636:612(075)
ф 504

УЧЕБНИК

В.Ф. ЛЫСОВ
Т. В. ИППОЛИТОВА
В. И. МАКСИМОВ
Н. С. ШЕВЕЛЕВ

ФИЗИОЛОГИЯ И ЭТОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ









«КолосС»

636:612 (075)
Ф 504

АССОЦИАЦИЯ «АГРООБРАЗОВАНИЕ»

В. Ф. ЛЫСОВ, Т. В. ИППОЛИТОВА,
В. И. МАКСИМОВ, Н. С. ШЕВЕЛЕВ

библиотека

ФИЗИОЛОГИЯ И ЭТОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Под редакцией доктора биологических наук,
профессора В. И. Максимова

2-е издание, переработанное и дополненное

Допущено Министерством сельского хозяйства Российской Федерации в качестве учебника для студентов высших аграрных учебных заведений, обучающихся по направлениям подготовки (специальностям) 111800 «Ветеринария», 111100 «Зоотехния»

МОСКВА «КолосС» 2012

УДК 636:591.1/.5(075.8)
ББК 45.2я73
Л88

Редактор канд. биол. наук *Т. С. Молочаева*

Рецензенты: заслуженный работник высшей школы России, профессор, доктор биологических наук *А. И. Кузнецов*; профессор, доктор биологических наук *А. А. Иванов*

ФГБОУ ВПО МГАВМиБ
Библиотека

Л88 **Лысов В. Ф., Ипполитова Т. В., Максимов В. И., Шевелев Н. С.** Физиология и этология животных / Под ред. докт. биол. наук, проф. В. И. Максимова. — М.: КолосС, 2012. — 605 с., [4] л. ил.: ил. — (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).

ISBN 978—5—9532—0826—0

Учебник соответствует программе по физиологии и этологии животных, утвержденной Министерством образования России.

Изложены современные представления о физиологических процессах и функциях организма, об их качественном своеобразии у продуктивных сельскохозяйственных, домашних, лабораторных и экзотических животных. Освещены закономерности и принципы деятельности систем организма: нервной, сенсорной, эндокринной, крови, иммунной, крово- и лимфообращения, дыхания, пищеварения, обмена веществ и энергии, выделения, размножения, движения, кожи.

Рассмотрены вопросы физиологии высшей нервной деятельности, поведения и адаптации; факторы внешней среды и реакции на них организма; особенности функциональных систем в антенатальный и ранний постнатальный период онтогенеза.

Для студентов по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния», а также может быть использован слушателями ФПК — преподавателями высших учебных заведений.

УДК 636:591.1/.5 (075.8)
ББК 45.2я73

Оригинал-макет книги является собственностью издательства «КолосС», и его воспроизведение в любом виде, включая электронный, без согласия издателя запрещено.

ISBN 978—5—9532—0826—0

© Издательство «КолосС», 2012

1. ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ

1.1. ПРЕДМЕТ, ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ФИЗИОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Физиология животных — один из важнейших разделов биологии и как наука представляет собой упорядоченную систему достоверных знаний о процессах жизнедеятельности и функциях организма, поведении животных. Предметом, или объектом, изучения физиологии животных является макроорганизм.

Физиология изучает физиологические процессы и функции живого организма на уровне клеток, тканей, органов и организма в целом, в их взаимосвязи между собой и с учетом влияния условий окружающей среды, технологии содержания, а также поведенческие реакции животных.

Цель физиологии — всеобъемлющее познание механизмов и закономерностей осуществления процессов и функций, их регуляции.

Физиология составляет теоретическую основу ветеринарии и зоотехнии. Знания ее необходимы ветеринарному врачу и зооинженеру для решения вопросов, связанных с эффективной профилактикой, диагностикой и терапией, организацией разумного содержания, эффективного использования животных, повышения их продуктивности. Они необходимы работникам смежных специальностей: товароведу — эксперту по сырью животного происхождения для оценки качества сырья и товаров животного происхождения, технологу по переработке продукции животноводства для определения путей и способов улучшения ее.

Задачи физиологии весьма многообразны и определяются исходя из конечной цели:

познание частных и общих механизмов и закономерностей деятельности клеток, тканей, органов и целостного организма; механизмов нейрогуморальной регуляции физиологических процессов и функций у млекопитающих и птиц; качественного своеобразия физиологических процессов у продуктивных животных; поведенческих реакций и механизмов их формирования; роли отдельных факторов в обеспечении структурно-физиологической

организации организма, его органов, в определении качества продукции, сырья;

приобретение навыков исследования физиологических констант функций и умение использовать знания физиологии в профессиональной деятельности.

1.2. ОСНОВНЫЕ РАЗДЕЛЫ ФИЗИОЛОГИИ

Физиология как наука развивалась в разных направлениях, которые приобрели самостоятельное значение.

Общая физиология — система достоверных знаний о физиологических процессах, свойственных организму всех живых существ. Она включает физиологию клетки, физиологию возбудимых тканей.

Эволюционная физиология — система достоверных знаний об особенностях процессов и функций организма в историческом развитии у животных, стоящих на разных ступенях эволюционного развития.

Экологическая физиология — система достоверных знаний о процессах и функциях организма животных, обитающих в различных экологических условиях.

Сравнительная, или частная, физиология — система достоверных знаний о физиологических процессах и функциях организма у животных разных видов.

Частная физиология систем организма — система достоверных знаний о механизмах и закономерностях физиологических процессов и функций отдельных систем организма: нервной, сенсорной и моторной, кровообращения, дыхания и др.

Возрастная физиология — система достоверных знаний об особенностях, становлении физиологических процессов и функций организма животных в различные периоды индивидуального развития (онтогенеза). Она включает физиологию молодняка животных.

Отраслевая физиология — система достоверных знаний об особенностях физиологических процессов и функций организма животных в связи с формой их продуктивности: физиология лактации, откорма и т. д.

1.3. СВЯЗЬ ФИЗИОЛОГИИ С ДРУГИМИ НАУКАМИ

Физиология тесно связана с рядом биологических наук. Она имеет много точек соприкосновения с физикой и химией, широко используя их законы и методы, так как физические и химические

процессы лежат в основе процессов и функций организма. Широкое применение в физиологии получили методы моделирования. Эволюционная теория необходима для познания закономерностей развития функций организма. Законы экологии физиология использует при изучении приспособительных изменений функций к определенным условиям обитания.

Физиология опирается на данные анатомии, гистологии и цитологии, биохимии, так как все процессы жизнедеятельности протекают в определенных структурах организма и в основе их лежат биохимические процессы.

В свою очередь, физиология служит основой для всех специальных ветеринарных и зоотехнических дисциплин: фармакологии, диагностики, терапии, акушерства, хирургии, разведения, кормления, животноводства, зоогигиены.

Знания физиологии являются базой для формирования врачебного и зоотехнического мышления.

1.4. ИСТОРИЯ ФИЗИОЛОГИИ. РАЗВИТИЕ ФИЗИОЛОГИИ В РОССИИ

История физиологии. История физиологии — система знаний о потребностях, путях и способах познания и формирования представлений о процессах и функциях организма животных, необходимых для дальнейшего эффективного их изучения.

Физиология как наука возникла в XVII в. Ее основу заложил английский врач, анатом и физиолог Вильям Гарвей, опубликовавший в 1628 г. замечательную работу «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных». В. Гарвей впервые обосновал путем эксперимента наличие большого и малого кругов кровообращения и то, что сердце обеспечивает кровообращение. Эта работа послужила мощным стимулом для последующих исследований процессов и функций организма.

В дальнейшем в развитии физиологии следует выделить три этапа: первый — накопление фактических данных о сущности и закономерностях отдельных процессов жизнедеятельности организма, его тканей, органов и систем; второй — обобщение частных сведений о процессах жизнедеятельности в определенные представления о функциях организма; третий — современный период целенаправленного изучения процессов и функций, исходя из потребностей и на основе оформленных теорий, принципов деятельности организма.

Первый этап истории развития физиологии характеризуется накоплением фактов о проявлении жизнедеятельности организма. Он охватывает период XVII — XVIII вв. Вслед за В. Гарвеем

А. Левенгук и М. Мальпигий обнаружили и доказали наличие капилляров. Французский ученый — философ Рене Декарт отметил проявление рефлекса (термин «рефлекс» ввел в XVIII в. чех Г. Прохаска). Значительную роль сыграло открытие М. В. Ломоносовым закона сохранения веществ, который сформулирован им в 1748 г. как «закон сохранения материи и движения». В эти два столетия сложились первые поверхностные представления о дыхании, химизме пищеварения, затратах энергии, биоэлектрических явлениях в организме.

Второй этап связан с обобщением отдельных фактов, общих явлений, принципов, формированием теорий деятельности органов и систем организма. Это этап абстрактно-теоретического познания существа деятельности организма. Он приходится на XIX в. Этот период в развитии физиологии ознаменован: успехами в органической химии (Ф. Веллер синтезировал мочевину); в биохимии — установлением закона сохранения энергии (В. Майер, Д. Джоуль и Г. Гельмгольц развили закон сохранения веществ М. В. Ломоносова); в гистологии — открытием клетки (Т. Шванн); в физиологии — созданием рефлекторной теории нервной деятельности (И. М. Сеченов); созданием теории развития органического мира (Ж.-Б. Ламарк и Ч. Дарвин).

Благодаря абстрактно-теоретическому познанию существа деятельности организма в XIX в. сформировались и получили развитие учения о клетке, кровообращении, крови, дыхании, пищеварении; разработаны методики физиологических исследований функций органов: широкую известность получили фистульные методики И. П. Павлова для изучения деятельности органов пищеварения; создана рефлекторная теория нервной деятельности. Особая заслуга в формировании и развитии физиологии принадлежит И. М. Сеченову (1829—1905), который впервые определил наличие процессов торможения в центральной нервной системе и на основании этого создал учение о рефлекторной деятельности организма. Его труд «Рефлексы головного мозга» получил всеобщее признание и послужил основой формирования учения об организме как едином целом, учения о нервизме. Идеи И. М. Сеченова успешно развил И. П. Павлов (1849—1936), который создал современное учение о физиологии пищеварения, кровообращения, внедрил в физиологию фистульный метод, создал учение о трофической роли нервной системы.

Третий этап — активно поисковый, приходится на XX в. и настоящее время. Путем абстрактно-теоретического осмысления полученных экспериментальных данных ученые-физиологи формируют новые представления о принципах деятельности органов и организма, ставят новые задачи и открывают новые, более глубокие закономерности жизнедеятельности макроорганизма. Эти откры-

тия находят применение в практике. В этот период И. П. Павлов сформировал учение о высшей нервной деятельности, П. К. Анохин — учение о функциональных системах; создано направление, которое называется *микрофизиология*, учение о физиологии желез внутренней секреции; сформировано современное представление об обмене веществ, учение о медиаторах, витаминах.

На данном этапе интенсивно развивалась и развивается физиология сельскохозяйственных животных благодаря совместному вкладу ученых России, Германии, Франции, Италии и др.

Развитие физиологии в России. «Велик долг мировой физиологии перед русской наукой. Таково ощущение, которое руководит моим сознанием...». Эти слова прославленного физиолога Великобритании профессора Кембриджского университета Джозефа Баркрофта из предисловия к русскому переводу его капитального труда «Основные черты архитектуры физиологических функций» являются знаменательными и выражают признание роли русской физиологической школы. Это признание разделяют и другие физиологи мира.

В истории развития физиологии первое место занимает Иван Михайлович Сеченов. И. М. Сеченов считается отцом русской физиологии, как назвал его Иван Петрович Павлов, другой великий физиолог — гордость русской науки. И. М. Сеченов, а затем и И. П. Павлов наметили основные идейные и методические установки, обеспечившие на протяжении ряда десятилетий приоритет русской физиологической науки. И. М. Сеченов и И. П. Павлов — эти два имени стали символом величия отечественной науки, оказавшей исключительное влияние на мировую культуру.

История физиологии в нашей стране, как и других естественных наук, восходит к тому яркому периоду в истории России, который связан с деятельностью Петра I, основанием Петербургской Академии наук, подбором талантливых ученых. Первым русским физиологом является сподвижник Петра I доктор философии и медицины Петр Васильевич Посников (учился в знаменитом Падуанском университете, как и основоположник физиологической науки англичанин Вильям Гарвей).

Началом экспериментальной физиологии считается описание В. Гарвеем в 1628 г. кровообращения в книге «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных». Далее самым знаменательным событием стало химическое обоснование явления окисления, связанное с именем А. Лавуазье. Однако современная теория окисления была сформулирована М. В. Ломоносовым за 17 лет до А. Лавуазье в его «Размышлениях о причине тепла» (1756).

В 1818 г. вышла в свет книга К. Клуге «Животный магнетизм, представленный в его историческом, практическом и теоретичес-

ком содержании». Особенное развитие эта тема получила в трудах А. М. Филомафитского. В 1822 г. французский ученый Ф. Мажанди установил раздельное существование чувствительных и двигательных нервных волокон.

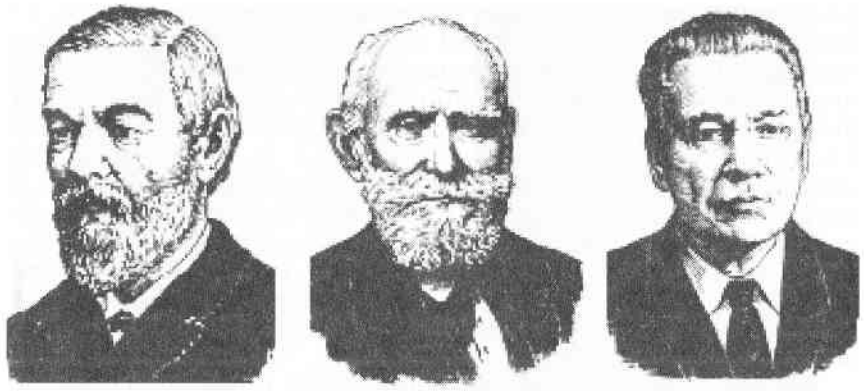
К концу XVIII в. в России сложилась чрезвычайно ярко выраженная тенденция опытного (экспериментального) исследования явлений природы научными методами, которая прослеживается через всю историю русской физиологии и нашла свое конкретное выражение в трудах И. М. Сеченова и И. П. Павлова. В 1836 г. А. М. Филомафитский выпускает первый том своего учебника под названием «Физиология, изданная для руководства своих слушателей», где он выступил горячим приверженцем экспериментального метода в физиологии.

С А. М. Филомафитским в Московском университете работал хирург В. А. Басов, который в 1842 г. осуществил операцию искусственного свища желудка на собаке, таким образом заложив основы оперативного хирургического метода в изучении процессов пищеварения, получившего свое блестящее развитие в классических трудах И. П. Павлова.

И. М. Сеченов после окончания медицинского факультета Московского университета работал в физиологических лабораториях Западной Европы. Это были годы огромного интереса к физиологии в России и ее бурного развития, что привлекло к себе смелых и талантливых исследователей, среди которых был и И. М. Сеченов.

В 1858 г. приступил к заведованию кафедрой физиологии в Казанском университете замечательный русский ученый Ф. В. Овсянников, в дальнейшем академик и основатель физиологической школы. Он также успешно работал в физиологических лабораториях Европы.

При участии первых русских физиологов в западноевропейских лабораториях были выполнены многие выдающиеся работы, оставившие глубокий след в истории физиологии. И. М. Сеченов за короткий срок работы благодаря самостоятельной и оригинальной постановке проблем (наблюдение над флуоресценцией глаза, глубокое изучение распределения газов крови, конструирование новой модели прибора для выкачивания газов из крови и др.) завоевал себе авторитет крупного физиолога. Его авторитет чрезвычайно расширяется и упрочивается навсегда в связи с открытием им явления центрального торможения (1862). В 1863 г. вышел из печати труд И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга», в котором сформулировано новое положение: в основе работы головного мозга лежит рефлекторная деятельность. В 1866 г. в Петербурге была издана книга И. М. Сеченова «Физиология нервной системы». Ф. В. Овсянников (1871) опубликовал ряд работ по рефлек-



И. М. Сеченов И. П. Павлов П. К. Анохин

торной регуляции дыхания и кровообращения. Русские исследователи братья Цион заложили основу современного представления о рефлекторной регуляции сердечно-сосудистой системы, открыли «сердечно-чувствующий» нерв.

Работы И. М. Сеченова явились отправным пунктом в создании учения об условных рефлексах И. П. Павловым. Ранее И. П. Павлов (окончил Петербургский университет, работал в Петербурге) провел исследования по определению роли иннервации системы кровообращения. Он установил наличие усиливающего сокращение сердца симпатического нерва (1881), создал учение о трофическом влиянии нервной системы (1920). И. П. Павлов многие годы изучал физиологию пищеварения, разработал методы наложения постоянной фистулы поджелудочной железы, формирования изолированного желудочка, определил основные закономерности секреторной деятельности пищеварительных желез, роль симпатических и парасимпатических нервов в рефлекторной регуляции этой деятельности. В итоге почти 25-летней работы в области физиологии пищеварения им опубликовано два капитальных труда — «Лекции о работе главных пищеварительных желез» (1897) и «Физиологическая хирургия пищеварительного тракта» (1902), которые имели исключительное значение в развитии мировой физиологии, заложили основу современного представления физиологии пищеварения. Поистине титаническая работа И. П. Павлова в области физиологии пищеварения была отмечена в 1904 г. высшей мировой наградой ученого — премией Нобеля. Весь мир признал И. П. Павлова великим физиологом.

В начале XX в. И. П. Павлов целиком посвятил себя решению важнейших проблем, связанных с учением об условных рефлек-

сах. Открытые им условные рефлексы пищеварительных желез были фундаментом, на котором он построил новое грандиозное здание — учение о высшей нервной деятельности. Установлены иррадиация возбуждения и торможения в коре больших полушарий головного мозга, врожденные, или безусловные, и индивидуально приобретенные условные рефлексы. В 1922 г. издан труд «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных», переведенный на ряд иностранных языков. В 1927 г. в Ленинграде была напечатана фундаментальная книга И. П. Павлова «Лекции о работе больших полушарий головного мозга», где он сформулировал учение о второй сигнальной системе. Книга большим тиражом была опубликована во всех странах Европы и Америки.

Ряд крупных проблем физиологии мышц и нервов поставил и разрешил в своих работах Н. Е. Введенский (1884—1886).

Значительное влияние на развитие учения физиологии центральной нервной системы оказала работа А. А. Ухтомского «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний» (1923), в которой был сформулирован принцип доминанты.

Благодаря деятельности А. Ф. Самойлова в Казанском университете развернулись электрофизиологические исследования нервно-мышечной деятельности (1904). А. Ф. Самойлов был первым, кто поставил вопрос о химическом характере передачи возбуждения с соматического нерва на скелетные мышцы и в центральной нервной системе. В 1933 г. казанский физиолог А. В. Кибяков доказал химическую передачу возбуждения от одного нейрона к другому в шейном симпатическом узле.

К. М. Быков с коллективом провел многочисленные исследования роли коры больших полушарий в деятельности внутренних органов. Л. А. Орбели развил учение И. П. Павлова о трофическом влиянии нервной системы. Основоположником возрастной физиологии является И. А. Аршавский, эволюционной физиологии — А. И. Карамян, экологической физиологии — А. Д. Слоним, учения о функциональных системах организма — П. К. Анохин.

Значительные успехи отечественных ученых поставили Россию наравне с ведущими научными центрами, создали целую эпоху в мировой физиологии. Исследования, проводимые И. П. Павловым, чрезвычайно активизировали интерес врачей и ученых всего мира к российской физиологии, став основой некоторых современных ее направлений. В Россию стали приезжать для ознакомления с проблемами и методиками исследований молодые и известные ученые из разных стран: В. Гросс, О. Конгейм, Ф. Бенедикт, Дж. Келлог, Ч. Шеррингтон и др. Многие физиологи России успешно работали и в различных научных учреждениях других стран.



А. В. Леонтович



К. Р. Викторов

Исследования по физиологии в России активно продолжаются в институтах физиологии им. И. П. Павлова РАН (Санкт-Петербург), возрастной физиологии РАН (Москва), эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН (Санкт-Петербург), высшей нервной деятельности РАН (Москва), биологии развития РАН (Москва), физиологии Республики Коми научного центра УРО РАН (Сыктывкар), физиологии Сибирского отделения РАМН (Новосибирск) и др., а также на кафедрах и в лабораториях университетов, медицинских академий. Регулярно издаются физиологические и биологические журналы, проводятся конференции и съезды по вопросам физиологии.

Разработанные И. М. Сеченовым и И. П. Павловым принципы и методы физиологических исследований легли в основу развития физиологии сельскохозяйственных животных. Под руководством И. П. Павлова впервые были проведены глубокие исследования с использованием фистульной методики секреторной деятельности слюнных желез и сычуга (Н. В. Рязанцев, 1898; В. В. Савич и И. П. Тихомиров, 1910; И. И. Бельчовский, 1912).

Развитию физиологии сельскохозяйственных животных способствовал А. В. Леонтович. Под его руководством выполнены исследования по определению особенностей пищеварения у птиц, иннервации внутренних органов и эндокринных желез, секреторной и моторной деятельности вымени. Под его редакцией в России вышел первый учебник «Физиология домашних животных» (1916), переизданный трижды.

В Казанском ветеринарном институте начал свою деятельность К. Р. Викторов, внесший значительный вклад в развитие физиологии. В 1910 г. он стал заведовать кафедрой физиологии; довольно быстро и широко развернул лабораторную и исследовательскую работу. В годы СССР кафедра становится лучшей из физиологических кафедр ветеринарных институтов по многообразию изучаемых проблем и интенсивности их решения. Основные из них: физиология дыхания, физиологическая роль верхних дыхательных путей, физиологическая роль и применение в целях стимуляции функций цитотоксинов, свойства мышц, свойства нервных центров. С 1936 г. после переезда К. Р. Викторова в Москву (МВА, ТСХА) исследования продолжались и расширялись под руководством Е. Н. Павловского. Были установлены новые аспекты осуществления и регуляции дыхания, мозгового кровообращения, свойств крови, секреторной и двигательной деятельности пищеварительного аппарата, желез внутренней секреции. К.Р. Викторов — автор первого основательного учебника «Физиология домашних животных» (1930), выдержавшего пять изданий.

Оригинальные исследования по определению роли спинного мозга, мозжечка, коры больших полушарий головного мозга, особенностей пищеварения у лошадей проведены Н. Ф. Поповым на кафедре физиологии Московской ветеринарной академии.

Многие принципы и закономерности деятельности системы пищеварения и обмена веществ у сельскохозяйственных животных определены К. Р. Викторовым, П. И. Жеребцовым, В. Ф. Вракиным, В. И. Георгиевским на кафедре физиологии Московской сельскохозяйственной академии.

Глубокие исследования процессов, обеспечивающих пищеварение у жвачных животных, провел Д. Я. Криницын на кафедре физиологии Омского ветеринарного института.

А. Д. Синещеков считается создателем учения биологии питания сельскохозяйственных животных. Г. И. Азимов изучил целый ряд вопросов физиологии желез внутренней секреции, высшей нервной деятельности, лактации; А. А. Кудрявцев — энергетического обмена, пищеварения, обмена веществ, анализаторов, высшей нервной деятельности.

Большую роль в формировании современного представления о физиологии пищеварения у жвачных животных сыграли работы Н. В. Курилова, А. П. Кротковой, Д. К. Куимова, Т. Е. Костиной, Е. Н. Павловского, П. Т. Тихонова, А. Я. Рябикова, П. Я. Гушина и др., у лошадей — П. С. Ионова, В. И. Кузнецова, Н. В. Курилова, Ф. А. Мещерякова, Т. П. Протасеня, Г. В. Федотова и др., у свиней — А. В. Квасницкого, А. Д. Синещекова, Е. З. Ткачева и др.,

у птиц — В. И. Георгиевского, А. А. Кудрявцева, Ц. Ж. Батоева, Г. Ф. Лаврентьевой, А. Ч. Ли, В. В. Ли, И. У. Полякова, Н. Н. Царикова, Н. П. Федоровского и др.; обмена веществ и энергии — А. А. Алиева, Н. Т. Григорьева, А. Н. Кошарова, Н. А. Шманенкова, М. Ш. Кафарова, В. М. Мартюшова, А. П. Костина, Е. А. Надальняк, А. Ф. Солдатенкова, А. М. Емельянова, С. В. Стояновского, К. Г. Сухомлина, Н. С. Шевелева, Б. Д. Кальницкого и др.; физиологии почек — В. Ф. Лысова, А. И. Кузнецова и др.; крови, кровообращения и дыхания — Н. У. Базановой, Л. Г. Карташовой, В. Н. Никитина, А. Л. Скворцовой, И. И. Хренова, М. П. Рощевского и др.; физиологии эндокринных желез — В. П. Радченкова, В. И. Максимова, В. А. Матвеева и др.; лактации — И. А. Барышникова, И. И. Грачева, М. Т. Закс, Э. П. Кокориной, Г. Б. Тверского, Ю. Н. Шамберева и др.; высшей нервной деятельности — И. А. Барышникова, В. В. Науменко, Г. В. Паршутина, Е. Н. Павловского, Т. В. Ипполитовой, А. А. Иванова и др.; физиологических особенностей молодняка — В. Ф. Лысова, В. И. Максимова и др.

Проблемы физиологии сельскохозяйственных животных успешно решаются в Научно-исследовательском институте физиологии, биохимии и питания животных РАСХН (Боровск), Институте животноводства РАСХН (Дубровицы), а также отраслевых институтах по животноводству, на кафедрах физиологии сельскохозяйственных и ветеринарных вузов.

1.5. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ФИЗИОЛОГИИ

Для познания физиологических процессов и функций живого организма в физиологии используют два метода: наблюдения и эксперимента.

Метод наблюдения. Сущность метода наблюдения сводится к констатации и оценке проявления того или иного физиологического процесса, той или иной функции органа, ткани в естественных условиях. Метод позволяет определить, как проявляется процесс или функция органа, ткани. Например, деятельность слюнной железы проявляется в выделении слюны в таком-то объеме, которая имеет такое-то свойство. Однако наблюдение явления не дает ответа, почему осуществляется тот или иной физиологический процесс или функция.

Метод наблюдения предусматривает использование простых и сложных приборов, вспомогательных операций (наложение фистул на исследуемый орган, вживление электродов и др.).

Метод эксперимента (или опыта). Сущность метода эксперимента сводится к определению роли факторов, обеспечивающих деятельность тканей, органов, организма, путем направленного устранения или усиления действия того или иного условия (фактора) их жизнедеятельности. В конечном итоге на основе эксперимента делают заключение, почему осуществляется данный физиологический процесс или функция.

Метод эксперимента, как и метод наблюдения, предусматривает использование простой и сложной современной аппаратуры, приборов, входящих в системы, предназначенные для воздействия на объект и регистрации различных проявлений жизнедеятельности, а также вспомогательных приемов (изоляция нерва, вживление электродов, наложение фистул и др.).

1.6. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ

1.6.1. ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОНЯТИЯ

Физиологический процесс — это проявление жизнедеятельности клеток, тканей, органов, систем. Жизнедеятельность проявляется в виде физических и химических процессов.

Физиологическая функция — это проявление жизнедеятельности ткани, органа, организма, обеспечивающее приспособление к меняющимся условиям внутренней и внешней среды.

Организм — открытая, самостоятельно существующая, саморегулирующаяся единица органического мира, которая отвечает реакцией как единое целое на изменение условий окружающей среды. Организм определенным образом организован. Различают системный, органный, тканевой, клеточный и субклеточный уровни организации организма. Физиология изучает организм на всех уровнях его организации.

Система — объединение органов, участвующих в выполнении сложной деятельности (например, система, обеспечивающая кровообращение).

Орган — объединение различных тканей, которое структурно и функционально специализировано выполнять сложную деятельность (например, почки — орган выделения кислых продуктов обмена, поддержания кислотно-щелочного равновесия и др.).

Ткань — система специфически дифференцированных клеток, а также неклеточных структур, объединенных на основе общности строения, деятельности и происхождения (например, мышечная ткань осуществляет сократительную деятельность).

Клетка — сложное образование, являющееся структурно-физиологической единицей тканей, органов, организма в целом, обладающее всеми характерными особенностями живого организма.

Каждая клетка состоит из плазматической мембраны, цитоплазмы и ядра. Плазматическая мембрана состоит из двух слоев фосфолипидов и белков. Цитоплазма содержит следующие компоненты: эндоплазматическая сеть, рибосомы, пероксисомы, пластинчатый комплекс Гольджи, лизосомы, митохондрии, клеточный центр и включения — пиноцитозные гранулы, секреторные гранулы. Роль скелета клетки играют цитоплазматические микротрубочки. Ядро состоит из ядерной оболочки, кариоплазмы, ядрышка.

Внешняя (окружающая) среда — это среда, окружающая данный организм и необходимая для его жизнедеятельности. Клетки, ткани и органы организма функционируют в относительно постоянных условиях, которые обеспечивают кровь, тканевая жидкость, лимфа.

Внутренняя среда — это среда, в которой функционируют клетки, ткани и органы данного организма.

Гомеостаз — постоянство состава и физико-химических свойств внутренней среды организма, которое обеспечивается деятельностью всех органов и систем организма.

Регуляция физиологических процессов — приспособление процессов жизнедеятельности организма к меняющимся условиям среды, которые складываются на каждый данный момент. Регуляция осуществляется тканевыми, органными и центральными механизмами. В местной регуляции участвуют тканевые и органные механизмы. Центральная нервная система через периферические нервы осуществляет нервную регуляцию по принципу рефлекса. Рефлекторная регуляция структурной организации и деятельности органов с участием гормонов желез внутренней секреции называется *нервно-гуморальной регуляцией.*

Рефлекс — закономерная ответная реакция тканей, органов, организма в целом на действие раздражителя на рецепторы, осуществляемая с участием центральной нервной системы.

Функциональная система — это широкое объединение различно локализованных структур и процессов в целях обеспечения той или иной конкретной приспособительной реакции.

Органы и организм осуществляют свою деятельность по принципу рефлекса и функциональных систем. Организм представляет собой объединение функциональных систем.

1.6.2. ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ КЛЕТКИ И РОЛЬ ЕЕ СТРУКТУР

Животная клетка — структурно-физиологическая единица тканей, органов, организма в целом. Деятельность клетки определяет деятельность ткани, органа и организма в целом.

Клетка — элементарная живая система, состоящая из двух основных частей: ядерного аппарата и цитоплазмы, которые отделены оболочками друг от друга и от окружающей среды (цв. рис. I). Оболочка ядра называется *ядерной оболочкой*, а цитоплазмы — *плазмалеммой*.

Животные клетки в зависимости от их специализации имеют свое название: эпителиальные, соединительнотканные, мышечные, нервные, костные, жировые, клетки крови — эритроциты, лейкоциты, тромбоциты и др. (рис. 1).

Живое содержимое клетки (структуры клетки) представляет собой сложную систему компонентов, каждый из которых играет определенную роль.

Плазматическая мембрана (плазмалемма). Это неотъемлемый структурный компонент. Она образует поверхность клетки, участвует в обмене веществ между клеткой и окружающей средой, обеспечивает взаимодействие между соседними клетками (цв. рис. II).

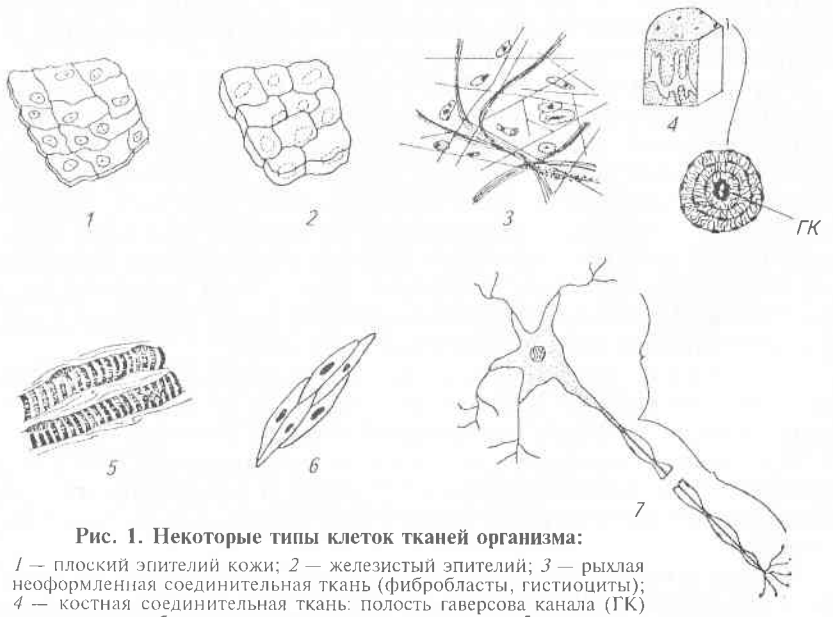


Рис. 1. Некоторые типы клеток тканей организма:

1 — плоский эпителий кожи; *2* — железистый эпителий; *3* — рыхлая неоформленная соединительная ткань (фибробласты, гистиоциты); *4* — костная соединительная ткань: полость гаверсова канала (ГК) заполнена остеобластами, остеокластами, остеоцитами; *5* — скелетная мышечная ткань; *6* — гладкая мышечная ткань; *7* — нервная ткань

Связь между клетками осуществляется за счет складок, слияния мембран, промежуточных контактов. Свободная поверхность клетки покрыта микроворсинками, основание — базальная мембрана — образует микротрубочки, микрофибриллы. Плазматическая мембрана состоит из двойного слоя липидных молекул. С липидным бислоем ассоциируют белки: пронизывают бислой насквозь и не пронизывают транспортные белки. Транспортные белки формируют в липидном слое сквозные проходы. Часть белков на поверхности связана с остатками сахаров (полисахариды) — гликокалис.

Мембрана обладает избирательной проницаемостью и обеспечивает специфику химического состава клеточной цитоплазмы.

Плазмалемма воспринимает действия раздражителей за счет специальных белков-рецепторов. Через мембрану осуществляется обмен веществ между клеткой и окружающей средой благодаря специальным белкам-ферментам мембраны, называемым *переносчиками*. В плазматической мембране фиксирована аденилатциклаза. Белки-рецепторы, воспринимая действие на клетку нервных импульсов и гормонов, обеспечивают запуск внутриклеточных процессов, активируют аденилатциклазу, которая преобразует АТФ в циклический АМФ (цАМФ), что вызывает активацию всех клеточных ферментов.

Цитоплазма. Представляет собой сложную коллоидную систему, образованную белками, нуклеиновыми кислотами, липидами, углеводами, неорганическими соединениями и биологически активными веществами. Она состоит из гиалоплазмы и структурных элементов.

Основное вещество (матрикс) цитоплазмы — гиалоплазма, которая имеет вид однородного стекловидного вещества. Гиалоплазма является внутренней средой клетки, в которой осуществляются все процессы обмена и поддерживается клеточный гомеостаз.

Структурными элементами (органеллами) являются митохондрии, эндоплазматическая сеть, рибосомы, комплекс Гольджи, лизосомы, клеточный центр, пероксисомы и др.

Митохондрии, или *энергетические центры клетки*, имеют вид небольших палочек или гранул. Состоят из двухслойной оболочки, внутренний слой которой образуют складки. Митохондрии — самовоспроизводящие структуры с собственной ДНК и рибосомной белоксинтезирующей системой. В митохондриях осуществляются процессы окисления и накопления энергии, т. е. они служат «энергостанцией» клетки, обеспечивая ее энергией. В митохондриях синтезируются некоторые аминокислоты, стероидные гормоны, накапливаются ионы кальция.

ФГБОУ ВПО МГАВМиБ
Библиотека

Эндоплазматическая сеть, или *ретикулум*, представляет собой систему внутриклеточных канальцев, вакуолей и цистерн, ограниченных цитоплазматическими мембранами. В ней различают две области: шероховатый эдоплазматический ретикулум и гладкий эдоплазматический ретикулум. В шероховатом эдоплазматическом ретикулуме мембраны усеяны полирибосомами, осуществляющими синтез белка. В гладком эдоплазматическом ретикулуме синтезируются триглицериды и стероидные гормоны. Благодаря такому разделению внутреннего пространства достигается возможность одновременного осуществления различных процессов в разных зонах клетки.

Рибосомы представляют собой гранулы, содержащие почти равное количество белка и РНК. Образуются из предшественников — рибонуклеопротеидов, содержащихся в ядрышках. Объединяются цепью информационной РНК в полисомы. Рибосомы — это место синтеза клеточных белков. Наиболее активно синтез клеточных белков осуществляют рибосомы, связанные с мембранами эндоплазматической сети. Они синтезируют белки, которые поступают внутрь цистерн или комплекса Гольджи и секретируются наружу. Рибосомы, расположенные в гиалоплазме, синтезируют белки для нужд клетки.

Комплекс Гольджи образован отдельными сферическими, палочковидными тельцами, на которых синтезируются полисахариды, липопротеиды, гликопротеиды, накапливающиеся в гранулах секрета. В комплексе Гольджи формируются лизосомы.

Лизосомы — небольшие тельца, ограниченные однослойной мембраной, которые содержат ферменты гидролазы (более 20). С лизосомами связаны процессы внутриклеточного пищеварения и защитные реакции клетки.

Клеточный центр состоит из центриолей, которые имеют форму цилиндра. Клеточный центр участвует во всех клеточных процессах.

Цитоплазматические микротрубочки служат для транспорта веществ в клетку и из нее.

Пероксисомы — место утилизации кислорода в клетке для катаболических реакций, образуются в гладком эдоплазматическом ретикулуме. Они производят пероксид водорода, который либо используется, либо разрушается каталазой. В них окисляются жирные кислоты, алкоголь.

Ядро. Важнейшая структура, в которой сосредоточена основная масса ДНК; является носителем генетической информации. Ядро находится в тесной взаимосвязи с цитоплазмой, со всеми органеллами клетки, и прежде всего с рибосомами.

Ядерная оболочка образована двумя липопротеидными мембранами, пространство между которыми сообщается с канальцами эндоплазматической сети. В оболочке есть поры, через которые в ядро проникают РНК, гистоны, протамины, рибонуклеазы и др.

Кариоплазма — полужидкое однородное вещество ядра. Основная часть кариоплазмы — это хроматин, в котором находятся хромосомные нити. Каждая хромосомная нить — это цепь нуклеосом.

Ядрышко состоит из трех компонентов: фибрилл, гранул и аморфного матрикса. Обеспечивает образование рибосом. В целом ядро выполняет генетическую и метаболическую роль, обеспечивает специфику клетки.

1.6.3. ТКАНИ ОРГАНИЗМА И ИХ СВОЙСТВА

1.6.3.1. КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О ТКАНЯХ ОРГАНИЗМА

В организме человека и животных выделены четыре основные группы тканей: эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная. Специализация тканей обусловлена их строением, происхождением и деятельностью (см. рис. 1).

Эпителиальная ткань. Образована клетками (эпителиальные), которые плотно прилегают друг к другу. Между эпителиальными клетками имеются незначительные пространства, заполненные межклеточным веществом. Они расположены на базальной мембране из коллагеновых волокон, под которой лежит соединительная ткань, обеспечивающая их питание; кровеносные сосуды в ней отсутствуют. Различают следующие подгруппы эпителиальной ткани:

плоский эпителий кожи, ротовой полости, пищевода, альвеол легких, капсул нефронов почек — выполняет покровную, защитную роли;

железистый эпителий пищеварительных желез, желез внутренней секреции, кожи — осуществляет секреторную деятельность, т. е. образование пищеварительных соков, пота, гормонов;

ресничный, или мерцательный, эпителий дыхательных путей — выполняет защитную роль: реснички задерживают и удаляют инородные частицы из вдыхаемого воздуха.

Соединительная ткань. Характерно, что соединительнотканные клетки (фибробласты, фиброциты, макрофаги, тучные клетки, плазматические клетки, жировые клетки и др.) обычно не прилегают друг к другу, а пространство заполнено межклеточным веществом, основа которого коллагеновые и эластические волокна. Различают следующие подгруппы соединительной ткани:

плотная соединительная ткань — образует собственно кожу, сухожилия, связки, оболочки кровеносных сосудов, роговицу глаза; ее роль — покровная, защитная, двигательная;

рыхлая соединительная ткань — образует подкожную жировую клетчатку, околосердечную сумку, связки; ее роль — соединяет кожу с мышцами, удерживает органы в надлежащем положении в организме, заполняет промежутки между органами, осуществляет терморегуляцию тела;

хрящевая соединительная ткань — образует межпозвоночные диски, хрящи гортани, трахеи, ушных раковин, поверхность суставов; ее роль — сглаживание трущихся поверхностей костей, защита от деформации дыхательных путей, ушных раковин;

костная соединительная ткань — образует кости скелета; ее роль — опорная, двигательная, защитная;

кровь — жидкая соединительная ткань — находится в кровеносной системе организма; ее роль — транспорт кислорода (O_2) и диоксида углерода (CO_2), питательных веществ и продуктов обмена веществ, гормонов; защита организма от бактерий, вирусов; распределение образующегося тепла; основной компонент внутренней среды.

Мышечная ткань. Состоит из сильно вытянутых мышечных клеток. Различают следующие подгруппы мышечной ткани:

поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань — образует скелетные мышцы; ее роль — сократительная, депонирование питательных веществ, теплообразующая;

поперечно-полосатая сердечная мышечная ткань — образует мышцу сердца; ее роль — сократительная, обеспечивающая сократительную деятельность сердца;

гладкая мышечная ткань — образует мышечную стенку пищеварительного тракта, кровеносных сосудов, мышцы кожи; ее роль — сократительная, обеспечивающая сократительную деятельность внутренних полых органов, кровеносных сосудов; поднятие волос на коже.

Нервная ткань. Состоит из нервных клеток с отростками и клеток нейроглии: макроглии (астроциты, олигодендроглиоциты, эпендимоциты) и микроглии (глиальные макрофаги).

Нервные клетки (нейроны) разнообразны по размерам и форме: овальные, треугольные, многоугольные, пирамидные, веретенообразные, звездчатые и др. Каждый нейрон имеет тело и отростки (дендрит и аксон). По количеству отростков различают *униполярные нейроны* (только один отросток — аксон), *биполярные* (два отростка — дендрит и аксон) и *мультиполярные* (несколько дендритов и один аксон). Нейроны содержат все компоненты животной клетки, специфические образования в цитоплазме: тигроидное вещество (гранулярная эндоплазматическая сеть, активно синтезирующая белок) и нейрофибриллы (тонкие нити, отражающие определенную линейную ориентацию белковых молекул в цитоплазме).

Клетки нейроглии обеспечивают опорную и трофическую роль по отношению к нейронам.

Роль нервной ткани заключается в обеспечении передачи возбуждения от рецепторов в центральную нервную систему, анализа и синтеза полученной информации, генерации собственной информации и передачи ее рабочим органам.

Нервная ткань образует нервную систему: головной и спинной мозг (центральная нервная система), периферические нервные узлы и нервы (периферическая нервная система).

1.6.3.2. ОБЩИЕ СВОЙСТВА ТКАНЕЙ ОРГАНИЗМА

Всем тканям в организме присущи определенные общие свойства.

Раздражимость — это свойство всех живых структур обратимо реагировать на изменение условий внешней и внутренней среды изменениями своих структур, обмена веществ и энергии, физических и химических процессов.

Ответная реакция всех живых тканей на действие раздражителя, сопровождающаяся обратимыми изменениями структуры, физическими и химическими явлениями, называется *биологической реакцией.*

Под раздражителем понимают любое изменение условий внешней и внутренней среды, если оно возникает внезапно, обладает достаточной силой, действует определенное время, вызывает обратимые изменения структур и деятельности живых тканей и клеток. Процесс воздействия раздражителя на живые структуры называется *раздражением.*

Различают три группы раздражителей: физические (термические, механические, электрические, световые, звуковые), физико-химические (изменение осмотического давления, реакция среды, электролитный состав) и химические (вещества пищи, гормоны, продукты обмена, яды, лекарственные вещества, кислоты и щелочи). Особо выделяют как раздражитель *нервный импульс.*

По физиологическому значению все раздражители подразделяют на адекватные и неадекватные. *Адекватные* — это раздражители, которые в естественных условиях действуют на организм и его структуры, приспособленные к восприятию этого раздражителя (например, свет адекватен для структур глаза). *Неадекватные* — это раздражители, которые в естественных условиях не действуют на организм, и структуры организма не приспособлены к их восприятию. Поэтому такие раздражители чаще всего вызывают нарушение функции организма, его болезнь.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение предмета физиологии. Поясните место физиологии в системе ветеринарного и зооинженерного образования. 2. Назовите предмет изучения физиологии, цели и задачи физиологии. 3. Назовите основные этапы истории развития и становления предмета физиологии сельскохозяйственных животных; ученых, сыгравших выдающуюся роль в развитии физиологии и сделавших значительный вклад в развитие физиологии животных. 4. Дайте определение и поясните понятия «методы» и «методические приемы», используемые в физиологии, суть методов: наблюдения, эксперимента. 5. Назовите группы приборов и оборудования, используемые в физиологических наблюдениях и опытах. Поясните принципы работы приборов, используемых для регистрации проявлений жизнедеятельности клеток, тканей и органов, организма в целом; принципы работы приборов и оборудования, используемых в физиологических экспериментах для воздействия на объект исследования. Какие приборы и оборудование, для каких целей используются и какие физиологические показатели с их помощью определяют? 6. Поясните сущность физиологических понятий: организм, орган, система органов, внешняя среда, внутренняя среда, гомеостаз. 7. Поясните понятия: раздражитель, классификация раздражителей, раздражение, раздражимость, биологическая реакция, возбудитель, классификация возбудителей, возбуждение, возбудимость, лабильность, физиологический процесс, физиологическая функция. 8. Назовите все типы тканей организма животных, типы возбудимых тканей и их основные свойства, методические приемы, доказывающие наличие этих свойств. 9. Дайте определение понятию «клетка», назовите ее основные компоненты, роль каждого компонента.

2. ВОЗБУДИМЫЕ ТКАНИ. ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

2.1. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

Особое место в физиологии отводится возбудимым тканям, которые в процессе эволюции приобрели свойство быстро отвечать на действие раздражителя.

Ткани и клетки организма, специально приспособленные к осуществлению быстрых ответных реакций на действие раздражителя, называются *возбудимыми тканями.* К возбудимым тканям принадлежат нервная, железистая, мышечная. Специфические раздражители возбудимых тканей называются *возбудителями.*

Возбудимые ткани обладают специфическими свойствами — возбудимостью и проводимостью.

Возбудимость. Это способность возбудимой ткани отвечать на действие возбудителя возбуждением.

Возбуждение — ответная реакция возбудимой ткани на действие возбудителя, проявляющаяся в совокупности физических, физико-химических, химических, метаболических процессов и изменений деятельности. Возбуждение представляет собой распространяющийся волнообразный процесс и проявляется в разных возбудимых тканях специфическим образом: в мышечной — сокращением, железистой — образованием и выделением секрета, нервной — возникновением и проведением нервного импульса.

Рефрактерность — изменение возбудимости при возбуждении. Возникновение возбуждения сопровождается многофазными изменениями возбудимости. В период возникновения и развития возбуждения возбудимость полностью исчезает. Такое состояние называется *абсолютной рефрактерностью.* Эта фаза короткая, в нервных волокнах продолжается около 0,5 мс. Она сменяется фазой *относительной рефрактерности* — постепенного восстановления возбудимости; продолжается 4...8 мс. Фаза относительной рефрактерности сменяется фазой *супернормальной,* т. е. повышенной возбудимости, или экзальтации. Далее следует фаза *субнормальной* (пониженной) *возбудимости.*

Торможение — угнетение проявлений жизнедеятельности возбудимых тканей. Оно неразрывно связано с возбуждением и может быть его результатом. Торможение является активным процессом, чем отличается от утомления. Торможение и возбуждение могут сменять друг друга.

