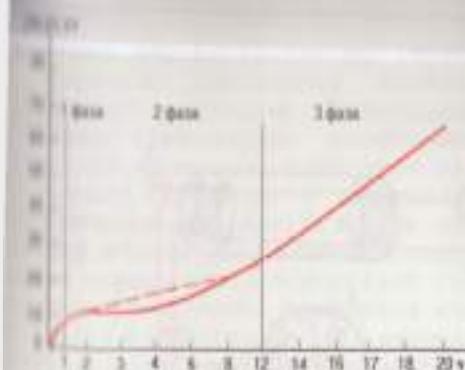
повышение внутривыменного давления. По мере заполнения емкостной системы вымени тонусом гладкой мускулатуры, и при тривыменном давлении поднимается до 60—75 мм рт. ст.

Емкость молочной железы в четвертой зависит от внутривыменного давления. Последнее прямо связано с количеством образующегося молока и тонусом гладкой мускулатуры вымени. Во время сосания в доенку внутривыменное давление под влиянием рефлексии сокращаются все альвеолы и их молочных протоков возрастает с 15—20 до 60—70 мм рт. ст. По окончании доения (при полном выдаивании) давление падает до нуля, а по мере заполнения емкостной системы вымени оно вновь повышается. У коров внутривыменное давление при доении поднимается до 40—60 мм рт. ст., дальнейшее увеличение его сопровождается самопроизвольным выделением молока из сосков, вначале каплями, а затем стружкой (Х. Д. Дюсембель, 1978).

Чрезмерное увеличение внутривыменного давления отрицательно сказывается на секреторной функции молочной железы, что следует учитывать при определении интервала между доениями.

Изменение внутривыменного давления при заболонии емкостной системы вымени протекает стадийно. В течение 1—2 ч незначительно повышается давление до 10—15 мм рт. ст. (1-я фаза); с 4 до 8 ч давление повышается до 25—30 мм рт. ст., но уровень его не стабилен. Интенсивность характера и может быть различным (2-я фаза); с 10—12 ч кризис круто поднимается и достигает наивысшего значения через 18—20 ч (3-я фаза) (рис. 54). Под действием окситоцина внутривыменное давление повышается на 15—25 мм рт. ст. одновременно расслабляется сфинктер соска.

Существует прямая зависимость между максимальной продуктивностью и емкостью вымени. У коров оптималь-



84 Изменение внутримышечного давления на мерз выдошенной емкости вымени молочной коровы

Величина емкости 1—1,5 л, максимальная — 2—2,5, у коров максимальной — 18—25 л. Коровы-рекордистки имеют весьма значительную емкость вымени, достигающую до 40—60 л.

Емкость вымени зависит от объема вымени и цистерн, степени развития альвеолярного аппарата, млочных ходов и протоков. Задние четверти вымени, как правило, развиты сильнее передних. Задние цистерны сокращаются ритмически, что обусловлено сложными тоническими рефлексиями, возникающими при периодическом сжатии альвеол и расширении сфинктера што способствует переходу молока в цистерны. В данном процессе существенную роль играет раздражение рецепторов вымени, особенно во время массажа и обмывания теплой водой. У животных постепенно вырабатываются условные рефлексы на переход молока в цистерны: на приближение доярки, подготовительные маневры перед дойкой, обстановку во время доения и кормления.

Емкостная система вымени тренируется от лактации к лактации. Сокращение альвеолярного отдела вымени стимулирует молокообразование, этому способствует только полное выведение молока. Неполное выведение тормозит процесс молокообразования и ведет к постепенному запустению.

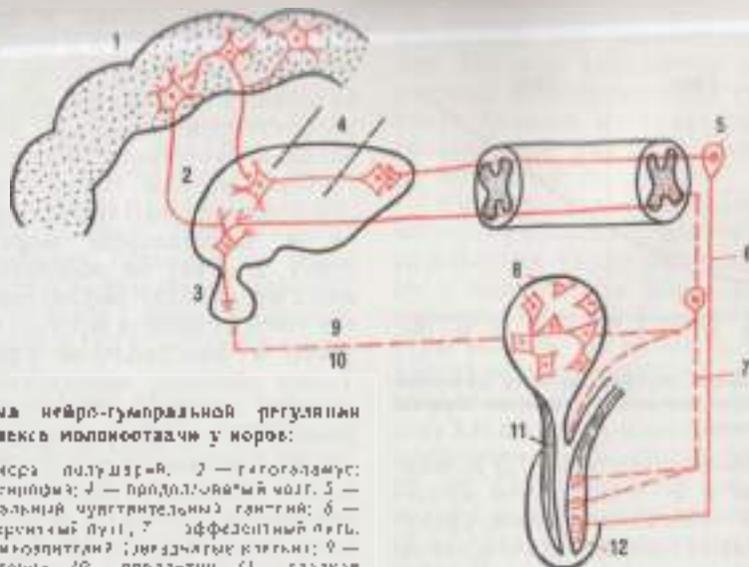
Молоко образуется в вымени пе-

риодично не только в перерывах между дойками, но и в процессе доения. Накопившееся молоко вызывает раздражение интерорецепторов и барорецепторов млочной железы, и биоэлектрические сигналы по чувствительным нервам (внутри и снаружи молочной железы дошложно-паховый) передаются в центральную нервную систему. В ответ на поступившие сигналы происходит рефлекторное сжатие тонуса гладкой мускулатуры протоков и расслабление сфинктера. Таким образом, заполнение вымени служит типичным тоническим рефлексом. Этим предопределяется умеренное увеличение давления, которое может тормозить секрецию молока, и создаются оптимальные условия для заполнения емкостной системы вымени.

## РЕГУЛЯЦИЯ МОЛОКООБРАЗОВАНИЯ

Сложную функцию молокообразования млочная железа выполняет благодаря совершенству рефлекторной регуляции. Процесс молокообразования осуществляется при участии коры полушарий мозга и ряда отделов центральной нервной системы, строго согласованных в своей деятельности и образующих единую мифофункциональную структуру, которую можно назвать центром, регулирующим секрецию и выведение молока, или *лактационным центром* (И. И. Грачев, 1970). Этот центр обуславливает подготовку млочной железы к лактации, пуск в ход секреторного процесса, выведение молока. Он находится во взаимодействии с пищевым, дыхательным, сосудодвигательным, половым и другими центрами.

Каждый из отделов центра лактации выполняет свои функции. В стволе мозга происходит грубая регуляция двигательной функции млочной железы, в промежуточном мозге регулируется кристаллизация различная ее частей. На-



**55** Схема нейро-гуморальной регуляции рефлекса молокоотдачи у коров:

1 — кора полушарий, 2 — гипоталамус; 3 — гипофиз; 4 — продолговатый мозг; 5 — спинной чувствительный ганглий; 6 — эфферентный путь; 7 — афферентный путь; 8 — миоэпителий; 9 — звездчатые клетки; 10 — окситоцин; 11 — пролактин; 12 — гладкая мускулатура выводящих протоков; 13 — чувствительные рецепторы соска (или Зерсу)

более совершенная нейро-гуморальная регуляция осуществляется промежуточным мозгом: супраоптическими и паравентрикулярными ядрами гипоталамуса, которые при возбуждении выделяют нейросекреты, вступающие в заднюю долю гипофиза. Регулирующая роль гипоталамо-гипофизарной системы заключается в выделении гормонов окситоцина и пролактина, стимулирующих лактогенез и выделение ингибиторов пролактина, тормозящих секреторный процесс (рис. 55). Согласно приведенной схеме, раздражение чувствительных рецепторов сосков передается по афферентным нервам в спинной мозг и гипоталамус; здесь образуется окситоцин, который гуморальным путем действует на клетки звездчатого миоэпителия вымени. Тормозящее действие на гипоталамус, а следовательно, на синтез и выделение пролактина на гипофизе оказывают также эстрогены. Считают, что стимулом для выделения гормонов гипофиза является снижение их уровня в циркулирующей крови в результате расхода данных гормонов на синтез и

выведение молока. В этом заключается принцип обратной связи между центром лактации и молочной железой. В гипоталамусе осуществляется координация деятельности молочной железы с другими системами организма.

Важнейший гормон лактации — пролактин, или маммотропный гормон передней доли гипофиза, который не только усиливает секрецию молока, но и способствует росту молочной железы. Если поступление пролактина в кровь, например при повреждении гипофиза или перерезке его ножки, прекращается, то лактация резко тормозится вплоть до полной остановки.

Пролактин постоянно присутствует в крови лактирующих животных, но уровень содержания гормона непостоянен. Во время доения его содержание резко увеличивается, особенно в начальный период, затем происходит постепенное уменьшение. Концентрация пролактина в крови повышается уже в момент преддоильной подготовки (условнорефлекторная фаза), в конце доения его уровень снижается почти до нуля и

гормон (А. Г. Гурвич, 1961).

Гормоны щитовидной железы усиливают лактацию. Тиреоидные гормоны стимулируют морфогенез молочной железы, способствуют началу лактации и повышают секреторную способность клеток молочной железы. Под влиянием гормонов повышается концентрация амбулинов, фосфорных соединений и общего кальция в молоке. Гипофункция, напротив, приводит к сокращению лактации и содержанию жира в молоке.

В механизме действия тиреоидных гормонов важное значение имеют тиреоидные гормоны гипофиза, стимулирующие образование и выделение тироксина и трийодтиронина. Считают, что тироксин усиливает активность ферментных систем переноса электронов и фосфорилирование в митохондриях, увеличивая синтез белка в них. Введение коровам синтетического тироксина в дозе 10—15 мг увеличивает суточные удои на 1,9—3,8 л, жирность — на 0,8—1,7 %, белок — на 0,14—0,18 %.

Надпочечные железы также принимают участие в регуляции секреции молока. Удаление надпочечника вызывает глубокие нарушения функции молочных желез. Гормон надпочечников адреналин может непосредственно действовать на молочную железу. Он сокращает мышечные образования стенок цистерн и протоков, изменяет процесс образования жира и белка в молоке.

**Прогестерон** — гормон желтого тела — оказывает тормозящее влияние на лактацию. В процессе беременности плацента вырабатывает большое количество эстрогенов, которые повышают уровень белкового обмена, синтез белка в тканях молочной железы и уровень молочного жира. К концу беременности молочная железа подготовлена для образования молока, но лактация задерживается под влиянием эстрогенов и прогестерона, тормозящих образование пролактина, без которого мо-

локо не продуцируется. В молоке содержится небольшое количество прогестерона, изменяющееся в зависимости от времени полного цикла и беременности. У нестельных коров его менее 2 нг/мл, у стельных — от 2 до 11 нг/мл.

После родов и удаления из родовых путей плаценты содержание эстрогенов и прогестерона в крови резко падает, а их тормозящее влияние на гипофиз прекращается, поэтому последний начинает продуцировать значительное количество пролактина. Секреция молока (является молозива) начинается после родов и продолжается на протяжении всего периода лактации.

На регуляторные механизмы лактации влияет характер системы содержания дойных коров. При равных интервалах между дойками и трехкратном кормлении животных наибольшая интенсивность молокообразования приходится на первую половину светового дня, а наименьшая — на ночное время. Это связано с дневной активностью животных, с солнечной радиацией, реакцией животных на внешние раздражители среды, вызывающие повышение обмена веществ.

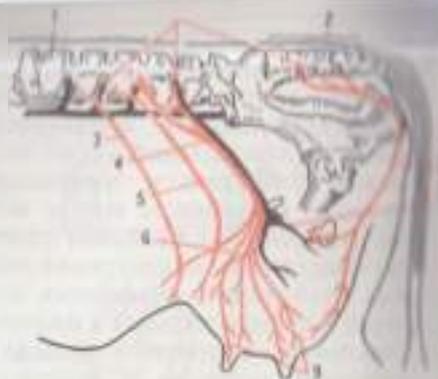
Лактация поддерживается и стимулируется не только систематическим опорожнением вымени, но и определенной настроенностью центральной нервной системы, или так называемой доминантной лактации, на ее возникновение действуют различные внешние факторы. При половом возмужании внешних факторов и их определенному сочетанию образуется положительная обратная связь и фиксируется доминанта, это ведет к увеличению молочной продуктивности.

Доминантное состояние нервных центров коры и подкорковых образований выражается полноценной реализацией рефлекса молокоотдачи и сопровождается  $\alpha$ -волн в коре полушарий мозга частотой 9—12 Гц. В случае нарушения доминанты лактации,

например при сильных шумах (более 120 дБ), высоком уровне вакуума и дождливых облаках (более 380 мм рт. ст.) и других отрицательных факторах, в коре полушарий возникают ориентировочно-оборачивательная реакция, десинхронизация ритма и возникновение высокочастотного ритма (А. Н. Голиков, Б. И. Любимов, 1969). У животного образуется отрицательная обратная связь, в результате тормозится молокообразование и ухудшается выведение молока.

**Рефлекс молокоотдачи** Этот рефлекс осуществляется в результате взаимодействия нервной, эндокринной и сосудистой систем. От вымени по центростремительным нервам афферентные импульсы передаются в афферентные нейроны стиломозговых узлов и дорсальные столбы серого вещества спинного мозга, исходя через вставочные нейроны серого вещества сигнал поступает на эфферентные нейроны периферических отделов серого вещества и по двигательным аксонам передается в молочную железу (рис. 5б). Это короткая рефлекторная дуга, построенная по аналогии с двигательными рефлексами, обеспечивает снижение тонуса гладкой мускулатуры вымени и раскрытие сфинктеров протоков и сосков. В результате наступает прикус и легко удаляется центральная порция молока, составляющая 15—17% уоя<sup>\*</sup>.

Центральная часть дуги рефлекса находится в коре полушарий мозга в супраинтентивных и паравентрикулярных ядрах гипоталамуса. Эфферентные пути от гипоталамуса идут в задний доль гипофиза в специальном пучке, насчитывающем до 1000 аксонов, который называют супрапитико-гипофизарным трактом. Сюда поступают рефлексы из вымени. Под их влиянием синтезируется оксито-



5б Нервы вымени коровы.

1 — первый отдел ветви блуждающего нервного пучка, 2 — третий отдел блуждающего нерва, 3 — шейный отдел спинного мозга, 4 — грудной отдел спинного мозга, 5 — поясничный нерв, 6 — вымя, 7 — нервный ствол вымени, 8 — грудной отдел спинного мозга, 9 — шейный отдел спинного мозга, 10 — шейный отдел спинного мозга, 11 — шейный отдел спинного мозга, 12 — шейный отдел спинного мозга, 13 — шейный отдел спинного мозга, 14 — шейный отдел спинного мозга, 15 — шейный отдел спинного мозга, 16 — шейный отдел спинного мозга, 17 — шейный отдел спинного мозга, 18 — шейный отдел спинного мозга, 19 — шейный отдел спинного мозга, 20 — шейный отдел спинного мозга, 21 — шейный отдел спинного мозга, 22 — шейный отдел спинного мозга, 23 — шейный отдел спинного мозга, 24 — шейный отдел спинного мозга, 25 — шейный отдел спинного мозга, 26 — шейный отдел спинного мозга, 27 — шейный отдел спинного мозга, 28 — шейный отдел спинного мозга, 29 — шейный отдел спинного мозга, 30 — шейный отдел спинного мозга, 31 — шейный отдел спинного мозга, 32 — шейный отдел спинного мозга, 33 — шейный отдел спинного мозга, 34 — шейный отдел спинного мозга, 35 — шейный отдел спинного мозга, 36 — шейный отдел спинного мозга, 37 — шейный отдел спинного мозга, 38 — шейный отдел спинного мозга, 39 — шейный отдел спинного мозга, 40 — шейный отдел спинного мозга, 41 — шейный отдел спинного мозга, 42 — шейный отдел спинного мозга, 43 — шейный отдел спинного мозга, 44 — шейный отдел спинного мозга, 45 — шейный отдел спинного мозга, 46 — шейный отдел спинного мозга, 47 — шейный отдел спинного мозга, 48 — шейный отдел спинного мозга, 49 — шейный отдел спинного мозга, 50 — шейный отдел спинного мозга, 51 — шейный отдел спинного мозга, 52 — шейный отдел спинного мозга, 53 — шейный отдел спинного мозга, 54 — шейный отдел спинного мозга, 55 — шейный отдел спинного мозга, 56 — шейный отдел спинного мозга, 57 — шейный отдел спинного мозга, 58 — шейный отдел спинного мозга, 59 — шейный отдел спинного мозга, 60 — шейный отдел спинного мозга, 61 — шейный отдел спинного мозга, 62 — шейный отдел спинного мозга, 63 — шейный отдел спинного мозга, 64 — шейный отдел спинного мозга, 65 — шейный отдел спинного мозга, 66 — шейный отдел спинного мозга, 67 — шейный отдел спинного мозга, 68 — шейный отдел спинного мозга, 69 — шейный отдел спинного мозга, 70 — шейный отдел спинного мозга, 71 — шейный отдел спинного мозга, 72 — шейный отдел спинного мозга, 73 — шейный отдел спинного мозга, 74 — шейный отдел спинного мозга, 75 — шейный отдел спинного мозга, 76 — шейный отдел спинного мозга, 77 — шейный отдел спинного мозга, 78 — шейный отдел спинного мозга, 79 — шейный отдел спинного мозга, 80 — шейный отдел спинного мозга, 81 — шейный отдел спинного мозга, 82 — шейный отдел спинного мозга, 83 — шейный отдел спинного мозга, 84 — шейный отдел спинного мозга, 85 — шейный отдел спинного мозга, 86 — шейный отдел спинного мозга, 87 — шейный отдел спинного мозга, 88 — шейный отдел спинного мозга, 89 — шейный отдел спинного мозга, 90 — шейный отдел спинного мозга, 91 — шейный отдел спинного мозга, 92 — шейный отдел спинного мозга, 93 — шейный отдел спинного мозга, 94 — шейный отдел спинного мозга, 95 — шейный отдел спинного мозга, 96 — шейный отдел спинного мозга, 97 — шейный отдел спинного мозга, 98 — шейный отдел спинного мозга, 99 — шейный отдел спинного мозга, 100 — шейный отдел спинного мозга.

нин в нейронах гипоталамуса и выделяется в задней доле гипофиза. Отсюда гормон поступает в циркулирующую систему гипофиза и в кровь, а по цепи венозной системы в молочную железу. Альвеолярное молоко выводится из вымени только при участии гормона или гипоталамической системы. Она возбуждается поступающими к ней импульсами от рецепторов молочной железы. Выделение гормона окситоцина и поступление его с кровью в молочную железу происходит не сразу, а через определенный скрытый период длительностью 30—40 с и более, который может варьировать у разных животных. Окситоцин оказывает стимулирующее влияние на эпителий альвеол, который начинает быстро сокращаться и сжимать снаружи альвеолы, в результате секрет выводится в протоки альвеол.

В рефлекс молокоотдачи различают две фазы. Первая фаза — чисто нервная, характеризуется выделением молока из крупных протоков и характерно выделение раздражения рецепторов молочной железы

\* Этот показатель может варьировать, так как центральная порция может содержать часть рефлекторной порции молока.

У новорожденных животных и щенят и собак до кормления рефлекторной фазой Второго фаза — нейро-гуморальная, характеризуется выделением молока в кровя, а затем в молочные железы и выведением молока из альвеолы и мелких протокки вследствие сокращения миоэпителия под воздействием нейро-гуморальной стимуляции. Основное звено в этом механизме — влияние окситоцина из гипофизарной альвеолярной аппаратуры (на альвеолярные клетки).

Новорожденный характер рефлекса молокоотдачи имеет важное биологическое значение. Как только детеныш захватывает сосок, ему через 1—2 с поступает в ротовую полость цистернальное молоко (первая фаза). Через 25—60 с наступает вторая фаза, в молоко начинает выделяться из альвеолярного отдела молочной железы.

У лактирующих животных вынуждающему возбуждается рефлекторно действие раздражения рецепторов альвеолярной железы, например при контакте, обмыивании теплой водой (40 °C), при дефекации, сисании.

Выделением гормональных веществ (инсулина и др.) в желудочно-кишечный тракт можно получить питательные порции молока, отличающиеся высоким содержанием жира. Значительная часть молока у коров выветривается от 0,5 до 4,2 кг жирности от 7 до 24 %. Периодическое наличие остаточного молока тормозит его общий уровень секреции.

Доение значительно влияет на кровообращение в вымени. Массажное доение, которому предшествует 15-секундная гигиеническая обработка сосков, вызывает значительное увеличение кровотока через вымя. Массажный кровоток составляет в среднем 154,4 % от объемной скорости кровотока. Стимулирующее влияние массажного доения на кровообращение в вымени объясняют сосудорасширяющим действием окситоцина, способствующего из нейротрофика и результате реализации рефлекса молокоотдачи.

В механизме молокоотдачи большое значение имеет не только окситоцин, но и вазопрессин, а также медиатор — ацетилхолин, способствующий сокращению миоэпителиальной. Сублимбиретическое ядро секретирует преимущественно вазопрессин, а паравентрикулярное — вазопрессин и окситоцин с преобладанием окситоцина. Важная роль в секреции молока принадлежит пролактину и соматотропину, а также тиреотропину и кортикотропину.

Кора полушарий мозга участвует в регуляции молокоотдачи и лактации, а также в поддержании ритмичности физиологических процессов синтеза молока и его накопления в вымени.

Существует связь между особенностями проявления рефлекса молокоотдачи и водножирности и урожайностью коровьих верховых процессов. У коров с сильным урожайным типом вышней порции деятельности быстро вырабатывается рефлекс на место доения, быстрее отдается молоко и сохраняется постоянный уровень лактации, в то время как коровы со слабым типом порции деятельности менее устойчивы к изменению условий доения, и удои у них поддерживаются значительным колебанием.

Площадь поверхности альвеолярной оболочки вымени, определяющая величину молочной продуктивности. Образуется молоко вначале накапливается в альвеолярном отделе железы, а затем перекачивается в цистерны. Скорость молокоотдачи и молокоотдаваемости зависят от интрузивности дойки. Естественная система вымени дойки способна накапливать до 2,5—2,6 л молока, а за сутки до 30 л.

Между фазой вытеснения молока (второй и нейрорефлекторной) и третьей, окситоциновой в сосание 25—25 с. У новорожденных быков фазы рефлекса может быть не выражена и выделение молока происходит как у коров. У белых и пятнистых коров молокоотдача продолжается 6—8 мес. после доения. Наиболее значительны отходы молока калексуки и балкавские дойки.

У сосков в отличие от других молокоотдающих рефлексов альвеолярная имеет существенные особенности. Если после родов рефлексы сосков, сосков и дна, во время сосания

и одному из сосков, то процесс выведения молока происходит только под влиянием инстинктивного рефлекса, а в сосках, которые не ритмично держались поросенком, он не наступает. За первое сосание поросенок получает 25—50 г молока. Общее количество молока, выделяемого свиноматкой за период одного сосания, колеблется от 150 до 600 г в сутки. Молоко стельки по химическому составу отличается от молока других млекопитающих. Оно содержит 14—20% сухого вещества, 3,8—16,2% жира, 5—7,6% белка.

**Стимуляция и торможение лактации.** Стимуляция лактогенеза и выведение молока отчетливо проявляется при предварительной массеже вымени, обывивании теплотой водой, при соблюдении стереотипа доения. Обстановка во время дойки при постоянном подкреплении приобретает сигнальное значение: у коров вырабатывается условный рефлекс на место доения и приема корма, создается стойкий стереотип. В результате происходит стимуляция и ускорение рефлекторных реакций, быстрое выделение необходимых гормонов, увеличение издоия молока. Определенная обстановка быстро превращается в условный раздражитель, поэтому любой индифферентный раздражитель можно превратить в условный сигнал молоковыделительной реакции. Окраска в розовый цвет стойла для доения, включение слабого света в начале надавания доильных стаканов вызывают стимуляцию рефлекса молокоотдачи. Условный рефлекс молокоотдачи у коров легко вырабатывается и длительно сохраняется на звук, доярку, очередность и время доения. Отмечены случаи произвольного вытекания молока из сосков на действие звука. Методом условных рефлексов можно приучить корову к доению без жеребят, что повышает молочную продуктивность. Эффективным средством для стимуляции молочной продуктивности служит сочатбтропный гормон. Применение его повышает удои коров. Важное значение в стимуляции процесса лактации играет процесс доения. Применение в процессе машинного доения коров модулированного поля

УВЧ 415—50 Вт служит раздражителем, способствующим выделению ценного ферментного молока для и фактором, предупреждающим стресс-реакцию, особенно у первотелок.

При наличии адекватных доильных раздражений в рецепторах вымени возникает состояние оптимума, при котором в кору мозга по чувствительным нервам поступает определенная программа информации, кодирующаяся ритмом биотоков. В ответ на это в коре головного мозга возбуждаются центры молокоотдачи, реализуется тормозное звено и формируется доминанта лактации. В случае неадекватных раздражений образуется состояние пессимума и происходит торможение молокоотдачи. Чтобы избежать этого, необходимо подбирать соответствующий режим доения, устранять сильные внешние раздражители и стресс-факторы. В специальных опытах в лаборатории И. П. Павлова было установлено, что при болевых раздражениях чувствительных нервов вымени происходит резко выраженное торможение молокоотдачи и увеличение секретии молока. Электрические раздражения задней поверхности вымени, спины или конечностей вызывают торможение молоковыведения. На денервированном вымени это торможение ослабляется, но полностью снималось только после денервации надпочечников. Отсюда можно сделать вывод, что торможение молокоотдачи осуществляется через эфферентные нервы молочной железы и надпочечники вследствие рефлекторного выделения адреналина. Считают, что торможение молокоотдачи является следствием задержки выведения окситоцина и крови из задней доли гипофиза. Торможение условных рефлексов при доении может возникнуть вследствие изменения условный стереотипа доения; у животных слабого типа это ведет к значительному ухудшению секретии молока.

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СВЯЗЬ МОЛОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ С ДРУГИМИ ОРГАНАМИ

Функция молочной железы тесно связана с органами пищеварения, кровообращения, лимфообразования и с функциями тиреоидных желез — тироксина и трийодтиронина. Гормоны щитовидной железы влияют на жирномолочность коров. В свою очередь, щитовидная железа нормально функционирует только при определенном уровне йода в кормах, который она поглощает из крови. Процесс пищеварения оказывает влияние на синтез молока. Нормальное его осуществление в первую очередь обусловлено образованием большого количества уксусной кислоты, а также зависит от наличия в рациионе достаточного количества клетчатки; при избытке в рационе концентратов образование и накопление низкомолекулярных жирных кислот тормозятся.

Стенка рубца участвует в обмене летучих жирных кислот или их солей, при этом часть уксусной и масляной кислот или их солей превращается в кетонные тела. Синтез кетонных тел возможен также и в молочной железе, почках, но наибольшее количество их образуется в печени.

Кетонные тела (ацетоновые тела) — это группа органических соединений, включающая ацетон, ацетоуксусную кислоту и  $\beta$ -оксимасляную кислоту. Они являются нормальными метаболитами, которые хорошо используются всеми непеченочными тканями организма как источник энергии.  $\beta$ -оксимасляная кислота — один из предшественников образования жира молока.

В крови здоровых животных в обычных условиях кормления содержится 2—9 мг% кетонных тел, в моче — 3—8, а в вымени — 9—18 мг%. Основное количество кетонных тел в крови представлено  $\beta$ -оксимасляной кислотой, которая может составлять

до 60—80 % общего количества кетонных тел. В вымени и моче ацетон и ацетоуксусной кислоты может быть больше и отношение их к  $\beta$ -оксимасляной кислоте составляет 1:2 или 1:4.

Небольшое увеличение содержания кетонных тел в крови можно рассматривать как нормальный процесс физиологической адаптации, компенсирующий снижение уровня сахара в крови. Однако когда такое состояние сохраняется длительное время, то появляются расстройства всего метаболического пути. При избыточном накоплении ацетил-коА в недостаточной его утилизации может происходить накопление кетонных тел в организме, что ведет к нарушению обычных процессов. Это сопровождается увеличением уровня свободных жирных кислот в крови и явлениями ацидоза. Особая склонность организма жвачных к развитию ацидоза и кетоза связана с тем, что их организм в процессах обмена использует большое количество низкомолекулярных жирных кислот, из которых уксусная и масляная кислоты служат предшественниками ацетил-коА и могут быстро превращаться в кетонные тела.

У лактирующих коров увеличивается масса печени, так как во время лактации кровообращение и обмен веществ в ней усиливаются и вследствие этого в печени создается осевная масса предшественников молока (аминокислоты крови,  $\beta$ -оксимасляная кислота и др.).

Интенсивный обмен веществ необходим для поддержания высокой молочной продуктивности. Лактирующие животные должны обеспечиваться полноценным, хорошо сбалансированным рационом. Достаточный уровень по белковому питанию в период интенсивной лактации равен 90—100 г переваримого протеина на одну кормовую единицу суточного рациона, а в конце лактации — 70—80 г. Белковый перекарм отрицательно сказывается на обмене веществ и приводит к патологическому состоя-

ния организма. Потребность лактирующих коров в кальции и белке нужно определять с учетом функционального состояния молочной железы, которое зависит от периода лактации, условий питания, породы, породы и общего состояния животного.

У различных видов животных молоко по своему составу относительно одинаково, но концентрация его отдельных частей различна. О практической ценности молока можно судить по величине прироста новорожденных за определенный промежуток времени в зависимости от жирности молока и других его составных частей. Например, крольчата удваивают свой вес за 6 сут., а телнята — только за 47, свиноматки — за 18 сут. и т. д. В таблице 26 показана зависимость роста новорожденных от концентрации белков, жиров, минеральных веществ и жира в материнском молоке.

В питании лактирующих коров большое значение имеют витамины, минеральные вещества, легкоусвояемые углеводы. Витамины необходимы не только для поддержания жизненно важных процессов в организме на оптимальном уровне, но и для получения богатого витаминами молока.

На жирность молока влияют внешние условия. При высокой температуре окружающей среды жирность молока снижается, а при низких температурах повышается. Жи-

рые молоко у коров обильно жирнее, чем летнее. Сильнее повышается жирность молока в его казеиновой отделе у животных тропического пояса (зебра, носорог, бегемот, слон, жираф и др.).

## ФИЗИОЛОГИЯ ДОЕНИЯ

Приемы, связанные с доением коров, подход к животному, масса вымени, его обтирание, подготовка доильных стаканов на соски — все это приводит к определенной раздражительности, что способствует закреплению условнорефлекторных реакций у коров и обеспечивается условно-инстинктивный рефлекс молокоотдачи.

К доению при звуках гонда, когда вымя и соски станут упругими, напряженными (приветствие коровы). Доение проводят быстро, пока коровы выражены эти признаки.

В процессе чашичного доения следует учитывать величину и форму вымени, способ, состояние их сферичности, продолжительность вымятия, окисления, скорость молокоотдачи. Поэтому необходимо правильно отбор коров, пригодных для машинного доения. У большинства высокопродуктивных коров в процессе доения повышается артериальное давление, усиливаются движения матки, формируется мимодвижение.

При ручном доении одновременно вызывают две четверти, а доильной машиной — все четыре четверти вымени. Машинное доение наиболее бесхлопотно, так как раздражение одного или двух сосков вызывает рефлекторную молокоотдачу во всех четвертях вымени. Если доить корову поочередно, одну четверть за другой, то из четверти, выдоенной последней, получают меньше молока и с повышенной жирностью (так как оставшееся в ней молоко переходит обратно в молочные дуги и вытеснено). Следовательно, доить нужно быстро и энергично. Рефлекс молокоотдачи у коров длится в среднем 5—7 мин. выделение и действие окситоцина —

26. Зависимость между ростом новорожденных и содержанием в молоке белков, жиров, минеральных веществ

Животные	Время удельный вес новорожденных, %	Белки	Жир	Минеральные вещества
Кролики	6	12,0	15,6	2,7
Собаки	8	9,7	9,3	1,3
Ошцы	10	6,5	4,2	1,0
Свиньи	14	6,1	6,4	1,1
Козы	19	3,7	4,0	0,4
Коровы	47	3,4	3,6	0,7
Лошадь	61	2,0	1,1	0,4

1—1 мин и только у некоторых животных до 12 мин и зависимость от вида из периода деятельности в родах доминирует. Учитывая эти физиологические особенности, досице нужно поддерживать в течение периода лактации животного на минимальном уровне дородового аппарата. Нельзя так же поддерживать стаканы на максимальном (150 см) уровне.

При организации доения коров необходимо помнить, что в первые часы после отела удой увеличивается, а затем до 2—4-го час беременности даже при правильном кормлении животных изменяет свой ритм на 5—8 % за месяц. Производительность лактационного периода у коров составляет в среднем 240—305 дн, у коз — 240—300, у овец — 340—450, у кобыл до 175 дн, и больше, у верблюдиц — 100, у свиной — 60—70 дн.

При выборе эластичности досице нужно учитывать стадию лактации, состояние молочной продуктивности, высоту вымени и упругости молокоотдачи. Слишком часто и редко доить коров не рекомендуется. Коровы, быстро отдающие молоко, доят чаще. В дойном хозяйстве можно считать доустройство доение с трехразным.

Нельзя доить молокоотдачи у кобыл зависит от выносливости сокращения альвеол и состояния сфинктера соска. У большинства кобыл молоко при вакууме выше 70 мм рт. ст. выводится каплями, при 100 мм рт. ст. — струей, но у тугодойных кобыл эти показатели удивляются. Увеличение вакуума при доении кобыл выше 360 мм рт. ст. нежелательно: оно может привести к ожоженности.

Чтобы выбрать величину вакуума для доильных стаканов, измерим его во рту теленка. В вымени и внутри соска давление близко к атмосферному, а во рту теленка вакуум составляет 100—200 мм рт. ст., за счет этой разницы и выталкивается молоко из соска.

Средней — уровень — вакуума находится в пределах 200—300 мм

рт. ст. от атмосферного давления за счетом инертности животного (в среднем 60 мм рт. ст.) к началу доения. Только при таком перепаде атмосферного и внутримышечного давления создается физиологически условия для протекания силы сфинктер сосков без их повреждения.

Чтобы определить нужную величину оптимального вакуума для доильного периода времени, необходимо измерить атмосферное давление барометром-анероидом, а затем рассчитать вакуум по формуле:

$$P_{\text{вак}} = \frac{P}{2} \text{ мм рт. ст.}$$

где  $P_{\text{вак}}$  — давление в доильной камере, мм рт. ст.,  $P$  — атмосферное давление, мм рт. ст.

Учитывая перепады атмосферного давления, можно создать нужный вакуум в водососковой камере. Например, при атмосферном давлении 760 мм рт. ст. он будет равен 320 мм рт. ст., а при перепаде атмосферного давления до 730—305 мм рт. ст. (А. И. Голиков, 1974). При более низком вакууме появляется опасность разрыва кровеносных сосудов паренхимы и сфинктеров соска и инфицирование маститов. К недостаткам машинного доения относят повышенные доильные стаканы на соски, что затрудняет выделение молока.

Создание таких (сжатия и сжатия) у машин с лопарным доением сосков — 1:1, у машин с одновременным доением всех четвертей вымени оно увеличено до 75 %. Соотношение тактов влияет на скорость доения. Чем больше относительная длительность такта всасывания, тем быстрее происходит выдвигание. Увеличение длительности такта всасывания не повышает расход энергии и поэтому его можно использовать для интенсификации процесса доения (В. Ф. Корольев, 1965). Основным недостатком пульсаторов состоит в трудностях поддержания одинакового числа пульсаций, поэтому чередка каждой раз коровы доят при разных

частоте пульсации, в результате они реагируют худшей отдачей молока. Лучший режим характеризуется с момента совпадения частот работы пульсатора с сердечным ритмом, но наиболее выраженная микроотдача возникает при запаздывающем режиме пульсатора (А. И. Голкич, В. Ф. Кетиладзе, 1987).

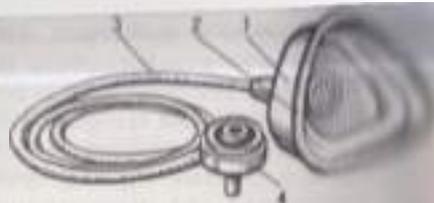
При правильно организованном машинном доении большинство коров выдают за 5—10 мин. Основная масса молока выводится в первые 3 мин доения. Доение трехтактными машинами медленнее в первые 3 мин доения. С помощью двухтактной машины молоко выдвигается быстрее, но полного выдвигания не достигается. Доение трехтактными машинами медленнее, но вымя более полно освобождается от молока. Трехтактная машина не тормозит рефлекса молокоотдачи и является наиболее физиологичной, поскольку имеет такт «отдыха».

При доении коров в каждой четверти вымени обычно остается молоко с высоким процентом жирности в количестве 100—120 мл. Считают, что это не может отрицательно влиять на секреторный процесс в молочной железе, но машинное додоявание рекомендуется инструкцией.

Предложена новая конструкция доильного аппарата «Неман», саморегулирующего уровень вакуума в зависимости от силы потока молока. Когда молокоотдача прекращается, вакуум снижается до уровня, безопасного для коровы, и включается визуальная сигнализация об окончании доения. Регулируемый датчик дает возможность настроить аппарат на различную величину вакуума от 150—250 до 340—440 мм рт. ст. (Л. И. Тараканов, 1987).

Совершенствование и окончательная конструкция аппаратов предполагают полную адекватность действия исполнительных систем машины и ее технических параметров с физиологическими требованиями.

Коров и кобыл к машинному дое-



57. Вакуумный массажер для вымени (конструкция НИИРСХ).

1 — металлическая шпала в виде кольца в форме помпы; 2 — резиновая трубка; 3 — прибор для измерения вакуума; 4 — регулятор.

нию приучают постепенно. В течение 2—3 дн. коров приучают к массажу корня в доильных стаканах и жерновных машинах, затем в течение 2—5 дн. к самому процессу доения. 1—2 час до начала доения проводят массаж вымени и сосков (рис. 57). Массаж вымени у нетелей способствует развитию железистой ткани к правильному формированию сосков и долей вымени, увеличивает молочную продуктивность. Массаж вымени с помощью вакуумного «молочола», одеваемого на вымя, стимулирует функцию сосков, усиливает кровоснабжение и питание тканей молочной железы, увеличивает размеры вымени у дой (рис. 57). Сразу же после отела коровы полностью выдают молоко, во время одоения доильных стаканов спокойно, быстрее адаптируются к машинному доению, лучше выдвигаются, так как увеличивается скорость молокоотдачи. За 90 дн. лактации сичментальские первотелки дали молока на 34% больше, чем контрольные, а за 300 дн. — на 506 кг (20%). Однокротный дневной пятиминутный массаж вымени вырабатывает у нетелей условно-рефлекторные реакции на частоту и силу пульсаций доильных стаканов и тактильные ощущения, стимулирует рефлекторные функции, увеличивает продукцию молока до 550 кг за лактацию (В. Биволарки, 1984).

Если вместо положительных стимульных раздражителей на организм воздействуют отрицательные факторы внешней среды, то вместо доми-

молочкоотдачи и коре возникает ингибиторно-оборонительная связь, образуется обратная связь, тормозящая молокообразование. Животное с таким видом фазом имеет низкий уровень продуктивности, и сам фактор не вызывает у них подоживания обмена, что проявляется в угнетенном ритме и коре полуобнаго мозга. При разное таких животных доильный аппарат имеет меньшее значение, поскольку в этом случае торможение вызывается факторами, не связанными с доением. Если же у животного в результате положительного воздействия внешней среды образуется стойкий доминанта молокоотдачи, то в этом случае доильный аппарат и стимул доения имеют ведущее значение.

При реализации рефлекса молокоотдачи у высокопродуктивных животных поддерживают два основных состояния. В первом случае, если доильный аппарат вызывает адекватное раздражение, происходит стимуляция ритма и формируется положительная нейро-гуморальная связь, что приводит к раздоя и увеличению продуктивности. Во втором случае адекватное доение вызывает десинхронизацию и активацию процессов в коре головного мозга, возникает

отрицательная обратная связь, что в итоге снижает продуктивность.

Для эффективного машинного доения, особенно в условиях приемы-данных комплексов, не менее важным фактором, чем роль доильного аппарата, служат условия, способствующие формированию доминанты лактации. Поэтому при высоко-механизированном ведении молочного животноводства коров нужно постепенно, начиная с рождения, адаптировать к новым условиям содержания на промышленной основе.

Новые технологические линии машинного доения не должны вызывать у таких животных стойкие условно-оборонительные реакции и стрессовые состояния. Производственные шумы на ферме, неадекватные раздражители должны быть сведены до минимума.

### Контрольные вопросы

1. Как осуществляется синтез молока, его составных частей?
2. В чем заключаются различия между млечником и молочком?
3. Породовые и видовые различия состава молока.
4. Регуляция молокообразования и рефлекс молокоотдачи.
5. Почему происходит торможение лактации и как можно стимулировать лактацию?
6. Особенности машинного доения коров, кобыл и других животных. Факторы, способствующие плохому выдояванию и раздоя территории.

# ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ И НЕРВОВ

## ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

Согласно современным представлениям, нервная и мышечная ткани могут находиться в трех основных состояниях: в физиологическом покое, возбуждении и торможении, — представляющих разные стороны их общей жизнедеятельности. Переход из одного состояния в другое происходит быстро, скачкообразно в результате постепенных количественных изменений.

*Физиологический покой* — это такое состояние, когда ткань или орган не проявляют признаков присутствия деятельности. Например, если мышца не сокращается, то считают, что она находится в состоянии покоя. Но такое состояние условно, потому что в мышце, как и в других тканях, непрерывно совершаются сложные химические процессы обмена веществ. Под влиянием постоянных слабых воздействий со стороны нервной системы эти процессы все время изменяются.

В мышцах и нервах длительное состояние может протекать в двух основных формах: возбуждения и торможения. *Возбуждением* называют деятельное состояние живой ткани, в которое она переходит под влиянием раздражения. Возбуждение — это сложный биологический процесс, состоящий из синхронизации физико-химических, физических и функциональных изменений. Для возбужде-

ния характерны определенные и специфические признаки. Наиболее выражены следующие физические признаки. К ним относятся усиление обмена веществ и увеличение количественные и качественные изменения физико-химического состава ткани.

В мышцах и нервах при возбуждении возникает электрический ток, распространяющийся вдоль клеточной мембраны. Поэтому обязательный признак возбуждения — это наличие электрического заряда на поверхностной клеточной мембране.

Специфический признак возбуждения составляет деятельность, присутствующая только данной тканью. Например, возбужденная мышечная ткань сокращается.

Возбуждение — это распространяющийся процесс. Возникнув в одной клетке или в одной ее участке, он переходит на соседние клетки или на другие участки этой же клетки. Проведение возбуждения в мышцах и нервах осуществляется электрическим путем — с помощью потенциала действия. Возникнув в одной клетке или в одной ее участке, потенциал действия становится раздражителем для соседней клетки или ее участка. Наличие потенциала действия служит наиболее точным и надежным показателем возбуждения, протекающего в клетках, тканях и органах.

*Торможение* — биологически важная форма состояния живого орга-

тканью. Торможение всегда является в какой-либо форме реакции на действующий раздражитель, который наряду с возбуждением обеспечивает при осуществлении живых образований в среде существования.

**Раздражители.** Для возникновения возбуждения необходимо раздражение возбудимой ткани. *Раздражители* — это активный процесс взаимодействия между тканью раздражителя. *Раздражители* — это агент внешней или внутренней среды организма, который, действуя на клетки, ткани, органы и организм в целом, вызывает возбуждение живого образования.

На энергетической природе раздражителей делают их физические (температурные, температурные, электрические, химические, звуковые, радиобактериальное излучения:  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -лучи и рентгеновские лучи), химические (газы, кислоты, щелочи, соли, воды и т. д.) и др.

На биологическую значимость раздражителя для организма все раздражители делят на адекватные (от лат. *adequatus* — соответствующий, специализированный) и неадекватные. К адекватным относят раздражители, действующие на данную ткань в обычных условиях ее существования. К ним ткань привыкла в процессе эволюции. Например, адекватным раздражителем для сетчатки глаза — свет и т. д. *Неадекватными* называют такие раздражители, действие которых ткань в естественных условиях обычно не подвергается. Так, сокращение мышцы можно вызвать механическим раздражением (удар, укол), электрическим током, кислотой и другими химическими веществами.

На всех неадекватных раздражителей, воздействуя на них, изучая физиологические процессы, обычно наиболее широко применяют электрический ток. Известно как раздражители можно также дозировать по силе, длительности и характеру воздействия на живую ткань. Известно также, что при воздействии на организм раздражителя, не приспособленного к нему, он вызывает в ней обратимых изменений. Кроме того,

электрический ток по своей природе обладает тем свойством, который возникает при возбуждении тканей и способствует распространению импульса возбуждения. В физиологических условиях в приходящих некоторых клетках клетки медленного ирригации электрически ток, стимулы которого имеют различную форму: импульсную, синусоидальную, донной и т. д. Известны также раздражители, вызывающие удары, конденсаторные разряды и т. п. Раздражающее действие тока при всех видах стимулов одинаково, но в более отчетливой форме оно проявляется при использовании постоянного тока.

Минимум и порог — электрические и раздражающие электрический ток. При накладывании на мышцу или нерв двух электродов, соединенных с источником постоянного тока, происходит переключение мышц. К аноду удерживаются анионы, и к катоду — катионы.

При действии на нерв или мышцу постоянным током Г. Пфаффер установил следующие закономерности. Постоянный ток раздражает ткань пассивно и может замедлять или останавливать электрический нерв. Раздражение ткани происходит не на всем участке, а только под электродами. При изменении тока средней силой возбуждение возникает на катодной развилке — на аноде. Эти закономерности получили название «законный закон раздражения».

Все раздражители по своей силе делят на пороговые, подпороговые и сверхпороговые. *Пороговыми* называют минимальные раздражители, которые могут вызывать возбуждение. *Подпороговые* — это раздражители, сила которых меньше пороговой, *сверхпороговые* — раздражители более сильные, чем пороговые.

Для перехода возбудимой ткани из состояния физиологического покоя в возбуждение необходимо наличие определенной силы раздражителя, времени его действия и скорости нарастающей силы действующего раздражителя.

Для возникновения возбуждения наряду с силой и временем действия раздражителя имеет значение быстрота нарастающей силы раздражителя. Если очень медленно увеличивать силу тока, действующего на нерв или мышцу, от нуля до пороговой величины, то возбуждение не наступит. Например, быстрый удар по нерву вызывает его возбуждение, а при медленном надавливании на нерв

возбуждением не выступает. Быструю кардинальную смену раздражителя называют *градиентом раздражения* или *законом градиента*. Этот закон применим к действию любого раздражителя.

Возникновение возбуждения и возбудимость ткани зависят от градиента раздражения. При действии на мышцу и нервы раздражения, нарастающего до своей пороговой величины мгновенно или очень быстро во времени (высокий градиент раздражения), происходит даже кратковременное снижение порога возбудимости, то есть возбудимость будет повышена.

Когда градиент возбуждения понижается, то порог возбудимости увеличивается. Чем ниже градиент возбуждения, тем соответственно значительно увеличивается порог возбуждения и снижается возбудимость раздражаемой ткани.

При медленном возрастании силы раздражителя возбуждения вообще не наступает, до какой бы силы ни увеличивался раздражитель. Это явление объясняется тем, что за время нарастания силы раздражителя в ткани успевают развиться изменения, которые значительно повышают порог возбудимости и препятствуют возникновению возбуждения. Приспособление ткани к медленно нарастающей силе раздражения называют *аккомодацией*. Чем скорее в ткани развивается аккомодация, тем более быстро должна возрастая сила раздражителя чтобы не утратить своего раздражающего действия.

Скорость аккомодации неодинакова у различных тканей. Например, у двуглазковых нервов она выше, чем у чувствительных, очень мала скорость аккомодации у сердечной и скелетных мышц желудка, кишечника и мочеиспускателей.

## БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ

Возникновение и распространение возбуждения связано с изменением

электрического заряда на поверхности клеточной мембраны и внутри клетки. Электрические явления идут всегда параллельно функциональным изменениям при возбуждении и служат наиболее ранними и точными показателями процесса возбуждения.

После открытия Гальвани электричество было установлено, что в специфичном смысле некоторые рыб (электрический сом, электрический угорь, электрический скат) образуют электрические заряды. В свое время это было единственным доказательством существования животного электричества.

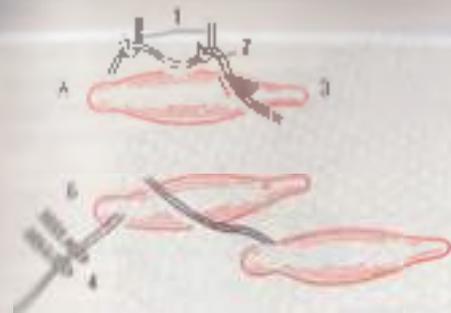
Итальянский ученый Л. Гальвани (1791), убежденный в том, что у всех животных ток или служит источником электричества (приводя следующий опыт: Он приготовил из дряни лягушки нервно-мышечный препарат (содержимый нерв с вырванной мышцей). Мышцу в средней части надрезал и стеклянным кристаллом набрасывал на нее таким образом, чтобы часть его касалась поврежденного участка мышцы, а часть — неповрежденного (рис. 58, А). В момент возбуждения первая мышца сокращалась. В этом опыте Гальвани, как позднее показал Э. Дюбуа-Реймон, мыслит о кристалле в результате раздражения перед электрическим током, источником которого была разность потенциалов между поврежденным и неповрежденным участком нервной ткани (поврежденный участок является отрицательным, а целый — положительным).

Наличие электрического течения при возбуждении было показано в опыте вторичного сокращения, поставленном учеником Гальвани К. Матеуччи (1838). В этом опыте брали два нервно-мышечных препарата от лягушки первого препарата помещали на электрода источника электрического тока, а во втором — на мышцу первого (рис. 58, Б). Раздражение нерва первого препарата мышцей второго сокращение обеих мышц. Сокращение мышцы объясняют раздражением ее вторичным электрическим током, формирующимся в мышце первого препарата под ее сокращением.

Опыт Гальвани и Матеуччи послужил началом электрофизиологии. Исследования в электрофизиологии с 1841 г. привел Дюбуа-Реймон. Он ввел термин «тих ток» и «тот ток», которые в настоящее время называют потенциалом покоя и потенциалом действия.

К концу XIX и в начале XX в. стали известны, что электрические потенциалы образуются во всех живых тканях.

Одной из первых теорий происхождения биопотенциалов потенциалов была диффузионная, или диффузионная теория, предложенная Ф. Ю. Циолковским (1896), основанная на теории концентрации-ионной джоунта Аррениуса. В. Ю. Циолковским установлен,



#### 59 (Понижение биотика:

а — шитин Гальвани без металла; б — ионным сокращением; 1 — стеклянные электроды; 2 — разделяющая мембрана; 3 — ионно-обменная смола; 4 — электроды инертного металла

ции с поврежденным или раздраженным участком приближается обмен веществ и усиленно выделяется  $\text{H}_2\text{CO}_3$ , которая быстро диссоциирует на положительно заряженные ионы  $\text{H}^+$  и отрицательно заряженные анионы  $\text{HCO}_3^-$ . На этих участках ионы  $\text{H}^+$  диффундируют по всей ткани быстро, а  $\text{HCO}_3^-$  медленно, в результате чего возникает разность потенциалов между нормальными участками ткани и поврежденными или раздраженными.

Ю. Бернштейн (1921) предложил мембранную теорию возникновения электрических потенциалов живых тканей. Она была основана только на разнице зарядов внутри и снаружи клетки. Основу последующие исследования подтвердили, что эта теория не полностью отражает происходящие биоэлектрические процессы.

Благодаря проведению электронно-микроскопического исследования и ряду других методов установлено, что все клетки покрыты мембраной. Мембрана — это сложное структурное образование толщиной 6–10 нм, состоящее в основном из белков и липидов.

В настоящее время общепринята жидкостно-мозаичная модель строения мембраны. Согласно данной модели мембрана образована двумя слоями фосфолипидных молекул. В фосфолипидные слои погружены молекулы белков. Часть белков глубоко окунута в фосфолипидный бислой или даже проникает сквозь него, а часть белков лишь частично соприкасается с фосфолипидами (рис. 59). В трехмерном изображении белки выглядят

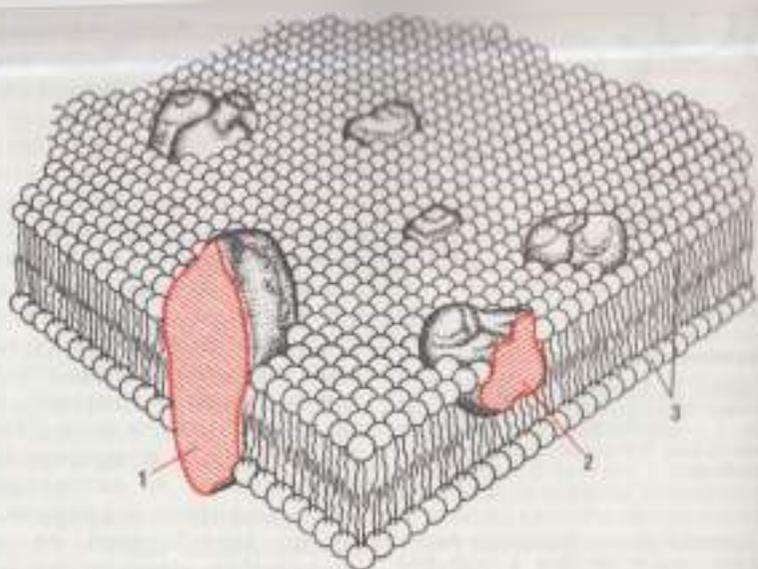
как крупные, беспорядочно расположенные глобулы. Выделены особые белки, которые пронизывают мембрану и образуют поры, или каналы. Канал состоит из собственной трансмембранной системы и так называемого воротного механизма — «ворот», управляемых электрическим полем мембраны. «Ворота» могут находиться в двух положениях: они или закрыты, или открыты. Суммарная проницаемость мембраны для того или иного иона определяется числом одновременно открытых каналов, пронизываемых для данного иона. Ионные каналы нервных и мышечных клеток подразделяют на натриевые, калиевые, кальциевые и хлорные. Это явление воздействию на мембрану различными химическими веществами, которые блокируют те или другие каналы. Натриевые каналы блокирует тетрадоксин, который образуется в тканях некоторых рыб и саламандр. Калиевые каналы могут быть блокированы некоторыми органическими соединениями (верапамил, нифедипин). Диаметры калиевых каналов около 0,3 нм, натриевых — 0,5 нм.

В состоянии покоя проницаемость клеточной мембраны для разных ионов неодинакова. Она гораздо проницаема для ионов калия. Проницаемость ионов натрия меньше в 25 раз, а ионов хлора в 2 раза, чем проницаемость ионов калия.

В результате использования радиоактивных изотопов  $\text{Na}^{24}$  и  $\text{K}^{42}$  установлено, что эти ионы движутся через мембрану в обе стороны.

**Теория возникновения биоэлектрических потенциалов.** В конце 50-х годов А. Ходжкин, А. Хаксли и Б. Катц предложили новую теорию возникновения биоэлектрических потенциалов, получившую название совместная мембранная теория, или теория натрий-кальевого насоса.

**Потенциал покоя.** Между внутренней и наружной поверхностями клеточной мембраны всегда существует разность электрических



### 59 Мозаичная модель клеточной мембраны.

1 — интегральный белок, 2 — периферический белок, 3 — липидный бислой.

потенциалом: наружная поверхность мембраны заряжена положительно, а внутренняя — отрицательно. Разность зарядов между наружной и внутренней поверхностями клеточной мембраны в состоянии физиологического покоя клетки называется потенциалом покоя. В соответствии с современными представлениями потенциал покоя и действие на своей природе являются мембранными потенциалами.

Потенциал покоя можно измерить, если с помощью микроинъектора ввести черной или мышечной клетки острую тончайшую микроэлектрод из кварцевого стекла, заполненный электролитом, а второй электрода поместить на поверхность клетки. Потенциал покоя у разных клеток имеет величину от 50 до 90 мВ. Разность потенциалов можно обнаружить и в том случае, если один электрод поместить на поверхность мышцы или нерва, а другой — на срез этого же препарата. «Внутриклеточным» электродом будет тот, который помещен на срез мышцы или нерва.

Электродизмерительный прибор выявляет, что нервный импульс улетает держится неизменно, а в промежутках — стремится

Согласно современной мембранной теории потенциал покоя возникает за счет разности и частичного движения ионов через мембрану. *Пассивное движение ионов* осуществляется по градиенту \* концентрации и не требует затраты энергии. Клеточная мембрана в состоянии покоя более проницаема для ионов калия. Цитоплазма мышечных и нервных клеток содержит в 30—50 раз больше ионов калия, чем внеклеточная жидкость, но есть концентрация этих ионов в цитоплазме повышена. Ионы калия в цитоплазме находятся в свободном состоянии и по градиенту концентрации диффундируют через клеточную мембрану во внеклеточную жидкость, в ней они не растворяются, а удерживаются на внешней поверхности мембраны ионными аннионами.

Внутри клетки содержатся в основном анионы органических кислот: аспарагиновой, уксусной, янтарной, глицеролевой и др. Содержание неорганических анионов в клетке сравнительно

\* Градиент — мера неравномерности явления по данному измерению (концентрация, масса и др.).

иной небольшие. Анионы не могут проходить через мембрану в состоянии равновесия, располагаясь на внутренней поверхности мембраны.

Так как ионы калия имеют положительный заряд, а анионы — отрицательный, то внешняя поверхность мембраны при этом заряжена отрицательно, а внутренняя — положительно.

Концентрация ионов натрия в 8—10 раз больше во внеклеточной жидкости, чем в клетке, проникаемость их через мембрану чрезвычайно мала. Ионнокальциевые насосы натрия из внеклеточной жидкости внутрь клетки приводят к незначительному уменьшению потенциала покоя. Диффузия в клетку ионов калия, содержание которых во внеклеточной жидкости в 15—30 раз выше, вызывает некоторое увеличение потенциала покоя.

В результате активного движения ионы натрия и калия во клеточном мембранном градиенту должны бы были вытесниться из клетки и внеклеточной жидкости выровнялись и разность потенциалов исчезла. Однако этого не происходит, так как в мембране существует специальный молекулярный механизм, который обеспечивает активный перенос ионов натрия и калия в сторону их повышенной концентрации и поддерживает полную асимметрию.

**Активный перенос ионов** осуществляется в результате деятельности насосов натрий-кальциевых насосов. Известно также, согласно теории натрий-кальциевый насос производит перемещение ионов натрия и калия с помощью специальных молекулярных переносчиков белковой или белково-липидной природы. Переносчик на внутренней поверхности мембраны связывает ион из цитоплазмы, ионы натрия и переносит их на наружную поверхность мембраны, то есть выводит из клетки. Здесь ионы натрия соединяются с ионами калия с которыми они движутся обратно в цитоплазму

поверхности мембраны. В результате этих процессов клетка создает ионную концентрацию поваренной соли, а внеклеточная жидкость — ионов натрия.

В результате действия натрий-кальциевого насоса на каждые три иона натрия, выводимые из клетки, в клетку поступают только два иона калия. Таким образом, натрий-кальциевый насос выполняет двойную функцию: во-первых, он создает и поддерживает трансмембранный градиент концентраций натрия и калия, и, во-вторых, суммирует разность потенциалов, суммирующуюся с потенциалом покоя, создаваемым пассивным движением ионов через мембрану.

Работа натрий-кальциевого насоса по перемещению ионов натрия и калия в сторону их повышенной концентрации требует затраты энергии. Немедленным источником ее служат энергия макроэргических связей аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).

Расщепление АТФ происходит под влиянием фермента аденозинтрифосфатазы. Активность этого фермента тормозят гликозиды, оубаин и строфантин. Отравление нервных волокон этилоидициетом, пиванидами, анигрофенолом и другими веществами, включающими процесс гликолиза и синтеза АТФ, приводит к снижению содержания АТФ в цитоплазме и прекращению работы натрий-кальциевого насоса. В результате этого концентрации ионов по обе стороны мембраны выравниваются, потенциал покоя уменьшается или даже полностью исчезает.

**Потенциал действия** Во клетках возбудимых тканей при действии различных раздражителей достаточной силы способны переходить в состояние возбуждения. Обязательный признак возбуждения — изменение электрического состояния клеточной мембраны. Под влиянием раздражения заряд мембраны начинает быстро уменьшаться от нуля

и затем вновь повышается, но только с обратным знаком. Происходит перепolarизация, или реверсия, заряды мембраны в направлении ее стороны заряжаются положительно, а наружная — отрицательно. Затем вновь восстанавливаются первоначальные заряды мембраны. Искоробразное колебание потенциала, возникающее в результате кратковременной перепolarизации мембраны и последующего восстановления ее исходного заряда, называется потенциалом действия. Такое колебание потенциала продолжается 1—5 мс. Величина потенциала действия нерва и скелетной мышцы составляет 115—120 мВ.

В потенциале действия различают пик длительностью 0,5—0,6 мс и следовые потенциалы (рис. 60). Пик потенциала действия связан с процессом возбуждения, он имеет восходящую и нисходящую фазы. Во время восходящей фазы вначале исчезает исходная гиперполяризация мембраны, поэтому ее называют фазой депolarизации, затем изменяется знак потенциала — *реверсия*. Во время нисходящей фазы заряд мембраны (обращается к уровню покоя, и ее называют *репераризацией*. При репераризации отмечают следовые потенциалы: следовую депolarизацию и следовую гиперполяризацию. Следовые потенциалы связаны с восстановительными процессами после окончания возбуждения.

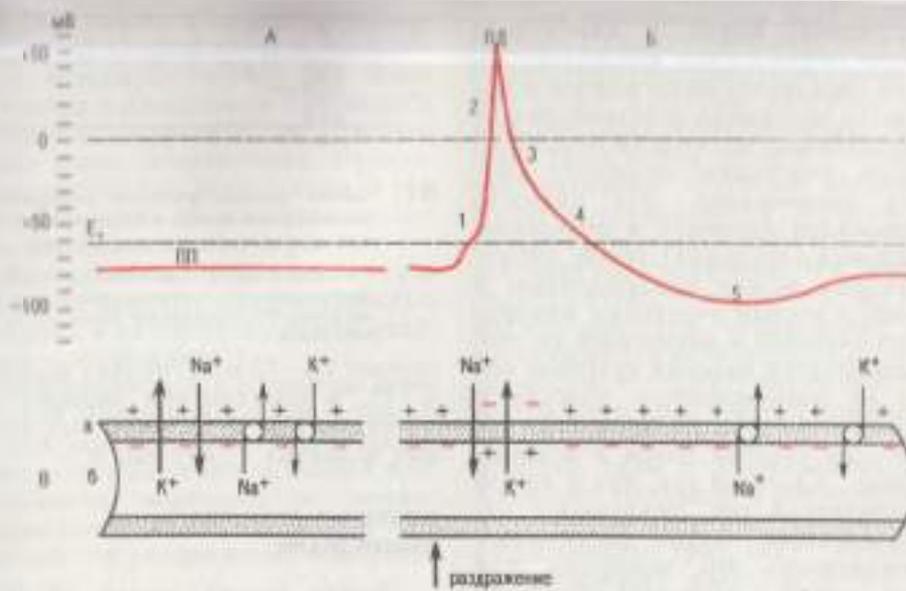
Современная мембранная теория объясняет механизм возникновения потенциала действия следующим образом. При действии раздражителей пороговой или сверхпороговой силы наступает депolarизация клеточной мембраны. Когда депolarизация достигает некоторой критической величины, одновременно за доли миллисекунды открываются максимальное количество натриевых каналов, проницаемость мембраны для ионов натрия возрастает в 500 раз по сравнению с покоем. В результате этого ионы натрия из внеклеточной жидкости, где их концентрация выше,

да диффузионно-устремляются внутрь клетки и увеличивают наружную поверхность мембраны положительными зарядами. Значительной увеличивается концентрация в клетке, внутренняя поверхность мембраны приобретает положительный заряд. Вследствие уменьшения положительного заряда наружная поверхность мембраны за счет исключения ионов заряжается отрицательно.

Но увеличение проницаемости очень кратковременно и длится примерно 0,5—1,5 мс, после чего проницаемость мембраны для ионов натрия вновь понижается до исходного уровня в результате уменьшения количества открытых натриевых каналов.

Предполагают, что в натриевых каналах имеются два типа «ворот»: быстрые активационные и медленные инактивационные. Резкое повышение проницаемости мембраны для ионов натрия связано с открытием быстрых «ворот». Последующее уменьшение проницаемости мембраны для натрия обусловлено открытием медленных инактивационных «ворот». Данный процесс называют *инактивирующей механизмом натриевой проницаемости*. В результате инактивации доступление ионов натрия в клетку резко уменьшается. Вслед за этим проницаемость мембраны для ионов калия повышается в 10—15 раз. Они начинают усиленно выходить из клетки и, унося из нее положительные заряды, восстанавливают исходную разность потенциалов, то есть мембрана опять приобретает снаружи положительный заряд, а внутри отрицательный.

В калиевых каналах предпологают наличие только одного активационных «ворот». В состоянии покоя и наличия потенциала покоя открыта только часть «ворот». При образовании восходящей части пика потенциала действия и перепolarизации мембраны количество открытых «ворот» увеличивается, и в результате этой проницаемость мембраны для ионов



(11) Схема потенциалов покоя (А) и действия (Б) и механизм их возникновения (А)

АВ — милливольты Ем — урешки критиче-  
 ской концентрации (порог в возбуждении);  
 ИД — потенциал покоя. ИД — потенциал  
 действия 1 — деполаризация, 2 — ревер-  
 сии (перезарядка мембраны), 3 — реполя-  
 ризация, 4 — следочка деполаризация, 5 —  
 обратная гиперполаризация а — мембрана;  
 Б — цитоплазма. Прямые стрелки ука-  
 зывают направление пассивного движе-  
 ния  $K^+$  и  $Na^+$  по градиенту концентра-  
 ции стрелки с кружками — активное дви-  
 жение этих ионов против градиента кон-  
 центрации (схемки сверху — катодный по-  
 лус).

калия повышается. После восстано-  
 вления потенциала покоя часть «про-  
 пор» и калиевых каналов опять за-  
 крывается и восстанавливается ис-  
 ходный первоначальный проницае-  
 мость мембраны для ионов калия.

Следовательно, потенциал дей-  
 ствия возникает в результате про-  
 хождения ионных потоков через мем-  
 брану: движение ионов натрия внутрь  
 клетки приводит к перезарядке мем-  
 браны, а выход из клетки ионов ка-  
 лия восстанавливает исходный по-  
 тенциал покоя. Потоки приблизи-  
 тельно равны по величине, но сдви-  
 нуты по времени.

В образовании потенциала дей-  
 ствия в волокнах гладких мышц на-

ряду с ионами натрия и калия учас-  
 твуют ионы кальция, обуславливая  
 реверсию потенциала покоя.

При действии слабых, то есть до-  
 пороговых, раздражителей проницае-  
 мость мембраны для ионов натрия  
 увеличивается незначительно и депо-  
 ларизация не достигает критического  
 уровня. Такая деполаризация полу-  
 чила название *местного потенциала*,  
 который не распространяется, а выхо-  
 дит вблизи места своего возникнове-  
 ния. При повторных допороговых  
 раздражениях они могут суммиро-  
 ваться, достигать критического уров-  
 ня деполаризации и вызывать появ-  
 ление потенциала действия.

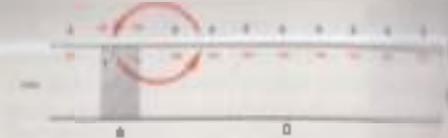
Поведение возбужде-  
 ния. Потенциал действия, возникнув  
 в одном участке нервной клетки, нер-  
 вного или мышечного волокна, быстро  
 распространяется по всей их поверх-  
 ности. По своей силе потенциал дей-  
 ствия в 5—10 раз превышает порог  
 возбудимости силу раздражения,  
 которая необходима для возбужде-  
 ния соседнего участка, находящегося  
 в состоянии покоя.

Потенциал действия распро-  
 страняется вследствие формирования так  
 называемых локальных, или кру-

ных токов. Когда и в каком-либо участке нервного или мышечного волокна образуется возбуждение и повышается потенциал действия, между возбужденным и соседним невозбужденным участками возникает разность потенциалов. Эта разность потенциалов приводит к появлению локальных (круговых) токов, циркулирующих между возбужденным и невозбужденным участками мембраны по внешней и внутренней ее сторонам. Внутри волокна круговой ток идет от возбужденного участка к невозбужденному, по внешней стороне — от участка помыа к возбужденному. Круговой ток, как и любой электрический ток, раздражает не возбужденный участок, увеличивает проницаемость его мембраны для ионов натрия и вызывает образование потенциала действия в этом участке, а в участке, который ранее был возбужден, восстанавливается потенциал покоя. Данный процесс многократно повторяется и обуславливает распространение импульсов возбуждения по всей длине мембраны в обе стороны.

В мышечных и безмякотных нервных волокнах возбуждение распространяется непрерывно вдоль всей мембраны, от одного возбужденного участка к другому, расположенному рядом в непосредственной близости (рис. 61). Это объясняется тем, что мембрана мышечного и безмякотного нервного волокна обладает низким омическим сопротивлением и круговые токи могут выходить из волокна на разных расстояниях, рассеиваться и замыкаться. Возбудить волокно могут только те токи, которые идут из волокна в непосредственной близости от участка возбуждения, так как лишь они являются сверхпороговыми. По мере удаления от возбужденного участка раздражающее действие круговых токов снижается, и они не способны вызывать возбуждение.

Скорость проведения возбуждения в волокнах скелетных мышц до-



61 Схематическое изображение распространения возбуждения по мышечному волокну и безмякотному нервному волокну (красным кругом выделен участок, где потенциал действия повышается)

1 — мембрана, 2 — плазма, а — участок возбуждения, б — участок покоя. Прямые и обратные стрелки указывают направление круговых токов.

стигает 12—15 м/с, скелетных мышц — 2—15, в безмякотных нервных волокнах — 0,5—3, и мышечных нервных волокнах — 70—120 м/с.

### ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ЖИВОЙ ТКАНИ

Любая живая клетка обладает свойствами раздражимости, возбудимости и лабильности [функциональной подвижности].

**Раздражимость.** На раздрабразные воздействия внешней или внутренней среды — раздражения — протоплазма живой клетки отвечает специфической реакцией, при которой происходит усиление или ослабление обмена веществ, количественное и качественное его изменение. Эта реакция на раздражение получила название раздражимости или реактивности.

Следовательно, раздражимость — это общее свойство любой живой клетки и ткани реагировать на раздражение изменением обмена веществ и энергии. Это изменение имеет местный характер, то есть начинается только тем участком ткани, который подвергается раздражению.

Раздражимостью обладают как животные, так и растения, животные и высшие их формы. Во всех проявлениях жизнедеятельности животных и растительных организмов раздражимость играет ведущую роль. Со свойствами раздражимости связаны все проявления роста и движения клеток и тка-

вой. Оно лежит в основе построения морфологического приспособления отдельных тканей или всего организма к длительным изменениям внешней и внутренней среды в процессе жизни и старения. Раздражимость присуща всем тканям, в том числе и таким высокоорганизованным, как мышечная и нервная.

**Возбудимость.** Мышечная и нервная ткани наряду с раздражимостью обладают и качественно новым свойством — возбудимостью.

Возбудимость — это свойство нервной или мышечной клетки отвечать на действие раздражителей специфическими изменениями ионной проницаемости мембраны и генерировать потенциал действия, то есть отвечать на раздражение возбуждением.

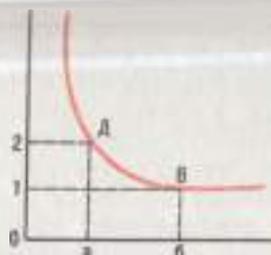
Внешняя, или стимул возбуждения ткани, может быть определена по силе раздражителя, вызывающего возбуждение, и времени действия этого раздражителя. Для перехода ткани из состояния покоя в состояние возбуждения необходимо, чтобы сила действующего раздражителя достигла критической, то есть пороговой, величины.

Наименьшая сила раздражителя, способная вызвать возбуждение, называется *пороговой силой* или *порогом возбудимости*. Поскольку этот порог характеризует возбудимость ткани, то он является вместе с тем и порогом возбудимости. Чем возбудимее ткань, тем меньше у нее порог возбудимости; и, следовательно, более слабый раздражитель может вызвать возбуждение.

Порог возбудимости ткани, например мышцы, определяют следующим образом. Сначала берут мышечный препарат, мышцу раздражают увеличенным электрическим током. Раздражение начинают с наиболее слабой силы тока и постепенно ее увеличивают до тех пор, пока не находят ту наименьшую силу, действие которой вызывает сокращение мышцы. Эта наименьшая сила есть пороговая сила и будет служить мерой возбудимости мышцы. Увеличивая порог возбудимости у одной и той же ткани теми или иными способами, можно наблюдать его действие.

Для возникновения возбуждения требуется какое-то минимальное время действия раздражителя. Наименьшее время, в течение которого должен действовать раздражитель пороговой силы, чтобы вызвать возбуждение, называют *пороговой продолжительностью* определенного возбуждения. Чем сильнее раздражитель, тем короче будет время его действия, необходимое для возникновения возбуждения. Если по оси абсцисс отложить время действия постоянного тока, а по оси ординат — его силу (или напряжение), то соотношение силы и длительности раздражения выразится в форме кривой, получившей название *кривая сила-длительности* (рис. 62). Точка В, обозначающая полезное время, лежит на участке кривой, ближе к параллели оси абсцисс. Поэтому даже при очень чувствительных приборах трудно точно определить полезное время, так как незначительным изменениям силы (по оси ординат) будут соответствовать большие изменения во времени (по оси абсцисс). Для характеристики возбудимости по времени действия раздражителя нужно взять время действия удвоенной пороговой силы этого раздражителя. Тогда точка Д, соответствующая времени действия удвоенной пороговой силы, будет находиться в месте крутого изгиба кривой; в этом случае продолжительность раздражения устанавливается точно. Пороговую силу раздражителя — электрического тока называют *реобазой*, а наименьшее время действия удвоенной реобазы — *хронаксий*. Хронаксию измеряют в тысячных долей секунды (в миллисекундах), или сантиметрах. Чем меньше хронаксия, тем выше возбудимость ткани.

Хронаксия тканей измеряют специальным прибором — хронаксиметром. Сначала определяют реобазу, затем ее удваивают и находят минимальное время действия реобазы, необходимой для возникновения возбуждения. Хронаксия определяется по таблице и шкале.



## 62 Кривая силы действия:

А — В — сравнения, В — В — полезное время, С — I — реакция, D — Z — закон реакции

риентальной физиологии, но и в клинике для объективной оценки физиологического состояния ткани или органа.

**Хронаксия** — величина переменная и зависит от структуры ткани, ее состояния, органа и всего организма в целом. У двигательных нервов величина хронаксии меньше, чем у скелетных мышц. Например, у лошади и жвачных хронаксия двигательных нервов колеблется от 0,09 до 0,2 мс, а скелетных мышц — от 0,2 до 0,4 мс; хронаксия спинальных в 1,5—2 раза меньше, чем разгибателей. Нервы вегетативной нервной системы имеют очень высокую хронаксию (иногда 5 мс). Самая большая хронаксия, измеренная на миллисекундах, а сотыми и десятими долями секунды, у гладких мышц желудка, кишечника и матки.

**Изменения возбудимости ткани при возбуждении.** Возникновение и развитие импульсов возбуждения сопровождаются последовательными фазовыми изменениями возбудимости ткани. В период развития деполаризации (местный деполаризационный пороговый потенциал) и появления местного нераспространяющегося возбуждения происходит небольшое, очень короткое по времени повышение возбудимости. При переходе местного возбуждения в распространяющееся возникает пик потенциала действия и возбудимость ткани резко падает. Состояние ткани, когда она после раздражения временно не реагирует на повторное

раздражение любой силой, называется **абсолютной рефрактерностью** (от лат. refracta — неисприимчивость). В эту фазу повторное раздражение не способно вызвать новый потенциал действия. Абсолютная рефрактерность совпадает с восходящей частью пика потенциала действия и длится в мягкотных порыхлых волокнах теплокровных животных примерно 0,5—1 мс, в скелетных мышцах — 2,5—3, а в сердечной мышце — 300—400 мс.

После абсолютной рефрактерности возбудимость ткани постепенно восстанавливается до исходной величины. Период пониженной возбудимости получил название **открытой рефрактерности**. Эта фаза совпадает с реполяризацией, то есть с нисходящей частью пика потенциала в переходом его в следовую деполаризацию. Длительность открытой рефрактерности в нервных волокнах составляет от 1 до 10, а в мышцах — до 30 мс.

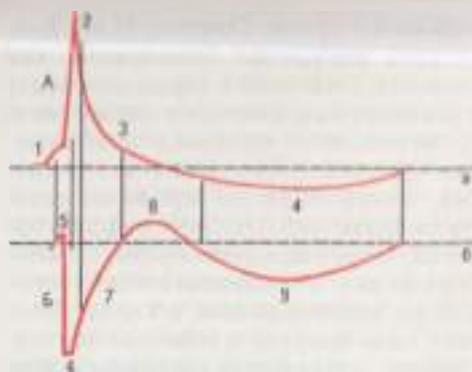
Затем наступает период повышенной возбудимости, называемый фазой **эксальтации** (от лат. exaltatio — очень возбужденный). Длительность этой фазы в нерве — 20, в мышце — 50 мс. Она совпадает по времени с периодом окончания следовой деполаризации.

За фазой эксальтации идет длительная фаза **субнормальности**, когда возбудимость ткани значительно снижена по сравнению с величиной возбудимости в состоянии физиологического покоя. Эта фаза совпадает со следовой гиперполяризацией. Таким образом, изменениями потенциала действия соответствуют фазы изменения возбудимости (рис. 63).

**Абсолютная рефрактерность** обусловлена тем, что вслед за повышенной проницаемостью мембраны для ионов натрия, приводящей к появлению потенциала действия, начинается процесс адекватации механизма катриевой проницаемости и в то же время возрастает про-

возбудимость мембраны для одной клетки. В результате этих процессов мембрана временно утрачивает способность возбуждаться и генерировать потенциал действия на месте раздражения. В фазу относительной рефрактерности постепенно устраняется инактивация натриевой проницаемости и уменьшается повышенная проницаемость для калия. Поэтому постепенно восстанавливается способность мышечной и нервной тканей возбуждаться и генерировать потенциал действия. Но для возникновения возбуждения требуется раздражитель значительной силы, так как возбудимость клетки еще остается пониженной по сравнению с исходным уровнем. В период относительной рефрактерности в возбужденной ткани развиваются процессы, направленные на восстановление исходных свойств, характерных для состояния покоя. При условиях, неблагоприятных для обмена веществ, восстановительные процессы замедляются и удлиняется фаза относительной рефрактерности.

В фазу экзальтации восстановительные процессы в клетке заканчиваются. Во время следовой деполаризации потенциал приближается к уровню критической деполаризации и возбудимость клетки повышается. Когда новый раздражитель застает клетку в этом состоянии, то возрастает его эффект, хотя сила раздражителя не изменилась. Поэтому даже допороговый раздражитель будет действовать как сверхпороговый. Во время фазы экзальтации ткань подготовлена для повторного возбуждения. Наличие данной фазы указывает, что раздражителем не только анализирует непосредственную реакцию ткани, но и служит также средством создания наиболее благоприятных условий для новых повторных импульсов возбуждения. Фаза экзальтации играет важную физиологическую роль в осуществлении ритмической деятельности нервной и мышечной тканей. Когда раздражение ка-



63 Схема потенциала действия нервного волокна (А) и изменения его возбудимости (Б).

1 — местный деполаризованный потенциал на мембране, 2 — экзальтация, 3 — следовая гиперполяризация, 4 — субнормальная возбудимость, 5 — минимальная возбудимость, 6 — абсолютная рефрактерность, А — фаза экзальтации, 7 — субнормальности, 8 — пороговая линия, 9 — исходный уровень возбудимости (по Л. Морингу).

носится и ритме, совпадающем по времени с фазой экзальтации, тогда обеспечивается наиболее эффективная деятельность ткани.

Фаза субнормальности возникает в тот период, когда имеется следовая гиперполяризация. При этом потенциал покоя увеличен и, чтобы вывести деполаризацию до необходимого критического уровня, требуется внести раздражитель большой силы.

**Функциональная подвижность — лабильность.** Физиологическое состояние мышечной и нервной тканей, кроме возбудимости, характеризуется также свойствами функциональной подвижности, или лабильности. Свойство лабильности открыл Н. Е. Введенский (1802), изучая действие ритмических раздражений различной частоты на нервно-мышечный препарат.

Частота импульсов возбуждения может изменяться в широких пределах. Она зависит от силы и частоты приложенного раздражения, свойств и состояния ткани.

В каждой ткани одиночный импульс возбуждения приближается к

ределенное время. Поэтому В. Е. Виноградский определяет лабильность как скорость, с которой в ткани возникает и успевает закончиться полный период отдельного импульса возбуждения. Действительность этого возбуждения, измеряемая по продолжительности фазы абсолютной рефрактерности, характеризует скорость биохимических и физиологических процессов, происходящих в ткани. Поэтому чем быстрее процессы, составляющие отдельный импульс возбуждения, тем выше лабильность и, следовательно, больше отдельных импульсов возбуждения может образоваться в ткани за определенный отрезок времени. Для измерения лабильности был предложен показатель — мера лабильности.

*Мера лабильности* — это максимальное число импульсов возбуждения, которые возникают за 1 с и ответ на такое же максимальное число раздражений. Высокой лабильностью обладают мякотные соматические нервы, меньшей — безмякотные вегетативные нервы. Максимальный ритм возбуждений для мякотного червя составляет 500, для вегетативного — 200 импульсов в 1 с. Лабильность скелетных мышц выше, чем гладких. Так, максимальный ритм возбуждений для скелетных мышц — 200 импульсов в 1 с, а для гладких — в десятки раз меньше. В процессе роста и развития организма лабильность увеличивается, при старении уменьшается.

При ритмическом раздражении определенной частоты ткань не сразу отвечает соответствующим количеством импульсов возбуждения. Это связано с тем, что лабильность до начала раздражения отличается от лабильности во время раздражения — она меняется в связи с деятельностью ткани. Действие раздражителя и возникающие импульсы возбуждения меняют скорость процессов обмена веществ в ткани, которая начинает опережать скорость частей, ранее не достигших ей ритма.

Изменения лабильности в процессе повышения или понижения частоты ритма с падением уровня активности ткани объясняется такти. Длительность ритма падает, если частый ритм при повышенной скорости лабильности. Поэтому в нервной ткани, имеющей высокую лабильность, наблюдается большее приспособление к усложнению ритма в нервных.

**Оптimum и pessimum ритма в тканях раздражения.** Н. Е. Виноградский установил, что при наиболее благоприятных условиях происходит при возбуждении на периферии мышечного аппарата раздражения и более резкий ритм. Такой наиболее оптимальный в рабочем отношении ритм раздражений был назван *оптимальным* (от латинского слова *optimus* — лучший). При этом ритме раздражения каждый новый импульс возбуждения возникает во время фазы рефрактерности, созданной предыдущим импульсом, в результате чего максимально сокращается мышца. Оптимальный ритм возбуждений имеет максимальности в несколько раз. Например, максимальный ритм для аскариды первого двуязыки составляет 500, а оптимальный — 100—150 импульсов, для крабьей мышцы соответственно 120—100 и 50—50 импульсов в 1 с.

При очень частых раздражениях, превышающих оптимальный ритм сокращения мышцы уменьшаются и даже совсем прекращаются — отмечают *пессимум ритма раздражения* (от латинского слова *pessimus* — худший). Пессимум возникает в том случае, когда частота раздражений превышает меру лабильности. Под влиянием первого раздражения ткань возбуждается, затем, когда импульс возбуждения еще не закончился, наступает второе раздражение: оно действует во время фазы абсолютной рефрактерности. Хотя это раздражение не в состоянии вызвать возбуждения, оно все же не остается без последствий: углубляет

и при абсолютной рефракции — затрудняется действие следую- щей волны раздражений. Поэтому более сильное раздражение возбуж- дит в нервном центре ритм, снижа- ющий частоту тьани и вызывает возбуждение, а качественно по- вышает ритм — торможение.

По праву оптимума и пессиму- ма ритм раздражения является инвер- сией к при действии раздражителя ритмичкой силы. Если увеличивать силу тока сохраняя неизменной час- тоту раздражения, то происходит по- степенное возрастание тьани до оптимальной частоты — оптимум ритма, после чего ритм начинает снижать- ся и даже совсем останавливается, если сила тока будет чрезмерной. Это объясняется тем, что с увеличением силы раздражения возбуждения учащаются по сравнению с исходным ритмом сначала до оптимального, а затем до пессимального.

Эти явления, разработанные Н. Е. Введенским, получили даль- нейшее развитие и уточнение в результате раскрытия механизма электролитической передачи в нервно- мышечном препарате или мышечной возбудимости, к лабильность выяв- лены у синapses. Поэтому синapses или инвертирует частоту раздражений, пере- даваемых с нерва на мышцу.

Методом отведения потенциалов от мышца в области нервно-мышеч- ного синapses установлен следующий. Редкие или оптимальные по час- тоту импульсы проводятся синapses без изменений. При этом каждый импульс приводит к фазе убывания постсинаптического потенциала, вы- званного следующим импульсом. При частом раздражении постсинаптичес- кие потенциалы суммируются, что приводит к стойкой деполаризации постсинаптической мембраны в раз- ветки банки проведение возник- ают пессимума. Это явление часто называют пессимальным тар- жомением или таржомением Вое- довского.

При химическом раздражении тьани- тическим ионом калия, например, ра- ботавшую медиатор ацетилхолин, то в области синapses будет накапли- ваться ацетилхолин, малодемий пезивым окончанием при каждом им- пульсе, и возбуждет пессимум. При частых импульсах проведение ак- может быть блокировано еще на пути к синapses в тонких предсинаптичес- ких окончаниях, обладающих более высокой лабильностью, чем нервные волокна.

Явления оптимума и пессимума общепатологические свойства жизни тканей, образующихся в ответ на лю- бые физические или химические воз- действия. Умеренные раздражения указывают оптимальное (возбужда- ющее) действие, а раздражения большей силы, частоты и длитель- ности вызывают пессимальное (тормо- зящее) действие на реакции раз- личных органов как при непосред- ственном, так и при рефлекторном воздействии на них. Явления оптиму- ма и пессимума отмечают не только в двигательных реакциях, но и в ре- акциях секреторных органов и сер- дечно-сосудистой системы, а также в условнорефлекторных реакциях раз- личной сложности.

**Парабоз.** Н. Е. Введенский, изу- чая влияние различных длительных химических и физических раздраже- ний на нерв нервные выключенных пре- парата, установил закономерные взаимосвязи функционального состоя- ния нерва в раздражаемом участке. Результаты своих исследований Н. Е. Введенский опубликовал в клас- сическом труде «Возбуждение, тар- жомение и парбоз» (1911), в кото- ром изложил теорию о парбозе (от греческих слов: *para* — около, *bios* — жизнь, т. е. состояние на грани жизни). Эта теория объясняет, каким образом возбуждение пере- ходит в таржомение. Последнее со- стояние может закончиться прекраще- нием жизнедеятельности ткани, то есть ее смертью.

Сумма суммировать параболой была в полном раскрытии Н. Е. Введенским, окончательно разоблачение она получила в работах его учеников и последователей, применивших различные методы физиологических исследований.

Н. Е. Введенский в действии на среднем участке нерва мышечного препарата лягушки эфиром, алкогормом, спиритым калкем, теплом, холодем, сильными электрическим токэм. Под влиянием этих раздражителей данный участок атенялся, то есть альтерировался. На альтерированном участке, а также выше и ниже его накладывали электроды иудливанной катушки. Электрическую активность альтерированного нерва изучали с помощью гальванометра. Одним из признаков его электрораза являются малые или альтерированной, и другой — на нормальный участок, расположенный ближе к мышце. До действия альтерированного вещества высота тетанического сокращения мышца зависела от силы или частоты раздражения. Чем больше сила или частота, тем выше сокращение мышца.

При воздействии на нерв альтерированным веществом через некоторое время на разном по силе и частоте раздражения мышца начинает отвечать одинаковыми сокращениями. Эту стадию функциональных сдвигов Н. Е. Введенский назвал *уравнительной*, или *трансформировавшейся*. Затем наступает вторая стадия, во время которой при слабых или редких раздражениях мышца сокращается сильно, а при сильных и частых она или совсем не сокращается, или реагирует очень слабо. Из-за такой ненормальной реакции нерва эта стадия была названа *парадоксальной* (рис. 69). Следующий этап — это стадия *горюющей*, когда при воздействии на нерв раздражителем любой силы и частоты мышца не сокращается. Стадия *возможения* заканчивается состоянием, при котором отсутствуют видимые проявления жизни — возбудимость и проводимость. Это состояние Н. Е. Введенский назвал *карабиолом*, а последовательные изменения — *стадиями карабиотического процесса*. Время наступления отдельных ста-

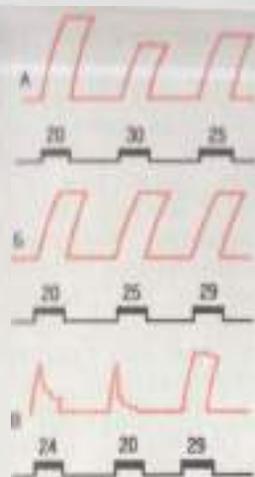
дий, их относительная продолжительность, различаются в зависимости от природы альтерированного вещества и от длительности его действия.

После удаления альтерированного вещества параболой прекращается функциональная стойкая альтерированного участка нерва возвращаются к нормальному состоянию. Если же альтерированное вещество не удалить, то через какое-то время нерв атрофируется.

При изучении потенциалов действия в альтерированном нерве в ответ на раздражения различной частоты в силе выявили строго последовательное наступление функциональных сдвигов независимо от природы альтерированного агента. Нормальный, неальтерированный нерв приводит к мышце ритмичное возбуждение в соответствии с его лабильностью без трансформации.

При развитии уравнительной стадии лабильность альтерированного участка нерва постепенно снижается. Он начинает отвечать на раздражение к нему из нормальных, расположенных частей нерва частыми импульсами не синхронно, а в трансформированном, более редком ритме в соответствии с измененным уровнем лабильности. В то же время редкие импульсы возбуждения, поступающие сюда из нормальной части участка, проходят к мышце без изменения, так как они соответствуют оптимальному ритму возбуждения. Трансформированные ритмы возбуждения, возникающие на разных по частоте и силе раздражения, близки друг к другу, и высоты сокращений мышца приблизительно одинаковы, то есть уравняются.

Во время парадоксальной стадии состояние альтерации углубляется, лабильность еще более снижается по сравнению с нормой. Частые возбуждения, поступающие в альтерированный участок, не только не приводят, так как помещаются в абсолютную



6) Типы сокращения мышц при парализме

А — норма, Б — уменьшенная и В — еще меньшая стадии, цифры — отметка величины индукционного тока (расстояние между катушками аппарата и сантиметры)

рефракторность, но и сами начинают лавинить альтерацию, способствуя развитию пессимума, т. е. суживаясь с увеличением альтерирующего вещества, создают условия для дальнейшего снижения лабильности. Чем больше частота и сила раздражения, тем сильнее будет снижаться лабильность. Альтерирующийся участок может приводить только те импульсы возбуждения, которые вызваны слабыми или редкими раздражениями. Поэтому мышца сокращается лишь в ответ на слабые или редкие раздражения, которые по времени совпадают с концом относительной рефрактерности или началом экзальтации.

В стадии торможения лабильность альтерированного участка значительно снижена, фаза абсолютной рефрактерности настолько продолжительна, что импульсы возбуждения любой частоты попадают в эту фазу и не проводятся. Хотя импульсы возбуждения не проходят через альтерированный участок, он еще обладает возбудимостью. Так, непосредственное раздражение альтерирован-

ного участка индукционным током приводит к сокращению мышцы. Если при раздражении одновременно и интактным нормальным участком и в альтерированный, то мышца перестает сокращаться. Таким образом, импульсы возбуждения, приходя в сильно альтерированный участок, не только сами затухают, но и гасят те возбуждения, которые в нем возникают. При углублении тормозной стадии исчезает возбудимость альтерированного участка.

Таким образом, возбуждение и торможение — это различные реакции тканей на раздражение, исход которого зависит от уровня лабильности. При высокой лабильности импульсы возбуждения проводятся без изменений, снижение лабильности задерживает проведение импульсов и возникает торможение.

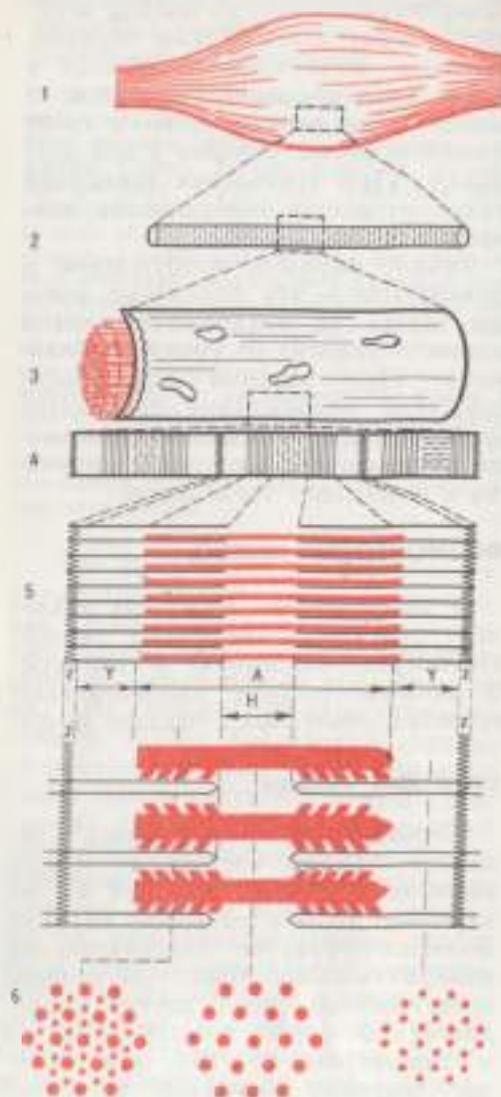
## ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

У позвоночных животных различают три вида мышечных тканей: скелетную, сердечную и гладкую. В данном разделе рассматривают свойства скелетных и гладких мышц.

### СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ

**Строение скелетных мышц.** Скелетные мышцы состоят из группы мышечных пучков. Каждый из пучков включает тысячи мышечных волокон. Волокна образуют сократительный аппарат мышцы. Мышечное волокно представляет собой клетку цилиндрической формы длиной до 12 см и диаметром 10—100 мкм. Каждое волокно окружено клеточной оболочкой — сарколеммой и содержит тонкие нити — миофибриллы (рис. 65).

Миофибриллы — это способные к сокращению лучки нитей диаметром около 1 мкм. Перегородки, называемые Z-мембранами, разделяют каждую миофибриллу приблизительно на 20 тыс. участков — саркомеров, длина которых достигает около 2,5 мкм.



65 Схематическое изображение мышц:

1 — микроскопический вид мышечных волокон; 2 — микроскопический вид миофибрилл; 3 — микроскопический вид миофибрилл с актиновыми и миозинными нитями; 4 — микроскопический вид миофибрилл с актиновыми и миозинными нитями; 5 — микроскопический вид миофибрилл с актиновыми и миозинными нитями; 6 — микроскопический вид миофибрилл с актиновыми и миозинными нитями.

В середине каждой спиралью раскладывается нить 25000 молекул белка миозина диаметром около 10 нм. На обоих концах спиралью к Z-мембране прикреплены нити 25000 тонких, диаметром около 5 нм, нити белка актина. Нить актина состоит из двух частей: частично расположенных между миозиновыми нитями.

Поперечная изгибность, или фибрилла обусловлена чередованием светлых, изотропных участков (I-дисков), образованных актиновыми нитями и темных, анизотропных участков (A-дисков), образованных миозиновыми нитями. В центральной части анизотропного участка актиновые и миозиновые нити не перекрывают друг друга (H-зона).

Белок миозина состоит из полипептидов, вытянутых в нить, две нити образуют двойную спираль. Нить миозина оканчивается двумя глобулярными, сидящими на концах головками, которые вызывают попеременными мостиками, длина их около 20 нм. Молекулы миозина упакованы в толстые нити, состоящих примерно из 150 молекул, расположенных в виде спирали. Из нее выступают от головки поперечные мостики, обладающие АТФ-азной активностью.

Актин представляет собой глобулярный белок, вытянутый в нить диаметром 5 нм, две нити актина закручиваются в виде двойной спирали. Структура актина напоминает две закрученные нитки бус, по 14 бусинок в нитке. На активированных нитях чередуются промежутки (40 нм) имеющие сферические молекулы белка тропомина.

В желобках между нитями актина лежат нити белка тропомина. В расслабленной мышце они находятся ближе к поверхности, неглубоко в желобках.

Миофибрилла трубулируется в волокна, по 4—20 в каждой. Колонки окружены шаровидчатическим ретикулумом — системой поперечных трубулек, расположенных параллельно

и миофибриллам, и поперечных трубочек, пересекających мышечное волокно. Области Z-мембраны продольно-поперечной трубочки образуют цистерны. Поперечная трубочка с прилегающей к ней с двух сторон цистернами образуют триаду. Последние рисунки показывают так, что их центр находится обшам границы А- и У-дисков. Саркоплазматический ретикулум является и передаче возбуждения в поверхностной мембране волокна возбуждения к миофибриллам и в акте сокращения. Внутри мышечного волокна находится саркоплазма жидкости, в которую погружены сократительные элементы мышечного волокна — миофибриллы.

В мышце наряду с активным сократительным компонентом, представляющим миофибриллы, есть пассивный упругий компонент. Он включает сухожилие, соединительную ткань, покрывающую мышечные волокна, их пучки и мышцу в целом, а также упругие образования боковых поперечных мостиков клаузиноподобных.

При сокращении мышца укорачивается и развивает силу, которая зависит растяжения упругого компонента. Последний играет роль буфера при передаче усилий, возникающих в сократительном компоненте к поддерживающим звеньям, вследствие этого движение звеньев тела становится плавным.

Полюскай скелетных мышц белится цветом. Красные полнына богаты саркоплазмами и содержат мало миофибрилл, в белых волокнах много миофибрилл и относительно мало саркоплазмы.

В скелетных мышцах различают симпатические и вегетативные нервы. Двигательный нерв, разветвляясь, таконичивается у каждого мышечного волокна. В области входного окончания осевого цилиндра, которое не проникает через сарколемму, и отделяется ее, образуя специальную структуру — моторную бляшку, нервно мышечный синапс.

Вели конечную двигательную часть. Чувствительные нервы оканчиваются в светлых мышцах предельно дельта мышечным нервом, и расширенную часть которого входит чувствительные волокна.

**Двигательные единицы.** Мышца как функциональное целое состоит из более элементарных функциональных единиц — *двигательных или моторных единиц*, которые могут возбуждаться независимо друг от друга. Двигательной единицей называют обрмщание, включающее в себя мотонейрон и иннервируемые им мышечные волокна.

Двигательное нервное волокно, идущее от мотонейрона спинного мозга, разветвляется в мышце на терминали, каждая из которых заканчивается синапсом на мышечном волокне. Двигательное волокно в результате ветвления иннервирует не одно, а целую группу мышечных волокон. Количество мышечных волокон, входящих в состав двигательной единицы в разных мышцах, неодинаково. Наименьшее число волокон содержится в тех мышцах, которые обеспечивают быстрые движения. Например, в мышцах глазах около двигательные единицы состоят из 3-5 мышечных волокон. В мышцах туловища и конечностей двигательные единицы состоят из сотен и тысяч мышечных волокон.

Активность двигательной единицы в целой мышце регистрирует окциллографом с помощью тонкой застроды, которую вводят в мышцу.

В скелетных мышцах теплокровных животных имеются быстрые и медленные двигательные единицы. Быстрые двигательные единицы в белых мышцах образованы быстрыми мышечными волокнами, медленные двигательные единицы в красных мышцах — медленными волокнами. Скелетные мышцы в большинстве случаев смешанные: они состоят из быстрых и медленных двигательных единиц.

В каждой моторной единице мы-

печные волокна сокращаются одновременно, то есть синхронно. Моторные же единицы работают асинхронно, так как они иннервируются различными двигательными нейронами, которые посылают импульсы с разной частотой и неодновременно. Несмотря на асинхронную деятельность моторных единиц, суммарное сокращение мышцы в целом носит плавный характер в условиях ее нормальной деятельности. Сила мышечного сокращения зависит от числа одновременно функционирующих двигательных единиц и от частоты возбуждений каждой из них.

**Свойства скелетных мышц.** Возбудимость скелетной мышцы меньше возбудимости нервов. Возбудимость определяют по силе мышечного возбуждения, вызываемого через электроды, введенные непосредственно на мышцу. Однако в данном случае раздражаются и мышечные и нервные волокна, поэтому измеренная величина возбудимости не будет соответствовать фактической возбудимости мышцы. Для определения непосредственной возбудимости мышцы ее раздражают одон кураре. Яд не влияет на нервные и мышечные волокна, он блокирует функцию нервно-мышечного синapses и нарушает проведение возбуждения с нерва на мышцу. Возбудимость мышц обусловлена функцией мембраны мышечного волокна.

Возбуждение в мышцах проводится изолированно, то есть не переходит с одного мышечного волокна на другое. Нервно-мышечные синapses в основном расположены в середине мышечного волокна, поэтому возбуждение распространяется в обе стороны и, быстро охватывая всю мышцу, вызывает одновременное сокращение всех ее частей. Однако скорость распространения возбуждения в белых и красных волокнах скелетных мышц различна: так, в белых волокнах она равна 12—15, в красных — 3—3 м/с.

Скелетная мышца — упругое те-

ло. Упругостью обладают как сократительные и эластические компоненты. Они обеспечивают растяжимость, эластичность и упругость мышц.

Если к мышце подвесить груз, она растягивается. Свойство растягиваться под действием груза называется растяжимостью. Сила растяжения мышцы зависит от величины груза. Растяжимость мышечных волокон проявляется в том, что красные растягиваются больше, чем белые, мышцы с параллельными волокнами удлиняются больше, чем с круглыми. При растяжении покоящихся мышц в ней проявляются упругие свойства и развивается напряжение. У упругой мышцы упругое напряжение равно нулю. При растяжении мышечной ткани упругое напряжение прогрессивно увеличивается по мере растяжения. В теле животного даже в условиях покоя скелетные мышцы имеют слабое напряжение, так как они несколько расслаблены.

**Эластичность** — свойство деформированного тела возвращаться к первоначальному своему состоянию после удаления силы, вызвавшей деформацию. Эластичность мышц изучают, растягивая ее грузом. Белые волокна скелетных мышц характеризуются большей эластичностью, чем красные. После удаления груза мышца стремится возвратиться к первоначальной величине. Однако не всегда она достигает первоначальной длины. После длительного растяжения или действия большой нагрузки мышца остается более или менее удлиненной, так как она не обладает совершенной эластичностью.

**Пластичность** — свойство тела сохранять постоянную ему длину вообще фирму после прекращения действия внешней деформирующей силы. Чем больше времени деформирующая сила и продолжительнее ее действие, тем сильнее пластические изменения. Пластичность мышца состоит не только в оставлении удлиненной после растяжения, но и в

иногда укорачивая после длительного тетанического сокращения, и структуру. Различные волокна скелетных мышц обладают разной эластичностью. Так, у хвостовых мышц, которые удерживают тело животного в определенном положении, эластичность выражена больше, чем у бе-

зельных. Эластические и пластические свойства обусловлены разными элементами мышечного волокна. Саркомер и миофибриллы имеют одинаковые эластические и пластические свойства, а саркоплазма — только эластичность.

**Сокращение мышц.** Специфическая деятельность мышечной ткани — ее сокращение при возбуждении. Различают одиночные и тетанические сокращения мышц.

При одиночных сокращениях во время одного краткого раздражения, например электрическим током, мышца отвечает одиночным сокращением. При анализе этого сокращения на микрофото отмечают три периода: латентный — от раздражения до начала сокращения, период сокращения и период расслабления.

Обычная продолжительность одиночного сокращения икроножной мышцы лягушки составляет 0,1 с. Из этого времени 0,01 с приходится на латентный период, 0,04 — на сокращение и 0,05 с — на расслабление. У млекопитающих одиночное сокращение скелетных мышц длится 0,04—0,1 с.

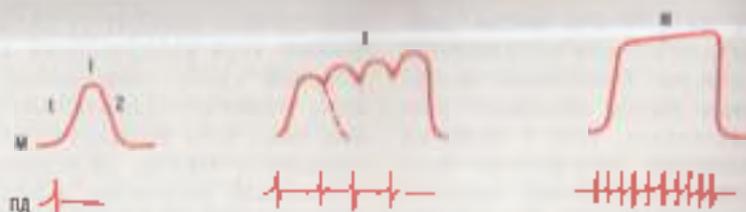
Во время латентного периода в мышце происходят процессы, при которых освобождается энергия для ионного сокращения. Пик потенциала действия по времени совпадает с латентным периодом и началом сокращения.

Время одиночного сокращения неодинаково в различных мышцах у одного и того же животного. Так, в красных волокнах мышц оно значительно больше, чем в белых. Скорость мышечного сокращения в определен-

ной степени зависит от силы раздражения. При раздражении током перерывной силой сокращение мышцы едва заметно. Дальнейшее увеличение силы тока вызывает усиление сокращения мышцы до некоторой максимальной величины. Сила мышечного сокращения зависит от количества возбужденных мышечных волокон, которые обладают различной возбудимостью. Слабое раздражение действует на наиболее возбудимые волокна, по мере усиления раздражения начинают реагировать и другие волокна, наконец наступает момент, когда возбуждаются все мышечные волокна — наступает максимальное сокращение мышцы.

**Тетаническое сокращение** мышц. Если к мышце поступают несколько возбуждающих импульсов, ее одиночные сокращения суммируются, в результате этого происходит сильное и длительное сокращение мышцы. Длительное сокращение мышцы при ее ритмическом раздражении называется *тетаническим сокращением* или *тетанусом*. Механизм тетанического сокращения мышцы был выяснен Гельгольцем в опытах на першмишечном препарате. При нанесении на мышцу одиночных раздражений, следующих друг за другом с различными интервалами времени, наблюдают сокращения разной формы. В том случае, когда раздражения отделены друг от друга интервалами времени, превышающим продолжительность одиночного сокращения, получают одиночные сокращения. При более частых раздражениях, если каждый импульс возбуждения действует на мышцу в тот момент, когда она уже начинает расслабляться, отмечают нетолстый или зубчатый, тетанус.

Если же раздражения настолько частые, что они воздействуют на мышцу до начала ее расслабления, то получится длительное непрерывное сокращение мышцы — *гладкий тетанус* (рис. 66). При очень большой



**66** Сокращение skeletalной мышцы при различной частоте раздражения:

I - одиночные сокращения; II - зубчатый (полетельный) ритм; III - рядовой (близкий к синусу); М - медиаторы; Л, С, Р - периоды действия: Л - латентный период; С - фаза сокращения; Р - фаза расслабления.

частоте раздражений каждое очередное раздражение будет попадать на фазу абсолютной рефрактерности и мышца вообще не сократится.

Высота сокращения мышцы при тетанусе больше, чем при одиночных сокращениях. Объясняя этот эффект. Гельгольц рассматривал тетанус как простое геометрическое складывание (суперпозицию) одиночных сокращений. При тетанусе каждое последующее сокращение мышцы в ряду складывающихся одиночных сокращений начинается от той точки, где мышцу застал новое раздражение, и ее сокращение идет от этой точки, как от точки покоя. Дальнейшие исследования показали, что явление суперпозиции при тетанусе нельзя сводить к простому складыванию, т.е. есть суммарную механических эффектов. Эффект от двух следующих друг за другом раздражений не совпадает с арифметической суммой одиночных сокращений. Он может быть больше или меньше данной суммы. Следовательно, способность к новому сокращению после каждого предшествующего импульса возбуждения неодинакова.

Высота мышечного сокращения при тетанусе зависит от ритма раздражения, а также от возбудимости и лабильности, которые изменяются в процессе деятельности мышцы. Тетанус наиболее высокий при оптимальном ритме, когда каждый послед-

ующий импульс действует на мышцу в фазу экзальтации, вызванной предыдущим импульсом. В этом случае создаются оптимальные условия для усиления работы мышцы.

Изотонические и изометрические сокращения. Существование для вида сокращения мышц изотоническое и изометрическое. Когда мышца при раздражении сокращается, не поднимая никакого груза, напряжение ее мышечных волокон не изменяется и равно удельное сокращение называют *изотоническим* (Isos — равный, тонус — напряжение). Если концы мышцы закреплены, то при раздражении она не укорачивается, а лишь сильно напрягается.

Сокращение мышцы при котором ее длина остается постоянной, называется *изометрическим* (Isos — равный, метрон — мера, размер). В этом случае сократительный компонент укорачивается за счет упругого компонента. Когда у изометрически сокращающейся мышцы освободить сухжакже, то мышца станет сокращаться *изотонически*, а предзарительный упругий компонент очень быстро укорачивается. Упругий компонент при изометрическом сокращении может увеличивать свою длину на 2—5% от длины покоя.

Изотонические сокращения мышцы происходят при действии на нее груза и упругой, которая не позволяет ей укоротиться. С увеличением размера упругости (жесткости) упругий компонент укорачивается и, наоборот, мышечный компонент увеличивается. Различия в упругости при сокращении. Отдельно выделены для изометрических сокращений, говоря строго о культурных и дельтовых мышцах. В противном же

ионы кальция ионы натрия и ионы калия в делях мембраны в ее сокращениях.

Успехи мышечного сокращения В. А. Эйнгарту и Н. П. Дубинину еще в 1939 г. удавалось, что структурный белок миофибриллы — миозин — обладает свойствами фермента аденозинтрифосфата, расщепляющей АТФ. Позднейшим АТФ-тии миозин гидролизует. Вскоре после этого открыли доверский биохимик А. Сент-Аврда показал, что в мышце вместо такого белка актив. При взаимодействии с миозином он образует комплекс — актомиозин, ферментативная активность которого почти в 10 раз выше активности миозина.

Теория мышечного сокращения получила дальнейшее развитие под руководством георга сколларих итей. В сократительной единице мышцы — миофибрилле — длина саркомера изменяется в результате скольжения актиновых нитей вдоль миозиновых, но сами нити при этом не укорачиваются. В расслабленной, а тем более растянутой мышце актиновые нити расходятся дальше от центра саркомера, и длина саркомера больше.

При иотоническом сокращении мышцы актиновые нити скользят по направлению к центру саркомера вдоль миозиновых нитей. Нити активно прикреплены к Z-мембране, тянутся за собой, и сжимают укорачиваются. Суммарное укорачивание всех саркомеров вызывает упрочнение миофибрилла, и мышца сокращается.

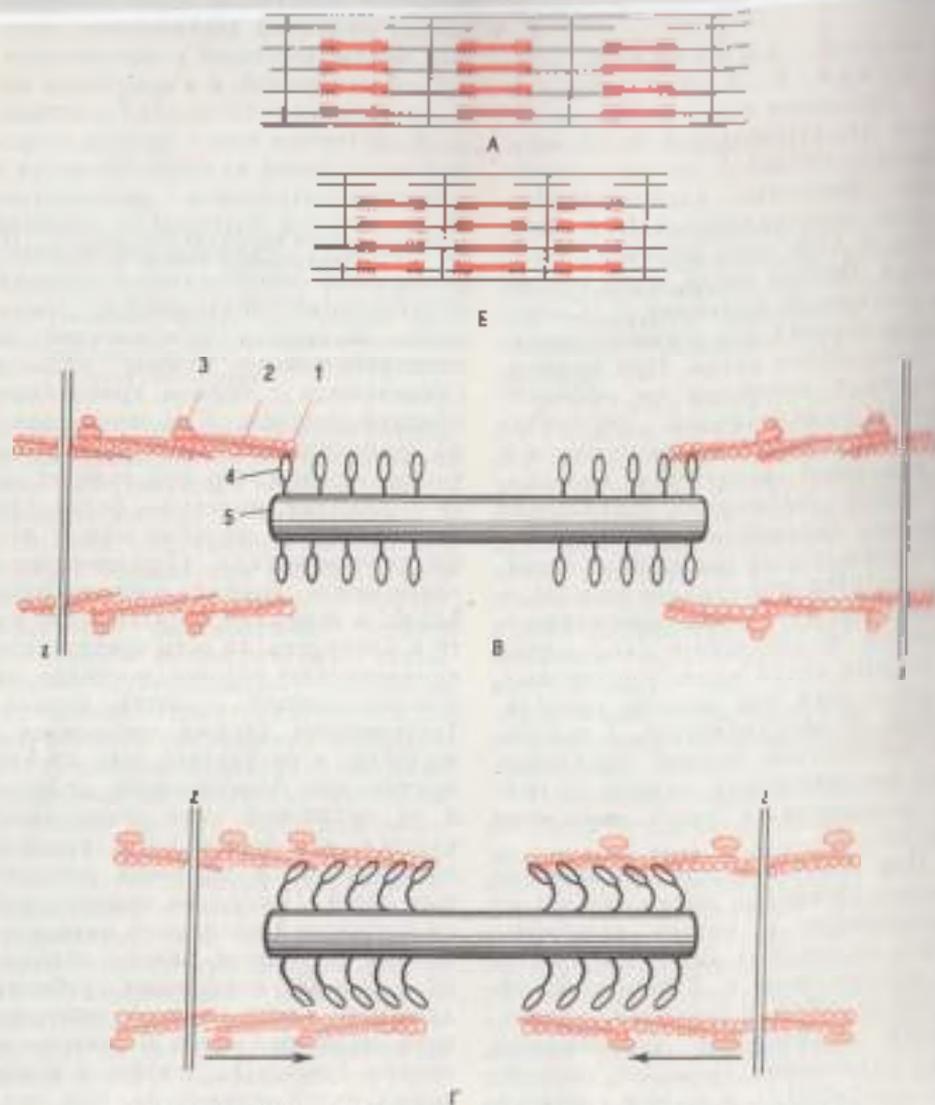
Механизм скольжения нитей активно исследовали не только Смит, но и сколларих происходит в результате движений поперечных мостиков миофибриллы итей. В последнее время принята следующая модель скольжения нитей актина.

Механическому сокращению кальция предшествует ее возбуждение, вызываемое импульсами для а-сильных ветвей и области нерва

высшегого сигнала — длительной дельсой пластинкой. Здесь возбуждается мейнатор ацетилхолин, который взаимодействует с постсинаптической мембраной, и в мышечном волокне возникает потенциал действия.

В состоянии покоя мышца основная часть ионов кальция хранится в саркоплазматическом ретикулуме. Под влиянием потенциала действия из цистерн гаркоплазматического ретикулума освобождается кальций, запускающий механическое сокращение мышцы в определенной последовательности. Ионы кальция связываются с белком толстином, образуя комплекс. При этом мышца ла тропиюне изменяет свою форму таким образом, что она толкает нити — длинные молекулы белка тропиюне — в желобки между двумя нитями актина. (Тропиюне в покоящейся мышце располагается ближе к поверхности актиновой нити и блокирует, то есть препятствует прикреплению головок мостиков миозиновых нитей к нитям актина.) Тропиюне глубже опускается в желобки, в результате чего прекращается его блокирующее действие и на актиновой нити и краешек участка, к которому могут прикрепляться головки мостиков миозиновых нитей. Последние прикрепляются к соседней актиновой нити с наклоном и с краю центра саркомера — головки свертывают гребковые движения и производят актиновую нить по направлению к центру саркомера (рис. 671). Головок у миозиновых нитей множество, они тянут актиновую нить с объединенной суммарной силой. При однократном гребковой движения ролтик саркомера укорачивается примерно на 1 % его длины.

После окончания пика потенциала действие активируется кальциевый насос (Са-зависимый АТФ-дез) мембраны саркоплазматического ретикулума. За счет энергии выделяющейся при расщеплении АТФ кальциевый насос перекачивает ионы



**67** Схема механизма сокращения миофибриллы:

А - расслабленная и Б - сократившаяся миофибрилла; В - схема взаимного действия миозина, тропомиозина и тропонина в миофибрилле в состоянии покоя; 2 - мембрана; Г - модель сокращения действующих клеток; 1 - миозин, 2 - нить тропомиозина, 3 - тропонин, 4 - головки

аккеревых миозиев, 5 - нить миозина. Головки миозина прикреплены к нитям актина, они образуют гребешки, связывая в себя актин и склизят по направлению к центру сокращенной миофибриллы.

иногда обратив в сторону саркомерного ретикулума. Когда головкой ионов кальция и саркомеромы миоцита выходя из цитоплазмы, комплекс тропомиозина — актина распадается и восстанавливается первоначальная форма тропомиозина, характерная для покоящихся миофибрилл. Тропомиозин выходит из желобков между актиновыми нитями и опять блокирует процесс прикрепления головок к нити актина. Головки мостиков миозиновой нити отсоединяются и отпускают актиновую нить. Под влиянием нового потенциала действия снова выделяются ионы кальция и процесс прикрепления головок мостиков миозиновой нити повторяется. Такие ритмические прикрепления головок уже к другим участкам актиновой нити, гребковые движения головок и отсоединения приводят актиновую нить к центру саркомера. Эта ритмическая активность головок возможна до тех пор, пока происходит активация АТФ-азы и расщепление АТФ.

В результате суммации минимальных укорочений последовательно расположенных саркомеров в миофибриллах наступает изотоническое сокращение мышцы. При этом мышца может укоротиться до 50% своей длины. Мышечное сокращение происходит тем быстрее, чем больше гребковых движений делают головки в единицу времени.

Головки поперечных мостиков миозиновой нити содержат каталитические активные центры фермента аденилатрифосфатазы — АТФ-азы. При прикреплении головки к актиновой нити АТФ-аза активируется в присутствии ионов магния и АТФ расщепляется. В каждом цикле прикрепления — отсоединения головок одна молекула АТФ расщепляется до АДФ и за счет выделившейся энергии головка совершает гребковое движение. Когда головка отсоединяется, с ней связывается ионная молекула АТФ. Циклическая активность

поперечных мостиков миозиновой нити, то есть ритмическое прикрепление и отсоединение головок, их гребковые движения, обеспечивающие мышечное сокращение, возможны только до тех пор, пока происходит активация АТФ-азы и расщепление АТФ. Если расщепление АТФ блокировано, поперечные мостики миозиновой нити перестают работать и мышца расслабляется.

В случае изометрического сокращения головки поперечных мостиков миозиновой нити прикрепляется к актиновой нити под прямым углом, а затем она поворачивается на шейке примерно под углом 45°. Шейка головки приходит в состояние напряжения и развивает упругую силу. При этом поперечные мостики тянут соседние актиновые нити с обеих сторон силой, создавая суммарную упругую силу. Но поперечные мостики не находятся в состоянии постоянного напряжения. Отдельные головки мостиков уже через сотни или десятки доли секунды отпускают актиновую нить. Однако фаза отсоединения так же коротка, как и фаза прикрепления, за ней следует новая прикрепление головок к актиновой нити. Несмотря на ритмическую смену прикрепления и отсоединения головок поперечных мостиков с частотой 5—30 Гц, сила, развиваемая мышцей в физиологических условиях, не изменяется, так как большое количество головок поперечных мостиков находится в прикрепленном состоянии, обуславливающим напряжение мышцы.

— Химизм мышечного сокращения. Для мышечного сокращения необходима АТФ, энергия которой используется в мышце для различных процессов: работы натрий-кальциевого насоса, поддержания постоянного градиента концентрации ионов натрия и кальция по обе стороны клеточной мембраны, скольжения актиновых нитей между нитями миозина, ведущего к укорочению мышц, работы кальциевых

пасасы, отключившиеся во время работы в электорном саркомерном цитоскелетном ретикулуме.

Содержание АТФ в мышце велико и составляет около 5 ммоль/л. В процессе мышечной сокращения АТФ быстро расходуется, расщепляясь до АДФ, поэтому длительная мышечная работа невозможна без ресинтеза АТФ, который происходит в результате расщепления креатинфосфата на креатин и фосфорную кислоту. Остаток фосфорной кислоты ферментативным путем превращается в АДФ, которая превращается в АТФ (креатинфосфат + АДФ → АТФ + креатин). Креатинфосфата в мышце содержится значительно больше (около 30 ммоль/л), чем АТФ. При интенсивной или длительной работе запасы креатинфосфата быстро истощаются и в этих условиях ресинтез АТФ может осуществляться только за счет окислительного гликолиза и тканевого дыхания.

К основным источникам энергии для ресинтеза АТФ в мышцах относятся глюкоза и гликоген. Вольткаясь в реакции гликолиза, гликоза и гликогена выдают содержащуюся в их химических связях энергию, а сами превращаются в молочную кислоту.

В работающих мышцах значительно снижается содержание гликогена и увеличивается содержание молочной кислоты. В аэробных условиях часть молочной кислоты окисляется в цикле Кребса до двуокиси углерода и воды при одновременном образовании АТФ. Большая же часть молочной кислоты в процессе гликолиза окисляется и превращается в гликоген. При интенсивной мышечной работе для ресинтеза АТФ выделяется также энергия, выделяемая при окислении жирных кислот.

Накапливаясь в мышцах АДФ в результате расщепления АТФ вступает в реакцию, при которой идет перифосфорилирование двух молекул АДФ друг с другом с образованием АТФ (АДФ + АДФ → АТФ + АМФ).

В период покоя в мышцах происходит креатинифосфата в результате реакции перифосфорилирования между АТФ и креатином (АТФ + креатин → креатинфосфат + АДФ).

Таким образом, непосредственным источником энергии для обеспечения мышца служит АТФ. При благоприятных условиях ресинтез АТФ ее количество в мышцах не уменьшается, а уменьшается только содержание гликогена.

При интенсивной мышечной работе усиливается гликолиз и увеличивается концентрация молочной кислоты. Для ее окисления необходима дополнительная кислородная потребность, которую обозначают как кислородный долг. Накопление молочной кислоты сопровождается усилением дыхания и сокращения сердца. Однако при усиленном и кризисном состоянии не могут полностью обеспечить мышцы необходимым количеством кислорода, и возникает кислородная задолженность.

Теплообразование при мышечной работе. При сокращении мышцы в ней образуется тепло. Этот процесс можно зарегистрировать и измерить с помощью несоосновательных приборов в опыте и при возбуждении и сокращении мышцы. Из всей энергии, которая образуется в возбужденной мышце, около 30 % ее преобразуется в механическую, а остальная выделяется в форме тепла.

В процессе образования тепла в мышце выделяют две фазы. Первая фаза *фазы начального теплообразования*. Она начинается с момента возбуждения мышцы и продолжается в течение всей сокращения, включая и фазу расслабления. Теплота образуется в результате химических процессов расщепления АТФ, освобождениях возбуждения, сокращения и расслабления мышц.

Вторая фаза теплообразования длится несколько минут после рас-

Атрав мышцы и называется *фаза анаболического или восстановительного теплообразования*. Она характеризуется тем, что выделяется меньше АТФ. Главную роль в синтезе АТФ в восстановительной теплообразовании играют процессы гликолиза и окислительного фосфорилирования.

В первую фазу выделяется около 60%, а во вторую — около 40% всей образующейся теплоты в мышце.

**Сила мышцы.** Степень укорочения мышцы при сокращении зависит от силы раздражения, морфологических свойств и физиологического состояния. Длинные мышцы сокращаются на большую величину, чем короткие. Незначительно растяжение мышцы, когда напрягается упругие компоненты, увеличивает ее сокращение, а при сильном растяжении сила сокращения уменьшается. Это зависит от условий взаимодействия актоновых и миозиновых нитей в процессе сокращения. Напряжение, которое могут развивать миофибриллы, определяется числом поперечных миозиновых нитей, взаимодействующих с нитями актина, так как последние служат местом взаимодействия и разрывов усилок между двумя тилами миофибриллы (нитей). В состоянии покоя довольно значительная часть поперечных мостиков «включается» с активными нитями. При сильном растяжении мышцы активные в миозиновые нити части не успевают раскрыться и между ними образуются незначительные поперечные связи. Величина сокращения снижается также при утомлении мышцы.

Силу мышцы определяют по максимальной напряжению, которое она может развить в условиях изометрического сокращения или подвоямая максимальной груз. Изометрически сокращающаяся мышца развивает максимально возможную для нее напряжение в результате активации всех мышечных волокон. Та-

кое напряжение обычно называют *абсолютной силой*.

Максимальная сила мышцы зависит от числа мышечных волокон, составляющих мышцу, и от толщины. Они формируют анатомический поперечник мышцы, который определяется как площадь поперечного разреза мышцы, приведенная к перпендикулярной ее длине. Отношение максимальной силы мышцы к ее анатомическому поперечнику называют *относительной силой мышцы*, измеряют в кг/см<sup>2</sup>.

Существует также понятие *физиологического поперечника мышцы* — это поперечный разрез мышцы перпендикулярный ходу ее волокон. В мышцах с параллельным ходом волокон физиологический поперечник совпадает с анатомическим. У мышц с косыми волокнами он будет больше анатомического. По этой причине сила мышцей с косыми волокнами значительно больше силы мышцы той же толщины с продольными волокнами. Близкостности мышц животных с косыми волокнами терпеть не могут. Такие мышцы имеют большой физиологичский поперечник, поэтому и обладают большой силой. Отношение максимальной силы мышцы к ее физиологическому поперечнику называют *абсолютной силой мышцы*. В процессе мышечной работы поперечник мышцы увеличивается и, следовательно, исчерпывает сила данной мышцы.

**Работа мышцы.** При сокращении мышца укорачивается, совершая работу. Работу мышцы, при которой происходит перемещение груза и движение костей в суставах, называют *динамической*. Мышца производит работу и в том случае, когда она сокращается изометрически, развивая напряжение без укорочения мышцы, например при удержании груза. При этом внешней работы не производится. В такую работу называют *статической*.

Динамическая работа мышца (W) измеряется произведением вы-

сы груза ( $P$ ) на высоту его подъема ( $h$ ) и выражается в киллограмм-метрах:  $W = Ph$  (кгм). Внешняя механическая работа мышцы по мере поднятия груза сначала увеличивается, а затем уменьшается.

Зависимость работы от величины груза выражается законом средних нагрузок: работа мышцы будет наибольшей при средних нагрузках. Кроме нагрузок, имеет значение и ритм работы. Максимальная работа будет выполнена при среднем ритме сокращения (закон средних скоростей).

**Утомление мышцы.** Утомлением называется временное понижение или прекращение работы клетки, органа или целого организма в результате их деятельности. При утомлении понижается функциональные свойства мышцы, возбудимость, лабильность и сократимость. Высота сокращения мышцы при развитии утомления постепенно убывает. Одноточное сокращение мышцы становится полетич и затянутым во времени в основном за счет удлинения периода расслабления.

Скелетные мышцы утомляются раньше гладких. В скелетных мышцах сначала утомляются белые волокна, а потом красные.

Для объяснения утомления И. Шифф предложил теорию истощения. Согласно этой теории причиной утомления служит истощение в мышце энергетических веществ, в частности гликогена. Однако детальное изучение этого вопроса показало, что содержание гликогена в утомленных до предела мышцах еще довольно значительно.

Теория утомления Е. Ифлюгера объясняет утомление накоплением большого количества молочной и фосфорной кислот, а также других продуктов обмена, которые нарушают обмен веществ в работающем органе, и эта деятельность прекращается. Так, фосфорная кислота связывает ионы кальция и тем самым снижает сокращение мышцы. Про-

дукты обмена угнетают способность мембраны мышечного волокна генерировать потенциалы действия.

Это положение было подтверждено опытами И. Кларендану, который помещал в сосуд с небольшим объемом раствора Рингера и раздражениями доводил до полного утомления. После смены раствора сокращения мышцы постепенно восстанавливались.

Обе теории сформулированы на основании опытов, проводимых на изолированной скелетной мышце, и объясняют утомление одностороннее и угнетение. Отдельные реакции, сопутствующие развитию утомления, приписались за их причиной.

Дальнейшим изучением утомления в условиях целого организма установлено, что в утомленной мышце проявляются продукты обмена веществ, уменьшается содержание гликогена, АТФ, креатинфосфата. Изменения наступают и в сократительных белках мышцы. Происходит связывание или уменьшение субфидрильных групп актомиозина, в результате чего нарушается действие АТФ. Нарушения химического состава мышцы, находящейся в органе, не выражены в меньшей степени, чем изолированной, благодаря трофи спортивной функции крови.

В опытах на нервно-мышечной препарате Н. Е. Введенский установил, что если раздражать мышцу через нерв, то вскоре она перестанет сокращаться. При раздражении после этого непосредственно мышца сокращения ее возобновятся. Учитывая открытую им практическую неутомляемость нерва, Н. Е. Введенский сделал вывод, что прежде всего утомляются синапсы и связь с них высокой лабильностью.

Быстрая утомляемость синапсов обусловлена следующими факторами. При длительном раздражении в нервных окончаниях уменьшается запас запаса запаса медиатора, а синтез не успевает за высвобождением. Поступно выделяющийся порции медиатора адетнакопится на каж-

ый импульс постепенно уменьшается и соответственно замедляется ее рефлекторная реакция на электрические раздражители. Одновременно с этим накапливаются продукты обмена в мышце и повышается чувствительность потенциалочувствительной мембраны к ионтолактину, в результате чего уменьшается величина локального потенциала. Когда он падает ниже некоторого критического уровня, в мышечном волокне не возникает потенциал действия.

В организме в различных условиях рефлекторной дуги утомление в первую очередь наступает в первых нейтрах, особенно в клетках коры больших полушарий. Аfferентные нейроны утомляются быстрее эfferентных.

Функциональное состояние мышц в организме находится под влиянием центральной нервной системы, и прежде всего коры больших полушарий. Это влияние осуществляется различными путями: через соматические нервы, вегетативную нервную систему и железы внутренней секреции. По двигательным нервам к мышце поступают нервные импульсы, вызывая сокращение, в процессе которого развивается ее физико-химические свойства и функциональное состояние. Через нервы вегетативной нервной системы происходит трофическое влияние на мышцы. Трофические импульсы, поступающие в мышцы по соматическим нервам, усиливают процессы обмена веществ и повышают работоспособность мышцы. Например, сокращения утомленной мышцы усиливаются, если раздражать импульсы к ней симпатический нерв. Также же действие оказывает и адреналин.

Состояние самой центральной нервной системы и значительной степени обусловлено влиянием процессов, происходящих в мышцах. По рефлекторным мышечным волокнам по аfferентным нервам в центры идут импульсы, влияющие на их функциональное состояние и рефлекторно на

деятельность мышц. В мышцах в состоянии покоя и при сокращениях образуются различные продукты обмена веществ, которые играют определенную физиологическую роль. Эти продукты, циркулируя в крови, в зависимости от их концентрации могут влиять по-разному: при малой концентрации стимулируют, а при большой угнетают деятельность центральной нервной системы.

Несмотря на то что имеется очень много исследований о локализации утомления и тех изменениях в организме, которые сопутствуют ему, до сих пор нет единой теории о сущности процесса утомления.

Наступление утомления мышц можно задержать с помощью тренировки. Она развивает и совершенствует функциональные возможности всех систем организма: нервной, дыхания, кровообращения, выделения и т. д. При тренировке увеличивается объем мышц в результате роста и утолщения мышечных волокон, возрастает мышечная выносливость. В мышце повышается содержание гликогена, АТФ и креатинфосфата, укрепляется течение процессов распада и восстановления веществ, участвующих в обмене. В результате тренировки коэффициент использования кислорода при работе мышц повышается, усиливаются восстановительные процессы вследствие активизации всех ферментативных систем, уменьшается расход энергии. При тренировке совершенствуется регуляторная функция центральной нервной системы, и в первую очередь функций коры больших полушарий. Образуется динамический стереотип, и двигательные акты автоматизируются, устанавливается точная координация между движениями животного и деятельностью всех систем организма.

**Тонус мышц.** Скелетные мышцы способны длительно находиться на том или ином уровне напряжения под влиянием редких раздражений. Этот вид деятельности мускулатуры на-

вызывается *тонусом*. Высшим проявлением его служат переделенная степень упругости мышц. Осуществление тонуса скелетных мышц обусловлено функцией медленных двигательных единиц красных волокон мышц.

Характерная особенность красных волокон — малая скорость их сокращения и расслабления, в результате чего бывает достаточно редкого ритма возбуждений для поддержания этих волокон в сокращенном состоянии. Укороченные волокна сокращаются образованием более прочных межмолочулярных связей между нитями актина и миозина, а также перестройкой коллоидных структур мышечного волокна.

Тонус скелетных мышц связан с поступлением редких нервных импульсов к мышце, в результате чего мышечные волокна возбуждаются не одновременно, а попеременно, сменяя друг друга. Эти импульсы поступают от мотонейронов спинного мозга, активность которых поддерживается импульсами, идущими как из вышележащих нейронов, так и от мышечных веретен, возбуждающихся при растяжении.

У млекопитающих существуют специализированные рефлекторные дуги, одни из которых обеспечивают тетанические сокращения, в другие — мышечный тонус.

Тонус скелетных мышц играет важную роль в поддержании определенного положения тела в пространстве и деятельности двигательного аппарата. Тонические сокращения мышц протекают без значительного повышения анаэробного обмена, они экономичны и не сопровождаются большими энергетическими затратами, поэтому при тонусе мышцы млекопитающих.

## **Гладкие мышцы**

**Строение гладких мышц.** В организме высших животных гладкие мышцы находятся во внутренних ор-

ганах, в стенке сосудов и коже. Гладкие мышцы в отличие от поперечнополосатых не имеют выраженной поперечной исчерченности, сокращаются относительно медленно, отличаются сокращением на растяжение и могут продолжительное время находиться в сокращенном состоянии без утомления. Они состоят из удлиненных клеток цилиндрической формы.

Существуют различные типы гладких мышц. Одни сокращаются с определенной силой и ответ на возбуждение и не обладают спонтанной автоматической активностью (примечания, предчечечный, пищевод, мышцы мигательной перепонки, мышечного пузыря, кровеносных сосудов). Другие способны к спонтанной автоматической ритмической активности, которая изменяется под влиянием двусторонних нервов (мышцы желудочно-кишечного тракта, мотонейроны в матке).

Длина гладкомышечных клеток от 30 до 500 мкм, в желудочном кишечном тракте — от 70—90 до 400 мкм, на чаще она равна 100—200 мкм. Диаметр клетки 2—10, чаще — 2—6 мкм. Каждая клетка имеет плазматическую мембрану неодинаковой толщины у разных органов. У клеток желудочного кишечника та же, в сосудах она составляет около 10 нм. Строение этой мембраны такое же, как и у других клеток.

На поверхности клеток гладких мышц имеются вдавливания соседних клеток в виде мелких сферических карманов и боковые выступы. Боковые отростки обеспечивают тесную связь гладкомышечных клеток. В участке звена (окна) плазматические мембраны соседних клеток сливаются наружными сторонами. При зенцевой связи может быть два вида соединенных клеток, простое соединение отростка одной клетки с телом или отростком другой, дуговидное: разный выступ одной клетки соединяется с пленкой тела другой. Гладкомышечные клетки при помощи отростков группируются в длинные му-

ны, разветвленные соединительные волокна перегибками. Диаметр пучка составляет около 100 мкм. Они являются, формируя тучки перемычки от одного пучка к другому, что важно для деятельности мышцы как единой системы. Только в ретикулярной мышце глаза и раздвоенной мышце окулярной оболочки волокна относительно разделены.

Гладкие мышцы иннервируются симпатическими и парасимпатическими нервами. Одно нервное волокно может контактировать с несколькими клетками.

Сократительный аппарат клеток гладких мышц состоит из протофибрилл, флуорифибрилл и миофибрилл. Миофибриллы гладких мышц размещаются в клетке параллельно друг другу.

В миофибриллах находятся тонкие нити протофибрилл, или микрофиламентов, трех типов: актиновые, миозиновые и промежуточные. Актиновые и миозиновые нити распределены неравномерно, поэтому гладкомышечная клетка не имеет поперечной чересчурности. Нити миозина короче, они образуют димеры, в которых сходят поперечные мостики с глобулами. Длинные актиновые и короткие миозиновые нити участвуют в укорочении гладкомышечной клетки при сокращении. Макрофиламенты промежуточного типа располагаются пучками, соединяемыми с особыми прикрепительными пластинами, или плотными тельцами, образуя внутриклеточную сеть гладкомышечной клетки. Плотные тельца связаны между собой не только промежуточными микрофиламентами, но и актиновыми нитями. Эти структуры имеют существенное значение для процесса сокращения.

Возбудимость гладких мышц. Гладкие мышцы менее возбудимы, чем скелетные: порог возбудимости выше, а критическая бифазность. Мембранный потенциал покоя гладких мышц у различных животных составляет от 40 до 70 мВ. Наряду с ионными

патрием и калием важную роль в образовании потенциала покоя играют также ионы кальция и хлора.

Электрическая активность клеток гладких мышц проявляется при возбуждении и виде медленных волн, локальных (генераторных) и ритмичных и потенциалов действия.

Медленные волны свойственны мышцам, способным в автоматической, спонтанной активности. Каждая волна обычно начинается медленно развивающейся деполяризацией, которая, достигнув определенного уровня (5-20 мВ), некоторое время удерживается на этом уровне (плато медленной волны), а затем следует фаза реполяризации и мембранный потенциал восстанавливается до исходного значения.

На плато медленной волны при возбуждении мышцы возникает потенциал действия. Каждому потенциалу действия предшествует генераторный потенциал амплитудой 1-5 мВ. На плато медленной волны возникает от 1-3 до 5-6 ионных потенциалов действия.

Медленные волны непосредственно не связаны с сокращением. Они повышают возбудимость многих клеток, что приводит к одновременному возникновению в них потенциалов действия и, следовательно, к одновременному их сокращению.

Проведение возбуждения по гладкой мышце. Проведение возбуждения по гладкомышечным волокнам осуществляется посредством локальных, круговых электрических токов, как и в скелетных мышцах. Однако возбуждение, возникшее в одной клетке, может распространяться на соседние. Это обусловлено тем, что в мембранах гладкомышечных клеток участки контактов с соседними клетками обладают относительно малым сопротивлением и в этих местах круговые токи, возникшие в одной клетке, легко проходят в соседние и возбуждают их.

Возбуждение в разных гладких

мышечных клеток распространяется со скоростью от нескольких микрон до нескольких сантиметров в секунду. Например, скорость проведения возбуждения в кишечнике около 1 см/с, в матке — около 18 см/с.