Механизм торможения состоит в реакции гиперполяризации клеточных мембран, сопровождающейся повышением порога возбуждения и снижением лабильности. Возбуждение переходит в торможение, когда возбудитель по своей силе или частоте становится пессимальным для данного функционального состояния ткани. Торможение развивается и при первом действии специальных тормозных агентов — первично.

Обязательным и общим признаком возбуждения возбудимых тканей является возникновение *биологического тока действия*, т. е. биоэлектрических явлений.

Проводимость. Это свойство возбудимой ткани активно проводить волну возбуждения. Так, двигательный нерв кошки проводит возбуждение со скоростью 12 000 см/с.

Лабильность (функциональная подвижность). Это бóльшая или меньшая скорость тех элементарных (ответных) реакций, которыми сопровождается деятельность ткани или органа после воздействия раздражителя. Показателем (или мерой) лабильности является наибольшее (максимальное) число ответных реакций, которое ткань или орган способны воспроизвести в секунду при частых их раздражениях. Чем больше это число, тем выше лабильность. Наибольшей лабильностью обладает нервная ткань: она способна воспроизвести ритм раздражений, равный 1000 импульсов в 1 с. Лабильность бывает низкой и высокой, соответственно и ткани — низко- и высоколабильные.

Парабиоз. Это своеобразное, локальное, длительное состояние возбуждения возбудимой ткани, возникающее в ответ на разнообразные сильные воздействия (нервые импульсы, яды, лекарства в больших дозах, механические, электрические и другие раздражители), способное взаимодействовать с распространяющимся возбуждением и развивающееся на фоне избыточной, чрезвычайной деполяризации и характеризующееся нарушением проводимости и возбудимости. Парабиоз сопровождается снижением возбудимости и лабильности, прогрессирующей деполяризацией, связанными с инактивацией потока ионов натрия внутрь клетки. В развитии парабиоза выделяют три фазы: первичную (снижается возбудимость и повышается лабильность ткани), *наибольшей активности* (возбудитель достигает максимума, а лабильность начинает снижаться) и *снижения активности* (возбудимость и лабильность снижаются параллельно). В фазе снижения активности последовательно сменяют друг друга три стадии: *уравнительная* (характеризуется выравниванием ответов на сильные, частые и умеренные раздражения), *парадоксальная* (сильные раздражения вызывают меньший эффект, чем умеренные) и *тормозная* (ни сильные, ни умеренные раздражения не вызывают видимой реакции, так как в ткани развивается торможение).

2.1.1. ЗАКОНЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ

Ткани и органы организма реагируют на действие раздражителя по определенным законам.

Первый закон — закон силы. Возбудимая ткань отвечает на действие возбудителя только в том случае, если он имеет определенную силу. Минимальная сила возбудителя, способная вызвать возбуждение ткани, называется *пороговой силой*; сила возбудителя ниже пороговой называется *подпороговой*, а выше — *сверхпороговой*. Если в качестве возбудителя используется электрический ток, то минимальная сила электрического тока, способная вызвать возбуждение ткани, называется *реобазой*.

Исходя из этого закона для перехода возбудимой ткани из состояния покоя в состояние возбуждения необходимо, чтобы сила действующего возбудителя достигла пороговой (критической) величины. Чем возбудимее ткань, тем меньше для нее пороговая сила возбудителя и, следовательно, более слабый раздражитель может вызвать возбуждение. Например, возбудимость мышцы ниже, чем нерва.

Второй закон — закон времени. Возбудимая ткань отвечает на действие возбудителя пороговой силы и выше только в том случае, если возбудитель действует определенное время. Наименьшее время действия возбудителя пороговой силы, необходимое для того, чтобы вызвать возбуждение возбудимой ткани, называется *полезным временем*. Это очень малая величина, непостоянная и трудно определяемая. Она изменяется в связи с естественными изменениями возбудимости ткани под действием целого ряда факторов. В связи с этим для оценки возбудимости ткани определяют хронаксию.

Хронаксия — наименьшее время, необходимое для развития ответной реакции возбудимой ткани при условии, когда на нее действует в качестве возбудителя электрический ток, сила которого равна двум пороговым силам (удвоенной реобазе). Хронаксия измеряется в миллисекундах (мс).

Полезное время и хронаксия являются мерой возбудимости ткани; чем они меньше, тем выше возбудимость ткани, и наоборот. Измерение хронаксии мышц широко практикуется для оценки их функционального состояния. В этих целях используют прибор хронаксиметр.

Третий закон — закон нарастания силы (крутизны) возбудителя. Возбудимая ткань отвечает на действие возбудителя только при условии, если возбудитель достигает пороговой силы со скоростью, превышающей скорость развития аккомодации в данной ткани. При малой скорости нарастания силы возбудителя он может не вызвать ответной реакции. Это связано со свойством ткани приспосабливаться к раздражителю, реагировать на вызываемые сдвиги активным противодействием. Изменение состояния тканей, препятствующее развитию возбуждения при длительном действии возбудителя одной силы, называется *аккомодацией* (приспособлением). Показателем аккомодации служит минимальная скорость нарастания силы возбудителя, при которой действующий стимул еще способен вызвать ответную реакцию ткани.

Четвертый закон — полярный закон действия возбудителя, или закон действия постоянного тока. При действии постоянного тока на ткань возбуждение ткани возникает только на катоде или аноде, т. е. в момент замыкания цепи постоянного тока возбуждение возникает всегда только под катодом, а в момент размыкания — только под анодом.

В области положительного полюса — анода — положительный заряд мембраны возрастает, происходит *гиперполяризация*, под катодом положительный заряд снижается — возникает *деполяризация*. В области анода возбудимость снижается (анэлектрон), а в области катода возбудимость повышается (катэлектрон).

Пятый закон — закон «все или ничего». Структурно-функциональные единицы тканей (клетки, нервные волокна и др.) отвечают на действие возбудителей по закону «все или ничего». Сущность этого явления состоит в том, что на действие возбудителя подпороговой силы они не отвечают возбуждением, а на возбудитель пороговой силы отвечают возбуждением максимальной силы. Это универсальный закон, но он не всегда четко проявляется в обычных условиях, так как ткани состоят из отдельных структурно-функциональных элементов, обладающих разной возбудимостью.

2.1.2. БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ

Живая клетка в результате обмена веществ и специфической деятельности непрерывно генерирует электрические потенциалы — *биологический ток*. По условиям возникновения в живых тканях биотока различают потенциал покоя и потенциал возбуждения, или биологический ток покоя и биологический ток действия.

Мембраны клеток возбудимых тканей обладают свойством избирательной проницаемости. Благодаря этому свойству и специальному «калий-натриевому насосу» мембран клеток между цитоплазмой и окружающей клетку средой создается и поддерживается ионное неравновесие. В состоянии физиологического покоя в протоплазме нервных и мышечных клеток больше в 30...50 раз ионов калия, меньше в 8...10 раз ионов натрия и в 50 раз, например, ионов хлора, чем во внеклеточной жидкости (рис. 2).

Переносчик на внутренней поверхности мембраны захватывает из цитоплазмы ионы натрия и переносит их на ее наружную поверхность (рис. 3). Здесь ионы натрия отщепляются, а к переносчику присоединяются ионы калия, с которыми он движется обратно к внутренней поверхности мембраны. Работа натрий-калиевого насоса требует затрат энергии. Источником ее служит энергия макроэргических связей АТФ (аденозинтрифосфорной кислоты). Расщепление АТФ происходит под влиянием фермента аденозин-трифосфатазы.

Мембрана клетки поляризуется главным образом ионами K^+, Na^+ и Cl^-. Мембрана более проницаема для ионов K^+, которые непрерывно выходят на поверхность клетки, сообщая ей положительный заряд. Остающиеся на внутренней поверхности клетки анионы, для которых мембрана непроницаема, обеспечивают ей отрицательный заряд. Если наложить один электрод на поверхность клетки, а другой ввести внутрь клетки и соединить их с гальванометром, то обнаружится разность потенциалов (биологический ток), которая составит −15...−90 мВ.

Ток, обнаруженный в возбудимых тканях в состоянии покоя, называется *биологичес-*



Рис. 2. Схема распределения основных ионов внутри и вне клетки (Na^+ — ионы натрия, K^+ — ионы калия; Ан — анионы)

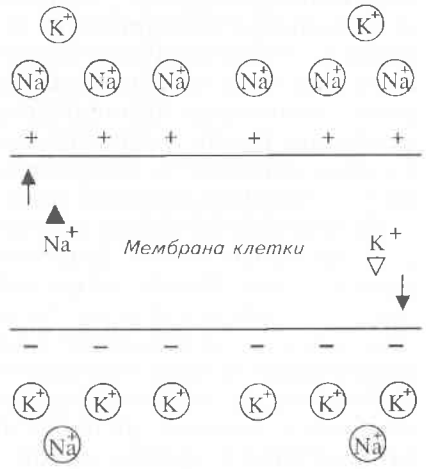


Рис. 3. Модель активного транспорта ионов натрия (Na^+) и калия (K^+) через мембрану клетки:

▲ — переносчик Na^+; ▽ — переносчик K^+

ким током покоя, или *потенциалом покоя.* Величина потенциала покоя определяется соотношением числа положительно заряженных ионов натрия, диффундирующих в единицу времени из клетки наружу, и положительно заряженных ионов калия, диффундирующих через мембрану в противоположном направлении.

При действии на возбудимую ткань возбудителя в месте его действия мембрана теряет свойство избирательной проницаемости, в результате этого резко возрастает проницаемость для ионов Na^+ (рис. 4).

Поток ионов Na^+ из окружающей среды, устремляясь в клетку, создает положительный заряд на внутренней поверхности мембраны и отрицательный — на наружной поверхности мембраны. Выход ионов K^+ при этом подавляется. Происходит быстрая и полная деполяризация мембраны с последующей фазой смены полярности. Мембранный потенциал изменяется от –70 до +40 мВ на пике за 1 мс. Возникает быстрое колебание (спайк) мембранного потенциала, которое называется *потенциалом действия.*

Генерация потенциалов действия связана с активной работой механизма открытия и закрытия натриевых и калиевых каналов мембраны, а главное — с работой ионных насосов. При одном нервном импульсе через каждый 1 мкм^2 поверхности нервного волокна внутрь его проходит порядка 20 000 ионов Na^+; нерв может выдержать миллионы таких импульсов подряд.

После исчезновения термодинамической движущей силы, способствующей входу Na^+, натриевые каналы спонтанно закрываются (натриевая инактивация) и открываются калиевые каналы. Ионы K^+ в большом количестве выходят из клетки и скапливаются на наружной поверхности, в результате мембранный потенциал вновь становится отрицательным. Происходит реполяризация мембраны. Калий-натриевый насос быстро выкачивает вошедшие в клетку ионы Na^+ и обменивает их на ионы K^+. В генерации самого потенциала действия насос не участвует.

Величина потенциала действия нерва и скелетной мышцы составляет около 120 мВ. Колебание потенциала действия продолжается 1...5 мс. В потенциале действия различают пик длительностью 0,5...0,8 мс и следовые потенциалы (рис. 4). Пик потенциала действия имеет восходящую и нисходящую фазы. Во время восходящей фазы вначале исчезает исходная поляризация мембраны, поэтому ее называют *деполяризация,* затем изменяется знак потенциала — *реверсия.* Во время нисходящей фазы заряд мембраны возвращается к уровню покоя; ее называют *реполяризация.* При реполяризации отмечают следовые потенциалы: следовые деполяризацию и гиперполяризацию. Во время деполяризации за доли миллисекунды одновременно открывается максимальное количество натриевых каналов, проницаемость мембраны для ионов Na^+ возрастает в 500 раз по сравнению с покоем. Увеличение натриевой проницаемости кратковременно (0,5...1,5 мс), после чего проницаемость мембраны для ионов Na^+ вновь понижается до исходного уровня, происходит инактивация механизма натриевой проницаемости. Проницаемость мембраны для ионов K^+ повышается в 10...15 раз. Ионы K^+ начинают усиленно выходить из

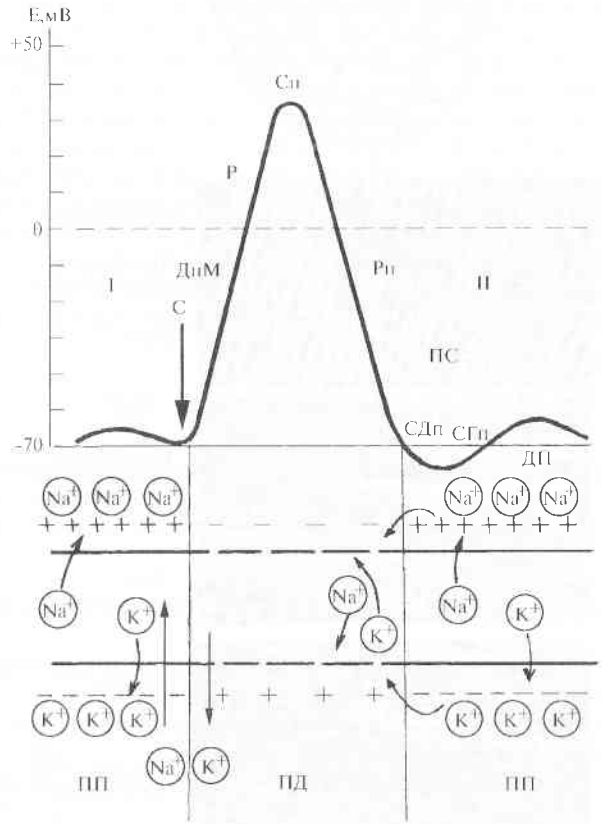


Рис. 4. Нарушение деятельности натрий-калиевого насоса, изменение проницаемости мембраны, обусловливающее вхождение ионов Na^+ внутрь клетки, и деполяризация, потенциал действия:

Na^+ — ионы натрия; K^+ — ионы калия; ПП — потенциал покоя; ПД — потенциал действия; I — восходящая и II — нисходящая кривые ПД; С — стимул (раздражитель); ДпМ — деполяризация мембраны; Р — реверсия или овершут (перезарядка мембраны); Сп — спайк (пик ПД); Рп — реполяризация; ПС — потенциалы следовые; СДп — следовая деполяризация; СГп — следовая гиперполяризация; ДП — деполяризующий потенциал. *Прямые стрелки* указывают направление пассивного движения ионов Na^+ и K^+ по градиенту концентрации; *короткие изогнутые стрелки* — местные токи

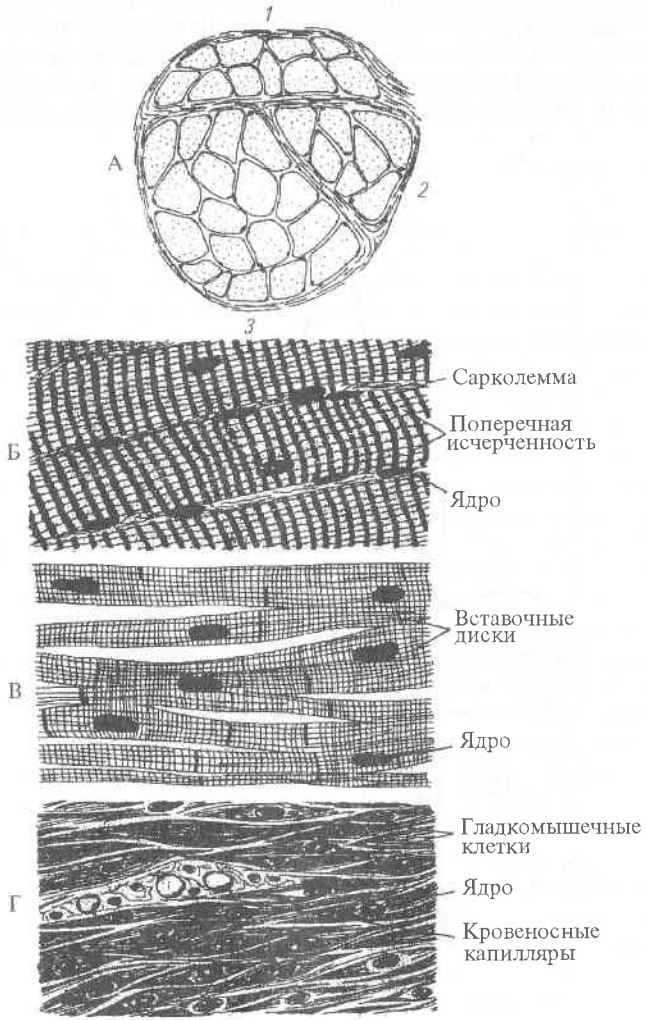


Рис. 5. Типы мышечной ткани:

А — поперечное сечение скелетной мышцы: *1, 2, 3* — мышечные пучки, состоящие из волокон, и соединительнотканные прослойки между волокнами и пучками; Б — продольное сечение скелетной мышцы; видны отдельные волокна, сарколемма и поперечная исчерченность (темные и светлые полосы); В — сердечная мышца; видны поперечная исчерченность и области соединения волокон (вставочные диски); Г — гладкая мышца; видны отдельные клетки без поперечной исчерченности

клетки, унося из нее положительные заряды, и восстанавливают исходную разность потенциалов. После восстановления потенциала покоя часть «ворот» в калиевых каналах опять закрывается.

На наружной поверхности мембраны в месте действия возбудителя создается отрицательный заряд, а соседний участок мембраны остается положительно заряженным. Эта разность потенциалов — *ток действия* — является источником возбуждения невозбужденного соседнего участка. Таким образом, последовательным возникновением и исчезновением потенциала действия возбуждение проводится, распространяясь по возбудимой ткани. Разность потенциалов приводит к появлению *локальных* (круговых) *токов*, циркулирующих между возбужденным и невозбужденным участками мембраны по внешней и внутренней ее сторонам. Круговой ток раздражает невозбужденный участок, и возникает потенциал действия.

Калий-натриевый насос представлен специальными переносчиками ионов. Это белки-ферменты, локализованные в мембране клеток, которые транспортируют ионы K^+ внутрь клеток, а ионы Na^+ из клетки в окружающую среду и восстанавливают ионное неравновесие в клетке.

2.2. ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

У животных различают три вида мышц согласно их строению и физиологическим свойствам: поперечно-полосатые скелетные, поперечно-полосатая сердечная и гладкие (рис. 5).

2.2.1. ПОПЕРЕЧНО-ПОЛОСАТЫЕ СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ

Скелетные мышцы вместе со скелетом составляют опорно-двигательную систему организма, которая обеспечивает поддержание позы и перемещение отдельных частей тела и всего тела в пространстве. Наряду с этим скелетные мышцы и скелет выполняют и защитную функцию, предохраняя внутренние органы от повреждений. Масса мышц может составлять 50 % массы тела. По структурной организации и физиологической роли мышцы подразделяют на динамические и статодинамические.

Строение. Скелетные мышцы состоят из большого количества *мышечных волокон* (рис. 6), которые объединяются в *мышечные пучки*. В одном пучке 20...60 волокон. Мышечные волокна — это специализированные клетки цилиндрической формы длиной 10...12 см и диаметром 10...100 мкм.

Каждое мышечное волокно имеет оболочку (сарколемму) и цитоплазму (саркоплазму). В саркоплазме находятся все компо-

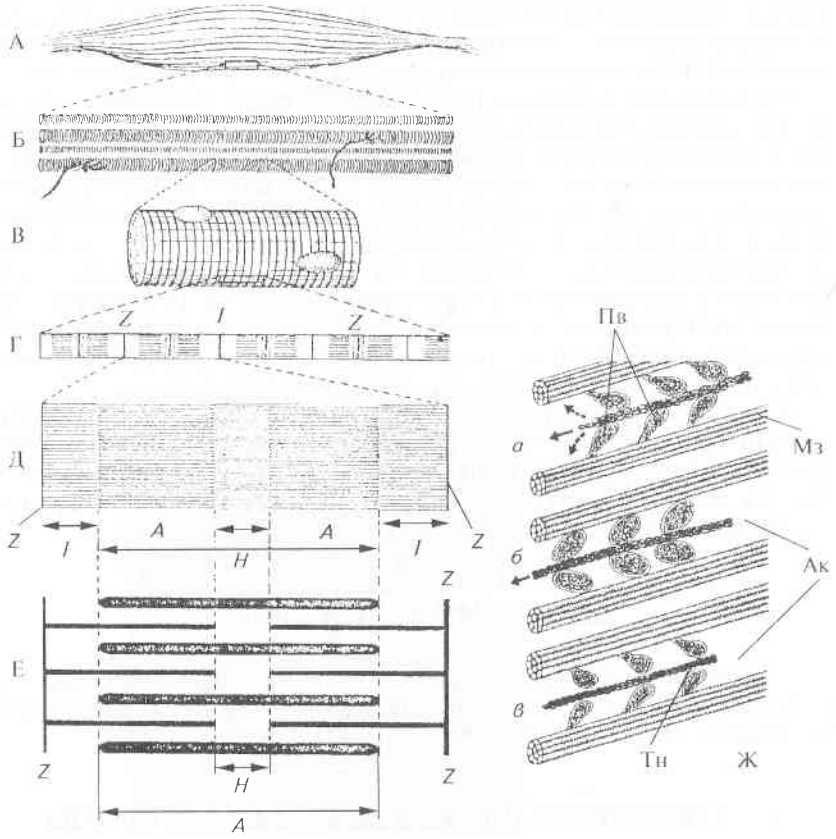


Рис. 6. Схема строения скелетной мышцы:

А — мышца; Б — часть мышцы (увеличена, чтобы показать мышечное волокно); В — часть мышечного волокна (увеличена, чтобы показать миофибрилл); Г — часть миофибриллы (увеличена, чтобы показать актиновые и миозиновые волокна); Д — часть миофибриллы (увеличена, чтобы показать саркомер, ограниченный с двух сторон мембранами); *Z* — линии: *I* — изотропные участки, образованные актиновыми нитями; *A* — анизотропные участки, образованные миозиновыми нитями; *H*-зона — в центральной части анизотропного участка, актиновые и миозиновые нити не перекрывают друг друга; Е — миозиновые и актиновые протофибриллы; Ж — взаимодействие между миозином и актином при сокращении мышц; *а...б* — фазы взаимодействия, *в...а* — отсутствие взаимодействия; Ак — актин; Мз — миозин; Тн — тропонин; Пв — поперечные выступы (головки) специального белка миозиновых нитей

ненты животной клетки, и вдоль оси мышечного волокна располагаются тонкие нити — *миофибриллы* (более 2 тыс.), а в них — *протофибриллы*, нити белков миозина и актина. Они являются сократительным аппаратом мышечного волокна. Миофибриллы (4...20) объединяются в группы — колонки. Каждая миофибрилла Z-мембранами разделена приблизительно на 20 тыс. саркомеров длиной около 2,5 мкм. На обоих концах саркомеров к Z-мембране прикреплены около 2500 тонких актиновых нитей, а в середине расположено около 2500 миозиновых толстых нитей. Нити актина своими концами частично входят между миозиновыми нитями. В 1 г ткани скелетной мышцы содержится 100 мг «сократительных белков» — актина и миозина.

Механизм мышечного сокращения. Обусловлен взаимодействием актина и миозина (рис. 7 и 8). Взаимодействие актина и миозина тормозится системой мышечных белков. На поверхности актиновых нитей имеется два белка — тропонин и тропомиозин. Поступление импульса к мышце сопровождается выходом из саркоплазматического ретикулума мышечного волокна ионов Ca^{2+}, которые, взаимодействуя с белком тропонином, образуют комплекс, и он толкает тропомиозин в желобки между двумя цепями актина. За счет гребковых движений головок (специального белка) миозиновых нитей актиновые нити втягиваются на миозиновые, и мышца укорачивается. Кальциевый насос транспортирует ионы Ca^{2+} в систему саркоплазматического ретикулума, происходит отсоединение поперечных мостиков миозина от актина, и мышца расслабляется. Непосредственным источником энергии для сокращения является АТФ. Энергия АТФ обеспечивает перемещение поперечных мостиков. Молекула АТФ связывается с поперечным мостиком после завершения его гребкового движения. Расщепление АТФ до АДФ и фосфата — обязательное условие для следующего прикрепления поперечного мостика к актину.

Свойства. Поперечно-полосатым скелетным мышцам присущи основные свойства возбудимых тканей — возбудимость и прово-

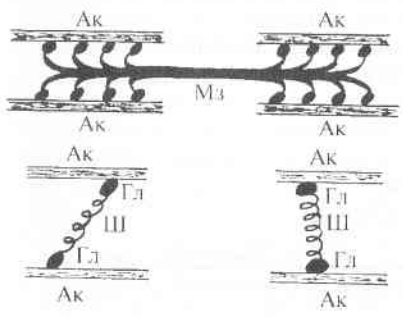


Рис. 7. Поперечные мостики:

Ак — актин; Мз — миозин; Гл — головка; Ш — шейка

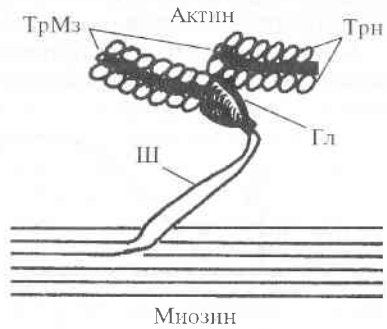


Рис. 8. Актиновые и миозиновые нити:

Трн — тропонин; ТрМз — тропомиозин; Гл — головка; Ш — шейка

димость, а также в определенной степени упругость, растяжимость, эластичность, пластичность. Возбуждение в белых волокнах распространяется со скоростью 12...15 м/с, в красных — 3...4 м/с.

В волокнах белых мышц много миофибрилл и мало саркоплазмы, в волокнах красных мышц мало миофибрилл и много саркоплазмы. Соответственно различают быстрые двигательные единицы (в белых мышцах) и медленные двигательные единицы (в красных мышцах).

Возбуждение мышцы внешне проявляется в виде сокращения. В ответ на одиночное раздражение мышца отвечает *одиночным сокращением* (рис. 9). Оно осуществляется очень быстро (0,04...0,1 с). В одиночном сокращении различают три фазы: скрытую, укорочения и расслабления.

Один мотонейрон через свой аксон в мышце иннервирует несколько мышечных волокон. Один нейрон и иннервируемые им мышечные волокна составляют *моторную единицу*. Моторные единицы имеют разную возбудимость, вовлекаются в ответную реакцию при разной силе импульсов: по мере увеличения силы импульсов сила сокращения мышцы увеличивается.

В естественных условиях к мышце поступает, как правило, не один, а серия импульсов. На серию импульсов мышца отвечает длительным сокращением (рис. 10), которое называется *тетаническим* (*тетанус*).

Различают гладкий и зубчатый тетанус. Гладкий тетанус возникает при частых ритмах раздражения, когда каждый очередной импульс застает мышцу в фазе укорочения предыдущего сокращения и на это сокращение накладывается новое сокращение; зубчатый тетанус возникает при редких ритмах раздражения, когда каждый очередной импульс застает мышцу в начале фазы расслабления и вызывает новое сокращение (сокращение мышцы регистрируется в виде зубцов).

Сокращение мышцы при постоянной нагрузке, сопровождающееся одним и тем же напряжением, называется *изотоническим*. Сокращение мышцы, когда она развивает силу, но не может укорачиваться из-за чрезмерно большой нагрузки, называется *изометрическим*.

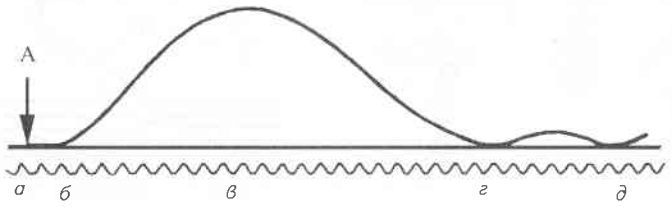


Рис. 9. Одиночное сокращение мышцы:

А — момент раздражения мышцы; *а...б* — скрытый период; *б...в* — укорочение, *в...г* — расслабление; *г...д* — последовательные эластические колебания

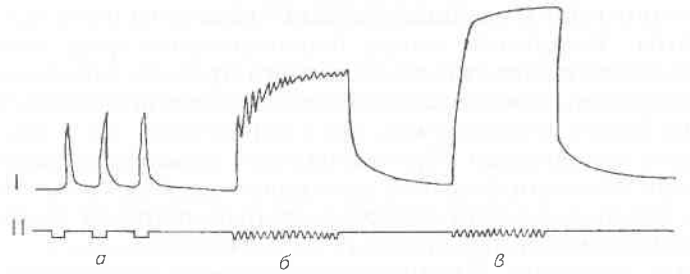


Рис. 10. Сокращение скелетной мышцы при разной частоте раздражения:

I — сокращение мышцы; II — отметка частоты раздражения; *а* — одиночные сокращения; *б* — зубчатый тетанус; *в* — гладкий тетанус

Поперечно-полосатые скелетные мышцы относят к произвольным мышцам, т. е. они сокращаются по воле животного. В эту группу входят скелетные мышцы головы, шеи, туловища и конечностей, мышцы гортани, языка. Сократительная деятельность различных групп мышц очень разнообразна. Их согласованность обусловливает движение тела, в котором участвует большое количество мышц. Основная деятельность скелетных мышц связана с обеспечением перемещения отдельных частей и организма в целом, обеспечением позы.

Отдельные группы мышц осуществляют свою сократительную деятельность в связи с определенными приспособительными реакциями. Жевательные мышцы обеспечивают движение челюсти, мимические — мимику, круговые — движение губ.

Затылочные, спинные, грудные, брюшные, межреберные мышцы, диафрагма обеспечивают поддержание естественного положения туловища, движение тела, сгибание и разгибание, поворот вправо и влево, дыхательные движения.

Двуглавая и трехглавая мышцы передних конечностей, двуглавая, четырехглавая, икроножная мышцы задних конечностей, мышцы стопы обеспечивают сгибание, разгибание и движение конечностей.

Работа, сила и утомление мышц. Работа мышц. Под работой мышц понимают удержание или перемещение тяжести за счет их сокращения. Если мышцы обеспечивают позу, это *статическая работа*, если движение, то это *динамическая работа*. Обе работы мышц дополняют друг друга.

Сокращаясь, мышца действует на кость как на рычаг и производит *механическую работу*. Величину механической работы определяют как произведение массы груза на величину расстояния, на которое перемещен груз; измеряют в Дж.

Величина работы мышцы зависит от величины нагрузки и ритма работы. Увеличение массы перемещаемого груза повышает производимую работу, но до известного предела, после которого величина работы уменьшается. Наиболее производительной оказывается работа, совершаемая при средней нагрузке и при среднем ритме сокращений. При частых или редких сокращениях, а также при слишком большой или малой нагрузке механическая работа мышц снижается. Законы средней нагрузки и среднего ритма мышц были установлены И. М. Сеченовым.

Сила мышцы. Мышца характеризуется определенной силой. Измеряется по максимальному грузу, который мышца в состоянии поднять, либо по максимальному напряжению, которое она может развить в условиях изометрического сокращения. Одиночное мышечное волокно способно развить напряжение 200 мг. Сила мышцы зависит от ее поперечного сечения. Сила мышцы с косо расположенными волокнами значительно больше, чем сила мышцы той же толщины, но при продольном расположении волокон. Отношение максимальной силы к ее анатомическому поперечнику называется *относительной силой*. Поперечный разрез мышцы перпендикулярно ходу ее волокна называется *физиологическим поперечником мышцы*. Отношение максимальной силы мышцы к ее физиологическому поперечнику называется *абсолютной силой мышцы*.

Мощность мышцы равна произведению мышечной силы на скорость укорочения.

Утомление мышцы. Мышцы не могут работать беспрерывно. Длительная работа приводит к снижению работоспособности их.

Временное понижение работоспособности мышцы, наступающее при длительной работе и исчезающее после отдыха, называется *утомлением мышцы*. Принято различать два вида утомления мышц: ложное и истинное. При *ложном утомлении* утомляется не сама мышца, а особый механизм по передаче импульсов с рецепторного нейрона на вставочный и эфферентный и с нерва на мышцу — *синапс*. В синапсе истощаются резервы медиатора. При *истинном утомлении* в мышце накапливаются недоокисленные продукты распада питательных веществ вследствие недостаточного поступления кислорода и истощаются запасы источников энергии для мышечного сокращения.

Утомление проявляется уменьшением силы сокращения и степени расслабления мышцы. Если мышца на некоторое время прекращает работу и находится в состоянии покоя, то восстанавливается работа синапса, с кровью удаляются из мышцы продукты обмена и доставляются к ней питательные вещества; мышца вновь приобретает способность сокращаться и производить работу.

2.2.2. ГЛАДКИЕ МЫШЦЫ

Гладкие мышцы в организме находятся в полых внутренних органах (желудок, кишечник и др.), в кровеносных сосудах, коже (рис. 11).

Строение. Основными структурно-физиологическими единицами гладких мышц являются *миоциты* — мышечные клетки веретенообразной формы. Их длина 60...400 мкм, диаметр 4...10 мкм. Клетки соединены особыми межклеточными контактами (десмосомами). Миоцит имеет одно ядро и все компоненты животной клетки. Сократительный аппарат представлен нерегулярно распределенными миозиновыми и актиновыми протофибриллами. Миоциты в гладких мышцах, соединяясь между собой наружными слоями мембран в отдельных участках (нексусах), образуют «функциональный синцитий». Гладкие мышечные волокна не имеют поперечной исчерченности.

Клетки укорачиваются в результате относительного скольжения нитей. Скорость скольжения и скорость расщепления АТФ в 100...1000 раз меньше, чем в скелетных мышцах. Благодаря этому гладкие мышцы хорошо приспособлены для длительного стойкого сокращения без утомления, с небольшой затратой энергии.

Свойства. Гладкие мышцы обладают теми же основными свойствами, что и поперечно-полосатые скелетные мышцы. Но им присущи отличительные особенности: автоматия, т. е. способность сокращаться и расслабляться без внешних раздражений, за счет возбуждений, возникающих в них самих (в пейсмекерных клетках); высокая чувствительность к химическим раздражителям; выраженная пластичность — свойство сохранять приданное растяжением состояние; во многих случаях при сильном растяжении — активация сокращения.

У гладких мышц артериол, артерий, спермиопроводов, радужной оболочки, а также ресничных мышц отсутствует спонтанная активность.



Рис. 11. Гладкие мышцы:

1 — мышечная оболочка стенки кишечника; *2* — гладкомышечные клетки

Гладкие мышцы относят к непроизвольным мышцам, т. е. их сокращение не зависит от воли животного. Особенности двигательной деятельности желудка, кишечника, кровеносных сосудов и кожи в известной степени определяются физиологическими возможностями гладких мышц этих органов.

2.3. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВОВ

Нерв — это сложное образование из большого числа нервных волокон, заключенных в общую соединительнотканную оболочку. Нервное волокно представляет собой отросток нервной клетки (нейрона) — дендрит или аксон.

Строение. Нервное волокно состоит из осевого цилиндра и покрывающей его миелиновой оболочки, прерывающейся через каждые 1...2,5 мм (перехваты Ранвье). Миелиновая оболочка формируется в результате того, что миелоцит (шванновская клетка) многократно обертывает осевой цилиндр и слои, сливаясь, образуют плотный жировой футляр, т. е. миелиновую оболочку. Такие волокна называют *миелиновыми,* или *мякотными.* Нервные волокна, не имеющие миелиновой оболочки, называют *безмякотными;* они изолированы друг от друга только шванновскими клетками. Осевой цилиндр содержит аксоплазму, пронизанную нейрофибриллами и микротрубочками, покрыт плазматической мембраной.

Каждая структура нервного волокна выполняет определенную физиологическую роль: поверхностная мембрана осевого цилиндра проводит нервные импульсы; миелиновая оболочка изолирует проведение импульсов в каждом нервном волокне и участвует в питании осевого цилиндра; нейрофибриллы, микротрубочки и транспортные филаменты обеспечивают ток аксоплазмы, транспорт различных веществ от тела нейрона и в обратном направлении (рис. 12).

Все нервные волокна по строению делят на миелиновые и безмиелиновые, а по физиологическому значению (структурным особенностям и скорости проведения возбуждения) на тип А (Аα, Аβ, Аγ, Аδ) — толстые миелиновые, быстропроводящие афферентные и эфферентные, тип В — вегетативные преганглионарные мякотные и тип С — безмякотные, тонкие, медленнопроводящие, постганглионарные вегетативные нервные волокна и афферентные волокна от рецепторов тепла, давления, боли.

У волокон типа Аα диаметр составляет 12...22 мкм, скорость проведения импульсов — 70...120 м/с, у Аβ — 8...12 и 40...70, у Аγ — 4...8 и 15...40, у Аδ — 1...4 и 5...15; у В — 1...3,5 и 3...18; у С — 0,5...2,0 мкм и 0,5...3 м/с соответственно.

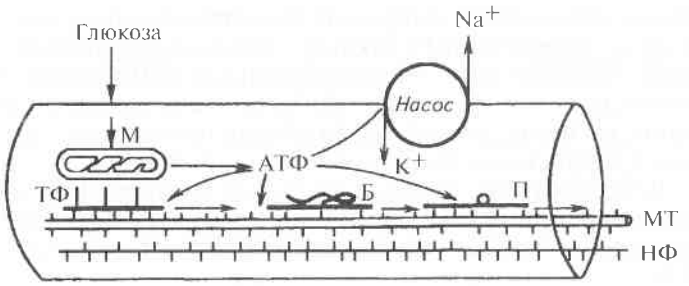


Рис. 12. Транспортный механизм нервного волокна:

МТ — микротрубочки и НФ — нейрофиламенты образованы миозином, тонкие ТФ — транспортные филаменты (нити) — актином. При расщеплении АТФ транспортные нити скользят вдоль микротрубочек и таким образом переносят прикрепившиеся к ним митохондрии (М), молекулы белка (Б) или пузырьки (П) с медиатором. АТФ продуцируют митохондрии в результате распада глюкозы, проникающей в волокно. Энергию АТФ частично использует также натриевый насос поверхностной мембраны

Свойства. Основные свойства нервного волокна: возбудимость и проводимость. Возбуждение распространяется вдоль волокна в виде потенциалов действия: от рецепторов в центральную нервную систему по *афферентному нервному волокну*, от центральной нервной системы к периферическому исполнительному органу по *эфферентному нервному волокну.*

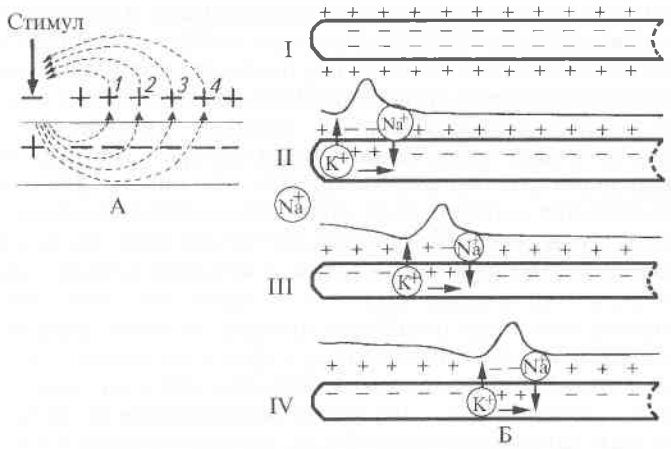


Рис. 13. Схема распространения возбуждения по нервному волокну (нерву):

А — за счет малых круговых токов: *1, 2* — участки возбуждения; *3, 4* — отсутствие возбуждения; Б — последовательные стадии: I — физиологический покой; II, III, IV — стадии распространения потенциала действия. Вход Na^+ деполяризует, а выход K^+ гиперполяризует участок мембраны

Процесс проведения импульсов по нервным волокнам осуществляется по определенным законам: при условии анатомической и физиологической целостности волокна; изолированно по каждому волокну; в той части, где тело нейрона переходит в аксон, в начальном сегменте, импульсы по аксону проводятся к его окончанию и в тело клетки по направлению к ее дендритам — двусторонне. В безмякотных нервных волокнах возбуждение распространяется непрерывно вдоль всей мембраны, а в миелинизированных волокнах — только скачкообразно через перехваты Ранвье (рис. 13).

Нерв относительно неутомляем, так как тратит мало энергии (в основном на работу натрий-калиевого насоса).

2.4. НЕРВНО-МЫШЕЧНАЯ ПЕРЕДАЧА ВОЗБУЖДЕНИЯ. СИНАПС

Возбуждение с нервного волокна на нервную, мышечную и железистую клетку передается через специальное структурное образование с помощью особого механизма в результате выделения нервными окончаниями специфических химических соединений — медиаторов (передатчиков) нервного импульса. Роль медиатора у животных в скелетных мышцах играет *ацетилхолин*.

Синапс — структурно-физиологическое образование, обеспечивающее передачу возбуждения с нервного волокна на иннервируемую им клетку (мышечную, нервную или железистую).

Строение синапса. Синапсы состоят из трех основных элементов: пресинаптической мембраны, постсинаптической мембраны и синаптической щели (рис. 14). Пресинаптическая мембрана покрывает расширенное нервное окончание, которое представляет собой нейросекреторный аппарат. В пресинаптической части нервного волокна находятся пузырьки и митохондрии, обеспечивающие синтез медиатора. Медиаторы депонируются в пузырьках (гранулах). Постсинаптическая мембрана — утолщенная часть мембраны клетки, с которой контактирует пресинаптическая мембрана. Имеет электрически возбудимые ионные каналы и поэтому способна к генерации потенциала действия, а также специальные белковые структуры — рецепторы, воспринимающие действие медиаторов. Синаптическая щель — пространство между пре- и постсинаптическими мембранами (50...500 нм); заполнено жидкостью, которая близка по составу к плазме крови.

Возбуждение распространяется по нервному волокну в виде потенциала действия (нервного импульса); достигнув пресинаптической мембраны, вызывает ее деполяризацию, что приводит к

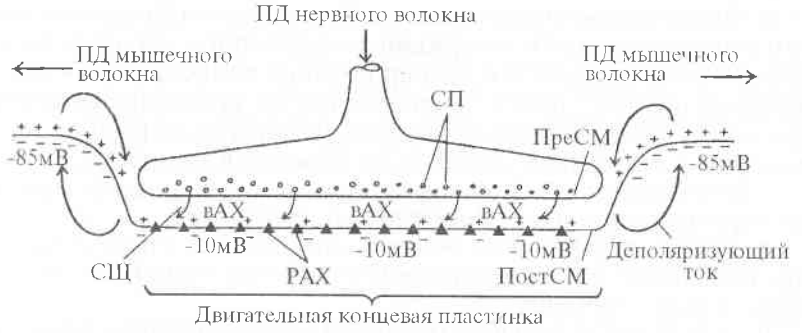


Рис. 14. Нервно-мышечная передача возбуждения:

ПД — потенциал действия (нервный импульс), идущий по аксону; ПреСМ — пресинаптическая мембрана; ПостСМ — постсинаптическая мембрана; СЩ — синаптическая щель; СП — синаптические пузырьки, заполненные медиатором ацетилхолином (АХ); вАХ — высвобождение ацетилхолина в синаптическую щель; РАХ — рецепторы ацетилхолина; АХ связывается с рецепторами, встроенными в ПостСМ (двигательную концевую пластинку); потенциал двигательной концевой пластинки снижается от –85 мВ до –10 мВ (возникает потенциал концевой пластинки); под действием тока, идущего от деполяризованной ПостСМ к граничащей с ней мембране мышечного волокна, в последней возникает ПД

открытию кальциевых каналов. Ионы Ca^{2+} входят внутрь нервного окончания и способствуют освобождению медиатора из синаптических пузырьков и выходу его в синаптическую щель. Медиатор быстро диффундирует через щель и воздействует на постсинаптическую мембрану — взаимодействует с рецептором (ацетилхолин — с холинорецептором, норадреналин — с адренорецептором и т. д.). На взаимодействие медиатора с рецептором мембрана отвечает изменением проницаемости для ионов Na^+ и K^+, что приводит к ее деполяризации, возникновению потенциала действия, генерации возбудительного постсинаптического потенциала. Под влиянием этого потенциала происходит деполяризация соседних с синапсом участков мембраны. Таким образом потенциал действия распространяется по всему органу.

Медиаторы выбрасываются в синаптическую щель не только при возбуждении, но и в покое. В покое выделяются малые порции (кванты) медиатора, но под влиянием нервного импульса одновременно выбрасывается значительное количество таких квантов. Избыток медиатора разрушается специальными ферментами: ацетилхолин — холинэстеразой, норадреналин — моноаминооксидазой и катехол-О-метилтрансферазой.

Свойства синапсов. Синапсы обладают рядом специфических свойств.

1. Одностороннее проведение возбуждения: возбуждение проводится через синапс только в одну сторону (в одном направлении) с нерва (аксона) на мышцу (другой орган).

2. Замедленное проведение возбуждения: возбуждение через синапсы проводится с задержкой в сравнении с нервным волокном. Объясняется это тем, что проведение возбуждения — многоэтапный процесс: время затрачивается на секрецию медиатора, его диффузию к постсинаптической мембране, активацию мембраны, рост потенциала действия до пороговой величины.

3. Утомление: состояние, связанное с уменьшением резерва медиатора при длительном поступлении импульсов.

4. Низкая лабильность: обусловлена тем, что проведение возбуждения через синапс сопряжено с затратой относительно большого периода времени.

В гладких мышцах и в центральной нервной системе имеются и тормозные синапсы. Нервные импульсы высвобождают из нервных окончаний содержащийся в них тормозной медиатор: в кишечнике, бронхах — *норадреналин*, в мышечных клетках сфинктера мочевого пузыря, водителя ритма сердца и других — *ацетилхолин*, в центральной нервной системе — *гамма-аминомасляную кислоту* и др.

Относительно редко участвует электрический механизм передачи импульса через синапс. В этом синапсе потенциал действия передается без химического посредника.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение понятию «возбудимая ткань». **2**. Назовите общий показатель возникновения и распространения возбуждения в возбудимых тканях. **3**. Дайте определение понятию «ток покоя». Показателем чего этот ток является? Какова технология доказательства его наличия? **4**. Дайте определение понятию «биологический ток действия». Следствием чего он является? Какова технология доказательства появления тока действия и для чего используются показатели его регистрации? **5**. Поясните, чем обусловлено ионное неравновесие между цитоплазмой и межтканевой жидкостью возбудимых тканей, чем и как оно поддерживается и восстанавливается при возбуждении ткани. **6**. Назовите законы, по которым возбудимая ткань отвечает возбуждением на действие возмущающих факторов. Чем обусловлено применение электрического тока в исследованиях проявления этих законов? **7**. Поясните закон силы действия возбудителя на возбудимую ткань. Какова технология определения пороговой силы возбудителя? **8**. Поясните закон времени действия возбудителя на возбудимую ткань. Какова технология определения реобазы, полезного времени, хронаксии? **9**. Поясните закон крутизны нарастания силы возбудителя при действии на возбудимую ткань. Какова технология определения проявления этого закона? Дайте определение понятию «аккомодация». **10**. Поясните закон «все или ничего». Какова технология определения? Какие структуры реагируют на действие возбудителя по закону «все или ничего»? **11**. Поясните закон полярного действия постоянного электрического тока на возбудимую ткань. Какова технология определения этого закона? **12**. Назовите принципы, лежащие в основе приспособительной деятельности организма к изменяющимся условиям среды. **13**. Каковы происхождение нервного волокна, его структурные элементы? Поясните роль этих элементов. **14**. Дайте физиологическую классификацию нервных волокон. **15**. Охарактеризуйте специфические свойства нервных волокон, механизм проведения возбуждения в миелиновых и безмиелиновых нервных волокнах. Какова технология определения наличия свойств у нервных волокон? **16**. Дайте определение понятию «синапс». Поясните структурную организацию синапса и его роль. Каков механизм осуществления передачи возбуждений с нейрона на нейрон в нервной системе и с нейрона на исполнительные органы? **17**. Поясните свойства синапса, технологию определения свойств синапса. **18**. Назовите, какие виды мышц различают у животных. **19**. Поясните строение скелетных мышц. **20**. Поясните механизм сокращения мышц. **21**. Назовите и поясните свойства мышц. **22**. Какие фазы выделяют в сокращении мышц? **23**. Чем объяснить тот факт, что с увеличением силы раздражения увеличивается сила сокращения мышцы? **24**. Какие сокращения мышц называют тетаническими и какова их природа? **25**. Какие сокращения мышцы называют тонусом? **26**. Какие сокращения мышц называют изотоническими и изометрическими? **27**. Чем определяется сила мышц и от каких факторов она зависит? **28**. Как определяют работу мышц? **29**. При каких условиях мышца производит наибольшую работу? **30**. Дайте определение понятию «утомление мышц». Поясните механизм утомления и характерные черты проявления утомления. **31**. Назовите структурные особенности гладких мышц. **32**. Дайте классификацию гладких мышц. **33**. Охарактеризуйте физиологические свойства гладких мышц.

3. НЕРВНАЯ СИСТЕМА. ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНОВ И СИСТЕМ ОРГАНИЗМА. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА. ВЕГЕТАТИВНЫЙ ОТДЕЛ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

3.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Нервная система координирует (интегрирует) слаженную деятельность различных органов и систем организма. Она связывает рецепторы, ткани и органы в рефлекторные дуги. Через рефлекторные дуги осуществляются приспособительные реакции — рефлексы, приспособление состояния и деятельности тканей, органов и организма в целом к условиям внутренней и внешней среды, поддержание гомеостаза.

Нервная система образована нейронами и клетками нейроглии, которые выполняют опорную, защитную и трофическую роль. Нейроны составляют 10...15 % (примерно 50 млрд) от общего числа, клетки нейроглии — основную часть.

Нервную систему подразделяют на центральную нервную систему (ЦНС) и периферическую. ЦНС включает в себя головной и спинной мозг, а периферическая — нервы, отходящие от ЦНС к органам. Структурно-физиологической единицей нервной системы является нейрон.

Нейрон. Нейрон состоит из тела (сомы) и отростков, чаще двух — *биполярные нейроны* и большего количества — *многоотростковые*, или *мультиполярные* (рис. 15). Тело нейрона выполняет трофическую роль по отношению к отросткам. Длинный неветвящийся отросток — *аксон*, короткие ветвящиеся отростки — *дендриты* (один или много). Аксон проводит возбуждение от тела нейрона, а дендриты — к телу нейрона. Дендриты на концах снабжены выступами — шипиками, которые увеличивают их поверхность. Аксон образует ряд аксональных окончаний — терминалей.

Нейрон имеет крупное ядро, многочисленные митохондрии, сильно развитый эндоплазматический ретикулум, тигроидную субстанцию с множеством рибосом и нейрофибриллы.

Каждый нейрон в центральной нервной системе выполняет три физиологические роли:

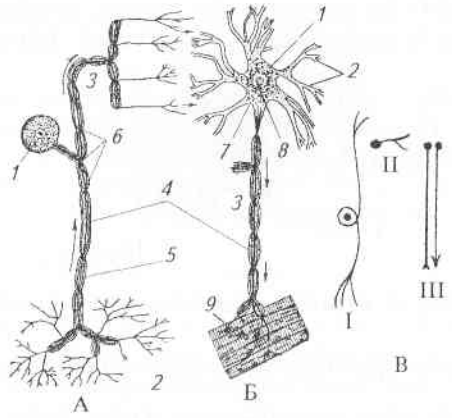


Рис. 15. Нейрон (схема) и его компоненты:

А — рецепторный (афферентный) нейрон; Б — двигательный (эфферентный) нейрон; В — схема строения нейронов нервных клеток (I — афферентный; II — контактный и III — эфферентный нейроны); *1* — тело нейрона; *2* — дендриты; *3* — аксон; *4* — миелиновая оболочка; *5* — шванновская клетка; *6* — перехват Ранвье; *7* — цитоплазматическая мембрана; *8* — ядро нервной клетки; *9* — мионевральный аппарат. *Стрелки* указывают направление проведения нервного импульса

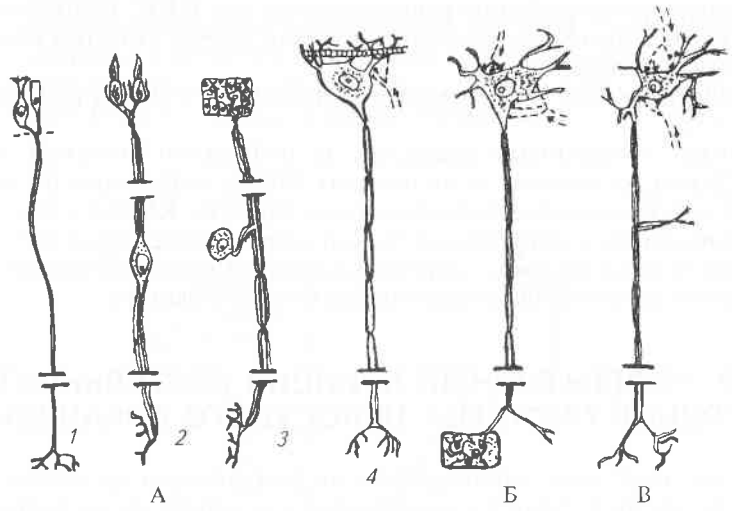


Рис. 16. Типы нейронов:

А — рецепторные нейроны: *1* — обонятельный; *2* — слуховой; *3* — кожный; *4* — проприорецепторный; Б — мотонейрон; В — интернейрон

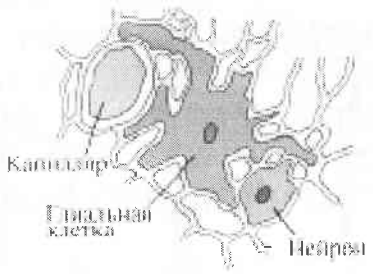


Рис. 17. Схема расположения клеток нейроглии

1) воспринимает нервные импульсы с рецепторов или других нейронов;

2) рождает (генерирует) собственные импульсы;

3) проводит рожденные импульсы (возбуждение) к другому нейрону или органу.

По физиологической роли нейроны подразделяют на три группы (рис. 16):

1) чувствительные — сенсорные, рецепторные;

2) вставочные — ассоциативные, интернейроны;

3) моторные — эффекторные, двигательные.

Рецепторные нейроны располагаются вне ЦНС, в спинномозговых и черепно-мозговых ганглиях. Они имеют длинный аксоноподобный дендрит.

Нейроглия. Клетки нейроглии располагаются между нейронами (рис. 17).

Между глиальными клетками и нейронами имеются щели (15...20 нм), заполненные жидкостью. Между нейронами и глиальными клетками осуществляется обмен веществ. Клетки глии — *астроциты* расположены между телами нейронов и стенкой капилляров; их периваскулярные отростки контактируют с капиллярами и являются элементами гематоэнцефалического барьера.

3.2. РЕФЛЕКТОРНЫЙ ПРИНЦИП ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ, ЦЕЛОСТНОГО ОРГАНИЗМА

Приспособление процессов жизнедеятельности организма, его систем, органов, тканей к меняющимся условиям среды называется *регуляцией*. Регуляция, обеспечиваемая нервной и гормональной системами, называется *нервно-гормональной регуляцией*. Благодаря нервной системе организм осуществляет свою деятельность по принципу рефлекса.

3.2.1. РЕФЛЕКТОРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНОВ, СИСТЕМ И ОРГАНИЗМА В ЦЕЛОМ

Рефлекторная деятельность. Регуляция по принципу рефлекса глубоко изучена и оформлена в учение *нервизм* И. М. Сеченовым, И. П. Павловым. Согласно их концепции нервная система осуществляет свою деятельность по принципу рефлекса. Деятельность нервной системы по принципу рефлекса называется *рефлекторной*.

Рефлекс — это закономерная ответная реакция организма на раздражение рецепторов с участием центральной нервной системы. Рефлекс осуществляется через специальное структурное образование нервной системы, которое называется *рефлекторной дугой* (рис. 18). В образовании рефлекторной дуги участвуют три вида нейронов: чувствительные (рецепторные), контактные (промежуточные, интернейроны) и двигательные (эффекторные). Они объединяются в нейронные цепи. Дендрит рецепторного нейрона контактирует с рецептором, аксон его направляется в ЦНС и контактирует с интернейроном. Интернейрон направляет свой аксон к эффекторному нейрону. Аксон эффекторного нейрона направляется на периферию к исполнительному органу. Таким образом формируется рефлекторная дуга.

Рецепторные нейроны расположены вне ЦНС, контактные и двигательные — в ЦНС. Рефлекторная дуга может быть образована разным числом нейронов всех трех видов (от трех до нескольких сотен). В свою очередь, в рефлекторной дуге различают 5 зве-

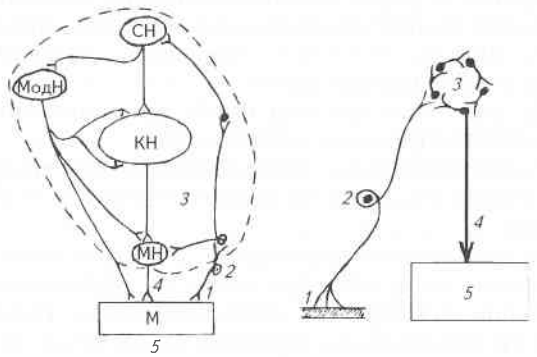


Рис. 18. Схема регуляции по принципу рефлекса. Рефлекторная дуга:

1 — рецептор; *2* — афферентный путь; *3* — нервный центр (МН — моторный нейрон; КН — командный нейрон; СН — сенсорный нейрон; МодН — модуляторный нейрон); *4* — эфферентный путь; *5* — рабочий орган (любой орган организма); М — мышца

ньев: рецептор, афферентный (или центростремительный) путь, нервный центр, эфферентный (или центробежный) путь и рабочий орган (или эффектор).

Рецептор — это образование, воспринимающее раздражение. Оно представляет собой или ветвящееся окончание дендрита рецепторного нейрона, или специализированные высокочувствительные клетки, или клетки с вспомогательными структурами, образующими рецепторный орган.

Афферентное звено образовано рецепторным нейроном; оно проводит возбуждение от рецептора к нервному центру.

Нервный центр образован большим количеством интернейронов и двигательных нейронов. Это сложное образование рефлекторной дуги, представляющее собой совокупность нейронов, расположенных в различных отделах ЦНС, включая кору больших полушарий, и обеспечивающих конкретную приспособительную реакцию. Нервному центру присущи 4 физиологические роли: восприятие импульсов от рецепторов через афферентный путь; анализ и синтез воспринятой информации; передача сформированной программы по центробежному пути к периферическому исполнительному органу; восприятие обратной информации с исполнительного органа о выполнении программы, о совершенном действии.

Эфферентное звено образовано аксоном двигательного нейрона; оно проводит возбуждение от нервного центра к рабочему органу.

Нейроны между собой и с исполнительным органом контактируют через *синапсы*. На одном интернейроне или двигательном нейроне, их дендритах и теле могут быть аксонные окончания сотен и тысяч других нервных клеток. Различают аксодендрические, аксосоматические и аксо-аксональные синапсы. Аксоны эффекторных нейронов через большое количество синапсов контактируют с периферическими органами.

Рабочий орган — тот или иной орган организма, осуществляющий свойственную ему деятельность.

Через рефлекторные дуги осуществляются ответные приспособительные реакции на действие раздражителей, т. е. осуществляются рефлексы.

Рецепторы воспринимают действие раздражителей, возникает поток импульсов, который передается на афферентное звено и по нему поступает к нейронам нервного центра. Нервный центр воспринимает информацию с афферентного звена, осуществляет ее анализ и синтез, определяет биологическую значимость, формирует программу действия в виде потока эфферентных импульсов и передает ее на эфферентное звено. Эфферентное звено обеспечивает проведение программы действия от нервного центра к рабочему органу. Рабочий орган осуществляет свойственную ему деятельность. Специальное звено обратной афферентации (звено функциональной системы) воспринимает параметры совершенного рабочим органом действия (ответной реакции) и передает эту информацию в нервный центр. Нервный центр, акцептор действия звена обратной афферентации, воспринимает обратную информацию с рабочего органа о совершенном действии.

Промежуток времени от начала действия раздражителя на рецепторное поле (место локализации большого числа рецепторов), с которого осуществляется конкретный рефлекс, до ответной реакции называется *временем рефлекса*.

Классификация рефлексов. Рефлексы животных разнообразны. Различают безусловные и условные рефлексы.

Безусловные рефлексы — это врожденные, наследственно передающиеся рефлексы. Осуществляются безусловные рефлексы через сформированные рефлекторные дуги. Безусловные рефлексы являются видовыми, т. е. свойственны всем животным данного вида. Они относительно постоянны и возникают в ответ на адекватные раздражения определенных рецепторов. Безусловные рефлексы классифицируют по биологическому значению — на пищевые, оборонительные, половые, статокинетические и локомоторные, ориентировочные, поддерживающие гомеостаз и др.; по расположению рецепторов — на экстероцептивные (температурные, тактильные, зрительные, слуховые, вкусовые и др.), интероцептивные (сосудистые, сердечные, желудочный, кишечный и др.) и проприоцептивные (мышечные, сухожильные и др.); по характеру ответной реакции — на двигательные, секреторные и др.; по нахождению нервных центров, через которые осуществляется рефлекс, — на спинальные, бульбарные, мезэнцефальные, диэнцефальные, кортикальные.

Условные рефлексы — это рефлексы, приобретенные организмом в процессе его индивидуальной жизни. Условные рефлексы осуществляются через вновь сформированные рефлекторные дуги на базе рефлекторных дуг безусловных рефлексов с временной связью в коре больших полушарий между теми или иными сенсорной зоной и корковым представительством нервного центра рефлекторной дуги безусловного рефлекса.

Каждый рефлекс в организме имеет свое название в зависимости от приспособительной реакции, которую он обеспечивает (например, рефлекс сосания, глотания, чихания и т. д.).

Рефлексы в организме чаще осуществляются с участием желез внутренней секреции, гормонов. Совместная *рефлекторно-гормональная регуляция* является основной формой регуляции в организме.

3.2.1.1. СВОЙСТВА НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ

Особенности рефлекторной деятельности в значительной степени обусловливаются свойствами нервных центров. В нервном центре одностороннее проведение возбуждения — с афферентного нейрона на эффекторный — обусловлено свойством синапсов.

Проведение возбуждения осуществляется замедленно, так как затрачивается время на выделение медиатора, взаимодействие его с рецепторами постсинаптической мембраны в синапсах (до 2 мс).

В нервном центре действие одного потока импульсов облегчает действие последующего. Это свойство — облегчение, или суммация. Каждый предыдущий поток повышает возбудимость нейронов, реакция их на последующий поток импульсов повышается и ускоряется. Суммация во времени временная. Если импульсы поступают с разных рецепторов, эффект суммации пространственный.

В нервном центре происходит трансформация ритма импульсов; изменяется и сила импульсов.

Нервному центру свойственна окклюзия (закупорка). При одновременном поступлении двух афферентных потоков постсинаптический потенциал вызывается каждым из них отчасти в одних и тех же нейронах. В результате число возбужденных нейронов оказывается меньше, чем арифметическая сумма возбуждений на каждый поток импульсов в отдельности.

В нервном центре проявляется последействие, т. е. возбуждение сохраняется некоторое время после прекращения притока импульсов. Последействие обусловливается кольцевыми связями нейронов; по замкнутым нейронам какое-то время еще циркулирует возбуждение.

Нервному центру свойственно утомление, т. е. понижение активности при длительной деятельности в связи с уменьшением резервов медиатора в синапсах.

Нервные центры находятся в состоянии постоянного тонуса, т. е. некоторого возбуждения. Тонус обеспечивается постоянным поступлением небольшого количества импульсов с рецепторных полей и постоянными тонизирующими влияниями ретикулярной формации.

При определенных условиях, после длительного предшествующего поступления импульсов частого ритма, нервный центр некоторое время остается в состоянии посттетанической потенции, т. е. повышенной возбудимости.

Наряду с возбуждением нервному центру свойственно торможение — ослабление или прекращение деятельности, активный процесс задержки возбуждения. Открытие торможения в ЦНС

принадлежит И. М. Сеченову (1862). Первичное торможение в ЦНС обеспечивается специальными тормозными нейронами. Вторичное торможение развивается в тех же нейронах, что и возбуждение, в результате изменения свойств мембран; оно может быть пессимальным (при неоптимальных силе и частоте поступающих импульсов) и торможением вслед за возбуждением в результате сильной следовой гиперполяризации.

Первичное торможение, возникающее на пресинаптической мембране, называется *пресинаптическим*, а возникающее на постсинаптической мембране — *постсинаптическим*.

3.2.1.2. КООРДИНАЦИЯ РЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Рефлекторная деятельность связана с координацией — взаимодействием нейронов, а следовательно, и нервных процессов в ЦНС, обеспечивающих согласованную деятельность нервных центров. Координация осуществляется на основе определенных принципов, явлений и феноменов.

Принцип конвергенции (схождения). К нервному центру сходятся импульсы со многих афферентных путей; их число в 4...5 раз больше, чем эфферентных путей.

Явление иррадиации. Возбуждение, возникающее в нервном центре, иррадиирует (распространяется) на соседние области ЦНС. Бесцельному распространению возбуждения препятствуют тормозные нейроны.

Принцип реципрокной (сопряженной) иннервации. Взаимоотношения нервных центров, когда возбуждение одного тормозит деятельность другого. В основе его лежит поступательное постсинаптическое торможение. Впервые его выявил Н. Е. Введенский; Ч. Шерингтон проанализировал на антагонистических рефлексах сгибания и разгибания конечности.

Явление индукции (наведения). С одного нервного центра на другой новодится противоположный нервный процесс. Если торможение наводит возбуждение, то индукция *положительная*, а если возбуждение наводит торможение, то индукция *отрицательная*. Так, сильное возбуждение слуховых нейронов наводит торможение на нейроны двигательного центра. В ЦНС возможна и *последовательная* индукция, когда процесс торможения в нейронах сменяется возбуждением, и наоборот.

Феномен отдачи. Заключается в быстрой смене возбуждения одного нервного центра возбуждением другого, обеспечивающего противоположные по значению рефлексы.

Феномен цепных и ритмических возбуждений. Цепные рефлексы лежат в основе всех сложных рефлекторных

актов, в которых возбуждение одного нервного центра обусловливает возбуждение другого и т. д. Например, прием корма связан с его захватом, жеванием, глотанием; секреторная деятельность — с фильтрацией, сорбцией предшественников, синтезом и выведением секрета. Чередование в определенной последовательности одних и тех же простых рефлекторных актов (например, связанных с шаганием) называется *ритмическим возбуждением* нервных центров.

Принцип обратной связи. В организме в результате деятельности органов генерируются определенные импульсы, которые поступают в нервный центр, информируют о параметрах совершенного действия.

Принцип общего конечного пути. Одна и та же ответная реакция может быть вызвана с различных рецепторных полей через один центр. Эффекторный нейрон центра образует общий конечный путь.

Принцип доминанты. Учение о доминанте разработал А. А. Ухтомский (1923). В каждый отрезок времени в ЦНС доминирует (господствует) тот или иной нервный центр. Он в определенной степени подчиняет себе деятельность других центров. Доминирующий центр характеризуется повышенной возбудимостью, стойким возбуждением, способностью наводить на себя возбуждения с других центров и усиливать поддержание своего возбуждения.

Пластичность нервных центров. Проявляется в приспособляемости и изменчивости своего функционального значения при изменении характера связей с рецепторами и эффектором.

Нервным центрам свойственна роль трофического регулятора, которая проявляется в приспособлении обменных процессов в тканях органов к меняющимся условиям в целях поддержания их структурной организации и деятельности.

3.2.2. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПО ПРИНЦИПУ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

Принцип функциональных систем. Учение о рефлекторной регуляции деятельности организма углублено, расширено и дополнено новыми моментами, что привело к созданию концепции, которую разработал и сформулировал академик П. К. Анохин (1970—1975). Согласно этой концепции организм работает, осуществляет свою деятельность по принципу функциональных систем (рис. 19).

Открытие системных закономерностей в деятельности животных организмов — признанный приоритет отечественной науки.



Рис. 19. Общая схема функциональной системы (по П. К. Анохину)

Развитие теории функциональных систем продолжают К. В. Судаков, В. Г. Зилов, В. Ф. Лысов и многие другие. Использование системного подхода благодаря универсальности принципиальной организации различных функциональных систем значительно облегчает в целом познание физиологии, формирует логическое мышление, способствует обобщению закономерностей работы всего организма. В функциональной системе особую значимость имеют регуляторные механизмы—структуры, к которым относятся нервная и гормональная системы, играющие определенную роль в приспособительной деятельности органов в меняющихся условиях.

Под функциональной системой понимают динамические саморегулирующиеся организации, избирательно объединяющие различные периферические органы или структуры, следовательно, и процессы, а также механизмы нервной и гуморальной регуляции для обеспечения определенных, полезных для организма приспособительных реакций, результатов. Иначе, *функциональная система — это объединение ряда расположенных в различных местах структур или органов и осуществляемых в них процессов на основе (или в целях) получения конечного приспособительного эффекта (результата)*. Результаты деятельности функциональных систем можно рассматривать как определенные константы организма.

Функциональная система называется по конечному итоговому приспособительному результату. Например, функциональная система, обеспечивающая поддержание оптимального для метаболизма газового состава организма; функциональная система, обеспечивающая прием корма, и др. Соответственно и при определении

той или иной частной функциональной системы называется конкретный приспособительный результат. Так, функциональной системой, обеспечивающей поддержание оптимального для метаболизма газового состава организма, называется объединение ряда органов и физиологических процессов, обеспечивающее поддержание оптимального для метаболизма содержания кислорода (O_2) и диоксида углерода (CO_2) в альвеолярном воздухе и крови.

Результаты деятельности различных функциональных систем обеспечивают в своей совокупности нормальное течение метаболизма в организме, его нормальную жизнедеятельность и приспособление к окружающей среде. Взаимодействуя по принципу подчинения на каждый данный момент менее значительных приспособительных эффектов более важным, различные функциональные системы составляют в конечном счете сложно работающий организм. Совокупная деятельность многих функциональных систем составляет целостный организм.

Каждая функциональная система состоит из определенного количества узловых механизмов (звеньев), составляющих архитектуру функциональной системы (рис. 20):

1) звено пусковой афферентации — рецепторы, воспринимающие изменения условий внешней и внутренней среды, и афферентные проводники информации с этих рецепторов;

2) центральное звено, или нервный центр, — объединение большого количества нейронов различных уровней центрального отдела нервной системы, обеспечивающих восприятие информации с рецепторов, анализ и синтез ее, формирование программы действия и передачу к периферическим исполнительным органам;

3) эфферентное звено — эфферентные нервные проводники, железы внутренней секреции и их гормоны, с помощью которых программа действия передается к периферическим исполнительным органам;

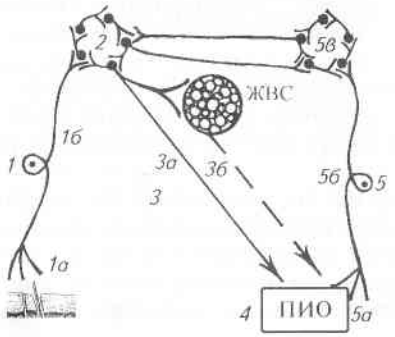


Рис. 20. Схема организации функциональных систем. Архитектура функциональной системы:

1 — звено пусковой афферентации: *1а* — рецепторы; *1б* — афферентный путь; *2* — центральное звено; *3* — эфферентное звено: *3а* — эфферентные нервные проводники; *3б* — железы внутренней секреции (ЖВС) и их гормоны; *4* — звено периферических исполнительных органов (ПИО); *5* — звено обратной афферентации: *5а* — рецепторы результата действия; *5б* — афферентные нервные проводники; *5в* — акцептор действия

4) периферические исполнительные органы — отдельные структуры различных внутренних и внешних органов или ряд органов, входящих в различные анатомические системы;

5) звено обратной афферентации — *рецепторы*, воспринимающие результат действия программы на периферические исполнительные органы или параметры деятельности органов, результаты их деятельности, параметры физиологических констант или отклонения от них, а также *афферентные проводники* обратной информации с этих рецепторов и *акцептор действия* — совокупность нейронов в нервном центре, хранящая копию программы действия, или прообраз ответной реакции, ее параметров, и воспринимающая информацию о приспособительных результатах.

Операционная архитектоника функциональных систем и принципы деятельности функциональной системы. Потребность организма в том или ином веществе, более или менее длительное отклонение той или иной константы его внутренней среды (температура тела, давление крови в сосудах, содержание в крови отдельных питательных и биологически активных веществ и др.) от нормального уровня, изменение условий окружающей среды (вид корма, противника или особи другого пола, изменение температуры и др.) воспринимается рецепторами звена пусковой или звена обратной афферентации. Соответственно степени отклонения константы от жизненно важного уровня или биологической значимости внешних раздражителей с рецепторов осуществляется различная по количеству и продолжительности импульсация в центральный механизм системы. На основе сигнализации (информации) с рецепторов и избирательного для каждой функциональной системы возбуждения специальных нейронов подкорковых структурно-физиологических образований и определенных зон коры головного мозга формируются центральный исполнительный аппарат, программа действия, соответствующая новым условиям.

Формирование программы действия связано с афферентным синтезом. Стадия афферентного синтеза включает в себя сопоставление пусковой и обратной информации о внешних и внутренних раздражителях с доминирующей на данный момент биологической мотивацией, возникающей на основе внутренней потребности (пищевая, половая мотивации и др.), с информацией, хранящейся в механизмах памяти, обусловленных предшествующим опытом животного по удовлетворению соответствующих потребностей, информацией об окружающей животное обстановке. На основе такого сопоставления осуществляется активный отбор только специальных раздражителей для удовлетворения исходных потребностей. Стадия афферентного синтеза заканчивается формированием программы действия (эфферентной импульсации), принятием решения к действию: «Что делать?» и

«Как делать?». Например, у голодного животного вид корма обусловливает приспособительную реакцию его приема, а у сытого животного такая реакция отсутствует.

Принятие решения ведет к формированию «цели к действию». Цель к действию есть опережение реальных событий действительности — прообраз будущей приспособительной реакции, параметров результатов действия программы. На основе афферентного синтеза в ЦНС формируется «акцептор результатов действия». Программа действия — своеобразная по конфигурации (частоте и силе) эфферентная импульсация по аксонам эффекторных нейронов поступает к периферическим исполнительным органам непосредственно и опосредованно через железы внутренней секреции (гормоны). Она выражается в изменении ритма и амплитуды биопотенциалов в эфферентных волокнах, в изменении концентрации медиаторов и гормонов в тканях периферических исполнительных органов и крови. По коллатералям аксонов программа действия в виде копии прообраза результата действия поступает в «акцептор действия». Акцептор действия представляет собой группу нейронов, имеющих кольцевые связи и расположенных в различных образованиях ЦНС, в центральном звене функциональной системы. Длительное циркулирующее по кольцевым связям нейронов в акцепторе действия возбуждение обеспечивает важное свойство акцептора — ожидание удовлетворяющего потребность результата действия, предвидение будущего результата. Акцептор результатов действия представляет физиологический аппарат цели к действию. Он определяет целенаправленное поведение животного по «модели», т. е. цель реализуется в действие.

Программа действия — эфферентные возбуждающие или тормозящие влияния и гормоны, поступая к периферическим исполнительным органам, действуют на них, обеспечивая перевод органа из состояния покоя в состояние деятельности, или изменяют интенсивность деятельности органа соответственно сложившимся условиям. Результат деятельности органа характеризуется определенными параметрами и количественными показателями (например, сердца — количеством выбрасываемой крови, органов дыхания — объемом вдыхаемого и выдыхаемого воздуха, концентрацией кислорода в крови и др.). Параметры полученного результата воспринимаются специальными рецепторами звена обратной афферентации и направляются к акцептору действия. В акцепторе действия осуществляется сопоставление, сличение результата действия с прообразом результата. В том случае, когда обратная афферентация закрепляет наиболее эффектные действия, она становится «санкционирующей афферентацией». Если же результат действия не соответствует прогнозу, то в системном механизме сличения возникают рассогласования, активируются

межнейрональные связи центрального звена системы. Тем самым происходит активный подбор дополнительной информации, необходимой для обеспечения соответствующей приспособительной реакции и формирования новой программы действия. Таким образом достигается необходимый для поддержания жизнедеятельности организма приспособительный результат (рис. 21).

Функциональная система может обеспечивать ряд связанных, зависимых приспособительных результатов, информация о которых поступает по специальным каналам. В этих системах компоненты, обеспечивающие каждый приспособительный результат, выступают в роли подсистем. Например, функциональная система, обеспечивающая физико-химическое превращение принятого корма, включает следующие функциональные подсистемы, которые обеспечивают: смешивание и продвижение содержимого в желудке и кишечнике; приспособление секреции и состава слюны, желудочного сока, поджелудочного сока, желчи, кишечного сока к составу принятого корма; всасывание продуктов превращения питательных веществ корма и освободившихся веществ.

В роли подсистем выступают и компоненты, обеспечивающие образование гормонов, структурно-физиологическое состояние периферических исполнительных органов, необходимое для выполнения приспособительного эффекта, результата. У одних функциональных систем составные компоненты почти целиком представлены вегетативными компонентами. Другие функциональные системы для обеспечения приспособительного результата имеют внутреннее и внешнее звенья саморегуляции. Внешнее звено са-

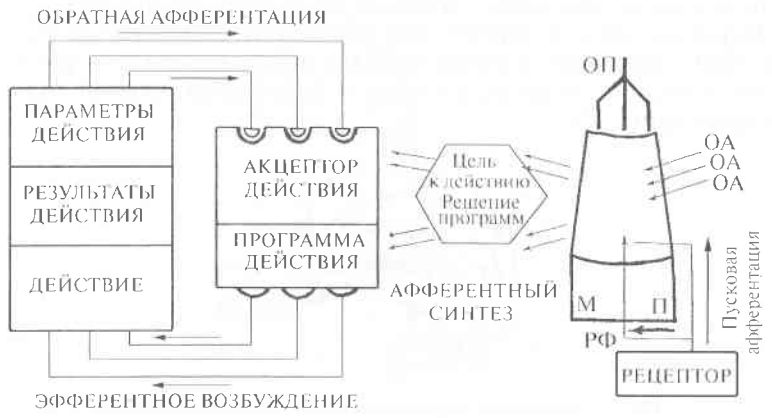


Рис. 21. Архитектоника функциональной системы (по П. К. Анохину):

ОП — ориентировочная реакция; ОА — обстановочная афферентация; П — память; М — мотивация; РФ — коллатерали ретикулярной формации

морегуляции бывает с пассивной и активной связью с окружающей средой, обеспечивающей активные поведенческие реакции, поисковые реакции.

Наиболее значимой оценкой деятельности функциональной системы как основы системных механизмов гомеостаза является отношение между собой значений приспособительных результатов функциональных систем разного уровня, в частности, отношение результатов подсистем к полезному результату функциональной системы в целом как показатель эффективности данной подсистемы, а также отношения полезных результатов, параллельных, соподчиненных подсистем функциональной системы между собой как показатель «уравновешенности» их в статике и динамике.

3.3. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЧАСТНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Центральная нервная система (ЦНС) представлена двумя переходящими один в другой отделами: головным и спинным мозгом. Головной мозг включает задний мозг — продолговатый мозг и варолиев мост, средний мозг, ретикулярную формацию, мозжечок, промежуточный мозг, лимбическую систему, подкорковые ядра, кору больших полушарий. Центральная нервная система образована нейронами. Тела нейронов формируют *серое вещество* ЦНС, а их отростки (аксоны и дендриты) — *белое вещество*. В различных отделах ЦНС распределение серого и белого вещества неодинаково.

Нервные центры имеют свое представительство во всех отделах ЦНС. Исполнительные отделы нервных центров расположены в тех или иных различных отделах центральной нервной системы (рис. 22).

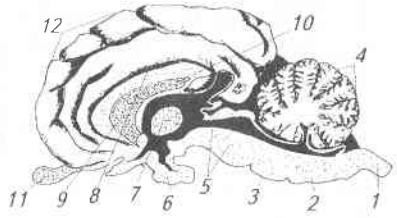


Рис. 22. Основные отделы центральной нервной системы (сагиттальный разрез):

1 — спинной мозг; *2* — продолговатый мозг; *3* — варолиев мост; *4* — мозжечок; *5* — средний мозг; *6* — гипоталамус; *7* — таламус; *8* — лимбическая система; *9* — полосатое тело; *10* — гиппокамп; *11* — обонятельная луковица; *12* — кора больших полушарий

3.3.1. СПИННОЙ МОЗГ

Спинной мозг расположен в позвоночном канале и представляет собой цилиндрический тяж с дорсальными и вентральными корешками, который переходит в ствол головного мозга. Спинной мозг — структурно-физиологическое образование ЦНС из 13...15 млн нейронов. Тела нейронов и отростки образуют серое вещество спинного мозга (расположено в центре), а только отростки нейронов — белое вещество (расположено по периферии). Нейроны в спинном мозге бывают трех видов: промежуточные, альфа- и гамма-моторные (эффекторные) и вегетативные.

По частотной возможности генерировать импульсы моторные нейроны разделяют на фазические и тонические. *Фазические мотонейроны* иннервируют быстро сокращающиеся «белые» мышцы, *тонические* — медленно сокращающиеся «красные» мышцы.

К промежуточным нейронам спинного мозга по афферентным волокнам дорсальных корешков поступают импульсы от экстерорецепторов кожи, проприорецепторов мышц туловища и конечностей, висцерорецепторов внутренних органов (рис. 23). От мотонейронов спинного мозга по аксонам (эфферентным волокнам), идущим в вентральных корешках, программа действия передается к мышцам туловища и конечностей. Возбуждение с мотонейронов поступает одновременно к тормозной клетке Реншоу. Она возбуждается и через свой аксон осуществляет тормозное влияние на мотонейроны, обеспечивая интеграцию процессов возбуждения и торможения. Ин-

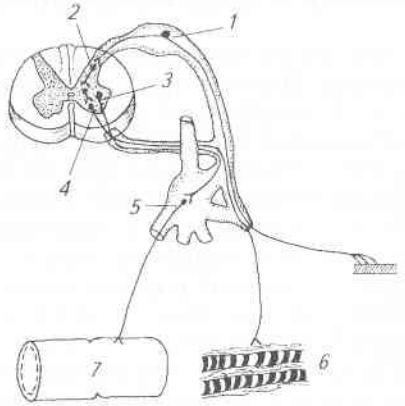


Рис. 23. Схема строения спинного мозга и цепей нейронов рефлекторной дуги спинных рефлексов:

1 — рецепторный нейрон; *2* — вставочный нейрон; *3* — эффекторный нейрон; *4* — симпатический нейрон; *5* — симпатический нейрон ганглия; *6* — мышца; *7* — кишечник

трафузарные мышечные волокна мышечных веретен иннервируются гамма-мотонейронами.

Рецепторные нейроны рефлекторных дуг направляют свои аксоны в спинной мозг и образуют *дорсальные чувствительные корешки*, а аксоны эффекторных нейронов выходят из спинного мозга и образуют *вентральные двигательные корешки*, волокна их идут к органам — эфферентные проводники.

Важнейшие исполнительные отделы нервных центров, расположенные в спинном мозге, осуществляют соответственно приспособительные реакции — рефлексы, которые используют в клинической практике:

спинной рефлекс. Возникает при сдавливании кожи над грудными и поясничными позвонками. Проявляется в прогибании спины и вращательных движениях хвоста. Осуществляется с участием нейронов, расположенных в грудных, поясничных и крестцовых сегментах;

брюшные рефлексы (передний, средний и задний). Возникают при штриховом раздражении кожи параллельно краю реберной дуги справа и слева, на уровне пупка (горизонтально) и параллельно паховой складке. Проявляются сокращением соответствующих участков брюшных мышц. Осуществляются с участием нейронов, расположенных в 8...9, 9...10 и 11...12-м грудных сегментах (крупный рогатый скот);

анальный рефлекс. Возникает при легком уколе кожи вблизи анального отверстия. Проявляется сокращением наружного сфинктера прямой кишки. Осуществляется с участием нейронов, расположенных в 4...5-м крестцовых сегментах (крупный рогатый скот);

перинеальный рефлекс. Возникает при раздражении кожи в области промежности. Проявляется толчкообразными подтягиваниями корня хвоста. Осуществляется с участием нейронов, расположенных в 3...4-м крестцовых сегментах (крупный рогатый скот);

кремастерный семенниковый рефлекс. Возникает при штриховом раздражении внутренней поверхности бедра. Проявляется сокращением кремастера и подниманием семенника. Осуществляется с участием нейронов, расположенных в 1...2-м поясничных сегментах (крупный рогатый скот);

подошвенный (венчиковый) рефлекс. Возникает при раздражении венчика. Проявляется в поднимании конечности. Осуществляется с участием нейронов, расположенных с 6-го шейного по 2-й грудной и в 1...2-м крестцовых сегментах (крупный рогатый скот);

кожный рефлекс. Возникает при слабом штриховом раздражении кожи. Проявляется в смещении участка кожи в области раздражения. Осуществляется с участием нейронов, расположенных в тех или иных трех сегментах спинного мозга (крупный рогатый скот), соответствующих месту раздражения.

Центрами спинного мозга осуществляются реакции сгибания и разгибания конечностей, почесывания, ряд миостатических рефлексов, рефлексы мочеиспускания, дефекации, эрекции, эякуляции, молоковыведения, сосудодвигательные и др.

Промежуточные нейроны (интернейроны) в зависимости от хода отростков аксонов делят на спинальные и проекционные. *Спинальные нейроны* образуют внутрисегментарные и межсегментарные, межотделовые пути, *проекционные нейроны* — проекционные пути спинного мозга.

Информация, поступающая в спинной мозг от рецепторов, передается по многочисленным восходящим проводящим путям (пучки Голля и Бурдаха, латеральный и вентральный спинно-таламические тракты, дорсальный и вентральный спинно-мозжечковые тракты), расположенным в дорсальных и боковых столбах, к центрам вышележащих отделов. В свою очередь, от вышележащих отделов ЦНС к нейронам спинного мозга поступают импульсы, которые проходят к ним по нисходящим проводящим путям вентральных и боковых столбов (кортикоспинальные тракты, руброспинальный тракт, вестибулоспинальный тракт, ретикулоспинальный тракт). Эти импульсы оказывают пусковое, корригирующее (возбуждающее и тормозящее) влияние на моторные и вегетативные нейроны спинного мозга, обеспечивают двигательные соматические и вегетативные приспособительные реакции.

3.3.2. ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ И ВАРОЛИЕВ МОСТ

Продолговатый мозг и варолиев мост — структурно-физиологическое образование ЦНС из нейронов. Скопления нейронов формируют ядра (аксоны — их эфферентные волокна) ряда черепно-мозговых нервов (рис. 24): тройничных (V пара), отводящих (VI пара), лицевых (VII пара), слуховых (VIII пара), языкоглоточных (IX пара), блуждающих (X пара), добавочных (XI пара), подъязычных (XII пара).

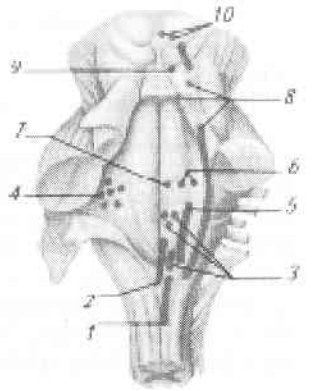


Рис. 24. Ядра черепных нервов в стволовой части мозга:

1 — добавочный нерв; *2* — подъязычный; *3* — блуждающий; *4* — слуховой; *5* — языкоглоточный; *6* — лицевой; *7* — отводящий; *8* — тройничный; *9* — блоковый; *10* — глазодвигательный нерв

К нейронам продолговатого мозга и варолиева моста поступает информация, приходящая по афферентным волокнам (рецепторным нейронам) черепно-мозговых нервов, а также от спинного мозга. Информация переключается на промежуточные нейроны, достигает вышележащих отделов центральной нервной системы. Программа действия с нейронов центра по эфферентным волокнам этих нервов передается к периферическим органам (табл. 1).

1. Роль нервов в функции продолговатого мозга

Нерв	Проведение афферентной информации с рецепторов	Проведение эфферентных импульсов к исполнительным органам
Тройничный (V)	Кожи головы и слизистых оболочек носовой и ротовой полостей	Жевательным мышцам, слезной и слюнным железам
Отводящий (VI)		M. retractor oculi и глазной прямой латеральной мышце
Лицевой (VII)	Вкусовых почек передней части языка	Губным, щечным, носовым и ушным мышцам, мышцам век, слезной, подчелюстной и подъязычной железам
Слуховой (VIII)	Улитки и вестибулярного аппарата	
Языко-глоточный (IX)	Языка, нёбной занавески и глотки	Мышце-расширителю глотки, околоушной слюнной железе
Блуждающий (X)	Слизистой оболочки пищеварительного аппарата, гортани, трахеи, легких (бронхов, альвеол)	Мышцам глотки, гортани, пищевода, желудка, кишечника, трахеи, бронхов, синусному узлу проводящей системы сердца, железам пищеварительного аппарата, дыхательных путей, островковому аппарату, надпочечников
Добавочный (XI)	—	Гортанным мышцам, мышцам трахеи и пищевода; плечеголовной, трапециевидной и грудино-челюстной мышцам
Подъязычный (XII)	—	Мышцам языка и подъязычной кости

В продолговатом мозге находятся исполнительные отделы нервных центров, обеспечивающие как относительно простые, так и более сложные приспособительные реакции: дыхательный, сердечный, сосудистый, потоотделительный, пищевой, жевания, сосания, глотания, чиханья, кашля, мигания, положения головы и туловища (мышечного тонуса, позы). Продолговатый мозг участвует в механизмах, благодаря которым достигается ориентировка в окружающей среде.

От продолговатого мозга отходят ретикулоспинальный и вестибулоспинальный нисходящие проводящие пути, по которым импульсы поступают к спинному мозгу. Ряд проводящих путей, идущих от коры головного мозга к спинному мозгу (кортикоспинальные) и от спинного мозга к головному (тонкий, или Голля, клиновидный, или Бурдаха), здесь переключаются на новые нейроны. Волокна некоторых проводящих путей (кортикобульбарный) заканчиваются на нейронах продолговатого мозга. Благодаря этому продолговатый мозг включается в осуществление многих приспособительных реакций.

В клинической практике у животных исследуют ряд рефлексов, осуществляемых с участием центров продолговатого мозга.

Конъюнктивальный и роговичный рефлекс. Вызывают прикосновением к склере и роговице глаза листком бумаги, ваткой. Проявляется смыканием век. Осуществляется через ядра тройничного (афферентные) и лицевого (двигательные) нервов.

Надглазничный рефлекс. Вызывают поколачиванием по внутреннему краю глазницы. Проявляется смыканием век. Осуществляется через ядра тройничного и лицевого нервов.

Мигательный рефлекс. Сокращение круговой мышцы глаза при освещении глаза (зрительный и лицевой нервы).

Назальный рефлекс. Смыкание век при легком поколачивании по носогубному зеркалу (тройничный и лицевой нервы).

Жевательный рефлекс. Жевательные движения при раздражении рецепторов языка кормом (тройничный нерв).

Чихательный рефлекс. Чиханье при щекотании слизистой оболочки носа (тройничный и блуждающий нервы).

Глазосердечный рефлекс. Замедление пульса и падение кровяного давления при надавливании пальцами руки на один или оба глаза (блуждающие нервы).

Кожно-сердечный рефлекс. Изменение пульса при различных кожных раздражениях (блуждающие нервы).

3.3.3. СРЕДНИЙ МОЗГ

Средний мозг — это структурно-физиологическое образование ЦНС из нейронов. Нейроны его формируют новые образования: четверохолмие, черную субстанцию, красное ядро и ядра глазодвигательного и блокового нервов (рис. 25). Каждому образованию присуща определенная роль. Они включаются в исполнительные отделы нервных центров, обеспечивающих ряд важных приспособительных реакций. К нейронам среднего мозга поступают импульсы через спинной и продолговатый мозг с мышц, зрительных

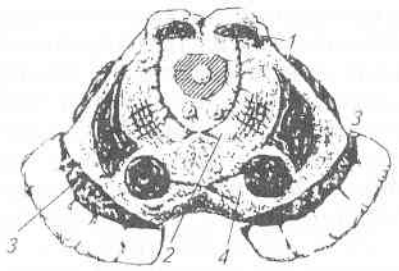


Рис. 25. Средний мозг:

1 — четверохолмие; *2* — ретикулярная формация; *3* — черная субстанция; *4* — красное ядро

и слуховых рецепторов по афферентным волокнам нервов, с вышележащих отделов.

Четверохолмие. Передние бугры четверохолмия являются первичными зрительными центрами. При их участии на информацию, полученную со зрительных рецепторов через глазодвигательный и блоковый нервы, осуществляются зрительные ориентировочные и сторожевые рефлексы (движение глаз и поворот головы в сторону действия зрительных раздражителей) на световые раздражения, зрачковый рефлекс, аккомодация глаза, сведение зрительных осей — конвергенция, повышение тонуса мышц-сгибателей конечностей, учащение сокращений сердца, повышение давления крови в сосудах, учащение дыхания (обеспечивается подготовка животного к защите, бегу, нападению).

Нейроны задних бугров четверохолмия образуют первичные слуховые центры. При их участии на информацию (на новый звук), полученную со слуховых рецепторов, осуществляются слуховые ориентировочные и сторожевые рефлексы (настораживание ушей и поворот головы в сторону нового звука). Ядра задних бугров четверохолмия обеспечивают сторожевую приспособительную реакцию (перераспределение мышечного тонуса — усиление тонуса сгибателей, изменение ритма сокращений сердца, артериального давления, учащение дыхания) на новое внезапное звуковое раздражение (обеспечивается подготовка животного к защите, бегу, нападению).

Черная субстанция. Получает информацию с рецепторов мышц и тактильных рецепторов. Она связана с полосатым телом и бледным шаром. Нейроны черной субстанции участвуют в формировании программы действия, обеспечивающей координирование сложных актов жевания, глотания, а также пластического тонуса мышц, т. е. участвуют в регуляции сложных, точных, тонких двигательных реакций.

Красное ядро (парное). Получает импульсы с рецепторов мышц, от коры больших полушарий, подкорковых ядер и мозжечка. Участвует в формировании программы действия, которую посылает к нейронам вестибулярного ядра продолговатого мозга. Оказывает постоянное корригирующее влияние на мотонейроны спинного мозга через ядро Дейтерса, руброспинальный тракт. Нейроны красного ядра имеют многочисленные связи с ретикулярной формацией ствола мозга и совместно с ней регулируют мышечный тонус. Устранение связи красного ядра с ретикулярной формацией верхней части продолговатого мозга вызывает резкое повышение тонуса разгибательных мышц (децеребрационную ригидность).

3.3.4. ТОНИЧЕСКИЕ РЕФЛЕКСЫ

С участием продолговатого и среднего мозга осуществляется перераспределение тонуса различных мышц в связи с положением тела в пространстве благодаря статическим и статокинетическим тоническим рефлексам.