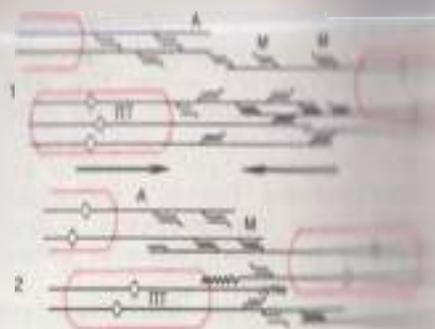
**Сокращения гладких мышц.** Сокращение гладких мышц возникает вслед за появлением потенциалов действия, которые имеют пусковое значение. Сокращение начинается приблизительно через 0,5 с после начала разрядов ликовых потенциалов действия в клетках гладкой мышцы. Потенциалы действия способствуют вхождению ионов кальция в клетку и запускают в действие сократительный механизм.

Увеличение ионов кальция в клетке, необходимое для сокращения, может обеспечиваться за счет выхода кальция из саркоплазматического ретикулаума; входящего кальция из внеклеточной жидкости в процессе развита потенциала действия, освобождения кальция, связанного с клеточной мембраной.

В гладких мышцах содержатся белки тропомиозин и тропонин. Они участвуют в сокращении мышцы. Тропонин соединен с тропомиозином и имеет большое сродство с ионами кальция. Присоединяя ионы кальция, он освобождает сократительную систему от своего тормозного влияния на взаимодействие актина с димерами миозина.

Головки димеров миозина взаимодействуют с актиновыми нитями и вызывают их скольжение (рис. 68). Для этого процесса используется энергия АТФ.

При нанесении одиночного раздражения большой силы возникает сокращение гладкой мышцы. Скрытый период одиночного сокращения этой мышцы значительно больше, чем скелетной мышцы, например, в кишечной мускулатуре кролика он достигает 0,25 с. Одиночные сокращения гладкой мышцы значительно продолжительнее, чем скелетной.



68 Схема сокращения гладкой мышцы.

1 — состояние покоя, А — актиновые нити, М — миозин, III — толстые нити. 2 — во время сокращения.

Так, гладкие мышцы желудка и гуськи сокращаются в течение 80—80, кролики — 10—20 с. Скорость медленно происходит расслабления после сокращения. Благодаря продолжительному одиночному сокращению гладкая мышца может быть приведена в состояние длительного стойкого сокращения, напоминающего тетанус скелетных мышц при относительно редких раздражениях. В этом случае интервал между отдельными раздражениями составляет от нескольких до десятков секунд. Энергетические расходы при таком стойком сокращении гладкой мышцы очень малы, что отличает это сокращение от тетануса скелетных мышц. Поэтому гладкие мышцы потребляют относительно небольшое количество кислорода. Медленное сокращение гладких мышц сочетается с большой силой. Так, мускулатура желудка птиц способна поднимать массу, равную 1 кг на 1 см<sup>2</sup> своего поперечного сечения.

Одно из физиологически важных раздражителей гладких мышц их растяжение. Оно вызывает сокращение мышцы. Способность гладких мышц реагировать на растяжение сокращением имеет большое значение для осуществления физиологической функции многих гладкомышечных органов, например кишечника, мочеточника.

Тонус гладких мышц зависит от активности мышц. Гладкие мышцы обладают способностью длительно находиться на том или ином уровне напряжения в покое или в состоянии редких раздражений. При акт деятельности мускулатуры возникает тонус. Тонус гладких мышц, кроме длительности эффекта, характеризуется также очень низким уровнем энергетического обмена, который в сотни раз меньше, чем при статической сокращениях скелетных мышц. Длительные тонические сокращения гладких мышц особенно выразительно выражены в сфинктерах желудка, стенок кровеносных сосудов. Тонические сокращения гладких мышц, по-видимому, сопровождаются усилением чежмембранной связи электростатической природы и уплотнением коллоидных мембранов саркоплазмы.

**Автоматич. гладких мышц.** Некоторые гладкие мышцы в отличие от скелетных обладают автоматией, то есть могут периодически сокращаться без внешних раздражений под влиянием импульсов, порождающихся в них самих. Автоматия гладких мышц имеет много сходств с мышечным волокном. Она регулируется нервными элементами, которые находятся в стенках органов образованных из гладких мышц. Спонтанные, автоматические сокращения гладких мышц обусловлены спонтанными медленными коническими мембранного потенциала покоя. Когда его величине достигает критической величины, возникают медленные волны и потенциалы действия, в результате чего сокращается мышца.

**Пластичность и эластичность гладких мышц.** В гладких мышцах хорошо выражено свойство пластичности. Оно имеет большое значение для нормальной деятельности гладких мышц стенок желудка, кишечника, мочевого пузыря. Например, вследствие пластичности гладкой мускулатуры стенок мочевого пузыря давле-

ние внутри его относительно мало увеличивается при высокой степени его наполнения. Эластичность в гладких мышцах слабее, чем в скелетных, но они могут очень сильно растягиваться.

## ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВОВ

Основная структурная и функциональная единица нервной системы — нейрон, который представляет собой нервную клетку с отростками. Один из отростков проводит возбуждение от тела нервной клетки и называется *аксоном*. Другие отростки (обычно их бывает несколько и они ветвятся) проводят возбуждение по направлению к клетке, их называют *дендритами*. Эти отростки нервных клеток и образуют нервные волокна (табл. 11).

Нервные волокна служат проводниками нервных импульсов. Различают *мякотные*, или *миелинизированные*, и *безмякотные* нервные волокна. Диаметр мякотных нервных волокон колеблется от 1 до 25 мкм, а безмякотных — от 0,5 до 2 мкм.

Каждое мякотное волокно содержит осевой цилиндр, вокруг которого, следуя друг за другом, цепочкой располагаются шванновские клетки, образуя миелиновую оболочку. Оболочка не сплошная, а прерывается при переходе от одной шванновской клетки к другой, в этом участке образуются перехваты Ранье.

Длина межперехватных участков, покрытых миелиновой оболочкой, примерно пропорциональна диаметру волокна. Например, в нервном волокне диаметром 10—20 мкм длина промежутка между перехватами составляет 1—2 мкм. В тонких волокнах диаметром 1—2 мкм эти участки имеют длину около 0,2 мкм.

Осевой цилиндр содержит аксоплазму, пронизанную тончайшими, диаметром 10—40 нм, нейрофибриллами и микротрубочками. В аксоплазме находится большое коли-

части митохондрии и микросом, а также транспортных филаментов (рис. 65). Последние образованы белком актиним, перифибриллами и микротрубочки — белком миозиним.

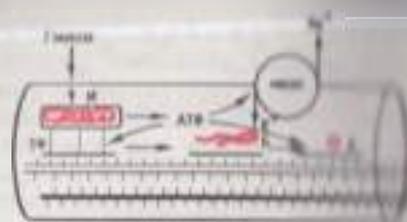
Мышечные и безмякотные периферические волокна идут пучками, несколько пучков составляют нервный ствол, или червь. Один из нервных пучков проводят возбуждение от периферии к нервным центрам — это афферентные, или центробежные, волокна, другие проводят возбуждение от центра на периферию — это эфферентные, или центробежные, волокна. Большинство нервов смешанные, так как в их состав входят афферентные и эфферентные волокна.

Различные структурные элементы нервного волокна выполняют разную физиологическую роль. В процессе возникновения и проведения нервного импульса основную роль играет плазматическая мембрана осевого цилиндра. Миелиновая оболочка выполняет функцию электрического изолятора и трофическую. Благодаря миелиновой оболочке возбуждение возникает не на всем протяжении мембраны осевого цилиндра, а только в перекладках Ранvier. Полагают, что трофическая функция миелиновой оболочки заключается в образовании физиологически активных веществ, участвующих в процессе обмена веществ осевого цилиндра.

Нейрофибриллы, микротрубочки и транспортные филаменты участвуют в переносе различных веществ и некоторых клеточных органелл по нервным волокнам от тела нейрона к нервным окончаниям и в обратном направлении.

Транспортные филаменты, образованные актиним, скользят вдоль микротрубочек. (Они выполняют ту же функцию, которую в мышечном волокне осуществляет миозин.) Они связывают и переносят различные вещества (например, белки или митохондрии) вдоль нервного волокна со скоростью около 400 мкм/сут.

После перерезки нервного во-



65) Энергетический транспортным путем нервное волокно

МТ — микротрубочки и МФ — филаменты образованные микросом. Транспортные филаменты образованы актиним М — митохондрия АТФ — аденозин трифосфат М — микротрубочки — миелиновая оболочка АТФ транспортным путем скользят вдоль микротрубочек и они переносят различные белки и митохондрии. Энергия АТФ используется для переноса веществ к различным частям периферической нервной клетки.

локка его периферический отросток отсепарирован от нервной клетки, атактирует. Это свидетельствует о том, что нервная клетка является трофическим центром для нервных волокон, которые не могут существовать вне связи с клеткой. Перерезанные концы центриальных перерезки могут регенерировать, они образуют колбы роста — утолщения, которые растут в направлении периферического отростка. Вращение нервных волокон из центрального отростка в периферический начинается уже через 2—3 дня после перерезки. Регенерация нервных волокон происходит медленно (0,3—1 мм в сутки). В различных органах восстановления функции после перерезки нерва наступает спустя неодинаковые сроки. Например, в мышцах наблюдаются признаки восстановления функций регенерирующего нерва обнаруживаются примерно через 1,5 мес после перерезки. Полная регенерация нервов происходит в течение многих месяцев и даже лет.

#### СВОЙСТВА НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

Нервное волокно обладает возбудимостью, лабильностью, индивидуальностью в двустороннем проведении

в возбуждении и другими свойствами. **Возбудимость.** У микотных первичных волокон выше, чем у безмикотных. При длительных циклах медленно нарастающего хронического раздражения у ринчатических — до 5 мс.

**Лабильность.** У микотных первичных волокон лабильность более высокая по сравнению со всеми другими нервными образованиями. Эти волокна могут производить до 500 импульсов в 1 с. Очень низкая лабильность у безмикотных волокон.

**Изолированное проведение возбуждения.** Нерв состоит из множества первичных волокон, но возбуждение по каждому волокну распространяется изолированно, не переходя на соседние. Изолированное проведение возбуждения обеспечивается наличием миелиновой оболочки. Чем быстрее приводятся импульсы, тем толще оболочка, так как с увеличением скорости проведения возрастает интенсивность потенциала действия. В безмикотных волокнах возбуждение распространяется медленно, потенциалы действия небольшие и, хотя иблизко волокна толчки, импульсы передаются медленно.

Возбуждение может проводиться только по целому, неповрежденному первичному волокну. При повреждении оболочки нарушается изолированное проведение. При перерезке нерва, его сдавливании, сильном растягивании или раздражении импульсы не распространяются.

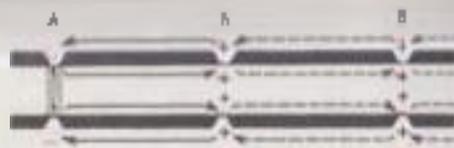
**Плустороннее проведение возбуждения.** Возбуждение по первичному волокну может распространяться в обе стороны. В пределах каждого волокна импульсы возбуждения распространяются по нервному волокну в обе стороны с одинаковой скоростью от раздражаемого участка. Это доказано следующим опытом. На два участка нервного волокна, лежащих на некотором расстоянии, накладывают электроды двух осциллографов. Разрядное ка нерв нанесли между этими участками, и оба осцил-

лографы одновременно регистрировали продолжение нервного импульса.

**Скорость проведения возбуждения.** Возбуждение по первичному волокну происходит при помощи круговых токов. В безмикотных первичных волокнах возбуждение распространяется непрерывно вдоль всей мембраны, от одного возбужденного участка к другому, расположенному в непосредственной близости. В микотных первичных волокнах возбуждение распространяется неравномерно (скачкообразно), как бы прыжковая от одного перехвата Ранье к другому.

Потенциал тока возникает только в перехватах Ранье. Здесь же образуются и потенциалы действия при возбуждении. Они способствуют движению круговых токов. Формируется в микотном первом волокне, круговой ток выходит во внешнюю среду только в области перехвата Ранье, так как миелиновая оболочка, обладая высоким омическим сопротивлением, выполняет функцию электрического изолятора. Вследствие этого межперехватные участки, покрытые миелиновой оболочкой, не возбуждаются, возбуждение возникает в перехватах и распространяется от одного перехвата к другому без затухания, то есть, затухания.

Схема распространения возбуждения изображена на рисунке 70. При возбуждении перехвата А поверхность его мембраны заряжается отрицательно, поверхность мембраны соседнего перехвата Б остается заряженной положительно, что приводит к появлению электрического кругового тока. Выходя через перехват Б, этот ток возбуждает его и вызывает перезарядку мембраны — образуется новый круговой ток уже между перехватами Б и В. Перехват Б не может возбудить перехват А, так как последний еще некоторое время остается в состоянии рефракторности. Таким образом, возбуждение в микотных первичных волокнах распро-



**70** Схема распространения возбуждения в миелиновой нервно-волокне:

A, B и C — перехваты Ранвье, стрелками показано направление круговых токов

страняется скачкообразно, «перепрыгивая» от одного перехвата Ранвье к другому через участки, покрытые изолирующей миелиновой оболочкой.

Длина межперехватных участков пропорциональна диаметру нервного волокна, поэтому чем толще осевой цилиндр, тем длиннее участки волокна между перехватами Ранвье.

В разных нервных волокнах скорость проведения возбуждения неодинакова. В мякотных волокнах она больше, в безмякотных — меньше. Скорость проведения возбуждения зависит также от толщины нервного волокна: она прямо пропорциональна его диаметру. Мякотные волокна типа А проводят возбуждение со скоростью от 5 до 120 м/с, из них: волокна  $A_1$  — 70—120 м/с, волокна  $A_2$  — 40—70, волокна  $A_3$  — 15—40, волокна  $A_4$  — 5—15 м/с.

В мякотных волокнах типа В скорость проведения возбуждения колеблется от 3 до 18 м/с, в безмякотных волокнах типа С — от 0,5 до 3 м/с.

**Обмен веществ в нерве.** Интенсивность обмена веществ в нерве очень мала. О динамике этого обмена при возбуждении нерва и в покое можно судить по теплопродукции, потреблению кислорода и выделению двуокиси углерода. Во время возбуждения обмен веществ усиливается, возрастает потребление кислорода и выделение двуокиси углерода. Потребление кислорода увеличивается при повышении частоты его раздражения. В покое в нервах расщепляется в основном глюкоза и в незначи-

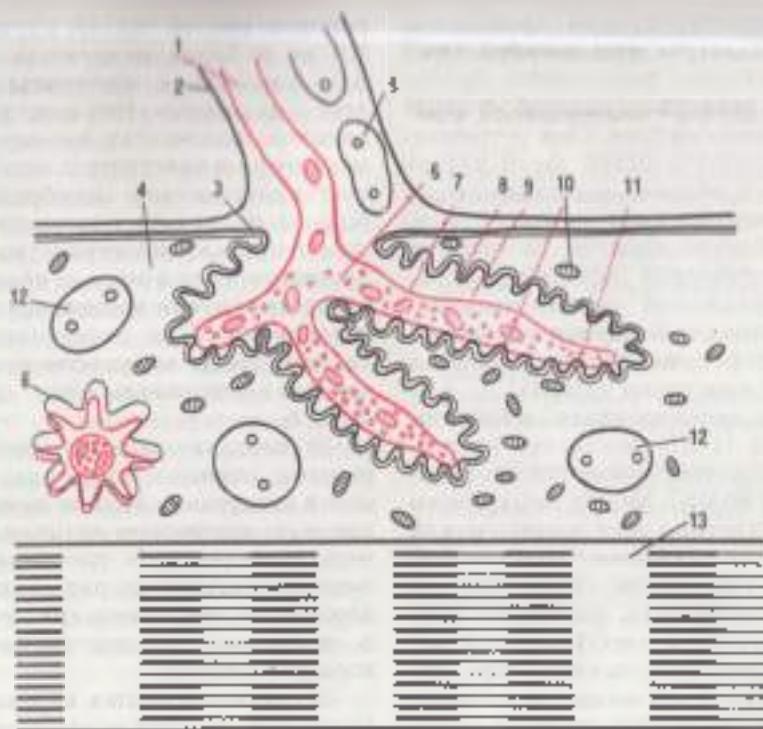
тельном количестве жиры и белки. При возбуждении нерва увеличивается потребление кислорода и выделение двуокиси углерода, а также теплопродукция. Например, если лишний нерв лягушки в покое выделяет 0,008 мг двуокиси углерода и  $4,14 \cdot 10^{-7}$  кал на 1 г нерва в минуту. При раздражении нерва выделение двуокиси углерода возрастает на 16% и увеличивается теплообразование.

**Утомление нерва.** Нерв временно не утомляется. Это доказал Н. В. Введенский в опыте на нервно-мышечном препарате. Небольшой участок нерва между раздражающими электродами и мышцей он блокировал пропусканием постоянного тока. Нерв раздражали в течение нескольких часов, и, поскольку через блокированный участок возбуждение не проходило, мышца не сокращалась и не утомлялась. Когда постоянный ток выключали и восстанавливалась проводимость блокированного участка, мышца стала сокращаться. Утомляемость нерва, обусловленная низким обменом веществ и высокой лабильностью, — важное свойство нервного волокна, способствующее созданию благоприятных условий для выполнения его основной функции — проведения нервных импульсов.

#### СИНАПТИЧЕСКАЯ ПЕРЕДАЧА ВОЗБУЖДЕНИЯ

Проведение возбуждения в нервных и мышечных волокнах осуществляется с помощью потенциала действия и вызываемых ими локальных круговых электрических токов, распространяющихся по поверхностной плазматической мембране.

Передача возбуждения с нервного волокна на мышечное происходит через специализированное структурное образование. Это структурное образование, обеспечивающее контакт аксона двигательного нейрона с мышечным волокном, называется



## 71 Схема нервно-мышечного синапса:

1 — ооцитоклиандр, 2 — митохондрия персидица в наружный слой сарколеммы; 3 — сарколемма, 4 — цитоплазма цела повелой клетки, 5 — цдро, 6 — цитоскелит ветки нервного волокна в проксимальном и дистальном участках, 7 — пресинаптическая и 8 — постсинаптическая мембраны, 9 — синаптическое пространство (щель); 10 — митохондрии, 11 — синаптические пузырьки, 12 — цдра мышечной клетки; 13 — миофибрилла, состоящая из протейфибрилл.

**Клинический случай нервно-мышечного синапса.** Он состоит из трех основных элементов: пресинаптической мембраны, постсинаптической мембраны и синаптического пространства (щели) (рис. 71).

Окончание аксона двигательного нейрона разветвляется на множество концевых нервных веточек, утративших миелиновую оболочку. Мембрана этих веточек и служит пресинаптической мембраной.

Ветвления нервного волокна вдавливают мембрану мышечного волокна, которая и этим участком обра-

зует сильноскладчатую постсинаптическую мембрану, или двигательную концевую пластинку. Между пресинаптической и постсинаптической мембраной расположено синаптическое пространство (щель) шириной около 50 нм.

Проведение возбуждения через синапс — это сложный процесс. Нервный импульс, приходя в нервные окончания, вызывает выделение медиатора ацетилхолина из синаптических пузырьков, который через пресинаптическую мембрану поступает в синаптическое пространство. Медиатор диффундирует к постсинаптической мембране. Последняя обладает высокой чувствительностью к медиатору и невозбудима по отношению к электрическому току. Высокая чувствительность мембраны к медиатору обусловлена тем, что в ней находится особый белок-рецептор, имеющий высокое сродство к медиатору ацетилхолину. Его называют холинорецептором. Соединение ацетилхоли-

# ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Центральная нервная система выполняет в организме функции перво-степенной важности. Во-первых, она обеспечивает точную регуляцию всех процессов внутри организма, их координацию и интеграцию, благодаря чему все органы и системы действуют согласованно, а организм представляет собой единое функциональное целое. Во-вторых, она обеспечивает связь организма с постоянно меняющейся внешней средой.

## ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Центральная нервная система позвоночных построена из огромного количества нейронов, вступающих в тесную связь друг с другом. Однако каждый нейрон относительно самостоятелен. Это связано с тем, что протоплазма одной клетки и ее отростков не проникает внутрь другой клетки. Аксон одной нервной клетки, как правило, только соприкасается с дендритом или телом другой. Место контакта двух нейронов называют синапсом. В центральной нервной системе имеются бесчисленные множества синапсов.

Пространства между нейронами заполнены многочисленными глянцевыми клетками (от греч. глия — клей), из которых больше, чем нейронов. Они выполняют функции защиты и опоры нервной, обеспечивая процесс приема, передачи и переработки информации в центральной нервной системе.

В функциональном отношении нейроны делят на три основных класса: чувствительные, или афферентные; двигательные, или эфферентные; вставочные, или промежуточные.

Афферентные нейроны приносят возбуждение от рецепторов в центральную нервную систему, но называют также рецепторными. Тела этих нейронов расположены в центральной нервной системе и имеют в своем основании или черепноносовой, или спинномозговой или черепноносовой ганглии. Дендриты нейронов отходят от других отростков двух длинных отростков: одного в сторону, передающего возбуждение от тела клетки в центры спинного мозга или мозжечка, а другого, аксонаподобного дендрита, уходящего на периферию в виде дифференцированных долек и ветвящегося там на чувствительные нервные окончания — рецепторы. К рецепторным нейронам относятся также вставочные нейроны в центральной нервной системе, которые получают возбуждение от рецепторных и передают его через другие отростки рецепторным нейронам. К ним относятся, например, нейроны зрительных функций.

Рецепторные нейроны называют также чувствительными или сенсорными, так как они доставляют в центральную нервную систему импульсы, вызываемые различными раздражителями.

Эфферентные, или эфферентные, нейроны передают возбуждение из центральной нервной системы к рабочим органам — эффекторам. От тел этих нейронов возбуждение идет на периферию по длинным аксонам. Те эфферентные нейроны, которые иннервируют скелетные мышцы, называются двигательными нейронами или мотонейронами. Их тела лежат в вентральных рогах спинного мозга, в продолговатом и среднем мозге.

Многие эфферентные нейроны передают импульсы не прямо на периферию, а через другие промежуточные нейроны. Например, эфферентные нейроны зоры больших полушарий или корковых ядер среднего мозга посылают импульсы к вставочным нейронам мозга. Эфферентные нейроны вегетативной нервной системы находятся в центральной нервной системе — в периферических ганглиях.

Вставочные, или промежуточные, клетки между нейронами, иннервирующими организм, образуют самую многочисленную группу нейронов в центральной нервной системе. Они осуществляют связь ме-

на допотопные и эрехторские нейроны. По характеру медиаторного или эрехторского нейрона делит на возбуждающие и тормозные.

### ВЫЩИИ СИНАПСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Строение и классификация межнейронных синапсов. Межнейронный, или центральный, синапс находится в месте контакта окончанья дендрита в теле или отростке другой нервной клетки. Если аксон оканчивается на теле (соме) другой нервной клетки, синапс будет аксо-соматическим, на дендритах — аксо-дендритическим, на аксонах — аксо-аксональным.

По функциональному признаку различают возбуждающие и тормозные, или тормозные, синапсы. Возбуждающие и тормозные синапсы обладают некоторыми структурными особенностями. Так, возбуждающие синапсы большей частью являются аксо-дендритическими, характеризуются относительно широкой синаптической щелью (примерно 300 Å), толстой, плотной постсинаптической мембраной. В синаптической щели могут быть специальные включения и в виде пластинок внеклеточного вещества. Пузырьки медиатора относительно крупные, округлой формы. Тормозные синапсы имеют более узкую синаптическую щель (в 1,5—2 раза уже, чем возбуждающие): постсинаптическая мембрана более тонкая и синаптической щели нет включения внеклеточного вещества; синаптические пузырьки овальной формы, по размеру меньше, ряд пузырьков уплощен.

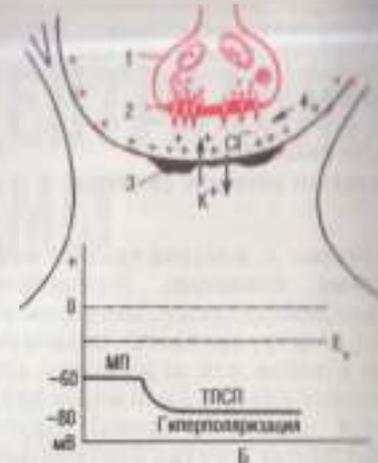
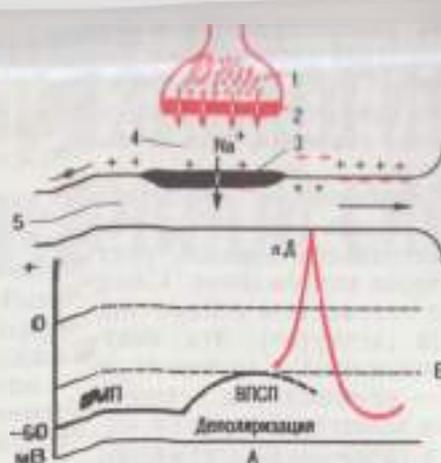
Природа медиаторов возбуждающих и тормозных синапсов также различна. Химическим посредником передачи возбуждения в возбуждающих синапсах служит ацетилхолин. После высвобождения из пресинаптических окончаний он быстро разрушается ферментом ацетилхолинэстеразой. Холинэргические синапсы

очень распространены в центральной нервной системе, они имеются в спинном мозге, ретикулярной формации среднего мозга, мозжечке, базальных ганглиях, коре больших полушарий.

Глутаминовая кислота (глутамат) — один из распространенных в центральной нервной системе медиаторов возбуждения. Сходный эффект оказывает и аспарагиновая кислота (аспартат). Эти нейтральные аминокислоты — глутамат и аспартат — исчезают из синаптической щели вследствие захвата их нервными и ганглийными клетками.

К медиаторам, выделяющимся в тормозных синапсах, относятся кислые аминокислоты —  $\gamma$ -аминомасляная кислота (ГАМК) и глицин. ГАМК обнаружена в нейронах спинного и головного мозга. Ее тормозящее действие было доказано на клетках коры больших полушарий, нейронах ствола мозга, двигательных нейронах спинного мозга. ГАМК — медиатор как постсинаптического, так и пресинаптического торможения (см. ниже). Медиаторная функция глицина ограничивается спинным мозгом. В участках спинного мозга, где располагаются тормозные нейроны Реншоу, глицина значительно больше, чем в других соседних местах. ГАМК и глицин после высвобождения пресинаптическими окончаниями удаляются из синаптической щели так же, как глутамат и аспартат, путем захвата нервными и ганглийными клетками.

К медиаторам, которые оказывают как возбуждающее, так и тормозящее действие на нейроны центральной нервной системы, относятся катехоламины и серотонин. Катехоламины — три родственных в химическом отношении вещества: дофамин, норадреналин и адреналин, производные аминокислоты тирозина. — относятся к мономинам. Серотонин — также моноамин, образуется из аминокислоты триптофана. У млекопитающих серотонинергические



72 **Как она функционирует:**

а) возбуждающего; б) тормозящего.  
 1 - цитоплазма медиатора, 2 - пресинаптическая мембрана, 3 - постсинаптическая мембрана, 4 - синаптическая щель, E<sub>m</sub> - мембранный потенциал, деполаризация - кратковременное повышение мембранного потенциала, ВПСП - мембранный потенциал, ГПСП - тормозящая деполаризация, аД - тормозящая деполаризация, аД - тормозящая деполаризация.

нейроны расположены главным образом в стволе мозга. Серотонин играет важную роль в исходящем контроле активности спинного мозга и гипоталамическом контроле температуры тела.

**Механизм передачи возбуждения в синапсах центральной нервной системы.** При возникновении первичных импульсов, переходящих к окончанию аксона, из синаптических пузырьков выделяется медиатор в виде многомолекулярных порций, называемых квантами. В каждом из которых находится несколько тысяч молекул. Каждый синаптический пузырек содержит квант медиатора. Для вывобождения медиатора необходимы ионы кальция. Первые импульсы, подходящие к пресинаптической мембране, активируют ее кальциевые каналы, и ионы кальция поступают внутрь пресинаптического окончания. Только при наличии ионов кальция пузырек медиатора, подходя к внутренней поверхности мем-

браны пресинаптического окончания, сливается с пресинаптической мембраной, в результате чего медиатор выходит в синаптическую щель. Этот процесс называют экзочитозом. После сражения пузырька окружающая его мембрана включается в пресинаптическую мембрану, увеличивая ее поверхность. В дальнейшем вследствие эндоцитоза небольшие участки пресинаптической мембраны ретицируются внутрь, образуя пузырьки, которые снова способны включать медиатор.

Кванты медиатора диффундируют через пресинаптическую мембрану в синаптическую щель, а затем к постсинаптической мембране и прикрепляются к определенным ее участкам, называемым рецепторными. Здесь медиатор взаимодействует с ее структурными компонентами — белково-липидными комплексами. В результате происходит кратковременное увеличение диаметра пор в мембране (в 3-4 раза), что приводит к сильному повышению проницаемости постсинаптической мембраны для ионов натрия, которые устремляются из синаптической щели через постсинаптическую мембрану. Наступает деполаризация постсинаптической мембраны и возникает возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП), и, когда

и достигает критического уровня, возникает потенциал действия. При дальнейшем увеличении очень быстро распадается под действием фактора «пятидцатилетстварам» на два в укосуемую кислоту (рис. 72).

Кроме описанных связей с канальным механизмом передачи (кальциевые каналы), имеются и так называемые электрические каналы, первая электрическая щель в которых значительно меньше, чем в животных, и поэтому возникший в пресинаптической мембране потенциал действия кассивно (электротонически) распространяется на постсинаптическую мембрану. Электрические каналы вызывают также электротоническими. Они служат также возбуждающими, тормозящими быть не могут. Электрические каналы чаще встречаются у низших животных, хотя они найдены и в центральной нервной системе млекопитающих, включая приматов. В процессе эмбрионального развития их число уменьшается. В мозге высших животных электрические каналы немногочисленны, но они широко представлены в сердечной мышце, гладкой мускулатуре внутренних органов, железах.

В некоторых межнейронных синапсах параллельно действуют механический и электрический механизмы передачи возбуждения. Это связано с тем, что щель между пре- и постсинаптической мембранами имеет разную ширину и в одном участке потенциал действия проходит щель электротонически, не встречая большого сопротивления, а в другом требуется поперек — медиатор. Такие синапсы называют смешанными.

## ИЗУЧЕНИЕ О РЕФЛЕКСЕ

Основной формой деятельности центральной нервной системы является рефлекс. Рефлексом называют реакцию организма на раздражение рецепторов, осуществляемую при

различиях центральной нервной системы.

Обоим авторам известны результаты, полученные в процессе рефлексивных исследований. Речь идет о рефлексивных исследованиях, проведенных в 1950—1960 гг. Об этом также упоминается в работе, как о результатах исследований при применении рефлексов и т. д. В XVIII в. ученые о рефлексе получили следующее представление: в рефлексе участвуют не только и рефлексы, но и рефлексы, которые имеют в виду эти рефлексы. Однако рефлексивные исследования, проведенные в 1950—1960 гг., означают «страшение», то есть раздражение, что рефлексивные действия происходят — это выражение не много либо количеством, но это и для каждого действия имеется с ним (рефлексы, рефлексы, рефлексы, рефлексы). Но исследования о рефлексе далее не проводились, поэтому объяснения бессознательных действий, мысли, актов, связанных с функцией, являются центральными и рефлексами.

Представление о рефлексе как о процессе, охватывающем и центральную часть, было в 1950 году, впервые выдвинул русский ученый-физиолог И. М. Сеченов в своей знаменитой книге «Рефлексы головного мозга», 1863 г., «обобщивший положение о том, что все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы». И П. Павлов развивал и продолжал идеи И. М. Сеченова, создал учение об условных рефлексах и предложил метод условных рефлексов для исследования функций коры больших полушарий.

**Рефлекторная дуга.** Возбуждение проходит по определенному пути — рефлекторной дуге. Возник рефлекс начинается с раздражения чувствительных нервных окончаний — рецепторов. Существует множество тонко специализированных рецепторов преобразующих энергию различных раздражителей (температурных, механических, химических и т. д.) в энергию возбуждения. Возникшее при этом изменение электрических потенциалов (первый импульс) передается от рецептора по центростремительному нерву в клетку афферентного нейрона. Затем в центральной нервной системе через ряд вставочных нейронов нервный импульс доходит до церебральной нейрона и по его аксону по центростремительному нерву приносится к эффектору (мышце или железе). Возбужденная мышца сокращается, железа вы-

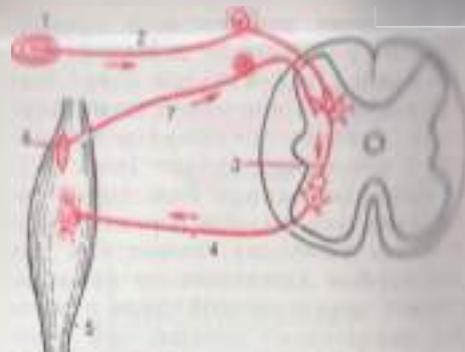
дывает секрет. Таким образом, дуга простого рефлекса состоит из следующих компонентов: 1) рецепторной; 2) чувствительного, или афферентного, нейрона (рецепторы являются окончаниями одного из его отростков); 3) промежуточного нейрона; 4) эфферентного нейрона, 5) эффиктора. Для осуществления рефлекса необходима целостность всех компонентов рефлекторной дуги.

В зависимости от количества нейронов рефлекторные дуги могут быть простыми и сложными. Простейшая рефлекторная дуга состоит всего из двух нейронов — рецепторного и эфферентного, между которыми расположен один синапс. Такую рефлекторную дугу называют двухнейронной или моносинаптической. Моносинаптические рефлекторные дуги встречаются редко. Примером их может служить дуга рефлекса растяжения мышцы, или миостатического рефлекса.

Рефлекторные дуги большинства рефлексов состоят не из двух, а большего количества нейронов: афферентный, один или несколько вставочных и эфферентный. Такие рефлекторные дуги называют многонейронными или полисинаптическими. Наиболее простая из этих дуг образована тремя нейронами, в ней два синапса (рис. 73).

В других полисинаптических дугах афферентный нейрон может быть соединен с несколькими вставочными, каждый из которых обрывает синапсы на разных или на одном и том же эфферентном нейроне. Бывают рефлекторные дуги, в которых имеется несколько афферентных нейронов, соединенных с одним или несколькими вставочными. Полисинаптические рефлекторные дуги могут быть очень сложными.

Рефлексы возникают, как правило, при раздражении не одного, а многих рецепторов, расположенных в определенном участке тела. Тот участок тела, раздражение которого вызывает определенный рефлекс, на-



73 Схема рефлекторной дуги с прямой связью:

1 — рецептор, 2 — афферентный нейрон, 3 — промежуточный нейрон, 4 — эфферентный нейрон; 5 — эффиктор (мускул); 6 — нейрон обратной связи; 7 — направление проводимости

зывают *рефлексогенной зоной* или рецептивной зоной данного рефлекса. Поэтому схема рефлекторной дуги состоит из ряда афферентных, вставочных и эфферентных нейронов. Простейшая рефлекторная дуга лишь условно может быть названа моносинаптической. Она включает не один синапс, а один ряд параллельно расположенных синапсов, которые соединяют группу афферентных нейронов с группой эфферентных, вызывающих одну и ту же реакцию.

Приведенные схемы рефлекторных дуг дают лишь условное представление о всей сложности путей распространения возбуждения в центральной нервной системе по многочисленным проводящим путям. Даже при наиболее простых сухожильно-мышечных проприорецептивных рефлексах, которые имеют моносинаптическую рефлекторную дугу, возбуждение широко распространяется по центральной нервной системе. Так, удар по коленному сухожилию приводит к изменению электрической активности коры больших полушарий головного мозга. Например, если раздражаются большие рецепторы ноги, возникающие в них

возбуждение доходит не только до спинного мозга, но и до ядер ствола мозжечка и до коры больших полушарий. Именно поэтому не только осуществляется инстинктивная реакция угнетения от раздражителя, связанного болью, но и возникает мышечные боли, сопровождающиеся защитными реакциями (изменение частоты и глубины дыхания, частоты пульса, сосудистого тонуса и др.).

Степень распространения возбуждения по нейронам центральной нервной системы зависит от силы раздражителя, продолжительности его действия и физиологического состояния организма.

**Обратная связь.** Под понятием обратной связи, или обратной афферентации, подразумевают следующее. Как только совершилось действие какого-либо органа, от него в центральную нервную систему бегут импульсы, сообщаящие о его состоянии. Затем в центральной нервной системе происходит сравнение того, что должно было быть и что произошло, на основании этой проверки центр посылает исправляющие сигналы к органу. Вновь совершается действие и включается обратная афферентация.

Еще более точная регуляция физиологических процессов достигается тем, что из центральной нервной системы обычно идут сигналы к началу рефлекторной дуги — рецепторам. Эти сигналы могут увеличить или уменьшить количество функционирующих рецепторных элементов (функциональная мобильность), а в некоторых случаях повысить или понизить порог их чувствительности.

По принципу обратной связи осуществляются не только сложные поведенческие акты, но и поддерживается постоянство таких показателей, как температура тела, уровень сахара и коаги, кровяное давление и т. д. Одним из примеров регуляторных механизмов с обратной связью может быть дуга зрачкового рефлекса.

Известно, что при ярком свете зрачки суживаются. Зрачковый рефлекс происходит потому, что от рецепторов сетчатки в соответствующий центр головного мозга поступают сигналы, сообщающие о степени освещенности сетчатки. Когда освещенность превышает ту величину, при которой сетчатка функционирует наилучшим образом, усиливается сокращение кольцевой мускулатуры, сужающей зрачок. Сужение зрачка продолжается до тех пор, пока величина сигнала от палочек и колбочек не достигнет оптимального значения. Когда становится темнее, зрачки расширяются, увеличивая тем самым силу раздражителя, действующего на палочки и колбочки.

Благодаря обратной связи центральная нервная система постоянно получает информацию о результатах производимых действий и в зависимости от этих сведений дает оценку любому рефлекторному акту и осуществляет новые действия. При этом достигается наибольшая эффективность. Принцип обратной связи обеспечивает также совершенное управление процессами со стороны центральной нервной системы, которого не может быть при односторонней связи.

## НЕРВНЫЕ ЦЕНТРЫ И ИХ СВОЙСТВА

Нервный центр — это совокупность нейронов в центральной нервной системе, участвующих в регуляции какой-либо функции организма. Существуют центры дыхания, кровообращения, слюноотделения, глотания, мигания и т. д. Сколько рефлекторных актов, столько и центров. Причем нервные образования, связанные с регуляцией той или иной функции, могут лежать в различных отделах центральной нервной системы. Например, дыхательный центр представляет собой совокупность нервных образований спинного, продолговатого, среднего, промежуточного мозга и коры больших полушарий.

рий. В нервных центрах существуют большинство процессов возбуждения.

Одностороннее проведение возбуждения через нервные центры. В центральной нервной системе импульсы приходят только в одном направлении, с афферентного нейрона на эфферентный. Причем это направление никогда не меняется на обратное. Указанная закономерность была впервые установлена в 1823 г. одновременно двумя исследователями — английским Ч. Беллом и французом Ф. Мажанди — и получила название закона Белла — Мажанди. Оказалось, что раздражение центрального отрезка любого заднего спинномозгового корешка, содержащего только афферентные волокна, вызывает сильнейшую болезненную реакцию. Наоборот, раздражение центрального отрезка любого переднего корешка, включающего лишь эфферентные волокна, не сопровождается никаким эффектом; раздражение же его периферического отрезка всегда приводит к сокращению определенных групп мышц. Одностороннее проведение возбуждения в нервных центрах обусловлено свойством синапсов. Также действие синапсов легко объяснить с точки зрения химической природы синаптической передачи: медиаторы выделяются только концевыми аппаратами аксонов. Причем синаптическая мембрана чувствительна только к электрическому импульсу, а постсинаптическая — к медиатору. Таким образом, возбуждение распространяется от оканчивающей аксона, выделившей медиатор, к постсинаптической мембране. В обратном направлении передача нервных импульсов невозможна.

**Задержка проведения в синапсах и время рефлекса.** Задержанное проведение возбуждения по нервным центрам получило название центральной задержки. Она обусловлена более медленным проведением нервных импульсов через синапсы, так

как затрачивается время на совершение процесса выделения медиатора оканчивающим аксоном и ответ на импульс нервной импульс диффузия медиатора через синаптическую щель к постсинаптической мембране, возникновению возбуждающего постсинаптического потенциала под действием медиатора. С момента наступления импульса в оканчивающей аксоны до начала постсинаптического потенциала в двигательном спинальном мозге у млекопитающих при температуре тела 38 °С проходит 0,3—0,5 мс. От момента возникновения возбуждающего постсинаптического потенциала до возникновения распространяющегося потенциала действия проходит еще примерно 1,2 мс. Следовательно, на проведение возбуждения через один синапс требуется примерно 1,5—2 мс.

Время рефлекса зависит от силы раздражителя и от физиологического состояния организма. При увеличении силы раздражителя время рефлекса становится короче. При утомлении оно удлиняется, а при возбуждении возбудимости и лабильности нейронов центральной нервной системы уменьшается.

**Иррадиация возбуждения.** Это свойство особенно характерно для нервных центров. Под иррадиацией возбуждения понимают способность возбуждения широкой волной распространяться по центральной нервной системе от центра к центру. Если на кожу ладони лягушки нанести сильное раздражение индукционным током или кислотой, то наблюдается обширная длительная реакция с вовлечением почти всей мускулатуры тела. При слабом раздражении кожи стопы происходит сгибание ее в толстокопленном суставе. При усилении раздражения возбуждение иррадирует на все большее и большее количество нейронов, а следовательно, все большее количество эффекторов приводит в действие.

Это свойство распространяется возбужде-

ны по цепи централизации, по цепи связей центральной нервной системы обусловлено наличием огромного количества коллатералей. Каждый нерв дает коллатерали к цепи ретикулярной. От последних коллатералей идут к еще большему количеству нейронов, и аналогично, таким образом, что импульс, пришедший в центральную нервную систему, может прицеливаться по многим направлениям ко многим центрам.

В стволе головного мозга расположена ретикулярная формация, увеличила колоссальное количество связей по ее восходящему отделу возбуждение почти диффузно распространяется к коре больших полушарий.

**Контургенция.** Схождение, или сходство, — особенность проведения возбуждения по нервным центрам тактично-осязательной раздражительности. Она обусловлена тем, что в центральной нервной системе эфферентных путей в 4—5 раз больше, чем афферентных. Поэтому к эфферентному нейрону возбуждение подходит по многим путям.

**Циркуляция нервных импульсов по замкнутым нейронным цепям.** Концевой ритм также одна из особенностей прохождения возбуждения по нервным центрам. Нервные импульсы от одного из нейронов, который пришел в возбужденное состояние, передаются как к другим нейронам, так и по коллатералам их аксонов вновь возвращаются на первый нейрон, и таким образом возбуждение может очень длительно циркулировать в идиллическом центре, до тех пор, пока не наступит утомление одного из элементов или же активность нейронов будет блокирована торможением.

**Инертность.** Кроме перечисленных особенностей проведения возбуждения, обусловленных свойствами синапсов и коллатеральными связями между отдельными нейронами, нервные центры обладают рядом свойств, зависящих от природы

своих первых клеток и их метаболизма. К ним относятся, например, инертность — способность первых центров длительно сохранять в себе следы возбуждений. По мнению И. П. Павлова, инертность первых клеток больше в мозжечке, меньше, чем в лимбике. «Если бы у первых клеток не было инертности, у нас не было бы никакой памяти, никакой выучки, не существовало бы никакой привычки», писал И. П. Павлов. Если приложить в определенному месту коры головного мозга электроды и наносить раздражение слабым током, то ланкетт может неопознать давно забытое животное (Центфилда).

**Временная и пространственная суммация.** Суммируя импульсы в первых центрах была открыта И. М. Сеченовым в опыте в 1886 г. Он нанес на лягушку однократное слабое (двухпороговое) раздражение, которое не вызывало рефлекса сгибания. При быстром нанесении нескольких допороговых раздражений одного за другим лягушка отвечала соответствующей реакцией — сгибала лапку. Это явление получило название временной или пространственной суммации. Ее сущность состоит в следующем. Поздним маятником выбрасываемая оканчиваемая аксона при нанесении одного допорогового раздражения, слишком мала для того, чтобы вызвать возбуждающий потенциалы клетки (потенциал, достаточный для критической деполяризации мембраны). Если же к одному и тому же синапсу идут быстро следующие один за другим допороговые импульсы, происходит суммирование порций мембраны, и как только его количество становится достаточным для возникновения возбуждающего потенциала действия, а затем и потенциала действия.

Кроме суммации во времени, в нервных центрах возможна и суммация в пространстве. Пространственная суммация характеризуется тем, что если раздражить один эфферент-

пиковой силы, то ответной реакцией не будет, а если раздражить несколько афферентных волокон раздражителем той же допороговой силы, то возникает рефлекс, так как импульсы, приходящие с нескольких афферентных волокон, могут суммироваться в нервном центре.

**Последствие.** Когда мышца приходит в состояние возбуждения в результате раздражения ее двигательного нерва, сокращение прекращается немедленно вслед за устранением раздражения. В том же случае, когда мышца возбуждается рефлекторно путем раздражения афферентного нерва, сократительный акт длится еще некоторое время после того, как раздражение нерва прекращено. Это обусловлено тем, что нервные импульсы обычно достигают афферентных нейронов не все одновременно; идущие по более прямому пути — быстрее, по менее прямому — значительно медленнее. Эти запаздывающие импульсы поддерживают возбужденное состояние соответствующего центра. Большое значение имеет также циркуляция импульсов по замкнутым нейронным цепям.

**Трансформация ритма и силы импульсов.** Нервные центры характеризуются способностью трансформировать ритм приходящих к ним афферентных импульсов в иной «центральный ритм». В центрах или повышается, или понижается ритм импульсов, приходящих с периферии. Даже на одиночный импульс нервные центры способны отвечать целой серией импульсов. Например, когда раздражают чувствительный (афферентный) нерв одиночным импульсом, то мышца сокращается длительно, тетанически, потому что нервный центр превратил одиночный импульс в целый ряд импульсов. В нервных центрах может происходить и трансформация силы импульсов: слабые импульсы усиливаются, а сильные ослабевают.

**Облегчение.** После каждого же слагаемого слабого раздражения в первом центре понижается афферентность. Так, если в центральную нервную систему идут два потока импульсов, разделенных небольшим интервалом времени, то они вызывают значительно больший эффект, чем можно было ожидать в результате простого суммирования. Один поток импульсов как бы облегчает действие другого.

**Окклюзия.** При одновременном раздражении афферентных волокон двух соседних взаимодействующих нервных центров количество возбужденных нейронов значительно меньше, чем арифметическая сумма возбужденных нейронов при равном раздражении каждого афферентного входа в отдельности. Таким образом, снижается сила суммарной ответной реакции. Это обусловлено перекрытием синаптических полей, образуемых афферентными частями взаимодействующих рефлексов. Поэтому при одновременном поступлении двух афферентных влияний возбуждающий постсинаптический потенциал вызывается каждым из них отчасти в одних и тех же нейронах.

**Обмен веществ в нервных центрах.** Нервные центры в противоположность нервному волокну характеризуются высоким уровнем обмена веществ. При деятельности нервных центров обмен веществ в них еще более возрастает. Так, при рефлекторном возбуждении спинного мозга потребление кислорода увеличивается в 3—4 раза по сравнению с состоянием покоя. Возрастает также потребление глюкозы и выделение диоксида углерода.

**Утомляемость нервных центров.** Чрезвычайно интенсивный обмен в нервных клетках обуславливает сравнительно быстрое развитие утомления в них. Полагают, что утомление нервных центров вызывается прежде всего нарушением проведения возбуждения в межнейронных синапсах. Это нарушение связано с тем, что при

сильно сильно уменьшаются за счет ингибитора в окончательном явлении, и значит чувствительность к раздражителю постсинаптической мембраны, повышается энергетические ресурсы нервной клетки. Однако некоторые рефлексы могут действовать длительное время без развития утомления. К ним относят проприоцептивные тонические рефлексы.

**Тонус** — состояние незначительного постоянного возбуждения, в котором обычно находятся все центры, имеющие рефлекторный характер. Так, тонус двигательных центров поддерживается непрерывным потоком импульсов от проприоцепторов — чувствительных нервных окончаний, заложенных в самих мышцах. Слишком возбуждение от центров до центростремительным волокнам передается в мышцы, которые всегда находятся в несколько сокращенном состоянии. Перерезка центростремительных или центростремительных волокон приводит к потере мышечного тонуса.

**Пластичность нервных центров.** Функции нервных центров при изменении условий могут меняться, то есть им свойственна пластичность. Изменение функции центров происходит в том случае, если рабочий орган, с которым данный центр связан, заменить другим. Исследователь Флуранс (1827) сшивал центральный конец срединного нерва петуха с периферическим концом лучевого. Раздражение срединного нерва вызывало сгибание крыла, а лучевого — разгибание. Когда произошло сращивание сшитых концов, срединный нерв стал приводить к разгибанию крыла, а лучевого — к сгибанию. П. К. Анохин (1935) сшивал центральный конец блуждающего нерва собаки с периферическим концом лучевого. Волокна блуждающего нерва «врасстаив» в конечность, и на первых порах после операции сгибание или почесывание лапы вызывало у собаки кашель и рвоту (функции, связанные с центром блужда-

ющего нерва). Затем произошла перестройка функции центра: возбудительное свойственной ему пластичности и лапа стала двигаться нормально. Большое значение в этих процессах имеет кора больших полушарий, так как при ее удалении пластичность не проявляется.

**Доминанта.** Временное, достаточно стойкое возбуждение центра, занимающего господствующее положение в центральной нервной системе, называют доминантой. Причем этот центр способен усиливать, накапливать в себе возбуждение даже за счет импульсов, адресованных другим центрам; он как бы перехватывает данные импульсы. Поэтому все сильное становится возбуждение доминантного центра, а другие рефлексы выражены слабо или совсем не возникают.

Типичные черты доминанты обнаруживают в обнимательном рефлексе у самцов лягушек весной. Это пример естественной гормональной доминанты: доминантный очаг подготавливается внутрисекреторными выделениями. Любое раздражение, например опускание лапки лягушки в кислоту, приводит в таком состоянии к усиленному обнимательному рефлексу, в лапки не отдергивается.

Основные черты доминанты следующие: повышенная возбудимость; способность к суммированию возбуждений, так как не сила возбуждения, а именно способность к длительному его увеличению под влиянием приходящих импульсов делает центр доминантным; инертность. Учение о доминанте разработал А. А. Ухтомский (1923).

**Торможение.** Если бы распространению возбуждения с нейрона на нейрон ничто не препятствовало, то иррадирующее возбуждение охватывало бы всю центральную нервную систему. Тогда бы не было рефлексов как определенных ограниченных актов, а происходила бы одновременная беспорядочная деятельность всех мышц, всех желез. Осуществляемые

рефлекса возможно только при ограниченном расходе энергии возбуждения по центральной нервной системе. Это достигается взаимодействием возбуждения с другим, противоположным по эффекту процессом торможения.

**Торможение** — процесс, характеризующийся ослаблением или прекращением какой-либо деятельности. Однако по своей природе это такой же активный процесс, как и возбуждение. И в физиологии, и в онтогенезе торможение развивается постепенно и значительно позднее возбуждения. Это менее устойчивый процесс и легко нарушается при неблагоприятных воздействиях на организм. Внешне торможение похоже на утомление — то же ослабление или прекращение деятельности. Но на самом деле это совершенно различные процессы. **Утомление** — состояние длительное, углубляющееся постепенно и оставляющее глубокие следы. Торможение — не утратка трудоспособности, а активный нервный процесс, результатом которого служит сравнение, задержка возбуждения.

Почти до середины XIX в. физиологи знали только один нервный процесс — возбуждение. В сороковых годах прошлого века братья Вебер обнаружили, что при раздражении веточки блуждающего нерва, подходящих к сердцу, наступает не возбуждение, а ослабление и урежение сердечных сокращений вплоть до остановки.

Открытие торможения в центральной нервной системе принадлежит И. М. Сеченову. В 1862 г. он проделал свой знаменитый опыт, заключающийся в удалении центрального, или мезенцефального, торможения. У лягушки обвязали головной мозг, делали разрез впереди зрительных бугров и удаляли большие полушария. Одну из задних лапок лягушки погружали в раствор кислоты и определяли время рефлекса отдергивания лапки. Затем на область зрительных бугров на-

кладывали кристаллики поваренной соли. Через минуту или полторы после изложения соли латентный период рефлекса отдергивания лапки значительно удлинялся (рис. 74).

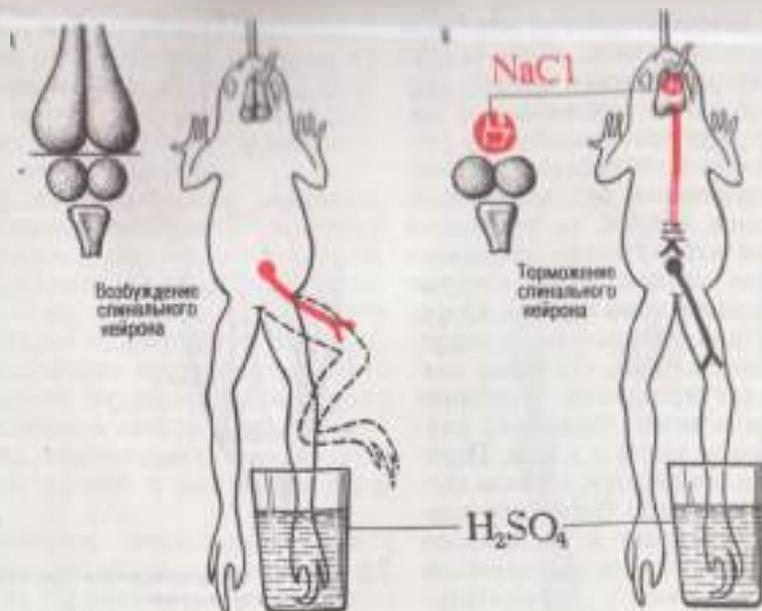
И. М. Сеченов предположил, что в центральной нервной системе имеются специальные тормозящие аппараты и один из них расположен в зрительных буграх. Сильное возбуждение этого центра солию приводит к торможению двигательных центров спинного мозга. В 1866 г. Сеченов обнаружил явление центрального торможения при раздражении промежуточного мозга теплоструями.

В 1870 г. немецкий физиолог Ф. Гольц поставил опыт на спинальной лягушке, у которой был удален весь головной мозг; он наблюдал торможение рефлекса отдергивания задней лапки при раздражении ее кожной, если вторую лапку одновременно сильно сжимать пинцетом.

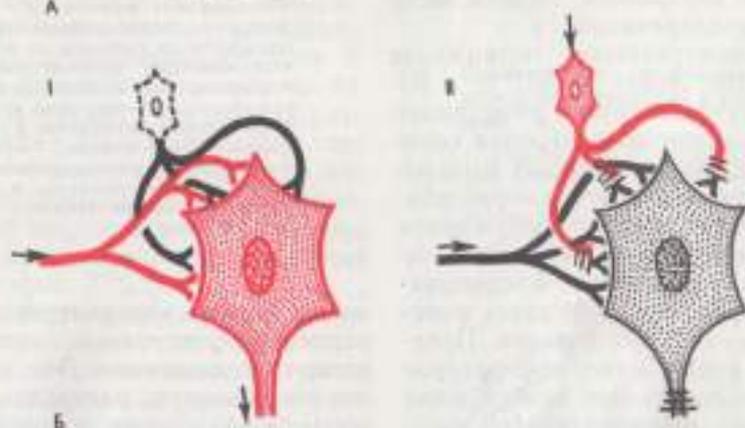
Н. Е. Введенский в результате серии опытов по параблиту извращения связи возбуждения и торможения и доказал, что природа этих процессов — одна.

В настоящее время в центральной нервной системе выделяют два различных вида торможения: торможение, являющееся результатом активации специальных тормозных нейронов (первичное); торможение, осуществляющееся без участия специальных тормозных структур и тех же самых нейронов, что и возбуждение (вторичное). В свою очередь, первичное торможение делится на преципитатическое и постципитатическое, а постципитатическое — на индукционное и возвратное. Вторичное торможение может быть несимметричным и параблутическим, а также торможением перед за возбуждением.

Первичное торможение. Торможение, возникающее на postsynapticкой мембране тормозного синапса, называют *postsynapticким торможением*. Если на postsynapticкой мембране возбуждающего синапса происходит деполяри-



А



Б

#### 74 «Сеченовское торможение»:

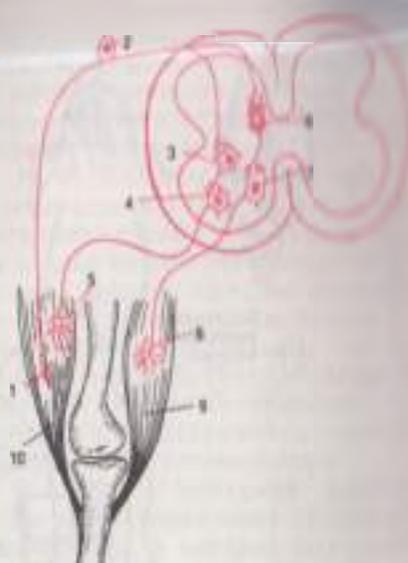
А — схема опыта Г — определение времени рефлекса у лягушки; В — увеличение времени рефлекса у лягушки после инъекции кристаллика NaCl на область третьего крестца; Б — предположительный механизм торможения; Г — приведение возбуждения по моторному; Д — мышечный спазм, вызывающий сгибание конечности лягушки. Торможение — черным.

зания, возникновение возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП), а затем потенциала действия, то на постсинаптической мембране тормозного синапса образует-

ся гиперполязация и возникает тормозный постсинаптический потенциал (ТПСП). Гиперполязации постсинаптической мембраны и тормозном синапсе возникает потому, что в окончаниях тормозного нейрона выделяется специальный тормозной медиатор (глицин, γ-аминомасляная кислота), который, пройдя через пресинаптическую мембрану и синаптическую щель, избирательно открывает более узкие каналы и постсинаптической мембране, чем возбуждающий медиатор. Если при действии возбуждающего химического пере-

литчики, отграничивающего и мембранные более крупные каналы. Ионы натрия входят внутрь, вызывая деполяризацию, ионы калия одновременно выходят наружу, противодействуя резкому изменению потенциала, вызванному поступлением большого количества ионов натрия, то тормозной передатчик избирательно открывает более узкие каналы, через которые могут проходить ионы калия и хлора, а ионы натрия проникнуть не могут. Это объясняется тем, что ионы натрия в гидратированном состоянии имеют значительно больший диаметр, чем ионы калия и хлора. Переход ионов калия наружу, а ионов хлора внутрь (согласно градиенту концентрации) приводит к увеличению положительного заряда на наружной стороне мембраны и отрицательного — на внутренней, то есть вызывает гиперполяризацию.

Постсинаптическое торможение открыл Дж. Экклс в 1951 г. с помощью внутриклеточной регистрации биопотенциалов мотонейронов спинного мозга, иннервирующих мышцу-антагонисты — сгибатели и разгибатели. Известно, что при возбуждении центра сгибателей одной из конечностей центр ее разгибателей тормозится к наоборот. Экклсу удалось выяснить механизм этого явления. Предположим, раздражают афферентное волокно, вызывающее возбуждение мотонейрона, иннервирующего мышцу-разгибатель. Нервные импульсы, дойдя до афферентного нейрона в спинномозговом ганглии, направляются по его аксону в спинном члуже по двум путям: к мотонейрону, иннервирующему мышцу-разгибатель, возбуждая ее, и по коллатерали к промежуточному тормозному нейрону, аксон которого контактирует с мотонейроном, иннервирующим мышцу-сгибатель, вызывая таким образом торможение антагонистической мышцы (рис. 75). Этот вид торможения был обнаружен в промежуточных нейронах всех уровней центральной нервной системы при взаимодействии



75 Схема постсинаптического торможения своего тормозителя.

1 — мышечное веретело; 2 — мотонейронная клетка в спинномозговом ганглии, от принимающий импульсы от веретела; 3 — возбуждающий преекситорный нейрон; 4 — аксонейрон иннервирующий мышцу-разгибатель; 5 — коллатераль от аксона мотонейрона в мышце разгибателя; 6 — тормозный промежуточный нейрон; 7 — мотонейрон иннервирующий мышцу-сгибатель; 8 — типичные веретельные диски в мышце сгибателя; 9 — веретельный нейрон; 10 — мышца сгибателя; 11 — ганглий разгибателя.

антагонистических центров. Он был назван *постсинаптическим постсинаптическим торможением*. Это торможение координирует, распределяет процессы возбуждения и торможения между нервными центрами.

Примером *возвратного (или рекуррентного) постсинаптического торможения* служат торможение мотонейронов спинного мозга, осуществляемое через коллатерали аксонов мотонейронов к специальным тормозным клеткам Реншоу, аксоны которых образуют тормозные синапсы с мотонейронами данного сегмента спинного мозга (рис. 76). Чем сильнее возбужден мотонейрон, чем больше сильные импульсы идут к скелетным мышцам по его аксону, тем сильнее возбуждается клетка Реншоу, которая подавляет активность мото-

нов. Таким образом, существует связь, сберегающая нейроны от чрезмерного возбуждения. Видно, что постсинаптические торможения происходят во всех отделах центральной нервной системы.

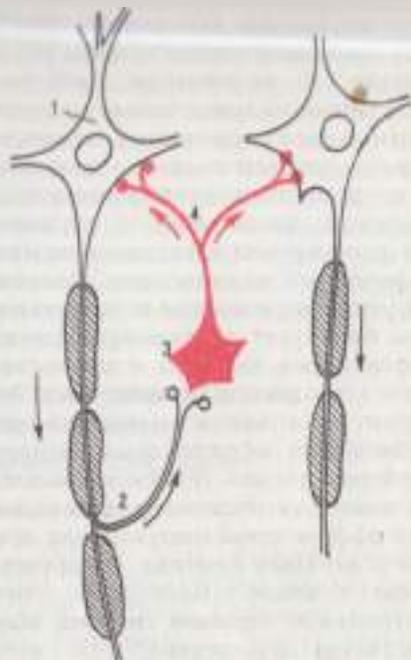
Одна из характерных особенностей постсинаптического торможения заключается в том, что оно подавляется стрихнином и столбнячным токсином, а на процессы возбуждения эти вещества не действуют. В результате подавления постсинаптического торможения нарушается регуляция возбуждения в центральной нервной системе, возбуждение развивается в форме волны и наступают судороги.

Первичное торможение может быть вызвано механизмами иной природы, не связанными с изменениями проницаемости постсинаптической мембраны. Торможение в этом случае возникает в пресинаптической области, а именно в тончайших разветвлениях аксонов. Полагают, что на этих разветвлениях — пресинаптических терминалях — лежат разветвления аксонов специальных тормозных промежуточных нейронов, которые образуют здесь аксоаксональные тормозные связи (рис. 77).

Такое торможение по времени течения довольно точно совпадает с развивающейся в данный период длительной деполяризацией на окончаниях этих аксонов. Таким образом, можно выделить еще одну форму первичного торможения, имеющую особую природу и особый нервный механизм, — пресинаптическое торможение.

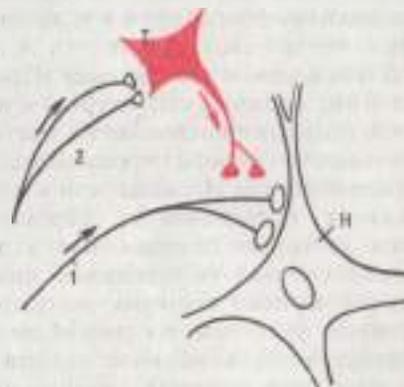
Характерная особенность пресинаптической деполяризации — замедленное развитие и большая длительность (несколько сотен миллисекунд), даже после одиночного афферентного импульса.

Пресинаптическое торможение существенно отличается от постсинаптического и в фармакологическом отношении. Стрихнин и столбнячный токсин не влияют на его течение. Од-



76 Схематическое изображение связей между мотонейроном и клеткой Реншоу:

1 — мотонейрон, 2 — мотонейрон, отделенный от аксона мотонейрона, 3 — клетка Реншоу и 4 — ее короткая разветвленная аксон.



77 Различные тормозные связи на пресинаптических разветвлениях аксонов:

H — нейрон, возбужденный афферентным импульсом, проходящим по волокну 1, 1 — аксон нейрона, 2 — пресинаптическая связь на пресинаптических разветвлениях аксона 1, 3 — афферентная терминаль, контактирующая с дендритом тормозного нейрона 3.

нако паркетных (вторичных, нембу-тал) оксидируют значительно усилив-шающее и удлиняющее действие.

Функциональное значение пресинаптического торможения, осуществляющего пресинаптические терминали, по которым поступают афферентные импульсы, заключается в ограничении поступления к нервным центрам афферентной импульсации. Пресинаптическое торможение в первую очередь блокирует слабые асинхронные афферентные сигналы и протискивает более сильные, следовательно, оно служит механизмом выделения более интенсивных афферентных сигналов из общего потока. Это имеет большое значение для организма, так как из всей афферентной импульсации, идущей к нервным центрам, выделяются самые главные. Благодаря этому центральная нервная система освобождается от переработки менее существенной информации.

Вторичное торможение. Представление о том, что торможение может осуществляться за счет тех же структур, в которых происходит возбуждение, получило подробное развитие в работах Н. Е. Введенского (1886, 1901 гг.). Вторичное торможение происходит в тех же нейронах, что и возбуждение.

*Пессимальное торможение* возникает в тех нервных структурах, к которым подходят чрезвычайно частые и сильные импульсы, превышающие функциональные возможности и подвижность (лабильность) структур. Закон лабильности применим к деятельности всех образований центральной нервной системы, но самым уязвимым участком, в котором легко развивается пессимальное торможение, являются синапсы, так как они имеют наименьшую лабильность. В центральной нервной системе колоссальное количество синапсов. Поэтому вероятность возникновения пессимального торможения очень велика. Примером этого вида торможения служит торможение центра вдоха, когда вдох достиг максимума.

В этот момент к нейронам приходят рецепторы растянутых десок в центросоматических волокнах. Ожидание перво будет сдвигом вправо и сильными импульсами, которые не укладываются в рамки лабильности этого центра, в возбуждении в чем сменяется торможением. Нейроны центра выдоха имеют более высокую лабильность, которая способствует этому частому ритму возбуждений, поэтому на смену вдоха приходит выдох.

*Парабиотическое торможение* развивается при патологических состояниях, когда лабильность структур центральной нервной системы снижается так происходит часто связанное одновременное возбуждение большого количества афферентных путей, как, например, при травматическом шоке.

*Торможение след за возбуждением* развивается в нейронах после окончания возбуждения в результате сильной следовой гиперполяризации мембраны.

## КООРДИНАЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ

Возбуждение в дуге одного рефлекса обычно вызывает торможение в дуге другого, что постоянно наблюдается в центральной нервной системе. Рефлексы сгибания лавки лягушки при раздражении кислотой тормозится, если в это время произвести сильное механическое или электрическое раздражение на рецепторы другой лавки. Более сильным возбужденный центр тормозит деятельность другого, менее возбужденного центра. Это же явление отмечается при наложении закрутки на губу лошади или щипков на носовую перегородку быка: сильное болевое раздражение тормозит двигательные реакции животного.

Такие отношения между центрами, когда возбуждение одного тормозит деятельность другого, при раздражении при так называемых ингиби-

взаимных рефлексах, например при сгибательных и разгибательных рефлексах конечностей. Во время ходьбы одна конечность отталкивается от земли, сгибается, другая одновременно разгибается, осуществляя опору. Антиагонистические мышцы не борются друг с другом, а функционально согласованы благодаря взаимному влиянию дендритов этих мышц (см. гл. «Движение»).

Эту закономерность впервые выявил Н. Г. Введенский, а подробно изучил и проанализировал высшейшей физиолог Ч. Шеррингтон, который дал ему название *рециркульной*, или *взаимосвязанной*, *координации*. В основе механизма рециркульной координации лежит поступательное последовательное торможение.

**Типы индукции.** В описанных случаях взаимосвязанной иннервации антиагонистов отчетливо выступает явление так называемой *обратимой индукции*. Она характеризуется тем, что возбуждение, возникающее в одних центрах, вызывает торможение в других. Например, возбуждение центра сгибателей обуславливает торможение центра разгибателей, возбужденное центра глотания тормозит центр вдоха и т. д. Таким образом, в момент осуществления рефлекторного акта вся центральная нервная система представляет собой сложную мозаику, состоящую из множества возбужденных и заторможенных очагов.

Помимо одновременной индукции, в центральной нервной системе возможна и *последовательная индукция*, когда процесс торможения в определенной группе нейронов сменяется возбуждением и, наоборот, возбуждение сменяется торможением. Если торможение переходит в возбуждение, то *индукция положительная*, а когда возбуждение сменяется торможением, то *индукция отрицательная*. Так, при ходьбе конечность, которая была только что согнута, разгибается, а прогибательная сгибается, такле попеременное сгибание и

разгибание ног обусловлено последовательной индукцией в центрах.

Таким образом, всякая координированная деятельность, любой рефлекторный акт осуществляется благодаря постоянному взаимодействию в центральной нервной системе процессов возбуждения и торможения. Эти координационные отношения создавались и закреплялись в процессе эволюции организмов в течение многих тысячелетий.

## ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

### СПИНОМОЗГ

Спинной мозг филогенетически самый древний отдел центральной нервной системы. Огромное количество дифференцированных чувствительных нервных волокон входит в дорсальные рога спинного мозга через дорсальные корешки. На пути импульсов, идущих от рецепторов по дифференцированным волокнам к спинному мозгу, лежат спинномозговые ганглии. Почти все дифференцированные нервные волокна организма животных попадают в спинной мозг. Они выходят из центрального рога спинного мозга в составе нейтральных корешков. Вблизи спинного мозга дорсальные и вентральные корешки соединяются образуя смешанные нервы. Количество чувствительных волокон, находящихся в спинном мозге, в несколько раз превышает число его двигательных волокон. Следовательно, один и тот же двигательный нейрон служит общим конечным путем для импульсов, поступающих от разных рецепторов.

**Методы изучения функции спинного мозга.** При изучении функций спинного мозга его отделяют от головного. После этой операции некоторое время животное выживает и становится пока еще нечувствительным к различным раздражителям и не может двигаться. Затем постепенно снижается интенсивность функций его спинного мозга. Животное, у которого сохранился спинной мозг и удален головной мозг, называется *спинно-ротом*.

Клинически, выдвинута и установлена следующая теория. Внезапное удаление спинного мозга или отсечение спинной функции Ф. Галля. Пинкельштейн эту операцию усовершенствовал: П. Ф. Франц (1902). Бельм Голдц удалил спинной мозг, разрушил все отростки, то Пейер разрывал позвонки только в двух местах и в избирательном отношении выстилал спинной мозг при помощи эластичной твердой стержни. Ему удавалось сохранить такую связь живыми в течение длительного срока. После удаления спинного мозга нижние шейные сегменты асы мускулатура тела, кроме мускулатуры головы, шеи и конечностей, сжались, сжалась диафрагма, нарушилась терморегуляция. Рефлекторное опорожнение мочевого пузыря и кишечника отсутствовало. Однако функции кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения сохранялись. Самки после искусственного оплодотворения даже приносили потомство.

Спинной мозг выполняет две функции: рефлекторную и проводниковую. Рефлекторная функция заключается в выполнении ряда рефлексов, проводниковая — в проведении импульсов в двух противоположных направлениях: по восходящим путям импульсы идут от сегментов спинного мозга к вышележащим отделам центральной нервной системы, по нисходящим — от вышележащих отделов к сегментам спинного мозга.

**Рефлекторная функция спинного мозга.** В спинном мозге находятся центры многих рефлексов. На различных его уровнях (шейном, грудном, поясничном) расположены центры, участвующие в регуляции движений всех мышц головы, шеи, туловища и конечностей. Кроме того, на уровне 3—5-го шейных позвонков лежит центр сокращения диафрагмы, а в крестцовом отделе — центры дефекации и мочеиспускательных рефлексов. От спинного мозга отходят часть парасимпатических и все симпатические волокна, поэтому он принимает участие в процессах, происходящих во внутренних органах, в регуляции сосудистого тонуса, тканевого обмена, расширения зрачков, отделения пота.

В клинической практике используют ряд рефлексов спинного мозга: рефлекс колена у лошади (легкое затряхивание для выхвата или укола

кожи в этой области, приводит к сокращению подкожного жира и закрыванию кожных желез) рефлекс (Рефлекс выдыхания у собаки и кошки; удар по нижней челюсти вызывает выдох) рефлекс (вагальная рефлексы: сокращение желудка и кишечника); кожный рефлекс (сокращение мускулатуры широчайших мышц спины) и др.

Чистых рефлексов спинного мозга нет. Они в нормальных условиях всегда числится в комплексе функций отделов центральной нервной системы.

**Проводниковая функция спинного мозга.** Она осуществляется белым веществом, состоящим из нервных волокон. Проводящие пути спинного мозга делят на нисходящие и восходящие. Одни из них, совсем короткие, соединяют соседние сегменты спинного мозга, другие, по длине, связывают более удаленные участки спинного мозга, многие же идут на большое расстояние в головной мозг и в обратном направлении.

Всходящие пути спинного мозга. Пучки Галля и Бурдаха, образующие дорсальные столбы, несут импульсы тактильной и проприоцептивной чувствительности. Они идут в спинной мозг, прерываясь и не прекращаясь, а оканчиваются в продолговатом мозге у одноименных ядер Галля и Бурдаха. Волокна последних направляются к соответствующим клеткам зрительных бугров противоположной стороны, откуда берет начало чувствительный нейрон, аксоны которого идут к коре больших полушарий.

Некоторые из волокон Галля и Бурдаха не доходят до продолговатого мозга и оканчиваются на различных уровнях в сером веществе спинного мозга.

**Латеральный и медиальный спинно-таламические тракты** проводят импульсы болевой и температурной чувствительности. Они прерываются и прекращаются в спинном мозге на уровне сегмента, в который они только что вступили. Отсюда идут волокна, оканчивающиеся в зрительных буграх и образующие там симпатическую связь с нервными клетками

ли. Аксоны этих клеток идут вилульсы в кору больших полушарий.

*Дорсальный спино-мозжечковый тракт*, или *пучок Флексиана*, расположен в передней наружной части боковых столбов. Волокна этого тракта служат аксонами клеток, лежащих в верхних рогах у их основания, преимущественно на той же стороне. Оканчивается этот пучок у клеток коры мозжечка и несет импульсы из рецепторов мышц и сухожильных сухожильных рефлексов. Дорсальный спино-мозжечковый тракт особенно хорошо развит у хомячков.

*Вентральный спино-мозжечковый тракт*, или *пучок Говерси*, находится в передней наружной части боковых столбов. Он образован аксонами клеток, лежащих в задних рогах спинного мозга той же и противоположной стороны. Эти волокна доходят до мозжечка и несут импульсы от мускулатуры глотки.

Нисходящие пути спинного мозга. От двигательной зоны коры больших полушарий берут начало *кортика-спинальные*, или *пирамидные*, тракты. Волокна перекрещиваются в пирамидном пути переходят на противоположную сторону в нижней части продолговатого мозга, а прямого — идут, не перекрещиваясь, до спинного мозга и только там переходят на противоположную сторону. Эти тракты оканчиваются у двигательных клеток передних рогов. Пирамидные пути развиты тем сильнее, чем выше организована кора мозга.

*Рубро-спинальный тракт* Мочаков образован волокнами, которые являются отростками клеток красного ядра среднего мозга. Эти волокна еще в среднем мозге полностью переходят на противоположную сторону, а в спинном — идут в боковых столбах. Рубро-спинальный тракт проводит импульсы от мозжечка, ядра вестибулярного нерва, головного тела и мотонейронич спинного мозга. Флогенетически данный тракт старый: он не очень хорошо

развит у человека, но имеет большое значение для примата и млекопитающих.

*Вестибуло-спинальные тракты*: из двух вестибуло-спинальных трактов один (перекрещиваемый) начинается в медиальном ядре вестибулярного нерва, в другой (неперекрещиваемый) — в латеральном ядре этого нерва. Первое ядро расположено в продолговатом мозге, второе — в области моста. Волокна этих трактов оканчиваются в вентральных рогах спинного мозга. По ним передаются импульсы от вестибулярного аппарата и мозжечка к мотонейронам, регулирующим тонус мускулатуры, согласованность движений и равновесие.

*Ретикуло-спинальный тракт* состоит из аксонов ретикулярных нейронов, расположенных на различных уровнях продолговатого мозга и варолиева моста. Волокна этого тракта идут, не перекрещиваясь, в спинной мозг, где вносятся синаптические связи с дендритами мотонейронов.

## ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг — передний и наиболее важный отдел центральной нервной системы — включает задний мозг (продолговатый и варолиев мост), средний мозг (четверохолмие, красное ядро, черная субстанция), мозжечок, промежуточный мозг (таламус, гипоталамус) и большие полушария.

**Продолговатый мозг и варолиев мост.** Вместе они образуют задний мозг. Со средним и промежуточным составляют ствол мозга, включающий большое количество ядер и нисходящих и нисходящих путей.

**Продолговатый мозг** связан со всеми частями тела через спинной мозг и через собственные, от его ядер отходящие нервы, главным образом через блуждающие нервы. Продолговатый мозг, так же как и спинной, выполняет две основные функции: рефлекторную и проводниковую.

Механизм рефлекторной деятель-

ности продолговатого мозга принципиально не становится от подобной функции спинного, но биологические знания ее несравненно выше. В продолговатом мозге находятся также жизненно важные центры, как центры дыхания, сердечной деятельности, сосудодвигательный, рефлекс сосания, жевания, слюноотделения, глотания, отделения желудочного и поджелудочного соков, рвоты, кашля, чихания, углеводного обмена, ядра Дейтерса и др. Попрядение продолговатого мозга приводит к замедленной смерти. Принадлежат пути продолговатого мозга и варолиева моста являются частью восходящих и нисходящих трактов. Некоторые из них перекрещиваются и прерываются в продолговатом мозге. Имеются и более короткие проводящие пути, которые идут в пределах продолговатого мозга.

Из области продолговатого мозга и варолиева моста выходят следующие черепномозговые нервы: тройничный, отводящий, лицевой, слуховой, языко-глоточный, блуждающий, добавочный и подъязычный.

Продолговатый мозг играет большую роль в регуляции мышечного тонуса. Скелетные мышцы находятся в несколько сокращенном состоянии — в тонусе. За счет этого тонуса обеспечивается действие силы тяжести, тело сохраняет равновесие. Поэтому особенно яркий тонус приспосабливается в тех мышцах, которые противостоят действию силы тяжести. При стоячем положении животного он очень заметен в разгибателях конечностей, в мускулах, которые выпрямляют спину, поднимают голову и шею, в мышцах, с помощью которых закрывается челюсть, открываются глаза и поднимается хвост.

Тонус скелетных мышц имеет рефлекторную природу. Начало дуги этого рефлекса лежит в мышцах и сухожилиях. От заложенных здесь рецепторов (проприорецепторов) импульсы по дифференциальным первым вступают в соответствующие центры, а

оттуда по дифференциальным первым в мышечным волокнам и вызывают их ритмическое сокращение.

Один из важнейших центров регуляции мышечного тонуса — ядро Дейтерса продолговатого мозга. Если перерезать боковой мозг между продолговатым и средним, отводя ядро Дейтерса от красного ядра среднего мозга, у животного развивается состояние, называющееся *церебрационной ригидностью*. Оно характеризуется резким усилением тонуса разгибателей. Конечности животного выпрямлены, голени запрокинуты назад, хвост вытнут вверх, голова животного можно придать стоячее положение, однако оно будет стоять ненормально. Если животное положить на бок или на спину, конечности его будут по-прежнему максимально выпрямлены, как будто животное продолжает стоять. При попытке вывести конечности из принятого положения она вновь возвращается в исходное состояние.

Распределение тонуса после указанной перерезки различно в зависимости от вида животного. Так, у обезьяны обезьяны ярко выражены рефлексы сцепления, кисть падает в состоянии сильной флексии и животное может часами висеть на кистях четырех, двух и даже одной конечности. У обезьяны-антропидов задние конечности бывают разогнутыми, а передние — согнутыми; в них фиксируется рефлекс хватания.

Церебрационная ригидность прекращается после разрушения ядра Дейтерса, а также после отделения его от спинного мозга. Из ядра Дейтерса к мотонейронам спинного мозга поступают импульсы, вызывающие депрессивное усиление тонуса разгибателей. Поскольку это состояние не наступает, если не нарушена связь между ядром Дейтерса и красным ядром, следовательно, на пути своего непрерывно идут импульсы, связывающие активность первого. Возбуждение же ядра Дейтерса поддерживается сигналами от рецепторов

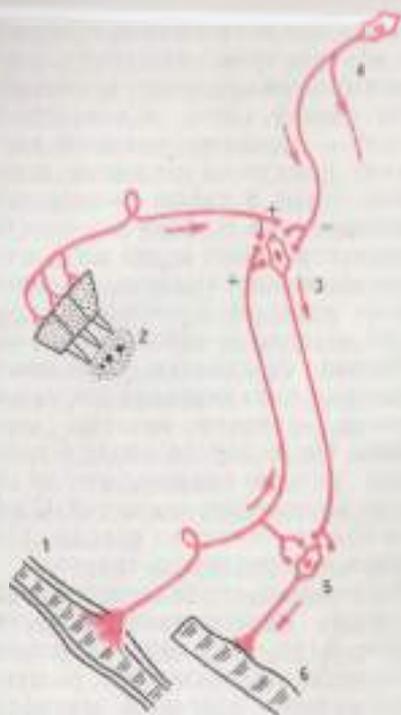
растворительных мышц и вестибулярного аппарата, расположенного во внутреннем ухе (лабиринте) (рис. 78). Плотная сеть нервных окончаний на периферии соответствует тонким дорсальным корешкам спинального нерва. Точно так же действует и раздражение лабиринтов.

В уменьшении активности норадренергического центра, кроме красного ядра, принимают участие мозжечок, подкорковые ганглии и кора больших полушарий. Функциональная связь продолговатого мозга с вестибулярным аппаратом и мышечными рецепторами проявляется также в рефлексах головы (рефлексах положения), которые относятся к тоническим статическим рефлексам.

Благодаря участию продолговатого мозга в регуляции тонических рефлексов он имеет большое значение в двигательных функциях организма, и осуществлении таких актов, как стояние и ходьба, для которых необходима интегративная деятельность центральной нервной системы. Бульбарное животное, у которого сокращены лишь спинной и продолговатый мозг, способно к более сложным рефлекторным актам, чем саламандра. Все основные жизненные функции у него гораздо более объединены и скоординированы. Однако у бульбарного животного отмечают резкое усиление тонуса мышц — дегенеративную ригидность, что мешает ему производить нормальные двигательные акты.

*Вставочный мозг* выполняет в основном проводниковую функцию, связывая вышележащие и нижележащие отделы центральной нервной системы между собой и с мозжечком. В нем также расположен центр инстинктивной деятельности, участвующий в регуляции дыхания.

**Средний мозг.** У млекопитающих он состоит из двух частей — дорсальной и базальной. Дорсальная часть представляет собой четверохолмие, в котором расположены центры зри-



78 Центры, контролируемые мышечными вставками

1 — мышечный рецептор; 2 — отводящий нерв; 3 — ядро Дювероя; 4 — красное ядро (при раздражении 4 из 2 мышечный дегенеративный ригидности); 5 — мост; 6 — мышечный нерв; 7 — инстинктивный центр — инстинктивный

тельных и слуховых ориентировочных рефлексов. При их участии осуществляется поворот глаз и головы в сторону зрительных и поворот ушей и головы в сторону звуковых раздражений. При этом кора передних бугров связана с ориентировочными зрительными рефлексима, а паравентрикулярная с акустическими.

Базальная часть среднего мозга — это его ножки. Каждая ножка состоит из трех частей — покрывки, черной субстанции и основания. Покрывку можно рассматривать как продолжение дорсальной части мозга, в ней находится красное ядро и ядро блокового и глазодвигательного нервов. Эти нервы идут к мышечному

инспирует глиттерную иблнку, обеспечивая координацию движения глаз. Блчковый нерв иннервирует верхнюю косую мышцу глаза, а глазодвигательный — верхнюю, нижнюю внутреннюю прямую и нижнюю косую мышцы глаза, а также мышцу, поднимающую веко. Кроме того, в состав глазодвигательного нерва входят парасимпатические волокна, иннервирующие гладкую мускулатуру ресничной мышцы и сфинктер зрачка.

Черная субстанция образована интенсивно окрашенными нервными клетками, функция которых мало изучена. Но ее тесная связь с полусатыми телами свидетельствует об участии в регуляции движений. Основание ножки состоит из волокон исходящих и восходящих трактов.

Исключительное значение в среднем мозге члскопантующих имеет красное ядро — крупное скопление серого вещества, связанное с выше- и нижележащими отделами центральной нервной системы.

Красное ядро оказывает постоянное регулирующее тормозящее влияние на центры продолговатого мозга, ответственные за развитие децеребрационной ригидности. Воздействуя на нормальное распределение тонуса антагонистических мышц, оно играет большую роль в координации двигательных актов.

У мезэнцефального животного, у которого сохранены спинной, задний и средний мозг, а отлчие от бульбарного животкого мышечный тонус нормален, ригидности в конечностях нет. Конечности легко поддаются сгибанию и выпрямлению. Такое животное способно восстанавливать и сохранять нормальную позу. Мезэнцефальные животные могут ходить.

**Тонические рефлексы ствола мозга.** Тонические рефлексы важнейшая функция ствола мозга, а в частности продолговатого и среднего мозга. Разнообразные тонические рефлексы делят на две большие группы: статические и стативитические.

Статические рефлексы проявляются при спокойном стоянии, лежании в горизонтальном и различных положениях. Выделяют две группы данных рефлексов: рефлексы положения, для головы, или позотонические, и выпрямительные, или установочные. В этом случае рефлекторные реакции проявляются при нарушении положения тела, не производящего движения.

Рефлексы головы. При изменении положения головы, когда раздражаются рецепторы мышц и суставов и рецепторы вестибулярного аппарата, перераспределяется тонус мышц конечностей. Эти рефлексы обеспечивают сохранение равновесия тела. Они осуществляются при помощи центров спинного и продолговатого мозга. Вышележащие отделы центральной нервной системы в той или иной степени тормозят их.

Р. Магнус изучал рефлексы головы у животных, у которых были удалены все отделы головного мозга выше продолговатого. При раздражении головы животного взгляд его по разные конечности вытягивается, а задние подгибаются; при изгибе головы, напротив, сгибаются передние конечности, а задние выпрямляются. Самый слабый ингибиторный тонус конечностей отменяют, когда голова животного находится в нормальном положении — теменем вверх. При этом минимально раздражаются рецепторы вестибулярного аппарата, представляющие собой клетки цилиндрического зрительного эпителия, снабженные чувствительными волосками. К этим волоскам приложены комочки мелких кристаллов известки — отолиты. Когда голова повернута теменем назад, отолиты освещены на волосках и сильно раздражают рецепторы. Возникшее возбуждение передается по интрактам вестибулярного нерва в продолговатый мозг, задний и средний мозг. Изменение положения головы всегда сопровождается не только раздражением инерно-интегральных клеток вестибулярного аппарата, но и рефлекс

оров мышц и связок шеи. Поэтому рефлексы головы всегда являются комплексом лабиринтных и шейных рефлексов.

Рефлексы позы можно наблюдать и на intactных животных, не подвергавшихся никакой операции. Так, у животного, которое срывает листочек с дерева, вытягиваются передние конечности и подгибаются задние, голова приподнимается. Если же животное наклоняет голову, то сгибаются его передние конечности, а задние выпрямляются. При повороте головы конечности той стороны, куда повернута голова, выпрямляются, а конечности противоположной стороны сгибаются. Все эти рефлексы способствуют сохранению равновесия и направлены на то, чтобы животное могло удержаться, не упасть под действием силы тяжести.

Выпрямительные рефлексы. Они способствуют восстановлению нормальной позы тела, если она оказалась нарушенной. Эти рефлексы наиболее выражены у грызунов. Какое бы положение ни придавали телу черной свинки, она всегда повернет голову теменем вверх. Морские свинки, мыши не могут лежать, свернувшись клубочком, как кошка. Однако и у кошки проявляются выпрямительные рефлексы. Если ее перевернуть на спину, она делает ряд последовательных движений и встанет на ноги (табл. XII). Выпрямительные рефлексы не осуществляются у животных, у которых продолговатый мозг отделен от вышележащих отделов. Если такое животное положить на спину, оно так и будет лежать как сныть и никогда не сможет встать на ноги. Но если у животного удалены отделы лежащие выше среднего мозга, то выпрямительные рефлексы у него сохраняются. Следовательно, центры данных рефлексов расположены в среднем мозге.

Если мезэнцефальное животное положить на бок, оно поднимает голову и держит ее в естественном по-

ложении — теменем вверх. Этот рефлекс начинается с раздражения рецепторов вестибулярного аппарата. Для того чтобы вестибулярные реакции не осложнялись кожными, животное неследует в воздухе, поддерживая за грудную клетку и таз, минимально касаясь его кожной поверхностью. Если придать туловищу любое положение, голова сохраняет нормальную ориентировку — теменем вверх. При разрушении лабиринтов выпрямительный рефлекс на голову животного, подвешенного в воздухе, отсутствует, голова повисает, подчиняясь действию силы тяжести. Указанный рефлекс назван *рефлексом с вестибулярного аппарата на голову*.

Но если мезэнцефальное животное без обоих лабиринтов, которое не способно правильно ориентировать свою голову в воздухе, положить на какую-нибудь твердую поверхность — на пол, стол, то вследствие соприкосновения кожи туловища с твердой поверхностью возникает рефлекс, в результате которого голова выпрямляется. Этот рефлекс называют *рефлексом с рецепторов кожи туловища на голову*. В данном случае рефлекс вызывается несимметричным раздражением рецепторов кожи туловища. Это доказывается тем, что данный рефлекс легко устраняется, если на свободную верхнюю поверхность тела наложить пластинку, которая оказывает такое же давление, как и давление снизу, со стороны плоскости опоры. При симметричном раздражении кожных рецепторов туловища приподнятая голова падает и лежит на боку.

С помощью двух описанных рефлексов — рефлекса с вестибулярного аппарата на голову и рефлекса с рецепторов кожи туловища на голову — обеспечивается выпрямление головы. Но подъем головы — это только первая фаза выпрямительных рефлексов.

Вторая фаза заключается в рефлекторном выпрямлении туловища.

которое следует за головой. Этот рефлекс также участвует в раздражении двух рецепторных зон — проприорецепторной зоны в складке шеи и рецепторной кожи туловища.

Когда в результате первой фазы голова приходит в нормальное положение — теменем вверх, а туловище еще лежит на боку, осуществляется поворот шеи. При этом раздражаются проприорецепторы шейных мышц, что служит исходной точкой для третьего рефлекса, вследствие которого вслед за головой происходит выпрямление туловища. Данный рефлекс назван *таким же рефлексом выпрямления или рефлексом с проприорецепторов шеи на выпрямление туловища*. Идет четвертый выпрямительный рефлекс с рецепторной кожи туловища на выпрямление туловища.

Указанные группы рефлексов выпрямления причисляются у мезэнцефальных животных, а также у нормальных кроликов, морских свинок, крыс и мышей.

У высших млекопитающих, например у кошки, собаки, обезьяны, с неповрежденной центральной нервной системой можно наблюдать еще одну группу выпрямительных рефлексов, которые начинаются с рецепторов зрительного аппарата. Эти рефлексы называют *оптическими выпрямительными рефлексами*. Для того чтобы изучать эти рефлексы, животных держат в воздухе, лишая их предварительно лабиринтов. Если, например, у собаки разорвать лабиринты и, удерживая ее за таз, придать голове вертикальное положение, то в первые дни после операции голова целиком подчиняется действию силы тяжести и свисает. Однако через несколько дней выпрямительный рефлекс на голову восстанавливается. Если же при этом исключить зрение (закрывать глаза), то голова вновь повисает тем же манером. Оптические выпрямительные рефлексы требуют обязательного участия коры больших полушарий. Для осуществ-

ления остальных выпрямительных рефлексов достаточно наличие стволовой, промежуточной и средней мозга.

**СтатокINETИЧЕСКИЕ РЕФЛЕКСЫ**. Они возникают у животного и движется при угловом ускорении (например, при вращении) или линейном ускорении, как нарастающем, так и убывающем, а также при перемещении отдельных частей тела.

СтатокINETИЧЕСКИЕ РЕФЛЕКСЫ, возникающие при вращении, перемещении тела в горизонтальной или вертикальной плоскости, начинаются с одного рецептивного типа — с рецепторов полукружных каналов внутреннего уха. Центром этих рефлексов служат краевые ядра среднего мозга.

Пример статокINETИЧЕСКИХ РЕФЛЕКСОВ — так называемый *рефлекс клатуса*: при быстром поднятии конечности сгибается, а при быстрым опускании — разгибается (рис. табл. VII). При вращении животного так называемый *кластический рефлекс*: вначале голова и глаза медленно поворачиваются в сторону, противоположную направлению вращений, а затем быстро возвращаются в исходное положение.

Высокоорганизованные животные, имеющие развитую кору больших полушарий, способны подавлять лабиринтные и проприоцептивные рефлексы. Они могут принимать различные позы: лежат на боку, на спине теменем вниз. Это обусловлено тем, что высележащие отделы нервной системы — мозжечок, ретикулярная формация, таламус, подкорковые ядра и кора больших полушарий оказывают тормозящее влияние на тонические рефлексы ствола мозга. Чем больше развитые получает высший отдел — кора больших полушарий, тем свободнее и разнообразнее становится движения. Вместо жесткофиксированных типических рефлексов на первый план выступают индивидуальные

ложные приобретенные двигательные реакции.

**Мозжечки.** В результате мышечного тонуса и координации движений большие прыжки имеет мышь-корова.

Для выявления функций мозжечка исследователи прибегали к его удалению. Особенно много таких экспериментов было проделано на голубях. В первые часы после операции голубь не способен ходить и летать. При малейшей попытке к движению у него развиваются судороги. Через некоторое время состояние несколько улучшается и птица может передвигаться, даже немного летать. Но все же животное нездорово, и полная восстановления не происходит. Впервые мозжечки у мышей-поземки удалил П. Лучини в 1890 г. у собак и обезьян. С тех пор подобные исследования неоднократно повторялись. Наиболее полное изучение функций мозжечка проводил Л. А. Орбели и его сотрудники.

При удалении мозжечка нарушается мышечный тонус. В первые часы после операции мышечный тонус резко ослаблен или даже совсем отсутствует (паралич). Однако уже через несколько часов, а в некоторых случаях через 2—3 суток у животного наступает противоположное состояние — чрезвычайно повышенный мышечный тонус. В результате сильного сокращения шейных мышц запрокидывается голова, передние конечности находятся в состоянии экстензии (разогнуты). Также гипертоничке состояние мышц длится все время, мышечный тонус то повышается, то ослабляется. Обычно всякая попытка к движению сопровождается разбрасывательными тоническими судорогами. Через 10—12 сут после удаления мозжечка мышечный тонус начинает уменьшаться и становится почти нормальным.

Второй характерный симптом, обнаруживаемый после удаления мозжечка, — атаксия. Она выражается в том, что движения плохо координи-

рованы, нет соответствия между характером выполняемых движений и силой сокращения отдельных групп мышц. Координация при ходьбе поднимается очень высоко, с силой ударяется об пол, смывая лапы, раскидываются, выбрасываются в стороны, а иногда очень близко становятся одна к другой. Прежде чем поцеловать мордой в кормушку, собака несколько раз наклоняет и запрокидывает голову, как маятник. Любое движение животного после удаления мозжечка становится грубым, неуклюжим, неточным.

Третий характерный симптом — это астазия. Животное не может стоять неподвижно, а все время качается то справа налево, то сзади вперед. Голова тоже не держится в постоянном положении, качается справа налево, часто опускается и поднимается.

У животных без мозжечка приблидают также астазии — при работе мускулатура очень быстро утомляется. В результате животное не может долго стоять и ходить, то и дело ложится. По-видимому, это обусловлено тем, что из-за атаксии и астазии ему приходится совершать много лишних движений при выполнении самых простых актов (есть, ходить и т. д.).

Между мозжечком и корой больших полушарий существует тесная взаимосвязь, они оказывают определенное влияние друг на друга. Чем больше развит коры, тем больше развит мозжечок, и наоборот: он сформирован лучше, чем у низших млекопитающих. Эти анатомические связи с корой сильно выражены у высших животных. Чем значительнее роль коры в моторике животного, тем большее значение приобретает мозжечок и тем значительнее последствия нарушения его функций. Следовательно, мозжечок помогает коре при выполнении сложнокординируемых, уточненных двигательных актов. Он поднимает поток возбуждений, идущих по экстринатрикуляр-

системе и тем самым освобождает дорогу для быстрых и точных импульсов паравентральных путей.

Кроме регуляции двигательных функций организма, мозжечок влияет и на вегетативные функции. Раздражение мозжечка часто сопровождается симпатическими эффектами: расширением зрачков, повышением артериального давления, учащением пульса, восстановлением работоспособности утомленных мышц. После удаления мозжечка моторная функция кишечника ослабляется, секреция желудочного и кишечного сока тормозится, волосы на спине все время взъерошиваются, что соответствует возбуждению симпатической нервной системы. Даже в покое и натощак расход энергии у безмозжечкового животного гораздо больше, чем у нормального. Асимметрия сахара мышцами уменьшена. Вследствие нарушения питания мышц в них развиваются процессы атрофии. Астерики, возникающую после экстирпации мозжечка, можно объяснить не только чрезмерной двигательной активностью, совершением массы лишних движений, но и нарушением углеводного обмена в мышцах. Вся совокупность этих данных дает основание утверждать, что в мозжечке лежат центры симпатической и парасимпатической иннервации.

**Промежуточный мозг.** Составляет из таламуса, эпифаламуса и гипоталамуса.

**Таламус.** Зрительные бугры — самая большая часть промежуточного мозга, включающая большие количества ядер (около 40). С правой и левой стороны ядра таламуса образуют стенки третьего желудочка мозга. Таламус связан со всеми отделами головного и спинного мозга разнообразными нервными путями.

Зрительные бугры служат своеобразными вентрами, через которые обязательно должны пройти афферентные сигналы, направляющиеся в кору больших полушарий. К ядрам таламуса стекается информация от

различных рецепторов: тактильных, проприоцептивных, температурных, болевых, вкусовых. В количестве 10 млн, которые функционально входят в состав зрительных бугров, приходят импульсы от рецепторов зрения и слуха. Таким образом, чувствительные импульсы, по определенным обязательным, проходят в кору больших полушарий через зрительных бугров. Разрушение или повреждение таламуса приводит к различным нарушениям зрения. Но зрение сохраняется, хотя и в несколько меньших количествах, если зрительных бугров, наоборот, полной потерей чувствительности. Таламические бугры могут быть глубокими или поверхностными, но всегда носят четкий радикулярный характер (дифференциация боли). Большие ощущения — стойкие и почти не поддаются лечению. До недавнего времени таламус считали высшим центром болевой чувствительности. Однако большинство исследователей склоняется к мысли, что высший центр болевой ощущений расположен в коре больших полушарий, таламической же болевой центр, хоть и крайне важный, является промежуточным. Однако таламус — это не просто передаточная станция для афферентных сигналов. В нем осуществляются первоначальный анализ и синтез различных сенсорных импульсов. Дифференцировка на уровне таламуса происходит так, воспринимаются температурная разница только в 10–15°C и больше. Тонкий анализ начинается лишь в коре больших полушарий. В таламусе чувствительные импульсы приобретают определенную окраску (приятные и неприятные ощущения).

Зрительные бугры участвуют в регуляции мышечного тонуса. При разрезке мозга по задней границе таламуса происходит понижение мышечного тонуса. Этот тонус в отличие от контрактильного тонуса предлобного мозга получил название классического, так как мышца стано-

тот же преимущественно пластический и эластический тонус сохраняется в зрительных буграх. При перерезке дифференциал дифференциальных волокон в спонтанно текущих им мышцах пластический тонус преобладает. Следовательно, эластический тонус — это генерализованный приприспособительный рефлекс, центр которого лежит в таламической области. Этот вид тонуса как бы компенсируется на контрактильный тонус продолговатого мозга (деценсированный ригидность). Пластический тонус имеет большое значение, так как он освобождает организм от необходимости непрерывно удерживать все мышцы в очень напряженном состоянии и сохраняет всегда одну определенную позу. Благодаря пластическому тонусу животное может принимать различные позы.

После удаления больших полушарий, но при сохранении зрительных бугров животное может совершать сфокусированные акты. Птицы даже способны к поискам корма. У собак возникают координированные движения на болевые раздражения. Они могут ходить и бегать. Но таламические животные выполняют только определенную серию стереотипных рефлексов. Никаких новых движений такого животного выработать не удастся.

Эпигиталамус. Здесь находится обонятельный центр и железа внутренней секреции — эпифиз.

Гипоталамус. Подбугорье — одна из древнейших образований в головном мозге. У всех хордовых он сформирован и морфологически, и функционально. Гипоталамус имеется у рыб, рептилий. Он отчетливо представлен у птиц и особенно хорошо развит у млекопитающих.

Гипоталамус, расположенный под зрительными буграми, занимает в мозге очень небольшое пространство, но, несмотря на это, он состоит из большого количества ядер (паравентрикулярное, супраоптическое, серый бугор, сосцевидное тело и

и др.). У млекопитающих наиболее развит серый бугор. В области подбугорья насчитывается 32 пары ядер.

Гипоталамус связан со всеми отделами центральной нервной системы, эфферентные пути от него идут к зрительным буграм и гипофизу, спускаются к среднему, продолговатому и спинному мозгу, оканчиваясь на клетках, аксоны которых образуют преганглионарные волокна вегетативной нервной системы. Аfferентные импульсы поступают в ядра гипоталамической области главным образом из зрительных бугров, через которые в подбугорье проходит также волокна от обонятельной, премоторной и двигательной зон коры мозга. Не исключена и прямая связь ядер гипоталамуса с корой, в частности с филогенетически наиболее старым отделом — сбонятельными долями. Подбугорье служит промежуточным звеном между зрительными буграми и корой мозга, с одной стороны, и вегетативной системой — с другой. Поэтому гипоталамус принимает самое активное участие в регуляции вегетативных функций. Этот небольшой участок у основания мозга является средоточием регуляции вегетативных функций организма, откуда непрерывно поступают импульсы в периферические отделы вегетативной нервной системы. Именно в гипоталамусе осуществляется координация деятельности вегетативной нервной системы, согласование функций эндокринных желез и объединение нейро-гуморальных механизмов.

Гипоталамус участвует в терморегуляции. После разрушения серого бугра животное становится пойкилотерным, у него нарушаются процессы теплопродукции и теплоотдачи, и температура тела не держится на постоянном уровне. При введении иглы крылатку через кости черепа в область серого бугра температура тела повышается и через несколько часов достигает максимума (тепловой укол). Аналогичные результаты получают при раздражении

этого участка мозга электрическим током. При раздражении ядер передней гипоталамуса температура тела повышается, а заднего гипоталамуса — понижается.

В области вентромедиальных ядер гипоталамуса расположен центр насыщения. Если его разрушить, животное начинает усиленно потреблять пищу, что сопровождается ожирением. В области боковых ядер лежит центр голода. Его двустороннее разрушение приводит к полному отказу животного от пищи. При голодании в крови уменьшается количество глюкозы, аминокислот, жирных кислот и других веществ. Это приводит к активации соответствующих нейронов и формированию лимбических реакций, направленных на утоление чувства голода (см. гл. «Пищеварение»).

Дореплатерально от супрапитического ядра находится центр жажды. В результате его раздражения усиливается потребление воды (*полидипсия*). Наоборот, при разрушении этих нейронов регистрируют полную отказ от воды (*оидипсия*).

В преинтентивной области гипоталамуса расположены нейроны, участвующие в регуляции осмотического давления внутренней среды организма. Так называемые *осморорецепторы*. Они действуют по принципу осмометра. В теле такого нейрона имеется вакуоль, заполненная внутриклеточной жидкостью, осмотическое давление которой служит эталоном. С ним сравнивают осмотическое давление внеклеточной среды, омывающей нейрон.

Если осмотическое давление тканевой жидкости и крови увеличивается, вода в силу законов осмоса выходит из вакуоли осморорецептора, что приводит к уменьшению размеров вакуоли и тела осморорецепторной клетки. Частота нервных импульсов, генерируемых осморорецептором, увеличивается, что вызывает усиленную секрецию антидиуретического гормона (АДГ), выделяемого задней долей

гипофиза. АДГ стимулирует обратную реабсорбцию воды из мочы в петлях и собирательных трубках почек и крови, и это снижает осмотическое давление крови.

При повышенной концентрации воды в тканевой жидкости и крови вода переходит в вакуоль осморорецепторной клетки, увеличивая размеры вакуоли и клетки. При этом уменьшается частота импульсов, поступающих от осморорецептора, снижается секреция АДГ, почки выделяют большее количество разбавленной мочы и организм освобождается от избыточной воды.

В подбугорье сосредоточены центры, участвующие в регуляции различных видов обмена веществ: белкового, жирового, углеводного, водно-солевого.

Гипоталамус как орган в теснейшей морфологической и функциональной связи с гипофизом, который как бы «привешен» к подбугорью на тонкой ножке. Между гипоталамусом и гипофизом имеются обширные нервные и сосудистые связи, поэтому их объединяют в единую гипоталамо-гипофизарную систему.

Гипоталамус имеет огромное значение для эмоциональных и поведенческих реакций. Доказано участие гипоталамуса в полных и агрессивных оборонительных рефлексах. Так, раздражение точки в центромедиальном ядре подбугорья вызывает у кошки резко выраженную ярость.

Несмотря на то что роль ядер гипоталамуса в организме чрезвычайно велика, они отнюдь не являются самостоятельными в своем действии. Гипоталамус находится под неослабным и постоянным контролем вышележащих центров головного мозга, с которыми он анатомически и функционально связан как нервными связями, так и при помощи ретикулярной формации.

**Базальные, или подкорковые, ядра.** Подкорковые ядра — это скопления клеток, расположенных в белом веществе между корой больших

узелной и зрительных бугров, для которых характерно ядро в ядре, объединенные в одно функциональное образование — ядро слезной железы. Вместе с бледным шаром (меланом) они образуют стробиллярную систему подкорковых ядер. Эта система, соприкасаясь с грубой энтодорией, достигает высокого уровня ретикулярной и других ядрах, связанных образованием передних мозгов. У млекопитающих в постнатальном возрасте наиболее развиты корковые инкубатории, однако стробиллярная система сохраняет свое особое значение.

Базальные ганглии участвуют в организации двигательной активности. При раздражении индифферентной электрической током наблюдаются сложные координированные движения головы, глазных яблок, как на зрительном, противоположной раздражителю. Разрушение индифферентной ядра вызывает неукротимый тремор. При электрическом раздражении индифферентного ядра через электрические стимулы движения усугубляются, характерные для сильных эмоций: поскакивание зубов, медленное открывание и закрывание век, выталкивание когтей, вздыбливание шерсти на спине, выгибание спины.

Базальные ганглии участвуют в рождении импульсов. Последние имеют характерные формы поведения, обеспечивающими такие жизненно необходимые функции организма, как питание (лицевой инстинкт), устранение непереносимых агентов (оборонительный инстинкт), продолжение рода (родовой и родительский инстинкт) и т. д.

Физиологическую основу инстинктов составляют сложнейшие безусловные нейные рефлексы, центры которых лежат в базальных ганглиях (обонятельное тело) и ядрах промежуточного мозга. В нормальных условиях инстинкты представляют собой взаимодействие корковых и подкорковых нейронов сложнейшим образом.

рефлекторные реакции обеспечиваются цепью комплексных индивидуальными приобретенных корковых реакций — условных рефлексов.

**Ретикулярная формация.** В центральной нервной системе наряду с серым и белым веществом расположено так называемое сетчатое вещество. Оно представляет собой диффузные скопления клеток различной формы, окруженные многочисленными волокнами, которые идут в самых различных направлениях и образуют подобие сети. Сетчатое вещество шире всего развито в отделах центральной нервной системы. В спинном мозге оно находится в боковых стволах между задними и задними рожками. Особенно хорошо сетчатое вещество представлено в шейной части. В стволе мозга скопления данного вещества еще более значительны. Они занимают его медиальную часть, сердцевины, и достигают до зрительных бугров. Отдельные участки этого вещества присутствуют в зрительных буграх и гипоталамусе.

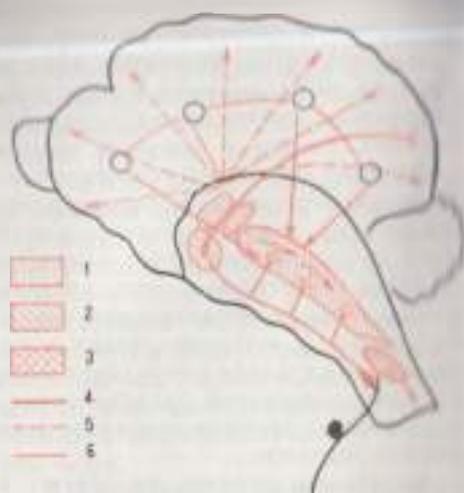
Сетчатая, или ретикулярная, формация была впервые описана Дейтерсом в конце прошлого века, который и дал ей такое название. В XX в. гистологи подробно изучили ее структуру. Клетки и ядра ретикулярной формации необычайно разнообразны по форме. Например, только на уровне шейной части продолговатого мозга насчитывается около 30 различных ядер. Такое разнообразие ядер нет ни в каком другом отделе центральной нервной системы, что свидетельствует о многообразии функций ретикулярной формации. Данное образование играет исключительно важную роль для организма.

Каждый нейрон этой системы может реагировать на раздражение со стороны различных рецепторов — зрительных, слуховых, тактильных, температурных и других, то есть реакция нейрона этой системы неспецифична. Однако один нейрон может быть более чувствителен к зритель-

нам раздражением, другой — к большим, третий — к средним и т. д.

Ретикулярная формация состоит из двух частей: нисходящей и восходящей. По нисходящим путям ретикулярной формации, которые идут из среднего и продолговатого мозга к мотонейронам спинного мозга, передаются импульсы либо облегчающие, активирующие, либо тормозящие функцию скелетных мышц (рис. 79). Нисходящая система влияет не только на скелетную мускулатуру, но и на внутренние органы. Эти влияния передаются через нейроны вегетативной нервной системы. Сетчатая формация оказывает регулирующее влияние на деятельность сердца, сосудов, органов пищеварения, дыхания, выделения и т. д. Большое значение имеет воздействие ретикулярной формации на секрецию эндокринных желез, в первую очередь гипофиза. Так, раздражение сетчатых образований среднего и промежуточного мозга усиливает выделение гормонов передней доли гипофиза, в том числе и гонадотропных. Напротив, при разрушении этих образований у крольчих и кошек месячными не наступает течки. Таким образом, все вегетативные процессы находятся под контролем ретикулярной формации.

По восходящим путям ретикулярной формации в кору больших полушарий передаются активирующие импульсы. Следовательно, наряду с давно известной классической афферентной системой, несущей импульсы в кору мозга, существует вторая афферентная система — восходящий отдел ретикулярной формации. Классическую систему называют специфической, ретикулярную — неспецифической. Специфическая система оказывает строго локальные влияния, так как ее окончания в коре приходятся на определенные проекционные зоны. Неспецифическая система действует на кору преимущественно диффузно, ее окончания широко разбросаны по всей коре. Однако при раздражении ретикулярных ядер та-



79 Схема взаимоотношений ядра базальных полушарий и ретикулярной формации ствол мозга.

1 — галамическое ядро, 2 — абдукционная зона и 3 — тормозящая зона ретикулярной формации, 4 — афферентные ядра, 5 — восходящие ретикулярные ядра, 6 — области коры из ретикулярной формации (по Л. Г. Варшавину).

ламуса активирующее влияние проявляется на ограниченных участках коры, и поэтому восходящая активирующая система разделена на стволую, оказывающую генерализованное диффузное действие, и таламическую, действующую локально. Афферентные возбуждения по специфическим путям проводятся в кору больших полушарий быстро, через малое количество синапсов. Возбуждение по неспецифическим восходящим нейронам ретикулярной формации, получающим коллатераль от специфических проводящих путей, идет в кору через большое количество синапсов, значительно медленнее.

Полная перерезка ретикулярной формации у животных вызывает кому и затем смерть. При частичной перерезке развивается сонливость. Из этого состояния животные могут вывести лишь сильные раздражения экстеро- или интэрорецепторов.

Если у нормального здорового животного во время сна электрически тоник раздражать ретикуляр-

ную формацию, оно просыпается. Сильно наступает не только пробуждение, но и испинка трости. Раздражение только специфических путей не приводит к пробуждению.

Ретикулярная формация необычайно чувствительна к гуморальным действиям. В ее переднем отделе найдены также участки, клетки которых выделяются нейросекреторными и выделяют адреналин и норадреналин. После того как раздражение рецепторов вызывает возбуждение ретикулярной формации, это возбуждение поддерживается выделяющимся адреналином и норадреналином.

Сетчатые образования обладают значительно высокой чувствительностью не только к горьким, но и к фармакологическим веществам, таким как амизалин, резерпин, наркотик, спонтанное. Указанные вещества блокируют ретикулярную систему, и в результате этого ослабевают или выключаются импульсы, поступающие по данной системе в кору мозга и активизирующие ее. Специфические структуры менее восприимчивы к действию фармакологических веществ.

С сетчатой системой связано проявление различных эмоций (гнев, страх, удовольствие и т. д.). Так, раздражение очень небольшого участка этой системы в гипоталамусе превращало послушное, прирученное животное в дикое. Поведение такого животного становилось настолько агрессивным, что представляло опасность для экспериментаторов. Раздражением соответствующих участков ретикулярной формации в гипоталамической области можно вызвать эмоции страха, наказания или, напротив, удовольствия. Так, крысе вводили электроды в вентромедиальное ядро подбурья. Раздражение этого пункта было очень приятно крысе. Она сама могла вызывать раздражение, нажимая на рычаг прибора. И животное раздражало собственную морду по нескольку тысяч раз в час в течение 1—2 х суток, пока не

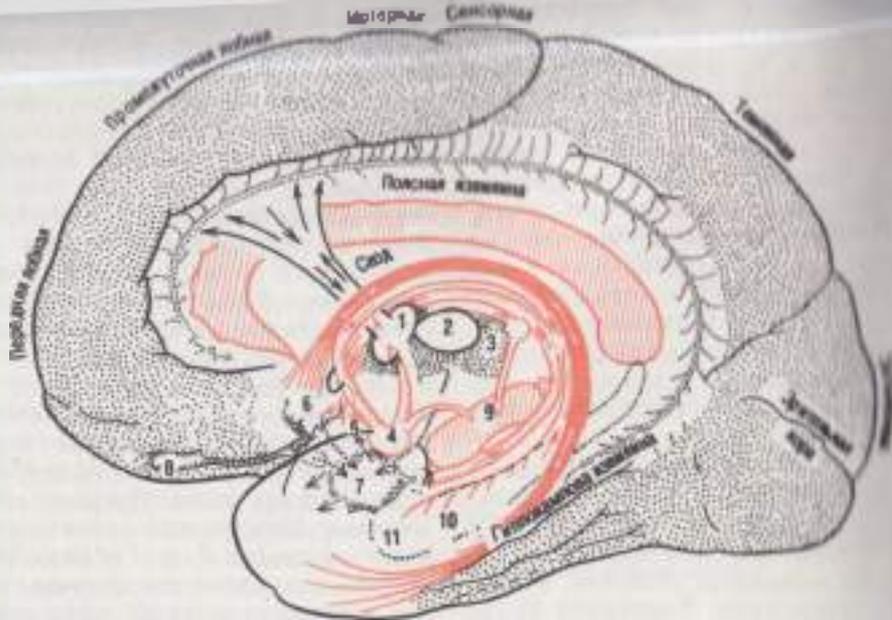
наступило физическое истощение.

Влияя на кору больших полушарий, ретикулярная формация сама испытывает постоянное воздействие коры. Так, в коре обнаружены пункты, раздражение которых вызывает торможение определенных участков сетчатой системы. Благодаря этому в кору не приходит ненужные импульсы, они блокируются на уровне ретикулярной формации, что способствует исключительному экономному расходованию нервной энергии.

**Лимбическая система.** Своим названием лимбическая система берет от латинского слова «лимбус» (край, кайма). Она как бы окружает, опоясывает ствол мозга. Прожие ее название «обонятельный мозг» не отражает сущности этого образования. В состав лимбической системы входят нервные структуры, расположенные на внутренней, медиальной стороне больших полушарий: гипосифиз, извилина гиппокампа, гиппокамп, крючковидная извилина, медиальная височная извилина, зубчатая фасция, сосцевидное (мажлярное) тело, свод, передние ядра зрительных бугров (рис. 80). Лимбическую систему часто называют кругом Пейеца (Пейеца) по фамилии ученого, который ее изучал.

Лимбическая система принимает участие в регуляции вегетативных процессов. К ней идут афферентные импульсы из всех внутренних органов. На основании этой информации через гипоталамус и периферические отделы вегетативной нервной системы она регулирует и координирует деятельность внутренних (висцеральных) органов, процессы обмена веществ, эндокринные функции, способствует поддержанию гомеостаза. Поэтому ее нередко называют висцеральной мозгом.

Активация структур лимбической системы электрическим раздражением через микроэлектроды или введение через микрокапилляры различных химических веществ ведет к изменению деятельности сердца, кров-



80 Схема лимбических связей подкоры с лимбической системой гипоталамуса по верности полушария мозга

1, 2, 3 — ядра таламуса, 4 — миндалини-  
е ядро, 5 — гипоталамус, 6 — оккотофори-  
ческая область, 7 — миндалини-  
е ядро, 8 — обонятельная луковица, 9 — мозжечок,  
10 — гиппокамп, 11 — краевая  
кора

аяного давления, дыхания, секрети  
и моторики желудочно-кишечного  
тракта, сокращений матки и т. д.

В лимбической системе, гипотала-  
мусе и ретикулярной формации рас-  
положены центры, управляющие эмо-  
циями. Ярким доказательством участ-  
ствия гипоталамуса в лимбической систе-  
ме в формировании эмоций служат опыты с раздражением и разруше-  
нием указанных структур. Так, при  
электрическом раздражении минда-  
линического комплекса у кошки прояв-  
ляется агрессивность (фыркание, вы-  
гибание спины, расширение зрачков  
и т. д.). Удаление некоторых образо-  
ваний лимбической системы пре-  
вращает ручных животных в диких  
зверей. Раздражение точечной обла-  
сти впереди гипоталамуса подавляет  
реакцию ярости. Разрушение этой  
зоны вызывает сильнейший приступ

ярости. Вирус бешенства повреж-  
дается именно в тех участках лимби-  
ческой системы, разрушение которых  
сопровождается агрессивностью.

В лимбической системе были об-  
наружены центры не только отрица-  
тельных эмоций (ярость, страх, тре-  
вога и т. д.), но и положительных  
(успокоение, удовольствие, радость  
и т. д.). Причем эти противополож-  
ные центры лежат очень близко друг  
от друга. Перемещение раздража-  
ющего электрода только на 0,5 мм при-  
водит к резкому изменению эффекта  
раздражения: очень сильным радостю  
может смениться крайняя степень  
страха и т. д.

С лимбической системой связан  
пищевое и половое возбуждение жи-  
вотных. Так, повреждение миндали-  
нических ядер ведет к усилению аппе-  
тита и ожирению. У самок крыс после  
разрушения полной извилины появ-  
ляется гиперсексуальность и не  
проявляется материнский инстинкт.  
В лимбической системе обнаружены  
участки, разрушение которых спод-  
ождается изменением поведения  
животного в стаде, в сообществе.

Поражение гиппокампа и других

структур лимбической системы вызывают нарушения памяти, а именно человек способен забывать, когда текущий жизненный опыт, в этот момент так называемая кратковременная память.

### ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Все центробежные волокна подразделяются на две большие группы. В первой группе относят двигательные волокна скелетных мышц. Их называют соматическими или анимальными, так как с ними связаны характерные для животных функции движения. Вторую группу составляет остальная масса нервных волокон, включивших название *вегетативных*. Под их влиянием надолго процесс пищеварения, кровообращения, выделения, размножения, обмена веществ, то есть процессы, которые в равной мере свойственны как животным, так и растительным организмам. Иногда вегетативную систему называют автономной, подчеркивая независимость вегетативных функций от центральных влияний. Но это фактически неверно, так как существует самая тесная взаимосвязь между соматической и вегетативной системой.

Вегетативная нервная система, которую делят на два отдела — симпатический и парасимпатический, обладает рядом структурных и функциональных особенностей.

1. Вегетативные волокна выходят из центральной нервной системы не во всем протяжении, а только в некоторых ее участках. Так, парасимпатические волокна начинаются в среднем мозге (глазодвигательный нерв), продолговатом (лицевой, языко-глоточный, блуждающий), а также отходят от 2—4-х крестцовых сегментов спинного мозга, волокна симпатического отдела спинного мозга (от 1-го грудного по 3—4-й поясничный сегмент).

В противоположность этому соматические нервные волокна равно-

мерно распределены на всем протяжении стволовой и спинномозговой частей периферической нервной системы, начиная с области четверохолмия и кончая крестцовым отделом спинного мозга. Они выходят из всех сегментов без пропуска и сегментарно распределяются на периферии.

2. Вегетативные волокна очень тонки (5—7 мкм в диаметре) и большей частью лишены миелиновой оболочки. Соматические же нервы состоят из толстых волокон (12—14 мкм в диаметре) с очень сильно развитой миелиновой оболочкой.

3. Вегетативные волокна менее возбудимы, и возбуждение по ним распространяется с меньшей скоростью (1—30 м/с), чем по соматическим (60—120 м/с).

4. Волокна центробежной нервной вегетативной нервной системы после выхода из центральной нервной системы не доходят до иннервируемого органа, как у соматической системы, а заканчиваются в вегетативных ганглиях. От ганглиев начинается второй нейрон, волокна которого уже доходят до органа. Волокна, идущие от центральной нервной системы до узла, называют преганглионарными, а волокна, идущие от ганглия к органу, — постганглионарными. Следовательно, центробежный путь вегетативной системы состоит из двух нейронов и прерывается в ганглии.

5. Потенциалы действия в вегетативных нервных волокнах более продолжительны, чем потенциалы действия в соматических нервных волокнах. В преганглионарных волокнах они сопровождаются длительным следовым положительным потенциалом, а в постганглионарных — следовым отрицательным потенциалом, переходящим в продолжительный (до 300 мс и более) следовой положительный потенциал.

**Симпатическая и парасимпатическая нервная система.** Отделы вегетативной нервной системы — симпатический и парасимпатический —

отличаются друг от друга по ряду признаков.

1. Их центры лежат в разных участках центральной нервной системы.

2. Ганглии симпатической нервной системы (постганглионарный симпатический ствол, солечечное сплетение, брыжеечные узлы) находятся вдали от иннервируемых органов, и постганглионарные волокна идут на значительном протяжении, ганглии парасимпатической системы расположены или в толще иннервируемого органа, или вблизи от него, поэтому постганглионарные волокна небольшой длины.

3. Симпатическая система универсальна, она иннервирует все органы и ткани без исключения; парасимпатическая система не универсальна, некоторые органы ее не имеют (сосуды кожи, потовые железы, мышцы злосеяных мешочков, надпочечники, мочеточники, селезенка, скелетные мышцы).

4. Для симпатической системы характерно явление мультипликации: количество постганглионарных волокон значительно больше, чем преганглионарных. Каждое преганглионарное волокно контактирует в ганглии с большим количеством нейронов (до 30) и захватывает, в свою очередь, большие участки иннервируемой ткани; вследствие такого ветвления возбужденке по симпатическим волокнам распространяется диффузно, занимая большие области. В парасимпатической системе нет такого обильного ветвления и поэтому характер возбуждения более локальный.

5. В окончаниях подавляющего большинства постганглионарных симпатических волокон выделяется норадреналин, медиатор парасимпатической нервной системы — ацетилхолин, он также выделяется в окончаниях всех преганглионарных симпатических волокон и в симпатических нервах потовых желез и сосудов скелетных мышц.

6. Периферические оболочки парасимпатической нервной системы раздражаются атропином, тогда как симпатическая система — адреналином — другим веществом — эфедрин — сноты.

**Основные эффекты раздражения симпатических и парасимпатических нервов.** Эффекты симпатической и парасимпатической нервной системы противоположны. В этом смысле говорят об их антагонизме. Однако претягательное влияние двух отделов вегетативной системы обеспечивает сложную координированную работу органов, так как регуляцию их деятельности. Для нормальной функции органа необходимо взаимодействие симпатической и парасимпатической систем. Так, после перерезки блуждающего нерва наступают почти полное прекращение деятельности пищеварительного тракта: отсутствует перистальтика, не выделяются пищеварительные соки. Наоборот, при перерезке симпатических нервов перистальтика такает бурная, что постоянные поиски ищаюют животное.

Гладкая мускулатура и мускулатура сердца способны к автоматической деятельности под влиянием тех раздражителей, которые оказывают в окружающей среде или в самой мышечной ткани. Парасимпатическая и симпатическая системы только регулируют эту автоматическую деятельность либо к сторону повышения, либо к сторону понижения функций.

При раздражении симпатической нервной системы наблюдаются следующие основные эффекты: расширяются зрачки, вымываются глаза и носовые полости, взъерошиваются волосы, наступает обильное потоотделение, суживается просвет подавляющего большинства сосудов, учащается и усиливается сердцебиение, повышается возбудимость и проводимость сердечной мышцы, резко возрастает кровяное давление, тормозится перистальтика и секреция желудочно-кишечного тракта, образуется небольшое

ности богато ферментами, количество выделяемой мочи, увеличивается секретия надпочечных железиками, гипофиз выделяет достаточный и адреналькортикоидный гормоны, и вследствие этого увеличивается секретия паращитовидной железой и гормонов коры надпочечников.

Раздражение парасимпатической системы приводит к противоположным эффектам: зрачки сужаются, сокращения сердца ослабляются и замедляются, доминируется возбудимость и проводимость сердечной мышцы, кровяное давление уменьшается, диурез увеличивается, усиливается моторика и секретия желудочно-кишечного тракта и т. д.

Однако в некоторых случаях действия симпатического и парасимпатического отделов оказываются сходного характера, но не антагонистическими. Например, раздражение симпатического нерва — барабанной струны — вызывает обильное отделение жидкой слюны, а при раздражении симпатического нерва образуется небольшое количество густой слюны, причем много химического состава, со значительным содержанием органических веществ. Здесь нет антагонизма, в есть согласованная реакция, необходимая для пищеварения.

Центры, регулирующие деятельность вегетативной нервной системы, находятся в различных отделах центральной нервной системы: в гипоталамусе, таламусе, ретикулярной формации, лимбической системе, мозжечке и коре больших полушарий.

**Учение о трофической функции нервной системы.** Понятие о трофической функции нервной системы, влияние ее на уровень и направление обменных процессов в органах и тканях сформировалось на основе клинических наблюдений. Практические врачи постоянно встречались с фактами нарушения питания тканей при тех или иных поражениях нервной системы, как центральной,

так и периферической. Расстройства питания, или трофические расстройства, проявлялись либо в виде атрофии отдельных мышц при периферических параличах, либо в неправильном росте ногтей, нарушении роста волос, возникновении язв на слизистых, коже и т. д.

Постепенно поднялся вопрос о трофической деятельности нервной системы: выросли и учение о трофической нервной системе как особом типе нервных волокон, регулирующих обмен в органах и тканях.

До середины прошлого века врачи-экспериментаторы — физиологи и патологи — считали, что существуют специальные трофические волокна.

В 1824 г. Ф. Мажанди установил, что перерезка тройничного нерва у кроликов вызывает кератит, язвенное поражение роговицы и иногда полный распав глазного яблока. Но все попытки найти специальные нервные пути, управляющие обменом веществ в органах и тканях, заканчивались неудачей. Особых трофических волокон обнаружить не удалось.

В 50-х годах прошлого века Клод Бернар открыл сосудодвигательные нервы. В тот же период были найдены патогенные микроорганизмы. И указанные расстройства, которые раньше связывали с трофическими нервными волокнами, стали объяснять изменением кровотока и бактериальной инфекцией. Вопрос о трофической нервной системе выпал из поля зрения исследователей на целые десятилетия.

Возрождение идеи трофической иннервации принадлежит И. П. Павлову. Анализируя влияние изотрофических нервов на сердце, он пришел к выводу, что учащение и усиление его деятельности под влиянием симпатического нерва и ослабление и урежение под влиянием блуждающего нужно рассматривать как результат изменения основных функциональных свойств сердечной мышцы (возбудимости, проводимости и сократимости). Изменение функцио-

пальных свойствах, в свою очередь обусловлено изменением уровня обмена веществ и сердечной мышцы под влиянием этих нервов.

Высследователи И. П. Павлов изучая пищеварительные процессы, применил метод наложения фистул на различные отделы пищеварительного тракта. Он вел наблюдения над огромным количеством оперированных животных в течение длительного времени — изо дня в день. Бывали случаи, когда смещение или сильное натяжение в результате операции двенадцатиперстной кишки, желудка и других внутренних органов приводило к развитию язв на слизистой ротовой полости, коже конечностей, к возникновению атрофических изменений в мышцах и т. д.

На основании этих исследований И. П. Павлов пришел к выводу, что каждый орган находится под тройным контролем: нервным-функциональным, сосудистым и трофическим. Наряду с центростремительными нервами, вызывающими функции того или иного органа, наряду с сосудодвигательными нервами, регулирующими грубую доставку питательных веществ, существуют и трофические волокна, которые тончайшим образом регулируют процесс питания в тканях, определяя точный уровень утилизации материала каждым органом.

Эта идея И. П. Павлова получила дальнейшее развитие в исследованиях его учеников. Л. А. Орбели с большим количеством сотрудников представил доказательства трофического влияния симпатической нервной системы. Ему принадлежат открытие симпатических нервов скелетных мышц. До 30-х годов нашего столетия считали, что вегетативные нервы иннервируют железы и всю мускулатуру, за исключением скелетной. Л. А. Орбели представил данные о двойной иннервации скелетных мышц: к ним подходят не только моторные нервы, но и симпатические. Последние сами по себе никогда не заставляют сокращаться скелетные

мышцы, но резко уменьшают их функциональное состояние. Раздражение симпатических нервов приводит к увеличению силы сокращения скелетных мышц, по крайней мере у рабочих животных даже на фоне легкой утомленности. В основе функциональных изменений скелетных мышц под влиянием симпатических нервов лежат трофические процессы.

При раздражении симпатического нерва, подходящего к мышце, изменяется ее утилизационная способность, растет потребление кислорода, увеличивается содержание аденозинтрифосфата, креатинфосфата и тиакогена. Симпатические нервы могут изменять функциональные свойства центральной нервной системы. Например, при раздражении симпатических нервов возбуждается рефлекторная возбудимость спинного мозга. После удаления симпатического ограничительного сигнала не наступает сонновосковое торможение. Экспериментальное раздражение верхних шейных симпатических узлов у собак приводит к уменьшению величины условных рефлексов, инстинктивной хаотичности их протекания, преобладанию процесса торможения в коре полушарий. Под влиянием симпатических нервов изменяется активность различных ферментов, участвующих в обменных процессах мозга.

На основании всех этих фактов Л. А. Орбели создал учение об адаптивно-трофическом влиянии симпатической нервной системы. Оно распространяется на все органы в ткани и все отделы центральной нервной системы, включая и кору больших полушарий. Под адаптивной влиянием понимается изменение возбужденности того или иного органа в сторону ее повышения или понижения. В основе адапционного влияния лежит трофическое воздействие, то есть влияние симпатической системы на обмен веществ. Благодаря адаптивному трофическому воздействию создается благоприятная фон-

на уничтожения специфической функциональной иннервации.

Однако нельзя проводить резкой границы между трофической и функциональной иннервацией, поскольку известно, что трофическая функция в какой-то мере присуща и моторным нервам. Перерезка или поражение двигательного нерва сопровождается глубокими изменениями обмена веществ в мышце, нарушением ее структуры, уменьшением массы. И чувствительные волокна обладают трофической функцией. Многочисленные опыты А. Д. Сперанского (1935) показали, что перерезка или поражение заднекорешковых волокон приводит к образованию язв на коже и к трофическим расстройствам в области головы и конечностей. Сле-

довательно, трофическое влияние свойственно всем видам нервных волокон и нервов образованиям в организме.

## Контрольные вопросы

1. Учение о рефлексе Риффорт-Брайна дуга, ее компоненты, обратная дифференциация.
2. Нервные центры и их свойства.
3. Тонические и генеральные нервные системы, их современная классификация.
4. Функции спинного мозга.
5. Функции заднего мозга.
6. Функции среднего мозга.
7. Тонические рефлексы ствола мозга.
8. Функции промежуточного мозга.
9. Трофическая функция первой системы.
10. Ретикулярная формация и ее функции.
11. Лимбическая система и ее функции.
12. Вегетативная нервная система, функции симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.

# ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Физиология высшей нервной деятельности изучает нервные механизмы работы мозга, определяющие поведение животных. Кора больших полушарий головного мозга и ближайшие к ней подкорковые образования играют первостепенную роль в этих процессах. Большие полушария головного мозга в филогенетическом отношении — это наиболее молодой отдел центральной нервной системы. Они прогрессивно развивались от низших форм животных к высшим (рис. 81).

Филлогенетически наиболее старую, лежащую в основании, obligatory часть коры называют *древней корой (архаикортекс)*. К старой коре (*палеокортекс*) относят поясную извилину, извилину гиппокампа и миндалину. Вся остальная кора составляет *новую кору (неокортекс)*. Древняя кора менее всего развита у приматов и более — у низших форм, например у сумчатых. У низкоорганизованных животных кора гладкая. У большинства млекопитающих, включая копытных, плотоядных и приматов, в коре имеются извилины и борозды, которые во много раз увеличивают ее поверхность и усложняют строение.

Методы исследования функций коры. Наиболее простой и доступный метод изучения высшей нервной деятельности животных в различных состояниях — метод *наблюдения за поведением*. Однако в силу субъективности его можно использовать только вместе с другими методами.

Метод *раздражения коры* заключается в том, что под наркозом обнажают участок коры больших полушарий и им индуцируют токми или электрическими воздействиями. С помощью этой методики Г. Фритц и Э. Тейлор в 1870 г. установили локализацию той первичной моторной зоны в коре собаки, которую селективным методом раздражения было установлено местоположение моторной зоны в коре обезьяны и человека.

Чтобы избежать влияния наркоза, метод раздражения коры применяют в экспериментальном опыте. Через отверстия, просверленные в определенных участках черепа, вводят электроды, соединенные с источником тока. Раздражение неволей после завершения ран.

Метод *удаления коры* или отдаления ее участков дает возможность выяснить функции различных зон и коры в целом. В результате удаления определенного участка коры выключают или нарушаются связанные с ним функции. Так у собаки после удаления затылочной доли коры исчезают зрительные функции, она перестает узнавать хозяина, равнодушно смотрит на бегущую кошку. Если удалена височная доля, у собаки нарушается слуховая функция и т. д.

Полное удаление коры головного мозга у разных видов животных показало, что чем выше эволюционные развитие животного, тем тяжелее отражается эта операция на его поведение. Например, голуби с удаленной корой сохраняют координацию движений. Они могут летать, класть зерно. Но выбрать зерно среди негодных для еды предметов также птиц не в состоянии. Собаки после удаления коры могут ходить, различать свет от тьмы, реагировать на звуки, но все реакции, приобретенные в течение индивидуальной жизни, утрачиваются.

Метод *записи выделков коры* включает полушарий (получил широкое распространение). Регистрацию биэлектрических импульсов электроэнцефалографией и кривых, записанных биотокми — электроэнцефалограммой. Запись биотокми осуществляется с помощью элект-

крупнейшей — преобладает — электроэнцефалографов. Методика увеличения достоверности у разных видов животных имеет особенности обусловленные строением их черепов. Так, у морского конька толстая кожа, значимая подкожная жировая и дробно рванчатые роговые (слагают большие спиральные гребни) роговые выросты мозга от инвазивных электродов. А. Н. Голдиков и Е. И. Тибинков (1969) разработали методику введения электродов у карпа в твердую мозговую оболочку, что дало возможность получать энцефалограммы от разных зон коры мозга при различных физиологических состояниях животного.

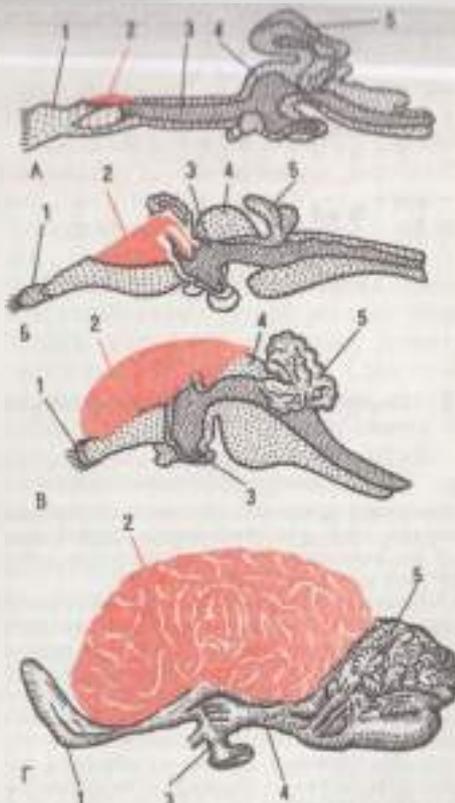
Электроэнцефалограммы, полученные с различных участков коры, резко отличаются частотой и амплитудой электрических потенциалов коры зависят также от состояния активности животного и человека. Критично, зависимость при открытых глазах и легкой фиксации в погруженному, состоит из быстрых отклонений малой амплитуды (β-ритм). Более редкие колебания несколько большей амплитуды регистрируются в ушной позе при тактильных раздражителях (α-ритм). Самые медленные большие волны записывают во время сна (δ-волны) (рис. 62). Основой методики записи биологических нервных клеток и их волокон при этом одновременно можно получить биотоки большого числа нейронов.

Метод условных рефлексов, разработанный И. П. Павловым открыл пути и изучения головного мозга как сложной целостной функциональной системы. Он является основным при изучении процессов в коре больших полушарий. С его помощью можно строго научно, объективно анализировать сложную деятельность коры, не прибегая к психофизиологическим субъективной термимологии. Изложение сущности метода условных рефлексов дано ниже.

**Кибернетические методы**, используемые при анализе работы автоматов и машин, применяются в анализе деятельности живого организма. Они открывают новые перспективы в изучении функций головного мозга и других отделов центральной нервной системы. Большое значение приобретает теоретическое абстрактное рассмотрение проблемы высшей нервной деятельности на основе аппарата математической логики. Эти названные, позволяющие точные математические методы, позволяют называть теоретический кибернетический.

Широко применяется также метод моделирования. Созданные модели, в достаточной степени отражающей деятельность головного мозга, очень важно для понимания принципов его функционирования. В этом отношении достигнуты большие успехи разработаны и построены модели обучающихся автоматов. Однако метод моделирования не может решить проблем физиологии головного мозга.

Роль И. М. Сеченова и И. П. Павлова в изучении физиологии больших полушарий. Изучение функций коры долгое время была одной из труднейших и неразрешимых проблем. Только в начале нашего столетия изучение



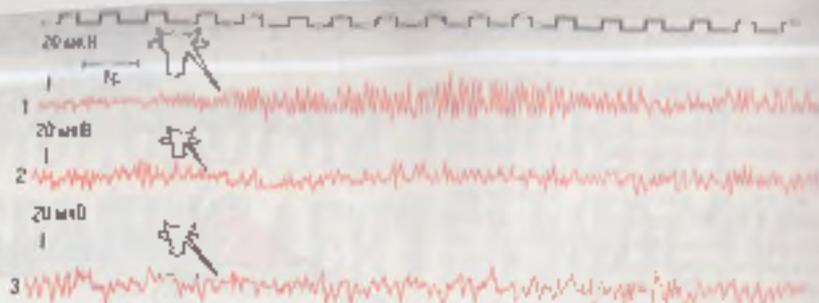
61 Развитие головного мозга позвоночных:

А — головной мозг рыбы, б — четверног  
В — примата; Г — голова; 1 — мозжечок, 2 — большая полушария, 3 — промежуточный и 4 — средний мозг, 5 — мозжечок

функций высшего отдела головного мозга было поставлено на научную основу ввиду труда И. П. Павлова и его учеников. Путь учение вместе со своим сотрудником создал учение об условных рефлексах — новый плодотворный метод исследования высшей нервной деятельности, в котором так нуждались физиологи. На Павлова глубокое впечатление произвел труд И. М. Сеченова о том, что функции высшего отдела головного мозга можно изучать на основе учения о рефлексах.

И. П. Павлову удалось дать блестящее экспериментальное обоснование предположению Сеченова, что головной мозг функционирует по типу рефлекса. С помощью открытого им метода условных рефлексов Павлов создал физиологию больших полушарий — учение о высшей нервной деятельности. И только этого учения положены для материалистических принципов.

Принцип деятельности мозга состоит в том, что



## 82 Функциональные ритмы электроэнцефалограммы:

1 -  $\alpha$ -ритм, 2 -  $\beta$ -ритм, 3 -  $\theta$ -ритм. (по А. Н. Голыкову, Ф. И. Губачеву.)

всех видов деятельности, как и все явления природы, спрощенно абстрактно. Любой первый акт возникает не спонтанно, а при действии того или иного раздражителя.

*Принцип деятельности и стимулы* заключается в следующем. В обычных условиях на организм действует огромное количество раздражителей. Центральная нервная система, главным образом кора головного мозга, способна расчленить, анализировать раздражение, действующее на рецепторы, выделить из них отдельные элементы. Анализ заключается в способности различать форму разных предметов, их цвета, запахи, разницу температур и т. д. Для анализа всегда следует синтез, связывание отдельных элементов в определенное количество. Ощущения от различных свойств предмета складываются в целостный образ этого предмета. Например, запах плесени, ее форма, цвет, вкус синтезируются кожей и воспринимаются целостно, восприятие определенных вещей. Различные аналитической и синтезирующей способностей коры связаны с приспособляемостью организма к меняющимся условиям внешней среды.

*Принцип структурности* связан с тем, что всякий первый процесс происходит в определенных морфологически образующих функции и структура взаимосвязаны, взаимосвязаны друг другом. Всприимые области коры, где сканализуются дифференциальные пути от различных рецепторов, имеют не только различную локализацию, но и строение. Слуховая, зрительная, тактильная и другие зоны коры отличаются по форме, высоте расположения и распределению нервных клеток и волокон.

Аналитические и синтезирующие процессы осуществляются с помощью различных структур. Большое значение в функционировании световых, звуковых, химических и других ощущений имеют специфические нейроны с короткими аксонами, сильно ветвящиеся вокруг самих же клеток. Эти нейроны называют дендритными. Они являются материальным субстратом ин-

теграции коры. Не существует другой формы звездчатых нейронов, аксоны которых не образуют сети вокруг клеток в радиальном направлении по торсионгали и перпендикулярно к ним, оканчиваясь на рецептивных и ассоциативных пирамидных нейронах. Каким образом звездчатые нейроны, в которой группа взаимодействует в передаче дифференциальных импульсов, по большей части, в частности, вставочных и ассоциативных нейронов, объединяющих различные зоны коры. Благодаря этому различные структуры синтезируются в единый образ.

## ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИИ

В коре больших полушарий обнаружена специализация нервных зон. Так, в каждом полушарии имеется моторная зона. В ней сосредоточены исполнительные двигательные центры, посылающие сигналы к отдельным скелетным мышцам противоложащей половине тела. В этой же зоне находятся конечная ступень чувствительных импульсов, образующихся при движениях; сюда приходят и анализируются импульсы от рецепторов, залегающих в толще мышц, сухожилиях и суставах. Различия двигательной зоны коры обнаружены у разных видов животных. Как правило, эта область больше у тех животных, которые способны совершать много сложных движений. Наибольших размеров она достигает у приматов, средних — у млекопитающих и птиц, меньших — у конечных, которым в основном свойственны только

простые движения конечностей. Другим способом удаления ее у собак не получается на двигательных функциях даже сразу после операции; у плотоядных повреждение после операции наступает двояким образом: нарушения, у собак не наблюдаются паралитич, который затем может пройти, но полного восстановления двигательной функции никогда не происходит. Локализация моторной зоны у разных видов животных различна. У плотоядных она лежит вокруг и в глубине крестовидной борозды, у свин и коз занимает преимущественно область верхней лобной извилины. У собак моторная зона расположена между верхней бороздой и передней ветвью обшивочной борозды. У лошадей она обходится сбоку от латеральной крестовидной борозды, а также в области средней ветви верхней гильвеновой борозды.

В коре имеются и так называемые сенсорные зоны: зрительные, слуховые, тактильные и т. п. Зрительная зона расположена в затылочных долях больших полушарий, слуховая — в височных, обонятельная — в амigdальном роге древней коры. В области задней центральной извилины лежит тактильная зона, куда поступают импульсы от рецепторов кожи, реагирующих на прикосновение и давление. В премоторной области имеется инторецептивная зона, включающая дифференциальные импульсы от внутренних органов. Раздражение или удаление этой зоны приводит к изменению дыхания, работы сердца, просвета сосудов к нарушению секреторной и моторной деятельности желудочно-кишечного тракта и т. д.

В процессе филогенетического развития специализация нервных клеток нарастала. Например, в слабообнаженной коре больших полушарий виден четкий локализации функций. У земноводных и хищников она проявляется определеннее. У млекопитающих она выражена лучше, чем у летающих. После повреждения у животных, не имеющих в коре стро-

гой локализации, даже значительных участков мозговой ткани нарушенные функции могут восстанавливаться.

В лаборатории И. П. Павлова проводили удаление, раздражение различных участков коры и применен метод условных рефлексов.

Оказалось, что у собаки лобной затылочных долей, можно выработать условный рефлекс, состоящий свет с подачей кормушки. Спустя некоторое время при действии света у собаки выделяется слюна. Но на более сложный зрительный сигнал — определенную форму предмета или перемену его в пространстве — условный рефлекс у таких собак не вырабатывается даже после большого количества сочетаний. Подобные результаты были получены и после удаления височных долей, где лежит слуховая зона. На основании этих исследований И. П. Павлов разработал *теорию о двоякой локализации функций в коре больших полушарий*. Согласно этому учению, корковый элемент каждого анализатора состоит из двух основных частей: ядра и периферических элементов. Клетки ядра, сконцентрированные в определенной зоне, высокоспециализированны, способны к очень тонкому различению соответствующих раздражителей (звуковых, зрительных и т. д.).

Наряду с ядром анализатора в коре рассеяны его отдельные элементы, значительно менее специализированные, неспособные к высокому анализу и синтезу (рис. 83). После повреждения ядра эти периферические элементы могут в какой-то мере выполнять его функции, но они никогда не заменяют ядро полностью. Таким образом, в коре больших полушарий высших животных и человека сочетается принцип высокой специализации нервных центров с их гибкостью и пластичностью, способностью к динамическому перестройке своих функций.



83 Гомография зрительной (А) и слуховой (Б) областей коры больших полушарий у собаки (обозначена точками); Четыре точки тем к балет тонкому аналізу слабеет данный участок коры

## УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Исследование функций коры больших полушарий И. П. Павлов начал с изучения слюноотделения, наступающего при виде, запахе корма, при действии звуковых раздражителей, связанных с приемом корма, и др. Эти явления ранее обозначали термином «спонгическая секреция». Павлов пришел к заключению, что психической секреции присущи все основные черты рефлексов, то есть это ответ организма на раздражение рецепторов, осуществляемый при участии центральной нервной системы. Выясняя характер условных рефлексов, ученый пришел к выводу, что они являются типичной формой деятельности коры больших полушарий.

**Отличие условных рефлексов от безусловных.** Все безусловные рефлекс врожденные и передаются по наследству. Только что вылупившийся из яйца цыпленок сразу же начинает клевать, новорожденный теленок — сосать и т. д. Это безусловный пищевой рефлекс.

Условные рефлекс вырабатываются в процессе всей жизни животного. Так, если щенят до определенного возраста кормить только одним молоком, то у них вырабатывается прочный условный рефлекс на молоко: при виде и запахе молока у них выделяется слюна и обнаруживается двигательная пищевая реакция. Хлеб и мясо никакой реакции не вызывают. Но стоит 1—2 раза покормить щенят

мясом, как на вид и запах мяса будет выделяться слюна.

Безусловные рефлекс — это врожденные рефлекс. Все кошки при виде опасности, которой они не могут избежать, выгибают спину и фырчат. Собаки при падении на них рычат и лают. Животные бегут и клубятся. Это оборонительные безусловные рефлекс. У разных видов животных они проявляются по-разному, но у животных одного вида безусловные рефлекс одинаковы.

Условные рефлекс индивидуальны. Например, одно животное привыкает на одну кличку, другое — на другую. Для каждой особи существует свой комплекс условных рефлекс, свой жизненный опыт.

Безусловные рефлекс могут осуществляться и при отсутствии высших отделов центральной нервной системы. Если у кошки или собаки удалить кору больших полушарий, а затем вливать в рот кислоту, то и в этом случае у них будет выделяться слюна. Все безусловные рефлекс после удаления коры сохраняются. Следовательно, они представляют собой результат деятельности пищевых отделов центральной нервной системы.

После удаления коры условные рефлекс пропадают. Собаки без коры больших полушарий не реагируют на кличку, не узнают хозяина, не проявляют двигательные и слюноотделительные реакции на вид и запах пищи и т. д. Условные рефлекс являются функцией высших отделов центральной нервной системы. У высших животных условные рефлекс служат формой деятельности коры больших полушарий. Это корковые рефлекс.

Безусловный рефлекс познания при раздражении определенных рецепторов поляри. Для каждого безусловного рефлекса имеется определенная рефлекторная дуга.

Условные рефлексы не имеют познанных рефлекторных дуг. Животное не облизывается и не подбегает к кормушке при звуке колокольчика без зажигания лампочки, оно же кричит при этом в оборотительную реакцию. Но стоит начать безразличное раздражителем сопровождать дающей корма или болевым раздражителем лапы, как эти сигналы станут вызывать соответствующие реакции. Они и тот же условный рефлекс, например слюноотделительный, можно выработать при раздражении различных рецепторов: на свет лампочки, на звук колокольчика, на прикосновение к коже и т. д.

Методика выработки условных рефлексов у животных. И. П. Павлов изучал деятельность нерва больших полушарий по условнорефлекторным реакциям слизистой желез. Собака чистая выводит наружу. Эта методика получила название классической conditioning (связывание условной методики). В качестве условного раздражителя можно использовать разные раздражители: звуковые и световые сигналы, запахи, прикосновение к коже и т. д. Так как мы проводим в лаборатории, мы самого экспериментатора делаем условным раздражителем, то наблюдать за условнорефлекторной деятельностью животного нужно в изолированных звукоизолированных камерах.

Важное преимущество этой методики — возможность судить по количеству выделяемой слюны и степени процессов возбуждения и торможения в соответствующих областях коры больших полушарий. Много выделяется слюны — значит, сильный процесс возбуждения увеличивается количество слюны — значит становится возбуждательный процесс. Однако широкую применимость этой методики препятствуют необходимость предварительной тонкой операции, тщательный экспериментальный уход за животными. Кроме того, собаки во время опытов должны находиться в неподвижном положении в специальном станке в звукоизолированной камере, о чем сравнительно быстро заскучают. Слюноотделительная методика применяется преимущественно на собаках в условиях эксперимента.

Двигательная оборотительная методика, впервые разработанный для исследования на собаках И. М. Бекетерым и В. П. Прото-

вичевым, в дальнейшем была использована для изучения высшей нервной деятельности у высших животных. Суть ее заключается в том, что у них имеют ряд особенностей, которые затрудняют применение слюнной методики. Поэтому для выработки условных рефлексов у лошади и жвачных используют двигательную оборотительную методику. Внутренним рефлексом в этом случае является оборотительный рефлекс конечности на раздражение ее индукционным током. Для повышения раздражения током к области локтевого сустава привел к конечности выстригают шерсть. Это часто вызывает и рефлекторное возбуждение хлорного натрия и на нем укрепляет электроды от вторичной индукционной катушки. Каждое болевое раздражение сопровождается оборотительной реакцией в форме сгибания конечности. Движение конечности записывают на ленте кимографа при помощи индивидуальной чердачки. В качестве условных раздражителей можно использовать различные звуковые, зрительные, обонятельные, кожные раздражители.

Двигательная реакция животного используется для изучения высшей нервной деятельности у самых различных животных, начиная с самых мелких (мышей крыс) и кончая крупными. Эта методика наиболее соответствует естественным условиям жизни животных и легко применима как в экспериментальной обстановке, так и на производстве. Животное находится в положении, где оно может свободно двигаться. Безусловным раздражителем служит порция корма, которую кладут в кормушку. Минимальное сочетание того или иного условного раздражителя (зажигание лампочки, стук метронома и т. д.) с безусловным приводит к тому, что только на стук метронома или зажигание лампочки животное идет к кормушке. Экспериментатор следит за его реакцией.

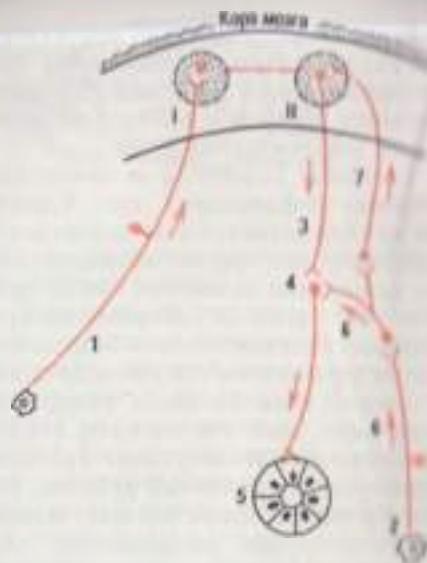
Процесс образования условного рефлекса. При выработке условного рефлекса нужно воздействовать сначала условным раздражителем, например, зажечь лампочку, а затем дать корм — безусловный раздражитель. Такое сочетание условного и безусловного раздражителей приходится повторять много раз, прежде чем выработается прочный условный рефлекс и на зажигание лампочки будет выделяться слюна. В самом начале совместного применения условного и безусловного раздражителей у животного происходит ориентировочная реакция, или, по образному выражению И. П. Павлова, рефлекс «что такое?». Он проявляется в том, что животное для-

кательной активности, и повороте головы и глаз в сторону тонкого раздражителя в направлении ушей, обонятельных движений, а также в изменении дыхания и сердечной деятельности. По мере укрепления условного рефлекса эта реакция ослабевает, а затем исчезает. На первой же стадии выработки условного рефлекса ориентировочная реакция играет большую роль, так как способствует повышению активности клеток центральной нервной системы.

После ряда сочетаний условного и безусловного раздражителей возникает перенос реакции на условный раздражитель. Но условный рефлекс в это время неточен. Он проявляется не на каждое применение условного раздражителя и носит обобщенный, генерализованный характер, то есть реакцию вызывает не только условный раздражитель, но и похожие на него раздражители, например, не только зажигание, но и выгибание лампочки. В дальнейшем по мере повторного применения условного и безусловного раздражителей условный рефлекс становится прочным и специализированным: ответная реакция фиксируется при каждом применении условного сигнала, а все другие раздражители, даже очень похожие на него, перестают оказывать действие.

Механизм образования условного рефлекса заключается в замыкании временной связи между двумя пунктами коры больших полушарий. При образовании условного рефлекса в коре больших полушарий замыкается нервная связь между двумя возбужденными очагами: центром условного и центром безусловного раздражителей.

При выработке условного рефлекса, например слюноотделительного, на свет лампочки поступают следующие образцы: зажигают лампочку, а затем через 10—15 с дают животному корм. Условный раздражитель (свет) вызывает возбуждение в рецепторах сетчатки. По аф-



84 Схема приближения условного рефлекса.

1 — зрительный центр II — слюнный центр  
 1 — дифференциальные пути; 2 — ассоциативные нервные окончания 3-й пары черепных нервов  
 3 — ассоциативные пути, 4 — центр слюноотделения, 5 — слюнные железы, 6 — центральные отростки нервных клеток, 7 — периферические отростки

ферентными путями (рис. 84, 1) через подкорковые центры она доходит до зрительного центра коры I. Почти одновременно с возбуждением зрительного центра возбуждается и слюнный центр коры II под действием пищевого безусловного раздражителя. Возбужденные, возникшие и центральные нервные окончания окончаний ротовой полости 2, по центристремительным нервам 6 передается в продолговатый мозг, в центр слюноотделения 4, а оттуда по центробежным нервам — к слюнным железам 5. Возбужденные слюнные железы выделяют слюну. Осуществляется безусловный слюноотделительный рефлекс. Возбуждение при этом не только достигает центра слюноотделения в продолговатом мозге, но и поднимается по восходящим нейронам 7 до пищевого центра коры больших полушарий. Раздражение любого рецепторного образования обонятельно приводит к возбуждению

определенного пункта коры. Итак, в коре одновременно образуются два возбужденных пункта: зрительный и слуховой. Причем под влиянием безусловного раздражителя (форма) замыкается более сильный очаг возбуждения, чем от действия света. Более мощный очаг возбуждения притягивает к себе возбуждение из менее сильного очага.

Если несколько раз повторить почти одновременно действие условного и безусловного раздражителей, то возбуждение из зрительного центра в пищевую будет проходить все лучше и лучше. Известно, что возбуждение, прошедшее несколько раз в определенном направлении, оставляет после себя след в виде повышенной возбудимости. И наконец наступает такой момент, когда действует только условный раздражитель (свет), а у животного выделяется слюна. Выработался условный рефлекс на зажигание лампочки. Теперь возбуждение от рецептора сетчатки, дойдя до зрительного центра, по протеренным путям бежит в пищевому центру коры, затем по нижележащим путям Э спускается в центр слюноотделения продолговатого мозга и по контробежным нервам подходит к слюнным железам, которые начинают выделять секрет.

Пути безусловного и условного рефлексов имеют разное начало, безусловный и условный раздражители действуют на разные рецепторы, центростремительные пути от которых также различны. Центрбежный же путь как условного, так и безусловного рефлексов один и тот же — от центра слюноотделения к слюнным железам. Эта общность центрбежного пути обоих рефлексов и служит доказательством, что условный рефлекс может образовываться только на базе безусловного. Характер условного рефлекса зависит от того, на базе какого безусловного рефлекса он выработан. Если звук связан подкреплять дачей корма, то связок будет выработать пищевой

условный рефлекс — отклик на дачу корма. Если же звясток подкреплять боковым раздражением дачей собачки, то будет формироваться оборонительный рефлекс — отдергивание лапы.

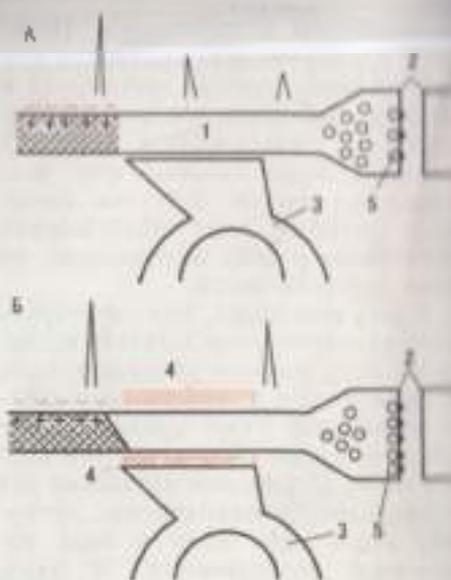
В образовании условных рефлексов большую роль играют также и подкорковые структуры, и в частности ретикулярная формация мозга. В процессе образования условного рефлекса повышение электрической активности в ретикулярной формации среднего и промежуточного мозга наступает раньше и отличается большей интенсивностью, чем в коре. Двустороннее разрушение неспецифических ретикулярных структур на уровне как среднего, так и промежуточного мозга препятствует выработке условных связей. Объяснить эти факты можно следующим образом. Так как ретикулярная формация включает коллатерали всех чувствительных путей, идущих к коре подкоркового мозга, она возбуждается при раздражении любых рецепторов. При возбуждении ретикулярной формации окказывает активизирующее влияние на всю кору больших полушарий. Поддерживая возбужденное состояние клеток коры мозга, сетчатая формация обеспечивает оптимальные условия для замыкания временной связи.

Условная связь между двумя участками коры может устанавливаться не только через внутривентрикулярные нервные структуры, но и через подкорковые образования. В каждой корковой зоне наряду с афферентными в большом количестве имеются эфферентные пути, по которым осуществляется связь с подкорковыми исполнительными аппаратами. Были предсказано предположение, что временная связь может замыкаться в коре между афферентными и эфферентными элементами одной и той же зоны. Таким образом, когда выключен выделительный условный раздражитель, поступит по афферентным путям через таламус

и ретикулярную формацию в соответствующую чувствительную зону коры бичинияз импульсий, после переработки они выйдут на промежутой связи на эфферентные пути, спустятся по ним и подкорковые образования, а оттуда вновь возвратятся в кору уже в корковое представительство безусловного рефлекса. Следовательно, образование условного рефлекса идет по так называемым вертикальным связям: кора — подкорка — кора. При этом не исключаются и горизонтальные непосредственные связи между двумя пунктами коры — центрами условного и безусловного раздражителей.

В основе физиологического механизма процесса замыкания временной связи лежит явление доминанты, проторения и суммации. При выработке условного рефлекса очаг возбуждения в корковом представительстве безусловного рефлекса становится доминантным. Он притягивает нервные импульсы из более слабого очага возбуждения, вызванного условным раздражителем. В корковом центре происходит суммация поступающих импульсов безусловного рефлекса, а это приводит к повышению возбудимости и лабильности в данном пункте коры. При повторении сочетаний условного и безусловного раздражителей повышение возбудимости и лабильности достигает определенного максимального уровня, при котором замыкается связь между обоими очагами возбуждения. Поэтому возбуждение из центра условного рефлекса может беспрепятственно переходить на корковом представительстве безусловного рефлекса и вызывать этот рефлекс.

При сочетании условного и безусловного раздражителей происходит длительная деполаризация мембран пресинаптических окончаний и нейрональных клеток, окружающих нейроны. Одна из функций глиальных клеток — процесс миелинизации, который стимулируется



85 Схема процесса образования временной связи:

А — пресинаптический синапс; Б — образование временной связи (преобразование синаптической связи в актуальную); 1 — пресинаптический участок нервного окончания; 2 — синаптическая щель; 3 — глиоцит; 4 — миелиновая оболочка; 5 — нейрон; (по А. Н. Рейтману)

длительной деполаризацией. При этом пресинаптический участок окончания замыкается в отростке глиальной клетки и окружается миелином. В результате создаются благоприятные условия для распространения возбуждения. Но синапс будет доходить более интенсивное возбуждение, оно вызовет выделение большого количества медиатора, достаточного для достижения критического уровня деполаризации postsинаптической мембраны. Это облегчит передачу возбуждения через синапс. Так, синапс из непроходимого (потенциального) превращается в проходимый (актуальный). По мере увеличения количества синапсов в образовавшейся миелиновой оболочке эти связи становятся все более прочными (рис. 85).

Другое объяснение механизма образования временной связи дал И. К. Англин. Он подмечал, что при

сочетании условного и безусловного раздражителей выступают определенные изменения в распределении возбуждений мышечной ретикулярной коры и в следствии изменения кода РИХ и акцидизме образуются новые своеобразные белковые молекулы, особо чувствительные к определенным ирритивным импульсам. Эти молекулы служат «хранителями» образующейся связи между двумя возбуждениями.

В создании стойкого состояния устойчивой проводимости в образовавшихся временных связях большое значение имеет циркуляция импульсов по кольцевым системам коры. Например, пирамидные клетки второго слоя от своего нисходящего аксона отдают боковые веточки, которые поднимаются в верхние слои коры и оканчиваются у вставочных нейронов второго и третьего слоев. По этим путям импульсы от пирамидной клетки могут частично возвращаться к вставочным нейронам и через них повторно возбуждать пирамидную клетку. По-видимому, выход импульсов в эти боковые замкнутые круги происходит при достаточной интенсивности возбуждения или при повышенной возбудимости нервных элементов данной пути. Это происходит при сочетании условного раздражителя с безусловным, когда сливаются два потока импульсов.

Установившаяся непрерывная циркуляция возбуждения по такой замкнутой кольцевой системе будет, в свою очередь, поддерживать состояние повышенной возбудимости и тех нейронов, в синапсах которых замыкается временная связь.

**Концепция П. К. Анохина (1964) о формировании поведенческих реакций.** Согласно этой концепции любая поведенческая реакция начинается с формирования дифференцированного синтеза (рис. 86). Для его формирования необходимы: 1) условный раздражитель, имеющий сигнальное значение, оптимальный средней силы;

2) объективно-личная дифференциация — поступление импульсов в кору больших полушарий мозга от соответствующих рецепторов, воспринимающих обстановку, в которой действует условный раздражитель; если обстановка представляет опасность для животного, раздражитель не будет иметь сигнального значения; 3) необходимая биологическая мотивация — при выработке, например, пищевых условных рефлексов необходимо возбужденное состояние пищевого центра; 4) кратковременная память на условный раздражитель.

Афферентный синтез осуществляется во всех центрах коры мозга, куда приходят афферентные импульсы. На базе афферентного синтеза принимается решение. У животного это бессознательный акт. При этом ограничивается свобода действий. От структур афферентного синтеза поток нервных импульсов идет, например, при выработке двигательных условных рефлексов к определенным моторным центрам, и в них происходит перераспределение мышечного тонуса, подготовка к двигательному акту.

Затем подготавливается программа действий. Формирование ее идет в двух видах: афферентный программы системы команд или афферекторы — рабочие органы и индикаторы результатов действия — воспринимаемого результата будущего действия, эффекта, который нужно получить, то есть модели ожидаемого результата.

Реализация афферентной программы приводит к определенному действию. После совершения действия получают результаты. Они имеют параметры, по которым их можно оценить. Обратная афферентация информизирует организм об этих параметрах, то есть о полученном эффекте.

Важнейшее значение имеет последующее сравнение информации, полученной посредством обратной афферентации, с акцидентом резуль-



86 Схема целенаправленного поведенческого акта (Ю. П. Анютину, 1963)

тять действия. Оно позволяет организму оценить, достигнут ли ожидаемый эффект. Если он не достигнут, если имеется несогласованность между обратной афферентацией и фактом пороч результатов действия, то строится новая эфферентная программа. Так продолжается до тех пор, пока цель, поставленная афферентным синтезом, не будет достигнута.

Вместо разомкнутой цепи рефлекса имеется рефлекторное кольцо с обратной связью. Для построения схемы общей структуры поведения здесь использовали кибернетический принцип саморегуляции. Сформулировано представление об организме как о саморегулирующейся функциональной системе.

**Общие закономерности условно-рефлекторной деятельности.** При выработке условного рефлекса условный раздражитель всегда должен несколько предшествовать безусловному. При обратной ситуации условный рефлекс не образуется. Для образования условных рефлексов чрезвычайно важно деятельное состояние больших полушарий. Если экспериментальное животное нахо-

дится в сонливом состоянии, то образование условного рефлекса очень затягивается, или делается совершенно невозможным.

Большое значение имеет и степень возбудимости центра безусловного раздражителя. Так, если собака сыта, возбудимость центра безусловного высшего рефлекса снижена и выработать условный пищевой рефлекс у такого животного очень трудно.

Если животное нездорово, в коре головного мозга подается иный очаг возбуждения, связанный с физиологическим процессом, что препятствует образованию условных связей. Кроме того, при заболевании снижается возбудимость клеток коры.

При выработке условных рефлексов имеет значение и сила условного раздражителя. Так, на раздражитель слабой силы условный рефлекс вырабатывается труднее. На меньшее количество сочетаний требуется для условного раздражителя средней силы. Очень сильный условный раздражитель применить нельзя, так как он вызывает процесс запредельного торможения и условный рефлекс не образуется.

**Классификация условных рефлексов.** В основу классификации условных рефлексов положено влияние

ны безусловных рефлексов, на базе которых они вырабатываются: вкусовой, оборонительный, половой и т. д. Великие рефлексы различают по величине анализатора или того органа, где находятся рецепторы, воспринимающие условный сигнал: зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, кожный, с мочевого пузыря, желудка, кишечника и т. д. Великие рефлексы обозначают доэффектору, с которого они проявляются: двигательные и секреторные. В зависимости от энергии условного раздражителя различают звуковые, световые и температурные условные рефлексы.

Условные рефлексы могут быть *интерорецептивными* (образуются при раздражении внешних рецепторов — кожи, глаза, уха, полости рта, носа), *инторецептивными* (возникают при раздражении рецепторов внутренних органов, кровеносных сосудов, рецепторов мышц, сухожилий). Рефлексы, начинающиеся с рецепторов мышц, сухожилий, выделяют в самостоятельную группу *дипроприоцептивных*.

Существуют условные рефлексы *первого порядка* и *высших порядков*. Первые вырабатываются на базе безусловных рефлексов. Рефлексы второго порядка, или вторичные условные рефлексы, образуются при помощи хорошо выработанного условного рефлекса. Так, при сочетании механического раздражения кожи с электрокожным раздражением был выработан двигательный оборонительный рефлекс первого порядка. При сочетании этого условного рефлекса с бульканьем образовался условный рефлекс второго порядка, а при сочетании того «до» с бульканьем — условный рефлекс третьего порядка. Условные рефлексы более высокого порядка у собак выработать не удается. У детей может быть выработан условный рефлекс пятого и шестого порядка.

Таким образом, в процессе выделения нервной системы возникла воз-

можность построения цепных временных связей, когда один условный рефлекс образуется при помощи другого условного рефлекса, то есть, при отсутствии непосредственной связи с безусловным раздражителем. Однако первое звено в этой цепи обязательно должно образоваться на базе безусловного рефлекса.

*Подражательные* условные рефлексы легко вырабатываются у животных, особенно стайных и стадных, как и в природе, так и в лаборатории. Например, у одной обезьяны образовался двигательный пищевой условный рефлекс на явлу у других обезьян. Если затем какую-либо из обезьян ургелей поместили в синтетическую клетку, у нее сразу же возникла соответствующая реакция на условный раздражитель.

У животных могут быть выработаны условные рефлексы на относительные признаки раздражителей — *релевные рефлексы* на *отношение* (больше — меньше, чаще — реже, короче — длиннее и т. д.). Например, кролику показывали одновременно два квадрата, один меньше другого. Если животное хватало зубами кольцо под малым квадратом в кормушку падал кусочек моркови, а реакция на большой квадрат не подкреплялась. После того как выработался положительный условный рефлекс на малый квадрат, а на большой — дифференцировка, использовали другие пары раздражителей, например малый и очень малый квадрат или большой и очень большой квадрат. В этих случаях реакция проявлялась только на квадрат, меньший по размерам.

Если животное попадает в положение, в котором оно получает пищу или болевое воздействие, то начинают проявляться пищевые или оборонительные реакции. Этот вид рефлексов получил название *условный рефлекс на обстановку*, или *обстановочный*.

*Ситуационные* рефлексы возникают в связи с экспериментальной

ситуации: принятие той или иной позы на определенном месте, отряхивание, лизание лапочки и т. д.

**Экстраполяционный рефлекс** описан Л. В. Крушинским (1961). Животное улавливает, экстраполирует направление, по которому передвигается пищевой или вредящий объект. Развитие этого рефлекса связано с условиями жизни животного. Например, охотничья собака бежит не по следам петляющего зайца, а выходит ему наперерез.

**Биологическое значение условных рефлексов.** В процессе эволюции у животных выработался особый механизм, который дает возможность реагировать не только на безусловные раздражители, но и на массу индифферентных (безразличных) раздражителей, совпадающих во времени с безусловными раздражителями. Благодаря этому механизму возникновение индифферентных раздражителей сигнализирует о приближении тех агентов, которые имеют биологическое значение; связи животного с внешним миром расширяются, становится более совершенными, более точными. Животное лучше приспосабливается к разнообразным, очень изменчивым условиям существования (см. гла «Адаптация»).

Оборонительные условные рефлексы помогают животному заранее подготовиться к защите и избежать грядущей ему опасности. Звук, издаваемый хищником, его запах, следы лап на земле — все это раздражители, которые вызывают оборонительные рефлексы у животных. Ягненок, который еще не приобрел соответствующих условных связей, не спасается бегством при приближении хищника и гибнет. Взрослая овца при первых признаках появления хищника убегает. Следовательно, условные рефлексы как сигнальные необходимы для жизни животного.

При помощи условных рефлексов происходит передача информации от

одного поколения к другому. У животных опыт, всю совокупность приобретенных условнорефлекторных связей старшее поколение передает младшему. Чем богаче опыт родителейского поколения, тем будет богаче опыт молодого поколения благодаря условнорефлекторному механизму. Передача происходит с помощью подражательных рефлексов, выходящих условнорефлекторную природу. Подражательные рефлексы легко вырабатываются у многих видов. Например, канарейки в течение трех с половиной столетий разведения в домашних условиях утратили рефлекс расклеивания стручков. Они не способны разрывать стручки и выбирать оттуда семена. Но, если посадить птенца канарейки в клетку, которые умеют это делать, он будет расклеивать стручки.

У всех классов позвоночных животных (рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих) образуются условные рефлексы по одному принципу, но в формировании премоторных связей принимают преимущественное участие различные отделы головного мозга. У рыб такими отделами служат средний мозг и мозжечок. У рептилий и птиц замыкательную функцию выполняют полушария головного мозга, в вышлеченной этой функции значительную роль играет и промежуточный мозг.

## ВИДЫ ТОРМОЖЕНИЯ В КОРЕ МОЗГА

Нормальная деятельность коры головного мозга осуществляется в результате взаимодействия процессов возбуждения и торможения. Возбуждение ведет к выработке и проявлению условных рефлексов, а торможение — к их подавлению.

Различают два основных вида торможения условных рефлексов: безусловное и условное.

**Безусловное торможение.** Оно возникает быстро, без предварительной выработки и удерживается срав-

оптимально подает. Безусловные торможения имеют для разнообразности: внешние и внутренние.

**Внешнее торможение** возникает всегда, когда в коре головного мозга возникает новый очаг возбуждения (табл. XIII). Его возникновение зависит от действия как внешних, так и внутренних раздражителей. Например, у собаки выработан условный слюноотделительный рефлекс на звонок. Зазвенел звонок, а в это время громко хлопнули дверью. Слюна не потечет. Не произойдет условный рефлекс и в том случае, если у животного что-то болит или переполнен мочевой пузырь.

**Запредельное торможение** образуется при увеличении силы или продолжительности действия раздражителя. Например, если выработать условный слюноотделительный рефлекс на звонок, а затем звонок сделать очень сильным, то слюна отделаться не будет. То же самое произойдет, если звонок средней силы сделать очень продолжительным. Это происходит потому, что верхние клетки имеют предел работоспособности. Когда данный предел пройден, процесс возбуждения в верхних клетках сменится процессом торможения. Запредельное торможение — это защитный механизм у животных с ослабленной нервной системой (кастрированные, старые) они возникает под действием даже слабых условных раздражителей.

**Условное, или внутреннее, торможение.** Это особый вид торможения, специфический для первых клеток коры. Он присущ только коре больших полушарий.

Условное торможение вырабатывается постепенно и сохраняется относительно долго. Оно формируется обычно при систематическом неподкреплении условного раздражителя безусловным. Неподкрепляемый раздражитель вызывает процесс торможения в тех же самых клетках коры, в которых он раньше

вызывал процесс возбуждения. Центр условного раздражителя теперь возбуждается не из другого центра, а торможение возникает внутри этого же центра, поэтому этот вид торможения и называют внутренним.

В зависимости от того, как осуществляется неподкрепление условного раздражителя безусловным, различают четыре вида внутреннего торможения: угасание, дифференцировка, условный тормоз и запаздывание.

**Угасание.** Если условный раздражитель повторить через короткое промежуток времени несколько раз без сопровождения безусловного раздражителя, то величина условного рефлекса будет все меньше и меньше, и наконец условный рефлекс исчезнет совсем. Теперь действие условного раздражителя в центре условного рефлекса вызывает не процесс возбуждения, как раньше, а процесс торможения.

Если после полного угасания сделать перерыв в применении неподкрепляемого условного раздражителя, то условный рефлекс на этот раздражитель появится снова. Восстановление условного рефлекса произойдет без особого воздействия — не потребуются ни одного подкрепления условного раздражителя безусловным. Очевидно, при угасании условный рефлекс не исчезает, а происходит временное выключение условнорефлекторной связи процессом внутреннего торможения.

**Дифференцировка.** Если использовать неподкрепляемый раздражитель, близкий по своей природе к условному раздражителю, то он вызовет условный рефлекс почти такой же величины, как и условный раздражитель. Но если данный раздражитель применить несколько раз без подкрепления, то это приведет не к возбуждению, а к торможению. Например, у собаки выработан условный рефлекс слюноотделения на зажигание лампочки. Затем начинают подавать новый раздражи-

тели — мигание лампочки, но позже его не подкрепляют. После нескольких повторения мигание лампочки перестает вызывать слюноотделение. Мигание лампочки становится тормозным условным раздражителем. Под действием этого раздражителя в коре головного мозга образуется торможение. Следовательно, дифференцировка вырабатывается при повторном подкреплении одного сигнала и неподкреплении другого. Чем ближе эти своим свойствам эти раздражители, тем тоньше дифференцировка. В лаборатории И. П. Павлова были установлено, что собаки способны отличить 100 ударов метронома в минуту от 96, идентифицировать тона, отличающиеся один от другого на  $\frac{1}{4}$ , и т. д.

**Условный тормоз.** Если к раздражителю, при помощи которого выработан положительный условный рефлекс, прибавить еще какой-нибудь агент и эту комбинацию не подкрепляют, то она постепенно становится недействительной. Например, у собаки сформирован слюноотделительный условный рефлекс на вид вертикавшегося предмета (вертушки). Начиная применять вертушку вместе с тоном «до», и эту комбинацию не подкрепляют. Вначале благодаря прочно выработанному рефлексу из вертушки животное дает положительную реакцию. Затем развивается внутреннее торможение и собака начинает отличать положительный раздражитель от неподкрепляемой комбинации. По механизму возникновения условный тормоз принципиально не отличается от дифференцировки. И здесь происходит анализ раздражителей, в какой-то степени сходных и в какой-то степени различных.

Внутреннее торможение типа условного тормоза вырабатывается лишь в том случае, если прибавочный агент и положительный условный раздражитель сливаются друг с другом во времени. Если дейст-

вие этого агента прекращать раньше чем за 10 с до начала действия положительного условного раздражителя, то на него образуется условный рефлекс отрицательного порядка.

**Запаздывания.** Когда между началом действия условного раздражителя и подкреплением проходит более или менее значительное время (2—3 мин), то условный рефлекс отодвигается к моменту безусловного подкрепления. В этом случае эффект от действия условного раздражителя состоит из двух фаз: начальной — недействительной и второй — действительной. В недействительную фазу в корковом центре условного раздражителя развивается внутреннее торможение, которое получает название запаздывания. Так, если при выработке слюноотделительного условного рефлекса на звонок подкрепление выработкой производится через 3 мин после начала звучания динка, то слюноотделение будет выделено лишь через такое же время.

## **ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ**

**Иррадиация и концентрации возбуждения и торможения.** Распространение процессов возбуждения или торможения из центра их возникновения на другие области коры называются *иррадиацией*. Если эти процессы достигли определенной границы распространения, могут вновь возбудиться в соседней точке, то говорят о *концентрации* возбуждения или торможения.

Примером иррадиации процесса возбуждения служат явления генерализации условных рефлексов. В начале выработки условного рефлекса не только условный раздражитель вызывает реакцию, но и другие по-сторонние раздражители. Происходит это потому, что возбуждение,

возможное условным раздражителем раздражает на значительные области коры и по временной связи с корковым центром безусловного раздражителя наступают жгучие пункты коры. При дальнейшей выработке условного рефлекса irradiация возбуждения все больше и больше ограничивается. Возбуждение сосредоточивается, концентрируется в группе клеток условного раздражителя. Этот процесс концентрации возбуждения происходит в результате неподкрепления всех других раздражителей, кроме условного, и развития внутреннего торможения, которое ограничивает возбуждение.

И. П. Павлов обнаружил irradiацию возбуждения из одного центра коры больших полушарий в другой при анализе сложного поведения животных. У одной из подопытных собак проявилась сильная агрессивная реакция на всех подопытных людей, входивших во время опыта. Особенно сильно этот рефлекс был выражен на сотруднике, который когда-то ударил эту собаку, чтобы ее усмирить. И вот после замены экспериментатора этим сотрудником условный раздражитель вызвал гораздо более обильное слюноотделение, чем раньше. Это связано с тем, что «агрессивное» возбуждение стремительно irradiировало по коре и усиливало возбуждение пищевого центра.

Движение нервных процессов по коре больших полушарий зависит и от состояния клеток коры, которые встречает на своем пути irradiирующий процесс. Если нейроны находятся в заторможенном состоянии, это препятствует распространению на них процесса возбуждения, и наоборот, если они находятся в состоянии возбуждения, торможение их осуществляется труднее. На скорость irradiации и концентрации нервных процессов оказывают влияние и тип нервной системы, ее индивидуальные особенности.

**Положительная и отрицательная индукция корковых процессов.** В коре больших полушарий, так же как и в лимбическом отделе центральной нервной системы, возможна индукция, то есть взаимодействие торможения и возбуждения. Между ними возникает определенный баланс, вследствие чего проявляется либо положительная, либо отрицательная индукция.

Примером *положительной индукции* может служить следующий опыт. У собаки выработав условный пищевой рефлекс на механическое раздражение кожи передней лапы. Механическое раздражение задней лапы животного сделано тормозным. Если положительный условный раздражитель применить непосредственно после тормозного, наступает реакция увеличения условного рефлекса (слюноотделение возрастает в 1,5-2 раза).

Очаг торможения в коре, вызванный раздражением задней лапы, резко повышает возбудимость соседнего участка коры, связанного с раздражением передней лапы.

Примером *отрицательной индукции* может быть внешнее торможение, вызванное ориентировочной реакцией. При любом внезапном действии побочного раздражителя не проявляются даже зрительно выработанные условные рефлексы. В этом случае очаг внезапного возбуждения индуктирует тормозное состояние в других центрах коры, препятствуя осуществлению условнорефлекторной деятельности.

Индукция по своему проявлению противоположна irradiации. Если irradiация сигнализирует о распространении однозначного процесса, то индукция, наоборот, создает влияние противоположного характера и ограничивает irradiацию. Она способствует концентрации нервных процессов.

## АНАЛИТИКО-СИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

**Анализ и синтез.** В течение своей жизни животное образует многочисленные условные рефлексы на базе безусловных рефлексов и в сочетании с разнообразными условными раздражителями. При этом условные раздражители (сигналы) могут быть либо отдельными элементами окружающей среды, либо представлять сложные комплексы из данных элементов. Эти сигналы обращены к различным органам чувств, они сообщают об изменениях температуры окружающей среды, освещенности, форме, движении и удаленности предметов, звуках различной громкости и т. д. Все указанные раздражения, воспринятые периферическими отделами анализаторов — рецепторами, по центростремительным нейронам передаются в кору больших полушарий, которая из массы поступающих сигналов способна выделить отдельные элементы, отличать их друг от друга, следовательно, она обладает способностью к анализу. Из всех воспринятых сигналов животное избирает лишь те, которые имеют непосредственное отношение к той или иной функции организма: к добыванию корма, сохранению целостности организма, размножению и т. д. В ответ на эти раздражения передаются импульсы соответствующим эффекторным органам (двигательным или секреторным).

Анализ и синтез раздражителей в простейшей форме способны осуществлять и периферические отделы анализаторов — рецепторы. Поскольку рецепторы специализированы в восприятии определенных раздражителей, следовательно, ими производится их качественное разделение, то есть анализ определенных сигналов из внешней среды. При сложном строении рецепторного аппарата, например органа слуха, его

структурными элементами могут различаться звуки неоднотональной высоты. Вместе с этим складывается и комплексное восприятие звуков, что ведет к их синтезу и однонаправ-

лению. Восприятие раздражителей, вызвавшее процессы анализа и синтеза в рецепторном аппарате, обуславливает соответствующие реакции организма, главным образом безусловнорефлекторные. Анализ и синтез, осуществляющиеся периферическими концами анализаторов, называют элементарным анализом и синтезом. Но возбуждение с рецепторов поступает также в центральные корковые концы анализаторов, где происходят более сложные формы анализа и синтеза. Здесь возбуждение в процессе образования условного рефлекса входит в контакт с многочисленными очагами возбуждения в других областях коры, что способствует объединению многочисленных раздражителей в единый комплекс, а также позволяет более точно различать элементарные раздражители. Анализ и синтез, осуществляемые корковыми концами анализаторов, называют *анализом и синтезом*.

В основе аналитической деятельности коры лежит процесс торможения, ограничивающий irradiation возбуждения. В результате анализа воспринимаемых раздражений возможна их дифференциация. Животное может дифференцировать раздражители не только обращенные к разным анализаторам, но и к одному, если эти раздражители качественно или количественно отличаются один от другого.

В окружающей среде постоянно меняется биологическое значение отдельных элементов (раздражителей) в связи этих элементов с другими. В связи с этим в коре головного мозга постоянно меняются соотношения между анализом и синтезом. Оба процесса постоянно взаимосочетаются, и поэтому их рассматривают как единый аналитико-синтетический

привнес, единую адекватно-синтетическую деятельность коры головного мозга.

Спонтанная деятельность коры делает возможным образование условных рефлексов на комплексы раздражителей и условных рефлексов второго и более высоких порядков.

**Динамический стереотип.** Воздействие окружающей среды на организм обычно осуществляется с помощью комплексов раздражителей, действующих в определенной последовательности. Многократно повторяясь, такие стереотипные комплексы раздражителей вызывают в коре больших полушарий целую мозаику очагов возбуждения и торможения, которые включаются в строго определенном порядке. Следовательно, стереотипное воздействие раздражителей ведет к возникновению системности в работе коры больших полушарий, или, как говорил И. П. Павлов, динамического стереотипа. На одну и ту же систему раздражителей животное отвечает одинаковой, прочно закрепившейся деятельностью. Примером может служить факт, часто вызывающий недоумение у неопытных дрессировщиков служебных собак: после команды скажем, «сидеть» собака садится, затем самостоятельно ложится и прыгает через барьер туда и обратно. Объясняется это тем, что дрессировщик многократно давал команды именно в такой последовательности, в связи с чем образовался динамический стереотип и первая подаваемая команда стала служить сигналом для всей серии движений собаки. Другие команды, подаваемые дрессировщиком, не сразу могут нарушить закрепившийся стереотип, и лишь постепенно собака начинает правильно реагировать на отдельные команды в любой последовательности.

Динамический стереотип вырабатывается вследствие синтезирующей деятельности коры и представляет собой нелегкую задачу для нервной системы, но если стереотип установи-

вится, то поддержание его не представляет затруднений для животного, нарушить же стереотип или переделать иногда бывает очень нелегко. Известно, что переучивается чему-нибудь, то есть ломать установленный стереотип и создавать новый, значительно труднее, чем учиться заново. Переделка прочного динамического стереотипа в некоторых случаях может оказаться невыполнимой и приведет к расстройству высшей нервной деятельности животного. Поэтому при работе с молодыми животными, при приучении их к определенному режиму содержания и работы очень важно следить за правильным выполнением всех предъявляемых требований, так как небрежность в этом отношении в дальнейшем может сильно затруднить практическое использование животных и снизить их хозяйственно-полезные качества.

## СОН И ГИПНОЗ

**Сон.** Непрерывная деятельность клеток коры головного мозга ведет к их утомлению и истощению. Сон ограждает корковые клетки от полного истощения и создает условия для восстановления. Сон, или спонтанное покое, свойственен для всех живых существ. Это универсальное явление живой природы, его наблюдают не только у высших, но и у низших животных, не имеющих центральной нервной системы, причем последние отдыхают в течение коротких промежутков покоя (как сердечная мышца).

И. П. Павлов, проводя эксперименты с собаками по методу условных рефлексов, обратил внимание на то, что развитие внутреннего торможения ведет к вялости и сонливости подопытных животных. Иногда собаки погружались в сон во время выработки дифференцировки или при частом приращении тормозных раздражителей. Таким образом, по И. П. Павлову, сон и торможе-

ние — это один и тот же процесс. В работающих клетках коры головного мозга при предельной степени утомления возникает процесс торможения, прекращающий деятельность данных клеток. Это торможение иррадирует, охватывая всю кору и даже распространяясь на подкорковые центры. В результате чего наступает новое качественное состояние нервных клеток — сон. Во время сна снижается возбудимость органов чувств, урежаются дыхание и пульс, ослабляется работа пищеварительных желез и т. д.

Слов, по И. П. Павлову, не действительно способны нервных клеток, а процесс, направленный на обеспечение обмена веществ нейронов с целью восстановления их работоспособности во время бодрствования.

И. П. Павлов различал два вида сна: *активный* — внутреннее торможение, развивающееся по коре и спускающееся в подкорковые центры, и *пассивный*, формирующийся при резком уменьшении притока возбуждений, поступающих в большие полушария от рецептора. В лаборатории ему удалось воспроизвести пассивный сон, ранее наблюдавшийся клиницистами. После того как у собак были разрушены эти дистантные рецепторы (обонятельный, слуховой и зрительный), они почти все время спали, просыпаясь лишь под влиянием сигнала, поступающего из желудка или периферического кишечника и мочевого пузыря.

В коре больших полушарий головного мозга постоянно присутствуют очаги возбуждения и торможения. Во время сна раздражения, исходящие из внутренней и внешней среды, могут повышать или понижать активность отдельных очагов. При глубоком развитии торможения возникающие очаги возбуждения подавляются и сон не прерывается. Отдельные пункты коры сохраняют возбудимость даже во время глубо-

кого сна. И. П. Павлов выделял такие пункты «сторможивания», так как они дают возможность скоординировано и быстро пробуждения животного жидовно пассивно раздражением. Например, пробуждение в определенной час — рефлексы во время, не удаивались во время сна, — объясняется наличием сторможивающих пунктов в коре.

Торможение клеток коры головного мозга предохранит их от разрушения, способствуя восстановлению веществ, расходуемых в деятельном состоянии. Во время сна изменяется электрическая активность головного мозга. Для сохранения бодрствования характерна синхронизация с преобладающим ритмом и при развитии сна начинают преобладать  $\delta$ -волны (медленные волны), что указывает на торможение.

В развитии сна участвуют также подкорковые образования. При бодрствовании неспецифические возбуждающие влияния ретикулярной формации активируют клетки коры и вызывают наступление сна. Если же активизирующее влияние сна уже подвинуто, то наступает сон.

Сон возникает также при раздражении электрическим током переднего гипоталамуса, латеродекки и определенных ядер таламуса. При этом животное протестует все рефлексы, характерные для его естественного сна (облизывание, мышечная расслабленность, зевота), и затем наступает сон, а на энцефалограмме выявляется синхронизация ритмичные, медленные волны. Вен спячивость этих структур получили название синхронизирующей, ганглиемной, то есть мышечной сон, системы.

Согласно концепции П. К. Анохина, торможение в коре, происходящее во время начала развития сна, снимает с гипоталамических центров сна сдерживающее влияние корковых клеток; активность гипоталамических центров увеличивается, распространяется на другие отделы стволка мозга, блокирует на уровне

Клеточная пластинчатая структура и тонкая структура, а также структура коры больших полушарий. От этого тонус коры повышается, что обеспечивает глубокий сон. Начавшийся как активный процесс, сон становится пассивным. Следовательно, смена бодрствования сном, углубление сна осуществляется при сложных взаимных отношениях коры, гипоталамуса и гами-ретикулярной системы.

Электроэнцефалографическими исследованиями установлены два типа сна. Один из них характеризуется медленными волнами IV- и V-го типа (волны) электрической активности мозга. Он получил название медленного, или ортодоксального, сна. При таком сне урежаются дыхание, пульс и т. д. Но 4—5 раз за ночь медленный сон сменяется быстрым, или парадоксальным, сном. В электроэнцефалограмме появляются быстрые низковольтные волны, как при бодрствовании, но сон не прерывается, а становится более глубоким. При этом сны снижаются тонус скелетных мышц, но резко усиливаются вегетативные процессы: пульс и дыхание учащаются, повышается кровяное давление, усиливается гормональная активность. Парадоксальный сон короткий, продолжается у животных всего 3—4 мин. Затем снова наступает медленный (ортодоксальный) сон, длительность 50—80 мин. При парадоксальном сне создаются условия, способствующие преимущественно некритически вострагичаемых ощущений, галлюцинаций, видениям, сновидениям, при этом у животных наблюдаются подергивание лап, хвоста, движенье усов, ушей.

У сельскохозяйственных животных — лошадей, крупного и мелкого рогатого скота, свиней — продолжительность сна в среднем составляет 6—7 ч в сутки. Они спят в сутки 7—8 раз. Лошади могут спать стоя. Летом в табуле большая часть сна у них приходится на жаркие полуден-

ные часы, а зимой и в конюшне — на ночные. В табуле спят лишь часть лошадей, а остальные бодрствуют. У хрупкого рогатого скота большая часть сна приходится на ночные периоды. Во время сна и дремоты изменяются многие вегетативные функции: урежаются пульс, дыхание и пр. У животных замедляются движения рубца.

Парадоксальный сон у различных животных в процентах от всего сна составляет у собаки 10—15, у свиньи 8—9, у жвачных — 3—4. У человека парадоксальный сон более продолжителен. Например, у 8-дневных ягнят он составляет около 16%, а у 12-дневных — лишь 3,7% от всего суточного сна.

Гипноз. Экспериментальное изучение сна проводило И. П. Павлову дать физиологические объяснения явлениям гипноза. В его основе, так же как и сна, лежит раздражения торможения, но если при глубоком сне торможение развивается почти по всей коре и даже переходит на средний мозг, то в гипнотическом состоянии торможение иррадирует лишь на определенные области мозга. В переходном состоянии от сна к бодрствованию И. П. Павлов обнаружил ряд последовательных фаз, которые он назвал гипнотическими; они сходны с фазами процесса парабоза. В гипнотическом состоянии большая часть коры больших полушарий находится в заторможенном состоянии и раздражителю, входящему от гипнотизера (жесты, слова, праксиология), вызывает сильное возбуждение лишь в определенных участках коры. Вследствие взаимной индукции заторможенные участки еще более усиливают такое возбуждение, а отрицательная индукция в очаге возбуждения усиливает торможение в остальных участках коры.

Поэтому сильно гипнотизера, то есть возбуждение им возбуждение, оказывается энергично излучающим от всех элементов и действует подобно-

чайно сильно. Но время гипноза не полностью затормаживает кору: находится в парадоксальной фазе и более слабые (по сравнению с раздражителями) слонцовые раздражители начинают оказывать более сильное действие. Благодаря наличию ультрапарадоксальной фазы гипнотизируемому можно внушить ощущение диаметрально противоположные реальному (ладкое вместо горького, теплое вместо холодного), необычайные картины и т. д.

Гипноз животных проявляется в виде обездвиживания, замирания при опасности. Он различен в процессе эволюции как приспособительная реакция, «самозащитный рефлекс» (по И. П. Павлову). Это сходное явление с гипнозом человека.

Таким образом, гипноз — это частный гип, когда бодрствуют только определенные области коры больших полушарий, остальные же погружены в сон.

## ДВЕ СИГНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Высшая нервная деятельность животных протекает при непрерывном влиянии разнообразнейших раздражителей — сигналов из внешней и внутренней среды. Животные анализируют и синтезируют конкретную обстановку и обладают конкретным мышлением. И. П. Павлов указывал, что для животного действительность сигнализируется почти исключительно раздражениями и их следами в больших полушариях, непосредственно приходящими в специальные клетки коры, слуховых и других рецепторов организма. Такую действительность мозга он назвал *первой сигнальной системой действительности*, общей для животного и человека.

Но есть и другая форма деятельности мозга, свойственная только человеку и названная И. П. Павловым *второй сигнальной системой*

*действительности*. Она основана на словесной сигнализации. Слово является сигналом сигналов. Чтобы вызвать реакцию у животного, необходимо сигналы физической или химической природы, непосредственно действующих на его рецепторы. У человека таким сигналом может служить, кроме того, и словесное обозначение, которое для него является таким же условным раздражителем, как и все остальные. У человека выявляется, различается и различаемо усвоением высшей нервной системы сигналы второй системы, сигналы вечных сигналов — и виде слов произносимых, слышимых и видимых.

Таким образом, отличительная особенность высшей нервной деятельности человека состоит в наличии второй сигнальной системы деятельности, сложившейся на основе первой. Но первая сигнальная система у человека не перестала существовать. У нас нет специальных рецепторов для слов, они воспринимают теми же слуховыми клетками, что и все остальные звуки. Так, незнакомый иностранный язык воспринимается так же, как и любой звук, первой сигнальной системой, и лишь после его изучения, то есть когда он превратится в ряд конкретных слов, этот язык, воздействуя на те же слуховые клетки, приобретает значение второй сигнальной системы. Следовательно, слово действует не своим звуком, а понятием, которое в него вложено.

Вторая сигнальная система совершенно дегенерированна, это результат взаимодействия, а культуры находится человек с окружающей его общественной средой. Словесная сигнализация, речь, язык развилась у людей в процессе общения и коллективного труда. Без общения с другими людьми вторая сигнальная система не формируется. На какой бы высокой степени развития ни стояла животное, будь то человекобразный обезьяна, слон, антилопа или собака, оно не в состоянии адекватно реагиро-

завата на слободные дворовые раз-  
дворостки. Если прохаживать парни-  
шек дурно и ему расскажут, как  
пройта он, следуи поучительному ук-  
лоуки, попадет а нужное место.  
Животное же сможет найти дорогу  
сам, в том случае, если включит  
информацию а виде запаха, жеста,  
звука а пр., то есть через первую  
инициальную систему, но не по словес-  
ному указанию.

Вторая сигнальная система чело-  
века имеет одну особенность — боль-  
шую быстроту образования условных  
связей: иногда достаточно один раз  
услышать или прочесть о чем-либо,  
чтобы это запомнилось на долгое  
время без дополнительного под-  
крепления.

## ТИПЫ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Одни и тот же раздражитель  
или комплекс раздражителей у жи-  
вотных одного вида вызывает одно-  
родную реакцию. Однако если при-  
смотреться к каждому животному в  
отдельности, то окажется, что в их  
реакции существуют значительные  
индивидуальные различия. Напри-  
мер, стоящие в конюшне лошади,  
услышав звяканье замка на даре с  
оном, начинают ржать и беспо-  
коиться. Этот звук стал условным  
пищевым раздражителем, так как за  
ним всегда следовали безусловное  
подкрепление — раздача овса. У ло-  
шадей сформировался условный ре-  
флекс на звяканье замка. Если пройт  
ли конюшне, когда отпязают  
дари с оном, а внимательно наблю-  
дать за лошадьми, то окажется, что  
они не все одинаково реагируют на  
этот звук. Одни из них бесполой-  
но ходят по деннику или начинают  
через стенку драться с соседними  
лошадьми, бьют копытами а двери,  
другие настороженно смотрят в ту  
сторону, откуда должны принести  
овес, и не обращают внимания на  
других лошадей, людей, звуки а пр.  
Часть животных стоит неподвижно,  
иные отходят от решетки, возвра-

щаются к ней и снова переходят от  
различия в реакциях животных опре-  
деляется свойствами нервной си-  
стемы животного, или, как говорил  
И. П. Павлов, типом его высшей  
нервной деятельности.

**Свойства нервных процессов.**  
В коре головного мозга постоянно  
протекают два процесса: возбужде-  
ние и торможение. Вся высшая нерв-  
ная деятельность животных проте-  
кает при взаимодействии этих двух  
процессов. Ни не у всех животных  
процессы возбуждения и торможения  
одинаковы. Они отличаются по силе,  
уравновешенности и подвижности.

Различные соотношения этих  
свойств нервных процессов обусло-  
вливают психологические особенности  
высшей нервной деятельности.

Сила нервных процессов опреде-  
ляется работоспособностью клеток  
коры головного мозга, то есть их  
способностью выносить длительную и  
напряженную работу. Нервные про-  
цессы могут быть сильными и сла-  
быми. Если во внешней среде возник-  
нут чрезвычайно сильные раздражи-  
тели, то животное с сильными нерв-  
ными процессами сможет ответить  
на них соответствующей деятель-  
ностью или, наоборот, затормозит  
и сгладит влияние такого раздра-  
жителя.

Уравновешенность нервных про-  
цессов зависит от соотношения сил  
возбудительного и тормозного про-  
цессов, которые могут быть одина-  
ковыми (уравновешенными) либо  
одни из них заметно преобладают  
по силе над другими (неуравнове-  
шенными). Животные с сильной  
нервной системой, но с преоблада-  
нием процесса возбуждения характе-  
ризуются большой возбудимостью,  
нервные процессы у них легко пе-  
рестают быть уравновешенными.

Подвижность нервных процессов  
характеризуется скоростью их вы-  
ключенения и движения, скоростью  
смены возбуждения торможением и,  
наоборот, скоростью изменения по-  
ведической реакции при изменении

пешней среды. Первые процессы могут быть *увеличенными* (слабыми) или *уменьшенными*. Высокая подвижность первых процессов обеспечивает своевременное приспособление к быстро меняющимся условиям внешней среды.

Свойства нервных процессов зависят от индивидуальных особенностей организации нервных клеток данного животного. Первые клетки, по Н. П. Павлову, располагают различным запасом функционального вещества, которое расходуется клетками при их деятельности (при возбуждении). Сильные первые клетки обладают значительным запасом функционального вещества, и они способны работать долго и напряженно на высоком уровне. Слабые первые клетки отличаются низкой работоспособностью, расход вещества происходит уже при небольшом напряжении нервных процессов. Эти клетки скорее достигают предела своей работоспособности и даже могут истрадаться при незначительной нагрузке.

Степень подвижности определяет различную способность нервных клеток к переключению с процесса возбуждения на процесс торможения и наоборот.

Подвижность нервных процессов та следовательно, и в какой то степени тип нервной деятельности обуславливается не только организацией и свойствами нервных клеток, но и состоянием тонуса вегетативной нервной системы и соответствующими гуморальными механизмами.

Подвижность, уравновешенность и сила нервных процессов в комплексе определяют физиологические особенности нервной системы, которые проявляются в поведенческих реакциях организма, его общем тонусе, работоспособности и продуктивности.

**Основные типы высшей нервной деятельности** По соотношению силы, уравновешенности и подвижности нервных процессов Н. П. Павлов

различал четыре основных типа высшей нервной деятельности — три типа — варианты с крайними типами процессов, один — со средним.

*Сильные* типы зависят от уравновешенные и уравновешенные — сильные уравновешенные могут быть с подвижными и инертными первыми процессами. *Слабые* типы характеризуются слабостью как раздражительного, так и тормозного процесса.

Параболическая классификация типовых особенностей высшей нервной деятельности совпадает с классификацией темпераментов по Гиппократу (табл. XIV). Возможны различные комбинации трех основных свойств нервных процессов.

Сила первого процесса определяется выносливостью, пределом работоспособности, а также долговечностью. Основным признаком долговечности — легкость, быстрота и быстрота первая система генерирует возбуждение и торможение (Б. М. Теплов, 1964).

Первые процессы могут быть уравновешенными не только по силе, но и по подвижности. Сила первого процесса связана с их работоспособностью: чем ниже предел работоспособности нервных клеток, тем больше их чувствительность. Установлены также случаи артериальной как возбуждения, так и торможения.

Ярко выраженные представители четырех типов встречаются сравнительно редко. В широком диапазоне представляют собой различные варианты или переходные стадии от одного типа к другому.

Большое число вариантов дает слабый тип нервной системы. Слабость первых процессов животного этого типа может существовать в различных градациях. Однако определение первых свойств этих животных затрудняется их сильным торможением и легкой потриваемыми нарушениями нервной деятельности при различных изменениях.

И. П. Павлов заметил сходство в эприридном типе. Первоначально тонкая структура нервной клетки, сложившаяся до рождения, физиологически и морфологически проницаема и функционально самостоятельна и с их закрепленными особенностями -- все это можно включить в понятие эприридий тип. Однако после рождения в процессе индивидуального существования животное истинно приспособляется к окружающей среде. Различные факторы влияют на дальнейшее развитие нервной системы, которое к моменту рождения еще далеко не закончено, особенно у высших животных.

Типологические особенности высшей нервной деятельности животных закладываются уже в раннем возрасте, но совершенствование нервных процессов возможно и в дальнейшем. Наиболее лабильна в этом отношении подвижность нервных процессов, которая может значительно улучшаться в процессе обучения. Благодаря пластичности, присущей нервной системе животных, их поведение приобретает новые черты.

Наиболее совершенный из основных типов -- *слабый уравновешенный подвижный*, так как животное этого типа может быстро и точно приспособиться к изменениям окружающей среды. Слабая нервная система позволяет ему адекватно ответить на сильные раздражители, уравновешенность -- затормозить действие одних раздражителей и движимым образом реагировать на другие, а подвижность обеспечивает быструю реакцию на любые раздражители.

Животные, обладающие *сильными уравновешенными инертными нервными процессами*, могут выдерживать воздействие сильных раздражителей, но им труднее приспособиться к быстро меняющимся условиям.

Животные с *сильными неуравновешенными нервными процессами*

*обездерживают* могут переключать действие сильных раздражителей, но неспособны к тонким дифференцировкам и в ситуациях, требующих внутреннего торможения сильно возбуждаются, легко доходят до невротического состояния и не могут различать воздействующие на них раздражители, то есть у них расстраивается аналитическая функция коры головного мозга.

*Слабый тип* отличается слабостью ибона основных нервных процессов. Животные этого типа, так же как и сильного, обладают различными степенями уравновешенности и подвижности, но слабость процесса возбуждения сглаживает значение этих различий. Они проявляют высокую чувствительность, но низкую работоспособность и выносливость, с трудом приспосабливаются к условиям окружающей среды, часто боятся, у них легко развиваются нейроны под влиянием сильных раздражителей.

Первоначальная неуравновешенность у животных безудержного типа может быть в значительной степени сглажена под влиянием спонтанно выходящего носителя и тренировки гормонального процесса. В некоторой мере воспитанием можно усилить и нервную систему у животных слабого типа, но это удается лишь в особо благоприятной, чемеляющей обстановке, как говорил И. П. Павлов, «оранжерейной» обстановке.

Связь типа высшей нервной деятельности с продуктивностью животных. Типологические особенности нервной системы в большой мере определяют оптимальный режим использования быков-производителей и характер лактации коров. Процесс образования молока, рефлекс молокоотдачи, количество молочного жира у коров в значительной степени зависят от качества нервной системы. Устойчивый высший уровень молочной продуктивности характерен для животных с сильными уравновешенными подвижными при-

цессами. Коровы такого типа лучше приспособляются к устойчивому содержанию и кормлению, лучше используют корма, в от них получают больше молока на единицу с кормовыми, принадлежащими к другим типам. Коровы с неуравновешенными нервными процессами редко обладают устойчивым высоким уровнем лактации.

Для коров со слабыми нервными процессами характерен более низкий уровень лактации, быстрое падение лактационной кривой, иногда кончающееся самоотпуском. У них могут значительно изменяться удой и процент молочного жира и течение суток.

У быков слабого типа в новой обстановке долго не принимаются положительные рефлексы в связи с сильным висцеральным торможением, и получить от них сперму трудно. При использовании таких быков их нужно тщательно оберегать от действия факторов, вызывающих висцеральное торможение, и повышенной половой нагрузки, следует точно соблюдать время и распорядок получения спермы, так как животные данного типа работоспособны лишь в строго определенных, наименее напряженных условиях. Такой тип быков-производителей нежелателен.

Быки с сильной, но неуравновешенной нервной системой предрасположены к срывам в заболотчатых нервных системах в связи с ее перенапряжением. От таких быков можно получать сперму в любых условиях и в любое время. Они не подвержены сонно-гипнотическому торможению в односторонней обстановке, но у них часто развивается злобность. При неправильном использовании производителей данного типа у них может наступить волнение по поводу истощения. Сперма-продукция таких производителей обычно невысокая по качественным показателям и объему.