Статические рефлексы. Различают две большие группы статических рефлексов: 1) рефлексы положения, или позно-тонические, обеспечивающие сохранение положения или позы тела; 2) установочные, или выпрямительные, обеспечивающие возвращение тела из неестественного положения в нормальное.

Позно-тонические рефлексы. Обеспечиваются центрами продолговатого мозга с участием спинного. Они осуществляются с рецепторов вестибулярного аппарата и проприорецепторов мышц шеи. При положении тела спиной вверх с вестибулярного аппарата обеспечивается рефлекторное повышение тонуса мышц-разгибателей конечностей. При запрокидывании головы с рецепторов мышц шеи обеспечивается повышение тонуса мышц-разгибателей передних конечностей и понижение тонуса мышц-разгибателей задних конечностей. При опускании головы проявляются противоположные изменения тонуса мышц передних и задних конечностей. При повороте головы с рецепторов мышц шеи обеспечивается повышение тонуса мышц-разгибателей конечностей той стороны, в которую повернута голова, и повышение тонуса мышц-сгибателей конечностей противоположной стороны.

Тонические выпрямительные (установочные) рефлексы. Осуществляются средним мозгом. Их четыре: два обеспечивают выпрямление, или установку, головы и два — туловища.

Рефлексы, обеспечивающие выпрямление головы.

1. Возникает при изменении положения головы (набок). При этом возбуждение рецепторов вестибулярного аппарата через

центры среднего мозга вызывает перераспределение тонуса мышц головы и шеи и возврат головы в естественное положение.

2. Возникает при изменении положения туловища (лежа на боку). При этом раздражаются рецепторы кожи данной стороны. Информация поступает в центр среднего мозга, где формируется программа действия. Программа действия передается к мышцам головы и шеи, вызывает перераспределение их тонуса и возврат головы в естественное положение.

Рефлексы, обеспечивающие установку туловища.

1. Возникает при изменении положения шеи (при повороте ее вокруг оси). При этом раздражаются проприорецепторы мышц шеи, и в ответ на это раздражение через центры среднего мозга перераспределяется тонус мышц туловища. Туловище приводится в соответствие с положением шеи (выпрямляется). Сначала поднимается голова, а затем, как следствие подъема головы, — туловище: животное принимает естественную позу.

2. Возникает при изменении положения туловища (лежа на боку). При этом раздражаются рецепторы кожи той стороны, на которой лежит животное. С этих рецепторов через центры среднего мозга обеспечивается перераспределение тонуса мышц туловища и его выпрямление.

Статокинетические рефлексы. Возникают при движении, относительном перемещении отдельных частей тела. Различают четыре рефлекса.

1. Рефлекс с рецепторов мышц одной конечности на мышцы других. Возникает при движении тела животного, когда изменяется положение отдельных его частей, когда при сгибании одной конечности повышается тонус мышц-разгибателей остальных трех конечностей, что обеспечивает устойчивое положение тела в пространстве.

2. «Нистагм головы». Возникает при вращательных движениях головы. Проявляется в движении головы в сторону, противоположную вращению туловища, а затем в скачкообразном перемещении головы в положение, соответствующее положению туловища.

3. «Нистагм глаз». Возникает при вращательных движениях глаз. Проявляется в движении глаз в сторону, противоположную вращению туловища, а затем в скачкообразном перемещении глаз в положение, соответствующее положению туловища.

4. «Лифтные рефлексы». При линейном ускорении вверх повышается тонус мышц-разгибателей, при линейном ускорении вниз — тонус мышц-сгибателей.

Рефлексы среднего мозга являются безусловными рефлексами. Знание закономерностей тонических рефлексов широко используют в практике. Эти закономерности лежат в основе принципов повала и фиксации животных.

3.3.5. МОЗЖЕЧОК

В осуществлении приспособительных реакций организма существенная роль принадлежит мозжечку.

Мозжечок — структурно-физиологическое образование ЦНС из нейронов, которые объединяются и формируют ядра мозжечка. Анатомически он состоит из двух боковых полушарий и средней части, которая их соединяет. Серое вещество из тел нервных клеток образует кору мозжечка. Белое вещество образовано волокнами. Ядра мозжечка имеют прямые и обратные связи (пучками нервных волокон) с корой больших полушарий, средним, продолговатым (красным ядром и вестибулярными ядрами) и спинным (проекционными и мотонейронами) мозгом (рис. 26). В связи с этим в мозжечке по структурно-функциональным связям различают три части: вестибулярную, спинальную и корковую.

Спинальная часть получает информацию по спинно-мозжечковым трактам (дорсальному и вентральному от проекционных нейронов спинного мозга), с рецепторов мышц, сухожилий, связок, суставов, кожи, внутренних органов; обратную связь осуществляет через ретикулярную формацию.

Вестибулярная часть получает информацию с рецепторов глаз, вестибулярного аппарата; через красное ядро, ядро Дейтерса связана с мотонейронами спинного мозга.

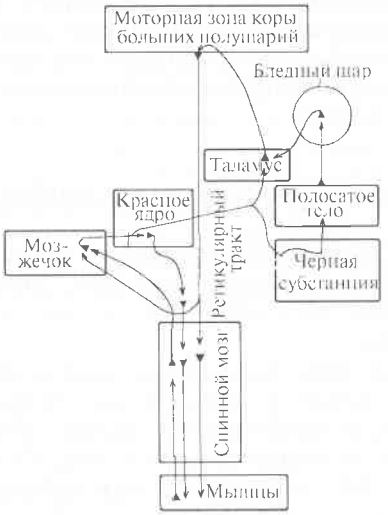


Рис. 26. Связи мозжечка, красного ядра, таламуса, коры больших полушарий и спинного мозга

Корковая часть прямыми и обратными связями взаимодействует с корой больших полушарий головного мозга.

Нейроны мозжечка имеют прямые и обратные связи с ретикулярной формацией.

Получая таким образом информацию о состоянии периферических исполнительных органов и благодаря двусторонним связям с корой, мозжечок участвует в формировании программ действия, которые передаются на красное ядро и ретикулярную формацию и непосредственно регулируют мышечный тонус, позу. Мозжечок корригирует (вносит необходимые поправки) в двигательные реакции, обеспечивая их точность, согласованность быстрых (фазических) и медленных (тонических) компонентов двигательных актов, координацию движений, вегетативных реакций, возбудимость и лабильность соматических и вегетативных центров.

Удаление мозжечка вызывает резкое понижение тонуса мышц (*атония*); потерю способности мышц к слитному тетаническому сокращению, проявляющемуся в непрерывном дрожании или качании (*астазия*); легкую утомляемость (*астения*); нарушение координации движений, шаткость (*атаксия*); замедление развития и затухания реакции внутренних органов на изменение условий, потерю способности тонко приспосабливаться к меняющимся условиям внутренних органов; нарушение содружественного сокращения мышц, сложного движения, проявляющееся рядом простых движений (*асинергия*); утрату соразмерности движений, проявляющуюся размашистыми движениями (*дисметрия*); потерю способности совершать последовательные движения — сгибание и разгибание (*адиадохокинез*); нарушение равновесия (*дезэквилибрация*).

3.3.6. РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ

Ретикулярная, или сетчатая, формация — самостоятельное структурно-физиологическое образование ЦНС, нейроны которой расположены главным образом в продолговатом и среднем мозге, зрительных буграх.

Ретикулярная формация по функциональной значимости представляет интегральный аппарат мозга. Имеет самостоятельное значение и входит в лимбическую систему. Она образована большими, средними и малыми нейронами. Внутри ретикулярной формации более 40 ядер и подъядер: латеральное, каудальное, мелкоклеточное, вентральное, гигантоклеточное и др. Их больше в продолговатом мозге, меньше — в среднем. Три ядра связаны с мозжечком и его отделами. К нейронам этих ядер подходят коллатерали аксонов, формирующих восходящие и нисходящие проводящие пути. Нейроны ретикулярной формации образуют восходящую и нисходящую проекции ретикулярной формации. Восходящая проекция начинается от медиального отдела варолиева моста, продолговатого и среднего мозга до таламуса и гипоталамуса, коры. Нисходящая проекция представлена ретикулоспинальным трактом (рис. 27).



Рис. 27. Афферентные и эфферентные связи ретикулярной формации

К ретикулярной формации поступают афферентные импульсы и активируют ее с мозжечка (по мозжечково-ретикулярному пути), спинного мозга (по спинно-ретикулярному пути), височной, лобной и теменной зон коры больших полушарий, подкорковых ядер, гипоталамуса, лимбической системы, четверохолмия, вестибулярных ядер, а также по неспецифическим (добавочным) ветвям всех классических, специфических афферентных путей. Активируясь, ретикулярная формация участвует в контроле сна и бодрствования; приспособлении рефлекторных движений *(фазические рефлексы)* и тонуса скелетных мышц *(тонические рефлексы)* к складывающимся условиям; расшифровке поступающей информации с рецепторов.

Контроль бодрствования и сна осуществляется следующим образом. По восходящей проекции ретикулярная формация оказывает активирующее действие на кору больших полушарий. Импульсы от ретикулярной формации и неспецифических ядер таламуса поддерживают бодрствующее состояние коры. В ретикулярной формации имеются структуры, которые совместно с другими нейронами таламуса и гипоталамуса оказывают синхронизирующее влияние на корковые ритмы биопотенциалов, тормозя восходящие активирующие влияния, вызывают сон.

Фазный и тонический мышечный контроль обеспечивается через нисходящую проекцию — ретикулоспинальные пути (быстропроводящий и медленнопроводящий). Через ретикулоспинальные пути ретикулярная формация осуществляет облегчающие (повышающие возбудимость и проводимость) и тормозящие (понижающие возбудимость и проводимость) влияния на нейроны красного ядра, спинного мозга, альфа- и гамма-мотонейроны, ядра глазодвигательных нервов. Влияя на гамма-мотонейроны, ретикулярная формация увеличивает или уменьшает поток афферентных импульсов от мышечных веретен (проприорецепторов) и тем самым повышает или уменьшает мышечный тонус. Ретикулярная формация участвует в согласовании деятельности сердца, сосудов, дыхания с соматическими реакциями.

Участие в расшифровке информации осуществляется путем регуляции потоков импульсов. В области ретикулярной формации происходит взаимодействие как восходящих афферентных, так и нисходящих эфферентных импульсов, циркуляция импульсов по замкнутым кольцевым кортикоретикулярным нейронным цепям.

В ретикулярной формации сосредоточены нейроны сердечно-сосудистого и дыхательного центров, обладающие свойством автоматии.

3.3.7. ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОЗГ

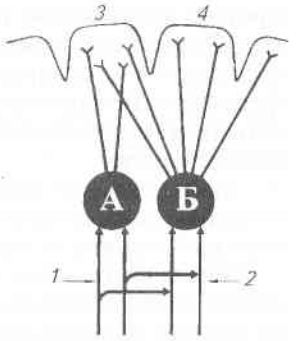
Большую физиологическую значимость в нервных центрах имеют нейроны промежуточного мозга. В нем выделяют три основные самостоятельные структуры: 1) таламус, или зрительные бугры; 2) гипоталамус, или подбугровая область; 3) эпиталамус, или надталамическая область, — свод и эпифиз.

Таламус. Парное образование, составляющее основную массу промежуточного мозга. Состоит из сложно организованных ядер (их около 150): дорсального, вентрального, медиального, вентрально-латерального, передних и задних латеральных и медиальных, коленчатых тел (латеральное и медиальное) и др.

Различают ядра, *имеющие двусторонние прямые связи* с определенными участками коры, и ядра, *не имеющие прямых связей* с конкретными участками коры. Первые образуют специфическую таламокортикальную систему (передние медиальное и латеральное, медиальное и латеральное коленчатые тела и др.). Ядра, не связанные с конкретными зонами коры (центральные, конверта, мелкие и др.), образуют неспецифическую (диффузную) таламокортикальную систему (рис. 28).

Рис. 28. Проекции специфических и неспецифических ядер таламуса в кору больших полушарий:

А — специфические ядра; Б — неспецифические ядра; *1* — сенсорные афферентные пути; *2* — ретикулоталамические пути; *3* — проекционная зона коры; *4* — ассоциативная зона коры



Специфическая таламокортикальная система включает ядра, которые по функциональной значимости делят на релейные, или переключательные, и ассоциативные.

Каждое *релейное ядро* получает импульсы, идущие от определенного сенсорного (афферентного) пути, с экстерорецепторов и интерорецепторов (зрительного, слухового, спинно-таламического и других, за исключением обонятельного), подвергает анализу и синтезу информацию, передает другим нейронам. Отростки нейронов этих ядер направляются к нейронам определенной сенсорной зоны коры (зрительной, слуховой, соматосенсорной и др.). Релейные ядра, выделив сигналы по модальности (сенсорные и несенсорные), переключают импульсы в ту или иную область коры, к базальным (подкорковым) ганглиям, лимбической системе, нейронам гипоталамуса, центрам регуляции деятельности внутренних органов, деятельности аппарата движения.

Ассоциативные ядра выполняют интегрирующую роль. Они получают импульсы от переключательных ядер и передают их в ассоциативные зоны коры. Между ассоциативными зонами коры и ядрами таламуса, а также между сенсорными зонами коры и переключательными ядрами существуют обратные связи, по которым происходит кольцевое взаимодействие импульсов, передаваемых коре и получаемых от нее. Ассоциативные ядра участвуют в механизме внутрицентральной регуляции, интегрируют деятельность ядер таламуса, зон коры, чем обеспечивается целостное восприятие информации.

Неспецифическая таламокортикальная система включает ядра, которые имеют широкие взаимные связи с переключательными и ассоциативными ядрами, с подкорковыми образованиями и выполняют модулирующую функцию. Они принимают участие в быстрой и кратковременной активации отдельных зон коры при восприятии биологически важной информации в противоположность медленной и длительной активации всей коры, осуществляемой ретикулярной формацией продолговатого и среднего мозга.

В целом ядра таламуса участвуют в переработке (анализе и синтезе) получаемой информации, формировании ощущений,

программ действия, которые передаются через структуры самого таламуса (моторные нейроны), гипоталамуса, среднего, продолговатого и спинного мозга, ретикулярной формации к периферическим исполнительным органам, обеспечивая более сложные приспособительные реакции к складывающимся новым условиям.

Моторные ядра получают информацию от мозжечка, базальных ганглиев по афферентным связям нейронов, направляют ее в моторную зону коры, участвуют в регуляции двигательных актов.

Гипоталамус. Образование, которое расположено на основании мозга, образует вентральную часть промежуточного мозга. В нем различают 48 пар ядер: преоптические ядра, передние ядра (супраоптическое, паравентрикулярное), среднюю группу ядер, наружную группу ядер (латеральное и ядро серого бугра), задние ядра (гипоталамическое, перифорникальное, несколько мамиллярных) (рис. 29).

Ядра преоптической и передней групп образуют *гипофизарную область*: их нейроны продуцируют либерины и статины, регулируют деятельность передней доли гипофиза. Средняя группа ядер образует *медиальный гипоталамус*, содержит нейроны-датчики, реагирующие на изменения состава и свойств внутренней среды. *Латеральный гипоталамус* формирует пути к верхним и нижним отделам ствола мозга.

Нейроны гипоталамуса получают импульсы с лимбической системы, ретикулярной формации, мозжечка, ядер таламуса, подкорковых ядер и коры; участвуют в оценке информации, формировании программы действия. Они имеют двусторонние связи с таламусом, через таламус — с корой больших полушарий.

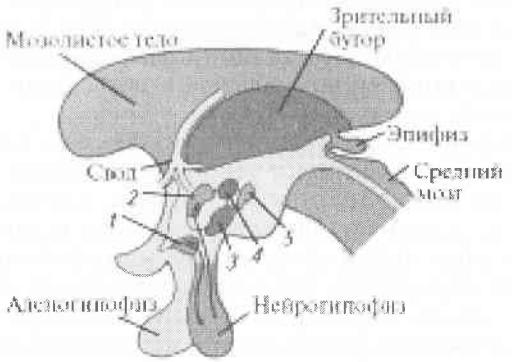


Рис. 29. Основные ядра гипоталамуса:

1 — супраоптическое; *2* — паравентрикулярное; *3* — вентральное; *4* — дорсомедиальное; *5* — заднее

Некоторые нейроны гипоталамуса высокоизбирательно чувствительны к химическим воздействиям, гормонам, гуморальным факторам.

С передних ядер гипоталамуса осуществляются эфферентные влияния на исполнительные органы по парасимпатическому отделу, обеспечивающие общие, надсегментарные парасимпатические приспособительные реакции (замедление сердечных сокращений, понижение тонуса сосудов и давления крови, увеличение секреции пищеварительных соков, усиление двигательной активности желудка и кишечника и др.).

С задних ядер осуществляются эфферентные влияния, поступающие к периферическим исполнительным органам по симпатическому отделу и обеспечивающие общие, надсегментарные симпатические приспособительные реакции (учащение ритма сердечных сокращений, сужение сосудов и повышение давления крови, торможение моторной функции желудка и кишечника и др.).

В передних и преоптических ядрах расположены высшие центры парасимпатического отдела, а в задних и латеральных ядрах — симпатического отдела нервной системы. Через эти центры обеспечивается интеграция соматических и вегетативных функций. В целом гипоталамус обеспечивает интеграцию деятельности эндокринной, вегетативной и соматической систем.

Ядра гипоталамуса образуют две системы: трофотропную и эрготропную. Высший центр парасимпатической системы — *трофотропная область*; с ее участим обеспечивается восстановление и сохранение резервов организма. Высший центр симпатической иннервации — *эрготропная область*; с ее участием обеспечивается использование резервов организма.

В латеральных ядрах гипоталамуса находится центр питания, который определяет побуждение к приему корма. В медиальных ядрах расположен центр насыщения. Разрушение этих центров вызывает гибель животного. Раздражение центра насыщения вызывает прекращение приема корма и поведенческие реакции, свойственные насытившемуся животному, разрушение — ожирение и повышенное потребление корма. Раздражение центра питания у насытившегося животного побуждает к интенсивному поеданию корма.

В средних ядрах находятся центры регуляции всех видов обмена веществ и энергии, теплорегуляции (теплообразования и теплоотдачи), половой деятельности, беременности, лактации (молокообразования и молокоотдачи), мочеобразования.

Нейроны, расположенные в области супраоптического и паравентрикулярного ядер, участвуют в регуляции обмена воды. Раздражение их вызывает резкое увеличение потребления воды.

Гипоталамус участвует в обеспечении половых и агрессивно-оборонительных поведенческих реакций животного.

Специфические ядра гипоталамуса (супраоптическое, паравентрикулярное, мелкоклеточные серого бугра) связаны с гипофизом. Их нейроны являются нейросекреторными. В супраоптическом ядре образуется антидиуретический гормон, в паравентрикулярном — окситоцин, в нейронах серого бугра — гонадотропины, преоптической зоны — либерины (релизинг-гормоны), которые по обширным нервным и сосудистым связям поступают в гипофиз. Таким образом осуществляется интегрирование нервной и гуморальной регуляции функций многих органов.

Гипоталамус и гипофиз составляют единую гипоталамо-гипофизарную систему с обратными связями. Уменьшение или увеличение количества гормонов в крови непосредственно и по звену обратной афферентации изменяет активность нейросекреторных нейронов гипоталамуса.

Эпиталамус. Образование, включающее грильяжную зону таламуса и поводковое ядро. Связан с эпифизом.

3.3.8. ПОДКОРКОВЫЕ ЯДРА, ИЛИ СТРИОПАЛЛИДУМ

В белом веществе больших полушарий расположен комплекс крупных нейрональных (подкорковых) узлов — стриопаллидум (хвостатое ядро, скорлупа и бледный шар). Комплекс хвостатое ядро и скорлупа — полосатое тело — стриатум; бледный шар — паллидум. Они имеют обширные связи с другими отделами центральной нервной системы. К подкорковым ядрам афферентная информация поступает от коры, таламуса, черной субстанции, от мозжечка — к черной субстанции, от черной субстанции — к стриатуму, а затем к бледному шару. В паллидуме находятся крупные нейроны моторного типа, от которых идут эфферентные волокна к таламусу и коре больших полушарий, гипоталамусу, красному ядру, ретикулярной формации.

Включаясь в афферентный синтез, стриопаллидум играет роль высшего подкоркового двигательного центра, обеспечивает сложные двигательные реакции организма и согласование с ними вегетативных реакций (ритма сокращений сердца, тонуса сосудов, частоты дыхания и др.). Стриатум осуществляет корригирующие влияния на активность паллидума, а паллидум — на моторные ядра таламуса, через таламус осуществляются влияния на гипоталамус, красное ядро, ретикулярную формацию и через них — на периферические исполнительные органы.

3.3.9. ЛИМБИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Лимбическая система (лат. *limbus* — кайма) — самостоятельное структурно-физиологическое образование, кольцеобразно охватывает основание среднего мозга на границе со стволовой частью мозга (рис. 30).

Она включает древние отделы коры головного мозга и подкорковые структуры: свод, гиппокамп, поясную извилину, миндалевидный комплекс, ядра мозговой перегородки, мамиллярное тело, передние ядра таламуса, гипоталамуса. Гиппокамп — «сердце» лимбической системы. Нейроны лимбической системы получают импульсы с коры, подкорковых ядер, таламуса, гипоталамуса, ретикулярной формации и всех внутренних органов. Участвуют в афферентном синтезе, включаются в механизмы памяти — фиксации прежнего опыта, в контроле электрической активности мозга, бодрствования и развития сна, обеспечении вегетативных реакций (ее называют висцеральным мозгом), в формировании эмоционального поведения животного. Раздражение различных частей этой системы у животного сопровождается проявлениями пищевого, оборонительного (агрессивного), полового поведения, изменениями деятельности внутренних органов, органов дыхания, матки и др.

У жвачных животных раздражение латерального гипоталамического поля, септальных ядер, паллидума и различных участков лимбической коры вызывает активный прием корма, а раздражение медиальных ядер гипоталамуса, гиппокампа — прекращение приема корма, средней части паллидума, затылочной части лимбической коры — прием воды. При этом меняется функциональная активность внутренних органов.

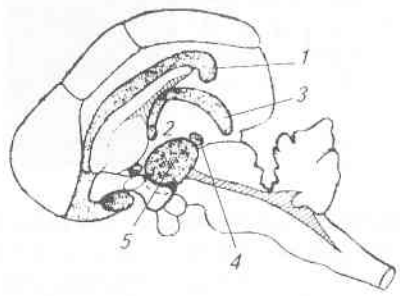


Рис. 30. Отделы лимбической системы:

1 — поясная извилина; *2* — свод; *3* — гиппокамп; *4* — мамиллярное тело; *5* — таламус

3.3.10. КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Высшим и особо сложным по своей структуре и функции отделом центральной нервной системы является кора больших полушарий головного мозга — тонкий слой серого вещества (1,3...4,5 мм) из тел нейронов.

Нейроны коры (в основном пирамидные, веретенообразные и звездчатые клетки) со множеством типов соединений расположены в шесть слоев (рис. 31):

молекулярный слой (I) — образован в основном нервными волокнами — дендритами пирамидных клеток нижележащих слоев и аксонами неспецифических ядер таламуса, мало нейронов;

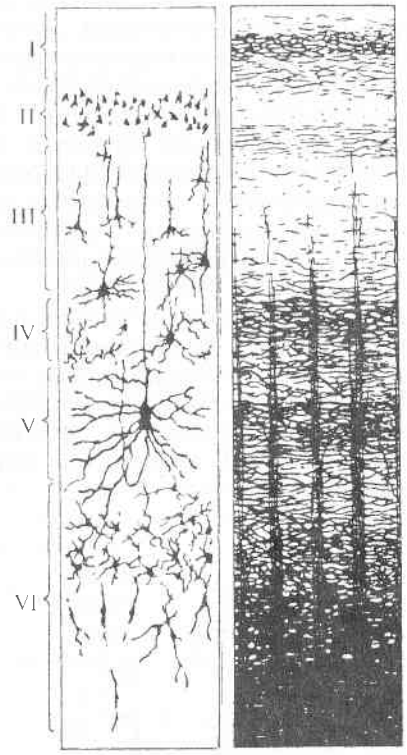


Рис. 31. Расположение нейронов и нервных волокон в коре больших полушарий:

I — молекулярный слой, образован главным образом сплетением нервных волокон; нервных клеток незначительное число; II — наружный зернистый слой, образован плотно расположенными мелкими овальной, треугольной или многоугольной формы нейронами; III — слой пирамидных нейронов разных размеров; IV – внутренний зернистый слой, образован скоплением мелких овальной, треугольной или многоугольной формы нейронов; V — слой гигантских пирамидных клеток; VI — мультиформенный слой, содержит нейроны веретенообразной и треугольной формы

наружный зернистый слой (II) — образован мелкими звездчатыми (многоугольными) клетками;

слой пирамидных клеток разной величины (III) — II и III слои объединяют нейроны, отростки которых образуют кортико-кортикальные ассоциативные связи;

внутренний зернистый слой (IV) — образован звездчатыми клетками. В нем заканчиваются афферентные таламокортикальные волокна от нейронов специфических проекционных ядер таламуса;

слой больших пирамидных клеток (V) — образован крупными пирамидными клетками. Аксоны их образуют кортикоспинальный тракт. Они участвуют в регуляции сложных форм движения;

полиморфный слой (VI) — состоит из веретеновидных клеток. Аксоны их формируют кортикоталамические пути.

По функциональной значимости нейроны коры подразделяют на:

сенсорные (III и IV слои): воспринимают афферентные импульсы от ядер таламуса, с рецепторов сенсорных систем;

моторные (V слой пирамидных клеток): посылают импульсы к подкорковым ядрам, промежуточному, среднему, продолговатому мозгу, мозжечку и ретикулярной формации, спинному мозгу. Они образуют корковые отделы нервных центров;

контактные, или промежуточные, нейроны: осуществляют связь между нейронами коры больших полушарий.

Нейроны коры больших полушарий находятся в состоянии постоянного возбуждения, или тонуса, который не исчезает и во время сна.

В коре находится большое количество (в 10 раз больше, чем нейронов) глиальных клеток, выполняющих опорную, обменную, секреторную (выделяют вещества, регулирующие возбудимость нейронов) роли, а также участвующих в хранении следов осуществленных реакций (память).

По особенностям клеточного состава поверхность коры делят на структурные единицы следующего порядка: зоны, области, подобласти, поля.

По структурно-функциональной организации в коре выделяют (рис. 32):

сенсорные зоны — корковые концы анализаторов, состоящие из ядра и рассеянных нейронов;

ассоциативные зоны, или области, прилегающие к сенсорным зонам (вторичные сенсорные зоны);

моторные зоны, или корковые отделы нервных центров с премоторной зоной кпереди от моторной и дополнительной моторной областью на медиальной поверхности полушарий.

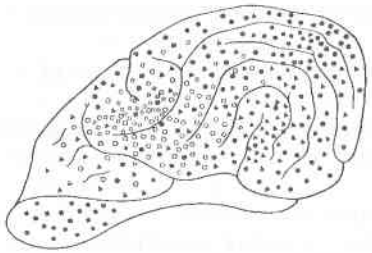


Рис. 32. Схема расположения проекционных сенсорных зон в коре больших полушарий собаки:

серые кружки — сенсорные клетки зрительной зоны; *белые кружки* — сенсорные клетки чувствительно-двигательной зоны; *треугольники* — сенсорные клетки слуховой зоны; *квадраты* — сенсорные клетки вкусовой зоны; *ромбы* — сенсорные клетки двигательной зоны

В кору больших полушарий, к сенсорным нейронам, поступают импульсы от всех рецепторов организма через ядра таламуса и прилежащих к нему образований. Размер сенсорной зоны зависит от значимости в жизни животного поступающей информации. Чем выше эта значимость, тем больше сенсорная зона. Например, в слуховой сенсорной зоне у болотной совы 46 010 нейронов, а у крупного рогатого скота несколько сотен.

Кольцевой характер корково-подкорковых взаимодействий (циркуляция импульсов по кольцевым нейронам от коры к подкорковым образованиям и от подкорковых образований к коре), конвергенция различных возбуждений на одиночных нейронах коры, взаимное перекрытие различных сенсорных зон, сенсорных и моторных, взаимосвязи сенсорных и ассоциативных зон, моторной, премоторной и дополнительной моторной области обеспечивают ведущую роль коры в процессах анализа и синтеза поступающей информации, в формировании программы действия, обеспечении тонких приспособительных реакций.

Наиболее развита лобная область коры. Нейроны ее участвуют в обеспечении целенаправленного поведения. Удаление ее вызывает вялость, сонливость. Раздражение нейронов двигательной зоны между лобной и теменной долями вызывает сокращение отдельных групп мышц на противоположной стороне. Рядом с этой зоной располагается *вторичная двигательная зона*. Эти зоны имеют и сенсорные входы от кожных и мышечных рецепторов, поэтому названы *первичной* и *вторичной моторно-сенсорной зонами*.

В первую и вторую соматосенсорную зону поступает информация с рецепторов кожи, суставов и мышц; в зону висцеральной чувствительности — с рецепторов внутренних органов. В этих зонах есть и моторные выходы, поэтому их называют *первичная* и *вторичная соматосенсорные зоны*.

В коре четыре чувствительные и четыре двигательные области. В них соматотопическая организация — каждая зона периферии (орган) имеет свою проекцию.

Височная область характеризуется многообразием. Здесь расположено ядро слухового анализатора, сюда заходят зрительные сенсорные нейроны вестибулярного анализатора.

Теменная область, внеядерная зона, играет важную роль в организации сложных форм высшей нервной деятельности. Здесь расположены рассеянные элементы зрительного и кожного анализаторов, осуществляется межанализаторный синтез.

В затылочной области расположено ядро зрительной сенсорной зоны. Рядом — вторичная зрительная область, участвующая в управлении движением глаз.

В моторной зоне, как и в сенсорной, наибольшую площадь занимают представительства тех нервных центров, которые обеспечивают наиболее сложные приспособительные реакции.

Отростки пирамидных клеток моторной зоны образуют кортикоспинальный тракт. Нисходящие нервные волокна, главным образом их коллатерали, направляясь из моторной зоны во все подкорковые структуры, образуют связи с ними.

Рядом с проекционными зонами располагаются ассоциативные зоны. Они участвуют в осуществлении связи между сенсорной и двигательной зонами, в интеграции сенсорной информации.

Деятельность коры больших полушарий осуществляется по принципу условного рефлекса, поэтому ее называют *условно-рефлекторной*. Она осуществляет быструю связь с внешней средой и более полное приспособление состояния и деятельности всего организма — через периферическую нервную систему и железы внутренней секреции — к меняющимся условиям внешней и внутренней среды. С деятельностью коры больших полушарий связаны память, мышление, речь.

3.4. ПЕРИФЕРИЧЕСКИЙ СОМАТИЧЕСКИЙ ОТДЕЛ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Периферический соматический отдел нервной системы обеспечивает осуществление центральной нервной системой двигательных реакций. Соматические нервы образованы аксонами мотонейронов и аксоноподобными дендритами рецепторных нейронов, которые идут из центральной нервной системы, спинномозговых и черепно-мозговых ганглиев к периферическим исполнительным органам не прерываясь; скорость проведения возбуждения в них большая — 30...120 м/с. Соматический отдел нервной системы представлен черепно-мозговыми (черепными) и спинномозговыми нервами.

Черепно-мозговые нервы (12 пар) отходят от головного мозга. Большинство из них смешанные; содержат аксоны

нейронов головного мозга и дендриты рецепторных нейронов, реже — только первые, образующие эфферентные нервы, или только вторые, образующие афферентные нервы за счет своих отростков. Они включаются в рефлекторные дуги соматических и вегетативных рефлексов.

По черепно-мозговым нервам обеспечивается передача программ действия к мышцам головы, внутренним органам, поступление информации в центральную нервную систему с рецепторов кожи головы, с зрительных, слуховых, обонятельных, вкусовых и интерорецепторов.

Спинномозговые нервы отходят симметричными парами по обе стороны спинного мозга. Через задние корешки в спинной мозг входят аксоны рецепторных нейронов, через передние выходят из спинного мозга аксоны двигательных нейронов; эти отростки, объединяясь, образуют *спинномозговые нервы*.

По спинномозговым нервам обеспечивается передача программ действия на мышцы туловища и конечностей, поступление в центральную нервную систему информации с экстеро- и интерорецепторов.

3.5. ВЕГЕТАТИВНЫЙ ОТДЕЛ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Вегетативную нервную систему представляет комплекс центральных и периферических клеточных структур, регулирующих внутренние органы и системы. Анатомически автономная нервная система представлена ядерными образованиями, лежащими в головном и спинном мозге, нервными ганглиями и нервными волокнами, локализованными либо вблизи исполнительных органов, либо непосредственно в их стенках или толще.

3.5.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЕГЕТАТИВНОГО ОТДЕЛА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Вегетативный отдел нервной системы образован вегетативными нейронами, расположенными в среднем, продолговатом и спинном мозге, а также в периферических ганглиях (узлах). Для него характерен *двухнейронный принцип образования*. Первые нейроны вегетативной нервной системы расположены в сером веществе среднего, продолговатого и спинного мозга. Аксоны первых нейронов (нервные волокна) выходят из центральной нервной системы и заканчиваются обязательно на вторых нейронах, объединенных в ганглии. На теле второго нейрона аксон первого нейрона образует синаптическое окончание. Волокна первого нейрона называют *преганглионарными*. Аксоны этих нейронов идут к иннервируемому органу. Волокна второго нейрона называют *постганглионарными*.

Двухнейронная структура периферических (эфферентных) симпатических и парасимпатических путей является типичным признаком, отличающим их от таковых соматических нервных волокон. Последние по выходе из центральной нервной системы не дают нигде на периферии перерывов и оканчиваются на поперечно-полосатых мышечных клетках, образуя здесь синапсы. Скорость проведения возбуждения по вегетативным нервным волокнам составляет 2...14 м/с.

Вегетативный отдел нервной системы обеспечивает регуляцию структурной организации и деятельности внутренних органов, сосудов, потовых желез, а также трофику (питание) скелетных мышц, рецепторов и самой нервной системы.

По современным представлениям симпатический отдел вегетативной нервной системы рассматривается как система тревоги, мобилизации защитных сил и ресурсов для активного взаимодействия с факторами среды. Обеспечивая максимальное напряжение функций органов и систем, он дестабилизирует постоянство внутренней среды.

Восстановление и поддержание постоянства внутренней среды и устойчивости основных физиологических функций обеспечивают парасимпатический и метасимпатический отделы вегетативной нервной системы.

В целостном организме функции вегетативной нервной системы тесно взаимосвязаны с функциями соматической.

Вегетативная нервная система представлена симпатической, парасимпатической и метасимпатической иннервацией. Каждая из них имеет определенные особенности. Анатомически симпатический и парасимпатический отделы различаются местами выхода из центральной нервной системы (рис. 33). Симпатическая часть выходит из грудопоясничного отдела спинного мозга, парасимпатическая — из среднего, продолговатого и крестцовой части спинного мозга.

Высшие нервные центры вегетативного отдела нервной системы находятся в гипоталамусе: в передних ядрах — центры парасимпатической иннервации, в задних ядрах — центры симпатической иннервации. Вегетативная нервная система находится под постоянным контролем лимбической системы и коры больших полушарий.

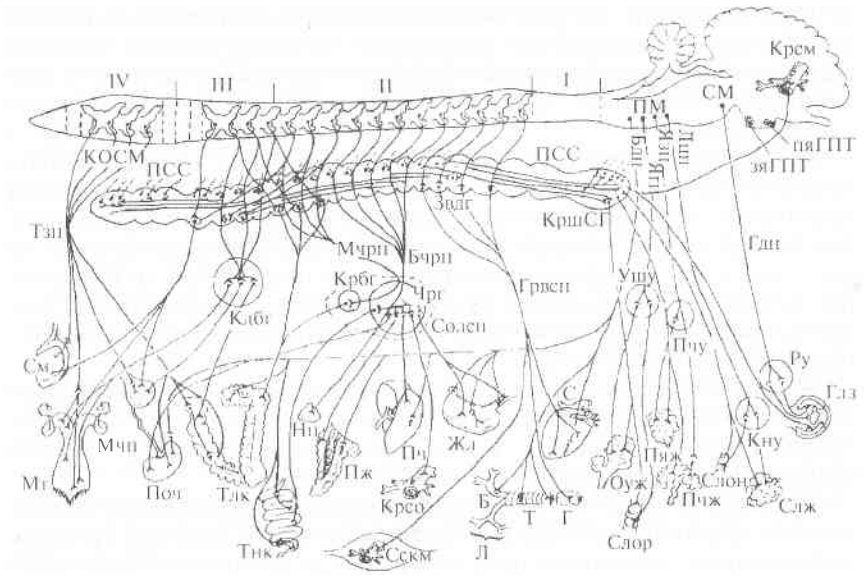


Рис. 33. Вегетативная нервная система (схема):

Парасимпатическая иннервация: пяГПТ — передние ядра гипоталамуса, высший центр парасимпатической иннервации; СМ — средний мозг; Гдн — глазодвигательный нерв; Ру — ресничный узел; Глз — глаз; ПМ — продолговатый мозг; Лцн — лицевой нерв; Кну — клиновидный узел; Слж — слезные железы; Слон — слизистая оболочка носа; Язн — язычный нерв; Пчу — подчелюстной узел; Пчж — подчелюстная железа; Пяж — подъязычная железа; Ягн — языкоглоточный нерв; Ушу — ушной узел; Слор — слизистая оболочка рта; Оуж — околоушная железа; Бдн — блуждающий нерв; С — сердце; Г — гортань; Т — трахея; Б — бронхи; Л — легкие; Жл — желудок; Пч — печень; Пж — поджелудочная железа; Тнк — тонкий кишечник; Тлк — толстый кишечник; Поч — почки; КОСМ — крестцовый отдел спинного мозга; Тзн — тазовый нерв; Тлк — толстый кишечник; Мчп — мочевой пузырь; См — семенники; Мт — матка.

Симпатическая иннервация: зяГПТ — задние ядра гипоталамуса, высший центр симпатической иннервации; отделы спинного мозга: I — шейный; II — грудной; III — поясничный; IV — крестцовый; ПСС — пограничный симпатический ствол; КршСг — краниальный шейный симпатический ганглий: Крсм — кровеносные сосуды головного мозга; Глз — глаз; Слж — слезные железы; Слон — слизистая оболочка носа; Пчж — подчелюстная железа; Пяж — подъязычная железа; Слор — слизистая оболочка рта; Оуж — околоушная железа; Звдг — звездчатый ганглий; Грвсн — грудной внутренностный симпатический нерв; С — сердце; Г — гортань; Сскм — сосуды скелетных мышц; Бчрн — большой чревный нерв; Мчрн — малый чревный нерв; Чрг — чревный ганглий; Крбг — краниальный брыжеечный ганглий; Солсп — солнечное сплетение; Крсо — кровеносные сосуды организма; Жл — пищевод и желудок; Пч — печень; Пж — поджелудочная железа; Нп — надпочечники; Поч — почки; Тнк — тонкий кишечник; Тлк — толстый кишечник; Кдбг — каудальный брыжеечный ганглий; Тлк — толстый кишечник; Поч — почки; Мчп — мочевой пузырь; См — семенники; Мт — матка

3.5.2. СИМПАТИЧЕСКАЯ ИННЕРВАЦИЯ

Структура симпатической иннервации. Симпатическая иннервация образована симпатическими нейронами, расположенными в ядрах боковых рогов серого вещества грудного и поясничного отделов спинного мозга (от первых грудных до 2...4-го поясничных сегментов), а также симпатическими нейронами ганглий, расположенных по обе стороны около грудных и поясничных позвонков (вертебральные ганглии) или вдали от позвонков (превертебральные ганглии: краниальный и каудальный шейные, звездчатый, чревный и краниальный брыжеечный, объединяются как солнечное сплетение, каудальный брыжеечный).

Ядра боковых рогов спинного мозга состоят из сравнительно мелких мультиполярных клеток, дендриты которых ветвятся здесь же, а тонкие и часто миелинизированные аксоны, называемые *преганглионарными волокнами*, направляются на периферию через позвоночные отверстия в составе вентральных корешков спинного мозга и в виде белых соединительных ветвей оканчиваются на нейронах вертебральных (паравертебральных) или превертебральных узлов. Образуют *пограничные симпатические стволы*, идущие по вентральной поверхности позвонков. Скорость проведения возбуждения в этих аксонах составляет 1...20 м/с.

Паравертебральные ганглии расположены по обе стороны позвоночника, образуя два пограничных симпатических ствола (их называют также симпатическими цепочками). Пограничный симпатический ствол простирается краниально до основания черепа, а каудально — до хвостовых позвонков. Узлы между собой соединены комиссурами. Из них только грудная и поясничная части связаны со спинным мозгом белыми и серыми соединительными ветвями. По ним к ганглиям идут преганглионарные волокна от нейронов, тела которых расположены в боковых рогах спинного мозга.

В паравертебральных ганглиях пограничного симпатического ствола прерывается большинство преганглионарных симпатических нервных волокон, образуя синаптические связи с постганглионарными эффекторными нейронами. Меньшая часть преганглионарных волокон проходит через пограничный симпатический ствол без перерыва в превертебральные ганглии.

Постганглионарные волокна из паравертебральных ганглиев направляются к периферическим органам либо по самостоятельным нервным путям, либо в составе соматических спинномозговых нервов. В последнем случае они идут от ганглиев пограничного симпатического ствола к спинномозговым соматическим нервам в виде серых соединительных ветвей.

Таким образом, в ганглиях пограничного симпатического ствола прерывается только часть преганглионарных волокон, осталь-

ные проходят транзитом и синаптически переключаются на эффекторный нейрон в превертебральных ганглиях.

Превертебральные ганглии расположены на значительном удалении от спинного мозга и от иннервируемых органов. От них идут довольно длинные постганглионарные аксоны, совокупность которых в каждом случае образует специальный нерв.

Наиболее крупными превертебральными ганглиями являются чревный, краниальный и каудальный брыжеечные узлы. Чревный и краниальный брыжеечный ганглии вместе с отходящими ветвями образуют самое крупное автономное сплетение, называемое *чревным*, или *солнечным*. От клеток этих узлов начинаются постганглионарные симпатические волокна, иннервирующие почти все органы брюшной полости. Они образуют многочисленные нервные стволы, которые отходят и распределяются радиально. Стволы направляются к органам брюшной полости и образуют печеночное, желудочное, селезеночное и другие сплетения.

Аксоны нейронов паравертебральных и превертебральных ганглиев (*постганглионарные волокна*) идут к периферическим исполнительным органам и оканчиваются на них. Образуют крупные периферические симпатические нервы: грудные внутренностные, малые и большие чревные нервы, иннервирующие соответственно органы грудной и брюшной полостей, сосуды. Симпатические нервные волокна включаются и в соматические нервы, направляются к сосудам мышц, рецепторам кожи и мышц.

К *эффекторам*, иннервируемым постганглионарными симпатическими волокнами, относят гладкие мышцы всех органов — сосудов, зрачка, волосяных луковиц, легких, пищеварения и выделения, потовые, слюнные и другие пищеварительные железы, клетки печени и жировой клетчатки, мозговой слой надпочечника, матку, скелетные мышцы, органы чувств и саму ЦНС.

Передача возбуждения с преганглионарного волокна на постганглионарное осуществляется через синапсы с помощью медиатора *ацетилхолина*. Преганглионарные волокна короткие, постганглионарные — длинные. Передача импульсов с постганглионарного волокна на орган осуществляется через синапсы с помощью медиатора *норадреналина*.

Симпатический отдел нервной системы помимо эффекторных волокон имеет собственные чувствительные пути. По локализации тел нейронов, ходу и длине отростков они разделены на две группы.

Первая группа периферических афферентных нейронов включает нейроны, тела которых локализованы в превертебральных симпатических ганглиях. Один из длинных отростков (дендрит) направляется на периферию, другой (аксон) — в сторону спинного мозга, куда он вступает в составе дорсальных корешков.

Вторая группа характеризуется тем, что длинный отросток (дендрит) этих чувствительных нейронов идет к рабочему органу, короткие же распределяются в самом ганглии, синаптически контактируют с вставочными нейронами и через них — с эффекторными нейронами, таким образом формируя местную рефлекторную дугу.

Роль симпатической иннервации. Симпатическая иннервация универсальна — она иннервирует ткани всех органов и кровеносные сосуды скелетных мышц. Деятельность ее активируется при действии на организм неблагоприятных факторов.

Симпатический отдел вегетативной нервной системы — это иннервация мобилизации резервов, отдел тревоги и защиты, необходимый для взаимодействия организма со средой. Мобилизация достигается генерализованным вовлечением в реакцию многих органов и систем. Симпатические ганглии расположены на большом расстоянии от иннервируемых органов и обладают способностью к мультипликации импульсов, что и обеспечивает быструю генерализацию воздействия. Более медленный, но также генерализованный процесс возникает при выбросе в кровь из надпочечников адреналина и норадреналина, пролонгирующих действие симпатической иннервации.

Импульсы, поступающие по симпатическим нервным волокнам, активируют деятельность головного мозга, усиливают метаболические процессы (катаболизм) и освобождение энергии в клетках органов и тканей.

Возбуждение симпатического отдела вызывает стимуляцию работы сердца (учащение и усиление сокращений, увеличение ударного объема), секреторной деятельности потовых желез, обмена веществ в мышцах, сужение кровеносных сосудов, расслабление бронхиальных мышц, ослабление сокоотделения пищеварительных желез и тормозит моторику желудка и кишечника, обусловливает расслабление желчного пузыря, расширение зрачков, расслабление стенки мочевого пузыря и др. Симпатическая иннервация повышает возбудимость и лабильность соматических нервов и поперечно-полосатых скелетных мышц.

Потоки импульсов через симпатические нервные волокна активируют механизмы свертывания крови, иммунные реакции, процессы терморегуляции.

Возбуждение симпатического отдела — обязательное условие эмоционального состояния и напряжения. Оно является также начальным звеном реакций *стресса*, запускающим последующие гормональные факторы.

Симпатическая иннервация, обеспечивая максимальное напряжение функций органов и систем защиты организма, дестабилизирует постоянство внутренней среды. Восстановление и

поддержание этого постоянства, нарушенного в результате возбуждения симпатической нервной системы, обеспечивают парасимпатическая и метасимпатическая нервные системы.

3.5.3. ПАРАСИМПАТИЧЕСКАЯ ИННЕРВАЦИЯ

Структура парасимпатической иннервации. Образована парасимпатическими нейронами среднего, продолговатого мозга и крестцового отдела спинного мозга, а также парасимпатическими нейронами ганглий, расположенных чаще всего в органах.

В среднем мозге вблизи передних бугров четверохолмия находятся ядра глазодвигательного нерва (III пара черепно-мозговых нервов). В продолговатом мозге находятся три пары ядер, от которых отходят три пары черепно-мозговых нервов: лицевой (VII пара), языкоглоточный (IX пара) и блуждающий (X пара). В спинном мозге в боковых рогах трех сегментов крестцовой части располагаются ядра преганглионарных парасимпатических нейронов.

Аксоны нейронов среднего мозга направляются к исполнительным органам в составе глазодвигательного нерва; продолговатого мозга — в составе лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов; крестцового отдела спинного мозга — в составе тазовых нервов парасимпатические волокна направляются к органам таза. Они называются *преганглионарными парасимпатическими волокнами*.