Быки с сильными уравновешенными и подвижными нервными про-

цессами хорошо и быстро приспосабливаются к меняющимся условиям внешней среды, но при длительном их использовании в односторонней обстановке или при односторонней технике получения спермы у них развивается сонно-гипнотическое состояние или же они становятся злобными в межлуктационный период.

Быки сильного уравновешенного инертного типа при получении спермы возбуждаются медленно, но обычно дают эякулят хорошего качества. Такие производители могут более работать в пасебных. При правильном кормлении и достаточном объеме их можно использовать с повышенной нагрузкой.

У лошадей также ярко выражена зависимость производительных качеств от типа высшей нервной деятельности. Животным сильного уравновешенного и подвижного типа высшей нервной деятельности свойственна работоспособность при всех видах использования. Лошади сильного неуравновешенного (безуравновешенного) типа высшей нервной деятельности проявляют высокую работоспособность на рыси с повышенной силой тяги, но при повышенной силе тяги они менее работоспособны. Лошади слабого подвижного типа высшей нервной деятельности отличаются повышенной работоспособностью.

В свиноводстве наиболее пригодны матки сильного уравновешенного подвижного типа. Они спокойнее и меньше реагируют на посторонние раздражители. Такие животные дают наилучшие показатели по крупнородности, многородности и молочности. Их поросята имеют наибольшую массу при отъеме и лучшие приросты.

## **ЭТОЛОГИЯ — НАУКА О ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ**

Термин «этология» происходит от греческого слова «этос» и означает поведение, характер. Поведение —

его сложность, приваивной реакции, преимущественно двигательной активности животного, необходимого для жизни организма во внешней среде. Этиология как науки и биологическая концепция этиологии введены в научное развитие получила лишь на рубеже XIX и XX столетий, но разработаны на переднем животном поведении с давних пор.

Одним из первоначальных этологов считается Ч. Дарвин (1809—1882), опубликовавший труд «Выражение эмоций животных и человека» (1872), в котором он утверждал, что человек и животные обладают всеми основными чувствами, инстинктами и эмоциями.

Значительным этапом в науке о поведении было появление в конце прошлого века нового направления — бихевиоризма (от англ. behavior — слова «behavior» поведение). Основателем бихевиоризма американский психолог Э. Торндайк (1874—1949) назвал поведение мышей, кошек, собак, обезьян по определенным методам. Животные помещали в тунки, в одно могло выйти из него и пойти или за свободу, выключившись отключить веревку. Торндайк обратил внимание на связь между стимулом и реакцией как основу поведения животных. Без последовательного усложнения эти эксперименты, применяя лабораторные методики, был наделен бодростью и непрерывной мотивацией относительно скорости обучения различных животных, длительности тренировки и т. д. Однако бихевиористы, проводя эксперименты, не обращали внимания на самые главные — на моральные процессы, возникающие в результате действия стимула, всевозможные чувства и развивается ответная деятельность организма.

Новой вехой в изучении психической жизни связан с направлением, главным образом этиологии психологов. Одним из его первооткрывателей Р. Келлер (1887—1967) изучал поведение и мышление в условиях, в которых они могли научиться применять «средства» (пища и т. д.), чтобы достичь пищи, избежать опасности или получить удовольствие. Анализируя опыт, он пришел к выводу, что мышление обладает разумной деятельностью типа человеческой. С целью трения психическое поведение изначально присутствие объективно образовывать образы (вещь, галерея). Ни хотя они и контактировали бихевиористов на человека, они также не пытались считать свои предположения с конкретными индивидуальными мозговой деятельностью, как это сделал Н. П. Павлов.

Н. П. Павлов и его последователи изучали физиологические механизмы, лежащие в основе пассивной черепной деятельности, — условные рефлексы. Но вместе с тем они привнесли огромную важность в изучение жизни всех нервных тканей организма, дей-

ство в своем животном и психической деятельности. Павлов доказал в экспериментах, что инстинкты, безусловные рефлексы, инстинкты и т. д. имеют место. Павлов считал, что инстинкты также и в основе формирования мышления — как приобретенного поведения. Но инстинкты являются инстинкты и являются на определенное раздражение. Следовательно, все психические реакции формируются при участии генетических факторов и под влиянием внешней среды.

Начиная с конца XIX и начала XX столетия следовало общее поведение животных как приобретенное, так и приобретенное. Первой работа была проведена и опубликована в 1914 г. Л. Марганом наблюдая за поведением своей собаки. Обобщение результатов своих исследований он опубликовал в книге «Применение и инстинкты поведения в русском переводе в 1938 г.

В 20—30-е годы XX в. сложилась так называемая объективистская школа, которая требовала внимания уделяла наблюдению в естественных условиях, а не в лаборатории. Выдающимся ее представителями К. Лоренц, Н. Тинберген, К. Френч изучали естественное поведение животных и его развитие в опыте и в природе. Их считают основоположниками этиологии.

Существенным вкладом в науку о поведении живых организмов является учение Элементарной рассудочной деятельности животных, введенной работой Л. Б. Кругиной, называемой или А. Н. Петриной, подчеркивая роль человека, а также (преимущественно), изучается под руководством В. Е. Смирнова, широко используя работы А. Д. Смирнова, исследовались различные реакции животных в различных условиях существования. Л. М. Баскин изучает законы поведения животных, проводя эксперименты Друкса, исследователей.

В этиологии поведения рассматривается как многообразие взаимодействия животного с окружающей средой. В результате наблюдений за организмом устанавливается его реакция. Физиология изучает коренные механизмы деятельности мозга, обеспечивающие поведение животных. Этологи, в основном зоологи, собирают многочисленные материалы, характеризующие поведение многих видов животного мира.

Применение в практике животноводства результатов научных исследований поведения сельскохозяйственных животных способствует повышению продуктивности

и результате более целесообразного, экономичного содержания, кормления и разведения.

**Формы поведения.** Поведение включает в себе любой вид активности, проявляемой индивидуумом. Для характеристики поведения Л. В. Крушинский (1961) предложил два понятия: «унитарная реакция» и «биологическая форма поведения». Унитарная реакция — это целостный акт поведения, формирующийся в результате объединения (интеграции) условных и безусловных рефлексов, соотношение которых может иметь некоторые вариации. Данный акт направлен на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон. Унитарная реакция — это элементарная частица поведения. На основе интеграции указанных поведенческих образуются «биологические формы поведения» животных. Эти многоактивные поведения обеспечивают основные биологические потребности организма. Например, для собаки характерно лакать воду и жидкий корм стоя, с опущенным хвостом. Твердую пищу она кусает и жует лежа, придерживая кусок передними лапами и отрывая зубами от него небольшие части.

Виды поведенческих классифицируют по приспособительному эффекту. Различают поведение: пассивное, родителецкое, инстинктивное, оборонительное, исследовательское, доминирование и т. д.

На различных этапах эволюции можно выделить следующие врожденные адаптивные реакции: таксисы, рефлексы и инстинкты. К приобретенным формам, более изменчивым, относят обучение и мышление.

**Таксисы** — простейшая форма поведения, определяющая взаимодействие организма со средой у простейших и многоклеточных. На последующих ступенях эволюции роль таксисов резко падает и они заме-

няются другими, более совершенными механизмами адаптации. Таксисы представляют собой ориентацию по отношению к некоторым факторам среды. В простейшем случае таксис направляет организм или плазмодий, в котором адекватный раздражитель есть простой врожденный автоматический ответ на стимул. В других случаях таксис может быть лишь элементом сложного поведения.

**Рефлексы** — тоже вид адаптивного поведения. Здесь он рассматривается как безусловнорефлекторная реакция, служащая одним из главных видов адаптации в животном мире.

**Инстинкты** — более высокая форма врожденного поведения, сформировавшаяся на протяжении истории вида. Это наследственные комплексы реакций на определенные раздражители. Инстинктивное поведение, как и все другие формы поведения, имеет определенную направленность всегда служить целям сохранения и развития организма в условиях, характерных для жизни этого вида животных. У высших животных трудно выделить в поведении врожденные элементы и быть уверенным, что обучение не повлияло на поведение. Например, у кошки ловля мышей считается инстинктивной реакцией, но часто кошка, прежде чем научиться ловить мышей, должна увидеть, как это делает взрослая кошка. Чисто безусловнорефлекторным поведенческим актом может быть только в первый раз в жизни, а затем на него наследуются масса усложненных рефлексов.

**Обучение** — процесс, благодаря которому жизненный опыт влияет на поведение каждого индивидуума, в который позволяет животному реализовать наиболее приспособительные реакции с учетом прошлого опыта, а также видоизменить те реакции, которые оказались недействительными.

Существует много видов обучения, варьирующая от простейших модификаций врожденного поведе-

ния до сложнейших процессов, свойственных умственной деятельности человека. Приведем некоторые из них.

**Запечатление** — импринтинг. Полице и Лиллестранд впервые были даны К. Лоренцем (1937). Это явление впервые было описано у птиц, следствием его обнаружены у овец, коз, оленей, лошадей и других животных, детеныши которых сразу после рождения способны перелетаться (зрелорождающиеся) Утенки или детеныши возникает особая «привязанность» к первому движущемуся объекту, который они увидели, к нему реагируют на него так, как если бы это была их мать.

Запечатление заключается в установлении характерной связи животного с объектом внешней среды в определенный период его жизни. Эта связь может проявляться в следующем за любым движущимся объектом, в приближении к этому объекту, вступлении с ним в контакт, прикосновении, лизании, подаче звуков низкого тона (звуков докормления), высокого тона (дистресс-реакции). Примером этого может служить поведение только что родившегося ягненка. Если в данный момент удалить его от матери и стать перед ним, а затем пойти, ягненок будет двигаться за человеком.

Объектом запечатления на протяжении последующей жизни могут быть и другие предметы и явления, как-то: особи опасные предметы, тревожные звуки и пр. Импринтинг в корне отличается от условного рефлекса, так как очень быстро принимается и реакция на запечатленный объект длительно сохраняется, образуется он в определенный «критический» период развития жизни и не угасает (К. Лоренц, 1971). Однако эти отличия не абсолютны. Импринтинг имеет большое значение в формировании поведеная животного, при этом быстро и прочно закрепляются важные объекты и

явления. В исследовании импринтинга выявлены импринтинга нет единства мнений. Некоторые исследователи представляют импринтинг к одной из форм ранней памяти (А. Г. Полузова, 1973), другие относят импринтинг к суммативным рефлексам — самой простой форме обучения, основанной на процессах сенситивации (Л. Г. Вирини, 1969).

Одну из наиболее изученных форм поведения *условный рефлекс*, открытый и разработанный И. П. Павловым. Метод условных рефлексов при изучении поведения животных самый плодотворный и объективный.

Условная реакция — это сложный адаптивный ответ животного на определенный условный раздражитель. Она возникает в том случае, если вместе за условным раздражителем дается безусловный. Условный рефлекс — основная форма обучения.

Некоторые зарубежными исследователями школы бихевиористов рефлексорная теория И. П. Павлова трактуется по схеме «стимул — реакция», что, по существу, может быть распространено весьма ограниченно на рефлекторную деятельность животного уровня. Схема «стимул — реакция» не отображает всей сложности структуры даже безусловного рефлекса, не говоря уже о духа условного рефлекса, где связь между раздражителем и реакцией непостоянна.

Отличие *инструментального* рефлекса от так называемого классического условного рефлекса состоит в том, что инструментальный раздражитель, например звонок, подкрепляется пищей не каждый раз, а только в том случае, если животное нажимает на рычаг. Но если однажды эта реакция будет выполнена при включении звонка, а за ней сразу последует подкрепление пищей, то вероятность того, что животное вновь нажмет на рычаг, увеличится. Примером инструментального условного рефлекса

может служить процесс питья воды на автоматы. Животное выжимает мордой кланан, вода поступает в резервуар шпильки, и корона вьет. В данном рефлексе выявляются причинно-следственные отношения, а факт безусловного подкрепления зависит от действия самого животного.

*Метод проб и ошибок* — усложненный инструментальный рефлекс, при котором задача решается в результате слепого поиска.

*Подражание* — одна из форм обучения. Случаи подражания у животных наблюдаются очень часто. Иногда подражание происходит в виде автоматических реакций, близких к импринтингу — рефлексу следования. При погрузке лошадей в вагоны некоторые из них сопротивляются и не входят в вагон. Но стоит лишь на глазах такой лошади внести другую, спокойно входящую в вагон, как вслед за ней строптивая лошадь входит значительно спокойнее. Кроме освоения полезных рефлексов, животные путем подражания могут выработать у себя различные дурные привычки.

К видам обучения относится также инстинктивно осуществляемая новой реакцией без предварительных проб и ошибок. Пример инсайта — использование животными орудий.

Так, шимпанзе ставит палки одна на другой или соединяют две палки, чтобы дотянуться высоко подвешенный банан, и этими приемами пользуются без предварительного обучения. Инсайт можно рассматривать как выражение способности к образному мышлению.

*Мышление* — высшая форма поведения, доминирующая у человека. У высших животных доказано наличие элементарной рассудочной деятельности. Примером может служить инсайт. Иногда после ряда неудачных попыток и наступившей затем паузы животное внезапно изменяет тактику своего поведения и решает задачу. Следовательно, и мыслит

животное, проанализировав ошибку ранее предпринятых попыток и внесло коррективы в план дальнейшей деятельности.

У высших животных существуют и в эмбриональном периоде развития элементы рассудочной деятельности. Это доказывается решением животными сложных задач.

Рассмотренные формы приобретенного поведения — обучение и мышление — возникают на высших ступенях эволюции. Обучение связано с доминированием у млекопитающих. Поведение их определяется реакциями, продолжением и приобретенными в результате обучения.

*Формирование поведения животных.* У лошадей, крупного и мелкого рогатого скота и свиней молодоза рождается настолько зрячим, что может следовать за кормицей с малой пиндой на довольно большое расстояние. Пастухи его в естественных условиях прихотливы в табунах и стадах, совершающих ежедневные значительные переходы из пастбищам.

Эмбриональное развитие у этих животных протекает таким образом, что новорожденному обеспечена возможность выживания при соответствующих условиях существования. У копытных забота о эмбрионально новорожденных в значительной мере предоставлена самим животным. Однако и то обстоятельство, что новорожденный может самостоятельно ходить, не устраняет необходимости наблюдения за ним, создания условий, адекватных для его нормального развития.

Для организации правильного развития молодняка необходимы знание всех потребностей индивидуума, учет особенностей формирования и поведения, обучения и приобретения ими навыков, необходимых для жизни. Поведение взрослого животного в каждой данной ситуации, его реакция на те или иные раздражители в значительной мере зависят

от истории формирования его поведения в младшем возрасте.

У самок еще до родов выделяется специфический гормон пролактин вызывает материнскую доминанту — поведение инстинкта материнства, обеспечивающего выращивание и защиту приплода. Самки, находящиеся еще в помещении (в загоне, отаре, стаде), перед родами удаляются от стада, выбирают укромное место, где и приносятся роды. Если не подготовлено логово или кругом очень шумно, роды могут задержаться. Они обычно проходят в ночное время, когда в помещении тихо и спокойно. Тутчас после родов самки беспоятся, часто кричат, обнюхивают новорожденных и начинают их облизывать. Облизывание, продолжающееся длительное время, иногда чайками массирует кожу, что способствует нормальному кровообращению. Считают, что в первые часы после родов самки запоминают запах и облик своих детенышей. С первых же часов после родов самки становятся агрессивными по отношению к другим животным и людям. Главная роль в охране детенышей принадлежит матери. Причем при защите потомства родители часто проявляют самоотверженность.

В поведении новорожденных уже в первые часы или даже минуты после рождения можно проследить ряд врожденных рефлексов. Пищевой рефлекс у млекопитающих проявляется в виде сосания. Новорожденные тянутся к соскам матери и активно высасывают молоко. При этом они энергично подталкивают маму, способствуя выделению молока.

Стимулом появления сосательного рефлекса у телят, жеребят и особенно у ягнят служит затекание, когда мать сидит над детенышем. Это затекание вызывает реакцию ягненка, он поднимает морду вверх, касается шерсти брюха и находит соски.

Уже через несколько минут после

рождения новорожденные начинают проявлять осторожность, пугливость. И. П. Пугачев назвал этот страх первичным, врожденным рефлексом бдительности историчности. Пугливости и осторожности обычно больше сохраняются у искусственно взращиваемых, содержащихся изолированно, чем у содержащихся вместе и устанавливавших контакт с другими животными. Страх может возникнуть и в последующие этапы развития животного при изменении обстановки, появлении новой одежды у пастухов, джаров и пр. И. П. Павлов писал, что при первом знакомстве с новой средой неизбежно ожидать последствий всякого нового раздражения. Формируется оборонительное поведение, которое выражается пассивными и активными оборонительными реакциями, охраняющими животное от вредных факторов.

*Пассивная оборонительная реакция* у многих животных в первый момент выражается оцепенением, неподвижностью. Животные некоторых видов при сигнале опасности быстро разбегаются, прячутся и затанцовывают. Оцепенение и затанцовывание связано с полным внешним торможением при доминировании пассивных оборонительных реакций (Л. Крушинский, 1943).

При *активной оборонительной реакции* животные изменяют позу. Например, быки кидают ногами землю, режут, выставляют вперед рог и бросаются на подходящего к ним человека или животного. Лошадь прижимает уши к голове, оскалливает морду, хрюкает, визжит, пытается укусть, лягнуть задними ногами, а иногда ударить и топтать передними конечностями.

Большое значение имеют *ориентировочные реакции*. При входе в новое помещение, появлении незнакомых людей у животных устанавливается характер стимулов, которые могут привести к появлению той или иной активности оборонительной, чаще

ной патшой и т. д. Они осматриваются, прислушиваются к шепотам других животных, людей, облизывают землю, предметы, реагируют на доносящиеся запахи, и в соответствии с данными ориентировки определяется то или иное поведение. Ориентировочные реакции особей место занимают в поведении молодых животных, у которых чаще, чем у взрослых, ориентировка сопровождается «любопытностью», рефлексом «что такое?» *Исследовательская активность* молодняка часто ведет к выработке новых навыков, которые затем осваиваются и взрослыми. Следовательно, элементы исследовательской активности прописаны и могут вести к совершенствованию поведения ланной популяции животных.

Всем животным, особенно в молодом возрасте, свойственны игры — проявление игрового инстинкта. Проявление этого инстинкта важно для животных: давая выход избыточной энергии, игры служат тренировкой организма и развития тех форм поведения, которыми животное еще не обладает. Во время игры можно наблюдать и вспыливание молодых животных друг на друга. Это тоже является тренировкой к будущему маутингу — вспрыливанию самца на самку во время спаривания. Строение тела копытных, их «жесткость» конструкции ограничивают разнообразие движений.

В связи с этим у лошадей, коров, овец, свиней и других копытных животных невозможно обхватывание тела самки (обначительный рефлекс) и сразу происходит вспрыливание (маутинг).

В формировании поведения особую роль играет подражание одного животного другому. Подражая движениям матери, других животных, молодое животное обучается корчиться, передвигаться, осматриваться и т. д. Подрастая, животные совершенствуют свои приемы добы-

чины корма и другие необходимые для жизни действия.

Копытные животные, в том числе и одомашнившиеся, в естественных условиях живут определенными группами. Поведение животных в больших группах определяется *экологом стадной иерархией*, согласно которому каждому из них принадлежит свое ранговое место в группе. Такой организация помогает диким группам животных выжить в борьбе за существование. Хотя условия существования современных домашних животных значительно изменились, все поведение скота, лошадей, свиней и овец при групповом содержании также определяется законами стады: всегда устанавливается иерархия — порядок подчинения наиболее сильнейшей особи вышестоящим по строго определенным ступеням (иерархическая лестница).

При формировании стада и табунков лидирующая животное сначала может быть несколько, но потом из них выделяется вожак, приемом установление субординации происходит в ранговых боях. Ранг животного зависит от его силы, размера, возраста.

Но во многих случаях, особенно у диких животных, лидером (вожаком) становится особь с наиболее житейским опытом. Знание законов стадной иерархии позволяет наиболее рационально формировать стада животных, производить переструктурировку.

**Типы высшей нервной деятельности и поведение животных.** Тип нервной деятельности И. П. Павлов рассматривал как последствие нервной основы нервной деятельности — генотипа, совокупности черт типа и изменений, обусловленных внешней средой, фенотипа. Животным каждого типа нервной деятельности свойственны различные черты поведения, обусловленные внешними и внутренними условиями, в которых формируется деятельность организма.

Опыт по изолированному воспитанию шевкой показал, что более пассивные и активные оборонительные реакции, двигательная активность, злобность и другие показатели поведения могут сочетаться с различными типами нервной деятельности.

Различное воспитание не влияет на основные свойства нервной системы: силу, уравновешенность и подвижность, но при изолированном воспитании чаще и интенсивнее проявляется пассивное оборонительное поведение, а активное оборонительное — реже.

Пассивное оборонительное поведение встречается у животных с сильными и слабыми нервными процессами, но слабость нервной системы служит фоном, более благоприятным для образования пассивного оборонительного поведения, которое усиливается изолированным воспитанием.

Свойства нервной системы не предопределяют никаких форм поведения, но составляют почву, на которой одни формы поведения складываются легче, другие — труднее.

Но в конфликтной ситуации и в экстремальных условиях животные разных типов неодинаково реагируют на обстановку, отвечая реакцией, свойственной качествам их нервной системы.

**Применение учения И. П. Павлова и этиологии в животноводстве.** Условные рефлексы у животных приобретают практическое значение с первого дня жизни. Например, у поросят вырабатываются условные рефлексы на сосание одного определенного соска свиноматки. Это выявилось тем, что молочная продуктивность разных сосков у свиных бляшек неодинакова, поэтому для успешного выращивания поросят с более целесообразно посаживать к более молочным — передним, а более слабым — к задним соскам, таким образом вырабатывают условный ре-

флекс на сосание определенного соска. Этот рефлекс формируется очень быстро.

При помощи условных рефлексов можно облегчать процесс выращивания поросят-сосунов в свиноматке. Например, у поросят вырабатываются пищевой рефлекс на условный раздражитель — звук вентилятора. Для выработки и закрепления этого условного рефлекса достаточно пяти-шести суток. На звук вентилятора поросята встают, подбегают к двери стайки, поднимают визг, стремясь выйти и бежать к свиноматке. Закрепление по сигналу проходит быстро и организованно. Опытные чабаны, учитывая способность коз быстро вырабатывать различные условные рефлексы, держат их в стаях овец в качестве вожаков. У коз вырабатываются условные рефлексы на специальные словесные (звуковые) команды, в соответствии с которыми козы вожаки изменяют направление своего движения при пастыбе, а овцы, обладая более близорукостью и пониженным слухом, но хитрым выражением стадным инстинктом следуют за ними. В результате вся стая движется в нужную сторону. Чабаны используют и другую особенность оленей — способность овец, замыкающих оленюшку, в том, что овцы почти не покидают заслеженную территорию. Чтобы чочью овцы не заблудились и не ушли, вечером оленюшку несколько раз прогоняют по периметру пастбищного участка. В результате образуются заслеженная территория, за границы которой при ночной пастыбе овцы не ходят.

В коневодстве все производственные процессы: уход за лошадьми, тренинг и использование их в работе — построены на выработке многочисленных и многообразных условных рефлексов. Например, учитывая легкость образования двигательных условных рефлексов у лошадей на звуковые раздражители, табунщики для управления табуном

на пастбище приносят сокровища прикормки в конюшни. Высок животноводство на пастбище и при этом их обратно сокращаются с учетом. Подгни уходящих по табуна лошадей связывается с другим сигналами. Условные рефлексы на различные звуковые сигналы вырабатываются очень быстро и облегчают труд табуновика.

Более сложный метод обучения животных в целях управления их поведением — дрессировка — выработка добрых целеустремленных навыков. При дрессировке животные систематически тренируются, показывая требуемые двигательные реакции и сдерживая нежелательные. В результате животных в ответ на определенные сигналы образуются прочные двигательные акты, достигающие большой сложности. Дрессированные лошади выполняют многие сложные требования человека при хозяйственных работах и при классических видах конного спорта, преодоление препятствий (конкур), триборье к выездка (высший школи верховой езды).

Большое влияние на поведение животных оказывает плотность их размещения. При содержании на пастбище между животными обычно мало столкновений, так как животные низшего ранга могут свободно уступить дорогу другим, более агрессивным. Однако в помещении, особенно при беспривязно-боксовой содержании, при большом числе животных таких условий нет.

Столкновения и драки свойственны всем видам животных. От драк страдают не только дерущиеся, но и все окружающие их животные в результате сильного возбуждения. Драчность зависит от состояния нервной системы: чем более у животного преобладает процесс возбуждения над процессом торможения, тем быстрее оно приходит в ярость под действием внешних раздражителей. Агрессивное поведение животных по отношению друг к другу наносит

большой ущерб производству животноводческой продукции. Лучший способ устранения агрессии — поддержание животных весь период их использования в определенных группах и стадах.

Ориентации на экономичность при выстройке комплексов без учета физиологических потребностей животных неблагоприятна для нормального их существования. Например, недостаточное количество кормовых мест для коров, малые боксы, в которых крупные животные с трудом помещаются, ведут к нарушению физиологической ритмики, ухудшению состояния и к понижению продуктивности животных. Возникает перенапряжение нервной системы, о чем свидетельствует возрастание агрессивности у коров, пробывших в комплексе два-три года.

Для правильного функционирования всех своих систем организм должен получать достаточно отдыха. Необходимо, чтобы животные могли свободно встать, лечь, перевернуться, протянуть ноги и пр.

Нитевшивное ведение промышленного животноводства значительно увеличивает физиологическую нагрузку на организм животных, и в первую очередь на их нервную систему. В условиях крупных механизированных ферм концентрируется большое поголовье, изменяется форма и составные части рациона, принудительное изменение суточной ритмики поведения, малый урбень шумов — все это требует максимального напряжения всех физиологических систем организма. Некоторые животные, являющиеся в первую очередь слабой тиль высшей нервной деятельности, не выдерживают такой нагрузки, продуктивность их становится низкой, содержание невыгодным.

Лишь животные сильного типа нервной системы могут приспособиться к жестким условиям содержания.

Для промышленного животноводства важны проведение отбора животных, имеющих высокую скорость адаптации к новым условиям, устойчивость к избыточным и малю подержанным стрессовым состояниям. Такой отбор является основой профилактической ветеринарии.

## Контрольные вопросы

1. Понятие о высшей нервной деятельности и методы ее изучения

2. Условные рефлексы, их классификация, методы выработки у животных, методы образования биодинамическое условием рефлексов
3. Виды торможения в коре мозга
4. Взаимосоотношение возбуждения и торможения в коре больших полушарий
5. Аналитико-синтетическая деятельность коры головного мозга
6. Сны и гипноз
7. Две сигнальные системы деятельности
8. Типы высшей нервной деятельности и их связь с продуктивностью животных
9. Поведение животных и его формы

# ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ

На живое существо и, как следствие, раздражителей: свет различной силы и спектра, акустические звуки, давление, колебания температуры, давления, излучения.

Ощущения являются в результате воздействия внешнего мира на органы чувств, имеющие свои особенности, субъективные качества. Но ощущение — это лишь первичные источники познания окружающей действительности. Воспринимаяющая способность органов чувств ограничена и информативна, доставляемая ими, проявляется и дополняется анализом, накопленным в процессе жизни.

Человек совершеннейший анализатор, тем самым и объективнее может познаться явления внешнего мира. Органы чувств многих животных способны более совершенно, чем у человека, воспринимать информацию из окружающей среды.

Разнообразнейшие воздействия внешнего мира воспринимаются органами чувств благодаря которым и осуществляется связь организма с окружающей его средой. Но органы чувств дают информацию не только о внешнем мире, но и о состоянии мышц, суставов, внутренних органов, а также о состоянии пространства.

## ОБЩИЕ СВОЙСТВА АНАЛИЗАТОРОВ

И. П. Павлов предложил название «орган чувств» заменить термином «анализатор», так как укоренившиеся понятия: глаз — орган зрения, ухо — орган слуха и прочие не соответствуют действительности. Ведь глаз или ухо — это лишь воспринимающая, или рецепторная, часть, кроме которой существует еще проводящая часть (центростремительный нервный путь), передающая информацию от рецепторов и

кору больших полушарий головного мозга, где и происходит переработка нервных сигналов в ощущения зрительные, слуховые, обонятельные и др. Таким образом, каждый анализатор представляет собой систему, состоящую из трех звеньев: рецепторного, или периферического, отдела, проводящего и центрального, или коркового, отделов.

Механизм возникновения возбуждения рецепторов следующий. Внешний фактор, действуя на рецептор, вызывает деполяризацию его поверхностной мембраны — рецепторный, или генераторный, потенциал. Рецепторный потенциал зависит от силы раздражителя, способен суммироваться при влиянии быстрого действующего друг за другом раздражений. Наличие рецепторного потенциала составляет сущность начальной стадии возбуждения (см. главу «Физиология возбужденных тканей»).

Развитие анализаторов тесно связано с образом жизни животных. Так, рыбы, неподвижно прикрепленные на одном месте, имеют лишь контактные рецепторы, действующие только при непосредственном соприкосновении с раздражителем. Животные, свободно плавающие и ползающие на дистантными анализаторами, воспринимающими удаленные раздражители: свет, звук, запах. Видная среда не препятствует развитию обонятельного аппарата. Но-

пример, у акулы связаны рецепты обонятельные доки переднего мозга. Некоторые рыбы способны обнаруживать своим слухом часть грунта паучути вещества в 1 л воды.

У животных, ведущих подземный образ жизни, достигаются анализаторы достигают большого совершенства. Информация, воспринимаемая издалека, физически лучше приспособиться к постоянно меняющимся условиям среды, получить сигналы с величин воды или корма, приближения прага и пр.

По своему морфологическому строению и функциональной организации рецепторы делят на первично чувствующие (первичные) и вторично чувствующие (вторичные).

В первичных рецепторах восприятие и трансформация энергии раздражителя в энергию возбуждения происходит в самом чувствительном (сенсорном) нейроне. К первично чувствующим рецепторам относятся обонятельные, тактильные и проприорецепторы.

Во вторичных рецепторах между раздражителем и чувствительным нейроном расположены высковоспециализированные рецепторные клетки, то есть сенсорный нейрон возбуждается не непосредственно, а через рецепторную клетку. К вторично чувствующим рецепторам принадлежат рецепторы вкуса, зрения, слуха, вестибулярного аппарата.

В первичных рецепторах под действием раздражителя изменяется проницаемость мембраны для ионов натрия и возникает местный процесс локальной деполяризации — образуется рецепторный, или генераторный, потенциал. Если генераторный потенциал достигает определенного порогового уровня, то в дифференциальном вершном выножке, являющемся продолжением первичного рецептора, образуется распространяющийся потенциал действия.

Во вторичных рецепторах процессы трансформации осуществляются в рецепторной клетке, где и

возникает рецепторный потенциал (РП). Под действием РП на рецепторной клетке выделяются клетки медиатора, которые действуют на периферическим окончанием чувствительного нейрона в виде ионотропных или аллотропных электрических контактов — либо синаптически потенциалов, называемых генераторным потенциалом (ГП). Если последний оказывается деполяризованным воздействием на отходящее нервное волокно, в нем образуется импульс возбуждения. Во вторичных рецепторах локальная деполяризация возникает дважды: в рецепторной клетке и в сенсорном нейроне.

Общие свойства анализаторов: чувствительность, специфичность, способность к ответу на длительный раздражение, сенсбилизация, воспроизведение последовательных образов адаптации.

Важнейшее свойство рецепторов — их чрезвычайная чувствительность, то есть очень низкий порог раздражения, определяемый минимальной энергией, необходимой для возбуждения рецептора. Однако этот порог будет низким не для всех раздражителей, а только для адекватных, соответствующих данному рецептору. Например, глаз человека, находящегося в темноте, может воспринять очень слабый свет.

Рецепторы глаза могут реагировать и на другие, неадекватные раздражители. Например генераторный для глаза раздражитель, например электрический ток или удар, можно вызвать ощущение света. Но в данном случае для получения эффекта берется двукратно более сильное воздействие, а полученный эффект будет весьма слабым, так как не возникнет какой-либо зрительный образ в цвете и перспективе, а только, как говорится, «искры из глаз посыплются». Следовательно, второе свойство рецепторов, непосредственно связанное с первым, — их *селективность, избирательность, дифференцированный ответ на энергию определенного вида*. Не еще одно важ-

ное свойство есть у рецепторов — это их способность к ответу на длительное раздражение. Первое возможно отвечает на раздражение лишь однократным возбуждением, а рецептор посылает сигналы до прекращения действия раздражителя. Это свойство информирует о длительности воздействия на анализатор, о том, что данный раздражитель все еще воздействует на организм.

К общим свойствам анализатора относится также *сенсбилизация* — повышение возбудимости под влиянием многократных раздражителей.

*Последовательные образы* — это явления, образующиеся в анализаторе след за прекращением действия раздражителей. Например, после того как оркестр перестал играть, звуки слышны еще некоторое время.

Восприятие определенного вида чертги свойственно не только рецепторной части анализатора, но и мозговой. При операциях на мозге под чертгой ярковыя подвозили электрический ток к его различным областям. Если раздражение наносили на затылочную долю коры, то испытуемый видел мелькающие пятна света, при раздражении височной доли он слышал короткие молоточные звуки.

Ощущения, возникающие в ответ на действие раздражителя, имеют четыре свойства: качество, интенсивность, протяженность и длительность. Например, свет красный — это его качество. Но красный свет может различаться по интенсивности. Протяженность — объем ощущения будет неодинаковым, если смотреть на освещенный кружок величиной с копеечную монету или на круг, диаметр которого едва помещается на большом киноэкране. Если в горячую воду опустить палец, то ощущение ожога будет меньше, чем при опускании всей руки, то есть протяженность ощущения в обоих последних случаях будет больше. Вспышка света, корот-

кий звук, укол вызывают кратко-временное ощущение, солнце на безоблачном небе, непрерывный ветер, долгий звук пощипкут за собой длительное ощущение.

Качество ощущения связано с родом физического стимула. Заметны магнитные поля в зависимости от их длины вызывают ощущение того или иного цвета, механические колебания в диапазоне от 20 до 20 000 в секунду воспринимаются человеком как тон той или иной высоты. Интенсивность ощущения зависит от энергетической величины раздражителя. Протяженность и длительность ощущения зависят от триггерной величины раздражителя и его длительности. Однако бывает искажение. Например, белый квадрат на черном фоне кажется больше, чем черный на белом фоне, — это так называемые обманы зрения.

Раздражение неодинаковой силой вызывают и разной силы ощущения. Величина, на которую необходимо изменить силу раздражения, чтобы вызвать заметное увеличение ощущения, связана с первоначальной силой раздражителя (закон Вебера — Фехнера), то есть прирост должен составлять определенную долю раздражителя. Например, если на кожу руки давит груз массой 100 г, то для усиления ощущения веса вдвоев нужно прибавить груз массой 3 г, а если на кожу давит груз в 200 г, то для ощущения увеличения груза надо добавить 6 г.

Важное свойство анализатора — *адаптация* — привыкание (приспособление) к определенным раздражителям. Адаптация может быть положительной в том случае, когда привыкание понижает порог раздражения для данного анализатора. Например, при переходе из света в темноту световая чувствительность повышается, то есть порог раздражения понижается. При отрицательной адаптации, наоборот, порог увеличивается, и чувствительность рецептора снижается. Но

например, посетитель зоопарка, подойдя к клеткам с хищниками ощущает резкий, неприятный запах. Восточные некоторые бразил у клетки, он уже не так сильно чувствует его, а служитель, ежедневно убирающий клетки, может совсем не ощущать этот запах.

## КОЖНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Кожа представляет собой чувствительную поверхность, посредством которой животное контактирует с внешней средой, ощущая температурные, тактильные и болевые раздражения. Роль кожи как органа чувств у животных обычно недооценивается, так как у человека по сравнению с другими анализаторами она занимает второстепенное место, и лишь у слепых, и особенно у слепыххолодных, кожное ощущение развивается чрезвычайно сильно. Однако иногда и у зрячих встречается необыкновенное развитие этого анализатора.

В коже находится ряд рецепторов, воспринимающих различные раздражения. Различают четыре типа кожной чувствительности: тепловую, холодную, тактильную (подразделяющуюся на чувство прикосновения и чувство давления) и болевую. Осязанием называют весь комплекс ощущений, возникающих при соприкосновении кожи с различными телами.

Восприятие различных кожных ощущений осуществляется разными проводящими путями. Первые волокна рецепторных клеток, воспринимающих прикосновение и давление, идут по дорсальным столбам спинного мозга без перерыва до продолговатого мозга, откуда второй нейрон приходит к зрительным буграм. Первые волокна рецепторов, связанных с болевой и температурной чувствительностью, входят в серое вещество задних рогов спинного мозга. Здесь начинаются вторые нейроны, аксоны которых переходят че-

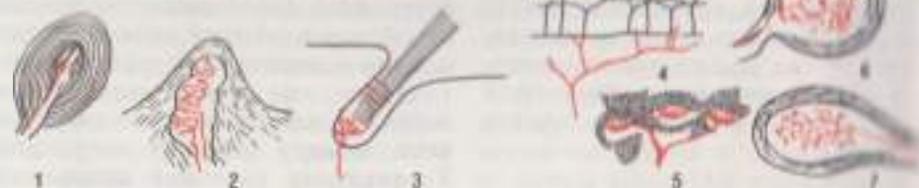
рез переднюю комиссуру на противоположную сторону спинного мозга, выступают в белое вещество боковых столбов и в составе спинно-таламического латерального тракта идут к таламусу, где лежат тела третьих нейронов, аксоны которых направляются в кору больших полушарий. У животных корковый лоней кожного анализатора совпадает с двигательной областью.

Распределение различных рецепторов в коже неравномерно. Так, на 1 см<sup>2</sup> кожи приходится 12—13 миллионов точек и лишь 1—2 тепловых. На чувствительность кожного анализатора влияют температура кожи и состояние кровообращения в ней.

**Тактильная чувствительность.** Механооцепция обеспечивается четырьмя видами рецепторов: нервными окончаниями, осязательными телами Мейснера, дисками Меркеля и телами Пачини (рис. 87).

Прикосновение к волосам кожи вызывает раздражение нервных сплетений вокруг волосяных луковиц, причем волос служит рычагом, усиливающим раздражение рецептора. У животных имеются специальные осязательные волоски — вибриссы, очень упругие и толстые. Обычно они расположены на морде, а у лошадей и коров вибриссы — это длинные, торчащие волосы на морде, а у кошек, собак и у прочих хищников их называют усами.

Осязательные тельца Мейснера имеют овальную форму и покрыты оболочкой из плоских клеток. К тельцу подходит нервное волокно, образующее внутри него большое число волоконцев. Диск Меркеля в большом числе имеются на губах. Тельца Пачини овальной формы, но они значительно крупнее мейснеровых, и, кроме нервного волокна, в каждое из них входит артерия. Эти тельца воспринимают самую незначительную деформацию кожи при соприкосновении с различными предметами и почвой.



## 87 Рецепторы кожи

1 — тельца Пачини, 2 — тельца Меркеля, 3 — свободные окончания, 4 — тельца Краузе, 5 — тельца Руффини, 6 — конечный орган тактильного афферентного волокна, 7 — тельца Фатера — Пачини

Механизм тактильной рецепции можно представить следующим образом: механический стимул (давление) ведет к деформации свободных нервных окончаний и других видов механорецепторов, сопровождающейся растяжением поверхностной мембраны и увеличением ее проницаемости для ряда ионов ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  и др.). В результате образуются ионные токи и возникают потенциалы действия, передаваемые к нервным центрам.

Тактильный раздражитель вызывает ощущение прикосновения или давления лишь в том случае, если он деформирует поверхность кожи. Различные участки кожи обладают неодинаковой тактильной чувствительностью, так как рецепторы этого вида распределены неравномерно. Чувствительность кожи к тактильным раздражителям не всегда одинакова, она увеличивается при нагревании и уменьшается при охлаждении.

При тактильных раздражениях воспринимаются не только прикосновение или давление, но также и часто воздействия раздражителя. Способность к локализации тактильных раздражений определяют особым циркулем с тупыми концами. Ощущение двух прикосновений можно получить в том случае, когда ножки циркуля раздвинуты на опре-

деленное расстояние, причем это расстояние перемещают по различным частям тела. Выше всего чувствительность на кончике носа, где раздельно воспринимаются точки, находящиеся на расстоянии 1,1 см одна от другой, и наименьшая чувствительность на спине, где для ощущения двух раздельных точек ножки циркуля нужно развести на 65—74 мм.

Тактильные рецепторы могут быстро адаптироваться, поэтому ощущается только изменение давления, а не само давление. Наиболее быстро адаптируются рецепторы, расположенные у корней волос, и тельца Пачини.

**Температурная рецепция.** Деформация от температуре окружающей среды воспринимается двумя видами терморецепторов. Для ощущения холодовых раздражений в коже имеются особые органы — клубы Краузе, а для восприятия тепловых раздражений — сосочки выстилки Руффини. Однако существует и другое мнение, что отдельные рецепторы кожи для ощущения тепла и холода не существуют. Различия температурных ощущений обусловлены различной глубиной залегания в толще кожи отдельных температурных рецепторов. Холодовые рецепторы находятся ближе к поверхности.

На интенсивность ощущения тепла или холода влияет величина раздражаемого участка. Эффект температурных раздражителей тем сильнее, чем больше раздражаемый участок кожи.

Ресепторы кожи обладают специфичностью в отношении раздражителя. При раздражении небольшой силой различные ресепторы адаптируются преимущественно быстро и адаптивная реакция прекращается или падает, а затем исчезает. Адаптация к теплу и холоду можно проследить в простом опыте: в три сосуда наливают воду с температурой 15°, 30 и 45°C. Одну руку погружают в воду с температурой 15°C, а другую — в воду с температурой 45°C. Подержав руки некоторое время в разных сосудах, погружают их одновременно в воду, содержащую воду, нагретую до 30°C. При этом одной рукой вода ощущается как горячая, а другой — как холодная. Этот опыт показывает, что на температурные ощущения влияет не только температура сама по себе, но и адаптация к ней.

**Болевая рецепция.** Болевое ощущение имеет большое биологическое и клиническое значение. Животные стремятся избежать раздражений, приносящих боль, и тем самым охраняют себя от повреждений. К болезненным раздражениям наиболее чувствительны кожа и слизистые оболочки рта, носа, глаз, половых органов. Ресепторы, воспринимающие болезненные раздражения, представляют собой свободные нервные окончания. При их возбуждении довольно слабых, ощущение боли возникает лишь при значительно большой интенсивности раздражения.

Свободные, неэнкапсулированные и грубые окончания, воспринимающие болевые раздражения, находятся в поверхностных и глубоких слоях кожи и в определенных внутренних органах, таких как надкостница, стенки артериальных сосудов, перикара и т. д.

Болевые импульсы передаются по волокнам групп А и С. Волокна группы А, ответственные за передачу боли, проводят возбуждение со скоростью около 20 м/с, а болевые

волокна группы С передают импульсы со скоростью 0,6—2 м/с. Соответственно разной скорости проведения нервных импульсов в волокнах групп А и С, возникает двойное ощущение боли (феномен двойной боли): сначала четкая но локализованная и короткая, а затем более длительная, разлитая и сильная (жгучая).

Боль может появиться при действии самых разных факторов (температурных, механических, химических, электрических). Она ощущается и при действии на другие ресепторы, если раздражители чрезмерно сильны, например, боль в ушах при очень громких звуках, боль в глазах при чрезмерно ярком свете и т. д.

При заболеваниях внутренних органов ощущение боли может локализоваться не в самом пораженном органе, а в другой части тела, например на поверхности кожи. Такие боли называют отраженными. Боль — это результат центральных суммационных процессов, возникающих при интенсивных раздражениях ресепторов.

Возбудителями болевых ощущений могут быть химические реагенты, образующиеся в самом органе при нарушении тканевого обмена. К таким веществам относят гистамин, ацетилхолин, серотонин, ионы калия и др.

Центральные процессы играют исключительную роль в восприятии болевых раздражений. Кора больших полушарий играет на интенсивность восприятия болевых ощущений. В результате длительного раздражения ресепторов, воспринимающих боль, может наступить их адаптация.

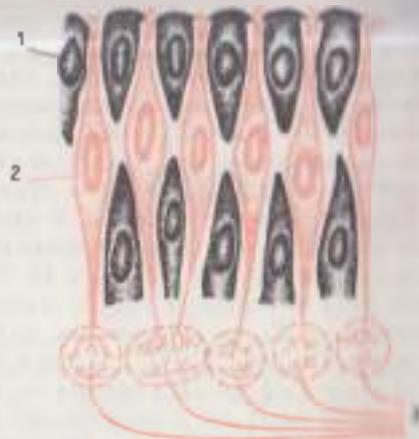
## ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Обонятельный анализатор реагирует на находящиеся в воздухе молекулы летучих веществ. Поскольку адекватным раздражителем для него являются химические вещества,

его название. Также химическим анализатор. Обязательный анализатор филогенетически один из наиболее древних, он есть уже у низших позвоночных. У высших позвоночных обоняние имеет очень большое значение, с его помощью животное на расстоянии может обнаружить других особей, когда это невозможно сделать при помощи слуха или зрения. У большинства животных обоняние развито очень хорошо, и для многих из них оно играет роль важнейшего дистантного анализатора, так как именно благодаря ему животное получает значительную часть информации об окружающем мире. Затянувшегося врага, не выдающего себя ни звуком, ни движением, животное может обнаружить при помощи обоняния. Обонянием пользуются животные, идущие по следу, разыскивающие корч, воду и т. д.

Животных с хорошо развитым обонянием называют *микросматиками*. К ним принадлежат почти все членистоногие. Слабо развито обоняние у птиц, а из млекопитающих — у китов, обезьян и человека — это *микросматика*.

Перидермическая часть обонятельного анализатора находится в носовой полости, в области верхней носовой ходы и в задней верхней части носовой перегородки. Слизистая оболочка обонятельной области утолщена и окрашена в более темный цвет: от желто-бурого до темно-коричневого. Обонятельная область выстлана эпителием, состоящим из опорных и обонятельных клеток (рис. 88). Рецепторы обоняния, или обонятельные клетки, представляют собой биполярные нейроны диаметром 5—10 мкм, расположенные вокруг цилиндрических опорных клеток. У немецкой свиньяки число таких нейронов достигает 224 млн. На поверхности перидермического конца каждого нейрона найдено большое количество тонких ресничек, или выростов, диаметром 0,1 и высотой 1—2 мкм, за счет



88. Обязательный анализатор обоняния.

1 — опорные и 2 — обонятельные клетки.  
3 — волокна обонятельного нерва.

чего во много раз увеличивается возможность соприсоединения пахучего вещества к обонятельной клеткой.

Опорные клетки выполняют не только поддерживающую функцию, но и участвуют в обмене веществ рецепторных клеток. В глубине эпителия лежат базальные клетки. Они обеспечивают клеточный резерв, из которого образуются рецепторные и опорные клетки. Поверхность эпителия обонятельной области покрыта слизью, которая защищает эпителий от высыхания у наземных животных и от лишнего смачивания — у водных. Кроме того, слизь служит источником ионов, необходимых для возникновения потенциалов действия, а также участвует в удалении остатков пахучих веществ по окончании их действия. Слизь — это среда, где происходит взаимодействие пахучих веществ с обонятельными рецепторными клетками.

Другой конец рецепторной клетки выходящий функцию аксона, объединяется с другими такими же аксонами, образуя нервные пучки, которые проходят через отверстие решетчатой кости и несут полученную информацию в обонятельную луковицу.

вищу, играющую роль обонятельного центра. Небольшая часть нервных путей направляется в мозжечок и в одну из извилин височной доли.

**Механизм обоняния.** Запаховые вещества проникают в обонятельную область при вдыхании воздуха через нос или через ходы при обладании воздуха через рот. При спокойном дыхании почти весь воздух проходит через нижний носовой ход к чаше соприкасается со слизистой обонятельной области, расположенной в верхнем носовом ходе. Обонятельные ощущения при этом являются лишь результатом диффузии между влажным воздухом и воздухом обонятельной области. Слабые запахи при таком дыхании не ощущаются. Для того чтобы запаховые вещества достигли обонятельных рецепторов, необходимо более глубокое дыхание или несколько коротких дыханий, быстро следующих одно за другим. Именно так животные приносятся, увеличивая ток воздуха в верхнем носовом ходе. Во время еды рецепторы обонятельного анализатора раздражаются воздухом, проникающим через хоаны. Ощущение запаха вызывают молекулы вещества, непрерывно отделяющиеся от различных пахучих тел. Эти частицы чрезвычайно летучи и специфичны для каждого вещества. Проникая в верхний носовой ход, они действуют на обонятельные клетки, которые благодаря своей специфичности позволяют животному отличать один запах от другого и даже уловить какой-либо определенный запах в смеси нескольких запахов. Запаховые вещества с током воздуха могут далеко распространяться от их источника. Животные способны уловить источник запаха на большом расстоянии от него. Интенсивный запах воспринимается обонятельными клетками сильнее и подавляет более слабые запахи.

Молекулы пахучего вещества соприкасаются и взаимодействуют с клетками обонятельного эпителия,

они аксонтермируются на свободном участке мембраны обонятельного рецептора, изменяя ее проницаемость для отдельных ионов. Это ведет к развитию генераторного потенциала, и рецептор возбуждается.

Ответы разных рецепторных клеток неодинаковы. Выявлена совокупность обонятельных рецепторов, обладающих различными спектрами чувствительности, что позволяет производить анализ запахов.

Характер ответов клеток луковицы более многообразен, чем просто возбуждение и торможение. Установлена определенная специфичность ответов на разные запахи. У млекопитающих выявлены разнообразные центробежные влияния на активность луковицы. Полагают, что центробежные сигналы участвуют в переработке луковицей сенсорной информации.

У обонятельного анализатора имеется ряд особенностей по сравнению с другими сенсорными органами. У млекопитающих отсутствует переключение обонятельной афферентации в таламусе и не обнаружены специального представительств в новой коре. Ранее считали, что илльный центр обоняния расположен в группе структур переднего мозга. В последующем было установлено, что роль этих структур не ограничивается собственно обонятельной функцией и связана с соматовегетативными реакциями, управлением эмоциональным состоянием, мотивацией поведения и т. п.

Обонятельная луковица — единственный отдел мозга, двустороннее удаление которого всегда приводит к полной потере обоняния. Обонятельный тракт, выходящий из обонятельной луковицы, включает несколько пучков, которые направляются в разные отделы переднего мозга: переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, преперифорную кору, периамигдаллярную кору и ядра мидаллевого комплекса.

**Классификация запахов.** Термин классификация запахов не разработан. Запахи обобщаются названием тех веществ, которые служат их источником, например запах чеснока, роза, уксуса и т. д. Первые попытки классификации запахов основывались на их субъективной оценке и были весьма искусственны. Затем Х. Хеннинг предложил классифицировать запахи на основании химической структуры запаховых веществ. Однако оказалось, что вещества различной химической структуры могут обладать одинаковыми запахами. Позднее сфокусировался на органической химии Д. Эйчур пытался определить основные группы запахов. Он исследовал запахи тысяч различных веществ и пришел к выводу, что существует семь основных запахов: камфарный, мускусный, цветочный, мятный, эфирный, острый и гнилостный.

Д. Эйчур считал, что, связывая эти запахи с определенными пропорциями, можно получить любой сложный запах. Он выяснил, что молекулы всех веществ, обладающих камфарным запахом, имеют шарообразную форму, молекулы вещества с запахом мускуса — форму диска, а молекулы вещества с эфирным запахом — форму палочек. Однако не все запахи связаны с формой молекул, они зависят также от электрического заряда молекул. Если заряд положительный — запах острый, отрицательный — гнилостный.

Предложено классифицировать запаховые вещества на основании их физических свойств, а именно на различной способности поглощать ультрафиолетовые лучи. Каждому запаховому веществу свойствен свой спектр поглощения. Выделено семь основных групп запахов.

В числе запаховых веществ особое сигнальное значение имеют пахучие вещества, выделяемые животными. Эти вещества называются феромонами, что в переводе с греческого означает «действующее вла-

сть». Многие животные обладают очень высокой специфической способностью. Например, выделенные жвачкой буффингах желез одной пчелиной матки формируют развитие яичников у всех рабочих пчел улья.

Территория делит на зоны и территории. Для гомотермных предложена другой термин — феромоны. Это летучие вещества образуются и выделяются животными в окружающую среду и оказывают влияние у других особей того же вида специфическую реакцию.

У млекопитающих секреты кожных желез, имеющие специфической запах, служат средством общения особей одного вида. Сигнальные с помощью запахов осуществляются как на расстоянии, так и во время. При помощи обонятельного затора происходит определение пола, возраста, функционального состояния, индивидуальных особенностей особей. Пахучие метки, выделяемые на различных предметах при маркировке животными территории, сохраняются довольно длительное время. Во время течки самки выделяют запахи, возбуждающие самцов.

**Острота обоняния.** Все вышеуказанные классификации запахов предложены для сильно пахучих веществ, различаемых человеком, который является микрозатрагом. В жизни животных макрозатрагом роль обоняния огромна. Неблизко можно различить обоняние у некоторых видов бабочек. Самец может найти самку, находящуюся от него на расстоянии 8—10 км, ориентируясь по запаху, выделяемому половой железой самки. Собака может определить присутствие одной молекулы запахового вещества в 1 д воздуха. Визонь чуют приближающегося врага на расстоянии 1 км. Охотничьи собаки летними парод скажут по болоту с большой скоростью и среди многих запахов пахучих трав, выходящей воды, почвы и прочего могут дифференцировать запах гарнифена — отходы

некоторым крупнее воробья, и даже только запах самой птицы, но и места, где она сидела. Обоняемость способствует служебных собак обнаруживать наркотики (маргуан), опиум и др. Служебные собаки различают индивидуальные запахи людей и животных, даже к запаху следа человека привыкли к запаху смазки обуви, зубильных веществ, раздавленных растений, асфальта и гр.

**Чувствительность обоняния.** Порог раздражения определяется минимальным количеством запахового вещества, необходимого для ощущения запаха. На чувствительность обонятельного анализатора влияют факторы внешней среды: во влажном воздухе порог раздражения снижается так же, как и в чистом, содержащем незначительное количество молекул других пахучих веществ. Повышаются пороги раздражения в жаркий сухой день и сильный мороз. При насморке набухание слизистых оболочек препятствует прониканию молекул к рецепторным клеткам, в связи с чем порог раздражения резко повышается и обоняние временно исчезает.

При длительном раздражении рецепторных клеток одним и тем же запахом раздражитель обонятельный анализатор адаптируется к данному запаху и он более не ощущается. Способность воспринимать другие запахи при этом не нарушается. Изменение порога чувствительности обоняния связано с процессами, происходящими в мозговом шлесте анализатора, а не в рецепторном.

Домашние животные — макросоматики, они обладают хорошим обонянием. Лошадь не выкидывает рывки и дурных запахов. Они отказываются есть и пить воду, если от кормушки пахнет дезредентами. Рогатый скот тонко различает запахи трав и издали чувствует мушкетеров. Но наибольшего развития обоняние достигло у собак. Путем направленного подбора и отбора со-

здами пороги обоняющих собак чрезвычайно сильно развиты обонятельным анализатором.

**Теория запаха.** Существует две теории запаха: химическая и физическая. Согласно первой из них в основе запаха вещества лежит строение молекулы. Однако с точки зрения химической теории трудно объяснить случаи сходства рафинированных и у животных.

Физическая теория запаха предполагает, что причина запаха кроется не в форме молекулы, а в электрических колебаниях, названных низкочастотными вибрациями молекул вещества, причем у каждого вещества свой спектр. По-видимому, эти волны и улавливаются обонятельным анализатором животных с высокоразвитым обонянием.

Эти теории, пожалуй, не исключают одна другую. Молекулы, сходные по своему строению, вероятно, и вибрируют одинаково, поэтому спектры их излучения близки одна к другому.

Установлено, что основную роль в восприятии запаха играют сульфидрильные группы белков обонятельного эпителия. При изменении количества сульфидрильных групп в эпителии меняется и электрический импульс, возникающий при раздражении эпителиальных клеток запахом. Снижая количество сульфидрильных групп, удается ослабить функцию и даже свести их до нуля.

Исследования, проведенные в Лаборатории рецепции Института биофизики АН СССР, показали, что в процессе восприятия пахучих веществ участвует система мембранных белков, характеризующаяся высокой чувствительностью и избирательностью, так называемых белковых рецепторов. Кроме них, в обонятельном эпителии животных присутствуют мукопротеиды. Их концентрация в обонятельном эпителии в несколько раз выше, чем белковых рецепторов, а специфичность по отношению к пахучим веществам значи-

тедий ниже. Поделяют, что нуклеопритенды усиливают ток крови и таким образом обеспечивают интенсивку обонятельного зрительня от различных пахучих веществ по окончания их действия, что необходимо для восприятия других запахов.

### ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

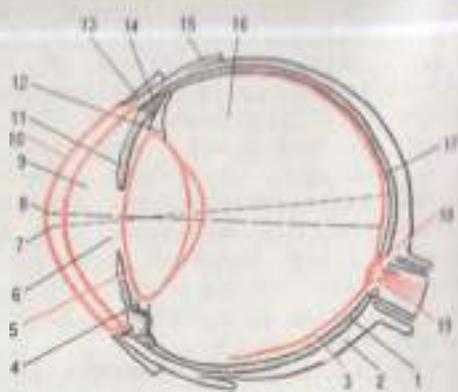
Зрительный анализатор состоит из трех основных частей, периферической (глаз), проводниковой (зрительные нервы и все промежуточные центры) и корковой (затылочный отдел коры больших полушарий).

Глаз — это орган, способный воспринимать световые волны. При помощи зрения животное ориентируется в окружающем мире, воспринимая силу света, цвет, форму предметов, расстояние до них и перемещение предметов в пространстве.

Фоторецепторы (рецептуры, чувствительные к свету) имеются почти у всех животных. У низших позвоночных фоторецептуры представляют собой отдельные, содержащие пигмент клетки, расположенные на поверхности тела. Иногда они объединяются в группы и образуют так называемые глазные пятна.

У млекопитающих глаза (глазные яблоки) расположены в углублении костей черепа — глазнице и имеют форму, близкую к шару. Глаз состоит из оптической и фоторецепторной частей и имеет оболочки: белочную, сосудистую и сетчатую. Оптическая система глаза состоит из роговицы, передней и задней камер глаза, зрачка, хрусталика и стекловидного тела (рис. 89).

Световые лучи, прежде чем попасть на фоторецепторные клетки, проходят через сложную оптическую систему прозрачных сред. Роговица — это часть белой наружной оболочки глаза — склеры. Роговица напоминает слегка выпуклое часовое стекло; в отличие от склеры она лишена кровеносных сосудов и совершенно прозрачна. Проходя через



89 Схема строения глаза:

1 — сосудистая, 2 — белочная оболочки, 3 — сетчатка, 4 — задняя камера глаза, 5 — хрусталик, 6 — зрачок, 7 — зрительная ось, 8 — оптическая ось, 9 — передняя камера глаза, 10 — роговица, 11 — роговичная оболочка, 12 — цилиарная мышца, 13 — зрачковый аппарат, 14 — цилиарная мышца, 15 — сосудистая оболочка, 16 — стекловидное тело, 17 — центральный нерв, 18 — слезная железа, 19 — зрительный нерв.

роговицу, луч света попадает в *переднюю камеру глаза* — в пространство между роговицей и хрусталиком. Она заполнена жидкостью, называемой камерной или воднистой влагой. К внутренней части склеры прилетает вторая оболочка глаза — *сосудистая*, богатая артериальными и венозными кровеносными сосудами. В передней части глаза сосудистая оболочка переходит в *радужную*, содержащую пигмент, придающий цвет глазу: у крупного рогатого скота он темно-коричневый, у лошади — темно-красно-коричневый, у овцы — желто-бурий, у козы — голубоватый или желтый, у собаки — от темно-коричневого до желтого, иногда голубого цвета, у кошки — желтый или зеленый, иногда голубой. У птиц животных глаз часто бывает разного цвета. Лишь у альбиносов, в организме которых пигмент вообще отсутствует, радужная оболочка не окрашена, склера же просвечивает кровеносные сосуды, и поэтому зрачок кажется красным.

Радиужий оболочке регулирует количество света попадающего в глаз. В середине радиужной оболочки находится отверстие — зрачок, сквозь которое луч света проникает в заднюю часть глаза. Зрачок окружен для вида мышца: кольцевые и радиальные. Кольцевые мышцы иннервируются парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва а радиальные — симпатическими нервами.

Пройдя через зрачок, луч света попадает в хрусталик — прозрачное тело, похожее на маленькое, двойковыпуклое увеличительное стекло. Передняя поверхность хрусталика более выпуклая, чем задняя. По краю всей окружности хрусталика к нему прикреплены связки, называемая *цинозной*. Хрусталик заключен в капсулу и с помощью цинозной связки крепится к ресничной мышце.

Изменение размеров зрачка и выпуклости хрусталика обеспечивается сложным механизмом: при помощи симпатических и парасимпатических нервных волокон. Повышение тонуса парасимпатических нервов ведет к сокращению циркулярно расположенных мышечных волокон, отчего зрачок сужается. При этом сокращаются гладкие мышечные оболочки ресничного тела, что сопровождается ослаблением цинозных связок, снижением давления на хрусталик и увеличением его выпуклости. При возбуждении симпатических нервов, иннервирующих радиально расположенные клетки мышц радиужной оболочки, происходит расширение зрачка и уменьшение выпуклости хрусталика вследствие снижения тонуса ресничного тела.

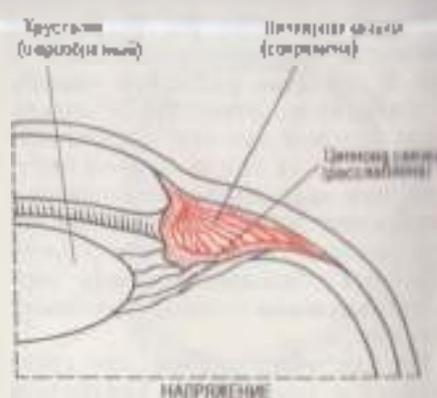
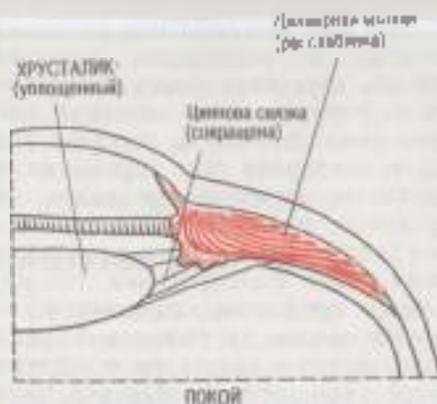
Пройдя через хрусталик, световой луч попадает в стекловидное тело глаза, которое в основном закрывает глазное яблоко. Оно прозрачное, образовано тончайшими волокнами, составляющими его остов, между которыми находится жидкость.

**Механизм аккомодации.** В нормальном глазу, находящемся в покое,

то есть при расслаблении ресничной мышцы и затянении цинозной связки, хрусталик имеет более плоскую форму и попадающие в него лучи фокусируются на сетчатке. При таком состоянии глаз хорошо видит предметы, находящиеся вдали, но предметы, расположенные на близком расстоянии, кажутся размытыми. При фиксировании взгляда на близкий предмет напрягается ресничная мышца, тяга цинозной связки ослабляется и хрусталик вследствие своей упругости приобретает более выпуклую форму, в связи с чем изменяется его показатель преломления (рис. 90). Данное свойство глаза, позволяющее одинаково хорошо видеть предметы, находящиеся вблизи и вдали, называется *аккомодацией*.

У различных животных механизм аккомодации может быть различным, но сущность его одинаковая: обеспечение фокусировки световых лучей, проникающих в глаз, на сетчатке. У рыб глаз в покое установлен на ясное видение предметов, находящихся вблизи. При необходимости видеть далекие предметы хрусталик отодвигается назад сокращением специальной мышцы.

Величину, на которую изменяется преломляющая сила глаза при небольшой аккомодации по сравнению с состоянием покоя, называют силой аккомодации, а пространство между дальней и ближней точкой ясного видения — областью аккомодации. Сила аккомодации не всегда одинакова: она изменяется в зависимости от общего состояния организма и при утомлении уменьшается. Острота зрения зависит и от возраста. У старых животных хрусталик теряет свою эластичность и его выпуклость при расслаблении связок почти не увеличивается. В результате развивается *далекозоркость*, то есть способность ясно видеть удаленные предметы и хуже различать предметы, находящиеся вблизи. Это объясняется сокращением передне-



## 90 Механизм accommodation (аккомодации)

заднего диаметра глазного яблока, в связи с чем параллельные лучи после преломления в глазу сходятся не на сетчатке, а позади нее. Для того чтобы они попали на сетчатку, глаз должен аккомодировать, причем ближняя точка ясного видения все же будет находиться дальше, чем для нормального глаза. У птиц дальновидность бывает вследствие недостаточной преломляющей силы глаза. При обратном явлении, *близорукости*, происходит увеличение переднезаднего диаметра глазного яблока и параллельные лучи сходятся раньше, чем достигают сетчатки. В некоторых случаях близорукость может быть вызвана чрезмерной преломляющей силой глаза. Близорукость и дальновидность довольно часто наблюдаются у лошадей, но наиболее близорукими могут быть овцы, особенно калугурских пород.

### Структура и функции сетчатки

К стекловидному телу прилегает третья оболочка — сетчатая, в которой расположены фоторецепторы — палочки и колбочки, воспринимающие световые лучи, и нервные клетки с многочисленными отростками. Наружный слой сетчатки, прилегающий к сосудистой оболочке, состоит из пигментных клеток, содержащих пигмент фукоксан, который, поглощая отраженный рас-

сеивание световых лучей, способствует четкости зрительного впечатления. От внутренней поверхности пигментного слоя в глубину прилегающего слоя фоторецепторов отходят отростки (бороды), окружающие светочувствительные клетки. При сильном освещении зерна пигмента перемещаются из эпителиальных клеток и задерживаются палочки и колбочки от яркого света. Считают, что пигментные клетки участвуют в обмене веществ фоторецепторов при синтезе зрительных пигментов.

У ночных животных между пигментными клетками и фоторецепторами расположен слой, отражающий свет и состоящий из особых кристалликов или иголок. В результате отражения света от кристалликов у ночных животных при внешнем освещении светятся глаза. В этом случае на фоторецепторы действуют не только прямые лучи, но и отраженные, что в условиях слабой освещенности повышает возможность восприятия света.

Палочки и колбочки состоят из двух члеников — наружного и внутреннего. Наружный членик содержит зрительный пигмент, чувствительный к действию света, а внутренний имеет наруж. митохондрии, обеспечивающие энергетические процессы в клетке. Светочувствительные членики фоторецепторов обращены в сторону, противоположную свету.

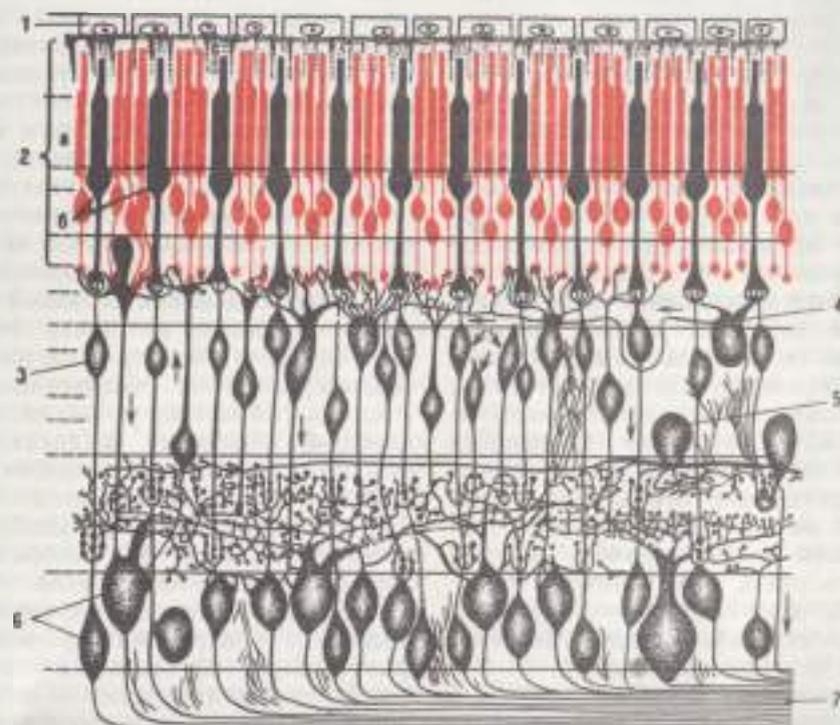
Светочувствительный членик

каждой палочки представляет собой стопку тонких пластинок и дисков (от 400 до 800) диаметром 6 мкм. Каждый диск — это двойная мембрана, состоящая из двух мономолекулярных слоев липидов, помещающихся между двумя слоями молекул белка. С этими молекулами белка связаны *родопсин*, основной пигмент зрительного элемента — *родопсин*, или *зрительного пурпура*.

Наружный сегмент фоторецепторной клетки отделен от внутреннего мембраной, через которую проходит пучок из 16—18 тонких фибрилл. Внутренний сегмент оканчивается отростком, по которому возбуждение передается с фоторецептора на контактирующую с ним биполярную клетку.

## 91 Слама строения сетчатки:

- 1 — пигментный эпителий; 2 — слой палочек (от 1 до 10); 3 — слой колбочек (от 1 до 6); 4 — ганглиозная клетка; 5 — клеточный слой; 6 — слой фибрилл; 7 — внутренняя поверхность сетчатки.



Клетки фоторецепторов имеют форму палочки или колбочка, состоящая из наружного и внутреннего отделов, окруженных мембраной. Свет, проникающий через зрительное тело и внутреннюю слезную пленку, не оказывает на них воздействия и подействует только тогда, когда достигнет до палочек и колбочков. В результате возникает нервный импульс, через который через зрительный нерв, который соединяет глаз света, и по зрительному нерву направляется в головной мозг. Наибольшее возбуждение от действия света наблюдается в тех случаях, когда направленные луча становится в длинной палочке палочки или колбочка.

Возбуждение от фоторецепторной передается на волокна зрительного нерва через два слоя черных клеток — биполярных и ганглиозных, контактирующих при помощи синапсов. Передача импульса с клеток одного слоя на другой совершается посредством выделения ацетилхо-

ливо, а механизмом передачи возбуждения с фоторецептора на биполярную клетку является пока недостаточно

Некоторые биполярные нейроны связаны со многими палочками, а ганглиозные клетки контактируют со многими биполярными клетками. В результате группа фоторецепторов, соединенных с одной ганглиозной клеткой, образует рецептивное поле для этой клетки. Кроме того, в сетчатке имеются еще горизонтальные (звездчатые) и амикроцитарные клетки с ветвящимися отростками, соединяющимися по горизонтали биполярные и ганглиозные клетки. Одна ганглиозная клетка может быть связана с десятками тысяч фоторецепторов, причем рецептивное поле этой клетки составляет площадь диаметром 1 мм.

Иначе происходит передача импульса в мозге с колбочек. Каждая колбочка передает сигнал биполярной клетке, связанной только с ней одной. Следовательно, если импульсы от рядом находящихся палочек сливаются, то сигналы от двух рядом расположенных колбочек передаются отдельно.

При рассматривании задней стенки глазного яблока, так называемого глазного дна (что можно сделать при помощи вогнутого зеркала — офтальмоскопа), виден бледноокрашенный участок, от которого расходятся краевые сосуды. Этот участок называют слепым пятном, так как в нем нет светочувствительных клеток. Со всей сетчатки к слепому пятну сходятся нервные волокна, образующие зрительный нерв. У сельскохозяйственных животных зрительные нервы перекрещиваются на вентральной поверхности головного мозга, причем нерв от правого глаза идет к левому полушарию, а от левого — к правому. Однако некоторое количество волокон не перекрещивается.

Биполярные нейроны сетчатки и ганглиозные клетки образующие

своими аксонами зрительный нерв, выполняют функции проводящего аппарата. Волокна зрительного нерва идут без перерыва к задней наружной (латеральной) колленчатой теле, а также к другим передним буграм четверохолмия, где расположены центры ориентировочной реакции на зрительные раздражители. В наружные колленчатые тела передаются импульсы, точно соответствующие реакции фоторецепторов сетчатки. Отсюда по аксонам промежуточного нейрона зрительного пути импульсы идут в затылочную область коры больших полушарий — корковый центр зрительного анализатора (рис. 92).

По направлению к наружному краю глаза от слепого пятна на оптической оси сетчатки находится центральное поле, имеющее вид светлой полоски — место наилучшего видения. В середине полоски расположено углубление, называемое центральной ямкой, в которой светочувствительные клетки состоят почти исключительно из колбочек. По мере удаления от нее количество палочек возрастает, колбочек же становится все меньше.

**Фотохимические реакции и электрические явления в сетчатке.** Рецепторы сетчатки содержат светочувствительные вещества: палочки — родопсин, колбочки — йодопсин. Родопсин и йодопсин — высокомолекулярные соединения белковой природы. Родопсин на свету теряет свою красную окраску и становится желтым, а затем обесцвечивается. Распадаясь на свету, он образует каротиноид ретинен и специфический белок — опсин. В темноте осуществляется синтез родопсина. Для его восстановления необходим ретинол (витамин А), который содержится в пигментном слое.

Световая энергия превращает родопсин, содержащий ретинен в форме свернутой молекулы — в цис-форму, в трансформацию — неустойчивое соединение, в которое ретинен



зрительному пигменту. Палочки более чувствительны (в 100 раз), чем колбочки. При малой интенсивности освещения восприятие света происходит при помощи палочек. Они расположены в основном по периферии сетчатки, и поэтому в сумерки лучше видны предметы, расположенные по сторонам. При ярком освещении восстановление ретины не происходит за его распадом в палочках и восприятие света осуществляется колбочками.

Способность к некому различию мелких предметов и их деталей свойственна больше колбочкам, чем палочкам. Максимальную способность различать отдельные предметы называют *остротой зрения*. Ее определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые глаз видит отдельно, а не слитно. Максимальной остротой зрения обладает желтое пятно, к периферии от него острота зрения значительно ниже.

**Биноклярное зрение.** Зрительный орган — парный, глаза расположены симметрично. Одновременное видение предметов двумя глазами — биноклярное зрение — значительно увеличивает остроту зрения, то есть ту область, которую можно видеть при определенном положении глаз. У животных с биновым расположением глаз (лошадь, заяц) поле зрения больше, чем у животных, глаза которых находятся на передней поверхности головы (кошки).

При биноклярном зрении изображение предмета возникает на сетчатках обоих глаз, причем одна и та же точка поля зрения падает на определенные точки в обеих сетчатках. Такие точки называются соответствующими или идентичными. Клетки, расположенные на идентичных участках сетчатки, тесно связаны между собой функционально и находятся в одинаковом состоянии возбуждения, в связи с чем и возникает один образ предмета. Если же изображение падает на неидентич-

ные, или диссоциальные, точки сетчатки, то предмет кажется двоим.

Поскольку между глазами есть расстояние, каждой глаз видит предмет несколько сбоку и изображение на сетчатке получается не совсем одинаковым. Чем ближе находится предмет, тем больше будет различие в изображениях, и в итоге, получившемся соответствующим сигналам, создается представление о том объектом расстоянии до предмета.

**Цветное зрение.** У животных, ведущих ночной образ жизни, в сетчатке преобладают палочки (зубчатая мышь, сова, крыс, кошка, еж), а у дневных животных — колбочки (глуби, кури, индюки). По основным эти наблюдения были сделаны вывод, что колбочки связаны с дневным зрением, и палочки в основном приспособлены для сумеречного зрения и не воспринимают цвета. Однако кошки прекрасно видят день, а содержащиеся в немолке даже долго приспособляются к дневному образу жизни, змеи, в сетчатке которых находятся главным образом колбочки, хорошо ориентируются в сумерках. Функции палочек и колбочек у разных животных мало изучены. Лошадь и рогагий скот хорошо различают цвета, в отличие от собак, имеются противоречивые данные.

Цветное зрение у животных изучено крайне недостаточно. Можно предположить, что животные обладают пятицветным типом зрения, являе невозможным объяснить широкое распространение в природе явление диморфизма пурпурножелтой окраски, — один из видов приспособления животных к окружающей среде. Она жизненно необходима для них. Хищнику трудно поймать добычу, если он резко выделяется на фоне окружающей местности; многие животные спасаются от опасности, питаясь в большой неподвижности, так как умеренно движущееся выделяет их замечательно на фоне, с которым сливается цвет их шкуры (горилла, волк и бараны, пит-

цветные слезы, мажордамовые пятна и т. д.)

Общепринята так называемая трехкомпонентная теория цветового зрения. Впервые идея о трех материалах для глаза высказал М. В. Эммонс еще в 1751 г. На эту идею его навел тот факт, что при смешении в определенном соотношении трех цветов спектра — красного, синего и зеленого — можно получить любой цвет. В середине XIX в. К. Гельмгольц развил идею М. В. Эммонса. Он предположил, что в сетчатке имеются три вида колбочек: одни чувствительны к красным лучам, другие — к зеленым, третьи — к фиолетовым. Лучи различных частей спектра неравномерно возбуждают различные виды колбочек, в связи с чем возникает ощущение цвета. Однако эта теория не получила практического подтверждения.

Считают, что в колбочках содержится три различных светочувствительных вещества. Одно из них возбуждается при действии главным образом короткого света, другое — зеленого, а третье — синего. Следовательно, в каждой колбочке имеется три приемника света и каждый из трех компонентов световосприятия передается по своей системе сигналов (код) отанной от других компонентов. Комбинация излучений этих основных цветов можно получить все оттенки спектра, воспринимаемого зрением. Если одновременно и в одинаковой степени раздражаются все три типа цветовоспринимающих элементов колбочек, то возникает ощущение белого цвета.

**Защитный аппарат глаза.** У млекопитающих животных глаз защищен некаким, верхним и нижним, которые рефлекторно закрываются при раздражении роговицы. По краям век расположены железы, выделяющие слизистую смазку, которая при мигании растекается по глазному яблоку и предохраняет его от высыхания. У копытных жи-

вотных есть еще мигательная перепонка или третье веко. У млекопитающих животных в углу глаза имеется слезный бугорок, выделяющий слезы, которые увлажняют глаз, омывают его от пыли. В слезах содержится фермент лизоцим, обладающий бактерицидным действием и охраняющий глаз от попадания микроорганизмов.

На глаз воздействуют не только внешние неблагоприятные факторы, но и внутренне. Нарушение питания глаза ведет к расстройству зрения, а питание его осуществляется иначе, чем других тканей организма. К клеткам других тканей питательные вещества доставляются кровью, но если бы светопредоказывающий аппарат глаза, то есть зрительная хрусталик и стекловидное тело, был снабжен кровеносными сосудами, он был бы непродолжителен, следовательно, зрение было бы невозможно. Указанные зрительные вещества к указанным частям глаза поступают из водянистой влаги передней и задней камер глаза. В радужной оболочке и ресничном теле, богатых кровеносными сосудами, питательные вещества из крови переходят в камеру глаза. Но через стенки сосудов проникают лишь те вещества, которые входят в состав водянистой влаги, а состав ее отличается от состава крови. Например, аскорбиновой кислоты в водянистой влаге в несколько раз больше, чем в крови, белков же нет совсем. Данное свойство стенок кровеносных сосудов глаза пропускать одни вещества и задерживать другие называется гематофтальмическим или глазным барьером. Этот барьер осуществляет защитную функцию глаза от вредных для него веществ, которые могут попасть в него изнутри. Белки, моча, микробы, клетки крови в форме не проникают через барьер.

Водянистая влага постоянно обновляет камеру глаза, она пенетрирует в виде мельчайших капелек из

топроводности фибрильной оболочки и ретикулярного тела.

## СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР

В процессе эволюции у животных появился высокочувствительный орган, воспринимающий и анализирующий звуковые излучения, — слуховой анализатор. Периферический отдел слухового анализатора у млекопитающих и человека состоит из наружного, среднего и внутреннего уха.

**Функции уха.** У млекопитающих имеется звукоулавливающий аппарат, или наружное ухо, состоящее из ушной раковины и наружного слухового прохода. У многих животных ушная раковина подвижна, что дает возможность лучше улавливать звук; для этого животное направляет ушную раковину в сторону источника звука. Очень подвижны ушные раковины у лошадей, у некоторых пород собак (лаек) и у кошек. У некоторых домашних животных ушные раковины достигают больших размеров и опущены вниз, например у некоторых пород собак, овец, кроликов и собак.

**Наружный слуховой проход** представляет собой узкую, несколько искривленную трубку, по которой звуковые волны проникают в глубь уха. В коже, покрывающей наружный слуховой проход, и у основания ушной раковины находятся железы, выделяющие так называемую ушную серу. Этот секрет предохраняет ухо от загрязнения и препятствует высыханию барабанной перепонки, которая отделяет наружное ухо от среднего. Она образована из кольцевых и радиальных волокон.

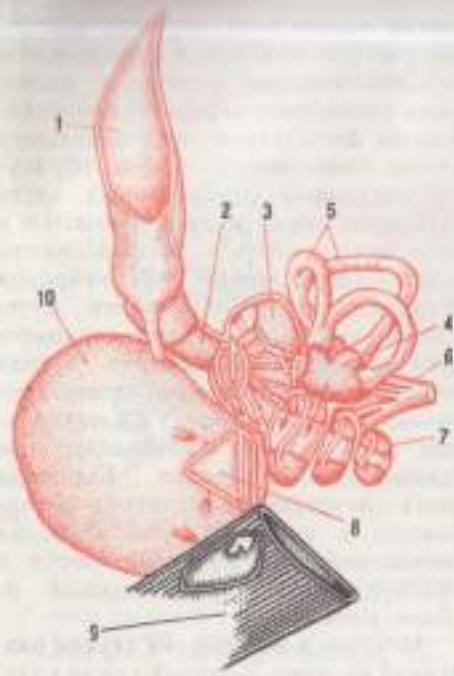
Барабанная перепонка крепится на внутреннем костном конце наружного слухового прохода, толщина ее равна 0,1—0,2 мм. Назначение барабанной перепонки — передавать дошедшие до нее по наружному слуховому проходу звуковые волны, точно воспроизводя их силу и частоту ко-

лебаний. Для этого необходимо, чтобы барабанная перепонка не имела собственных колебаний и не релаксировала в ответ на дошедшие до нее колебания. Поэтому отдельные участки барабанной перепонки натянуты неодинаково: она поставлена косо, и середина ее конусообразно втянута внутрь.

За барабанной перепонкой находится *среднее ухо* — барабанная полость, в которой расположены три слуховые косточки, образующие систему рычагов, — молоточек, наковальня, стремечко. Ручка молоточки прикреплена к барабанной перепонке, а стремечко — к овальному окну, открывающемуся в полость преддверия (внутреннее ухо). Колебания барабанной перепонки передаются через косточки. Благодаря специальному сочленению косточек давление на мембране овального окна сильнее в 20 раз и больше, чем на барабанной перепонке. Сила звуковых колебаний увеличивается еще и потому, что поверхность основания стремечка намного меньше поверхности барабанной перепонки. В общем сила звуковых колебаний увеличивается приблизительно в 40—60 раз.

При очень сильных звуках мышцы барабанной полости сокращаются, натяжение барабанной перепонки возрастает, в связи с чем сила передаваемого звука уменьшается. В случае повреждения барабанной перепонки или даже полного удаления ее слух лишь снижается, но не утрачивается полностью. Это объясняется тем, что мембрана круглого окна способна воспринимать звуковые колебания воздуха, находящегося в барабанной полости, и передавать их во внутреннее ухо.

Барабанная полость не замкнута, она сообщается с наружным воздухом через слуховую, или евстахиеву, трубу, наружное отверстие которой расположена в стенке носоглотки (рис. 93). Обычно она закрыта и открывается только во время глотания.



### 93 Строение органа слуха лошади:

1 — ушной раковина, 2 — наружный слуховой проход, 3 — барабанная перепонка, 4 — преддверие, 5 — молоточек, 6 — слуховая ямка, 7 — улитка, 8 — евстахиева труба, 9 — сажок, 10 — воздушная камера.

Евстахиева труба имеет очень большое значение для предохранения барабанной перепонки от повреждения при значительной разнице давления в барабанной полости и в окружающем воздухе. Такая разница может возникнуть при попадающей в ухо сильной звуковой волке (например, при близкой артиллерийской стрельбе) и при быстром изменении давления (при взлете и посадке самолета). Раскрытие евстахиевой трубы способствует выравниванию давления, снижает неприятные ощущения и предупреждает разрыв барабанной перепонки.

Стенки барабанной полости, слуховые косточки и евстахиева труба выстланы слизистой оболочкой. Покрытой мерцательным эпителием. У однокорытных эта оболочка в области евстахиевой трубы образует воздухоносный мешок (емкость 450 см<sup>3</sup>).

В костной перегородке, отделяющей среднее ухо от внутреннею, кроме овального окна, имеется также круглое окно, или *окно улитки*. Оно затянуто тонкой соединительнотканной мембраной и может служить как бы дублирующим, аварийным приспособлением в случае повреждения барабанной перепонки и слуховых косточек. Мембрану круглого окна называют вторичной барабанной перепонкой, имеющей большое значение в передаче звуковых колебаний во внутреннее ухо.

**Внутреннее ухо** — орган, воспринимающий звуки. Оно состоит из *костного* и *перепончатого лабиринтов*. Перепончатый лабиринт включает в костный, который по форме тождествен перепончатому и служит как бы его футляром. Между перепончатым лабиринтом и костным находится пространство, заполненное жидкостью — *перилимфой*. Перепончатый лабиринт также заполнен жидкостью — *эндолимфой*.

Звуковые колебания передаются на слуховой нерв следующим образом. Через наружный слуховой проход звуковая волна достигает барабанной перепонки и вызывает ее колебания. Молоточек, укрепленный на барабанной перепонке, передает эти колебания на наковальню, затем на члениковую челющеобразную косточку и на стремечко, основание которого укреплено в овальном окне. Стремечко колеблется подобно язычку колокольчика, но то давливается в окно, то оттягивается назад, вызывая колебания в жидкости внутреннего уха. Поскольку все жидкостные несжимаемы, колебания эти были бы невозможны, если бы не мембрана круглого окна, которая выпячивается при надавливании основания стремечка на овальное окно и принимает исходное положение при прекращении давления.

В лабиринте, или внутреннем ухе, расположены два органа различного физиологического назначения. Один из них, состоящий из преддверия

и улитка выполняет слуховую функцию, а другой, состоящий из двух мешочков преддверия и трех полукружных каналов, — орган равновесия, или *вестибулярный аппарат*, — отвечает за равновесие тела.

Преддверие находится в нижней части кости и представляет собой небольшую полость, наружная стенка которой обращена в барабанную полость. Передняя часть преддверия сообщается с улиткой, а задняя — с полукружными каналами. На медиальной стенке преддверия есть два небольших углубления, в которых расположены два мешочка преддверия овальный и круглый. В овальный мешочек открываются отверстия полукружных каналов, которые относятся к вестибулярному аппарату. Круглый мешочек связан с каналом органа слуха — улиткой — костным каналом, спирально изогнутым вокруг оси и имеющим несколько завитков. В средней части улитки на основной мембране расположен рецептор слухового анализатора — *кортиева орган*, содержащий ресничные волосковые клетки, которые трансформируют звуковые колебания в процесс нервного возбуждения (рис. 94).

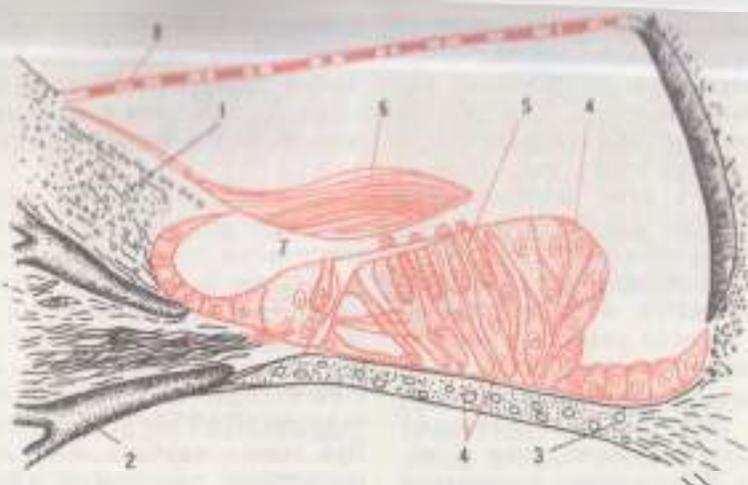
К слуховым клеткам подходят концевые веточки слухового нерва и образуют вокруг них тончайшую сеть. Над кортиевым органом расположена *люкранная пластинка*, прикрепленная одним краем к костной пластинке. Вторым ее край омывается эндолеммой. В соответствии с частотой и силой звуковых волн изменяется давление, воспринимаемое перилеммой. В результате изменения давления происходят колебания перлюкранной пластинки вместе с расположенными на ней слуховыми клетками. Волоски слуховых клеток воспринимают изменение давления со стороны перлюкранной пластинки в связи с чем возникает возбуждение, которое передается на окончания нервного волокна.

К слуховым клеткам подходит от

ростки I и II порядка нервных клеток, которые распространяются в спиральном нервом канале улитки и имеют здесь тончайшие периферические ответвления. Аксоны биопларизированных чувствительных клеток спирального ганглия образуют улитковую (кохлеарную) часть слухового нерва и заканчиваются у кохлеарных ядер в промежуточном мозге. Здесь лежат тела нейронов второго порядка слухового пути. Клетки третьего нейрона слухового пути находятся в задних булках четверохолмия (центры приенирировочных реакций на звук) и в медиальном (лицутреваем) коллатеральном таламическом области. Корковая часть слухового анализатора расположена в височной доле большого полушария, где воспринимаются и анализируются звуки, идущие от обеих ушей.

**Механизм восприятия звуков различной частоты.** Костный канал улитки (широкий у основания, постепенно суживается по направлению к вершине улитки, а основной пластинкой наоборот, наиболее широкая на устье и постепенно суживается к основанию улитки. Таким образом поперечные волокна, из которых состоит основная пластинка, у основания хороше и натянуты сильнее, чем в вершине улитки, где они длиннее и натянуты слабее. В связи с этим основная пластинка не реагирует на звуки как единое целое. В ее отдельных участках возникают колебательные движения в зависимости от частоты воспринимаемых звуков.

Г. Гельмгольц пришел к заключению, что поперечные волокна основной пластинки отвечают на звуки неодинаковой частоты по принципу резонанса. Различные участки основной пластинки резонируют в зависимости от периода колебаний воспринимаемого звука, причем при одинаковых тонах резонируют более длинные и менее натянутые волокна верхней части улитки, а при высоких — короче и сильнее натянутые волокна в нижней части улитки.



#### 44 Кортиев орган

1 — спиральная пластинка 2 — спиральная пластинка 3 — орган Корти с кортиевым органом 4 — ней. 5 — большие клетки спиральной улитки 6 — маленькие клетки 7 — внутреннее волосковое волокно 8 — мембрана Рейсснера 9 — тectoriaльная мембрана

Высказывая Г. Гельмгольцем в 1863 г. резонансная теория слуха долгое время была общепринята. Выследствия в эту теорию были внесены существенные изменения и дополнения Уганабдено, что при действии тонов определенной частоты колеблется не одна волынка основной мембраны, а целый участок ее. Резонирующим субстратом служит не волынка основной мембраны, а столб жидкости определенной длины: чем выше звук, то есть чем больше частота колебаний, воспринимаемых ухом, тем меньше длина колеблющегося столба жидкости в каналах улитки и тем ближе к основанию улитки и большему концу максимальная амплитуда колебания. При звуках низкой частоты столб колеблющейся жидкости удлиняется, а максимальная амплитуда колебания приходится на вершину улитки. При колебаниях жидкости в каналах улитки реагируют не отдельные волоконца основной мембраны, а большие или меньшие ее участки и, следовательно, возбуждается разное количество

рецепторных клеток, расположенных на мембране.

**Слуховая чувствительность.** Высота звука зависит от числа колебаний в секунду: чем чаще колеблется звучащее тело, тем выше воспринимаемый им звук. Ухо человека воспринимает от 16 до 20 000, ухо собаки до 80 000 Гц. Слух лошадей и рогатого скота острее, чем у человека, но у домашних овец слух, как правило, понижен.

Чувствительность к звукам возрастает в условиях южной зимы. Если же длительное время раздается звук неизменной высоты и силы, то он воспринимается ухом как менее громкий. Этот механизм приспособления чувствительности к звукам различной силы и высоты носит название *адаптации слуха*. Такое временное повышение или понижение чувствительности слуха нормальное физиологическое явление. Через 10—15 с после прекращения звучания восстанавливается прежняя чувствительность. Если же звуковой раздражитель действует на слух длительное время (часами), то слуховая чувствительность понижается в связи с переутомлением слуховых клеток. В этом случае наступает утомление, то есть временное функциональное нарушение чувствительности слуха — *послеутомление слуха*.

**Локализация звука.** Животные,

обладание двумя ушами, поэтому передатчик, испаряющий, откуда доносится шум. Это явление называют *бинауральным* или *двухушным эффектом*. При расположении источника звука сбоку уха, газодвижется ближе к нему, воспринимает звуковые волны раньше и сильнее, чем противоположное. Если источник звука перемещается вперед, эта разница уменьшается, а при положении его точно вперед разница исчезает, так как звуковые волны доходят до обоих ушей одновременно. Прислушиваясь, животные поворачивают голову и шевелят ушами, ловя звуковые волны. В коре обоих полушарий головного мозга звуковые волны анализируются, и создается представление о направлении звука. При двустороннем разрушении слуховой коры пространственный слух нарушается.

Если животное или человек определяют местоположение самого звучащего объекта, происходит так называемая *первичная локализация*. Если же воспринимаются звуковые волны, отраженные от различных объектов, то наступает *вторичная локализация звука*, или *эхолокция*. С помощью эхолокации ориентируются летучие мыши, дельфины.

## ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АППАРАТ

Вестибулярный аппарат позволяет организму ориентироваться в пространстве и сохранять равновесие. Формой пространственного равновесия, ориентировки служит сохранение нормального положения тела относительно гравитационного поля земли. Импульсы от рецепторов вестибулярного аппарата поступают в центральную нервную систему и обуславливают образование рефлексов, необходимых для установления равновесия тела.

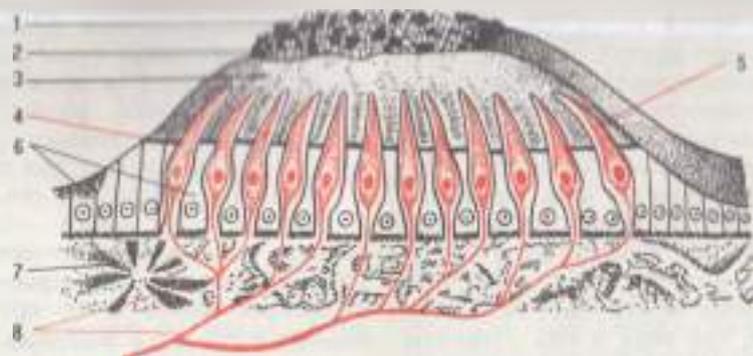
Полости полукружных каналов лабиринта внутреннего уха расположены в трех плоскостях, примерно под прямым углом друг к другу, что

позволяет осуществлять контроль во различных поворотах головы в любой плоскости. Подлукружные каналы соединяются с внешней преддверия, которое сообщается с ушной

В каждом мешочке преддверия имеются волосинки — цитолы, где размещены рецепторные клетки. Одна половина каждой клетки шарообразная, другая суживается и снабжена одним подвижным и 50—60 скелетными неподвижными волосками. Они находятся в студенистой массе, покрывающей все рецепторное пятно. Эта масса названа покровной или *отолитовой перепонкой*. Она имеет вид войлокообразной студенистой ткани, в петлях которой расположены большое количество микроскопических кристаллов шестиугольной формы из фосфорно-углекислого кальция, называемых *отолитами* (рис. 95). Отолитовый слой, или отолитовая мембрана, тяжелее остальной ткани и может оказывать давление на волоски рецепторных клеток.

Рецепторный аппарат преддверия раздражается при ускорении или замедлении прямолинейного движения тела, тряске, наклоне тела или головы. В таких случаях отолитовая мембрана своей тяжестью либо растягивает волоски, либо давит на них. Изменения в натяженности волосков воспринимаются рецепторными клетками и передаются в центральную нервную систему. Таким образом, отолитовый аппарат воспринимает как раздражения от ускорения или замедления прямолинейного движения, так и изменения в положении головы, вызывающие смещение отолитовой мембраны.

В перепончатых полукружных каналах рецепторные клетки находятся только в одном конце каждого канала, в его расширении — *ампуле*. В ней расположен так называемый *гребешок*, состоящий из окончаний рецепторных клеток с длинными волосками. Клетки погружены в полукристаллическую студенистую массу,



**95** Схематическое изображение отолитного аппарата:

1 — наружный слой отолитной мембраны, 2 — отолитная мембрана, 3 — желеобразная масса, 4 — рецепторные клетки, 5 — волоски рецепторных клеток, 6 — сенсорные клетки, 7 — слуховые косточки, 8 — ампулярный лабиринтный орган.

которая так же, как отолитовая мембрана, покрывает весь гребешок. Но воспринимающий прибор полукружных каналов не содержит отолитов, и механика его действия иной. Эндолимфа, заполняющая внутренний канал полукружных каналов, оказывает равномерное давление на покрывную перепонку, если голова падает и такое или если животное движется равномерно и прямолинейно. Если же голова поворачивается в сторону, то давление эндолимфы на стенки полукружных каналов меняется. Вследствие инерции эндолимфа в канале смещается и сильнее давит на сторону, противоположную движению. Воспринимающие клетки реагируют на это изменение и посылают в мозг соответствующую информацию. Следовательно, воспринимающие клетки полукружных каналов реагируют на условие ускорения, то есть на изменение направления движения, если даже скорость его остается постоянной. Они воспринимают также вращательное ускорение и замедление.

К рецепторным клеткам вестибулярного аппарата подходят отростки нервных биполярных клеток, образующих вестибулярный ганглий. Между рецепторной клеткой и дендритом биполярного нейрона имеется

синапс. Передача возбуждения в нем происходит посредством ацетилхолина. Вторые отростки биполярных нейронов образуют вестибулярную ветвь слухового нерва. По его волокнам импульсы передаются в вестибулярные ядра продолговатого мозга. Здесь осуществляется первичная обработка поступившей информации о движении и положении тела и головы в пространстве. Пройдя вестибулярный комплекс продолговатого мозга, афферентные пути вестибулярного аппарата переключиваются на уровне трапецевидного тела и направляются к вентробазальному комплексу таламуса, откуда афферентная импульсация идет к височной области коры больших полушарий.

Вестибулярный аппарат функционирует во взаимодействии с другими сенсорными системами и имеет большое значение для движения животного. При сильном раздражении полукружных каналов у животных возникает ряд вегетативных рефлексов, проявляющихся в потливости, рвотой, изменением деятельности сердечно-сосудистой системы. Эти реакции могут быть выражены в различной степени, и, если организм обладает высокой чувствительностью вестибулярного аппарата, они настолько сильны, что ведут к болезненному состоянию (морской болезни).

При двустороннем разрушении вестибулярного аппарата у животных развивается глубокие двигательные расстройства, которые через

некоторые время могут компенсироваться за счет других адаптаций.

При космических полетах в условиях невесомости сила притяжения Земли уравновешена центробежной силой, направленной от Земли. Невесомым становится весь организм человека или животного, в том числе и его органы. Невесомые органы перестают давить на рецепторные клетки, и мозг не получает информации о том, где вверх и вниз. Отлиты отстают от движения головы и при резких ее поворотах вызывают необычные раздражения чувствительных клеток, что ведет к сильной головной боли, рвоте и др.

## ВКУСОВОЙ АНАЛИЗАТОР

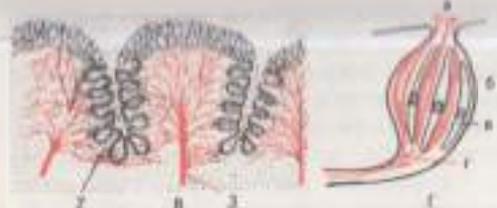
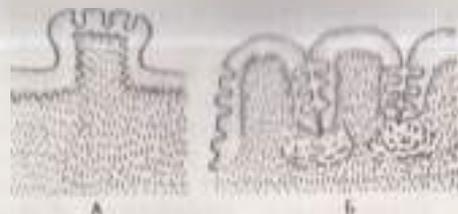
Органы вкуса информируют животных о характере вещества, поступающих в рот с кормом. Вкусовой анализатор, так же как и обонятельный, является контактным. Рецепторы вкуса — хеморецепторы — расположены в сосочках языка, мягком небе, задней стенке глотки, миндалинах и надгортаннике. Они представляют собой особые образования — *вкусовые луковицы* (вкусовые почки). Сосочки имеют различную форму и разделяются на грибовидные, желобовидные и листовидные. *Грибовидные сосочки* выступают над поверхностью языка и по форме напоминают гриб, желобовидные погружены в толщу слизистой и отделены от нее кольцевидным желобком, *листовидные* состоят из нескольких вертикальных складок, расположенных параллельно, в виде листочков (рис. 9б). Вкусовые луковицы достигают поверхности эпидермиса, проникая через всю его толщу, и открываются наружу небольшим отверстием — *вкусовой порой*. Вкусовые луковицы овальной формы и состоят из веретенообразных вкусовых клеток, поддерживаемых опорными клетками цилиндрической формы. Верхушка вкусовой клетки имеет микроворсинки

В каждой сосочке расположено несколько вкусовых луковиц, причем их больше всего в желобовидных сосочках. Сосочки разных видов падают на различных участках языка. Желобовидные лежат ближе к основанию языка, на его спинке. У животных их много — 8—17, у лошади, свиньи и собаки всего 2—4. Грибовидные сосочки присутствуют на спинке языка и по его краям, больше всего их у жвачных. Листовидных сосочков у жвачных нет, у собак они развиты очень слабо. В слизистой оболочке языка имеются также рецепторы, воспринимающие температуру, боль, прикосновение, давление.

**Рецепция вкуса.** Во вкусовую пору луковицы со своей проникают химические вещества, взаимодействующие с микроворсинками вкусовых клеток. Происходят сложные биохимические и биоэлектрические процессы, в результате которых возбуждаются рецепторы вкусовых клеток.

Импульсы от рецепторов вкуса по дифференциальным волокнам тройничного, языкоглоточного, блуждающего и лицевого (барабанная струна) нервов направляются в начальный центр вкуса (ядро олигочного тучка) в продолговатом мозге. Оттуда импульсы идут по аксонам нейронов II порядка, образующим перекрест, поднимаются в составе черепной петли до дугообразного ядра таламуса, а затем к коре больших полушарий. Считают, что корковый конец вкусового анализатора расположен в нижней части соматосенсорной коры (нижний конец центральной извилины около Sylvianевой борозды) (Н. Цифарлин, 1959; Р. Беньямин, 1963).

До недавнего времени считали, что существует четыре вида веществ, воздействующих на вкусовые рецепторы: горькие, сладкие, кислые и соленые. Затем к ним стали добавлять и вкус воды, так как впервые первиче волокала, передающие информацию только в тех случаях, когда вкусовые рецепторы языка



## 946 Вкусовые сосочки.

А — срединные; Б — боковые; В — желобчатые; Г — поперечный эпителий; 1 — вкусовые дуги; 2 — нерв; 3 — вкусовая луковица; а — поры вкусовых; б — вкусовая клетка; в — спиральная клетка; г — черные ниточки.

ощущают обыкновенную питьевую воду.

Кислый вкус определяется наличием свободных водородных ионов, сильный вкус дают некоторые соли, а горький и сладкий вещества разного строения. Одни вкусовые луковицы реагируют только на горькие вещества, другие — на соленые, третьи — на кислые, четвертые — на сладкие. Если провести точечное раздражение на отдельный сосочек, то он бывает резко чувствителен лишь к одному из четырех видов раздражителей. Большинство сосочки реагируют на два, три, а иногда на все четыре вида раздражителей. Это объясняется тем, что в одном сосочке находятся луковицы с различными рецепторами. Рецепторы, чувствительные к разным веществам, неравномерно распределены на поверхности языка.

При длительном воздействии на вкусовые рецепторы одним веществом чувствительность к нему постепенно снижается, иногда даже полностью исчезает ощущение вкуса.

То, что обычно называют вкусом какого-либо вещества, определяется не только раздражением вкусовых рецепторов, но и ряда других, находящихся в полости рта и носа. Для формирования вкусового ощущения имеет значение и раздражение обонятельных рецепторов, а также тактильных, болевых и температурных рецепторов рта, или обуслав-

ливают возникновение вяжущего, терпкого вкуса.

Органы вкуса и деятельность желудка тесно связаны между собой. Вкусовая чувствительность снижается в зависимости от функционального состояния желудочно-кишечного тракта. Сигналы с внутренней поверхности слизистой желудка идут в центральную нервную систему, которая регулирует возбудимость вкусовых рецепторов. При голоде вкусовые рецепторы активны, а при сытости многие из них выключаются из работы и теряют способность определять вкус пищевых веществ.

У травоядных вкусовой анализатор развит очень хорошо. На пастбище животное встречается с большим разнообразием трав, из которых одни содержат многие вещества, необходимые для нормальной жизнедеятельности организма; другие могут быть менее питательными или даже ядовитыми, и иногда их вызывает отравление. Пасущиеся коровы едят не всю траву подряд, некоторые растения они обходят. Точно так же зимой они перебирают сено и иногда выкидывают из кормушек стебли несъедобных трав. Крупный рогатый скот и овцы хорошо различают кислое, горькое, соленое и сладкое. Существенной разницы в скорости образования условных рефлексов на то или иное вещество у них не установлено.

У хищных вкусовой анализатор развит значительно хуже. Корм кишечника более однообразен: мясо животных в нормальных условиях не может принести ему вреда, поэтому и не возникает необходимости тонко различать его вкус. Однако не все части тела животного равноценны по ви-

...крупные хлопьяки, убив добычу, прежде всего разрывают ей брюшко и поедают печень, желудок, кишки вместе с содержимым и лижут кровь. Таким образом, они обеспечивают себя комплексом витаминов и другими жизненно важными веществами. Затем уже поедают мышцы.

Вкусовой анализатор первое звено в сложном аппарате пищеварения. Вещества, растворимые в воде или в слюне, попадая на вкусовые рецепторы языка, рефлекторно вызывают функционирование пищеварительных желез. Ощущение вкуса возбуждает пищеварительный центр мозга, и появляется чувство аппетита. Возбуждение пищевого центра стимулирует деятельность желез пищеварительного тракта. Поэтому очень важно, чтобы животное поедало корм с аппетитом, так как при этом питательные вещества, находящиеся в нем, лучше усваиваются. Питательность рациона можно повысить, если изменить порядок кормления входящих в него кормов, разнообразить количественное соотношение их и т. д.

Животные неодинаково относятся к различным вкусовым веществам. Неприятный человеку горький вкус не вызывает у них отрицательного ощущения. Зайцы и лоси любят грызть осину, кора которой очень горькая. Любят осину также лошади и кролики. Менее приятно для животных кислое. Например, лисы отвергают и лошади, и коровы, и собаки. У овец легко образуются условные рефлексы на все категории вкусовых веществ.

### **ИНТЕРОРЕЦЕПТИВНЫЕ И ДВИГАТЕЛЬНЫЕ АНАЛИЗАТОРЫ**

Регуляция функций внутренних органов и сосудов осуществляется при помощи расположенных в них рецепторов, сигнализирующих в центральную нервную систему о состоянии внутренней среды организма. Интерорецепторы имеются в пище-

кардинальном тракте, и сердечной, сосудистой и дыхательной системах, в почках, печени и в других органах.

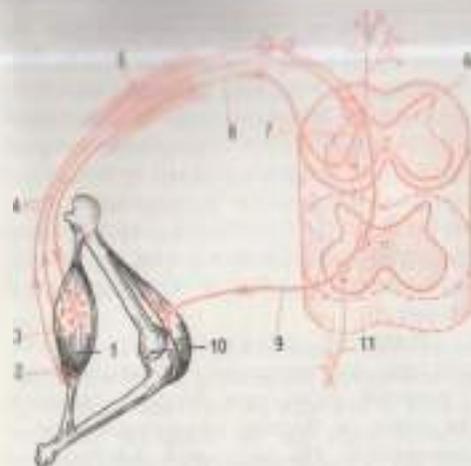
Висцерорецепторы обладают большой чувствительностью, специфически реагируют на различные раздражители и играют большую роль в поддержании гомеостаза организма и саморегуляции вегетативных функций. В соответствии с воспринимаемыми раздражениями интерорецепторы делятся на барорецепторы, механорецепторы, хеморецепторы и осморорецепторы. Рецепторные клетки представляют собой свободные нервные окончания. Колли Краузе, тельца Фатера — Гачини, в некоторых случаях они имеют очень сложную структуру.

Импульсы от рецепторов внутренних органов вызывают рефлексы, регулирующие кровообращение, дыхание, пищеварение и пр. Химические раздражители влияют на сульфгидридные группы белков, изменяя белковый обмен.

На раздражение интерорецепторов можно выработать условные рефлексы, из чего следует, что импульсы от них доходят до коры. Однако сигналы, поступающие в кору от внутренних органов, не формируют дифференцированных ощущений. Здоровый организм не чувствует своего сердца, желудка, печени. Но сигналы, поступающие от интерорецепторов, несмотря на свою определенность, влияют на кору, определяют ее тонус и отражаются на общем самочувствии.

Двигательный анализатор постоянно получает информацию о положении тела в пространстве, степени сокращения мышц и о передаче этой информации в центральную нервную систему. Все многообразие движений координируется посредством двусторонних связей между центральной нервной системой и мышцами тела. Большую роль в этом играет мозжечок.

В мышцах, сухожилиях, связках и на поверхности суставов находятся



**97 Проприоцепционная взаимосвязь в мышцах конечностей:**

1 — мышца сгибателя, 2 — рецепторы сухожилия (тельца Гольджи), 3 — мышечные рецепторы, 4 — центростремительные коллинии, 5 — спинальный нерв, 6 — спинной мозг, 7 — промежуточный «сборочный» моторный отдел, 8 — моторные волокна сгибателя, 9 — моторные волокна разгибателя, 10 — мышца-разгибатель, 11 — соединительные волокна мозга.

проприорецепторы, при помощи которых воспринимаются латеральные и вкливающие движения отдельных частей тела и осуществляется координация движений (рис. 97).

Координация движений осуществляется разными путями. В различных отделах нервной системы, начиная со спинного мозга, возбуждение может переходить через промежуточные нейроны с афферентных путей на эфферентные. Проприоцептивный отдел двигательного анализатора может посылать импульсы в различные скопления серого вещества и вызывать двигательные реакции различной сложности.

Импульсы, идущие от проприорецепторов, непрерывно и точно сигнализируют о степени сокращения или расслабления каждой мышцы, о степени натяжения каждого сухожилия. Все эти импульсы, взятые вместе, сообщают о малейшем изменении положения тела или любой его части. Данное чувство положения частей тела в пространстве И. М. Сеченов

назвал «темпом». И действительно, можно только охарактеризовать раздражители экстероцепторной, например зрительной (свет — яркий, слабый, белый — красный, желтый) или слуховой (звук — высокий, низкий) и прочих, но возбуждение проприорецептивов вызывает лишь смутное неопределенное ощущение. Однако это ощущение позволяет животному даже в темноте, без контроля зрительного анализатора, принять любую позу, прикоснуться лапой к кончику носа, уху и т. д.

В продолговатом мозге и в других пунктах головного мозга происходят взаимодействия не только между различными участками двигательного анализатора, но и между разными анализаторами. У животных слуховой анализатор тесно связан с двигательным. Например, у лошадей движения легко согласуются с ритмичным звуковым раздражителем, причем для этого не нужно никакого специального обучения. Данные связи возникают легко потому, что такие движения, как ходьба и бег, сами по себе являются ритмичными.

## **ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АНАЛИЗАТОРОВ**

Все рецепторы имеют представление в коре головного мозга, где и возникает ощущение воспринимаемого переданного раздражения. Для каждого анализатора в коре существует собственная зона. Однако эти зоны нечетко отграничены одна от другой, они соприкасаются, заходят друг на друга, перекрещиваются.

В зрительном центре головного мозга обнаружены клетки двух родов. Одни из них отвечают только на раздражение светом, другие воспринимают сигналы и от других анализаторов, и с них даже в полной темноте можно снять электрический импульс, причем на свет эти клетки реагируют одинаково, а в зависимости оттого, какие еще рецепторы в данный момент посылают сигналы

и мозг. Предпологают, что и в других нервных центрах имеются клетки двух родов. Свойство рецептора реагировать лишь на адекватные раздражители отнюдь не препятствует действию анализаторов друг на друга. Организм получает сигналы от всех анализаторов одновременно и реагирует на них целесообразными действиями. Сложные акты поведения у высших млекопитающих осуществляются в результате взаимодействия разных мозговых анализаторов. Условные рефлексы, выработанные на зрительные раздражители, протекают с участием ядра коркового зрительного анализатора и других проекционных и ассоциативных полей. То же происходит и при проявлении условных рефлексов, образующихся на звуковые и другие раздражители.

Примером взаимодействия анализаторов можно привести очень много. Известно, что зрение связано с работой вестибулярного аппарата. Человек, стоящий на краю пропасти и смотрящий в нее, испытывает головокружение, но если этого же человека подвести к краю пропасти с завязанными глазами — голова у него не закружится. На вестибулярный аппарат может влиять желтый цвет. Если человек продолжительное время находится в комнате, где все желтое: стены, потолок, мебель, окна, — то у него появляются головокружение и тошнота, то есть развивается морская болезнь, которая является характерным нарушением функций вестибулярного аппарата. Многие актин теряют равновесие в красных очках. Такой же эффект можно получить при взаимодействии анализатора равновесия и слухового; высокие звуки заставляют человека пошатываться.

Факт взаимодействия звукового и зрительного анализаторов хорошо демонстрируется в следующем опыте: если на экране в кино показывать неподвижный светлый круг и затем включить набирающий звук, то мно-

гие зрители увидят, что круг то увеличивается, то уменьшается. Известно также, что при воздействии на глаза ледяным светом слуховой пирры повышается. Чувствительность зрения в темноте повышается, если перед выходом из затемненной комнаты в темноту сделать зарядку или несколько глубоких вдохов и выдохов или обтереть лицо и шею холодной водой.

Влияние обонятельного анализатора на искусный обонятельно. Приятно пахнувшее блюдо кажется вкуснее, а душно пахнувшая еда — невкусной. Но искусный анализатор связан также и со зрительным: при яркой свете на языке работает большее количество клеток.

Бывают случаи, когда раздражители, казались бы, адекватные для одного рецептора, воздействуют на другой. Так, ультразвук, лежащий вне пределов видения звукового анализатора, влияет на зрительный. У человека, находящегося возле источника ультразвука, повышается острота зрения, то есть сужается угол зрения зрительных раздражителей. Ультрафиолетовые лучи, которые лежат за пределами порога рецептора человека, повышают способность различать цвета, причем не нужно воздействовать этими лучами на глаза. Способность различать цвета понижается и в том случае, если пучок ультрафиолетовых лучей направить на кожу и каким-либо члене тела.

Все вышеприведенные примеры касаются человека. Вопросы взаимодействия анализаторов у животных изучены мало. Порог зрительного раздражения некоторых анализаторов значительно ниже, чем у человека, выяснение этих явлений позволит получить много интересных данных. Это удастся сделать методом условных рефлексов. От животного можно получить сведения и том, что оно видит, слышит, обоняет, нужно лишь подбирать соответствующую методику. Если у человека

с бочком, торчком) слухом пороги раздражения дышат в 2—4 раза выше средней силы заданном, одновременно движением молекул воздуха, и если эти колебания, эта флюктуация находится почти на уровне порога его слуха, то корки или шибак, у которых слух живого тоньше, вероятно, могут слышать непрерывный шорох, вызываемый колебаниями частиц воздуха.

Пороги раздражения некоторых анализаторов животных точно ещё не установлены, так же как нет в достаточных данных об их способности к тонким дифференцировкам. Между тем посредством анализаторов осуществляется связь организма с внешней средой. Анализаторы определяют

реакцию на то или иное воздействие, благодаря им происходит уравновешивание организма со средой, цитыми словами, анализаторы играют главную роль в эволюции животного мира.

## Контрольные вопросы

1. Учение И. П. Павлова об анализаторах и современные представления.
2. Общие свойства анализаторов.
3. Кожный анализатор, температурная и болевая реакции.
4. Обонятельный анализатор и механизм обоняния.
5. Зрительный анализатор, световое зрение и мимикрия.
6. Слуховой анализатор.
7. Вестибулярный аппарат.
8. Вкусовой анализатор.
9. Взаимодействие анализаторов.

# ФИЗИОЛОГИЯ ДВИЖЕНИЯ

Движение животных представляет собой совокупность сложных координированных двигательных актов, обусловливающих передвижение в пространстве (локомоцию) или направление на выполнение конкретной работы при добывании корма и его приеме, осуществлении половой, поведенческой и других физиологических управлений Ч. Дарвин доказал, что в процессе эволюции закрепились формы движения, наиболее полезные для выживания вида животных.

Совершенствование органов движения, а также чрезвычайное разнообразие двигательных видов у различных животных необходимо для приспособления к среде обитания на суше, в воде или в воздухе. В процессе филогенетического эволюции совершенствовались одни функции, например ярко выраженная способность быстрого бега у лошадей, северных оленей, а другие — постепенно утрачивались или сокращались. Выработка наиболее совершенного способа передвижения происходила в результате длительной адаптации двигательного аппарата.

Движения положительно влияют на обмен веществ и продуктивность животных. Показателем интенсивности движения служит уровень потребления кислорода. Например, лошади в покое за 1 мин потребляют 1,2 л кислорода, а после бега — 5—6 л. Мышечная работа вызывает ускорение сердечной деятельности и дыхания, изменяет состав крови и лимфы.

Постоянное движение животных приводит к усилённому развитию мышц и других работающих органов. Например, у горных козубов, выходящих на повышенную физическую нагрузку при движении по крутым склонам (пр. относительная масса сердца и легких равна 2,12 % к массе тела, а у коров котормоской породы только 1,3 %). В результате активного движения у молодяка повышается газообмен, увеличивается число эритроцитов, лейкоцитов и гемоглобина, улучшаются рост и развитие. Число эритроцитов возрастает по 13—14 млн в 1 мм<sup>3</sup> крови (Л. С. Пирогов).

Движение животных в воде особенно улучшает процессы пищеварения и усвоения кормов, повышает резистентность организма,

положительно влияет на массу и выносливость продуктивную. В механизме действия стимуляторов важна роль приливающей при повышении уровня газоэнергетического обмена, способствующего кровью и лимфой дренажу, обусловливающего трифазу всех тканей и органов.

Изучение движения лошади часто значительно раньше чем было открыто кринообразование, законом сердца и Др. Косинин (умер 190 г. н. э.) наблюдал за движением тела лошади и выделял понятие «фирмация движения». Гален (130—200 г. н. э.) подробно изучил строение скелета у лошадей, олов, телят, свиней и обезьян. Он обосновал биомеханику с позиций анатомического строения скелета. Глубокие научные исследования движений лошадей проводил Леонардо да Винчи (1452—1519). Он создавал модели двигательных актов лошади и четко описал аллюры. Его рисунки, дошедшие до нас, характеризуются точностью наблюдения и высоким качеством исполнения.

Одним из основных методов физиологии движений стал возможным лишь с появлением фотокамеры и кино. Ускоренная киносъемка (защелкивание — позволила получить кадры, которые при пропуске через обыкновенный киноаппарат замедляются в 10 раз, что дает возможность изучать фрагменты и последовательность смены фаз локации лошадей и других животных.

Физиология движения рассматривает двигательные акты как целостную реакцию организма на различные внешние и внутренние сигналы в неразрывной связи с регулирующей функцией центральной и периферической нервной системы, периферических нервов. Поскольку каждый двигательный акт включает сокращение групп мышц и связано со строением костей, связок и суставов, все элементы конечностей имеют важное значение для движения. Для

обеспечении двигательной активности тела не менее существенно в отношении кровообращения и оттока крови из вен и лимфы от функционирующих мышц, а также обмен веществ в них: ресинтез АТФ, гликолиз, окислительное фосфорилирование и др.

## ВИДЫ ДВИЖЕНИЯ

**Стояние и движение на месте.** В акте стояния большое значение имеет рефлекс «поддержки», связанный с центрами красного ядра. Данный акт заключается в рефлекторном перераспределении тонуса мышц сгибателей и разгибателей. Мышцы находятся преимущественно в статическом состоянии, то есть в длительном тоническом напряжении, поэтому стояние требует затраты значительной мышечной энергии. Лошади в стоячем положении могут оставаться очень долго, что связано с анагоморфологическими особенностями их организма. Так, суставы передней конечности расположены на одной отвесной линии, вследствие чего для опоры конечности не нужно большого напряжения мышц. Бедренный и коленный суставы испытывают большее напряжение, поскольку они должны фиксироваться под углом 150°, и животное периодически облегчает ту или другую конечность. При стоянии важную функцию выполняют сухожилия.

Многие движения осуществляются на месте: животное ложится, встает, поднимается на дыбы, делает садку при половом акте и др. Это сложные, многозвеньевые рефлексы, в основе которых лежит деятельность лабиринтных, мозжечковых и шейных нервных центров, регулирующих тонус мышц и координацию движения. Ложась, лошадь сперва опускает голову, затем подбирает под себя конечности, махает передние, так и задние, сгибает спину. Тонус мышц конечностей, куда повернута голова, повышается, а с противоположной стороны не-

сколько снижается. Лошадь напуган в ту сторону, где тонус мускулатуры ослаблен.

Животные ложатся так же, как и лошади, но ведущим моментом в их движениях является изменение положения головы в спине, связанное с лабиринтными, шейными и спинными рефлексами.

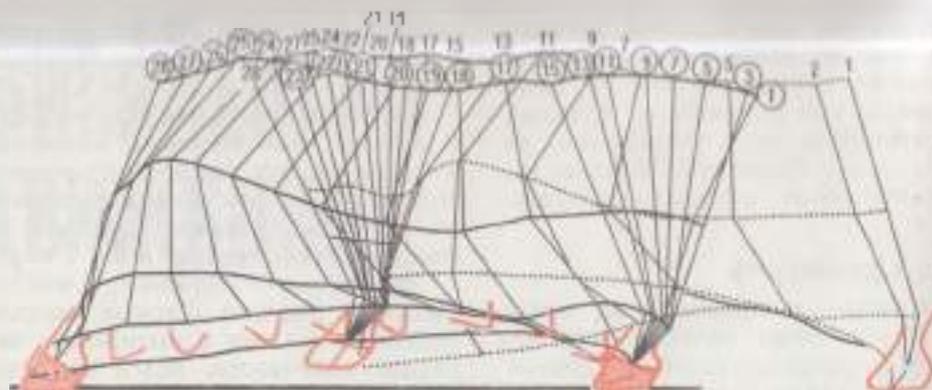
**Вставание** — сложный, многозвеньевой рефлекс. Лошадь встала поднимает голову и вытягивает передние конечности, вслед за этим выпрямляет и поднимает переднюю часть туловища и голову. Потом животное переносит центр тяжести на переднюю половину туловища и голову и быстро поднимает заднюю часть тела. Крупный рогатый скот сначала встает на передние конечности, затем, разгибая суставы грудных конечностей, поднимает переднюю часть туловища и голову.

Сложные движения — лягание, вставание на дыбы, садки самца — координируются импульсами коры полушарий мозга и характеризуют поведение животных в конкретной обстановке. В осуществлении этих рефлексов участвуют рецепторы лабиринта, шейных мышц и кожи поверхности тела.

Согласно закономерностям, выявленным Магнусом, в таких рефлексах осуществляется принцип «ведущей роли головы» — движения тела облегчаются, если им предшествует соответствующее движение головы.

**Движение с места.** Наиболее медленный вид движения — это шаг. При ширине шага 1,4—1,8 м лошадь проходит 6—7 км в час. Перемещение конечностей происходит следующим образом: одна передняя поднимается, другая выносится вперед, третья отирается и четвертая отталкивается.

При шаге сокращаются мышечные синергисты при одновременном торможении антагонистов, в результате туловище плавно или толчкообразно выжимается вперед. Различают две



## 98 Фазы движения конечности лошади при шаге:

цифры и кружки — для левой конечности, для правой — без кружков. Кресты — для подседельной конечности, полужирным выделены моменты.

Фазы движения шагам. Фазу опирания и фазу висения конечности, или фазу опоры и фазу переноса конечности (рис. 98). Шаг считается правильным, если задние копыта попадают в следы передних. Он будет коротким, если следы задних конечностей не доходят до передних, и длинным, когда следы задних конечностей перекрывают следы передних. Последний — это хороший шаг. Во время рыси происходит одновременный подъем передней и задней конечностей, расположенных по диагонали.

Поступательная сила при шаге связана с толкательными стимулами задних конечностей.

Фазу опирания подразделяют на два отрезка: передний и задний, причем у здоровых лошадей эти отрезки равны между собой. В передний отрезок происходит активное сокращение мышц разгибателей конечности, задний характеризует время опирания и отрыв копыта от почвы. В осуществлении последнего имеют значение эластические свойства пальцевого мякиша, мякишных хрящей, сращенных с ветвями копытной кости, а также упругость рогового башмака и стрелки копыта лошади.

Шаг следует рассматривать как основной аллюр лошади. При других аллюрах — рыси, галопе, карьере — происходит лишь различные сочетания движений конечностей, характерных для этих видов движения.

Особое движение лошади — иноходь характеризуется одновременным движением конечностей той же и другой соответствующей части тела, а не перекрестно. Поэтому у иноходца во время бега слышны не четыре точки, а только два.

При движении *рысью* конечности движутся приблизительно одновременно. Ширина шага до 3,3 м, скорость движения 18 км в час. При *галопе* ширина шага возрастает до 3—8 м, а при длинном шаге в скакочном галопе наблюдается свободный полет лошади. Скорость движения более 1 км в минуту.

**Аллюры.** Аллюры — это сложнорефлекторные акты. Они вырабатываются в результате систематического тренинга.

**Прыжок** — один из видов сложных движений, совершенствующихся и изменяющихся в результате систематических упражнений нарастающей сложности.

Прыжки могут быть горизонтальными через ров, вверх — через барьер, непрозрачную стену или вниз — с уступа через подпечки ров (немецкая лонувка), через ров и др. Прыжок состоит из фазовых движений, разделенных на упр-

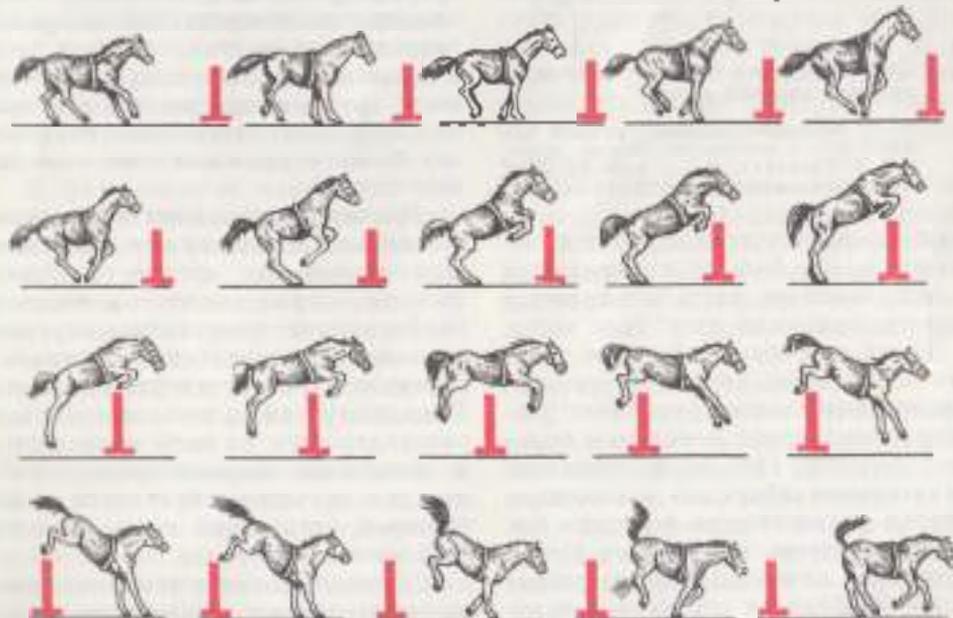
штетным, отражающиеся, водит, приземление. Сначала должна отталкиваться от почвы передними конечностями при этом голова закидывается слегка назад, а туловище становится в положение «стойки». Затем происходит быстрый, сильный удар задними конечностями с одновременным опусканием головы и броском тела вперед и вверх. Этот толчок осуществляется всеми мышцами тазовой полости и разгибательной группой тазобедренных, коленных и скакательных суставов. В результате лошадь перелетает через препятствие с согнутыми конечностями. Приземление происходит на обе грудные конечности при поднятой голове (рис. 99). Положение конечностей при толчке и полете связано с тонусом мускулатуры и зависит от сигнала, подаваемого всадником. Невольное и неправильное вмешательство в движение лошади при прыжке может привести к положению туловища и головы и привести к рефлекторному изменению положения конечностей (рис. 100). Поэтому

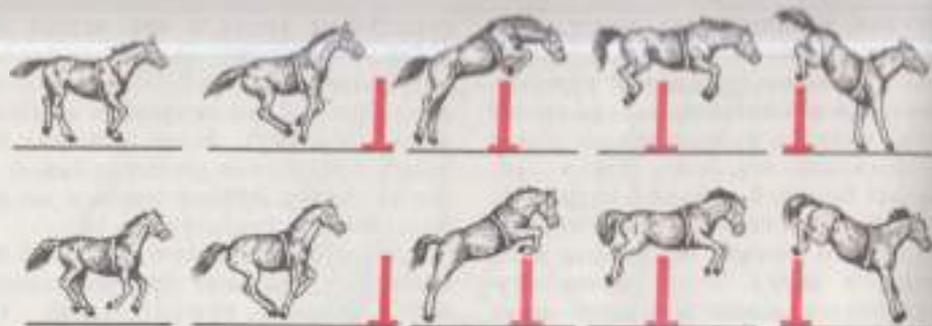
существует правило: «не мешай лошади при прыжке». В прыжке ведущую роль играет зрительному наблюдателю, что указывает на большую сложность этого действия, поэтому для иррегулярных лошадей обычно не жгут «лытые препятствия» и не допускаются в тренинг.

Лошади поддаются высадке и показывают сложные фигуры, например пируэт — ориентированный шаг движения с полным оборотом вокруг своей оси и лансаду — крутой выскочный прыжок, смена ног на галопе, два элемента — пассаж и шаффле могут выполнять только некоторые, хорошо выдрессированные лошади.

Определенный интерес представляют особенности движения лактирующих коров и молочняк. При движении вперед у тяжелой молочняк коровы нижняя часть тазовой конечности вращается внутрь, а затем наружу. В первой стадии шага, когда суставы, расположенные дистальнее в коленном сочленении, сгибаются, тазобедренный сустав вращается так, что и коленное сочленение направлено наружу, а дистальная часть конечности внутрь. Затем, когда коленное сочленение разгибается, и

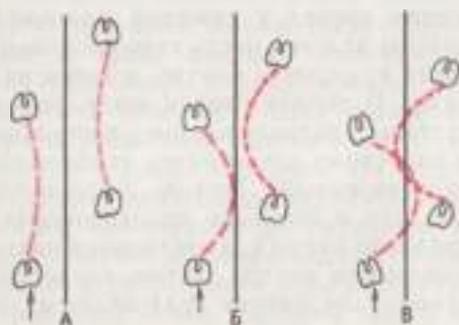
100 Кинематика основных фаз прыжка лошади (по В. И. Дороселю)





**100** Кинограммы прыжков жеребца Профня.

сверху — прыжок без ограничения прыжка; снизу — прыжок с частичным ограничением головы и шеи снижает эффективность прыжка в координацию движений (по В. А. Дарофеву).



**101** Схема движения тазовых конечностей крупного рогатого скота:

А — у холостых и нелактирующих коров; Б — у коров со средним удоем (из П. Грива); В — у лактирующей молочной коровы.

тазобедренный сустав сгибается, конечность еще больше вытягивается и дистальная ее часть отклоняется наружу, описывая дугу (рис. 101).

Такой своеобразный вынос тазовых конечностей связан с условно-приспособительными реакциями высокоудойных коров к наличию большого вымени. При этом возникает значительная абдукция конечности, которая удерживается в заднем положении больше, чем в норме. После нескольких лактаций у коров развивается X-образная постановка тазо-

вых конечностей, которая может влиять на равномерность распределения массы на тазовые конечности.

У молочноя крупного рогатого скота и нестельных коров вращение конечности наружу является редким. У них конечности движутся почти прямолинейно вперед, как у лошадей.

При поворотах у коров имеются некоторые особенности движения. Так, момент поворота включает такие виды движения, как абдукция, аддукция и поворот наружу и внутрь. При сочетании этих движений происходит вращение конечности (циркумдукция), в результате чего дистальная часть конечности описывает дугу, а проксимальная — конус. Например, при повороте налево правая тазовая конечность описывает дугу, а проксимальная — конус. Способность грудных конечностей к абдукции, аддукции, ротации и циркумдукции более ограничена, чем тазовых конечностей.

**Механизм изменения конфигурации копыта и пальцев при движении.** Под механизмом копыта понимают фазовые периодические изменения конфигурации копыта (расширение, сужение, ротация) при опирании конечности о почву и в фазе висения. Тяжесть туловища и головы лошади распределяется по всей конечности, но копыто как опорный буфер ослабляет и в значительной степени гасит толчки и сотрясения силы тяжести всей массы животного.

Сухожильно-связочный аппарат, особенно пальца, также амортизи-

зует сгибанием и толчки, причем сила тяжести распределяется на все мелкие кости карпального и скакательного суставов. В кончике вмещаются специализированные ткани пальцевой мякши, пеллук, роговая капсула, полпузырь выстилающий стезидок и эластичными углами, — которые в значительной степени способствуют ослаблению ударов о почву, особенно каменистую, и защищают мягкие ткани от повреждения.

В фазе опирания конечности тяжесть тела лошади быстро и сильно переваливается на задний участок копыта, на область открытой стороны стенки, иначе говоря, на область мякши. Происходит сильное перерастягивание путового сустава (дорсальная флексия), путовая и венечная кости принимают более горизонтальное положение; они как бы продавливаются вниз. Наибольшее напряжение испытывают сухожилие поверхностного пальцевого сгибателя и межкостный мускул с волярными связками.

Пальцевый мякиш, испытывая давление сверху и снизу, становится более плоским и широким и вместе с мякшистыми хрящами раздается в стороны. Вследствие этого эластичная, упругая роговая стенка расширяется в пяточных частях. Челючная часть также вдавливается в мякши, что имеет существенное значение в расширении копыта при опоре.

В фазе висения конечности или последовательного сгибания суставов растянутый мякиш постепенно освобождается от давления, приходит к исходному эластичному состоянию и подобно упругой резине механически отталкивает копыто от почвы, способствует сгибанию суставной пальцы и помогая сухожилиям мышц сгибателей.

У парнокопытных животных в фазе опирания пальцы расходятся в стороны, что ведет к расширению межкопытной щели. В этот момент межпальцевые крестовидные связки растягиваются, а пальцевые мякши

стабилизируются, амортизируют опору. Сила тяжести животного в фазе опирания конечности и почву передается на сухожильно-связочный аппарат, мышцы и роговую капсулу с многочисленными англокками; все эти элементы конечности выполняют роль дельтального амортизатора. В фазе висения конечности потенциальная энергия, заложенная в растянутых сухожилиях, связках и ожитом мякше, способствует ее поднятью и сближению пальцев.

**Центр тяжести и распределение нагрузки при движении.** Центр тяжести, обеспечивающий равновесие животного при движении, детально выработан у лошади. Он находится в точке пересечения медиальной плоскости с трансверсальной у мечевидного отростка грудной кости и фронтальной плоскости между нижней и средней третью грудной клетки. У разных животных центр тяжести изменяется в зависимости от массы головы и шеи, а также положения тела и массы всадника. Соотношение массы передней части туловища к задней у лошади составляет 10:7. Измененке массы той или иной части туловища перечешает центр тяжести, вследствие чего утяжеляется соответствующая часть тела, что резко нарушает ритм движения. Например, перегрузка передней части туловища быстро утомляет животное.

**Работоспособность мышц.** Она зависит от ряда факторов и условий:

1) от правильного чередования работы и отдыха; оптимальный ритм движения обеспечивает лучшие условия для окислительно-восстановительных процессов в мышцах и предупреждает утомление;

2) от нормального функционирования всех систем организма, особенно центральной и симпатической нервной систем, эндокринных влияний, сингаптической передачи возбуждения с нерва на мышцу, правильного содержания и крепления животных;

3) продуманные тренировки и правильное управление животными обеспечивают наилучшие условия функционирования всех систем организма и способствуют выработке заданных условных рефлексов при выполнении конкретной задачи;

4) работоспособность мышц улучшается в процессе тренировки, податливая работающая мышца и организм утомляются.

**Утомление мышц.** В целях организма при работе раньше нервно-мышечных образований утомляются нервные центры. При утомлении мышцы нарушается синхроническая передача возбуждения с нерва на мышцу. Так, если мышца в результате длительной работы уже не отвечает своим сокращением на раздражение двигательного нерва, то ее можно заставить сократиться, подавляя электролы от стимулятора непосредственно к мышце. Следовательно, утомление в первую очередь связано с нарушением передачи возбуждения с нерва на мышцу, то есть с недостатком образования ацетилхолина в синхронических бляшках. Однако и в самой мышце происходят ряд биохимических процессов, характерных для утомления: накапливаются фосфорная кислота, связывающая ионы  $Ca^{++}$ , молочная кислота и др.

**Перегрузка.** Перенапряжение мышечных усилий ведет к быстрому утомлению. Систематическая чрезмерная работа и предъявление животному непомерно высоких требований могут привести к «срыву» — быстрой утомляемости и нарушению координации движений.

Непомерная тренировка также вызывает «срыв», поэтому только своевременное предоставление животному отдыха может восстановить работоспособность. Животные, испытывающие перегрузку, долго ощущают ее последствия: у них снижается сократительная способность скелетных мышц, расширяется граница сердца и др.