Из среднего мозга преганглионарные нервные волокна выходят в составе глазодвигательного нерва, проникают через глазную щель в глазницу и синаптически заканчиваются на телах постганглионарных нейронов расположенного в глубине глазницы ресничного (цилиарного) ганглия. От него отходят два коротких ресничных нерва. Составляющие их постганглионарные волокна вступают в глазное яблоко, разветвляясь в аккомодационной ресничной мышце и кольцевых мышцах сфинктера зрачка.

От продолговатого мозга из верхнего слюноотделительного ядра преганглионарные волокна идут в составе лицевого нерва (VII) и, покидая его, образуют барабанную струну, которая присоединяется к язычному нерву и заканчивается в челюстном или подъязычном ганглии. Его постганглионарные волокна иннервируют подчелюстную слюнную железу.

Из нижнего слюноотделительного ядра продолговатого мозга выходят преганглионарные волокна, вступают в языкоглоточный нерв (IX) и далее попадают в ушной ганглий. Его постганглионарные волокна заканчиваются в околоушной слюнной железе.

В состав языкоглоточного нерва входит афферентная синусная ветвь, связанная с большим числом баро- и хеморецепторов каротидного клубочка, лежащего между внутренней и наружной сонными артериями у места деления общей сонной артерии. От рецепторов идет информация о величине артериального давления крови, pH крови, напряжения в крови кислорода (O_2) и диоксида углерода (CO_2). Афферентные импульсы участвуют в рефлекторной регуляции функций сердечно-сосудистой системы, а также дыхания.

Из ядер слезоотделительного пути продолговатого мозга преганглионарные волокна в составе лицевого нерва (VII) вступают в крыловидный ганглий, постганглионарные волокна которого иннервируют слезные и слюнные железы, железы слизистой оболочки носа и нёба.

В продолговатом мозге находятся ядра, в которых расположены тела нейронов, преганглионарные волокна которых участвуют в образовании *блуждающего нерва* (X). Блуждающий нерв является смешанным: он включает афферентные и эфферентные парасимпатические, эфферентные симпатические, чувствительные и двигательные соматические волокна. В блуждающем нерве преобладают афферентные чувствительные волокна. Например, у кошки при общем количестве нервных волокон ее шейного отдела 30 тыс. 80...90 % составляют афферентные волокна. Эти волокна передают информацию от рецепторов органов грудной к органам брюшной полости. Рецепторы реагируют на механические, термические, болевые воздействия, воспринимают изменения pH и электролитного состава.

Важную физиологическую роль выполняет ветвь блуждающего нерва — *депрессорный нерв*, по которому проходит информация, сигнализирующая о функциональном состоянии сердца и величине кровяного давления в дуге аорты. Нейроны ядер афферентных путей блуждающего нерва лежат в основном в яремном узле, а их аксоны вступают в продолговатый мозг на уровне олив. Ганглии лежат около органа или в иннервируемом органе.

Во внутренних органах преганглионарные парасимпатические нервные волокна оканчиваются на интернейроне, или эфферентном нейроне, метасимпатической нервной системы, который представляет общий конечный путь для импульсов, поступающих по блуждающему и тазовому нервам. Здесь они интегрируют с импульсами, посредством которых осуществляются процессы базовой внутриорганной местной метасимпатической регуляции. Следовательно, в этом случае парасимпатические влияния оказываются не прямыми, а опосредованными. Поэтому результат влияния зависит от текущих внутриорганных процессов — могут возникать возбуждение или торможение функции органа, включаться или выключаться различные регуляторные влияния, направленные на поддержание нормальной деятельности, стабилизацию гомеостаза.

Передача возбуждения с аксонов первых нейронов (преганглионарных волокон) на нейроны ганглий и с аксонов нейронов парасимпатических ганглий (постганглионарных волокон) на структуры органа осуществляется через синапсы с помощью медиатора *ацетилхолина*.

Преганглионарное волокно длинное, так как идет от центральной нервной системы до органа; постганглионарное волокно короткое.

Парасимпатический отдел нервной системы помимо эффекторных волокон имеет *собственные чувствительные пути*.

Роль парасимпатической иннервации. Регуляция парасимпатической иннервации деятельности органов организма сравнительно ограничена. Она иннервирует мышцы глаз, слюнные железы, мышцы языка, трахеи и бронхов, легкие, все органы пищеварения, сердце, почки, мочевой пузырь, мочеточники и другие внутренние органы, кровеносные сосуды языка, подчелюстной железы, пещеристых тел полового члена. Влияния парасимпатического отдела осуществляются либо прямо на иннервируемые органы, как в кольцевых мышцах радужной оболочки глаза или в слюнных железах, либо через метасимпатическую нервную систему. В первом случае постганглионарный нейрон сам непосредственно контактирует с эффектором и вызываемое им действие зависит главным образом от прямых влияний центральной нервной системы.

Таким образом, основная роль парасимпатической нервной системы (совместно с метасимпатической) состоит в регуляции механизмов различных функций, обеспечивающих гомеостаз — относительное динамическое постоянство внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций. Парасимпатическая иннервация обеспечивает также восстановление и поддержание этого постоянства, дестабилизированного симпатической нервной системой. Парасимпатические нервные волокна совместно с симпатическими обеспечивают оптимальную деятельность органов, которые они иннервируют, при стрессовых воздействиях оказывают чаще влияния, противоположные действию симпатической нервной системы.

3.5.4. МЕТАСИМПАТИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Структура метасимпатической нервной системы. Большинство полых висцеральных органов наряду с симпатической и парасимпатической иннервацией имеют собственный местный механизм регуляции — метасимпатическую нервную систему. Метасимпатическая нервная система представлена интрамуральными ганглиями, расположенными в толще стенок полых органов, которые по физиологической роли делятся на чувствительные нейроны, интернейроны, эффекторные нейроны и составляют необходимые для автономной и интегративной деятельности звенья — сенсорное, ассоциативное и эфферентное. Нейроны объединяются в рефлекторные дуги с помощью синапсов. Передача импульсов через синапсы осуществляется посредством медиаторов. Метасимпатическая нервная система *иннервирует только внутренние органы*.

В составе метасимпатической нервной системы существуют собственные сенсорные элементы: механо-, хемо-, термо-, осмо- и другие рецепторы. Они постоянно посылают в свои внутренние нейронные сети информацию о состоянии стенки внутреннего органа. Наряду с этим сенсорные элементы способны передавать сигналы и в центральные структуры нервной системы.

Метасимпатические нейроны синаптически связываются в сети, которые обрабатывают поступающую сенсорную информацию и одновременно контролируют активность эффекторных нейронов. Последние, в свою очередь, являются общими конечными путями к эффекторам и могут инициировать, поддерживать или тормозить их деятельность.

Метасимпатическая нервная система не имеет представительств в центральной нервной системе в отличие от симпатической и парасимпатической и является в значительно большей степени самостоятельной, автономной. Она не имеет своего центрального аппарата. Все звенья ее рефлекторного пути локализуются только в интрамуральных ганглиях. В результате такой организации ее эфферентные связи с центральными структурами опосредованы нейронами симпатической и парасимпатической нервной системы, образующими синаптические контакты на телах и отростках метасимпатических интернейронов и эффекторных нейронов.

Роль метасимпатической нервной системы. Это относительно независимая самостоятельная интегративная система, обладающая рядом эволюционных преимуществ: более эффективный контроль и управление висцеральными системами. Нет необходимости иметь большое число длинных нервных соединительных путей между центральной нервной системой и висцеральными органами, а также уменьшается пространство в центральной нервной системе, занятой переработкой дополнительной избыточной информации. Например, только одна кишечная часть метасимпатической нервной системы имеет такое же число клеток (10^8), что и весь спинной мозг. Число метасимпатических нейронов на 1 $см^2$ поверхности кишки составляет около 20 тыс.

Существование местных метасимпатических механизмов регуляции функции висцеральных органов не только осво-

бождает центральную нервную систему от переработки избыточной информации, но и увеличивает надежность регуляции функций.

По своей структуре, нейронологическим свойствам метасимпатическая нервная система напоминает вынесенные на периферию нервные центры. Глиальные элементы, подобно астроглии головного мозга, в большом количестве окружают каждый нейрон.

Основным образованием является наличие плотного нейропиля. Известно, что во всех нервных системах интеграции обработка значительной части информации происходит в микроцепях именно синаптического нейропиля.

Большинство реальных и предполагаемых медиаторов метасимпатической нервной системы являются и нейротрансмиттерами в центральной нервной системе. Установлено, что, например, в энтеральной части метасимпатической нервной системы медиаторную роль осуществляют не менее 20 медиаторов и модуляторов холинергической, адренергической, серотонинергической, пуринергической, пептидергической, дофаминергической, ГАМК-ергической и другой природы. Все это — основа для широкого диапазона многообразных регуляторных воздействий.

В метасимпатической нервной системе содержатся также гематоглионарные барьерные структуры, напоминающие по своей функции гематоэнцефалический барьер, защищающие метасимпатические нейроны от непосредственного воздействия веществ, циркулирующих в крови.

Метасимпатическая нервная система программирует и координирует двигательную, секреторную и всасывательную активность желудка и кишечника, активность местных эндокринных элементов и локальный кровоток. Координация ее деятельности, как симпатической и парасимпатической систем, осуществляется надсегментарными центрами.

3.5.5. РАЗЛИЧИЯ В СТРОЕНИИ ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО ВЕГЕТАТИВНОГО И СОМАТИЧЕСКОГО ОТДЕЛОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ, ИХ ЭФФЕРЕНТНОГО ЗВЕНА

1. В вегетативном отделе нервной системы тело эффекторного нейрона находится за пределами головного или спинного мозга. В соматическом отделе нервной системы вставочная (ассоциативная) и двигательная нервные клетки находятся внутри серого вещества спинного мозга.

2. Перерезка вентральных корешков спинного мозга сопровождается перерождением всех эфферентных соматических волокон. Волокна вегетативного отдела нервной системы не изменяются, так как тело ее эфферентного нейрона находится в одном из периферических ганглиев.

3. Соматические нервные волокна выходят из ствола мозга и спинного мозга сегментарно и перекрывают иннервируемые области трех смежных сегментов. Волокна вегетативной иннервации выходят из головного мозга, грудопоясничного и крестцового отделов спинного мозга. Волокна, выходящие из грудопоясничного отдела спинного мозга, и связанные с ним ганглии называются *симпатическими*, а выходящие из головного мозга и крестцового отделов спинного мозга — *парасимпатическими*. Часть вегетативных рефлекторных дуг локализованы в ганглиях стенок внутренних органов — *метасимпатическая нервная система*.

4. Соматические нервные волокна распределены строго сегментарно в отличие от волокон вегетативного отдела нервной системы. Они иннервируют все органы без исключения, а часть из них имеют двойную или даже тройную иннервацию — симпатическую, парасимпатическую, метасимпатическую.

5. Волокна вегетативной иннервации в большинстве не имеют миелиновой оболочки, тонкие, диаметр их не превышает 7 мкм. Соматические эфферентные волокна толстые, имеют миелиновую оболочку, диаметр их 12...14 мкм. По тонким вегетативным волокнам возбуждение распространяется медленно — 1...3 м/с, а по толстым соматическим значительно быстрее — 70...120 м/с. Волокна вегетативной нервной системы имеют меньшую возбудимость и лабильность, чем соматические: хронаксия около 0,1...0,8 сигм, рефрактерный период 1...2 с.

3.5.6. ПРИНЦИП ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВЕГЕТАТИВНОГО ОТДЕЛА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Вегетативный отдел нервной системы осуществляет свою деятельность по *принципу безусловных* и *условных вегетативных рефлексов*.

Рефлекторная дуга вегетативного рефлекса. Вегетативные рефлексы осуществляются через рефлекторные дуги (рис. 34). Дуга вегетативного рефлекса образуется тремя видами нейронов: рецепторными, вставочными и эффекторными. Например, в рефлекторной дуге спинального уровня афферентное звено образовано рецепторными нейронами, расположенными в спинномозговых ганглиях. Оно может быть общим для вегетативной и соматической рефлекторных дуг.

Дендриты рецепторных нейронов разветвляются во внутренних органах, коже, стенках сосудов и т. д., воспринимают действие возбудителей, аксоны синаптически контактируют со вставочными нейронами тех или других сегментов, передают на них информацию.

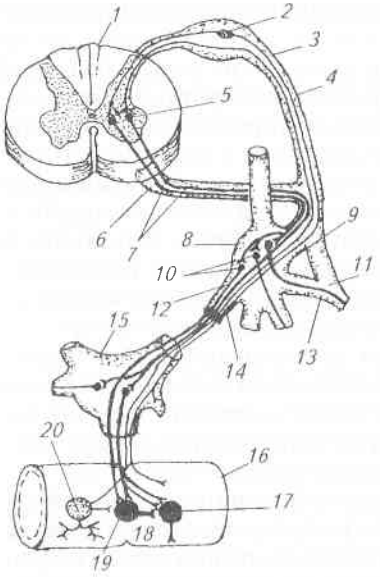


Рис. 34. Принципиальная схема дуги вегетативного рефлекса:

1 — спинной мозг; *2* — чувствительный нейрон; *3* — спинномозговой ганглий; *4* — дорсальный корешок; *5* — преганглионарный нейрон дуги вегетативного рефлекса; *6* — вентральный корешок; *7* — преганглионарное нервное волокно; *8* — симпатический паравертебральный ганглий (узел симпатического ствола); *9* — белая соединительная ветвь; *10* — двигательный (постганглионарный) нейрон дуги вегетативного рефлекса; *11* — соматический нерв; *12* — постганглионарное нервное волокно; *13* — серая соединительная ветвь; *14* — висцеральная ветвь; *15* — симпатический превертебральный ганглий (узел брыжеечного сплетения); *16* — кишка; *17* — эффекторный нейрон функционального модуля метасимпатической нервной системы; *18* — функциональный модуль метасимпатической нервной системы; *19* — интернейрон функционального модуля; *20* — чувствительный нейрон функционального модуля

Второе звено дуги вегетативного рефлекса — вставочные нейроны — может быть упрощенно представлено в виде скопления нейронов в боковых рогах спинного мозга. Их аксоны покидают спинной мозг в составе вентральных корешков, вступают в соматические нервные стволы и отсюда в виде белых соединительных ветвей направляются к узлам симпатического ствола. Здесь происходит переключение части из них на эффекторные клетки.

Третье звено — эффекторный нейрон в одном из периферических узлов, аксон которого идет к исполнительному органу.

Узлы могут располагаться либо около позвоночника (*паравертебральные, околопозвоночные*), либо вблизи внутренних органов (*превертебральные*), либо в стенках внутренних органов (*экстра-* и *интрамуральные*).

Дуги местных рефлексов ганглионарного уровня — афферентные и эфферентные звенья могут замыкаться в превертебральных и интрамуральных ганглиях. В этом случае все составляющие рефлекторную дугу звенья находятся на периферии вблизи или непосредственно в стенке исполнительного органа, а афферентные и эфферентные волокна могут проходить в составе одного и того же нервного ствола.

Чувствительное звено дуги вегетативного рефлекса. Рецепторы висцеральных органов — висцерорецепторы — располагаются в стенках практически всех висцеральных органов, таких как сосуды, сердце, легкие, почки, мочевой пузырь, печень,

матка и др. Различают *свободные* и *несвободные* висцерорецепторы. Свободные рецепторы не окружены вспомогательными образованиями. Несвободные рецепторы имеют форму клубочков, покрытых снаружи капсулой, пластинчатых телец, у которых рецепторное окончание заключено в капсулу из нескольких слоев клеток и межклеточного вещества.

Висцеральная чувствительность обусловлена активностью пяти отдельных типов висцерорецепторов: механо-, хемо-, термо-, осмо- и ноцицепторов (болевых).

Все виды висцеральной чувствительности передаются в центры по волокнам основных нервных путей: блуждающего, языкоглоточного, чревных (большого, малого, поясничных) и тазового нервов. Соотношение афферентных и эфферентных волокон в блуждающем нерве составляет 9 : 1, в чревном — 3 : 1, тазовом — 1 : 1. Поскольку они несут информацию от рецепторов внутренних органов, их называют *висцеральными афферентами*.

Висцеральные афференты, идущие к стволу мозга и спинному мозгу, участвуют в нервной регуляции деятельности внутренних органов (сердца, сосудов, легких, пищеварительного тракта, выделительных и репродуктивных органов). Большинство этих афферентов идут от механорецепторов, активирующихся при растяжении стенок полых органов, и несут информацию либо о давлении в их просвете (например, артериальные барорецепторы и сакральные афферентные волокна от мочевого пузыря), либо об их объеме (например, афферентные волокна от гладких мышц желудочно-кишечного тракта, от правого предсердия и легких).

Некоторые висцеральные афференты идут от хеморецепторов (например, от артериальных хеморецепторов аорты и каротидного синуса сонных артерий, осморецепторов в печени и глюкорецепторов в слизистой оболочке кишечника). Информация о раздражителях, вызывающих ощущение внутренних болей (при сильном растяжении или сокращении участков желудочно-кишечного тракта и мочевого пузыря, натяжении брыжейки, ишемии органов), идет по волокнам спинальных афферентов в спинномозговые узлы. Рецепторы, от которых начинаются эти афференты, располагаются в серозных оболочках, участках прикрепления брыжейки и, возможно, в стенках органов.

В наиболее крупных симпатических ганглиях находятся рецепторные окончания, способные возбуждаться в результате непосредственного действия раздражителя и косвенно — путем изменения уровня метаболизма.

Чувствительные окончания рецепторов по своим анатомическим и функциональным особенностям устроены так, что избирательно реагируют лишь на один определенный вид энергии. Стимул, каким бы он ни был по своей природе: механическая де-

формация, химическое изменение, сдвиг температуры — всегда вызывает один и тот же электрический сигнал. Информация об интенсивности стимула во всех рецепторах передается частотой потенциалов действия.

Ассоциативное (вставочное) звено дуги вегетативного рефлекса. В дуге вегетативного рефлекса переключение афферентных сигналов на ассоциативные и далее на эфферентные нейроны осуществляется на спинальном и бульбарном уровнях, может происходить в периферических образованиях — в интрамуральных и в превертебральных ганглиях, так называемых *низших центрах*.

Спинальные уровни. Простейшие дуги вегетативных рефлексов спинального уровня не имеют прямых переключений с афферентных волокон на вегетативные нейроны. В дуге вегетативного рефлекса между чувствительным и постганглионарным нейроном расположено не менее трех синапсов, два из которых находятся в сером веществе спинного мозга и один — в периферическом автономном ганглии.

В спинном мозге специальный интернейронный аппарат осуществляет первичную обработку афферентных сигналов. Он соединен с эфферентными клетками боковых рогов спинного мозга. Ассоциативное звено спинального уровня имеет сложную организацию и функциональную ориентацию. Существование различных собственных выходных нейронов, специализированных возбуждающих нейронов, нейронов возвратного торможения, нисходящих симпатоактивирующих путей позволило для обозначения этой системы ввести специальное понятие «симпатический механизм спинного мозга».

Супраспинальные механизмы. Дальнейшая обработка афферентных сигналов висцеральной чувствительности, поступающих по проводящим путям спинного мозга, происходит в ретикулярной формации, таламусе, гипоталамусе, мозжечке. В этих структурах осуществляется взаимодействие висцеральных и соматических афферентных сигналов, что указывает на существование здесь сложных процессов переработки информации.

По восходящим путям висцеральные афферентные потоки достигают ретикулярной формации среднего мозга. Проекции афферентных висцеральных путей диффузно распределяются по всей ретикулярной формации. Особенностью представительства является то, что в одной и той же точке регистрируются ответы не только от висцеральных, но и от соматических чувствительных окончаний.

В промежуточном мозге для каждой из афферентных систем (за исключением обонятельной) имеется специальное переключающее «реле» с высокой степенью дифференциации и плотностью представительства. Эту роль осуществляют таламус и гипоталамус.

Висцеральные афферентные сигналы, поступающие в спинной мозг, достигают таламуса по системе проводящих путей (спинноталамические и др.). В латеральной части и медиальной зоне задневентрального ядра таламуса имеются области представительства блуждающего и чревного нервов, получающих и затем передающих афферентные сигналы от конкретных висцеральных органов. Вместе с тем области представительства каждого из этих нервов перекрываются проекциями соматических афферентных нервов. Это означает, что в ядрах таламуса происходит взаимодействие информации, поступающей по висцеральным и соматическим афферентным путям. В результате происходит утрата специфичности информации и к нервным клеткам коры больших полушарий направляются уже интегрированные сигналы. Объединение висцеральных и соматических сигналов происходит и в самой коре. Какого-либо специального места для переключения висцеральных сигналов в коре больших полушарий нет.

Переработка висцеральной информации происходит не только в таламусе, но и в гипоталамусе.

Кортикальное представительство. Афферентные импульсы, идущие от органов грудной, брюшной и тазовой полостей, проецируются в определенные области коры больших полушарий. Представительства функционально близких висцеральных систем находятся в близко расположенных областях коры. Так, зоны брыжеечных, селезеночных и чревных нервов перекрываются зонами представительства блуждающего нерва, что обеспечивает тонкую и надежную координацию процессов, осуществляемых корой.

Локализация в коре больших полушарий проекций висцеральных органов и систем в ближайшем соседстве с соматическими и ассоциативными обеспечивает появление необходимых висцеральных рефлекторных реакций. Сигнализация, следующая по висцеральным афферентным путям вместе с соматической чувствительностью, участвует в формировании механизмов целенаправленного поведения.

Эфферентное звено дуги вегетативного рефлекса. В дуге вегетативного рефлекса эфферентное звено представляют нейроны в одном из периферийных ганглиев. По длине аксонов эти нервные клетки разделяют на короткие и длинные, по характеру ветвления терминалей аксонов — на густо и равномерно сетевые. Постганглионарные волокна иннервируют большинство органов и тканей. Преобладающей формой межнейронных связей, посредством которых осуществляются контакты между преганглионарным волокном и эффекторным нейроном, являются перицеллюлярные аппараты.

Эффекторный нейрон может иметь несколько входов. Основной вход возбуждающий, холинергический представлен преганглионарными волокнами. Следующий вход периферического происхождения. Тела этих чувствительных нейронов могут располагаться либо в самом ганглии, в непосредственной близости от эфферентного нейрона, либо в ганглиях стенок внутренних органов, т. е. имеют метасимпатическую природу. Благодаря этим местным рефлекторным дугам в эфферентном нейроне поддерживаются необходимый уровень спонтанной активности и сохранение рефлекторной деятельности при децентрализации узла.

Часть эфферентных нейронов спонтанно активна.

Виды вегетативных рефлексов. Число вегетативных рефлексов очень велико, и они разнообразны: висцеро-висцеральные, висцерокутанные, кутановисцеральные, висцеросоматические.

Висцеро-висцеральные — это рефлексы с рецепторов внутренних органов на эти же или другие внутренние органы. Висцеро-висцеральный рефлекс включает пути, в которых возбуждение возникает и заканчивается во внутренних органах. Основой для осуществления этих процессов являются местные рефлекторные дуги, замыкающиеся в ганглиях вегетативной нервной системы. Эти дуги могут быть разного уровня: одни замыкаются в интрамуральных ганглиях метасимпатической нервной системы, другие — в пара- или превертебральных ганглиях симпатической. Примером висцеро-висцерального рефлекса является рефлекс Гольца: механическое раздражение рецепторов брыжейки вызывает рефлекторное замедление сокращений сердца.

Висцерокутанные — рефлексы с рецепторов внутренних органов на сосуды и другие структуры кожи. Висцерокутанный рефлекс включает пути, в которых в ответ на раздражение вегетативных чувствительных нейронов болевые реакции возникают не только во внутренних органах, но изменяется и соматическая чувствительность. При этом зона повышенной чувствительности ограничивается участком кожи, иннервируемым сегментом, к которому поступают импульсы от раздражаемого внутреннего органа.

Вследствие сегментарной организации вегетативной и соматической иннервации при заболевании внутренних органов в ограниченных участках кожи возникает повышение тактильной и болевой чувствительности. Эти боли называются *отраженными*, а области, в которых они появляются, — *зонами Захарьина—Хеда* (рис. 35).

Кутановисцеральные — рефлексы с рецепторов кожи на сосуды и другие структуры внутренних органов. Кутановисцеральный рефлекс включает пути, вовлекающие активацию экстерорецепторов и соматических афферентных волокон и заканчивающиеся в висцеральных органах, вызывая изменение их

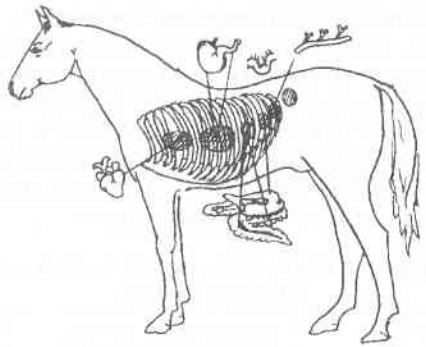


Рис. 35. Висцерокутанные рефлексы с рецепторов внутренних органов на сосуды и другие структуры кожи: проявляются в повышении тактильной и болевой чувствительности в зонах Захарьина—Хеда

функций. Примером такого рефлекса может служить сосудистая реакция при термических воздействиях на рецепторы кожи.

Висцеросоматический рефлекс включает пути, по которым возбуждение в дополнение к висцеральным вызывает также соматические ответы в виде усиления или торможения сокращений. Например, сильное раздражение рецепторов пищеварительного тракта вызывает сокращение мышц брюшного пресса или движение конечностей.

Влияния вегетативной иннервации. Через вегетативные нервные волокна осуществляются сосудистые, трофические и функциональные влияния на органы.

Сосудистые влияния — определяют просвет сосудов, давление крови, кровоток. Различают *сосудорасширяющие* и *сосудосуживающие влияния*. Через симпатические нервные волокна осуществляются сосудосуживающие влияния. В составе симпатических нервных волокон, иннервирующих сосуды скелетных мышц, имеются и нервные волокна, которые обеспечивают расширение артерий (передача возбуждения в них осуществляется с помощью медиатора ацетилхолина). Через парасимпатические нервы осуществляются сосудорасширяющие влияния на сосуды подчелюстной слюнной железы, языка, пещеристые тела полового члена и др.

Трофические влияния — проявляются в изменении проницаемости мембран клеток и активности ферментов, обмена веществ в тканях и органах. Они выражаются в повышении работоспособности органа и устойчивости его ко всем вредным воздействиям.

Функциональные влияния — пусковые, корригирующие, стимулирующие и тормозящие деятельность органов. *Пусковые влияния* переводят орган из состояния покоя в состояние деятельности. *Корригирующие влияния* подразделяют на стимулирующие и

тормозящие. *Стимулирующие влияния* сводятся к коррекции деятельности органов, находящихся в постоянной активности (сердце и др.), соответственно условиям, складывающимся на каждый момент. *Тормозящие влияния* выражаются в угнетении деятельности органов, находящихся в постоянной активности (сердце и др.).

В итоге вегетативная нервная система обеспечивает регуляцию деятельности внутренних органов, приспособление уровня обмена веществ и энергии к потребностям органов.

2. Влияние симпатической и парасимпатической нервной системы на функции различных органов

Орган или система органов	Симпатическая система и адренорецепторы		Парасимпатическая система
Кровеносные сосуды:			
сосуды мозга	Сужение	α	Расширение
артерии сердца (коронарные)	Сужение, расширение	α	
артерии скелетных мышц	Сужение	α	
артерии брюшной полости	»	α	
артерии кожи	»	—	
Сердце:			
ритм	Ускорение	β	Замедление
сила сокращения	Увеличение	β	Ослабление
Пищеварительный тракт:			
продольные и круговые мышцы	Ослабление моторики	α, β	Усиление моторики
сфинктеры	Сокращение	α	Расслабление
Бронхиальные мышцы	Расслабление	β	Сокращение
Мышцы, поднимающие волосы (кожи)	Сокращение	α	—
Внутриглазные гладкие мышцы:			
радиальные (диаметр зрачка)	Сокращение	α	—
круговые (сфинктер зрачка)	—	—	Сокращение
ресничная мышца	Расслабление	β	»
Мочевой пузырь:			
мышца, изгоняющая мочу	»	β	»
внутренний сфинктер	Сокращение	α	
Половые органы:			
семенные пузырьки	»	α	
семявыносящий проток	»	α	
матка (в зависимости от вида)	»	α	
матка (в зависимости от гормонального фона)	Расслабление	β	
артерии полового члена	—		Расширение
Экзокринные железы:			
слюнные	Секреция	α	Секреция
пищеварительные	Снижение секреции	α	»
слезные	Секреция		
потовые	»		
бронхиальные	»		
Метаболизм:			
печень	Гликогенолиз, глюконеогенез	β	
жировые клетки	Липолиз (повышение уровня свободных жирных кислот в крови)	β	
секреция инсулина	Снижение	β	Повышение

Контрольные вопросы и задания

1. Назовите клетки нервной ткани, из которой образована нервная система. Каковы структура нейрона и роль каждого его элемента? **2**. Дайте классификацию нейронов по их роли. Назовите места их расположения. **3**. По какому принципу организована деятельность нервной системы? Дайте определение понятию «рефлекс». **4**. Что служит морфологической основой рефлекса? Какими структурами образована рефлекторная дуга, какие звенья выделяют в рефлекторной дуге и какова роль каждого звена? **5**. Дайте определение понятию «нервный центр» и назовите все свойства нервного центра. **6**. Сформулируйте свойства нервного центра: одностороннее проведение возбуждения, замедленное проведение возбуждения, окклюзия, тонус, пресинаптическое и пессимальное торможение, суммация, трансформация, последействие, посттетаническая потенциация, утомление; значимость знаний этих свойств нервного центра для практической деятельности ветеринарного врача и зооинженера. **7**. Дайте определение понятию «координация нервных центров» и назовите все принципы, явления и феномены, лежащие в основе координации. Сформулируйте принципы координации: конвергенции, общего конечного пути, реципрокных связей, обратных связей, пластичности, приведите примеры их проявления у животных. **8**. Сформулируйте понятие «принцип доминанты». Назовите характерные черты доминанты и приведите примеры проявления ее у животных. **9**. Сформулируйте понятия — явления координации «иррадиация», «индукция». Какова технология определения этих явлений и значимость их знаний для практической деятельности ветеринарного врача и зооинженера? **10**. Сформулируйте понятия — феномены «отдачи» и «цепных рефлексов». Какова их значимость в обеспечении сложных видов двигательной деятельности? **11**. Дайте физиологическую классификацию рефлексов и поясните их значение в жизнедеятельности организма. **12**. Дайте определение понятию «функциональная система организма». Назовите структуры организма, входящие в состав функциональной системы, и ее роль. **13**. Дайте определение понятию «регуляция». Назовите принцип регуляции деятельности органов и организма. Поясните механизм регуляции. **14**. Назовите все отделы, структурно-физиологические образования ЦНС и проводящие пути, с помощью которых объединяются все ее отделы. **15**. Поясните структурно-физиологическую организацию и роли спинного мозга в обеспечении приспособительных реакций организма. **16**. Поясните структурно-физиологическую организацию и роли продолговатого мозга в обеспечении приспособительных реакций организма. **17**. Поясните, каковы связи нейронов ядер черепно-мозговых нервов с различными структурами организма и роль каждого из этих нервов в осуществлении приспособительных реакций организма. **18**. Поясните структурно-физиологическую организацию и роли среднего мозга, участие различных образований среднего мозга в приспособительных реакциях организма. **19**. Поясните роли черепно-мозговых нервов среднего мозга в осуществлении приспособительных реакций. **20**. Поясните структурные и физиологические особенности и роли ретикулярной формации ствола мозга в осуществлении приспособительных реакций. **21**. Поясните структурно-физиологическую организацию и роли мозжечка в обеспечении приспособительных реакций организма. **22**. Поясните статические и статокинетические рефлексы ствола мозга; механизмы осуществления этих рефлексов и роли. **23**. Поясните структурно-физиологическую организацию и роли промежуточного мозга (зрительных бугров) — эпиталамуса, таламуса и гипоталамуса — в осуществлении приспособительных реакций организма. **24**. Поясните структурно-физиологическую организацию и роли ретикулярной формации промежуточного мозга.

25. Поясните структурно-физиологическую организацию лимбической системы и ее роли в осуществлении приспособительных реакций организма. **26**. Поясните структурно-физиологическую организацию подкорковых ядер больших полушарий головного мозга. Назовите эти ядра. Их роли в осуществлении приспособительных реакций организма. **27**. Поясните структурно-физиологическую организацию и роли коры больших полушарий головного мозга в обеспечении приспособительных реакций. **28**. Назовите методы и методические приемы, приборы, используемые для оценки состояния и деятельности центральной нервной системы, ее отделов и структур; поясните сущность названных методов и методических приемов исследования центральной нервной системы и проявления изменений деятельности, по которым оценивается состояние центральной нервной системы. **29**. Поясните структурно-физиологическую организацию вегетативного отдела нервной системы; принципы его деятельности и общие роли, которые он выполняет в организме. **30**. Какими нейронами образован парасимпатический подотдел вегетативной нервной системы, где они располагаются, как они контактируют и как в связи с этим называются нейроны и их аксоны, образующие парасимпатические нервы? Чем представлен парасимпатический подотдел нервной системы на периферии? Назовите виды влияний парасимпатической иннервации на ткани и органы. **31**. Какими нейронами образован симпатический подотдел вегетативной нервной системы, где они располагаются, как они контактируют и как в связи с этим называются нейроны и их аксоны, образующие симпатические нервы? Назовите виды влияний через симпатические нервы на органы и их проявления. **32**. Дайте определение понятию «вегетативный ганглий» и классификацию вегетативных ганглиев. Назовите вегетативные ганглии симпатического подотдела вегетативной нервной системы и места их расположения в организме. **33**. Дайте определение понятию «синапс». Назовите его структурные компоненты. Поясните механизм передачи возбуждения через синапсы в парасимпатическом и симпатическом подотделах, медиаторы и ферменты, разрушающие медиаторы. **34**. Дайте определение понятию «вегетативный рефлекс», классификацию вегетативных рефлексов. Чем образованы звенья рефлекторной дуги вегетативного рефлекса? **35**. Дайте определение понятию «метасимпатическая нервная система». Назовите структуры, ее образующие. Поясните роль и механизм реализации метасимпатической нервной системы. Перечислите виды влияний через метасимпатическую иннервацию на органы. **36**. Назовите, где располагаются высшие отделы вегетативной нервной системы. Какие вегетативные рефлексы осуществляются с участием вегетативных нейронов гипоталамуса, коры больших полушарий? **37**. Охарактеризуйте взаимосвязи симпатической и парасимпатической иннервации органов в регуляции их функций. **38**. Назовите методы, методические приемы и приборы, используемые для исследования роли структур и отделов вегетативной нервной системы, определения параметров ее деятельности.

4. СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ

●

4.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА. РЕЦЕПТОРЫ

Сенсорные системы. Рецепция. Приспособление деятельности органов и организма к меняющимся условиям внешней и внутренней среды может осуществляться только в том случае, если эти изменения будут восприниматься и оцениваться.

Восприятие изменений условий внешней и внутренней среды рецепторами и передача информации в центральную нервную систему, восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий головного мозга называется р е ц е п ц и е й. Рецепция осуществляется определенными структурными образованиями — сенсорными системами (анализаторами).

С е н с о р н а я с и с т е м а (а н а л и з а т о р) — это совокупность рецепторов и нейронов, обеспечивающих восприятие раздражителей (изменений условий внешней и внутренней среды) и проведение импульсов (информации) с рецепторов в центральную нервную систему, а также сенсорные (чувствительные) нейроны коры больших полушарий головного мозга, воспринимающие эту информацию. Сенсорная система состоит из трех звеньев: рецептор, афферентный проводник и сенсорные нейроны коры (сенсорная зона).

Первое звено — рецептор сенсорной системы — воспринимает изменения внешней или внутренней среды; *второе звено* — рецепторный нейрон, или афферентный проводник, проводит информацию от рецепторов в центральную нервную систему; *третье звено* — корковое звено, сенсорные нейроны коры воспринимают информацию.

Рецепторы. Рецепторы — это воспринимающие раздражители нервные окончания, или специализированные клетки, или специализированные органы. Рецепторы характеризуются разнообразием. Им присущи следующие свойства: высокая возбудимость (чувствительность), высокая приспосабливаемость (адаптация), кодирование информации, специфичность и др.

Рецепторные процессы на животных изучают *методами условных рефлексов*, *электрофизиологическим*, *морфологическим* и *биохимическим*.

В зависимости от природы воспринимаемого раздражителя различают *механорецепторы* — рецепторы слуха, гравитационные, вестибулярные, тактильные рецепторы кожи, рецепторы опорно-двигательного аппарата, барорецепторы сердечно-сосудистой системы; *хеморецепторы* — рецепторы вкуса и обоняния, сосудистые и тканевые рецепторы; *фоторецепторы* — зрительные рецепторы; *терморецепторы* — кожи и внутренних органов, центральные термочувствительные нейроны; *болевые* (ноцицептивные) рецепторы.

Все рецепторы делят на первично чувствующие и вторично чувствующие.

Первично чувствующие — это рецепторы обоняния, тактильные и проприорецепторы. Восприятие и преобразование энергии раздражения в энергию возбуждения происходит в них самих.

Вторично чувствующие — это рецепторы вкуса, зрения, слуха, вестибулярного аппарата. У них между раздражителем и первым рецепторным нейроном находится высокоспециализированная рецепторная клетка (не нервная).

Механизм возбуждения рецепторов. Под действием возбудителя на рецепторную клетку изменяется пространственная конфигурация белковых рецепторных молекул, встроенных в мембраны. Это приводит к изменению проницаемости мембраны для ионов натрия и возникновению ионного тока, генерирующего рецепторный потенциал.

Во вторично чувствующих рецепторах рецепторный потенциал вызывает выделение квантов медиатора из пресинаптического окончания рецепторной клетки. Медиатор, воздействуя на постсинаптическую мембрану рецепторного нейрона, вызывает ее деполяризацию — постсинаптический потенциал.

Кодирование информации. Кодированием информации называют процесс преобразования информации в условную форму — *код* в виде отдельных групп импульсов, залпов импульсов. Сигналы кодируются двоичным кодом, т. е. наличием или отсутствием группы (залпа) импульсов в тот или иной момент времени, в том или ином нейроне. Информация о раздражениях и их параметрах передается у животных в виде отдельных *залпов (групп) импульсов*. Число импульсов в залпе, их частота, длительность залпа и интервалов между ними, распределение в залпе отдельных импульсов обычно различны и зависят от характеристик раздражителя.

Адаптация рецепторов. При длительном действии на рецепторы возбудителя восприятие его слабеет. Это явление называется *адаптацией*. В ее основе лежат сложные процессы, протекающие в рецепторах и центральной нервной системе. Адаптация рецепторов

имеет большую биологическую значимость, предотвращая функциональное истощение.

Рецепторы и рецепции разнообразны. Их подразделяют на две большие группы: внутренние (интерорецепторы и интерорецепция) и внешние (экстерорецепторы и экстерорецепция).

4.2. ИНТЕРОРЕЦЕПЦИЯ

Интерорецепция обеспечивает приспособительные реакции организма к изменениям условий внутренней среды (состояния внутренних органов, мышц, суставов, сухожилий и фасций, положения тела и отдельных его частей в пространстве).

Интерорецепция включает три вида рецепций: висцерорецепцию, проприорецепцию и вестибулорецепцию.

4.2.1. ВИСЦЕРОРЕЦЕПЦИЯ

Висцерорецепция — это восприятие висцерорецепторами, расположенными в сосудах и внутренних органах, изменений условий внутренней среды и состояния внутренних органов, передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий. К висцерорецепторам относят: *механорецепторы, хеморецепторы, осморецепторы, барорецепторы, волюморецепторы* и др.

Висцерорецепция участвует в регуляции деятельности внутренних органов, обеспечивает тонкое и быстрое приспособление функции внутренних органов к условиям, складывающимся в этих органах в каждый данный момент, поддержание гомеостаза.

Механорецепторы воспринимают изменение давления в полых органах и сосудах, их растяжение и сжатие, хеморецепторы — химизма органов и тканей. Рецепторы каротидных клубочков воспринимают недостаток в крови кислорода, сдвиги реакции крови, повышение содержания диоксида углерода. Осморецепторы воспринимают изменение осмотического давления, волюморецепторы — объема циркулирующей крови, терморецепторы — изменения температуры.

Проводниковый отдел висцерального анализатора представлен в основном афферентными волокнами блуждающих, чревных и тазовых нервов. Информация с рецепторов поступает в структуры ствола мозга, подкорковые образования, гипоталамус, лимбическую систему, кору больших полушарий головного мозга. С висцерорецепторов осуществляются безусловные рефлексы. Особенно важна роль висцероцептивных условных рефлексов.

4.2.2. ПРОПРИОРЕЦЕПЦИЯ

Проприорецепция, или мышечно-суставная рецепция, — восприятие проприорецепторами мышц (рис. 36), сухожилий, фасций и суставных сумок состояния мышц, положения тела и его частей в пространстве, передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий. Благодаря проприорецепции поддерживается постоянный тонус мышц, сохраняется поза и совершаются движения. Она обеспечивается проприорецепторами, находящимися среди мышечных волокон (*мышечные веретена*), в сухожилиях (*тельца Гольджи*) и фасциях (*тельца Пачини*).

Эти рецепторы реагируют на изменения состояния мышц и сухожилий, положения конечностей, суставов, являясь источником информации о состоянии двигательного аппарата.

Мышечные веретена представляют собой веретеновидные образования (длиной несколько миллиметров), расположенные между мышечными волокнами и параллельно им. Мышечное веретено состоит из тонких интрафузальных поперечно-полосатых мышечных волокон. Отдельное волокно состоит из ядерной сумки, проксимального и дистального концов, способных к сокращению. На интрафузальных волокнах спирально расположены окончания афферентных волокон. Веретено имеет и эфферентную иннервацию, к нему идут аксоны гамма-мотонейронов, расположенных в спинном мозге. Проксимальный конец веретена прикрепляется к волокну скелетной мышцы, а дистальный — к фасции. Веретено растягивается при расслаблении скелетной мышцы. Растяжение веретена вызывает генерацию импульсов, которые по афферентным волокнам поступают в спинной мозг и возбуждают мотонейроны своей мышцы, а через тормозящий нейрон тормозят мотонейроны мышцы-антагониста. Через гамма-эфферентные волокна приспосабливается возбудимость веретен. Возбуждение альфа-мотонейронов, иннервирующих скелетные мышцы,

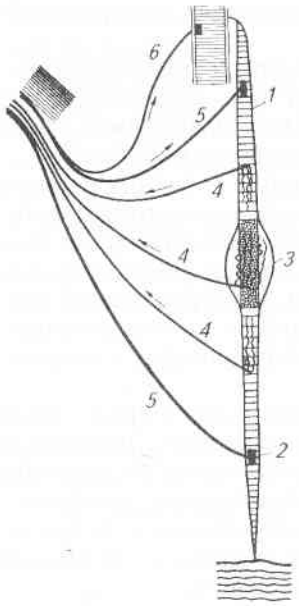


Рис. 36. Мышечное веретено:

1 — проксимальный конец интрафузального мышечного волокна, прикрепленного к волокну скелетной мышцы; *2* — дистальный конец этого волокна; *3* — ядерная сумка; *4* — афферентные волокна; *5* — гамма-эфферентные волокна; *6* — моторное волокно, идущее к скелетной мышце

сопровождается возбуждением гамма-мотонейронов, иннервирующих веретена.

Сухожильные рецепторы Гольджи находятся в месте соединения мышечных волокон с сухожилием и расположены последовательно по отношению к мышечным волокнам, возбуждаются при сокращении мышцы. Импульсы, идущие от них, на спинальном уровне вызывают торможение мотонейронов собственной мышцы и возбуждение мотонейронов-антагонистов.

Суставные рецепторы расположены в суставной сумке, возбуждаются при изменении положения сустава — обеспечивается тонус мышц и координированная деятельность мышц.

4.2.3. ВЕСТИБУЛОРЕЦЕПЦИЯ

Вестибулорецепция — восприятие положения головы и тела в пространстве, ускорение или замедление движения *вестибулорецепторами,* находящимися в трех полукружных каналах лабиринта пирамиды височной кости и отолитовом аппарате в преддверии улитки (рис. 37), передача информации в центральную нервную систему и восприятие этой информации нейронами коры больших полушарий. Эта рецепция обеспечивает перераспределение тонуса скелетных мышц, сохранение равновесия, естественную позу, переход из неестественного в естественное положение.

Вестибулорецепция обеспечивается вестибулярной сенсорной системой. Периферическим отделом ее является вестибулярный аппарат — три полукружных канала и отолитовый аппарат.

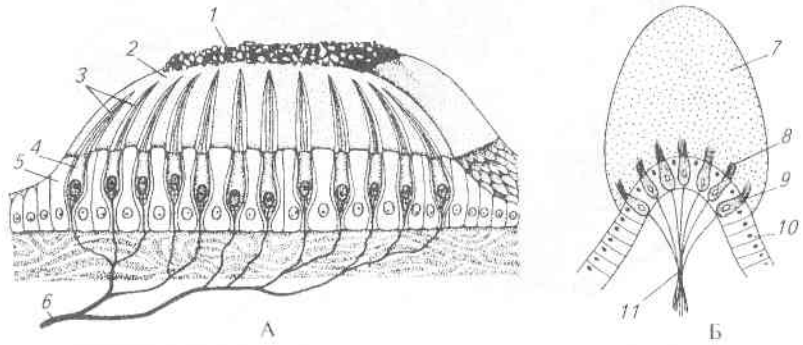


Рис. 37. Вестибулярные рецепторы:

А — отолитовый аппарат преддверия улитки: *1* — отолиты; *2* — желеобразная (студенистая) масса; *3* — волоски механорецепторов; *4* — рецепторные клетки (механорецепторы); *5* — опорные клетки; *6* — нервные волокна вестибулярного нерва; Б — полукружные каналы височной кости: *7* — эндолимфа; *8* — волоски рецепторных клеток; *9* — волосковые рецепторные клетки; *10* — опорные клетки; *11* — нервные волокна вестибулярного нерва

Полукружные каналы располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Один из концов каждого канала расширен (ампула). Полукружные каналы повторяют форму костных каналов; они перепончатые, заполнены плотной эндолимфой, только в ампулах располагаются рецепторные волосковые клетки.

Отолитовый аппарат находится в двух мешочках преддверия улитки. Первый мешочек лежит ближе к улитке, а второй — к полукружным каналам. Отолитовый аппарат — скопление рецепторных волосковых клеток. В полость мешочка выступает часть рецепторных клеток с одним более длинным волоском и 60...80 склеенными неподвижными волосками. Волоски пронизывают желеобразную массу, содержащую кристаллики карбоната кальция — *отолиты*.