При оптимальном содержании животных выделяются высокие ежедневные утомления. У свиней при суровом содержании, недостатке пищи и свободного передвижения, а также в связи с паразитизмом п.к., наоборот, частыми переменами погоды появляются симптомы повышенной возбудимости, пугливости, слабости конечностей, они не могут быстро встать и бегать, резко выделяются адаптивные гормоны (гидрокортизол) снижается качество мяса — «видимая сининга».

Систематическая и интенсивная работа мускулов способствует увеличению массы мышечной ткани, такое состояние мясина называют *рабочей энергетикой*. В ее основе лежит увеличение массы цитоплазмы мышечных волокон и числа содержащихся в них митохондрий, создающих энергию увеличением диаметра каждого волокна. Происходит активная синтез нуклеиновых кислот и белков, появляется содержание веществ, доставляющих энергию сокращения (лактоген, АТФ). Проявляющееся состояние рабочей энергетикой — *атрофия желая от бездеятельности*. Она возникает в тех случаях, когда скелетные мышцы в силу ряда причин бездействуют или слишком мало участвуют в двигательных актах всего тела, например при обездвиживании конечностей после длительного нахождения животного повязки, повреждения сухожилий или нервов, отсутствия в недостаточности мясина, при длительном содержании. Особый вид атрофической атрофии возникает в случаях повреждения периферических нервов, когда мышца лишается нервной импульсации и обречена на постепенное отмирание вследствие нарушения глифики. Велудие животного в этих процессах имеет исключение афферентных импульсов (А. Н. Гольман, 1961).

**Тренинг.** С физиологической точки зрения тренинг — выработка полезных условнорефлекторных актов

у животных и спортсменов или комплексных мышц. Задача тренинга — выработать у животного высокую работоспособность при параллельном движении (определенного стирнивого или ходового характера (галиопод, не быстрая ходьба, шагословность, гонимости движений); совершенствовать координацию между важнейшими функциями организма.

Образование двигательных навыков происходит по принципу выработки сложных условных рефлексов, в формировании которых важнейшую роль принадлежит коре полушарий мозга, анализаторам экстеро- и интэроресепторов.

В процессе тренинга кора полушарий мозга получает сигналы из внешней и внутренней среды и на базе врожденных двигательных рефлексов происходит стойкое закрепление новых двигательных актов, доходящих весьма высокого совершенства как у лошадей, обзьян, кобр, так и у птиц и водоплавающих животных. В результате многократных повторений образуется значимый стереотип, и его закрепление и подкрепление обеспечивают наибольший эффект. Наоборот, его нарушение может вредно сказаться на органах животного.

Тренинг рекомендуется проводить систематически и последовательно, увеличивая сложность, уciążенный. Не при этом нужно учитывать индивидуальные качества животного, тип его высшей нервной деятельности, следить за состоянием сердечно-сосудистой системы и внутренних органов. Показатели этих систем могут служить объективным критерием эффективности тренинга.

## **ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ**

### **ПОКАЗАТЕЛИ**

#### **ТРЕНИРОВАННОСТИ МЫШЦ**

Систематическая интенсивная работа мышц приводит к увеличению массы мышечной ткани. Мышца увеличивается в поперечнике, пре-

имущественно в результате разрастания саркомеров. Изменяется химический состав мышцы, возрастает количество белков, особенно глутамина, увеличивается диаметр каждего мышечного волокна. В мышце происходит усиленный синтез белков и нуклеиновых кислот, увеличивается содержание лецитина, доходящего энергию для мышечного сокращения, аденозинтрифосфата, креатинфосфата. В результате сила и скорость сокращения мышц возрастает. Увеличение массы мышечной ткани при систематической работе приводит к рабочей гипертрофии мышц.

Показатель тренированности мышц функциональное состояние организма, зависящее от способа тренинга, содержания животных (выгульные, стойловые), обеспечения мышловом

Энергетические процессы в мышцах связаны с распадом органических веществ и образованием тепла, но характер сокращения зависит от вида миофибрилл. Тетанические миофибриллы отличаются способностью длительно сокращаться вследствие обратной деформации члесткул сократительных белков. Способность к сокращению исчезает при температуре 50 °C. Фазные миофибриллы содержат белковые диски, которые при сокращении укорачиваются, теряя это свойство уже при 42 °C.

В процессе тренировки животных важное значение имеет ресинтез АТФ, непрерывно расщепляющийся при сокращении мышц, и накопление в миофибриллах свободных ионов  $Ca^{++}$ . Нарушение ресинтеза АТФ, например при отравлении, может привести к полному исчезновению АТФ и креатинфосфата, вследствие чего «кальциевый насос» перестает работать и мышца может прийти в состояние длительного сведения (контрактуры).

## **ДВИЖЕНИЕ ПТИЦ**

Особенности движения птиц связаны с полетом и с неровностями

на местности. Стояние кур требует бо́льшей напряженности мышц конечностей, чем у курицыных. Центр тяжести проходит у них ниже плоскости опоры, несколько сзади от тазобедренного сустава. Большую роль в поддержании равновесия играют хвост, крылья и длинная шея, они помогают увеличивать массу той или иной части тела, и птицы пользуются этим, изменяя положение шеи или крыла. Особенности расположения сухожильно-связочного аппарата птиц при сидении на ветке или на месте обеспечивают прочное сцепление пальцев, надежный хват ветки без напряжения мышечной силы. У доклевывающих птиц славательные перепонки выполняют роль гребных весел, а поворачивание головы определяет направление движения. Плавание способствует устройству суставов пальцев, при их разгибании происходит одновременное растяжение плавательных перепонок. Плавание и полет птиц — это сложнокординированные физиологические акты, регулируемые центрами головного и спинного мозга, мозжечка и высоко развитой периферической нервной системы.

## МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ ДВИЖЕНИЯ

Во всяком движении, каким бы простым оно ни казалось, всегда участвует целый ряд мышц, одновременно или последовательно сокращающихся. Сокращение одной группы мышц через центральную нервную систему вызывает изменение в состоянии другой, антагонистической группы мышц. Такая согласованность в работе отдельных мышц и мышечных групп, участвующих в движении животного, достигается координирующими влияниями со стороны центральной нервной системы. Механизмы взаимосвязанной иннервации в форме одновременной и последовательной индукции обеспечивают согласованность работы всех

мышц, участвующих в поддержании равновесия тела и при движении животного. Центры спинного мозга регулируют последовательность сокращения мышц конечностей, характерную для акта ходьбы. В этом можно убедиться на специально животных (Одвоко и др.) в целях организации регуляции двигательных актов осуществляется в основном стволовой частью мозга, мозжечком и подкорковыми центрами.

При любой форме движения потоки биоэлектрических импульсов от одних мышц усиливается, от других ослабевает, меняя свои частоту и амплитуду. Импульсы, возникающие в рецепторах двигательного анализатора, поступают в центральную нервную систему и по определенным путям спинного мозга достигают различных отделов коры больших полушарий.

Основной путь к коре полушарий состоит из трех групп нейронов. Первые нейроны лежат в межполушарных чувствительных ганглиях (или в ганглиях черепных и спинных нервов); вторые — в ядрах продолговатого мозга; третьи — в ядрах промежуточного мозга.

Наличие двусторонней афферентной и эфферентной связи между мышцами и центрами создает замкнутую цепь, в которой нервные импульсы, распространяющиеся по двигательным волокнам, вызывают сокращение мышц. В свою очередь, мышцы сигнализируют в центры о качестве выполняемой работы (сильно, слабо, быстро, медленно и т. д.). Эта обратная связь поддерживает необходимый уровень функционирования всей мышечной системы в данной ситуации (движение по прямой, по кругу, садом, прыжки и др.). Проприоцепторы мышц при сокращении последним воспринимают раздражение, которое передается и соответствующие нервные центры, вызывая инертную реакцию. Благодаря сигналам, поступающим от проприорецепторов мышц, существует

членики, обладающие тоническим рефлексом, имеющие большое значение для движения конечностей. Для осуществления движения характерным является импульс, идущий от конечных чувствительных рецепторов. Велика роль мозжечка и лабиринтов, центры которых связаны с ядром Дейтерса. Сигналы, идущие от лабиринтов, регулируют положение головы, а это влияет на тонус мышц конечностей. Например, если лошадь должна сдвинуть с места значительный груз, то она вначале опускает голову, а это перемещает центр тяжести и увеличивает тонус задних конечностей, обеспечивающих толчок при движении вперед. Если же голова поднимается вверх, то тонус передних конечностей будет ослаблен и лошадь не сможет «взять с места».

Управление движениями обусловлено совместной деятельностью всех уровней корковой системы, рассмотренных многими учеными с позиций биологической кибернетики. Предмет биологической кибернетики состоит в изучении специфических для живых существ общих принципов и конкретных механизмов целесообразного саморегулирования и активного взаимодействия с окружающей средой. Физиология и биобибернетика взаимно дополняют друг друга. Биобибернетика помогает понять сложные процессы саморегуляции движения. В частности, она рассматривает мышцу как структурный элемент локомоторной системы с множественными обратными связями. Регуляция работы мышц конечностей осуществляется тремя типами сенсорных рецепторов: рецепторы мышцы, реагирующие на изменения ее длины; рецепторы сухожилий, чувствительные к изменению их напряжений; рецепторы суставов, реагирующие на изменение положения конечностей. Все виды рецепторов играют важную роль в координации движения, но наибольшее значение имеют рецепторы третьей группы, расположенные параллельно мышечным пучкам

При растяжении мышцы они возбуждаются и передают информацию о степени данного растяжения. В результате этого в центрах возникает командный импульс, направляющийся по эфферентному пути в мышце и вызывающий ее сокращение.

Считают, что в первичной регуляции деятельности мышц участвуют минимум три подсистемы. Первая подсистема определяет сократительную функцию мышц. Она состоит из мотонейронов и мышц с расположенными в них проприорецепторами. Импульсная информация в ней распространяется от клеток передних рогов спинного мозга к мышцам и от мышечных рецепторов в обратном направлении через заднекорешковую систему к спинномозговым центрам и вновь к мотонейронам. Вторая подсистема обеспечивает оптимальный уровень возбудимости проприорецепторов; третья, состоящая из акционных коллатералей мотонейронов и вставочных нейронов Реншоу, предназначена для саморегуляции мотонейронов.

*Гамма-регуляция мышечного тонуса* осуществляется двумя группами мотонейронов спинного мозга: крупными нейронами, вызывающими сокращение волокон скелетных мышц, и мелкими  $\gamma$ -мотонейронами, изменяющими напряжение интравертебральных мышечных волокон и повышающими чувствительность проприорецепторов мышц. Изменение напряжения мышц под влиянием импульсов  $\gamma$ -мотонейронов называется гамма-регуляцией. Активность последних находится под контролем ретикулярной формации ствола мозга. В поддержании тонического напряжения мышц участвует сложная многоуровневая система нервных центров, находящихся под контролем коры больших полушарий.

*Трофическое влияние импульсов вегетативной нервной системы* тоже имеет определенное значение в процессе регуляции функций скелетных мышц. Импульсы симпатической

нервной системы воздействует на ионенергетические потенциалы, обуславливая местным переходом возбуждения с двигательного нерва на мышцу. Сила мышечных сокращений утомленного человека увеличивается, если раздражаются симпатические волокна.

Координация движений зависит от образования тепла в организме. Чем интенсивнее работа, тем больше образуется тепла, особенно в жаркое время года и при насыщении влагой воздуха. В таких условиях теплоотдача затрудняется, что может привести к нежелательным последствиям (тепловой удар). Если количество молочной кислоты, образующееся в

результате двигательной физической нагрузки, может возрасти до 500 % и более, не приняв вреда, то перегрева тела (гипертермия) на 5 %, т. е. на 2 °С, уже опасен, причем в первую очередь нарушается координация движений и сила мышечной чувствительности центров гингиламуса и ретикулярной формации ствола мозга. В координации движений и регуляции мышечного тонуса важная роль принадлежит мозжечку. Последний оказывает также графическое влияние на мышца, выражающееся в восстановлении обмена веществ и работоспособности

мышцы. В результате этого мышца способна к более длительной работе.

Важнейшим фактором, влияющим на работоспособность человека, является температура тела. При повышении температуры тела до 38 °С работоспособность человека снижается на 10-15 %.

При снижении температуры тела до 36 °С работоспособность человека снижается на 10-15 %.

При повышении температуры тела до 39 °С работоспособность человека снижается на 20-30 %.

При снижении температуры тела до 35 °С работоспособность человека снижается на 30-40 %.

# АДАПТАЦИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Под *физиологической адаптацией* (от лат. adaptatio — приспособление) понимают совокупность морфофизиологических процессов в организме, лежащих в основе его приспособления к конкретным условиям существования во внешней среде. В результате адаптации повышается устойчивость организма к низкой и высокой температуре воздуха, недостатку кислорода, высушивания, виду корма и многим другим факторам, связанным с экологическими условиями обитания и поведения разных видов животных. Изменение условий среды, естественно, вызывает функциональные сдвиги в организме, которые при определенных условиях могут переходить в острые болезни.

По эколого-генетической классификации физиологическую адаптацию подразделяют на видовую — унаследованную, индивидуальную, характеризующую отдельную особь, и популяционную. Последняя характеризует группу организмов данного вида (породы), развивающуюся в определенных условиях среды (А. Д. Слюмин, 1962).

Одни виды животных приспособились к холодному климату, другие — к умеренному, третьи — к высокогорным условиям (яки, ламы), а некоторые — к тропическому климату. Изменился различия и в при-

способности животных к обитанию в умеренной зоне. Одни животные при относительно оптимальных условиях хорошо используют скудные кормовые средства, но обладают низкой продуктивностью, другие нуждаются в высококачественных кормах и наиболее эффективно превращают их в продукты, потребляемые человеком. В полупустынных районах разводят обычно высокогорных, сухих по телосложению животных, а в районах влажных низменностей, наоборот, животных рыхлой конституции.

Влияние среды на организм может иметь решающее значение. Живой организм — это в высшей степени саморегулирующаяся система, сама себя поддерживающая, восстанавливающая, направляющая и даже совершенствующая. Однако организм подчинен периодически повторяющимся изменениям внешней среды: смене дня и ночи, сезона года, приливов и отливов в прибрежных водах морей и океанов, температурным перепадам и многим другим экологическим и климатогеографическим явлениям, которые необходимо учитывать при определении особенностей адаптации сельскохозяйственных животных.

Предложена классификация адаптации, учитывающая природные и физиологические факторы, которые



## 102 Классификация факторов адаптации (по А. Н. Галиксу)

встречаются в промышленном животноводстве (рис. 102).

**Механизм адаптации.** В процессе адаптации организм животных реагирует как единое целое при участии всех его систем и при ведущей роли коры полушарной мозга. Но первым с различными условиями соприкасается рецепторный аппарат анализаторов, которые, реагируя на силу раздражителя, передают сигналы в соответствующие нервные центры. При действии на организм неблагоприятных факторов («чрезвычайных раздражителей» по И. П. Павлову или «стрессоров» по Г. Селье), таких, например, как голод, травмы, эмоциональное возбуждение, высокие уровни шумов, токсины (яды), физическая чрезмерная нагрузка и др., в организме возникают реакции двойной направленности. Один вид реакций — специфические, связанные с качеством действующего фактора. Другой вид — неспецифические, общие при действии различных стрессоров. Такие реакции прежде всего имеют защитно-приспособительный характер и направлены на приспособ-

ление (адаптацию) организма к новым условиям, на выравнивание тех изменений, которые И. П. Павлов называл физиологической мерой против болезни.

И. А. Орбели установил важное значение симпатической нервной системы в адаптации организма, ее адаптационно-трофическую роль. С помощью симпатической нервной системы происходит мобилизация энергетических ресурсов, стимулируется функция сердечно-сосудистой системы, усиливается работоспособность мышц, активизируются иммунологические процессы. Г. Селье доказал, что в развитии общей адаптации организма большое значение имеет гипофизарно-надпочечниковая система, и назвал эту реакцию *общим адаптационным синдромом*. Эта реакция проходит три стадии развития.

Первая стадия — «реакция тревоги» — характеризуется активацией надпочечников и выбросом в кровь катехоламинов и глюкокортикоидов, что способствует повышенной устойчивости организма к неблагоприятным факторам. Во вторую стадию — «стадия резистентности» — повышается устойчивость организма к ряду

результативная раздражитель. Увеличивается количество циркулирующей крови, возрастает артериальное давление, усиливается гликолиз. Глюкокортикоиды активируют иммунологические процессы защиты, образование антител, фагоцитоз и др. Третья стадия — «стадия истощения» — возникает тогда, когда действие стрессоров продолжается, надпочечники истощаются, особенно их корковая часть, и в этот период может наступить гибель организма. Симпатический отдел нервной системы активирует процессы, связанные с расходом энергии (диссимиляция), а парасимпатический — процессы, связанные с ее накоплением в организме. Адаптационизм между этими двумя системами заключается в том, что симпатические влияния активируют процессы, связанные с деятельностью организма, а парасимпатические влияния способствуют восстановлению тех ресурсов, которые были потрачены при этой деятельности. Симпатическая нервная система действует с надпочечниками и гипоталамусом, что объясняет возникновение симптомокомплекса первой стадии стресс-реакции.

Теория гипофизарно-надпочечниковой системы в механизме защиты организма и приспособление его к неблагоприятным факторам объясняет многое, однако она не учитывает роли всей нервной системы.

Поскольку адаптационные процессы начинаются на уровне рецепторов, центростремительный поток импульсов, идущий от рецепторов к высшим чувствительным центрам, преобразуется под контролем центральной нервной системы. Этот контроль затрагивает все без исключения функции анализаторов. У животных особенно важно влияние тепловых и холодовых рецепторов кожи, чувствительности.

Анализатор функционирует как единая система, все звенья которой взаимосвязаны и регулируют друг

друга. Особую роль играет способность анализаторов приспособиться к изменению временно действующей интенсивности раздражителя.

К важнейшим внешним факторам жизни начинающейся адаптации относятся изменения в деятельности сердечно-сосудистой и дыхательной систем (улучшение частоты работы сердца и дыхания). Наряду с этим изменяется температура тела и структурных компонентов, микробиологический состав крови, функции желудочно-кишечного тракта, водно-солевой обмен, и частоты соотношения внутриклеточной и внеклеточной воды и др. Различное воздействие, например холод, тепло, эмоциональное возбуждение, мышечная работа, токсические вещества и возбудители инфекции, вызывает выделение кортикотрипина (АКТГ), катехоламинов, глюкокортикоидов, что в свою очередь вызывает сложность всех этих реакций *общим адаптационным синдромом*.

**Приспособление животных к разной температуре.** Для каждого возрастного периода имеется свой температурный оптимум. Например, для новорожденных телят в первые дни жизни он равен 16—18 °С, от года до двух лет 3—5°, а для продуктивных коров ниже 0 °С.

Температурный гомеостаз у телят от рождения до пяти месяцев удерживается преимущественно за счет физической терморегуляции. Персоте до 10-дневного возраста в условиях как высоких, так и низких температур не способны поддерживать температурный гомеостаз вследствие слаборазвитых механизмов терморегуляции. Только к месячному возрасту терморегуляция достигает уровня взрослых животных.

У взрослых животных северных пород в условиях жаркого климата значительно ускоряется частота дыхания и пульса, повышается температура тела по сравнению с местными породами Средней Азии. При адаптации животных к условиям пустыни (аридная зона) умень-

находятся востарение воды легкими в тканевом обмене, увеличивается выделение внеклеточных соков и солей кальция и фосфора в воде и водном отделе кишечника, тонизируется концентрация мочи и усиливается процесс реабсорбции в почечных канальцах, возрастает концентрация мочевины в крови, усиливается потребление кислорода тканями.

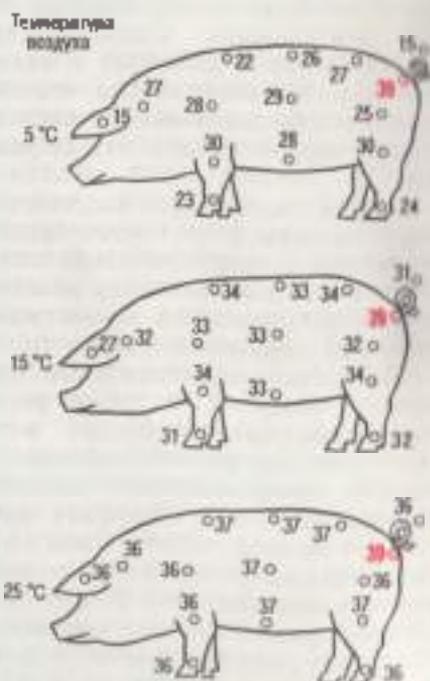
Животные некоторых видов приспособились к неостатку воды. Например, верблюды и журавлиные свисты имеют хорошо развитые жировые ткани. В горбах верблюда хранится до 100 кг жира, который в условиях водного голодания животных, окисляясь, может выделить до 40—50 л воды. Верблюды могут обойтись без воды в течение 10—12 дн. При ограничении приеме воды температура тела у них может повышаться на 2°C и более без видимых нарушений функциональных отклонений. Лошади, крупный золотой скот и гуржунские свисты при таком повышении температуры погибают. При питании сочной растительностью верблюд может совершенно не пить воды. Летом на сухих подожках свисте верблюда подходит к воде не чаще одного раза в четыре дня. В самое жаркое время года свист способен обходиться на безводной диете без серьезных нарушений физиологических состояний и работоспособности около семи дней, но теряя почти четверть веса.

В поддержании температурного гомеостаза при действии на животных солнечной энергии определенное значение имеет окраска и шкура. Белый алясский глот в среднем поглощает солнечной радиации до 49 %, рыжий африканский — 78 %. По другим данным, при белой окраске экзона поглощается только 20 % видимой радиации, а при черной — 41 %. Животным, хорошо адаптированным к жаркому климату, свойственна более светлая окраска шерсти и пигментированной коже. Крупный рыжий скот с дождевой дымной

шерстью хуже переносит длительную пребывание на солнце, чем животные с короткой шерстью. Температурно-цветные свойства кожи присущи всем видам животных, но особенно ярко они выражены у животных, имеющих шерстяной покров.

Животные в определенной степени адаптируются к разным температурам. При минимальной температуре воздуха у мышьника наблюдается мышечная дрожь (холодовая дрожь) — своеобразный согревательный механизм, усиливается рост шерсти.

У свиней при низких температурах воздуха кожа бледнеет и ее температура понижается. Сужение сосудов может снизить потери тепла на 70 %. При очень низких температурах кожа становится свинцовой в результате застоя крови в кожных капилларах. В такой крови содержится мало кислорода, а скорость кровотока ее резко замедляется. Не



103 Наиболее высокие температуры тела при различных температурах воздуха (показано изменение ректальной температуры)

ные участки кожи свиной имеют относительно высокую температуру. Например, температура кожи ушей, пальцев, конечностей, хвоста выше, нежели, чем на остальной поверхности тела. При наружной температуре 5 °C температура выступающих участков тела на 18—20° C ниже ректальной температуры, а то время как для остальной поверхности тела эта разница достигает только 10—12° C. Меньший перепад температур способствует сохранению тепла в организме, и свины сравнительно хорошо приспособиваются к изменению внешней температуры (рис. 103).

На изменение внешней температуры реагирует сложная система ушной раковины и конечностей у телат, сосков вымени у коров. Температуру кожи уха при повышении температуры воздуха с 12 до 18° C скачкообразно изменяется от 21 до 35° C. Такое изменение температуры кожи уха возможно при увеличении притока крови к нему приблизительно в 20 раз. Значительный приток крови к ушам в определенной степени способствует регулированию теплоотдачи.

В поддержании температурного гомеостаза у жвачных животных важную роль играют преджелудки, особенно рубец, который служит температурной рефлексогенной зоной. Температура в рубце постоянно высокая, что связано с высоким уровнем обменных реакций, которые сглаживают влияние окружающей среды (А. П. Костин, 1976).

**Адаптация к высокогорным условиям.** Процессы приспособления животных к горным условиям, то есть к разреженной газовой среде, могут проходить по двум направлениям: включение физиологических механизмов, увеличивающих доставку кислорода к тканям, и приспособление самих тканей к существованию в обедненной кислородом среде или ограничение кислородного потребления путем снижения жизнедеятельности организма или отдельных его

систем. Степень выраженности реактивной адаптации зависит от высоты местности над уровнем моря.

Согласно международной классификации среднесрочные различаются с высотой 1000 м, а высокогорье — с 2000 м над уровнем моря. Адаптация к пониженному содержанию кислорода у животных происходит в течение 20—25 дн. В этом процессе выделяют три стадии: первая характеризуется усилением легочной вентиляции, увеличением кровятока, влияющей, повышением активности ферментов крови, изменением кислотно-щелочного равновесия, вторая стадия проявляется увеличением содержания гемоглобина и активностью тканевых ферментов, в третьей отмечают усиление анаэробного гликолиза, снижение потребления кислорода и повышение общей резистентности организма. В первый период, как называемой функциональной адаптации организм затрачивает относительно большое количество энергии. В последующем происходит перестройка обменных процессов на более низкий уровень.

Не все системы организма одинаково реагируют на снижение парциального давления кислорода в горной местности. Наиболее чувствительны к гипоксии нейроны коры полушарий мозга, сосудодвигательного и дыхательного центров, рецепторный аппарат сетчатки. Почки, печень и сердечная мышца менее чувствительны к недостатку кислорода. Скелетная и гладкая мускулатура сохраняют жизнеспособность относительно долго. С подъемом в горы у овец насыщение крови кислородом закономерно снижается. Однако увеличиваются содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови, ускоряется дыхание и повышается газообмен. После 1,5 2-месячного пребывания в условиях высокогорья эти показатели стабилизируются (А. Д. Слобич).

Интенсивность окислительно-восстановительных процессов у овец

разных пород изменяется в зависимости от вариаций атмосферного давления кислорода, физиологического состояния и сезона года. Адаптация к пониженному парциальному давлению кислорода у ищей мясочерстных, полутонкорунных пород Казахстана проявляется в увеличении кислородной емкости крови и вентиляции легких, повышенном потреблении кислорода, выделении  $\text{CO}_2$  и увеличении энергетических затрат. Незначительное увеличение частоты дыхания играет вспомогательную роль и имеет значение лишь при подъеме на значительные высоты (З. К. Кожебеков, 1957).

В первые дни содержание в горных условиях животные затрачивают много энергии на приспособление. В этот период прирост их очень низкий. Приспособление животных в зависимости от возраста проходит по-разному. Легче и быстрее на тканевый тип адаптации переходит молодняк. Лактирующие коровы приспосабливаются в результате увеличения легочной вентиляции и повышения потребления кислорода. При постоянном содержании животных в горах преобладают механизмы тканевой адаптации, а транспортные механизмы активизируются слабо. Такая форма адаптации отмечается у ягнят и телят, родившихся на высоте 2500—3000 м над уровнем моря. В первые десять дней жизни у них повышается содержание гемоглобина в крови и усиливается газообмен.

Во время физической нагрузки в горных условиях на организм лошади влияет пониженное парциальное давление кислорода. Если в состоянии покоя на высоте 2000—3000 м над уровнем моря относительно небольшая кислородная недостаточность не вызывает заметных изменений в организме, то при выполнении физической работы организм испытывает значительную гипоксию. Восстановление дыхания после стандартной нагрузки быстрее идет на относительно меньших высотах.

В процессе тренировки лошадей в горных условиях возникают нейрогуморальные сдвиги, характерные для реакции адаптации (первая и вторая стадии).

**Адаптация животных в промышленных комплексах.** У лактирующих коров в искусственно созданных условиях микроклимата сохраняется обычное физиологическое состояние, но частота дыхания, работа сердца, температура и кровяное давление чаще находится на верхних границах нормы. Отмечают реакции, свидетельствующие о нарушении обмена веществ. В зимне-весенний период у коров истощаются щелочные буферные системы организма. Щелочно-кислотное равновесие изменяется в сторону ацидоза, снижается содержание Са и повышается Р. С введением в летний рацион сочных кормов этот показатель нормализуется.

Скученное размещение животных в производственных зонах комплекса не обеспечивает физиологически необходимую для них двигательную активность. Гиподинамия и высокий уровень непорчируемого кормления создают условия для ожирения коров, которое служит одним из предрасполагающих факторов в развитии кетоза, яловости и другой патологии, что указывает на целесообразность физиологической адаптации в данных, хотя внешне и хороших, условиях и на необходимость совершенствования системы содержания с учетом физиологического состояния животных. В частности, нормальный уровень обмена веществ и рождение полноценного приплода обеспечиваются при содержании стельных коров в течение 50—60 дн. до отела на хорошо сбалансированных рационах. Такие рационы обеспечивают оптимальное соотношение протеина и сахара, кальция и фосфора, кислот и щелочных эквивалентов, витаминов и других биологически активных веществ (И. П. Кондраткин). Кроме того, в кормовых и стойловых пе-

рипод должен быть оптимальный световой режим за счет искусственного освещения. Интенсивность освещения в течение 16 ч должна составлять 50—100 лк (в уровне кормушки, дежурное освещение 18 ч) — 5 лк.

Для поддержания нормальных физиологических функций и профилактики нарушений обмена веществ и помешения для коров и телок рекомендуется поддерживать следующий микроклимат: температура воздуха зимой 5—16 °С, летом не выше 25 °С, влажность воздуха 70—85 %, содержание двуокиси углерода не более 0,25 об%, аммиака — 0,01—0,02 мг/л, сероводорода — 0,005—0,1 мг/л. Кроме того, лактирующие и стельные сухостойные коровы должны постоянно пользоваться активным motionom. Для этого организуют прогулки животных в загонках или на расстоянии 3—5 км.

Изменение кратности доения или перевоз коров с доения в ведре на машинное доение отражается на функциональном состоянии гипоталамико-гипофизарно-надпочечниковой системы. Самый высокий уровень выделения кортикостероидов с мочой и увеличение их концентрации в крови наблюдают в первые дни после изменения режима или способа доения. Адаптация коров к новым условиям машинного доения происходит в течение 5—10 сут и зависит от индивидуальных особенностей организма и молочной продуктивности. Быстрому развитию приспособительных реакций в организме при изменении кратности или способа машинного доения способствуют полноценное, сбалансированное кормление и соблюдение технологии машинного доения коров.

Установлена зависимость между электрофизиологическими показателями работы сердца и эмоциональным стрессом у коров-первителок, который широко распространен в условиях промышленного животноводства. В группу факторов, вызывающих напряжение симпатоадреналовой системы, относят адаптацию к

машинному доению, отел и становление лактации (шум, транспорт животных и движение стада, шум от механических агрегатов и др.). У лактирующих коров выявлены гипертрофия левого желудочка сердца, а при запятом режиме пульсатора повышается экстрасистолия. Последнее нарушение связано с теми случаями, когда частота работы Пульсатора превышает частоту работы сердца коровы, и напротив, если работа пуансатора нестроится и резонанс с ритмом сердца или реже его, то сердечный ритм и процесс диастоли не нарушается. Отсюда следует, что величина работы пуансатора должна быть в резонансе с сердечным ритмом или ниже его на 10—11 % (А. Н. Голиков, 1986). Правильный подбор данных показателей способствует более полной молокоотдаче и ускоряет адаптацию коров к режиму машинного доения.

Работа сердца плода может служить показателем для оценки силы раздражающего действия вакуума. В первой половине доения отмечен положительный хронотропный эффект до 223 сокращений в минуту по сравнению с исходным ритмом — 149,6. Выявлено новое понятие «плодное напряжение», когда сердце плода испытывает перегрузку вследствие чрезвычайного раздражения рецепторного аппарата вымени и плацентарного комплекса матери. Оптимальный режим вакуума может быть установлен электрокардиографически, он не должен превышать 42,5 кПа (А. Н. Голиков, 1978).

## Контрольные вопросы

1. Особенности приспособления животных к жаркому и холодному климату.
2. Адаптация животных к высокогорным условиям.
3. Адаптация животных к тропическим климатам.
4. Особенности адаптации стельных коров и их плодов к стрессорным ситуациям.
5. Адаптация коров к разным режимам доения и вакуума.
6. Адаптация, окислительный стресс. Связь стресса и различные этил. ингибит.

1. Физиологические константы сельскохозяйственных животных

Показатели	Вид животного						
	кони	крупный рогатый скот	овца	козы	свинья	курица	корова
Количество эритроцитов в поле зр.	8-10	7,5-9,2	7-9	4,5-6,5	8,5	6,5	65,5-85
Гемоглобин г %	8-14	9-12	7-11	9-11	11-17	8-12	10-12,5
Единицы СИ, г/л	80-140	90-120	70-110	90-110	110-170	80-120	100-125
Эритроциты, млн/мм <sup>3</sup>	6-9	5-7,5	7-12	6-7,5	5,2-6,4	3-4	5-7,5
Единицы СИ, г/л	60-90 · 10 <sup>12</sup> /л	5-7,5 · 10 <sup>12</sup> /л	7-12 · 10 <sup>12</sup> /л	6-7,5 · 10 <sup>12</sup> /л	5,2-6,4 · 10 <sup>12</sup> /л	3-4 · 10 <sup>12</sup> /л	5-7,5 · 10 <sup>12</sup> /л
Лейкоциты, тыс/мм <sup>3</sup>	7-12	4,5-12	6-14	8-16	6,5-10,5	20-40	5,9-9
Единицы СИ, лейк/л	7-12 · 10 <sup>9</sup> /л	4,5-12 · 10 <sup>9</sup> /л	6-14 · 10 <sup>9</sup> /л	8-16 · 10 <sup>9</sup> /л	6,5-10,5 · 10 <sup>9</sup> /л	20-40 · 10 <sup>9</sup> /л	5,5-9 · 10 <sup>9</sup> /л
Тромбоциты, пр/мм <sup>3</sup>	200-500	200-400	270-500	180-300	250-550	32-100	190
Единицы СИ, тр/л	200-500 · 10 <sup>9</sup> /л	200-500 · 10 <sup>9</sup> /л	270-500 · 10 <sup>9</sup> /л	180-300 · 10 <sup>9</sup> /л	250-550 · 10 <sup>9</sup> /л	32-100 · 10 <sup>9</sup> /л	190 · 10 <sup>9</sup> /л
pH крови	7,3-7,5	7,2-7,45	7,46-7,52	7,44-7,47	7,32-7,60	7,40-7,44	7,4
СО <sub>2</sub> мм. через							
15 мин	45	0,15	0,2	1,0	0,2	0,5	0
30 мин	54	0,25	0,4	3,0	0,9	2,0	0,3
45 мин	58	0,50	0,0	5,0	1,7	3,5	0,9
60 мин	64	0,70	0,6	8,0	2,5	4,0	1,5
Кровообращение, г							
Артериальное давление, мм рт. ст.							
максимальное	110-120	110-110	100-120	135-155	120-140	—	—
минимальное	35-50	30-50	30-45	45-55	30-40	—	—
Венозное давление, мм вод. ст.	80-130	80-130	90-115	90-110	90-110	—	—
Удельное диастолическое сопротивление крови, Ом см	—	110 ± 1,3*	8,6 ± 1,5	120 ± 8,7	—	97 ± 0,8	91 ± 2,3
Частота сердечных сокращений в мин	24-42	50-80	70-80	60-90	70-120	150-200	120-160
Частота дыхания в поле зр.	8-16	12-25	16-30	15-20	14-24	12-30	50-60
Частота дыхания в поле зр.	37,5-38,5	37,5-39,5	38,5-40,0	38,0-40,0	37,5-39,0	40,5-42,0	38,5-39,5
Температура тела, °С	37,5-38,5	37,5-39,5	38,5-40,0	38,0-40,0	37,5-39,0	40,5-42,0	38,5-39,5
Время наступления половой зрелости, мес	15-18	6-10	7-10	5-8	5-6	—	6-8
Время спаривания, мес	36-48	10-18	12-18	9-11	18-24	—	5-6
Продолжительность половой зрелости, мес	20-25	14-25	17	19-21	—	—	3-5 лет
Продолжительность периода беременности, мес	5-7 лет	17-20 лет	30-38 лет	40-60 лет	20-25 лет	—	30 (28-32)
Продолжительность периода беременности, сут	340 (307-352)	285 (240-350)	170 (140-190)	114 (110-140)	62 (59-65)	—	30 (28-32)

\* Указан до минимально возможного значения (170 ± 0,6 Ом см) (д-р Г. Н. Владимиров).

**Объем разных отделов желудочно-кишечного тракта у животных**

Животное	Общий объем желудочно-кишечного тракта, л*	Относительный объем, % к общему		
		желудок	тонкий кишечник	толстый кишечник
овец	200—300	71**	18	11
шведь	100—180	10	30	60
шв (козв)	25—32	65**	23	12
инья	22—30	30	36	38
бака	2—3	63	23	14
шья	0,4—0,6	88	18	80
шник	0,5—0,8	25	32	43

\* Указанные объемы получены при умеренном наполнении отделов желудочно-кишечного тракта.

\*\* Сумма четырех камер.

**Количественные показатели секреции слюны у животных**

Животное	Выделение слюны всему желудку, л/сут	pH слюны	Животное	Выделение слюны всему желудку, л/сут	pH слюны
овец	100—200	6,1—6,4	Овцы	7—14	6,0—6,3
шведь	40—50	7,3—7,5	Собака	0,6—1,2	7,3—7,7
инья	10—15	7,2—7,5	Крылик	0,04—0,08	6,1—6,6

**Состав бактерий и простейших рубца, г/кг сухого вещества**

Вещество	Бактерии	Простейшие	Вещество	Бактерии	Простейшие
от	78	64	Золь	170	65
лепиды	155	380	Липиды**	8,5	10,2
инды	100	90*			

\* Более толстыми — фибриллы.

\*\* г/100 г воды аминокислот.

**Ферментативное переваривание корма в тонком кишечнике**

Основные ферменты	Оптimum pH	Субстрат	Продукты расщепления
-------------------	------------	----------	----------------------

*Ферменты кишечного сока*

трипси	6,5—8,0	Белки, полипептиды	Полипептиды, аминокислоты
интритрин	6,5—8,0	То же	То же
рибонуклеотидазы	6,5—8,0	Конечная СОО-группа на феридин	Аминокислоты
пазы	7,5—8,2	Липиды	Жирные кислоты, глицерин моноглицериды
сфалиназы	6,5—7,0	Фосфолипиды	Жирные кислоты, фосфор- ная кислота, глицерин Монофосфат, глицерол
инсулаза	6,8—7,0	Крахмал, декстрины (α-связи)	

*Ферменты поджелудочного сока*

рибу-10034, деокси- рибуоклеаза	6,5—7,0	РНК и ДНК	Мононуклеотиды
индифаз	7,0—8,0	Целлюлоза	Аминокислоты
ахариазы (маль- т, амилаза, сахара	6,5—7,0	Дисахара	Гликоза, глицерин, фрукто- за
пичнен фосфатаза	7,5—8,0	Фосфорные эфиры	Дифосфорилсоединения со- единения

6. Состав молока (% средним) и скорость роста позывства новорожденных животных (млн/кг/сутки)

Животное	Содержание в молоке %					Средняя удельная масса 40-дневных телок, кг
	сухого вещества	жир	белок	лактоза	мин	
Кобыла	9,8	1,3	2,2	5,8	0,4	60
Корова	12,5	3,6	3,3	5,0	0,6	47
Коза	12,8	4,1	3,7	4,2	0,8	30
Свинья	16,4	5,3	4,0	5,3	0,9	18
Овца	17,5	5,7	5,2	4,1	1,0	12
Собака	20,4	8,3	7,1	3,7	1,3	8
Крыльчик	26,4	12,2	10,4	1,8	2,0	11

7. Сравнительный состав молока и молока коров (% средним) %

Компоненты	Молозиво		Компоненты	Молоко	
	Молозиво	Молоко		Молозиво	Молоко
Вода	72	87	казеин	5,0	2,7
Сухое вещество	28	13	Лактоза	2,5	5,0
Белки (всего)	20	3,3	Молочный жир	3,4	3,6
в том числе:			Минеральные вещества	1,8	0,7
иммуноглобулин	11	0,1			

8. Изменение состава молока коров в разные сроки после отела, % и уровень в зрелом молоке

Компоненты	Дни после отела			Компоненты	Дни после отела		
	0	3	5		0	3	5
Сухое вещество	215	100	100	Лактоза	45	90	100
Белок общий	600	170	110	Каротин	1500	250	125
Казеин	170	110	105	Витамин А	600	120	100
Имуноглобулины	1850	400	200	Рибофлавин	320	30	110

# ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

## А

Абсолютная рефрактерность 45

Агглютинины 13, 34

Агглютиногены 30

Агрегация тромбоцитов 28

Адаптационный синдром 203, 409

Адаптация 370

АДГ 149

Адгезия тромбоцитов 26

Аденолипофин 141

Аденолатциклаза 188

Адипины 324

Адреналин 141

Адреногломеротропин 200

Азотистый баланс 135

— отрицательный 136

— положительный 136

Азотистое равновесие 135

Аккомодация 262, 379

Акримегалия 193

Аксон 291

Актин 276

Алкалоз 18, 175

— газовый 18

— гипервентиляционный 16

— метаболический 18

— компенсированный 18

Аллерг 400

Альбумины 18

Альбуминурия 173

Аминокислоты 134

— заменимые 134

— незаменимые 134

Амилаза (α-) 115

Амилоидоз 130

Анакрота 58

Анализ 350

— венозный 350

— элементарный 350

Анализаторы 368

— вкусовой 392

— зрительный 378

— кожный 371

— обонятельный 373

— слуховой 386

Анастомозы 61

— артерио-венозные 61

— венозный дуоденальный 104

Ангиретомия 125, 134, 160

Ангипезия 200

Ангиотензинотен 200

Активитатинин 159

Антикоагулянты 30

Антикорветин 31

Антипротромбластиче 31

Антители 13, 166

— моноклональные 166

— флюоресцирующие 166

Антитоксины 13

Антитромбин 31

Антитромбластиче 31

Апноэ 8'

Артерии 56

— легочная 56

— мышечного типа 56

— эластического типа 56

Аскорбиновая кислота 155

Ассимиляция 10, 133

Астения 321

Астенин 321

Асфиксия 79

Атаксия 321

Атофия 321

Атрофия мышц 914

Аутизм 295

Аутогенная 145

Аутогенные гели 145

Аппендикс 18, 175

- кишкового желудка 18
- метаболитический 18
- некомпенсированный 18
- ретроперитонеальный 18

## Б

Базальные ганглии 325  
Бактерии рубца 106  
— амлолитические 106  
— молочнокислые 106  
— целлюлозолитические 106

Белки 134

- молока 243
- неполноценные 135
- полноценные 135

Белковый коэффициент 18  
— минимум 136

Беременность 229  
— ложная 224

Биливердин 116

Билирубин 116

Биоаутолизный эффект 390

Биоцибернетика 12

Биоптенициды 46, 262

- никотин 265
- действия 265

Биотин 154

Биоэнергетика 162

Биогворизм 359

Бластоциста 229

Близорукость 380

Брадикардия 64

Бронзовая болезнь 183

Буферные системы крови 16

- белков плазмы 17
- гемоглобиновая 12
- карбонатная 12
- фосфатная 12

## В

Вазодилататоры 62

Вазоконстрикторы 62

Варлиния мост 315

Вегетативная нервная система 329  
— парасимпатическая 329  
— симпатическая 329

Векторэлектрокардиографии 50

Величина кровотока 60

Венный пульс 59

Вестибулярный аппарат 390

Витаминизация 4

Вителлин 149

Витероферментаторы 314

Вителлин 4

Витаминизация 154

- водородисторимные 155
- жирнокислоторимные 154
- группы А 154

— — В 154

— — С 154

— — Е 154

— — К 155

Вода 149

Возбудимость 16, 261

- гладких мышц 280
- скелетных мышц 276

Возбуждение 260

Воздух 74

- альвеолярный 74
- атмосферный 74
- выдыхаемый 74
- выдыхаемый 74
- докритический 73
- дыхательный 73
- остаточный 73
- резервный 73

Вилсы 183

Время рефлекса 304

Всасывание 125

- белков 127
- воды 129
- жиров 128
- минеральных веществ 129
- углеводов 127

Вымя 239

## Г

Газообмен 75

- в легких 77
- в тканях 77

Галоп 440

Гастрин 96, 116

Гастрон 98

Гематологические показатели 15

Гематурия 173

Гемералопия 154

Гемин 22

Гемоглобин 16

— восстановленный 21

Гемоглобинурия 173

Гемодинамика 56

Гемостазуляция 28

Гемодиз 21  
 — биологический 21  
 — лучевой 21  
 — осмотический 21  
 — температурный 21  
 — физический 21  
 — химический 21  
 Гемалимфа 41  
 Гемопоз 36  
 Гемопластика 37  
 Гемостаз 28  
 — конгуляционный 29, 32  
 — микроциркуляторный 28  
 — температурный 168, 410  
 Гепатит 364  
 Гепарин 31  
 Гибридикация 167  
 Гигантизм 193  
 Гиперполяризация 309  
 Гипноз 353  
 Гиповитаминозы 154  
 Гипогликемия 141  
 Гипокация 84  
 Гипоксемия 83  
 Гипоксия 83  
 Гипоталамус 191  
 Гистамин 98  
 Глазной биндер 365  
 Гликоген 140  
 Глобулины 19  
 Глотание 93  
 Глюкоза 141  
 Головной мозг 315  
 Голод 87  
 Голос животных 85  
 Гомеостаз 14  
 Гомойотермные животные 167  
 Гормоны 187  
 — белково-пептидные 186  
 — — вазопрессин 195  
 — — глюкагон 204  
 — — инсулин 203  
 — — кортикотропин 193  
 — — либерин 191  
 — — лютропин 194  
 — — меланотропин 194  
 — — нейротропин 195  
 — — окситоцин 195  
 — — паратгормон 198  
 — — пролактин 193  
 — — соматостатин 204  
 — — соматотропин 191

— — статин 191  
 — — тиреотропин 193  
 — — тиротропин 193  
 — — фоллитропин 194  
 — — экдорфин 196  
 — — энкефалин 196  
 — производные аминокислот 198  
 — — адренилин 201  
 — — дофамин 201  
 — — мелатонин 204  
 — — норadreналин 201  
 — — тироксин 196  
 — — триiodтиронин 196  
 — стероидные 190  
 — — минералокортикоиды 200  
 — — — альдостерон 200  
 — — — дегинин 200  
 — — глюкокортикоиды 139, 200  
 — — — кортизол 200  
 — — — кортизон 200  
 — — — кортикостерон 200  
 — — — половые 201  
 — — — андрогены 201, 206  
 — — — эстрогены 201, 206  
 — — — гестагены 206  
 — — — плаценты 207  
 — — — ткичевые 204  
 Гуанилаткилаза 188  
 Гуморальная регуляция 10, 14

**Д**

Давление крови 14  
 — диастолическое 59  
 — максимальное 59  
 — минимальное 59  
 — онкотическое 16  
 — орбитальное 14  
 — пульсовое 59  
 — систолическое 59  
 Дальновидность 379  
 Движения 398  
 — кооп 264  
 — — активное 265  
 — — пассивное 264  
 — кишечника 120  
 — — ивфлякообразные 120  
 — — перистальтические 120  
 — — ритмические 120  
 Деаминирование 137  
 Дексифлюксидинание 137  
 ДНК 136  
 Дендриты 291

Дендритная 206  
Дендритный эффект 51  
Дерматит 130  
Децеребрационная ригидность 316  
Диастола 48  
Дипумериз 31  
Динамическое действие корма 167  
Динамический стереотип 351  
Диспнея 81  
Диссимилляция 10, 130  
Диурез 171  
— ражиденный 173  
Доенне 256  
Доминанта 307  
— лактации 251  
— материнская 224  
— половая 223  
Дрессировка 388  
Дыхание 70  
— внешнее 70  
— возвратное 83  
— диффузное 70  
— жаберное 70  
— кишечное 70  
— клеточное 70, 78  
— кожное 70  
— плава 78  
— при изменении атмосферного  
давления 83  
— при повышенной барометрическом  
давлении 84  
— утки 84  
Дыхательный насос 60  
Дыхательный центр 79

## Е

Емкость легких 73  
— жизненная 73  
— общая 73  
Емкостная система вымени 249

## Ж

Жвачный процесс 110  
Железы внутренней секреции 165  
— гипоталамус 191  
— гипофиз 139, 192  
— — аденогипофиз 192  
— — задняя доля 195  
— — средняя доля 194  
— паратиреоиды 196  
— — корковая доля 198

— — мозговой слой 201  
— — окситоциклические 199  
— поджелудочная 203  
— яловые 205  
— — семенники 208, 211  
— — яичники 208, 217  
— тимус 207  
— шишковидная 196  
— эпифиз 208  
Железы желудка 94  
Желтое тело 220  
Желудочный сок 95  
Желчные пигменты 116  
Желчеобразование 116  
Желчь 116  
— печеночная 116  
— пузырная 116  
Жир 142  
Жирные кислоты 142  
Жировая ткань 142  
— белая 142  
— бурая 142  
Жировое депо 145  
Жиры 181

## З

Закон градиента 262  
— сердца 44, 54  
— средняя нагрузка 286  
Запечатление 361  
Звездчатые клетки 161  
Зигота 228  
Зрение 384  
— бинокулярное 384  
— цветовое 384

## И

Изотермия 167  
Иммунитет 13  
— гуморальный 13  
— инфекционный 25  
— клеточный 13  
— трансплантационный 25  
Имплантация 228  
Иннергиза 115  
Индукция 313  
— односторонняя 313  
— отрицательная 313, 349  
— положительная 313, 349  
— последовательная 313  
Инертность 305

Низант 179  
Нилходо 408  
Инаспирация 71  
Истинит 369  
Искусли 141  
Интеррецепторы 394  
Иррадиация возбуждения 304, 348  
— торможения 348

## Я

Ядная недостаточность 153  
Ядодемия 383

## К

Калии 243  
Калориметрия 164  
— непрямая 165  
— прямая 164  
Кальциферолы 154  
Каналы 61  
— магистральные 61  
— плазматические 61  
Карбамид 108  
Карбоксигемоглобин 21  
Карбоксипептидаза 114  
Карнес зубов 163  
Карункулы 230  
Кастрация 205  
Катаболизм 130  
Катахриза 58  
Катехоламины 299  
Кибернетика 11  
Кислородная емкость крови 76  
— задолженность 82  
Кислотно-щелочное равновесие 17  
Кишечный сок 118  
Классификация дирихов 376  
Клетки Тюрка 29  
Клеточная мембрана 264  
Клетчатка 107, 140  
Клиренс 170  
Книжка 105, 109  
Кoaгуляция крови 31  
Кожа 179  
Кожная перспирация 180  
— неощутимая 180  
— оощутимая 180  
Кожное сало 181  
Конвергенция 305  
Концентрация возбуждения или  
торможения 348

Корреляция дыхания 408  
Кости бедення полушарий головного  
мозга 334  
— зрительного 334  
— некортекс 334  
— палеокортекс 334  
Котиледоны 230  
Коэффициент белковости  
алмазивания 136  
— углизации кислорода 78  
— — дыхательный 165  
— — калорийный 165  
Кривая силы-длительности 291  
Кристоризм 211  
Крипы 230  
Кровь 13, 41  
— грусти 33  
— дефибринированная 28  
Кровосбращение 40  
— большой круг 56  
— в мозге 64  
— в печени 65  
— в селезенке 65  
— в сердце 64  
— чалый круг 65  
— ыда 231  
Кровные лезя 62

## Л

Лабильность 271  
Лактаза 115  
Лактационный центр 249  
Лактация 241  
Лактоальбумины 243  
Лактоза 247  
Лактоферрин 243  
Левочная вентиляция 73  
Лейкоциты 24  
Лейкоцитоз 30  
Лейкоциты 38  
— базофилы 38  
— лимфоциты 38  
— моноциты 38  
— нейтрофилы 38  
— эозинофилы 38  
Лейкоцитарная формула 24  
Лейкоциты 24  
— перераспределительный 37  
— реактивный 25  
— физиологический 24  
— — мышечный 24  
— — иннервированный 21

- при беременности 24
- при болезнях почек/печени 24
- — эмбриональная 24
- Дислипиды 24
- триглицериды 24
- — билирубины: 24
- — нейтральные 24
- — элицированные 24
- незернистые 24
- Длительность 13
- Лимфическая система 327
- Лимфа 67
- Лимфатическая система 66
- капилляры 66
- сосуды 66
- узлы 66
- Лимфоциты 25
- В-лимфоциты 26
- нулевые 26
- Т-лимфоциты 25
- — антифагочиты 26
- — киллеры 26
- — клетки иммунной памяти 26
- — супрессоры 26
- — хелперы 26
- Линька 184
- Липаза 96, 115, 144
- Лягушки 142
- — мышонок 243
- Литоцителла 143
- Локализация звука 389
- первичная 390
- эволюция 390

## М

- Макросоматики 374
- Макроэлементы 149
- Макроэргические соединения 102
- Мальтаза 90, 115
- Маммогезис 242
- Матка 217
- Мегакариоциты 26
- Медиаторы 221, 231, 299
- Мезэнцефальные животные 318
- Механизм 232
- Меланин 183
- Мера дальнозрения 273
- Местный потенциал 267
- Метаболизм 133
- Метгемоглобин 21
- Механизм Френка — Старинга 54
- Микросоматики 374

- Микроэлементы 151
- Микроэритроциты 139
- Минеральные вещества 148
- Минилюбин 23
- Миницит 276
- Миникард 41
- Минифибриллы 276
- Можжевик 321
- Молочные 241
- Моллюки 242
- Молочнообразующие 243
- Молочные желёзы 239
- Моноциты 24
- Мурская болезнь 391
- Моча 171
- конечная 174
- реакция 172
- первичная 173
- физико-химические свойства 172
- химический состав 172
- Мочевина 138
- Мочепускатель 177
- Мочепрообразование 173
- Мышцы 275
- гладкие 275
- скелетные 275

## Н

- Натрий-кальциевый насос 265
- Нервно-мышечный контакт 205
- Нервные волокна 291
- безмякотные 291
- вегетативные 329
- мякотные 291
- соматические 329
- Нервные процессы 355
- инертные 356
- подложные 356
- сильные 355
- слабые 355
- Нервный центр 303
- Нейроны 293
- афферентные 298
- вставочные 298
- эфферентные 298
- Никотиновая кислота 147
- Нистаги головы и шеи 320
- Нуклеаты 115
- Нуклеиновые кислоты 138





- Поджелудочная железа 141  
 Подразжигание 362  
 Подвидотермиче животные 167  
 Показатель гематокрита 20  
 Полезное время 269  
 Полидиски 324  
 Полтиуря 175  
 Полная зрелость 211  
 — охота 219  
 Половой сезон 222  
 — цикл 221  
 Порог возбудимости 269  
 Последствия 306  
 Пот 179  
 Питовые желёзы 179  
 Почка 170  
 Правило изоинями 144  
 Пресоррецепторы 55  
 Пресипитны 13  
 Прогастрич 98  
 Прогестерон 251  
 Продолговатый мозг 322  
 Пролактин 250  
 Промежуточный мозг 322  
 — гипоталамус 322  
 — таламус 322  
 — эпителиумус 322  
 Провердн 19  
 Проприорецепторы 395  
 Просекретн 115  
 Простейшие рубца 106  
 Простагландины 209  
 Противосвертывающая система 31  
 Протромбиндиза 29  
 — кровяная 29  
 — тканевая 29  
 Протромбин 29  
 Профибричн 30  
 Профибринолития 30  
 Профиль крови 24  
 Псевдоэозинофилы 24  
 Птица 90  
 Пульсовая волна 56
- Р**
- Работа мышц 285  
 — динамическая 285  
 — статическая 285  
 Раздражение 261  
 Раздражимость 268  
 Раздражители 261  
 — адекватные 261  
 — неадекватные 261  
 — лодпароговые 261  
 — пароговые 261  
 — сверхпароговые 261  
 Размножение птиц 235  
 Радиовитрафия 186  
 Растяжимость 278  
 Рвота 100  
 Реакция крови 10  
 Реверсии 266  
 Резус-фактор 34  
 Рецикл 64  
 Реобаза 269  
 Реопневмография 266  
 Реполяризация 266  
 Репродукция 211  
 Реснител 284  
 Ретикулярная формация 325  
 — восходящие пути 326  
 — нисходящие пути 326  
 Ретикул 381  
 Ретинол 154  
 Ритм работы сердца 47  
 — раздражения 272  
 — — оптичн 272  
 — — легким 272  
 Рефлексогенная зона 302  
 Рефлексы 6, 11, 301, 360  
 Ашнера 55  
 — безусловные 338  
 — выпрямительные 319  
 — — оптические 320  
 — — с вестибулярного аппарата на голову 319  
 — — с рецепторов кожи туловища на выпрямление туловища 320  
 — — с рецепторов кожи туловища на голову 319  
 — — шейный 320  
 — глоточный 93  
 — Гольца 54  
 — коленный 314  
 — копытный 314  
 — корковые 338  
 — молокоотдачи 252  
 — Парина 55  
 — пилорический 160  
 — ноги 318  
 — половые 214  
 — статокинетические 320  
 — — «лифта» 320  
 — условные 9, 338  
 — — высших порядком 345



Смещение (внутреннее) 305  
— внешнее 305  
— пространственное 305  
Стелуэ 106

## †

Таксиды 300  
Телериды 377  
Теоретическая микробиология 335  
Теория лабильности 7  
— неовизма 8, 11  
— гематической прерывации 9  
— свертывания крови 26  
Тепловой баланс 167  
Теплооблачка 167  
Теплопродукция 167  
Терморегуляция 167  
— физическая 168  
— химическая 168  
Тетанус 279  
— гладкий 279  
— зубчатый 279  
Течка 219  
Тиамин 150  
Тоны высшей нервной деятельности 356  
— слабые 357  
— сильные 356  
— — неуравновешенные 357  
— — уравновешенные 357  
— — инертные 357  
— — подвижные 357  
Тоны дыхания 72  
— бронхиальный 73  
— грудной 73  
— реберно-брюшной 73  
Тиреоглобулин 196  
Тироксин 146  
Ткани-мишени 187  
Токоферолы 154  
Тонус скелетных мышц 287  
Тоны сердца 47  
Торможение 260, 273, 307  
— безусловное 346  
— — внешнее 347  
— — задерживающее 347  
— Висснерского 273  
— вторичное 312  
— — парабивотическое 312  
— — максимальное 312  
— астеналитическое 312  
— — возвратное 310  
— — постнатальное 311

— трансмитатическое 311  
— удлиняющее 347  
— — дифференцировка 347  
— — запаздывание 348  
— — угасание 347  
— — условный тормоз 346  
Трансминерализация 137  
Трансплантация 185  
— ауто трансплантация 185  
— гетеротрансплантация 185  
— гомотрансплантация 185  
— зияет 235  
Тренинг 404  
Трипсин 114  
Тромб 27  
Тромбин 30  
Тромбоцитоз 29  
Тромбоцитопения 27  
Тромбоцитопения 36  
Тромбоцитопения 38  
Тромбоциты 27  
Трофическая иннервация 331  
Трофобласт 229

## У

Углеводы 139  
— молочные 243  
— простые 139  
— сложные 139  
Ускоряющие сердца 52  
Усилители сердца 53  
Утомление 308  
— мышц 286  
— нервных центров 306

## Ф

Фагоцитоз 13, 245  
Фагоциты 13  
Фарнализин 154  
Фенотип 364  
Ферменты 88  
— пищеварительные 88  
— — амилотические 88  
— — липолитические 88  
— — протеолитические 88  
Фермоны 223, 376  
Фибрилляторы 14  
Фибрин 22  
— номер 30  
— полимер 30  
Фибриназы 14

Фибриноген 28  
Фибринокиназа 32  
Фибринолиз 30  
Фибринолизин 31  
Фибринолитическая система 31  
Визкологическая адаптация 408  
— ядовитая 408  
— популяционная 408  
Визкологический идеализм 8  
— покой 260  
Визиплогия 3  
Видокинорн 155  
Вителлы 89  
— желудка 89  
— протоков слюнных желез 90  
— Тира - Велд 118  
— Тира — Павловского 118  
— Эка — Павлова 160  
Волновая кистота 156  
Воллкул 218  
Ворны поведения 360  
Восфопрогенды 143  
Воторецепторы 378  
Вункции крови 13  
— защитная 13  
— коррелятивная 13  
— респираторная 13  
— терморегулирующая 13  
— экскреторная 13

Восфорецепторы 392  
Волокна 144  
Возни 96  
Визитационный 114  
Визит 119  
Волестерия 143  
Волестерия 117  
Волн 157  
Волнорегулятор 295  
Волнорегулятор 296  
Волнорегуляция 296  
Волнотропный эффект 52

Волнорегуляция 159  
Волнорегуляция Кребса 138  
Волнорегуляция ритма 169

Волнорегуляция 142  
Волнорегуляция 168

## Ц

Щелочной резерв крови 17

## Э

Экзодитоз 200  
Экскреты 170  
Экспирация 71  
Экстрасистола 44  
Эластиза 115  
Эластичность 278  
Электрическая ось сердца 43  
Электрокардиограмма 49  
Электрофорез 19  
Электроэнцефалограмма 334  
Эмбриогенез 229  
Эмбриональная смертность 228  
Эмбриотроф 230  
Эндемический зоб 197  
— — коллоидный 198  
— — простой 198  
— флюориз 153  
Эндокринология 9  
Эндоразимондрование 99  
Энергия корма 163  
— валовая 163  
— обменная 163  
— перевариваемая 163  
Энтерогастрин 96  
Эрекция 214  
Эритрон 20  
Эритролиз 36  
Эритропоэтин 37  
Эритроцитоз 20  
— истинный 20  
— перераспределительный 20  
Эритроциты 20  
Эструс 219  
Этнология 358  
Эффект Холдена 77  
Эякукт 215  
Эякуляция 214

## Я

Яйцеклетка 217  
Яйцевыводы 217

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение (Г. В. Паршутин, А. Н. Голыков) . . . . .	3	Водно-солевой обмен	
Глава 1		Витамины	
Физиология системы крови (М. Ф. Мещеряков) . . . . .	13	Роль печени в обмене веществ	
Физико-химические свойства крови . . . . .	14	Обмен энергии	
Форменные элементы крови . . . . .	20	Теплообмен и регуляция температуры тела . . . . .	166
Свертываемость крови . . . . .	28	Контрольные вопросы . . . . .	169
Группы крови . . . . .	33	Глава 6	
Кровотечение и регуляция системы крови . . . . .	36	Выделительные процессы (Н. У. Баламала)	170
Контрольные вопросы . . . . .	39	Образование мочи . . . . .	171
Глава 2		Регуляция функции почек . . . . .	176
Кровообращение (А. Н. Голыков)	40	Выделение мочи . . . . .	177
Сердце . . . . .	41	Контрольные вопросы . . . . .	178
Сосудистая система . . . . .	56	Глава 7	
Особенности кровообращения в некоторых органах . . . . .	64	Физиология кожи (Н. У. Баламала)	179
Лимфа и лимфообращение (А. Н. Голыков, М. Ф. Мещеряков)	66	Контрольные вопросы . . . . .	184
Контрольные вопросы . . . . .	69	Глава 8	
Глава 3		Физиология желез внутренней секреции (М. Ф. Мещеряков, Н. А. Сафарова)	185
Физиология дыхания (А. Н. Голыков)	70	Гормоны . . . . .	187
Внешнее дыхание . . . . .	70	Гипоталамо-гипофизарная система . . . . .	191
Перенос газов кровью . . . . .	75	Щитовидная железа . . . . .	196
Регуляция дыхания . . . . .	79	Околощитовидные железы . . . . .	199
Зависимость дыхания от возраста, вида животных и различных факторов внешней среды . . . . .	81	Надпочечники . . . . .	199
Особенности дыхания у птиц . . . . .	84	Поджелудочная железа . . . . .	203
Голос животных . . . . .	85	Половые железы . . . . .	205
Взаимосвязь органов дыхания с другими системами организма . . . . .	86	Тимус . . . . .	207
Контрольные вопросы . . . . .	86	Эпифиз . . . . .	208
Глава 4		Тканевые гормоны . . . . .	209
Физиология пищеварения (Н. У. Баламала)	87	Пролактин . . . . .	209
Пищеварение в полости рта . . . . .	89	Контрольные вопросы . . . . .	210
Пищеварение в желудке . . . . .	94	Глава 9	
Пищеварение в кишечнике . . . . .	113	Размножение (Г. В. Паршутин)	211
Пищеварение у сельскохозяйственных птиц . . . . .	130	Органы размножения и их функция у самок . . . . .	211
Контрольные вопросы . . . . .	132	Органы размножения и их функция у самцов . . . . .	217
Глава 5		Плодотворение . . . . .	227
Обмен веществ и энергии (З. К. Дозгалева)	135	Беременность . . . . .	229
Обмен белков . . . . .	134	Роды . . . . .	234
Обмен углеводов . . . . .	139	Особенности размножения птиц . . . . .	235
Обмен липидов . . . . .	142	Контрольные вопросы . . . . .	238
		Глава 10	
		Физиология лактации (А. Н. Голыков)	239
		Рост и развитие молочных желез . . . . .	239
		Молоко и молочная кислота . . . . .	242
		Процесс молокообразования . . . . .	245
		Регуляция молокообразования . . . . .	249

Физиологическая роль мышечных волокон	258
Скелетный фибриллярный тип	258
Физиология мышечных волокон	259
Контрольные вопросы	259

**Глава 11**

<b>Физиология мышц и нервов (Н. А. Суфоя)</b>	260
Общая физиология возбудимых тканей	260
Биоэлектрические явления	262
Генерация сигналами нервной ткани	264
Физиология мышц	275
Скелетные мышцы	275
Гладкие мышцы	288
Физиология нервов	291
Свойства нервных волокон	292
Синаптическая передача возбуждения	294
Контрольные вопросы	297

**Глава 12**

<b>Физиология центральной нервной системы (М. Ф. Менделеева)</b>	298
Общая физиология центральной нервной системы	298
Функции сингсов центральной нервной системы	299
Учение о рефлексе	301
Первичные актиры и их свойства	303
Координация деятельности первичных центров	312
Частная физиология центральной нервной системы	313
Спинной мозг	313
Головной мозг	315
Вегетативная нервная система	329
Контрольные вопросы	333

**Глава 13**

<b>Физиология высшей нервной деятельности (М. Ф. Менделеева, Г. Б. Паршутин)</b>	334
Функциональные и структурные аспекты	

Учебное издание

Галкина Александр Николаевич.

Володина Надежда Урсоловна.

Колосовская Зоя Николаевна.

Менделеева Мария Фёдоровна.

Паршутин Григорий Васильевич.

Савинов Николай Алексеевич.

## **ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ**

Учебник для вузов

Зав редакцией В. Г. Федотов

Художественный редактор Т. И. Милышкина

Корректор А. С. Савинов

Технический редактор Г. Б. Паршутин

Корректор Т. Р. Соловьева

Физиология пищеварения и выделения	340
Учение о рефлексах	340
Виды раздражителей и виды рефлексов	340
Важнейшие рефлексы пищеварения и выделения	340
Аналитика инстинктивной деятельности	350
Медиа-физиология зрения	351
Син-физиология	351
Две сигнальные системы деятельности	351
Тела зрения	355
Эволюция — путь к совершенной жизни	358
Контрольные вопросы	367

**Глава 14**

<b>Физиология анализаторов (Н. В. Дарькина)</b>	368
Общие свойства анализаторов	368
Кожный анализатор	371
Обонятельный анализатор	371
Зрительный анализатор	379
Слуховой анализатор	386
Вибротактильный анализатор	390
Вкусовой анализатор	392
Интерорецептивный и двигательный анализаторы	394
Взаимодействие анализаторов	395
Контрольные вопросы	397

**Глава 15**

<b>Физиология движений (А. Н. Голышев)</b>	398
Виды движений	398
Физиологические механизмы произвольности мышц	405
Движение птиц	405
Механизм регуляции движения	405

**Глава 16**

<b>Адаптация сельскохозяйственных животных (А. В. Голышев)</b>	409
Контрольные вопросы	415
Приложения	416
Предметный указатель	419

ИЗДАТЕЛЬСТВО

Сдано в набор 24.04.90. Подписано в печать 27.04.90. Формат 60x90/16. Бумага из-дательства «Пермский книгоиздательский завод». Услов. печатных листов 1,015. Листов 103. Цена 1 руб. 50 коп. Заказ № 103. Издательство «Пермский книгоиздательский завод» 426000, Пермь, ул. Гайдара, 24. Тираж 40 000 экз. Заказ № 311. Цена 2 р. 40 к.

Орден Трудовой Крайней Звезды 60-летия Октябрьской революции 1917 г. Пермский книгоиздательский завод.

Допечатным изготовлением в Ленинградской типографии № 2, главным редактором орден Трудовой Крайней Звезды Ленинградской областной типографии «Техническая книга» им. Евгения Соколова Государственного университета ССПб им. Ульянова 190027 г. Ленинград, Л-52. Номер заявки № 29.

Издательство в Пермском книгоиздательском ВПО «Совместительство» Государственного комитета СССР по печати 426001, Пермь, ул. Мира, 23.

**Физиология составляет биологическую основу рационального животноводства. Немалое значение она имеет и для ветеринарии, так как для понимания сущности патологических явлений, разработки средств профилактики и лечения больных необходимо знать нормальный ход физиологических процессов в организме здорового животного. Цель физиологии сельскохозяйственных животных – изучать и изменять в нужном человеку направлении функции животных для увеличения их продуктивности и плодовитости, повышения качества продукции и поддержания хорошего состояния здоровья.**