Изменение положения головы, ускорение и замедление движения, тряска, качка вызывают движение эндолимфы в полукружных каналах и скольжение отолитовой мембраны по волоскам, что сопровождается сгибанием волосков и генерацией в них импульсов. Импульсы через синапсы посредством ацетилхолина передаются на окончания волокон вестибулярного нерва, во многие отделы центральной нервной системы: в кору больших полушарий,

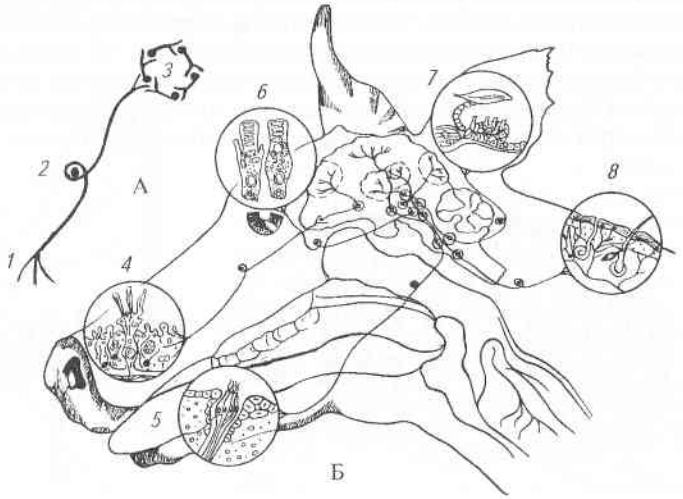


Рис. 38. Экстерорецепторные сенсорные системы (анализаторы):

А — схема анализатора: *1* — рецептор; *2* — афферентный проводник; *3* — сенсорные нейроны коры больших полушарий; Б — анализаторы: *4* — обонятельные рецепторы (нервные клетки с ресничками); *5* — вкусовые рецепторы (вкусовые почки); *6* — зрительные рецепторы (палочки и колбочки); *7* — слуховые рецепторы (кортиев орган); *8* — кожные рецепторы: болевые — голые нервные окончания, тепла — тельца Руффини, холода — колбочки Краузе, прикосновения — тельца Мейсснера, давления — тельца Пачини

ретикулярную формацию, мозжечок, глазодвигательные ядра, средний мозг, продолговатый мозг. Таким образом обеспечивается динамическое перераспределение тонуса скелетных мышц.

В вестибулярные реакции вовлекаются сердечно-сосудистая система, желудочно-кишечный тракт и др.

4.3. ЭКСТЕРОРЕЦЕПЦИЯ

Экстерорецепция осуществляется различными специальными рецепторами, сенсорными системами и обеспечивает приспособительные реакции организма к изменениям условий окружающей среды.

Экстерорецепцию подразделяют на 8 видов: болевая, температурная, прикосновения, давления, вкусовая, обонятельная, слуховая и зрительная (рис. 38).

4.3.1. БОЛЕВАЯ РЕЦЕПЦИЯ

Болевая рецепция — восприятие болевыми рецепторами болевых раздражений, передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий. Болевые рецепторы (ноцицепторы, ноцирецепторы) — свободные нервные окончания (рис. 39) с высоким порогом возбудимости, расположены в коже, роговице глаза, слизистых оболочках. Они воспринимают действие чрезмерных раздражителей.

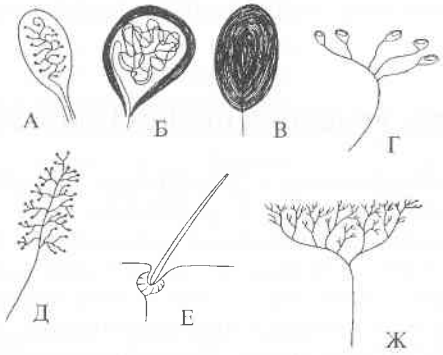


Рис. 39. Рецепторы кожи:

А — тельце Фатера — Пачини; Б — колба Краузе; В — тельце Пачини; Г — диски Меркеля; Д — тельца Мейснера; Е — нервное сплетение вокруг волосяной луковицы; Ж — свободные нервные окончания

Болевыми рецепторами чаще всего являются голые нервные окончания, а также и все другие рецепторы, когда на них действуют естественные раздражители чрезвычайной силы (сильный звук, яркий свет и др.).

Эта рецепция обеспечивает целый ряд соматических и вегетативных приспособительных реакций, связанных с защитой, повышением сопротивляемости организма, но они могут привести и к вторичным грозным патологическим эффектам, например к шоку. Чаще отмечают повышение мышечного тонуса, частоты сердечных сокращений и дыхания, давления. При действии раздражителя на внутренние органы отраженные боли проецируются в определенные области кожи поверхности тела.

4.3.2. ТЕМПЕРАТУРНАЯ РЕЦЕПЦИЯ

Температурная рецепция — восприятие рецепторами тепла (тельца Руффини) и холода (колбочки Краузе) (см. рис. 39) изменений температуры окружающей и внутренней среды, передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Рецепторы расположены в коже, слизистых оболочках, роговой оболочке глаза, а также в гипоталамусе. Рецепторы холода лежат поверхностно (0,17 мм), а тепла — глубоко (0,3 мм) в коже. Рецепцией обеспечиваются реакции организма на повышение и понижение температуры окружающей среды, сопровождающиеся изменением обмена веществ, увеличением или уменьшением поверхности тела, расширением или сужением кровеносных сосудов, увеличением или уменьшением образования и отдачи теплоты, поддержанием постоянства температуры тела.

4.3.3. РЕЦЕПЦИЯ ПРИКОСНОВЕНИЯ

Рецепция прикосновения — восприятие рецепторами прикосновения (мейснеровы тельца и меркелевы диски) (см. рис. 39) предметов, передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Рецепторы прикосновения расположены в коже, слизистой оболочке языка. У животных есть еще специальные осязательные волоски— вибриссы, расположенные на морде. Эта рецепция обеспечивает приспособительные реакции в виде смещения кожи, различных движений (перемещений) в целях устранения или избежания действия раздражителя.

4.3.4. РЕЦЕПЦИЯ ДАВЛЕНИЯ

Рецепция давления — восприятие рецепторами давления (тельца Пачини) (см. рис. 39) раздражителей, которые вызывают деформацию кожи, передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Рецепторы давления расположены в глубине кожи губ, носа, спины, живота, шеи и на других участках тела. Рецепторы давления отличаются от других свойством более высокой адаптации. Эта рецепция обеспечивает защитные двигательные реакции.

4.3.5. ВКУСОВАЯ РЕЦЕПЦИЯ

Вкусовая рецепция — восприятие вкусовыми хеморецепторами (рис. 40) вкусовых раздражителей, передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Вкусовые хеморецепторы — это колбовидной формы клетки, объединенные по 2...6 с опорными клетками *во вкусовые почки*, которые располагаются в сосочках языка, на задней стенке глотки, мягком нёбе, надгортаннике. Количество их исчисляется миллионами (у собак свыше 200 млн). Число вкусовых пор в течение жизни меняется; с возрастом постепенно уменьшается. Рецепторные клетки вкусовых почек не достигают поверхности слизистой языка. Вкусовые почки открываются на поверхности слизистой оболочки через вкусовую пору, поэтому только после растворения вещество проникает через поры и воспринимается рецепторами. Каждая из рецепторных вкусовых клеток имеет на конце, обращенном в просвет поры, 30...40 тончайших микроворсинок. Они воспринимают химические вещества. Вкусовые рецепторы воспринимают четыре основных вида вкусовых раздражителей (ощущения): сладкое, кислое, горькое и соленое.

В процессе эволюции вкус формировался как механизм выбора или отвергания пищи. В естественных условиях вкусовые ощущения комбинируются с обонятельными, тактильными и температурными.

Вкусовая рецепция обеспечивает вкусовые ощущения, приспособительные пищевые реакции: образование и выделение слюны, желудочного и других пищеварительных соков, сокращение желудка и кишечника.

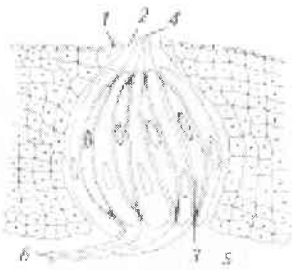


Рис. 40. Вкусовая луковица и вкусовые рецепторы:

1 — эпителий языка; *2* — вкусовая пора; *3* — рецепторная клетка; *4* — микроворсинки рецепторных клеток; *5* — опорная клетка; *6* — нервные волокна вкусового нерва

4.3.6. ОБОНЯТЕЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ

Обонятельная рецепция — восприятие обонятельными хеморецепторами пахучего вещества (запаха), передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Обонятельные рецепторы — это биполярные нервные клетки с ресничками (волосками), располагающиеся в слизистой оболочке верхних половин носовых раковин между опорными клетками (рис. 41). За счет ресничек создается бóльшая поверхность обоняния. Обонятельные реснички погружены в жидкую среду, вырабатываемую боуменовыми железами. Рецепторы обладают высокой возбудимостью. Интенсивность обоняния зависит от структуры пахучего вещества, концентрации его в воздухе, скорости тока воздуха через носовые ходы, функционального состояния рецепторов обоняния.

Молекулы пахучего вещества адсорбируются на мембране рецептора, взаимодействуют со специализированными белками мембран, изменяют проницаемость. Это ведет к генерации потенциала.

Каждый обонятельный рецептор воспринимает несколько пахучих веществ. Один обонятельный рецептор может быть возбужден одной молекулой пахучего вещества. Возбуждение 40 рецепторных клеток обеспечивает возникновение ощущения. Считают, что основных запахов семь: камфарный, мускусный, цветочный, мятный, эфирный, острый, гнилостный. Существует множество их комбинаций.

Особое сигнальное значение имеют пахучие вещества, выделяемые животными, — *телергены* (действующие вдали). Гомотелергены называют *феромонами*. Они являются средством общения особей одного вида, сигнализируют о поле, возрасте, функциональном состоянии животного. Животных с хорошо развитым обонянием называют *макросматиками*. К ним относятся большинство млекопитающих, некоторые придонные рыбы, акулы и др. У макросматиков реснички обонятельных рецепторов высоко подняты над поверхностью обонятельного эпителия, значительное число обонятельных клеток и ресничек на них увеличивает общую площадь обонятельной поверхности. *Микросматики* — животные со слабой степенью развития обонятельной рецепции. К ним относятся птицы, приматы. У микросматиков снижение обоняния обусловлено прежде всего уменьшением числа обонятельных рецепторов и ресничек на них. У *аносматиков* — китов, дельфинов — отсутствуют обонятельные рецепторы и даже обонятельные луковицы.

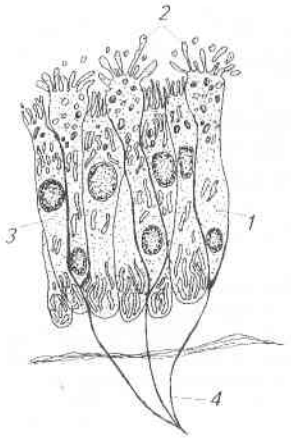


Рис. 41. Обонятельные рецепторы:

1 — рецепторные биполярные клетки; *2* — реснички; *3* — опорные клетки; *4* — нервные волокна обонятельного нерва

Обонятельная рецепция обеспечивает целый ряд приспособительных поведенческих реакций: пищевых, половых, оборонительных, исследовательских.

4.3.7. СЛУХОВАЯ РЕЦЕПЦИЯ

Слуховая рецепция — восприятие слуховыми рецепторами (рис. 42) слуховых раздражений (звука), передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Слуховыми рецепторами являются специальные волосковые клетки, объединенные в кортиев орган. Кортиев орган расположен в средней части улитки (внутреннем ухе) на

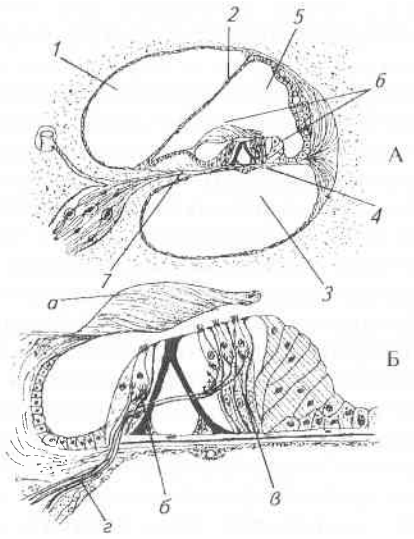


Рис. 42. Внутреннее ухо — улитка:

А — расположение кортиева органа в улитке (поперечное сечение витка улитки): *1* — вестибулярная лестница (верхний канал); *2* — вестибулярная (рейсперова) мембрана; *3* — барабанная лестница (нижний канал); *4* — базальная (основная) мембрана; *5* — средняя лестница (средний канал); *б* — кортиев орган; *7* — нервные волокна слухового нерва; Б — кортиев орган (увеличение): *а* — покровная мембрана; *б* — внутренние волосковые рецепторные клетки; *в* — наружные волосковые рецепторные клетки; *г* — нервные волокна слухового нерва

основной мембране. Над кортиевым органом находится покровная пластинка. Слуховая рецепция связана также с деятельностью вспомогательного аппарата.

Кортиев орган и вспомогательный аппарат вместе образуют орган слуха — *ухо*. Оно состоит из наружного уха (ушная раковина, наружный слуховой проход), среднего уха (барабанная перепонка и ряд косточек) и внутреннего уха (улитка). Каждый структурный компонент уха играет свою роль, что и обеспечивает восприятие звука. Через наружный слуховой проход звуковая волна достигает барабанной перепонки и вызывает ее колебания. Косточки — молоточек, наковальня, чечевицеобразная косточка и стремечко — передают эти колебания на мембрану овального окна улитки, мембрана то вдавливается, то оттягивается назад, вызывая колебания жидкости внутреннего уха. Колебания жидкости вызывают колебания слуховых рецепторов, волоски их касаются покровной пластинки, деформируются, в связи с чем возникают потенциалы (возбуждение), которые передаются на слуховой нерв и в сенсорную зону.

Наружное ухо. У домашних животных ушные раковины подвижные, что позволяет поворачивать ушную раковину в сторону источника звука, лучше улавливать звук. Наружный слуховой проход представляет узкую, несколько искривленную трубку, по которой звуковые волны поступают на барабанную перепонку. В коже у основания ушной раковины и слухового прохода находятся железы, секретирующие ушную серу. Этот секрет предохраняет барабанную перепонку от высыхания и задерживает пылевые частицы.

Среднее ухо от наружного отделено барабанной перепонкой. Она образована из кольцевых и радиальных волокон; толщина ее 0,1...0,2 мм. Она воспроизводит силу и частоту колебаний звуковых волн; не имеет собственных колебаний. Колебания барабанной перепонки передаются на молоточек, ручка которого прикреплена к барабанной перепонке, через наковальню на стремечко, вплетенное концами в мембрану овального окна улитки. Благодаря специальному сочленению косточек сила звуковых колебаний на мембране овального окна возрастает в 60 раз. Барабанная полость среднего уха сообщается с наружным воздухом через евстахиеву трубу. Стенка барабанной полости, слуховые косточки и евстахиева труба покрыты мерцательным эпителием.

Внутреннее ухо (см. рис. 42) — улитка — представляет костный и перепончатый канал, заполненный жидкостью — *перилимфой*. Перепончатый канал заполнен *эндолимфой*; двумя перепонками — тонкой вестибулярной и плотной упругой основной — делится на три хода (верхний, средний и нижний). Верхний и нижний на вершине улитки сообщаются отверстием. Верхний ход начинается овальным окном, нижний — круглым окном. На базальной мембране среднего хода располагается рецепторный *кортиев орган*. Эндолимфа продуцируется специальным сосудистым образованием.

Колебания мембраны овального окна улитки вызывают колебания эндолимфы. В результате происходит колебание основной мембраны вместе с расположенными на ней слуховыми рецепторными клетками. Волоски рецепторных клеток касаются покровной пластинки, изгибаются. Изгибание волосков запускает процесс преобразования механических деформаций в нервные импульсы, которые передаются на окончания нервных волокон слухового нерва.

Звук — это колебания молекул упругой среды — воздуха. Частоту звука выражают в Гц, силу звука — в Вт/м^2. Звук, образованный одной частотой колебаний, называется *тоном*. Звук, состоящий из не связанных между собой частот, называется *шумом*.

Сенсорные слуховые нейроны расположены в височных долях мозга. Слуховая рецепция обеспечивает пищевые, половые, оборонительные, исследовательские поведенческие приспособительные реакции, пространственную ориентацию.

4.3.8. ЗРИТЕЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ

Зрительная рецепция — восприятие зрительными рецепторами световых раздражений, цвета, предметов, перемещение их, передача информации в центральную нервную систему и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Зрительные рецепторы — это специальные клетки, называемые *палочками* и *колбочками*, расположенные в сетчатке глаза (рис. 43). Зрительных рецепторов миллионы.

Зрительная рецепция связана с деятельностью вспомогательных приспособлений, которые вместе со зрительными рецепторами формируют орган зрения, называемый глазом. Вспомогательные системы глаза — это оптическая система и защитный аппарат.

Оптическая система. Включает в себя роговицу, зрачок, хрусталик, стекловидное тело, переднюю и заднюю камеры (рис. 43). Она обеспечивает дозирование светового потока на сетчатку глаза, а также преломление световых потоков, идущих от предметов, и изображение этих предметов на сетчатке в уменьшенном и обратном виде. Изменение размеров зрачка и кривизны хрусталика обеспечивает приспособление преломляющей силы оптической системы для ясного видения разноудаленных предметов.

Настройка оптического аппарата глаза на ясное видение разноудаленных предметов называется *аккомодацией*. Она осуществляется за счет изменения кривизны хрусталика под действием цили-

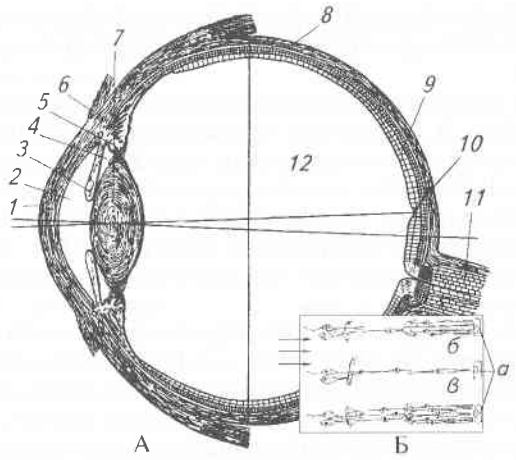


Рис. 43. Орган зрения — глаз:

А — оптическая система глаза и зрительные рецепторы: *1* — роговица; *2* — передняя камера; *3* — радужная оболочка; *4* — задняя камера; *5* — цинова связка; *6* — ресничная мышца; *7* — хрусталик; *8* — склера; *9* — сетчатка; *10* — центральная ямка; *11* — зрительный нерв; *12* — стекловидное тело; Б — схема строения зрительных рецепторов сетчатки глаза: *а* — пигментный эпителий; *б* — палочки; *в* — колбочки

арной мышцы, которая окружает хрусталик. Преломляющую силу оптического аппарата выражают в диоптриях: *диоптрия* — преломляющая сила линзы с фокусным расстоянием 100 см.

Количество света, попадающего в глаз, регулируется зрачком (отверстие в радужной оболочке). Настройка зрачка на ближний объект сопровождается увеличением преломляющей силы зрачка. Зрачковый рефлекс осуществляется двумя системами гладких мышц: кольцевых и радиальных. *Кольцевые мышцы* (сужение зрачка) регулируются через парасимпатические волокна, *радиальные* (расширение зрачка) — через симпатические волокна. Суммарная преломляющая сила оптического аппарата глаза составляет в среднем 50...60 Д.

Зрительные рецепторы воспринимают зрительные раздражения, что сопровождается химическими превращениями находящегося в них светочувствительного пигмента родопсина (распадается на белок опсин и альдегидную форму витамина А ретинен под действием света). Синтез новых молекул родопсина связан с использованием новых молекул витамина А. Палочки обеспечивают восприятие света в сумерки, а колбочки — в дневное время суток. Фотохимическая реакция зрительного пигмента при действии света сопровождается возбуждением зрительных рецепторов, потоком импульсов в зрительном нерве.

Свет, воспринимаемый животными, представляет электромагнитные излучения в диапазоне 400...750 нм. Основу зрения составляет восприятие контраста между светлым и темным. При слабом и ночном освещении восприятие осуществляется палочками (скотопическое зрение), а при дневном — колбочками (фотопическое зрение). В зрительном восприятии важную роль играют движения головы и глаз (обзор, сканирование, осмотр).

Слой рецепторных клеток находится с той стороны сетчатки, которая отдалена от стекловидного тела и соприкасается с клетками пигментного эпителия. Количество зрительных рецепторов составляет миллионы (более 120 млн палочек и 10 млн колбочек). В липидный слой мембранных дисков наружного сегмента фоторецептора включены молекулы зрительных пигментов (родопсин). Поглощение света сопровождается переходом молекулы

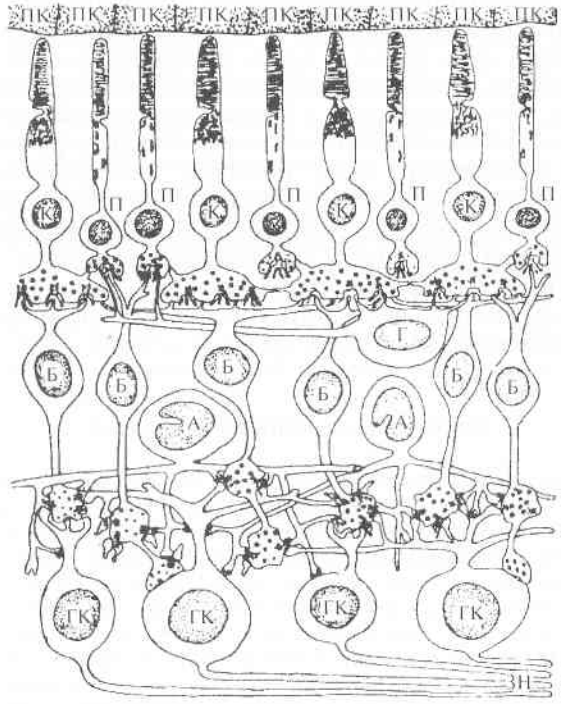


Рис. 44. Строение сетчатки глаза:

ПК – пигментные клетки наружного слоя сетчатки; К — колбочки и П — палочки [состоят из четырех отделов: наружного сегмента, образованного биполярными (Б), горизонтальными (Г) и амакриновыми (А) клетками; внутреннего сегмента, образованного ганглиозными клетками (ГК), из отростков которых состоит зрительный нерв (ЗН); ядерной зоны и синаптической зоны]

родопсина в ретиноль и опсин. Родопсин восстанавливается из ретиноля либо из ретиноля и опсина.

Конформационное изменение молекулы зрительного пигмента генерирует нервные импульсы — первичный рецепторный потенциал. Сигналы с рецепторов передаются на биполярные и горизонтальные клетки. После обработки от биполярных клеток сигналы передаются на мембрану дендритов ганглиозных клеток. Аксоны ганглиозных клеток сетчатки образуют зрительные нервы (рис. 44).

Нервные клетки передних бугров четверохолмия отвечают на движущиеся зрительные сигналы. Нейроны латерального коленчатого тела выполняют анализ зрительных стимулов, цветовых характеристик, пространственного контраста. В сенсорной зоне коры больших полушарий нейроны осуществляют более специализированную обработку зрительной информации.

Цветовое зрение определяется видом стимулов, работой рецепторов и характером переработки сигналов в нервной системе.

Защитный аппарат глаза. Включает в себя верхние и нижние веки; по краям век расположены мейбомиевы железы, выделяющие глазную смазку; в углу глаза имеется слезный бугорок, выделяющий слезы. Он обеспечивает защиту фоторецепторов от действия чрезмерного света, роговицу — от действия механических и химических факторов. Рефлекторная регуляция его деятельности осуществляется с рецепторов сетчатки и роговицы.

Со зрительной рецепцией связано осуществление множества поведенческих приспособительных реакций: пищевых, комфортных, оборонительных, исследовательских, игровых, ритуальных, половых, коммуникационных и др.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение понятиям «рецептор», «рецепция», «анализатор», «сенсорная система». Назовите все анализаторы, сенсорные системы организма животного. **2**. Дайте физиологическую классификацию рецепторов, в основе которой лежат следующие принципы: расположение рецепторов; физическая природа раздражителя, действие которого вызывает возбуждение рецептора; характер возникающих ощущений при раздражении рецепторов; восприятие изменений условий рецепторами на расстоянии или при непосредственном контакте. **3**. Назовите адекватные раздражители для каждого вида рецепторов, анализаторов, сенсорных систем. **4**. Поясните, каков механизм возбуждения рецепторов и как осуществляется кодирование информации рецепторами. **5**. Перечислите свойства рецепторов. Дайте определение понятию «адаптация рецепторов». Поясните механизм этого явления и назовите условия адаптации. **6**. Назовите звенья анализатора, сенсорной системы и условия передачи информации на центры рефлекторных дуг безусловных рефлексов и корковые представительства рефлекторных дуг безусловных рефлексов. Дайте классификацию рецепции в зависимости от того, воспринимают рецепторы изменения условий внешней среды или изменения состояния внутренних органов. **7**. Назовите виды кожных рецепторов и рецепции. Поясните механизмы кожной рецепции, приспособительные реакции, связанные с кожной рецепцией. **8**. Дайте определение понятию «вкусовая рецепция», назовите, чем она обеспечивается. Поясните особенности структурной организации вкусовых рецепторов, механизм действия вкусовых раздражителей и условия их действия; приспособительные реакции, связанные с вкусовой рецепцией. **9**. Дайте определение понятию «обонятельная рецепция». Чем она обеспечивается? Поясните особенности структурной организации обонятельных рецепторов, механизм действия обонятельных раздражителей и условия их действия, приспособительные реакции, связанные с обонятельной рецепцией. **10**. Дайте определение понятию «слуховая рецепция». Чем она обеспечивается? Поясните особенности структурно-физиологической организации слуховых рецепторов и органа слуха — уха, механизмы восприятия действия раздражителей, высоты тона, силы звука, приспособительных реакций, связанных со слуховой рецепцией. **11**. Дайте определение понятию «зрительная рецепция». Чем она обеспечивается? Поясните особенности структурно-физиологической организации зрительных рецепторов и органа зрения — глаза. Каковы раздражители и механизмы восприятия действия раздражителей, приспособления к ясному видению разноудаленных предметов, приспособительные реакции, связанные со зрительной рецепцией? **12**. Дайте определение понятию «висцеральная рецепция». Чем она обеспечивается? Назовите виды и роль висцеральных рецепторов, раздражители, приспособительные реакции, связанные с висцеральной рецепцией, общие роли ее. **13**. Дайте определение понятию «мышечно-суставная рецепция». Чем она обеспечивается? Поясните особенности структурной организации мышечно-суставной сенсорной системы, рецепторов, механизм восприятия действия раздражителей, приспособительные реакции, общие ее роли. **14**. Дайте определение понятию «вестибулорецепция». Чем она обеспечивается? Поясните особенности структурной организации вестибулярного аппарата и отолитового аппарата, рецепторов вестибулярного и отолитового аппарата, механизм действия раздражителей и условия их действия, приспособительные реакции и общие ее роли. **15**. Назовите методы, методические приемы, приборы и принципы их работы, используемые для исследования состояния и определения проявлений различных видов рецепции, деятельности анализаторов, сенсорных систем.

5. ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ. УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ. ОБРАЗОВАНИЕ И ТОРМОЖЕНИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ. ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

●

5.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Большие полушария головного мозга — их кора и ближайшие к ней подкорковые образования обеспечивают высшую нервную деятельность.

Высшая нервная деятельность — это совместная деятельность коры больших полушарий и подкорковых образований, обеспечивающая более быстрое, тонкое, совершенное приспособление состояния и деятельности организма к окружающей среде и целенаправленное поведение животного. Она осуществляется по принципу условного рефлекса и называется еще *условно-рефлекторной деятельностью.*

Впервые идею о рефлекторной деятельности головного мога выдвинул русский физиолог И. М. Сеченов, идеи которого были развиты и экспериментально доказаны академиком И. П. Павловым. Что же следует понимать под безусловным и условным рефлексами? Через нижележащие отделы центральной нервной системы — подкорковые ядра, промежуточный, средний, продолговатый и спинной мозг — приспособительные реакции (*рефлексы*) осуществляются по прирожденным, наследственно закрепленным нервным путям. Такие рефлексы называются *безусловными.* Раздражители, вызывающие их, называются *безусловными.* С участием же коры больших полушарий нервные связи вырабатываются заново в процессе индивидуальной жизни животных при условии, если действие каких-либо пока *индифферентных (условных) раздражителей* на организм и восприятие их сенсорными зонами коры неоднократно сочетаются с возбуждением нейронов моторных зон (корковых представительств нервных центров), связанным с осуществлением какой-либо определенной приспособительной реакции (безусловного рефлекса), когда внешние раздражители приобретают определенную значимость для животного. Такие рефлексы, приобретенные в процессе индивидуальной жизни на основе безусловных, называются *условными.*

Условным рефлексом называется ответная реакция организма, осуществляемая с участием коры больших полушарий по временным нервным связям, выработанным заново в процессе индивидуальной жизни животного, в результате неоднократного совпадения действия на организм и восприятия корой больших полушарий какого-либо индифферентного раздражителя и специфического раздражителя, вызывающего определенный безусловный рефлекс. Раздражители, вызывающие условный рефлекс, называются *условными.*

5.2. ОБРАЗОВАНИЕ И ТОРМОЖЕНИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Образование условного рефлекса. Условные рефлексы образуются по определенным правилам: неоднократное сочетание, одновременное действие индифферентного раздражителя и какого-либо безусловного раздражителя, вызывающего определенный безусловный рефлекс; действие индифферентного (т. е. вначале безразличного к данному виду деятельности) сигнала должно предшествовать не менее чем на 0,1 с началу действия безусловного раздражителя; будущий условный раздражитель должен иметь определенную силу, но меньшую, чем безусловный.

В основе условного рефлекса лежит образование временной связи в коре больших полушарий между той или иной сенсорной зоной (в зависимости от того, какие рецепторы воспринимают индифферентный раздражитель) и нейронами моторной зоны, связанными с обеспечением проявляемого в данный момент безусловного рефлекса. Временная связь между задействованными пунктами коры может замыкаться через кору, подкорковые образования (таламус) и путем образования связи в одном нейроне коры с химическим взаимодействием в молекулярных организациях аксоплазмы. Образование временной связи возможно благодаря законам взаимодействия нервных процессов в коре — иррадиации, концентрации, доминанте.

Возбуждения, возникающие в сенсорной зоне при действии пока индифферентного раздражителя, как правило, вначале распространяются (иррадиация) по коре. Моторная зона (корковое представительство безусловного рефлекса) во время действия безусловного раздражения возбуждается сильнее (господствует, доминирует) и по законам доминанты (повышенная возбудимость, стойкость возбуждения, инерция и способность наведения возбуждения с других зон, суммирования его) наводит на себя совпадающие возбуждения сенсорной зоны. При неоднократном

сочетанном возбуждении названных зон происходит формирование, специализация временной связи между сенсорной зоной и корковым отделом центра рефлекторной дуги безусловного рефлекса. С этого момента возбуждение, возникающее в сенсорной зоне, по проторенной связи передается в центр рефлекторной дуги безусловного рефлекса, от которого по эфферентному звену программа действия поступает к исполнительному органу и вызывает ответную реакцию — условный рефлекс (рис. 45).

Один ранее индифферентный, а сейчас условный раздражитель начинает вызывать такую же приспособительную реакцию, как и безусловный раздражитель, с которым сочеталось действие условного раздражителя. Таким образом, рефлекторная дуга условного рефлекса образуется на базе рефлекторной дуги безусловного; условный рефлекс осуществляется через центр и эфферентное звено рефлекторной дуги безусловного рефлекса, сопровождается реакцией тех же исполнительных органов.

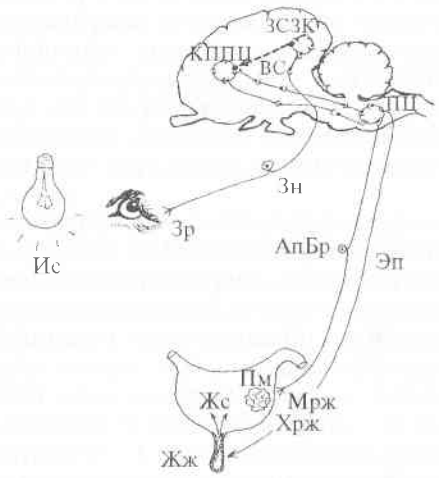


Рис. 45. Высшая нервная деятельность. Схема образования условного рефлекса:

Ис — источник света (свет), является условным раздражителем; Зр — зрительные рецепторы; Зн — зрительный нерв; ЗСЗК — зрительная сенсорная зона коры больших полушарий (зрительные сенсорные нейроны коры); Пм — пищевые массы в желудке, являются безусловным раздражителем; Мрж — механорецепторы слизистой оболочки желудка; Хрж — хеморецепторы слизистой оболочки желудка; АпБр — афферентный путь безусловного рефлекса; ПЦ — пищевой центр (безусловно-рефлекторный нервный центр образования желудочного сока); Эп — эфферентный путь безусловного рефлекса; Жж — желудочная железа; Жс — желудочный сок; КППЦ — корковый представитель пищевого центра (мотонейроны коры); ВС — временная связь; связь между той или иной сенсорной зоной, в зависимости от того, какие рецепторы воспринимают условный раздражитель, и нейронами моторной зоны, связанными с обеспечением проявляемого в данный момент безусловного рефлекса; временная связь может замыкаться через кору, через подкорковые образования — таламус и путем связи в одном нейроне коры с химическим взаимодействием в молекулярных организациях аксоплазмы

Торможение условного рефлекса. Если условный раздражитель не будет длительное время сочетаться с действием безусловного раздражителя, он теряет биологическую значимость, в коре развивается условное торможение — *угасание* и условный рефлекс исчезает.

Если действие условного раздражителя начинает осуществляться одновременно с действием еще одного индифферентного раздражителя и такое сочетание не подкрепляется действием безусловного раздражителя, то условный рефлекс на действие условного раздражителя также исчезает. Такое угасание условного рефлекса называется *условным тормозом*.

Условный рефлекс какое-то время может проявляться на действие нового индифферентного раздражителя, близкого по характеру к условному раздражителю, на который был выработан условный рефлекс. Но если действие этого нового индифферентного раздражителя не подкрепляется действием безусловного раздражителя, то условный рефлекс на него также угасает. Такое торможение условного рефлекса называется *дифференцировкой*.

Если условный рефлекс вырабатывается на действие условного раздражителя, которое сочеталось с действием безусловного раздражителя через значительный отрезок времени, то и условный рефлекс на этот условный раздражитель проявляется только через такой же отрезок времени. В течение этого времени в коре больших полушарий проявляется торможение условного рефлекса. Такое торможение условного рефлекса называется *запаздыванием*.

Условные рефлексы легко подвергаются *внешнему торможению* при действии разнообразных посторонних раздражителей (звук, запах, болевые воздействия, посторонние люди, новые животные); если эти раздражители вызывают сильное возбуждение нового очага в коре больших полушарий головного мозга, такое сильное возбуждение по принципу координации — индукции наводит торможение на другие области коры.

5.3. ДИНАМИЧЕСКИЙ СТЕРЕОТИП

Условные рефлексы имеют большое биологическое значение. Условные раздражители приобретают значение сигналов о предстоящей встрече организма с безусловным раздражителем, что позволяет животному заблаговременно осуществлять необходимую приспособительную реакцию. В процессе индивидуальной жизни животного все безусловные рефлексы «обрастают» условными. Условные рефлексы обеспечивают сохранение особи и вида, эффективный поиск корма, избежание опасности (своевременный уход) и вредящих воздействий, ориентировку во времени и простран-

стве, более быстрое и точное приспособление деятельности внутренних органов.

В связи с условно-рефлекторной деятельностью кора больших полушарий осуществляет анализ и синтез раздражителей. Анализ состоит в различении, разделении сигналов, дифференцировании различных воздействий на организм (*сигнальная деятельность*). Синтез проявляется в связывании, обобщении возбуждений, возникающих в различных участках коры, в образовании временной связи (*замыкательная деятельность*).

Если изо дня в день в строго определенной последовательности на животных действуют различные условные и безусловные раздражители, вызывающие разные по силе условные рефлексы, то вырабатывается определенный *стереотип* (*последовательность*) реакций коры на эту систему раздражителей. Реакция на один раздражитель становится условным раздражителем последующей реакции, облегчает осуществление реакции на очередной раздражитель. Условный сигнал воспринимается не как изолированный раздражитель, а как элемент определенной системы сигналов, находящихся в связи с предыдущими и последующим раздражителями. Образуется динамический стереотип. Кора мозга в этих условиях реагирует на сигналы по определенному шаблону, с наименьшими затратами энергии, обеспечивает более полное осуществление приспособительных реакций. Вот почему в естественных условиях на фермах и комплексах необходимо строго соблюдать распорядок дня и режим эксплуатации животных. Динамический стереотип лежит в основе определенной системы поведения животных. Так, у коров в среднем 80,9 % молока и 63,1 % молочного жира могут быть получены условно-рефлекторно (на условные раздражители, сопутствующие доению) без доильных раздражителей (через катетеры, введенные в сосковые каналы).

5.4. ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Условно-рефлекторная деятельность зависит от индивидуальных свойств нервной системы животного, особенностей нервных процессов, их силы, уравновешенности, подвижности.

Совокупность тех или иных индивидуальных особенностей нервных процессов, обусловленных наследственностью данного животного и его предыдущим жизненным опытом, называется *типом высшей нервной деятельности*.

И. П. Павлов выделил четыре основных типа высшей нервной деятельности (цв. рис. III).

I — сильный неуравновешенный; характеризуется преобладанием силы процесса возбуждения над силой процесса торможения. У животных с таким типом высшей нервной деятельности отмечается срыв, когда требуется значительное напряжение тормозного процесса.

II — сильный уравновешенный подвижный; характеризуется сильными подвижными процессами возбуждения и торможения и наибольшей приспособленностью к перемене условий среды.

III — сильный уравновешенный инертный; характеризуется довольно сильными процессами возбуждения и торможения, но недостаточно подвижными, инертными. Животные такого типа, возбуждаясь, длительное время успокаиваются.

IV — слабый; характеризуется слабой силой как процесса возбуждения, так и процесса торможения. Животные этого типа трусливы. Действие раздражителей большой силы вызывает у них запредельное (охранительное) торможение в коре, подавление активности процессов жизнедеятельности.

Устанавливают принадлежность данного животного к тому или иному типу на основании изучения всего комплекса индивидуальных особенностей ВНД (скорости образования новых условных рефлексов, упрочивания, перевода сигнального значения положительного условного раздражителя в отрицательный и, наоборот, угасания, дифференцировки). У животных кроме этих типов существует много переходных стадий ВНД.

Методики определения типов ВНД разные. Чаще используют двигательно-оборонительные, двигательно-пищевые и др.

Способность к образованию новых условных рефлексов у животных очень высокая. Так, у крупного рогатого скота черно-пестрой породы положительные пищевые, двигательные условные рефлексы появляются в результате (4,2±0,82) сочетаний и упрочиваются после (12,4±3,07) сочетаний условного раздражителя с пищевым безусловным, а отрицательные условные рефлексы появляются после (10,0±2,45) сочетаний и упрочиваются после (52,0±3,11) сочетаний. Последующие условные рефлексы вырабатываются еще быстрее: упрочение 2-го положительного рефлекса происходит после (0,7±0,37) сочетаний, а отрицательного — после (16,4±2,5) сочетаний условного и безусловного раздражителей.

У животных достаточно высокая подвижность нервных процессов. Изменение условий окружающей среды вызывает у крупного рогатого скота быстрые и адекватные приспособительные реакции. Сигнальное значение положительного условного раздражителя в отрицательный переводится после (26,7±1,34) применений раздражителя, а отрицательного в положительный после (4,9±0,70) применений раздражителя в сочетании с новыми отрицательными и положительными безусловными раздражителями.

Упроченные условные рефлексы сохраняются длительное время. Крупный рогатый скот обладает хорошей памятью: условные пищевые двигательные рефлексы на звуковые и световые раздражители, упроченные в течение 2...3 мес, сохраняются до 6 лет. Он способен осуществлять сложный анализ и синтез внешних раздражителей; отмечено формирование условных рефлексов высших порядков (до 4-го), условного тормоза.

Степень совершенства приспособительных реакций зависит от силы подвижности и уравновешенности нервных процессов. Например, установлена тесная связь между молочной продуктивностью и силой возбудительного процесса, подвижностью нервных процессов и их сочетанием у коров. У животных с сильным уравновешенным подвижным типом ВНД отмечена наивысшая молочная и жировая продуктивность, высокое постоянство лактации, меньшие суточные колебания удоя. У коров с высокой подвижностью нервных процессов в ответ на одинаковые по силе тормозные воздействия максимальное торможение молокоотдачи проявляется в день воздействия и исчезает на 3...5-е сутки; с малой подвижностью нервных процессов торможение развивается постепенно, достигая максимума только к 3...5-м суткам, и держится в течение 2 нед. У коров со слабым типом ВНД повторные действия тормозящих молокоотдачу факторов вызывают глубокие нарушения секреторной функции; медленнее, чем у коров с высокой подвижностью, нарастает интенсивность образования молока от отела к отелу. Коровы с сильным типом ВНД лучше приспосабливаются к высоким и низким температурам среды, у них выше уровень газообмена: потребление кислорода на 100 кг массы у них составляет 0,704 л, а у коров слабого типа — 0,623 л в 1 мин. На образование 1 кг молока коровы с сильным уравновешенным подвижным типом ВНД используют 0,840 ЭКЕ, с сильным уравновешенным инертным — 0,994; с сильным неуравновешенным — 0,957 и слабым — 1,151 ЭКЕ. Энергия молока от валовой энергии принятого корма составляет у коров с сильным уравновешенным подвижным типом ВНД 22,8 %, инертным — 19,8, неуравновешенным — 20,4, слабым типом ВНД — 17,6 %.

Изменение условий кормления вызывает более значительные сдвиги уровня обмена энергии, функций внутренних органов у коров со слабым типом ВНД и свидетельствует о их низких возможностях приспособляемости.

Быки с сильным неуравновешенным типом ВНД отличаются отсутствием внешнего торможения в новой обстановке, стойкостью половых рефлексов при частых садках в однообразных условиях; им необходим определенный режим использования для избежания возможного полового истощения с развитием буйного поведения. У быков с сильным уравновешенным подвижным типом ВНД при частом повторении садок в однообразных условиях быстро развивается внутреннее торможение половых рефлексов. У быков с сильным уравновешенным инертным типом ВНД в новой обстановке медленно наступает период активной половой деятельности; они склонны к ожирению (необходим правильный режим их кормления и рацион). У быков со слабым типом ВНД в новой обстановке продолжительное время проявляется торможение половой активности.

У животных с различными типами ВНД неодинаковые приросты массы тела: у сильного неуравновешенного типа при равных прочих условиях величина среднесуточного прироста на 27 %, а сильного уравновешенного подвижного и сильного уравновешенного инертного типа на 40 % выше, чем у животных слабого типа.

Условно-рефлекторная деятельность в значительной степени обеспечивает поведение животных.

5.5. ОСОБЕННОСТИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

Высшая нервная деятельность человека по сравнению с высшей нервной деятельностью животных имеет важные качественные особенности. Главное отличие связано с мыслительной деятельностью, речевым общением. На основе этого И. П. Павловым было создано учение о первой и второй сигнальных системах.

Кора больших полушарий обладает свойством воспринимать раздражения (сигналы) внешнего мира. Структуры и процессы, связанные с восприятием непосредственных сигналов раздражителей и осуществлением ответных реакций на них, получили название *первая сигнальная система*. Она присуща и человеку, и животным.

Наряду с первой сигнальной системой человеку присуще новое свойство коры, *вторая сигнальная система*, которое было выработано им в процессе эволюции, — воспринимать и обеспечивать реакции на вторые сигналы безусловных раздражителей. Вторыми сигналами служат слова, которые характеризуют данный раздражитель. Например, огонь — безусловный раздражитель, вид огня — первый сигнал раздражителя, слово «огонь» — второй сигнал раздражителя, т. е. сигнал сигнала. Речь отражает окружающую действительность посредством обобщающих отвлеченных понятий, выраженных словами. Вторая сигнальная система обобщает сигнализацию от первой, охватывает все физиологические структуры мозга и не имеет ограниченной локализации.

Обе сигнальные системы мозга человека действуют в неразрывной связи, что накладывает отпечаток на все его реакции. Человек

проявляет исключительную способность к разумному планированию своей деятельности.

Контрольные вопросы и задания

1. Как расположены и взаимосвязаны нейроны в коре больших полушарий? Назовите типы нейронов, образующих кору больших полушарий. Какие типы нейронов по виду деятельности входят в состав коры больших полушарий и какова роль каждого типа? **2**. Дайте определение понятию «высшая нервная деятельность», поясните принципы этой деятельности. **3**. Дайте определение понятиям «безусловный рефлекс», «условный рефлекс». Назовите отличия условных рефлексов от безусловных, конкретные безусловные и условные рефлексы у животных. **4**. Назовите условия, которые нужно соблюдать при выработке новых условных приспособительных реакций организма, поясните значения соблюдения этих условий. Дайте классификацию условных рефлексов. **5**. Дайте определение понятиям «условный раздражитель», «безусловный раздражитель». **6**. Поясните механизм образования условного рефлекса, проявления взаимодействия сенсорных зон и корковых представительств нервных центров в коре больших полушарий при образовании временных связей. Охарактеризуйте дугу условного рефлекса. **7**. Назовите виды деятельности коры больших полушарий, осуществляемые в связи с высшей нервной деятельностью. **8**. Назовите условные раздражители, на которые у продуктивных животных в естественных условиях образуются те или иные конкретные условные рефлексы. **9**. Каковы биологическое значение условных рефлексов, необходимость знаний механизмов образования условных рефлексов в практической деятельности ветеринарного врача и зооинженера? **10**. Назовите виды торможения условных рефлексов, механизмы внешнего торможения условных рефлексов, внутреннего торможения — дифференцировка, запаздывание. Приведите примеры этих видов торможения. **11**. Поясните механизмы торможения условных рефлексов — угасания, условного тормоза. Приведите примеры этих видов торможения условно-рефлекторной деятельности. **12**. Дайте определение понятию «тип высшей нервной деятельности». Назовите типы высшей нервной деятельности у животных. **13**. Дайте характеристику сильного возбудимого типа, сильного уравновешенного подвижного типа высшей нервной деятельности. Поясните, каковы связи типа высшей нервной деятельности с физиологическими константами, поведением и продуктивностью животных. **14**. Дайте характеристику сильного уравновешенного инертного и слабого типов высшей нервной деятельности у животных. Поясните, каковы особенности у животных с такими типами высшей нервной деятельности в физиологических константах, поведении и продуктивности. Какой тип высшей нервной деятельности предпочтительнее в эксплуатации лошадей, крупного рогатого скота, овец, свиней, кошек, собак и птиц? **15**. Дайте определение понятию «динамический стереотип», поясните механизм его образования и значение в деятельности организма животных. **16**. Назовите методы и методические приемы, используемые для исследования состояния и деятельности коры больших полушарий и подкорковых образований, поясните их сущность.

6. ФИЗИОЛОГИЯ ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

●

6.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ И ГОРМОНАЛЬНОГО СТАТУСА

Физиологические функции организма регулируются не только нервной системой. Передача информации к органам организма от центральной нервной системы осуществляется также с помощью специальных веществ (*гормонов*), которые выделяются органами, называемыми *железами внутренней секреции*. Свое влияние на железы внутренней секреции центральная нервная система оказывает непосредственно через нервы, идущие к ним, и через гипоталамус. В гипоталамусе располагаются центр регуляции деятельности желез внутренней секреции и специальные нейроны, продуцирующие посредники — *либерины* и *статины*, с помощью которых осуществляются влияния на гипофиз.

Гормональным статусом называются складывающиеся на определенный период фактические оптимальные концентрации отдельных гормонов в крови животного. Гормоны образуются в железах внутренней секреции, поступают непосредственно в кровь и оказывают регулирующее действие на обмен веществ, процессы и функции, рост и развитие организма.

У животных к железам внутренней секреции относят гипоталамус, гипофиз, шишковидное тело (эпифиз), щитовидную железу, паращитовидные железы, надпочечники, панкреатические островки (островки Лангерганса), инкреторные аппараты яичников, семенников, плаценты. Инкреторная деятельность свойственна также вилочковой (зобной) железе, слюнным железам, желудку, кишечнику, поджелудочной железе, печени, почкам, селезенке, матке, легким, предстательной железе, параганглиям и др., специальные клетки которых образуют диффузную эндокринную систему.

Железы внутренней секреции (гормоны) являются эфферентным структурно-функциональным звеном различных функциональных систем. Они участвуют в обеспечении различных приспособительных реакций. Информация, которая поступает в центральную нервную систему о результатах совершенного каждой функциональной системой действия, является многопараметровой,

непрерывной и динамически изменяющейся в зависимости от изменения регулируемой константы. Соответственно этому и функция желез внутренней секреции (концентрация гормонов в крови и тканях) изменяется с изменением условий, регулируемых констант.

Гомеостаз представляет собой в этой связи результат взаимокоординированной, согласованной деятельности ряда функциональных систем, саморегуляции. Наиболее характерной особенностью гомеостатического регулирования является более или менее жесткое постоянство значений определенной совокупности физиологических показателей (соответственно и концентраций отдельных гормонов в крови и тканях) на протяжении жизни.

Определенные реакции на изменение внешней и внутренней среды изменяют гомеостаз (и концентрацию гормонов в крови и тканях), но таким образом, чтобы придать организму бóльшую эффективность в жизненной борьбе, обеспечить ту или иную функцию, адаптацию. Постоянство условий внутренней среды (и гормонального статуса) носит характер не статического, а динамического равновесия, активно поддерживаемого компенсаторными процессами на уровне, оптимальном на данный момент для организма. Оптимальное постоянство концентраций гормонов в крови и тканях соответствует динамическому уравновешиванию поступления и расходования в процессе обмена в организме потоков материи и энергии.

В каждой функциональный системе есть ведущий канал афферентной сигнализации о конечном приспособительном результате и специальные каналы информации о работе ее исполнительных компонентов (ими являются и железы внутренней секреции), выступающих в роли подсистем.

При изменении условий внешней и внутренней среды с рецепторов по ведущему каналу афферентной сигнализации поступает информация в нервный центр. Здесь формируется программа действия, которая по эфферентным путям поступает к исполнительным органам, обеспечивающим приспособление организма к новым условиям, и к железам внутренней секреции. Железы внутренней секреции соответственно программе действия синтезируют и выделяют гормоны в кровь. Гормоны поступают к органам и осуществляют свое действие, обеспечивающее тот или иной приспособительный эффект (усиление или угнетение функций, пролиферацию, дифференциацию).

Для обеспечения такого приспособительного эффекта нужна определенная концентрация гормона в крови, и определенная, оптимальная на данный период концентрация гормона поддерживается по каналам обратной связи. Специальные рецепторы воспринимают меньшие и большие концентрации гормона, информация по специальным каналам обратной афферентации поступает в нервный центр (нейроны его расположены в гипоталамусе),

здесь формируется программа действия, которая в виде либеринов из гипоталамуса поступает в гипофиз, где образуются тропные гормоны. Они поступают в кровь, достигают желез — надпочечников (пучковая и сетчатая зоны), щитовидной, яичников, семенников — и вызывают приспособление скорости синтеза и выделения гормона к потребностям.

К другим железам программа действия поступает, минуя гипофиз, по эфферентным нервным волокнам. Регуляция по типу обратной связи проявляется и в прямом действии гормонов. Гормоны железы, к которой поступает программа действия, циркулируя в крови в повышенной концентрации, угнетают продукцию и секрецию соответствующих тропных гормонов гипофиза, при недостатке гормона продукция тропного гормона стимулируется. Такое же действие гормоны оказывают и на структуры гипоталамуса.

6.2. ГОРМОНЫ

6.2.1. ХИМИЧЕСКАЯ ПРИРОДА И СВОЙСТВА ГОРМОНОВ

Все гормоны являются органическими соединениями, обладающими высокой биологической активностью (табл. 3). Они вырабатываются секреторными клетками, хранятся в гранулах — внутриклеточных органеллах, отделенных от цитоплазмы мембраной. В гранулах содержится большое количество молекул гормона, погруженных в белковый матрикс.

3. Железы внутренней секреции, гормоны и их химическая природа

Железы внутренней секреции	Гормон, его синонимы	Химическая природа
Гипоталамус	Кортиколиберин, или АКТГ, — рилизинг-фактор (КРФ)	Омнопептид
	Тиролиберин, или тиреотропинрилизинг-фактор (ТРФ)	
	Соматолиберин, или соматотропинрилизинг-фактор (СРФ)	Декапептид
	Фоллиберин (гонадолиберин), или рилизинг-фактор фолликулостимулирующего гормона (ФСГ РФ)	»
	Люлиберин (гонадолиберин), или рилизинг-фактор лютеинизирующего гормона (ЛРФ)	»
	Пролактолиберин, или пролактинрилизинг-фактор (ПРФ)	Трипептид
	Меланолиберин, или рилизинг-фактор меланоцитостимулирующего гормона (МРФ)	»
	Соматостатин, или соматотропинингибирующий фактор (СИФ)	Олигопептид

Продолжение

Железы внутренней секреции	Гормон, его синонимы	Химическая природа
Гипоталамус	Пролактостатин, или пролактинингибирующий фактор (ПРФ)	Трипептид
	Меланостатин, или ингибирующий фактор меланоцитостимулирующего гормона (МИФ)	»
	Антидиуретический гормон (вазопрессин) (АДГ)	Нонапептид с наличием дисульфидной связи
	Окситоцин	То же
Шишковидное тело (эпифиз)	Мелатонин, адреногломерулотропин, серотонин, антикортикотропин, андрогалон, аповулин, антигипоталамический фактор и др.	Производные аминокислоты
Гипофиз:		
передняя доля	Адренокортикотропный гормон (АКТГ, кортикотропин)	Полипептид
	Лютеинизирующий гормон (ЛГ, гормон, стимулирующий интерстициальные клетки половых желез)	Гликопротеид
	Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ)	»
	Пролактин (ЛТГ, лактотропный гормон, лактотропин)	Полипептид
	Соматотропный гормон (СТГ, соматотропин, гормон роста)	»
	Тиреотропный гормон (ТТГ, тиротропин)	Гликопротеид
промежуточная часть	Меланоцитостимулирующий гормон (МСГ, меланоформный гормон, интермедии)	Полипептид
задняя доля	Антидиуретический гормон и окситоцин, которые образуются в гипоталамусе, в супраоптическом и паравентрикулярном ядрах	Нонапептиды
Щитовидная железа	Тироксин (T_4, тетрайодтиронин)	Йодированная аминокислота
	Трийодтиронин (T_3)	То же
	Тирокальцитонин (кальцитонин)	Полипептид
Паращитовидные железы	Паратгормон	»
Панкреатические островки:		
базофильные инсулоциты (β-клетки)	Инсулин	»
ацидофильные инсулоциты (α-клетки)	Глюкагон	Пептид

Продолжение

Железы внутренней секреции	Гормон, его синонимы	Химическая природа
Надпочечники:		
корковое вещество:	Альдостерон	C_{21} — стероид с наличием циклопентанопергидрофенантренового кольца
клубочковая зона	Кортизол (гидрокортизон)	То же
пучковая зона	Кортикостерон	»
сетчатая зона	Андрогены (см. Семенники) Эстрогены (см. Яичники) Гестагены (прогестерон)	
мозговое вещество:	Адреналин	Катехоламины, производные аминокислоты тирозин
	Норадреналин и дофамин	Катехоламин, производное аминокислоты тирозин
Яичники	Эстрадиол (эстрогенный гормон)	C_{18} — стероид с наличием циклопентанопергидрофенантренового кольца
	Эстриол	C_{18} — стероид с наличием циклопентанопергидрофенантренового кольца (продукт обмена эстрадиола)
	Эстрон	C_{18} — стероид с наличием циклопентанопергидрофенантренового кольца
	Андрогены (см. Семенники) Прогестерон (гормон желтого тела)	То же
	Релаксин	Полипептид
Семенники	Тестостерон	C_{19} — стероид с наличием структуры циклопентанопергидрофенантрена
	Эстрогены (см. Яичники)	
Плацента	Хорионический гонадотропин (ХГ, хориогонадотропин)	Гликопротеид
	Хорионический лактосоматотропный гормон (плацентарный лактоген, хориомаммотропин)	Белок
	Прогестерон, релаксин, эстрогены	

По химической природе гормоны подразделяют на три группы:

стероидные гормоны. Производные холестерина; к ним относят все гормоны коры надпочечников и половых желез;

полипептидные и белковые гормоны. Низкомолекулярными пептидами являются гормоны гипоталамуса. К простым белкам относятся инсулин, гормон роста и др., к сложным белкам гликопротеидам — фолликулостимулирующий, лютеинизирующий и тиреотропный гормоны гипофиза;

производные аминокислоты тирозина. К этой группе относятся адреналин, норадреналин, дофамин, тироксин, трийодтиронин.

Гормоны обладают рядом специфических свойств: действуют только на определенный орган (орган-мишень); действуют на больших расстояниях от места образования; обладают высокой биологической активностью; оказывают свое действие через белки-ферменты; не имеют видовой специфичности (исключение для соматотропного и некоторых других гормонов); быстро разрушаются специальными ферментами и др.

Гормоны специфичны по своему физиологическому действию, обладают высокой биологической активностью.

Секреция гормонов представляет собой суммарный процесс биосинтеза гормона, накопления его в эндокринной клетке, выделения во внеклеточное пространство и циркуляцию. Как уже отмечалось выше, секреция гормона строго координирована с потребностями в нем тканей. При увеличении потребности в гормоне усиливается образование и выделение его. Период полураспада различных гормонов в плазме крови составляет от нескольких минут до нескольких суток. Гормоны разрушаются соответствующими ферментами.

Гормоны в крови соединяются с определенными белками плазмы и циркулируют в связанном виде. Свободная форма гормона составляет 3...10 % от общего его содержания в крови. В связанной форме гормон не активен; в таком комплексе он предохраняется от разрушения, а ткани — от чрезмерного действия гормона. В тканях определенных органов гормон может отщепляться от связанного с ним белка, осуществлять свое действие и подвергается дальнейшим превращениям. Образующиеся продукты метаболизма нередко обладают иными физиологическими свойствами. В печени и других органах многие гормоны расщепляются на более простые вещества, а затем выводятся из организма с мочой или калом.

Действие многих гормонов и функции желез внутренней секреции взаимосвязаны. Активность одной железы и действие ее гормонов зависит от активности ряда других желез и содержания в организме других гормонов. Многие процессы в организме регулируются совместным действием нескольких гормонов, которые

включаются в регуляцию данного процесса одновременно или последовательно. При этом действие разных гормонов может быть *синергичным*, т. е. направленным в одну сторону, или *антагонистичным*. Гормоны, вырабатываемые одними железами внутренней секреции, оказывают специфическое воздействие на другие железы. Это взаимодействие иногда бывает очень сложным. В некоторых случаях физиологическое действие гормона на ткань-мишень может проявиться лишь при наличии небольшого количества другого гормона. Так, действие глюкагона на печеночные клетки возможно лишь на фоне действия кортизола. Инсулин участвует в более чем 20 независимых реакциях.

6.2.2. МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ГОРМОНОВ

Гормоны, циркулируя в крови, действуют на органы-мишени. Клетки органов-мишеней имеют специальные рецепторы. Каждый гормон способен действовать только на один определенный рецептор. Между рецепторами и гормоном существует сильное химическое сродство. Рецепторы располагаются на наружной поверхности или внутри клеток-мишеней.

Рецепторы на наружной поверхности клеток-мишеней (рис. 46). Для большинства белковых гормонов рецепторы располагаются на наружной поверхности клеток. Основную часть рецептора составляют мембранные белки. Участок рецептора, который непосредственно взаимодействует с гормоном, называется его *активным центром*. Гормон, присоединяясь к рецептору, образует активный гормон-рецепторный комплекс, меняет конформацию белка. Именно благодаря конформации рецепторного белка передается внутрь клетки сигнал, который принес гормон. На внутренней стороне клеточной мембраны расположены молекулы фермента *аденилатциклазы*, тесно связанные с рецепторами. Под действием сигнала активируется аденилатциклаза. Аденилатциклаза ускоряет образование из АТФ *циклического аденозинмонофосфата* (цАМФ), который служит главным внутриклеточным посредником действия гормона на обменные процессы. При этом может происходить диссоциация мембранного комплекса Ca^{2+} + +АТФ, освобождаться Ca^{2+} + АМФ, активироваться фермент *протеинкиназа*. Протеинкиназа, в свою очередь, катализирует присоединение фосфата к различным внутриклеточным белкам-ферментам, в результате повышается или снижается активность этих ферментов, деятельность клетки и органа. Анаболическое действие гормона связано со снижением концентрации внутриклеточного цАМФ, катаболическое — с повышением концентрации внутриклеточного цАМФ. В запуске секреторных процессов важная роль отводится ионам кальция.

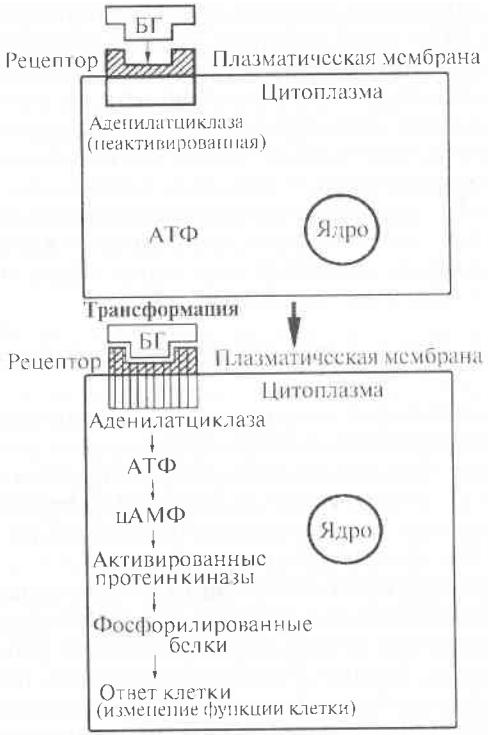


Рис. 46. Механизм действия гормонов. Схема взаимодействия белкового гормона (БГ) с рецептором, локализованным на плазматической мембране:

достигнув рецептора и взаимодействуя с ним, БГ вызывает его трансформацию. Она приводит к активации аденилатциклазы, которая катализирует дефосфорилирование АТФ с образованием цАМФ. Она вызывает в клетке разнообразные эффекты — активирование протеинкиназ и др., что приводит к изменению функции клетки

Рецепторы внутри клеток-мишеней. Стероидные гормоны, гормоны щитовидной железы легко проникают внутрь клетки через клеточные мембраны, где взаимодействуют с рецепторами внутри клеток, образуют активный гормон-рецепторный комплекс. Он проникает в ядро клетки и там активирует определенные гены, вызывает синтез специфических белков-ферментов, которые и ускоряют биохимические процессы, связанные с деятельностью органа.

Большинство, если не все гормоны, оказывает свое действие опосредованно, т. е. через изменение биосинтеза белков-ферментов (ядерных РНК и цитоплазматических РНК). Небелковые гормоны (стероидные, тиреоидные) преимущественно

активируют процессы транскрипции, считывания генетической информации. Белковые и полипептидные гормоны преимущественно реализуют процессы трансляции. Гормоны изменяют проницаемость клеточных мембран для метаболитов и тем самым обеспечивают условия для проявления функции активированных ферментов, активность ферментов, стимулируют или тормозят деятельность органа.

Стероидные гормоны взаимодействуют с рецепторами, находящимися в цитоплазме (рис. 47). Образовавшийся гормон-рецепторный комплекс переносится в ядро и действует непосредственно на геном, стимулируя или угнетая его активность, т. е. действует на синтез ДНК, изменяя скорость транскрипции и количество информационной (матричной) РНК (мРНК). Увеличение или уменьшение количества мРНК влияет на синтез белка в процессе трансляции, что приводит к изменению функциональной активности клетки.

Тиреоидные гормоны (рис. 48) из цитоплазмы проникают в ядро клетки, где взаимодействуют с рецепторами, образуя активный гормон-рецепторный комплекс. Он действует непосредственно на геном, стимулируя или угнетая его активность,

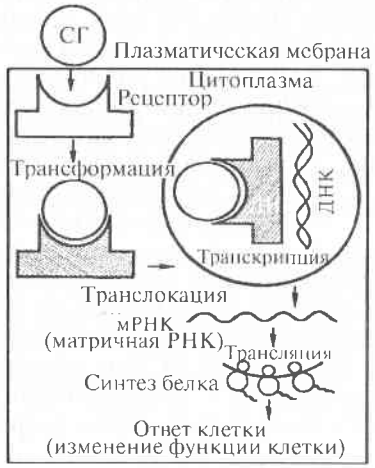


Рис. 47. Механизм действия гормонов. Схема взаимодействия стероидных гормонов (СГ) с внутриклеточным рецептором:

СГ диффундирует через плазматическую мембрану и взаимодействует с рецептором, находящимся в цитоплазме. Гормон-рецепторный (Г-Р) комплекс переносится в ядро и действует непосредственно на геном, стимулируя или угнетая его активность, т. е. действует на синтез ДНК, изменяя скорость транскрипции и количество информационной мРНК. Увеличение или уменьшение количества мРНК влияет на синтез белка в процессе трансляции, что приводит к изменению функциональной активности клетки



Рис. 48. Механизм действия гормонов. Схема взаимодействия тиреоидных гормонов (ТГ) с рецептором, локализованным в ядре

изменяя скорость транскрипции и количество мРНК. Увеличение или уменьшение количества мРНК влияет на синтез белка в процессе трансляции и приводит к изменению функциональной активности клетки.

Гормоны обеспечивают рост, дифференциацию, физиологические процессы клеток, функции органов и систем организма в обычных условиях. Клетки организма имеют разное количество рецепторов к разным гормонам, но больше к тем, которые регулируют их деятельность. Повышение функциональной нагрузки на орган сопровождается увеличением количества рецепторов к гормонам, которые регулируют деятельность этого органа. Например, в одной клетке печени более 250 тыс. рецепторов инсулина и 110 тыс. рецепторов глюкагона; в жировой клетке рецепторов инсулина около 50 тыс. Клетка коры надпочечников может связать до 360 тыс. молекул адренокортикотропного гормона, а щитовидной железы — 500 молекул тиреотропного гормона. В цитоплазме на долю рецепторов, связывающих стероидные гормоны, приходится около 0,01 % общего содержания белков в цитоплазме. Связь гормона с 2...10 % рецепторов уже обеспечивает эффект действия гормона. Одна и та же молекула аденилатциклазы, принимающая внутри клетки сигнал гормона, может быть связана одновременно с несколькими рецепторами на поверхности. Для ее активирования и запуска всех процессов достаточно, чтобы сигнал поступил хотя бы на один из этих рецепторов. В клетке на ДНК участков (акцепторов), с которыми могут взаимодействовать комплексы гормон-рецептор, больше, чем молекул белков-рецепторов.

Ингибиторное действие гормона может осуществляться с участием и ионов Ca^{2+}. Полагают, что механизм ингибиторного действия соматостатина на секрецию пептидных гормонов гипофиза и панкреатических островков включает устранение из секреторного процесса Ca^{2+} посредством связывания его с тетрадекапептидом или вследствие существования антагонизма между Ca^{2+} и этим пептидом.

6.3. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ И ГОРМОНОВ

6.3.1. ГИПОТАЛАМУС

Гипоталамус включает в себя ядра, образованные нервными клетками, которые не обладают инкреторной функцией, и ядра, состоящие из нейроинкреторных клеток. Инкреторные нервные клетки расположены главным образом непосредственно около стенок III мозгового желудочка, где формируют множество ядер из мелких инкреторных клеток адренергической природы (*аденогипофизотропная зона*) и два ядра — *супраоптическое* и *паравентрикулярное* — из крупных инкреторных гомориположительных клеток холинергической природы. Аксоны нейронов этих двух крупноклеточных ядер образуют гипоталамо-гипофизарный пучок, достигают задней доли гипофиза, где образуют контакты с капиллярами. Мелкоклеточные ядра (аденогипофизотропная зона) и передняя доля гипофиза имеют общее кровоснабжение. Верхняя гипофизарная артерия входит в аденогипофизотропную зону гипоталамуса, где переходит в капиллярную сеть. Затем эти капилляры, с которыми контактируют окончания аксонов нейроинкреторных клеток аденогипофизотропной зоны, собираются в портальные вены, спускающиеся вдоль гипофизарной ножки в паренхиму аденогипофиза, где вновь переходят в сеть синусоидных капилляров. Таким образом кровь попадает к аденогипофизу, предварительно пройдя через гипоталамус.

В нейроинкреторных клетках аденогипофизотропной зоны образуется 7 гормонов стимуляторов (либеринов) и 3 гормона ингибитора (статина) инкреторной функции передней доли гипофиза (см. табл. 3), которые по портальной системе поступают в аденогипофиз и осуществляют свое действие. Меланолиберин и меланостатин прямо по аксонам доставляются к железистым клеткам промежуточной доли гипофиза.

Клетки супраоптического ядра вырабатывают *антидиуретический гормон* (АДГ), клетки паравентрикулярного ядра — *окситоцин*. Образующиеся АДГ и окситоцин поступают по гипоталамо-гипофизарному пучку в заднюю долю гипофиза, накапливаются и по мере необходимости поступают в ток крови.

Гипоталамус и гипофиз благодаря тесным анатомическим и функциональным связям образуют единую *гипоталамо-гипофизарную систему*.

Каждый отдельный гормон гипоталамуса обладает специфическим действием. *Кортиколиберин* действует на переднюю долю гипофиза (орган-мишень), стимулирует процесс образования и выделения в кровь *адренокортикотропного гормона* (АКТГ). *Тиролиберин* действует на переднюю долю гипофиза, стимулирует процесс образования и выделения тиреотропного гормона (ТТГ) и пролактина; *соматолиберин* — гормона роста, *фоллиберин* — фолликулостимулирующего гормона (ФСГ), *люлиберин* — лютеинизирующего гормона (ЛГ) (фол- и люлиберин в последнее время объединены под одним названием — *гонадолиберин*); *пролактолиберин* — пролактина.

Меланолиберин действует на промежуточную часть гипофиза, стимулирует процесс образования и выделения в кровь меланоцитостимулирующего гормона, а *меланостатин* угнетает образование и выделение этого гормона.

Соматостатин действует на переднюю долю гипофиза и угнетает процесс образования и выделения гормона роста тиротропина, инсулина и глюкагона.

Пролактостатин действует на переднюю долю гипофиза, угнетает процесс образования и выделения пролактина.

Гипоталамические нейрогормоны, как правило, видонеспецифичны. Под их действием происходит быстрое и значительное увеличение концентрации соответствующих гормонов в плазме.

6.3.2. ГИПОФИЗ (НИЖНИЙ МОЗГОВОЙ ПРИДАТОК)

В гипофизе различают аденогипофиз и нейрогипофиз. Аденогипофиз, или железистая доля, состоит из трех частей: передней, туберальной и промежуточной. Нейрогипофиз, или мозговая часть, включает в себя область срединного возвышения серого бугра, стебель воронки и заднюю долю гипофиза. Передняя доля аденогипофиза имеет тесную сосудистую связь с гипоталамусом. В задней доле нейрогипофиза оканчиваются волокна гипоталамо-гипофизарного тракта, идущие от супраоптического и паравентрикулярного ядер.

6.3.2.1. АДЕНОГИПОФИЗ

В передней доле аденогипофиза различают недифференцированные клетки, альфа-, бета-, гамма-, дельта- и эпсилон-клетки.

Альфа-клетки (*ацидофилы*) вырабатывают соматотропный гормон (СТГ, гормон роста) и пролактин (ЛТГ, лактотропный гормон). *Бета-клетки* (*базофилы*) вырабатывают фолликулостимулирующий (ФСГ), лютеинизирующий (ЛГ), тиреотропный (ТТГ) и адренокортикотропный (АКТГ) гормоны. Роль других клеток пока неясна. Из гипофиза овцы выделен липотропный гормон.

Клетки промежуточной доли вырабатывают меланоцитостимулирующий гормон (МСГ).

Гормон роста (СТГ). Гормон роста у разных видов животных отличается по строению, что обусловливает его видовую специфичность. СТГ обладает широким спектром действия в организме. Он повышает синтез белка, ускоряет включение в белки аминокислот, синтез РНК; увеличивает строму организма, поглощение неэстерифицированных жирных кислот мышцами и их выход из жировых депо; регулирует захват и вывод свободных жирных кислот; стимулирует использование углеводов. СТГ увеличивает размеры тела, способствует росту скелета, вызывая разрастание хрящевой ткани в эпифизах трубчатых костей, рост костей в длину.

Эффект повышения скорости синтеза белка СТГ зависит от наличия инсулина и не проявляется в его отсутствие. Многие биологические эффекты СТГ осуществляются путем стимуляции образования в печени специфического вещества — *соматомедина*, который рассматривается как медиатор действия СТГ.

Секреция СТГ стимулируется при снижении в крови концентрации глюкозы, жирных кислот, при повышении концентрации аминокислот, при различных экстремальных ситуациях.

Пролактин (ЛТГ). По структуре, физико-химическим свойствам и по физиологическому действию ЛТГ сходен с гормоном роста. Овечий пролактин состоит из 199 аминокислотных остатков. Пролактин обладает широким спектром биологического действия. Он стимулирует развитие молочных желез, синтез белков и других компонентов молока (поэтому его называют лактогенным гормоном), ускоряет процесс молокоотдачи (сосание и доение стимулируют образование и выделение пролактина), обладает гипергликемическим и липотропным эффектом, поддерживает существование и активность желтого тела (поэтому его называют лютеотропным гормоном), тормозит образование и выделение ФСГ. Пролактин усиливает проявление материнских инстинктов. Он активирует функцию сальных желез, рост волос, рост внутренних органов.

Липотропный гормон (бета-, гамма- и др.). Это липомобилизующий пептид. Он мобилизует жир из жировых депо, вызывает липолиз с увеличением содержания неэстерифицированных жирных кислот в крови.

Адренокортикотропный гормон (АКТГ). Представляет собой простую пептидную цепь из 39 аминокислотных остатков. Биологи-

ческие свойства определяют первые 25 аминокислот, а видовую специфичность — аминокислоты участка 25...29. Время полураспада АКТГ составляет 25 мин. При действии раздражителя выделяется из гипофиза через 30 с, максимума достигает через 2... 2,5 мин. АКТГ обладает специфическим влиянием на пучковую и сетчатую зоны коры надпочечников, увеличивает размеры и массу надпочечников, усиливает в них окислительное фосфорилирование, повышает скорость синтеза белка, активирует глюкогенолиз и усиливает образование и выведение кортикостероидов. В надпочечниках при этом уменьшается содержание аскорбиновой кислоты и холестерина, которые расходуются на синтез кортикостероидов. АКТГ уменьшает размер и массу лимфатических узлов, селезенки, зобной железы. Он вызывает распад, тормозит синтез белка, является антагонистом гормона роста, усиливает расщепление жира, увеличивает накопление гликогена.

Первые 13 аминокислот одинаковы в молекуле АКТГ и МСГ. АКТГ, как и МСГ, стимулирует образование пигмента в пигментных клетках.

Тиреотропный гормон (ТТГ). Это сложный белок (альфа-цепь из 112 аминокислотных остатков, бета-цепь из 113). Он избирательно действует на щитовидную железу: вызывает увеличение ее размеров, разрастание фолликулярного эпителия, накопление йода, биосинтез тиреоидных гормонов и выделение их в кровь. После удаления гипофиза происходит атрофия щитовидной железы.

Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ). Действует на гонады — гонадотропный гормон, стимулирует рост и развитие фолликулов (пролиферацию клеток гранулезы) в яичниках, пролиферацию клеток Сертоли и сперматогенного эпителия в семенниках, сперматогенез, рост и функцию придаточных половых желез. Полноценное действие проявляется лишь при одновременном влиянии ЛГ и определенном соотношении ФСГ и ЛГ.

Лютеинизирующий гормон (ЛГ). Действует на гонады — гонадотропный гормон, стимулирует развитие интерстициальной ткани яичников и семенников. В яичниках половозрелых самок ЛГ вместе с ФСГ обеспечивает дозревание граафовых фолликулов. Под влиянием ЛГ происходит разрыв стенки фолликула (овуляция) и образование желтого тела на месте лопнувшего фолликула.

ЛГ стимулирует образование в яичниках и семенниках половых гормонов — *эстрогенов* и *андрогенов*, *прогестерона*.

Под влиянием ЛГ клетки внутренней оболочки фолликулов продуцируют андрогены, которые проникают в клетки гранулезы и под влиянием системы ферментов превращаются в эстрогены. Активность 19-гидроксилаза-ароматаза-системы контролируется ФСГ, выделение которого тормозится образующимися эстрогенами. Клетки гранулезы имеют также аппарат для синтеза белков, и, вероятнее всего, они продуцируют гормон *ингибин*, который у самок называют также *фолликулостатином*. При попадании в гипофиз он специфически тормозит секрецию ФСГ (регуляция по типу обратной связи). Развитие первичных фолликулов вызывается гонадотропными гормонами (ФСГ и ЛГ). Атрезия фолликулов связана с недостаточным превращением андрогенов в эстрогены в клетках гранулезы. Рост ооцитов осуществляется в два периода: первый совпадает с образованием вторичных фолликулов, а затем рост ооцитов прекращается, несмотря на рост и созревание фолликулов.

Перед овуляцией происходит увеличение образования и выделения ФСГ и ЛГ. После преовуляторного пика ЛГ ооциты, находящиеся еще в фолликуле в течение 6...8 ч, достигают полного физиологического развития.

Перед овуляцией начинается лютеинизация клеток гранулезы. При этом теряется способность ароматизации в них андрогенов и превращения их в эстрогены.

ФСГ и ЛГ образуются и выделяются непрерывно (тоническая инкреция). Кроме тонической отмечается и циклическая секреция этих гормонов — периодически происходит выделение повышенного количества ФСГ и ЛГ. Циклическая секреция обеспечивает наступление овуляции, циклические изменения в содержании женских и мужских половых гормонов.

Меланоцитостимулирующий гормон (МСГ). Различают две разновидности этого гормона, содержащие 13 и 22 аминокислоты в молекуле (альфа- и бета-МСГ). Он стимулирует биосинтез пигмента меланина, равномерное распределение пигментных гранул в пигментных клетках-меланоцитах кожи, волос, приводящее к их потемнению. Усиливает активность световоспринимающего аппарата глаза, участвует в темновой адаптации, повышает остроту зрения.

6.3.2.2. НЕЙРОГИПОФИЗ

Нейрогипофиз является задней долей гипофиза — это часть гипоталамуса. Основными элементами нейрогипофиза являются нейроглия и безмякотные нервные волокна. Клетки нейроглии — *питуициты* имеют неправильную форму с протоплазматическими выростами, контактирующими с капиллярами. Нервные волокна образуют густую сеть вокруг питуицитов. Антидиуретический гормон и окситоцин синтезируются в нейронах гипоталамуса соответственно супраоптического и паравентрикулярного ядер и в виде секреторных гранул, где гормоны находятся в комплексе с

белками — *нейрофизинами*, переносятся по нервным волокнам в заднюю долю гипофиза, где хранятся, по мере необходимости поступая в общую циркуляцию.

Антидиуретический гормон (АДГ). Действует на почки, увеличивает проницаемость мембран клеток дистальных сегментов почечных канальцев, обеспечивает встраивание «водных каналов» (*аггреформов*) в апикальную мембрану, в результате чего усиливается обратное всасывание воды из канальцев нефронов в кровь. АДГ стимулирует секрецию гиалуронидазы, вызывает деполимеризацию кислых мукополисахаридов межклеточного вещества и таким образом увеличивает проницаемость стенки дистальных отделов канальцев для воды; отсюда название — *антидиуретический гормон*. Большие дозы АДГ вызывают сокращение гладких мышц сосудов (артериол), что ведет к общему повышению кровяного давления; отсюда второе название гормона — *вазопрессин*. Таким образом, антидиуретический гормон участвует в регуляции водного обмена. АДГ увеличивает инкрецию АКТГ, тиреотропного гормона, гормона роста, угнетает секреторную и моторную функцию пищеварительного аппарата.

Окситоцин. Выделяется в кровь рефлекторно при сосании и доении, вызывает сокращение миоэпителиальных клеток, окружающих альвеолы, и таким образом перемещение молока из альвеол в цистерну молочной железы (молокоотдачу). Окситоцин участвует и в поддержании оптимального уровня молокообразования, усиливает поглощение и окисление глюкозы железой. Окситоцин и АДГ повышают концентрацию глюкозы в крови и уменьшают концентрацию неэстерифицированных жирных кислот.

Выделяясь в больших количествах при родах, окситоцин вызывает сокращение матки, способствует выходу плода. Он обеспечивает сокращение матки и при совокуплении, выделение его стимулируется с рецепторов влагалища и шейки матки.

6.3.3. ЭПИФИЗ (ШИШКОВИДНОЕ ТЕЛО)

Эпифиз представляет собой образование центральной нервной системы; он находится в промежуточном мозге. Паренхима железы состоит из крупных, богатых цитоплазмой и с большим ядром клеток и мелких, бедных цитоплазмой клеток. Эпифиз участвует в обеспечении циркадных ритмов «биологических часов» (биологические ритмы с периодом чаще 6...12...24 ч, охватывающие все проявления жизни у животных и человека: деление клеток, активность ферментов, содержание гормонов, тонус ЦНС, сон и бодрствование, поведение, динамику работоспособности, повышение

или понижение биологической активности организма к оптимальному времени суток).

В эпифизе образуется большое количество биологически активных веществ, физиологическая роль которых еще полностью не определена. Более изучена физиологическая роль образующихся в эпифизе гормонов: серотонина, мелатонина, адреногломерулотропина. Эпифиз трансформирует нервные импульсы от зрительных рецептов в инкреторный процесс.

Серотонин (5-окситриптамин, энтерамин). Участвует в суточных изменениях активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, в трофической функции нервной системы. Его считают и медиатором тех межнейронных связей в стволе мозга, которые участвуют в центральной регуляции кровяного давления, температуры тела, дыхания, почечной фильтрации. Он поддерживает нормальный тонус и проницаемость сосудов, активирует перистальтику кишечника, тонус матки, бронхов.

Мелатонин (N-ацетил-5-метокситриптамин). Является производным серотонина. Он обеспечивает связь эпифиза с гипоталамо-гипофизарной системой, а также с щитовидной и половыми железами, надпочечниками. Участвует в регуляции развития половой системы, предотвращает преждевременное развитие ее, регулирует суточный и сезонный ритм секреции гонадолиберина. Мелатонин — антагонист МСГ, снижает число секреторных гранул в пинеалоцитах.

Адреногломерулотропин. Является продуктом восстановления мелатонина. Стимулирует синтез и выделение клубочковой зоной коры надпочечников гормона альдостерона.

Антикортикотропин. В эпифизе образуется и антикортикотропин, тормозящий секрецию альдостерона. Из эпифиза выделено биологически активное вещество, вызывающее повышение концентрации калия в крови.

Новейшие исследования показывают, что функционально активными гормонами эпифиза являются пептиды.

6.3.4. ЗОБНАЯ ЖЕЛЕЗА (ВИЛОЧКОВАЯ ЖЕЛЕЗА, ТИМУС)

В зобной железе различают корковое и мозговое вещество, состоящее из клеток двух типов: лимфоидных и ретикулярных. С наступлением полового созревания происходит ее физиологическая инволюция. Железа является центральным органом системы иммуногенеза, ответственным за формирование и функционирование клеточной системы иммунитета. В вилочковой железе происходит процесс дифференцировки полипотентной стволовой (родоначальной) кроветворной клетки костного мозга через

ряд стадий в иммунокомпетентный Т-лимфоцит. Т-лимфоцит приобретает свойства иммунокомпетентной клетки (способность распознавать антиген) и покидает железу, поступает в тимусзависимые зоны лимфатических узлов и селезенки и формирует в них соответствующие популяции лимфоцитов, вырабатывающих разного рода антитела в зависимости от особенностей антигена. Т-лимфоциты способны взаимодействовать с В-лимфоцитами (тимуснезависимые, происходящие из лимфоидной ткани, связанной с кишечником или костным мозгом) после активации антигеном (тимусзависимые антигены) и направлять путь дифференцировки последних в плазматические клетки, продуцирующие антитела.

Помимо продукции Т-лимфоцитов вилочковая железа инкретирует гормоны тимозин, тимин и Т-активин.

Тимозин, тимин, Т-активин. Гормоны стимулируют лимфопоэз, индукцию незрелых претимических клеток в Т-лимфоциты и функциональную активность Т- и В-лимфоцитов, активируют ферменты клеточных мембран, участвуют в контроле за нервно-мышечной передачей, состоянием углеводного обмена и обмена кальция. По характеру действия они являются синергистами гормона роста и антагонистами тироксина, глюкокортикоидов.

6.3.5. ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Структурно-функциональной единицей щитовидной железы является фолликул. Фолликул имеет стенку из одного слоя эпителиальных кубических клеток и полость круглой или овальной формы. Полость фолликула наполнена своеобразной густой массой — *коллоидом*. В коллоид выступают микроворсинки эпителиальных клеток. Вне железистых фолликулов располагаются парафолликулярные клетки.

Щитовидная железа активно поглощает йодит из крови, преобразуя его в органически связанный йод, синтезирует специфические гормоны тироксин (тетрайодтиронин) и трийодтиронин из аминокислоты тирозин и неорганического йода. Парафолликулярная ткань продуцирует неполированный полипептид — кальцитонин.

Концентрация йода в щитовидной железе может быть в 500 раз больше, чем в крови. Около 90 % йодных запасов организма сосредоточено в щитовидной железе. Образование гормонов происходит на молекуле белка *тиреоглобулина*. Гормоны в виде тиреоглобулина депонируются в составе коллоида фолликулов. Из щитовидной железы в кровь поступает лишь активная форма гормонов. В клетках фолликулов под действием протеолитических ферментов происходит отщепление йодтиронинов от белка. Тироксин

($^3/_4$) и небольшое количество трийодтиронина ($^1/_4$) в крови находятся в связанном виде с белками (альфа-глобулином, тироксинсвязывающим преальбумином и альбумином) крови. Около 0,1 % тироксина находится в крови в свободном состоянии. Физиологически более активен трийодтиронин. В организме тироксин разрушается медленно: полупериод его распада составляет 6...7 сут, а трийодтиронина — 2...3 сут. В тканях гормоны освобождаются из связи с белком и проявляют свое физиологическое действие.

Тироксин (T_4), трийодтиронин (T_3). Гормоны оказывают влияние на все клетки организма, участвуют в регуляции всех видов обмена веществ, процессов роста и дифференцировки. Они увеличивают интенсивность окислительных процессов, в результате чего повышается распад углеводов, жиров, белков и освобождается большее количество энергии. В митохондриях под действием гормонов разобщается окислительное фосфорилирование, в результате увеличивается потребление кислорода и образование теплоты, а образование макроэргов (аккумуляция энергии) снижается. Тироксин и трийодтиронин одновременно стимулируют синтез в печени гликогена и жира, жира молочной железой, выведение воды.

Тироксин и трийодтиронин стимулируют рост животного, развитие и функцию половой системы, дифференциацию всех тканей в раннем онтогенезе. Недостаток гормонов в период роста ведет к задержке роста (карликовости) и психического развития (кретинизму). Они обеспечивают нормальную функцию кожи, рост волос, развитие характерной окраски перьев, смену оперения.

Тиреоидные гормоны участвуют в регуляции развития нервной системы и ее возбудимости.

Тиреокальцитонин (кальцитонин). Образуется в специальных С-клетках. Он состоит из 22 аминокислот. Действует на скелет (костную ткань) противоположно паратгормону паращитовидных желез. Тиреокальцитонин тормозит деятельность разрушающих кость клеток — остеокластов и активирует функцию остеобластов — клеток, участвующих в формировании кости. Вследствие этого увеличивается отложение кальция в кости. Кроме того, он снижает интенсивность всасывания кальция в кишечнике и его концентрацию в крови, увеличивает выделение с молоком фосфата, кальция, калия и особенно натрия.

6.3.6. ПАРАЩИТОВИДНЫЕ (ОКОЛОЩИТОВИДНЫЕ) ЖЕЛЕЗЫ

Паращитовидные железы состоят из главных (светлых и темных) и оксифильных клеток. Основную массу железы составляют темные главные клетки. В паренхиме имеется межклеточная система канальцев, содержащая коллоидное вещество, где

в большой степени концентрируется синтезируемый железой паратгормон.

Паратгормон. Молекула бычьего паратгормона представляет собой одиночную цепь из 84 аминокислотных остатков; период полураспада составляет 22,3 мин. Основными органами-мишенями для гормона являются скелет, почки и кишечник. Он обеспечивает вместе с тиреокальцитонином постоянство содержания кальция в крови. Под действием паратгормона увеличивается активность остеокластов — клеток, вызывающих местное разрушение костной ткани; освобождающиеся кальций и фосфор поступают в кровь, где повышается их концентрация. Паратгормон воздействует и на цикл трикарбоновых кислот, вызывает накопление цитратов, местный ацидоз, воздействующий на извлечение кальция из кости.

В почках гормон увеличивает реабсорбцию кальция, и это ведет к увеличению концентрации кальция в крови, снижает реабсорбцию натрия, фосфора.

Паратгормон усиливает всасывание кальция из кишечника (в кишечник кальций поступает с пищей и с пищеварительными соками) в кровь за счет повышения активности 25-OH-D_3 альфагидроксилазы и образования 1,25-(OH_2)-D_3 (витамина D).

6.3.7. НАДПОЧЕЧНИКИ

Надпочечники — парные железы, состоят из коркового слоя ($^2/_3$) и глубокого мозгового слоя ($^1/_3$). Корковый и мозговой слой представляют собой самостоятельные железы внутренней секреции.

6.3.7.1. КОРА НАДПОЧЕЧНИКОВ

В процессе эмбрионального развития кора надпочечников развивается из мезодермы и сходна с тканью половых желез. Морфологически она неоднородна и состоит из трех слоев. Клубочковая зона — поверхностный тонкий слой; в ней большие массы клеток заключены в соединительнотканные ячейки. Сетчатая зона состоит из переплетающихся полос клеток; подобно сети окружает мозговое вещество. Пучковая зона состоит из параллельных тяжей клеток; расположена между клубочковой и сетчатой зонами. Эти зоны различаются также и функционально, продуцируют различные гормоны.

Из коры надпочечников быков выделено 46 стероидов, но в кровь поступает только часть их. Активные гормоны, продуцируемые корой надпочечников, по характеру их влияния на обмен веществ делят

на 3 группы. Основными предшественниками стероидных гормонов коры надпочечников являются *уксусная кислота* и *холестерин*.

В клубочковой зоне синтезируются *минералокортикоиды* — альдостерон, 11-дезоксикортикостерон, 11-дегидрокортикостерон. В пучковой и сетчатой зонах — *глюкокортикоидные гормоны*: кортизол, кортикостерон, 11-дегидрокортикостерон и 11-дезоксикортизол. В сетчатой зоне — *половые гормоны*: андрогены, эстрогены, прогестерон и 17-кетостероиды — дегидроэпиандростерон, андростендион, андростерон, эстрон. Прогестерон — основной промежуточный продукт синтеза кортикостероидов и половых гормонов.

Минералокортикоидные гормоны (альдостерон, дезоксикортикостерон). Альдостерон в 25 раз биологически активнее дезоксикортикостерона. В крови связывается белками и адсорбируется эритроцитами, активен только в свободной форме. Гормоны действуют на дистальные отделы почечных канальцев, увеличивают в них обратное всасывание натрия в кровь, обеспечивают поддержание оптимальной концентрации натрия, хлора, воды в крови. Они способствуют выведению калия, кальция, магния, водорода и аммония. Таким образом участвуют в регуляции водно-минерального обмена. Альдостерон снабжает энергией «натриевый насос» путем увеличения образования внутри клетки аденозинтрифосфата и стимуляции окислительного фосфорилирования. Минералокортикоиды обладают слабым глюкокортикоидным действием.

Стимуляторами образования минералокортикоидов служат ионы K (избыток), ионы Na (недостаток), снижение объема крови, понижение давления крови. Эти сдвиги вызывают секрецию в кровь протеолитического фермента *ренина* юкстагломерулярным комплексом почек. Ренин превращает белок плазмы ангиотензиноген в активный октапептид *ангиотензин*. Ангиотензин стимулирует клубочковую зону коры надпочечников, секрецию альдостерона.

Глюкокортикоидные гормоны (в основном кортизол и кортикостерон). Активность кортизола в 2 раза выше, чем кортикостерона. Гормоны стимулируют распад белков, угнетают их биосинтез, особенно в мышечной ткани. В печени увеличивают синтез белков. Образующиеся в результате распада белков аминокислоты поступают в кровь, захватываются печенью, где они превращаются в белки и углеводы. В крови повышается уровень глюкозы. Глюкокортикоиды увеличивают распад жира, в результате чего увеличивается в крови количество свободных жирных кислот. Действие глюкокортикоидов обеспечивает улучшение снабжения тканей энергетическим материалом, повышение их сопротивляемости вредным воздействиям, усиление функциональной актив-

ности. При действии неблагоприятных факторов среды (холод, боль, гипоксия, инфекция, физическое и психическое напряжение и т. д.) в организме возникает состояние напряжения — стресс. Стрессовые раздражители стимулируют образование и выделение глюкокортикоидов. Глюкокортикоиды повышают устойчивость организма, обеспечивают сохранение жизни.

Глюкокортикоиды обладают противовоспалительным действием — уменьшают гиперемию, отек, боль благодаря тормозящему влиянию на реактивность мезенхимальной ткани. Они вызывают уменьшение роста и активности фибробластов, проницаемости клеточных и внутриклеточных мембран (через подавление гиалуронидазы), синтеза гликогена. Глюкокортикоиды в больших количествах вызывают инволюцию лимфоидной ткани (селезенки, лимфатических узлов, зобной железы), замедляют выработку антител, ведут к лимфопении, эозинопении; подавляют аллергические реакции, связанные с освобождением серотонина и гистамина. Они обладают и минералокортикоидным действием.

Глюкокортикоиды широко используют в клинической практике для лечения воспалений суставов, ревматизма, при ряде аллергических состояний и др.

Секреция глюкокортикоидов осуществляется в обычных условиях в виде периодических выбросов — 7...12 пиков в сутки.

Половые гормоны. (Физиологическую характеристику см. 6.3.9.1. Яичники и 6.3.9.4. Семенники.) В корковом слое надпочечников в больших количествах образуются андрогены, в меньших — эстрогены. Физиологическая активность их слаба. Они ответственны за рост, происходящий во время полового созревания.

6.3.7.2. МОЗГОВОЕ ВЕЩЕСТВО НАДПОЧЕЧНИКОВ

Мозговое вещество как самостоятельная железа располагается внутри надпочечников, оно окружена корой надпочечников. Состоит из крупных клеток с большим ядром и зернистой протоплазмой, окрашиваемой растворами хромовокислого калия в буро-коричневый цвет, поэтому клетки называют *хромаффинными.* Хромаффинные клетки в виде отдельных островков рассеяны во многих тканях организма: вдоль больших сосудов брюшной полости и таза и др. Хромаффинные клетки надпочечников образованы из той же эмбриональной ткани, что и клетки симпатических ганглиев. Они иннервируются преганглионарными симпатическими волокнами. Постганглионарное звено (влияние) обеспечивается гормонами надпочечников. Действие гормонов надпочечников на органы в основном аналогично влияниям, осуществляемым через симпатические волокна.

Мозговое вещество надпочечников синтезирует и выделяет гормоны — адреналин, норадреналин, дофамин, называемые *катехоламинами.* Дофамин и норадреналин являются предшественниками синтеза адреналина. Хромаффинная ткань состоит из двух типов клеток, в которых образуются адреналин и норадреналин; они освобождаются раздельно в зависимости от типов клеток, в которых образуются; связываются с белками (в основном альбуминами), взаимодействуют с рецепторами клеток-мишеней. Рецепторы делят на 2 группы: альфа- и бета-рецепторы (бета 1 и бета 2). В тканях катехоламины инактивируются моноаминоксидазой (больше в печени) и катехол-0-метилтрансферазой (в крови).

Катехоламины (адреналин, норадреналин, дофамин) участвуют в регуляции всех видов обмена веществ: усиливают распад жира в жировой ткани и окисление жирных кислот, распад гликогена в тканях и повышают концентрацию глюкозы в крови, обеспечивают распад белка при недостатке углеводов (при стрессе), повышают перенос электролитов через мембраны, поглощение кислорода тканями, образование макроэргических соединений (АТФ). Они мобилизуют энергетические ресурсы, обеспечивают готовность организма к оборонительным, защитным и агрессивным реакциям, приспособление организма к условиям, требующим напряжения, повышенной деятельности. Влияние катехоламинов направлено на обеспечение интенсивной мышечной работы. Они восстанавливают работоспособность утомленных скелетных мышц, улучшают их кровоснабжение, стимулируют работу сердца, усиливают коронарный кровоток, повышают давление крови в сосудах. Катехоламины расслабляют гладкие мышцы бронхов, пищеварительного аппарата, мочевого пузыря, возбуждают мышцы матки, глаза (вызывают расширение зрачков). Они возбуждают центральную нервную систему, повышают возбуждаемость рецепторов, стимулируют секрецию глюкокортикоидов. Катехоламины называют *гормонами тревоги.* Они повышают теплообразование, основной обмен.

Все изменения окружающей и внутренней среды, сопровождающиеся повышением нагрузки на организм, связаны с увеличением образования катехоламинов, повышением их концентрации в крови и поглощения тканями, со стимулирующим действием их на структуры гипоталамуса, ответственные за образование глюкокортикоидов и тироксина.

6.3.8. ОСТРОВКОВЫЙ АППАРАТ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ (ПАНКРЕАТИЧЕСКИЕ ОСТРОВКИ)

Островковый аппарат составляет 3...10 % массы поджелудочной железы, состоит в основном из бета-клеток (около 70 %) и альфа-клеток (20 %). Бета-клетки продуцируют гормон инсулин (от латинского слова «островок»), альфа-клетки — гормон глюкагон.

Инсулин. Представляет собой простой белок, состоящий из 51 аминокислоты. Различают два типа инкреции инсулина — *агранулярный* (*спонтанный*) и *гранулярный* (*циклический*). В том и другом случае вначале синтезируется предшественник инсулина — *проинсулин*, физиологически малоактивный. При спонтанном типе инкреции проинсулин, не накапливаясь в клетке, выделяется в кровь (5...20 %). При циклическом типе инкреции образующийся проинсулин направляется в комплекс Гольджи. Здесь с помощью ферментов, подобных трипсину и карбоксипептидазе, от проинсулина отщепляется С-пептид и в результате образуется инсулин. Он, соединяясь с цинком, кристаллизуется в гранулах.

Образовавшийся инсулин по воротной системе поступает в печень, где он наполовину разрушается ферментом *глутатион-инсулин-трансгидрогеназа*, который содержится во всех тканях (больше — в печени). Фермент предохраняет организм от чрезмерного поступления инсулина в общий круг кровообращения.

В крови инсулин находится в свободной и связанной с белками (до 95 %) формах. Свободный инсулин активен во всех инсулинчувствительных тканях. Связанный инсулин активен только в жировой ткани, которая обладает способностью освобождать инсулин из связи с белком. Натощак инсулин переходит в связанную форму — это резерв гормона. Он мобилизуется при поступлении углеводов, переходит в свободную форму. Инсулин оказывает влияние на все виды обмена веществ в органах и тканях, участвует в более чем 20 независимых реакциях. Свободный инсулин повышает проницаемость клеточных мембран для глюкозы (в 20 раз), ускоряет транспорт глюкозы через мембрану инсулинчувствительных клеток (больше — в печени и мышцах), стимулирует синтез гликогена из глюкозы, полное окисление глюкозы и образование АТФ, понижает содержание глюкозы в крови. В жировой ткани инсулин стимулирует превращение глюкозы и жирных кислот в жир, понижает концентрацию жирных кислот в крови. Он повышает проницаемость клеточной мембраны к некоторым аминокислотам и стимулирует синтез белка (ускоряет синтез РНК), ферментов пищеварительных соков за счет активирования ферментов метаболизма.

Активность проинсулина составляет 2...20 % активности инсулина. При недостатке инсулина развивается сахарный диабет, возрастает концентрация глюкозы в крови, появляется сахар в моче. Неспособность использования глюкозы в этих условиях воспринимается как сигнал голодания. В тканях начинается распад белка и жира. Образующиеся аминокислоты включаются в глюконеогенез, еще больше повышается количество глюкозы в крови, увеличивается содержание в крови жирных кислот, которые превращаются в кетоновые тела (возникает кетоз).

Глюкагон. Глюкагон состоит из 29 аминокислот, в крови частично связывается с альфа-глобулинами. Глюкагон действует противоположно инсулину, стимулирует распад гликогена в печени путем активации фермента *фосфорилазы*, одновременно тормозится синтез гликогена, ускоряется превращение гликогена в глюкозу, повышается содержание глюкозы в крови. Глюкагон не действует на гликоген мышечной ткани.

Гормон стимулирует превращение аминокислот в глюкозу, активирует липазу и повышает расщепление триглицеридов с образованием свободных жирных кислот, особенно в жировой ткани, кетоновых тел. Он повышает потребление кислорода, увеличивает диурез, выделение натрия, калия, кальция, угнетает моторную и секреторную функции пищеварительного аппарата.

Эффект действия инсулина и глюкагона определяется их соотношением: соотношение в пределах 1 : 5...1 : 20 обеспечивает поддержание оптимального уровня глюкозы в крови. Секреция инсулина стимулируется рефлекторно с рецепторов пищеварительного аппарата и сосудов при приеме богатого углеводами корма, секреция глюкагона — при уменьшении концентрации сахара в крови, при приеме корма, богатого белками и жирами, бедного углеводами.

6.3.9. ПОЛОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

6.3.9.1. ЯИЧНИКИ

Структурным элементом яичника, ответственным за продукцию гормонов, является ф о л л и к у л. Под влиянием лютеинизирующих гормонов клетки внутренней оболочки его продуцируют андрогены, которые проникают в клетки гранулезы и под влиянием системы ферментов превращаются в эстрогены. У коров строма образует большую часть яичника и включает фибробластоподобные клетки, интерстициальные клетки текального и эпителиального происхождения и медуллярные интерстициальные клетки. Интерстициальные клетки эпителиального происхождения лежат в виде тяжей в корковом веществе яичника и содержат фосфолипиды и триглицериды. Медуллярные интерстициальные клетки

располагаются в глубине яичника вокруг сосудов. В них диффузно распределены липопротеиды и хорошо развита цитоплазматическая сеть. У коров они вырабатывают андрогены. У других видов животных этим клеткам соответствуют гилусные клетки.

Биосинтез значительного количества эстрогенов (эстрадиола и продуктов его метаболизма эстриола и эстрона) начинается после наступления половой зрелости. Структурами-мишенями для эстрогенов являются половые органы — яичники, яйцеводы, матка, влагалище, а также молочные железы. Эстрогены стимулируют их рост и развитие. Они стимулируют развитие фолликулов, созревание яйцеклетки. В процессе развития фолликула и овуляции участвуют *андрогены* (*тестостерон*).

У взрослых животных они поддерживают структурную организацию половых органов и обеспечивают половые циклы (половое возбуждение, течку, охоту).

Под влиянием эстрогенов в эндометрии и эпителии влагалища происходит усиленная пролиферация, разрастаются железы эндометрия, усиливается выделение секретов, образование пахучих алифатических жирных кислот клетками влагалища, которые служат *феромонами* для привлечения самцов. Гормоны вызывают половую доминанту, соответствующее половое поведение. Эстрогены повышают чувствительность яичников к действию гонадотропинов, вызывают рост протоков молочных желез. Они обеспечивают развитие вторичных половых признаков — усиление роста рогов, тазовых костей.

Эстрогены участвуют в регуляции обменных процессов, повышают содержание фосфолипидов в крови, увеличивают синтез белков и накопление мышечной ткани, повышают сопротивляемость организма к вредным воздействиям, усиливают регенерацию при повреждении тканей, улучшают высшую нервную деятельность.

6.3.9.2. ЖЕЛТОЕ ТЕЛО

Желтое тело образуется после овуляции в процессе лютеинизации гранулезных клеток, при этом клетки теряют способность ароматизации в них андрогенов и превращения их в эстрогены. Желтое тело продуцирует гормоны прогестерон и релаксин. В нем повышается активность митохондриального цитохрома, ответственного за превращение холестерина в прегненолон — предшественник прогестерона.

Развитие фолликулов в яичнике происходит циклично — *овариальный цикл*. Первая половина цикла, когда происходит развитие и рост фолликулов, заканчивающаяся овуляцией, называется

фолликулярной, вторая половина цикла, связанная с образованием и функцией желтого тела, — *лютеиновой*. В начале фолликулярной фазы эстрогенов продуцируется мало, но в конце продукция их достигает наивысшего уровня. Максимум продукции прогестерона приходится на середину лютеальной фазы, с наступлением инволюции желтого тела концентрация прогестерона снижается.

Прогестерон. Это гормон сохранения беременности. Он действует на матку как эстрогены; вызывает разрастание слизистой оболочки, дальнейшее развитие и секрецию ее желез. Тем самым подготавливает матку к развитию плода. При беременности желтое тело продолжает функционировать, обеспечивая развитие в эндометрии кровеносных сосудов, усиливает образование секрета железами, необходимого для питания зиготы и зародыша до образования плаценты, расслабляет мышечные волокна матки, понижает возбудимость матки и чувствительность к окситоцину. Он стимулирует развитие альвеол в молочных железах, сдерживает выделение пролактина из гипофиза, понижает чувствительность альвеол к пролактину и, следовательно, тормозит образование молока при беременности.

Прогестерон в фолликулах стимулирует созревание ооцита, овуляцию.

Релаксин. Обеспечивает расслабление связок, размягчение лонного сращения, снижает тонус шейки матки, облегчает роды.

6.3.9.3. ПЛАЦЕНТА

Плацента — временная эндокринная железа в период беременности. В ней осуществляются процессы синтеза, секреции и превращения гормонов. Плацента продуцирует хорионический гонадотропин и хорионические соматомамотропины, прогестерон, эстрогены, релаксин, простагландины. Гормоны синтезируются в эпителии ворсин — синцитиотрофобласте и цитотрофобласте.

Хорионический гонадотропин. Продукция его начинается с первых недель беременности; максимальный уровень его биосинтеза соответствует фазе функциональной активности желтого тела и процессу формирования плаценты, позже биосинтез его снижается. Действие его подобно действию ФСГ и ЛГ.

Хорионический соматомамотропин (плацентарный лактогенный, хорионический лактосоматотропный). Он обладает лактогенной, лютеотропной и соматотропной активностью. Во второй половине беременности стимулирует обменные процессы, увеличивает задержку азота в организме, синтез белка, содержание жирных

кислот, усвоение жира, углеводов, стимулирует эритропоэз, иначе регулирует адаптационные изменения обменных процессов в организме матери и плода.

Прогестерон. С развитием беременности в плаценте возрастает синтез прогестерона (см. 6.3.9.1. Яичники).

Эстрогены. Образование их в плаценте увеличивается в поздние сроки беременности. Ферментативные системы, обеспечивающие синтез и метаболизм эстрогенов, распределены между плацентой и плодом. В плаценте из холестерина образуются *прегненолон* и *прогестерон*, которые частично поступают в кровь плода. В надпочечниках и печени плода прогестерон превращается в *дегидроэпиандростерон*, который поступает с кровью плода в плаценту и здесь трансформируется через андростендион и тестостерон в *эстрон, эстрадиол, эстриол*. Эстрогены поступают в кровь (см. 6.3.9.1. Яичники). Участвуют в обеспечении родов.

Релаксин. Образование его нарастает во второй половине беременности (см. 6.3.9.1. Яичники).

Простагландины. Предшественником простагландинов является арахидоновая кислота. Стимулируют их образование в плаценте эстрогены. Простагландины вызывают сокращения матки при родах.

6.3.9.4. СЕМЕННИКИ

Инкреторная функция семенников обеспечивается интерстициальными клетками, клетками Лейдига. Семенники продуцируют *андрогены*, в меньших количествах эстрогены и гормон *ингибин*. Наиболее активным андрогеном является тестостерон.

Тестостерон. Гормон секретируется уже эмбриональными половыми железами. После завершения периода половой дифференциации образование тестостерона в семенниках плода резко снижается. После рождения образование андрогенов нарастает и достигает максимума к периоду полового созревания. В крови гормон связывается белком из группы глобулинов, как и эстрогены; содержание свободного тестостерона ограничено. В органах-мишенях тестостерон ферментативно превращается в *дегидротестостерон*, который связывается с рецепторными белками. Андрогены в организме быстро метаболизируются, в основном в печени, и выделяются с мочой.

Тестостерон обеспечивает дифференциацию клеток тканей половых органов и придаточных половых желез у самца в раннем онтогенезе, рост и развитие их в постнатальный период, функционирование системы органов размножения с наступлением половой зрелости, способствует спермиогенезу.

Андрогены плода влияют также на дифференцировку центров головного мозга, которые у взрослых животных определяют непрерывный характер секреции половых гормонов, половое поведение.

Андрогены вызывают развитие вторичных половых признаков самца, определяют особенности строения скелета, мышечной системы и др.

Они обладают выраженным анаболическим действием, стимулируют синтез белка, развитие мышц, скелета и сердца, костной ткани. Гормоны семенников стимулируют нервные процессы, улучшают высшую нервную деятельность, повышают адаптационные возможности организма, сопротивляемость организма к неблагоприятным факторам, работоспособность организма.

Ингибин. Оказывает тормозящее влияние на образование фолликулостимулирующего гормона в передней доле гипофиза.

6.3.10. ДИФФУЗНАЯ ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА И ТКАНЕВЫЕ ГОРМОНЫ

В тканях органов имеются эндокринные клетки разного типа. Вся совокупность таких эндокринных клеток носит название «диффузная эндокринная система» (APUD-система). Такие клетки обнаружены в органах желудочно-кишечного тракта, поджелудочной железе, почках, подчелюстных и околоушных слюнных железах, легких, коже, нервной системе, в симпатических ганглиях и т. д. Каждый тип клеток APUD-системы продуцирует специфические гормоны, возбуждаясь через местные механизмы и с участием нервной системы. Гормоны или поступают в кровь, приносятся к клеткам-мишеням, или выделяются в межклеточное пространство, не попадая в кровеносное русло, и действуют на рядом находящуюся клетку-мишень, оказывая регуляторное влияние.

6.3.10.1. ГАСТРОЭНТЕРОПАНКРЕАТИЧЕСКАЯ ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА (ГЭП-СИСТЕМА)

По числу инкреторных клеток ГЭП-система превышает все известные железы внутренней секреции. Согласно классификации в ее составе выделено 15 типов эндокринных клеток, обозначаемых буквами латинского алфавита: A-, B-, D-, D_1-, Ec-, Ec_1- и Ec_2-, G-, I-, K-, L-, N-, P-, PP-, S-, X-клетки. Каждый вид клеток продуцирует специфические гормоны, возбуждаясь через местные механизмы и с участием нервной системы.

Желудок (сычуг). В фундальной части желудка располагаются D-, Ec-, Ec_1-, P- и X-клетки, в пилорической — D-, Ec-, Ec_1-, G-, P-клетки. В эндокринных клетках желудка синтезируются гастрин и энкефалин (G-клетками), мотилин (Ec-клетками), гастрон, антральный халон, серотонин (Ec-клетками), мелатонин (Ec-клетками), бомбезин (P-клетками) и соматостатин (D-клетками).

Гастрин. Различают несколько форм гормона. Он стимулирует секрецию соляной кислоты и пепсина желудочными железами, моторику желудка, двенадцатиперстной кишки, желчного пузыря, а также секрецию поджелудочного сока, желчи, сока двенадцатиперстной кишки. Оказывает трофическое действие на слизистую оболочку желудка, способствуя включению в клетки аминокислот.

Мотилин. Полипептид; усиливает моторику желудка и кишечника, а также секрецию желудочного и поджелудочного сока.

Гастрон. Пептид; угнетает образование соляной кислоты желудочного сока.

Урогастрон. Присутствует в моче; вызывает торможение секреции желудочного сока.

Вагогастрон. Вырабатывается при возбуждении блуждающих нервов и тормозит желудочную секрецию.

Антральный халон. Вызывает торможение желудочной секреции.

Серотонин. Стимулирует секрецию ферментов желудочного сока, слизи, моторику желудка и кишечника, облегчает передачу нервных импульсов в симпатических ганглиях.

Мелатонин. Участвует в обеспечении смены дневного и ночного ритма функционирования систем организма.

Бомбезин. Стимулирует секрецию желудочного сока, сокращение желчного пузыря, выделение гастрина и холецистокинина-панкреозимина.

Соматостатин. Подавляет биосинтез гормона роста, тиротропина, инсулина и глюкагона, тормозит желудочную и поджелудочную секрецию.

Кишечник. В переднем отделе тонкой кишки располагаются D_1-, G-, P-, Ec-, Ec_1-, Ec_2-, S-, J-, K-, L-клетки, в заднем — D_1-, Ec-, S-, J-, K-, L-, N-клетки, в толстом отделе кишечника — D_1-, Ec-, L-клетки.

В кишечнике синтезируются и поступают в кровь вазоактивный интестинальный, или кишечный, полипептид (ВИП, клетками D_1), серотонин (Ec), мелатонин (Ec), субстанция P (Ec_1), мотилин (Ec_2), бомбезин (P), секретин (S), холецистокинин-панкреозимин (r), гастроингибирующий полипептид (ГИП), энтероглюкагон (L), нейротензин (N), энтерогастрин и энтерогастрон, динэнтерин, арэнтерин, химоденин, дуокринин, энтерокринин, инкретин, вилликинин.

Вазоактивный интестинальный, или кишечный, полипептид (ВИП). Расширяет кровеносные сосуды, снижает артериальное давление, стимулирует выделение сока поджелудочной железы, инсулина, глюкагона, панкреатического полипептида.

Субстанция P. Стимулирует моторику кишечника.

Секретин. Стимулирует образование жидкой части поджелудочного сока, кишечного сока, желчи, пепсина желудочными железами, тормозит моторику желудка и кишечника, повышает уровень инсулина и уменьшает уровень глюкагона в крови, усиливает действие панкреозимина, оказывает трофическое действие на поджелудочную железу.

Холецистокинин-панкреозимин. Стимулирует образование ферментов поджелудочного сока, сокращение желчного пузыря, увеличивает уровень инсулина в крови, оказывает трофическое действие на поджелудочную железу.

Гастроингибирующий полипептид. Тормозит выделение соляной кислоты и пепсина, моторику желудка, увеличивает содержание инсулина в крови.

Энтероглюкагон. Стимулирует образование инсулина, тормозит секрецию соляной кислоты, моторику желудка и кишечника, повышает содержание сахара в крови.

Нейротензин. Тормозит желудочную секрецию.

Энтерогастрин. Стимулирует, а энтерогастрон угнетает желудочную секрецию.

Динэнтерин. Содержится в экстрактах двенадцатиперстной кишки, обладает действием на органы системы пищеварения и общим действием, усиливает потребление кислорода.

Арэнтерин. Понижает пищевое возбуждение.

Химоденин. Способствует синтезу и транспорту химотрипсина поджелудочной железой.

Дуокринин. Стимулирует выделение секрета бруннеровых желез двенадцатиперстной кишки.

Энтерокринин. Увеличивает активность желез кишечника, содержание и активность фруктофуронидазы, пептидазы, амилаз и липаз в полости тонкого отдела кишечника.

Инкретин. Повышает уровень инсулина в крови.

Вилликинин. Стимулирует движение ворсинок слизистой оболочки тонкой кишки.

Поджелудочная железа. В ней располагаются кроме бета- и альфа-клеток D-, D_1-, PP-клетки и др. В этих клетках синтезируются гастроингибирующий полипептид, соматостатин, панкреатический полипептид (PP), липокаин, ваготонин, центропнеин.

Соматостатин. Подавляет синтез белка в клетках и блокирует выделение пищеварительных ферментов из железистых клеток, биосинтез гормона роста.

Панкреатический полипептид. Стимулирует секрецию поджелудочного сока.

Липокаин. Стимулирует образование фосфатидов и окисление жирных кислот в печени, предотвращает жировое перерождение печени.

Ваготонин. Повышает тонус ядер блуждающего нерва и активность парасимпатической иннервации.

Центропнеин. Возбуждает дыхательный центр, расширяет просвет бронхов, улучшает транспорт кислорода.

6.3.10.2. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА ДРУГИХ ТКАНЕЙ И ОРГАНОВ

Подчелюстная и околоушная слюнные железы, легкие, поджелудочная железа. Из подчелюстной слюнной железы, легких и поджелудочной железы выделено активное вещество калликреин, благодаря которому образуется брадикинин — сосудорасширяющий полипептид. В околоушной железе найден гормон паротин, стимулирующий развитие хрящевой и костной ткани, дентина зубов.

Слизистая оболочка носовых ходов, гортани, трахеи, бронхов, легких. Эндокринные клетки (К-, Р-клетки, нейроэпителиальные тельца, цилиндрические клетки) продуцируют биогенные амины — серотонин, дофамин, бомбезин, а также простагландины. Серотонин местно повышает тонус сосудов, обеспечивает тонус мышечных волокон. Дофамин — предшественник норадреналина — расширяет бронхи. Бомбезин стимулирует обмен веществ в легких. Цилиндрические клетки продуцируют вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП), который обеспечивает мышечные клетки бронхов. Простагландины ускоряют образование цАМФ, повышают скорость сокращения мышц дыхательных путей.

Почки. В почках синтезируются: ренин (фермент), ведущий к превращению гликопротеида — ангиотензиногена в декапептид — ангиотензин-I, последний преимущественно в легких под действием пептидазы — «превращающего фермента» — превращается в октапептид — ангиотензин-II [ангиотензин-II обладает высокой биологической активностью, вызывает сужение сосудов, повышает давление, участвует в регуляции давления крови, количества натрия и воды (см. 6.3.7.1. Минералокортикоидные гормоны)]; медуллин, оказывающий сосудорасширяющее действие; эритропоэтин, лейкоцитопоэтин, тромбоцитопоэтин, стимулирующие соответственно образование эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов; урокиназа, активирующая плазминоген (фактор фибринолиза).

Гипоталамус, нервная ткань, клетки крови, гипофиз. Из гипоталамуса выделен нейротензин, тормозящий желудочную секрецию. В нервной ткани, клетках ретикулоэндотелия, кровяных пластинках образуется серотонин.

Из задней доли гипофиза крупного рогатого скота выделен кохерин, тормозящий двигательную функцию желудка и кишечника.

Концентрация всех тканевых гормонов в крови небольшая (80...300...1000 пг/мл), в зависимости от складывающихся условий.

6.3.11. ПРОСТАГЛАНДИНЫ

Простагландины. Одним из наиболее значимых событий в физиологии последних десятилетий является открытие простагландинов. Простагландины найдены в больших количествах в секретах придаточных половых желез (впервые обнаружены в предстательной железе, что обусловило их название), в эндометрии матки, яичниках, в меньших количествах в слизистой оболочке желудка и кишечника, в почках, селезенке, печени, поджелудочной железе, мышечной ткани и почти во всех других органах. Простагландины образуются в результате биосинтеза ненасыщенных жирных кислот в различных тканях животных: типичный предшественник — арахидоновая кислота. Полиненасыщенные жирные кислоты состоят из 20 атомов углерода и циклопентанового кольца.

В зависимости от структуры 5-членного кольца все простагландины делят на четыре группы: ПГА, ПГВ, ПГЕ и ПГF. А в зависимости от числа двойных связей в метильной и карбоксильной боковых цепях в каждой группе различают индивидуальные простагландины, обозначаемые цифрой, показывающей число двойных связей в боковых цепях, например ПГА1, ПГА2 и т. д. Простагландины обладают исключительно широким спектром действия и находят всестороннее применение в практике для воздействия (управления) на тонкие биохимические механизмы. Простагландины тесно взаимосвязаны с внутриклеточными регуляторами — цАМФ и цГМФ. Они стимулируют синтез гормона роста, АДГ, АКТГ, тиреотропина, стероидов, способствуют освобождению окситоцина, пролактина, лютеинизирующего гормона. $ПГF_2\alpha$ ускоряет созревание фолликулов и овуляцию (его широко используют для синхронизации охоты у сельскохозяйственных животных), оказывает лютеолитическое действие, участвует в регуляции родов (используют для облегчения родов, абортов), вызывая сильное сокращение гладких мышц. Другие простагландины расслабляют мышцы.

Простагландины осуществляют разнообразное воздействие на обмен веществ, инсулиноподобное влияние, сильное антилиполитическое действие. Доказано их участие в центральных механизмах, регулирующих температурные реакции, пищевое возбуждение. Они влияют на проницаемость клеточных мембран, частоту и ритм сокращения сердца, систему крови, антисекреторно на секрецию желудочного сока.

Простагландины вовлекаются в развитие патологических процессов, уменьшают воспалительную реакцию (их используют для лечения многих болезней). В организме они быстро инактивируются.

6.3.12. КРЕАТОРНЫЕ СВЯЗИ И ВЫСОКОПРОНИЦАЕМЫЕ МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ КОНТАКТЫ (ВК-КЛЕТОК)

Креаторные связи. Между клетками в организме существует еще один вид взаимосвязи — межклеточный обмен информацией. Дифференцированные клетки утратили способность самостоятельно осуществлять многие свойства; они нуждаются в крупномолекулярных блоках, имеющих определенную структуру и несущих определенную информацию. В организме возникает своеобразное «разделение труда» между клетками в отношении синтеза необходимых клетке веществ и структур. Клетки, нуждающиеся в крупномолекулярных «блоках», подают *креаторный сигнал* (выделяют молекулы специальной структуры). Этот поток сигналов может усиливаться или ослабевать при изменении функции органа. Сигнал представляет собой команду клеткам-донорам, вызывающую усиление выработки нужных дифференцированным клеткам (клеткам-реципиентам) высокомолекулярных веществ. Выработка и посылка этих веществ представляет собой *креаторный ответ*, который является строго специфическим, предназначенным для определенных дифференцированных клеток. Макромолекулы, поступающие в клетку, это не просто готовые строительные блоки, необходимые для воссоздания клеточных структур; они несут от клетки к клетке строго определенную информацию. Эта информация необходима для направленного регулирования внутриклеточных процессов синтеза молекул белков и других макромолекул, т. е. для поддержания дифференцировки клетки, их функции (отсюда название «креаторная связь», от лат. *creatura* — созидать, творить).

Передача информации от клетки к клетке с помощью сложных молекул белка или РНК используется для целей, которые нельзя осуществить посредством обычных процессов нейрогуморальной регуляции.

Мембрана клеток может в широких пределах менять свои свойства. Высокая степень проницаемости мембран отмечена в участках, образующих контакты между клетками. После попадания молекул РНК в клетку они способны мигрировать в ядро.

Клеточная мембрана может пропускать крупные белковые молекулы не только из внешней среды внутрь цитоплазмы, но и в обратном направлении. Мембрана при этом не повреждается. Полагают, что мишенями, воспринимающими креаторные сигналы, а также донорами, формирующими креаторные ответы, являются клетки кроветворной, лимфоидной и соединительной ткани. В процессе регенерации эпителиальных клеток важнейшая роль принадлежит соединительной ткани. Отмечена креаторная связь между костным мозгом и печенью.

Примером трансплацентарных креаторных связей является факт резкого ускорения (увеличения массы в два раза) роста легких у плодов крыс при удалении одного легкого у беременной крысы.

Высокопроницаемые межклеточные контакты (ВК-клеток). Клетки-соседи могут вступать в непосредственный контакт, передавать друг другу различные вещества, устанавливая для этой цели высокопроницаемые межклеточные контакты. Конструкция этих ВК напоминает стыковочные узлы современных космических кораблей. В мембране клетки встроены молекулярные комплексы, которые способны прочно сцепляться с аналогичными комплексами соседних клеток. После стыковки внутри таких блоков открываются сквозные каналы. Через каналы проходят вещества с молекулярной массой не более 200 дальтон (дальтон равен $^1/_{12}$ массы атома углерода): сахара, аминокислоты, соли натрия, калия, хлора, витамины и регуляторы внутриклеточного обмена (цАМФ и др.). Образовав контакт, клетки оказывают влияние на обмен, начинают реагировать как одна новая клетка на действие гормонов.

ВК быстро образуются в любом месте контакта и быстро исчезают.

Контрольные вопросы и задания

1. Поясните место желез внутренней секреции и гормонов в едином механизме нервно-гуморальной регуляции. Каковы физиологические роли гормонов в целом? **2.** Назовите все железы внутренней секреции и структуры организма, образующие гормоны. Укажите расположение желез внутренней секреции и гормонообразующих структур в организме животных. Перечислите гормоны, которые образуют каждая железа внутренней секреции и каждая гормонообразующая структура организма. **3.** Дайте классификацию гормонов. Каковы свойства гормонов и механизм действия различных групп гормонов? Каковы механизмы дей-

ствия стероидных и белковых гормонов? **4**. Поясните механизм взаимосвязи трех процессов: синтеза, депонирования и инактивации (разрушения) гормонов в организме животных, обеспечивающий поддержание концентрации гормонов во внутренней среде организма на оптимальном для конкретных условий уровне. **5**. Назовите гормоны гипоталамуса и их физиологические роли. **6**. Назовите гормоны гипофиза и их физиологические роли. **7**. В чем особенности структуры эпифиза, тимуса и физиологические роли гормонов этих желез? **8**. Охарактеризуйте эндокринную деятельность щитовидной железы, паращитовидной железы и физиологические роли гормонов этих желез. **9**. Охарактеризуйте структурную организацию надпочечников, особенности их эндокринной деятельности, физиологические роли гормонов надпочечников. **10**. Назовите систему, в состав которой входят гипоталамус, гипофиз и надпочечники, и роль этой системы в механизмах развития стресса. **11**. Охарактеризуйте эндокринную деятельность островкового аппарата поджелудочной железы и физиологические роли ее гормонов. **12**. Охарактеризуйте структурную организацию и эндокринную деятельность яичников, семенников, плаценты, физиологические роли гормонов этих желез. **13**. Дайте характеристику диффузной эндокринной системы, гормонов и гормоноподобных веществ (тканевых гормонов) этой системы. **14**. Поясните механизмы приспособления деятельности желез внутренней секреции к меняющимся условиям. **15**. Назовите параметры гормонального статуса, практическую значимость определения концентрации гормонов в крови, методы, методические приемы и приборы, используемые для их определения. **16**. Поясните сущность креаторных связей, высокопроницаемых межклеточных контактов в организме.

7. КОЖА. СТРУКТУРНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

●

7.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЖИ

Кожа является эпителиально-соединительнотканным органом и выполняет множество функций.

Строение кожи. В коже различают наружный слой — эпителиальный (эпидермис), средний слой — соединительнотканный (дерма), внутренний слой — рыхлый соединительнотканный (подкожная клетчатка) (рис. 49).

Эпидермис состоит из пяти слоев клеток: базального, шиповатого, зернистого, блестящего, рогового. Толщина его неодинакова (0,07...2,5 мм) в различных частях тела.

Базальный слой состоит из плазматических клеток — эпидермоцитов, делящихся, производящих; расположены на базальной мембране. В базальном слое содержатся меланоциты — клетки, вырабатывающие пигмент меланин, который обеспечивает цвет кожи. Действие солнечных лучей усиливает отложение пигмента, кожа темнеет. Пигмент поглощает ультрафиолетовое излучение и тем самым предотвращает его вредное влияние на внутренние органы.

Шиповатый слой состоит из шиповатых эпидермоцитов (3...15 и более рядов) и отдельных клеток Лангерганса.

Зернистый слой состоит из нескольких рядов уплощенных клеток, в которых содержатся гранулы кератогиалина.

Блестящий слой состоит из клеток вытянутой формы, содержащих элеидин (сильно преломляющий свет), гликоген, жир.

Наружный *роговой слой* состоит из ороговевших безъядерных клеток — роговых пластинок. В них содержится белковое вещество — кератин. Ороговение клеток происходит постепенно, начинается с базальных эпидермоцитов.

В коже, покрытой волосами, эпидермис состоит преимущественно из базально-производящего и рогового слоев.

Дерма, или собственно кожа, намного толще эпидермиса, находится под эпидермисом и вдается в него многоклеточными выступами-сосочками. Состоит дерма из плотной соединительной ткани, образованной клетками и тесно переплетающими-

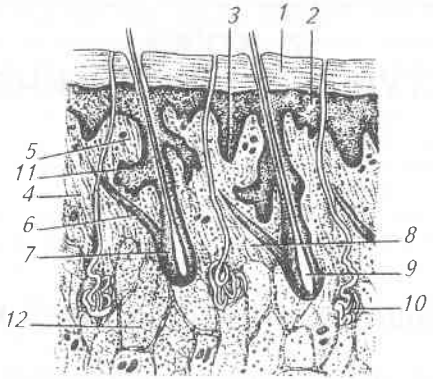


Рис. 49. Кожа:

1 — роговой слой; *2* — эпидермис; *3* — базальный слой; *4* — соединительнотканные волокна (коллагеновые, эластические и ретикулярные) и клетки; *5* — сосочковый слой; *6* — пучки миоцитов; *7* — волосяная луковица; *8* — сетчатый слой; *9* — корень волоса; *10* — потовая железа; *11* — сальная железа; *12* — дольки жировой ткани

ся волокнами, которые придают коже эластичность, поэтому она легко растягивается и смещается. Дерма обильно снабжена кровеносными, лимфатическими сосудами и нервными окончаниями, рецепторами. Она служит опорой для волос, потовых и сальных желез. Волокна дермы коллагеновые, эластические, ретикулярные.

В дерме два слоя: сосочковый, прилегающий к эпидермису, и сетчатый (ретикулярный). *Сосочковый слой* пронизан густой сетью эластических волокон, содержит и гладкие мышечные волокна. В *сетчатом слое* располагаются в основном толстые пучки коллагеновых волокон, клеточные элементы: фиброциты, фибробласты, периваскулярные тучные клетки.

В волосистой части кожи сосочковый слой тонкий, а в сетчатом слое хорошо развит пилярный (*pilus* — волос) слой и собственный сетчатый слой. В *пилярном слое* располагаются корни волос, мышечные пучки, сальные и потовые железы. Промежутки между структурами дермы занимает основное вещество — *аморфная субстанция*.

Дерма переходит в находящуюся глубже нее подкожную клетчатку.

Подкожная клетчатка состоит из рыхлой сети коллагеновых, эластических и ретикулярных волокон, в петлях которых располагаются дольки (скопления) жировой ткани, сосудистые образования, поверхностная и глубокая лимфатические сети, нервные сплетения. Из подкожной клетчатки в дерму вступают артерии, которые разветвляются, анастомозируют,

образуют глубокую и поверхностную (подсосочковую) сети. От *подсосочковой сети* отходят артериолы, по одной на несколько сосочков, которые переходят в капилляры. Капилляры собираются в поверхностную *венозную сеть*. В эпидермисе кровеносных сосудов нет, клетки эпидермиса питаются за счет веществ тканевой жидкости. Подкожная клетчатка защищает тело от переохлаждения и от механических повреждений. Служит резервом энергии.

Подкожная клетчатка является депо питательных веществ, солей, воды (более 13 %), крови (до 10 %).

Кожа богата нервными окончаниями волокон черепно-мозговых и спинномозговых нервов. В кожу вступают многочисленные вегетативные нервные волокна, которые идут к сосудам, железам, гладким мышцам. В дерме нервные волокна образуют глубокое на границе с подкожной клетчаткой и поверхностное у основания сосочков сплетения.

Масса и толщина кожи. У крупного рогатого скота масса кожи составляет в среднем 25 кг (4...5 % массы тела), у лошади — 17 (3...4 %), у овец — 4...6 (5...7 %), у свиней — 3...6 кг (4...5 %). Дерма составляет около 88 % массы кожи.

Толщина кожи у крупного рогатого скота составляет в среднем 2,7...4,6 мм, у лошадей — 1,5...5, у свиней — 1,5...3, у овец — 0,7...3 мм.

Состав кожи. Кожа содержит 60...68 % воды, до 35 % белков — коллаген, кератин, ретикулин, эластин, до 80 мг% глюкозы, 0,1 % гликогена, мукополисахариды: гиалуроновая и хондроитинсерная кислоты, гепарин (образуется в тучных клетках). На поверхности кожи располагаются липиды: триглицериды — триолин, стерины, стероиды, фосфорилаза, альдолаза, дегидрогеназа янтарной кислоты, трансаминаза и др.; минеральные вещества (0,7...1,0 %) — Na, Ca, K, P, S, Fe, Cu, Zn, Co, As и др.

7.1.1. ПОТОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Потовые железы — это простые трубчатые железы. Дистальный конец железы имеет вид извитого клубочка или мешочка и располагается в дерме. Выводной проток (проксимальный конец) открывается на поверхность эпидермиса или во влагалище волоса, или самостоятельно потовой порой.

Секреторная часть железы представлена железистыми клетками — кубическим эпителием. Между ними и базальной мембраной располагаются миоэпителиальные клетки.

По механизму отделения пота различают два типа потовых желез: эккринные железы, выделяющие жидкий секрет (у человека и лошади), и эпокринные, выделяющие секрет с большим

содержанием жироподобных веществ (деятельность протекает с распадом отдельных собственных клеток) — жиропот.

Потовых желез на поверхности тела может быть до 2...3 млн и распределены они неравномерно: их много у человека и лошади, мало у свиньи. У лошади потовые железы располагаются по всей поверхности тела, около 1500 на 1 см^2 (не потеет круп); у овец — по всей поверхности тела, около 500 на 1 см^2, у крупного рогатого скота — 2500 на 1 см^2, у свиней — 50 крупных на 1 см^2.

Апокриновые клетки продуцируют секрет с частицами цитоплазмы и верхушечной части железистых клеток. *Мерокриновые клетки* в безволосых местах (мякиш) продуцируют секрет, содержащий небольшое количество органических веществ.

Секрет потовых желез — п о т — представляет собой бесцветную жидкость соленую по вкусу, щелочной или слабокислой реакции, со специфическим запахом летучих жирных кислот. В поте 91...94,5 % воды, до 5 % минеральных веществ (0,3...0,5 % NaCl), 0,6 % органических веществ (белки, мочевина, аммиак, летучие жирные кислоты, витамины). Пот у лошадей содержит альбумины; pH 5,5...6,8.

7.1.2. САЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Сальные железы — выросты волосяных мешков. Открываются во влагалище волоса или самостоятельно. Сальные железы выделяют кожное сало. Они располагаются в сетчатом слое кожи, имеют грушевидную концевую часть. Их нет в коже сосков вымени. Они отсутствуют у птиц. У лошадей и собак альвеолярные клетки смещаются к центру, заполняются жировыми каплями, сливаются и образуют секрет (голокриновый тип секреции).

Кожное сало состоит из ненасыщенных глицеридов и экстрактов холестерина. Сало и пот образуют жиропот, который склеивает шерсть в пучки. Секрет смазывает кожу и волосы, предохраняет кожу от мацерации и волосы от высыхания.

7.1.3. ВОЛОСЫ

Волосы — роговые производные кожи. Они развиваются из волосяных фолликулов. По особенностям строения различают: кроющие, или покровные, волосы; щетинистые, или остевые, волосы (диаметром 7...300 мкм — грива, хвост у лошади, щетина до 10 см у свиней); грубые, или переходные, волосы; шерстные волосы; синусоидные, или осязательные, волосы.

В волосе различают стержень (выступает над поверхностью кожи) и корень (расположен в коже).

С т е р ж е н ь в о л о с а состоит из кутикулы, коркового и мозгового вещества. *Кутикула* — наружный слой, образованный клетками — чешуйками. *Корковое вещество* составляет основную массу; состоит из веретенообразных роговых клеток, соединенных с чешуйками. В клетках содержится пигмент. *Мозговое вещество* — сердцевина, состоит из утолщенных клеток с гранулами пигмента (меланина — черный, гемосидерина — красный) и пузырьками газа (плохо проводит тепло). В грубых волосах сердцевина имеет разрывы.

К о р е н ь в о л о с а заканчивается *волосяной луковицей*. Корень располагается в волосяном мешке из соединительной ткани и эпителиальной части — эпителиальных клеток. В центре волосяной луковицы имеется волосяной сосочек из соединительнотканных элементов, кровеносных сосудов.

Волос развивается из волосяного фолликула. Различают первичные и вторичные волосяные фолликулы. *Первичные фолликулы* закладываются в ростковом слое эпидермиса; дают начало грубым волосам. *Вторичные волосяные фолликулы* закладываются после первичных в эпидермисе и наружном корневом влагалище, не имеют потовых желез и мышц; производят тонкие волосы, несколько стержней, которые не имеют сердцевины.

С и н у с о и д н ы е в о л о с ы (в и б р и с ы), или осязательные, толстые, располагаются возле губ, век, ноздрей. В волосяной сумке их полость наполнена кровью.

У лошадей и крупного рогатого скота в среднем на 1 мм^2 тела около 700 волос, у овец — 5000, у овец мериносов — 8000, у кроликов — 12 000.

Линька — смена волос, осуществляется постоянно, перманентно и сезонно (весной и осенью). Возрастная линька, связанная с установлением постоянных волос, масти, называется *ювенальной*. У жеребят и телят она происходит в 5...7-месячном возрасте.

7.2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОЖИ

Кожа благодаря жизнедеятельности выполняет многочисленные роли: защитную, дыхательную, абсорбционную, перспирационную, выделительную, пигментообразующую, терморегулирующую, обменную, рецепторную, депо крови, воды, минеральных веществ и витаминов.

З а щ и т н а я р о л ь проявляется в механической защите органов от механических воздействий, излучений радиационного, инфракрасного, частично ультрафиолетового. Ультрафиолетовое излучение стимулирует выработку пигмента меланина, поглощающего его. Кератин рогового слоя защищает от химических

раздражителей. Прозрачный слой, богатый холестерином, препятствует проникновению воды, электролитов, неэлектролитов. Кожа нейтрализует слабые растворы кислот и щелочей. Зернистый слой ее заряжен положительно, вышележащие слои — отрицательно. Эти электрические особенности способствуют осуществлению барьерной роли. Кожа обладает бактерицидными свойствами, непроницаема для микроорганизмов. Лизоцим, низшие жирные кислоты (олеиновая), кислая реакция кератина, секретов сальных и потовых желез создают кислую мантию кожи, неблагоприятную для различных микроорганизмов, действующую бактерицидно. Кожа обладает электросопротивляемостью.

Дыхательная роль проявляется в выделении через кожу диоксида углерода и в поглощении кислорода (2 % всего газообмена).

Абсорбционная роль проявляется в способности кожи всасывать воду, растворы солей через сально-волосяные фолликулы. Жировые вещества всасываются через эпидермис: легко всасываются морфин, глицерин, жирорастворимые соединения.

Выделительная роль осуществляется за счет деятельности потовых и сальных желез. С потом и секретом сальных желез частично выделяются конечные продукты обмена веществ.

Пигментообразующая роль проявляется в выработке пигмента меланина, в отложении железосодержащего кровяного пигмента гемосидерина.

Терморегулирующая роль проявляется в отдаче теплоты (до 80 %) в окружающую среду через кожу.

Перспирационная роль проявляется в способности кожи пропускать на поверхность воду, которая затем испаряется.

Обменная роль проявляется в активном межуточном обмене углеводов, белков, жиров, солей, витаминов, воды. В коже синтезируются эластин, коллаген, кератин, ретикулин, гликопротеиды, мукополисахариды, гликоген, гистамин.

Рецепторная роль проявляется в участии рецепторов, расположенных в коже (на 1 $см^2$ более 100...200 болевых рецепторов, более 15 холодовых и 2...3 тепловых рецепторов, более 25 рецепторов давления), в восприятии действия внешних раздражителей, осуществлении приспособительных реакций. С рецепторов кожи оказываются рефлекторные влияния на все органы, с рецепторов всех органов — на кожу.

Структурная организация и деятельность кожи обеспечиваются рефлекторно-гормонально. Изменение состояния кожи сопровождается изменением активности нервов кожи и потребления гормонов, определяющих характер и интенсивность обменных процессов (гормон роста, мелатонин, инсулин, глюкокортикоиды, половые гормоны, трийодтиронин, тироксин, катехоламины и др.).

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте характеристику структурной организации кожи. 2. Перечислите особенности структурно-физиологической организации эпидермиса, дермы, подкожной клетчатки. 3. Дайте характеристику структурно-физиологической организации потовых желез. 4. Дайте характеристику структурно-физиологической организации сальных желез. 5. Дайте характеристику структурно-физиологической организации волосяного покрова. 6. Каковы обменные процессы в коже и механизм поддержания структурно-физиологической организации кожи? 7. Дайте характеристику ролей кожи: дыхательной, абсорбционной, перспираторной, выделительной, пигментообразующей, терморегулирующей, обменной, рецепторной, депонирующей. 8. Охарактеризуйте показатели (содержание воды, белка, углеводов, липидов, мукополисахаридов, ферментов, минеральных веществ, биологически активных веществ, эластичность, толщина, масса, цвет, густота, длина и блеск волос, подкожная жировая клетчатка и др.) и методы их определения.

8. СИСТЕМА ДВИЖЕНИЯ

8.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ДВИЖЕНИЯ

Основу жизнедеятельности организма составляют двигательные приспособительные реакции, обеспечивающие возможность его самосохранения как индивидуума и вида. Двигательные приспособительные реакции (поддержание принятой позы, перемещение звеньев и всего тела в пространстве, ориентировочные, защитные, поведенческие движения) обеспечиваются в организме системой (рис. 50), которая включает: 1) зрительный, слуховой, обонятельный, кожный и висцеральный анализаторы; 2) двигательный нервный центр (совокупность определенных нейронов спинного, продолговатого, среднего мозга, ретикулярной формации, мозжечка, промежуточного мозга, стриопаллидума, лимбической системы и коры больших полушарий головного мозга, обеспечивающая формирование программы действия); 3) эфферентные волокна соматических нервов, идущих к мышцам; 4) исполнительные органы (скелет и поперечно-полосатые скелетные мышцы); 5) проприорецепторы и вестибулорецепторы с афферентными проводниками, находящимися в составе соматических нервов, и связанные с ними нейроны в двигательном нервном центре.

Деятельность системы движения обеспечивают скелет и мышцы (поперечно-полосатые, динамические и статодинамические).

8.2. ПОПЕРЕЧНО-ПОЛОСАТЫЕ СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ

Поперечно-полосатые скелетные мышцы образованы из пучков мышечных волокон, окруженных прослойками соединительной ткани. Волокно состоит из саркоплазмы с расположенными в ней ядром, типичными органеллами и множественными миофибриллами (сократительными элементами) и заключено в фибриллярную оболочку — сарколемму. Мышечное волокно с нервными окончаниями, кровеносными и лимфатическими ка-

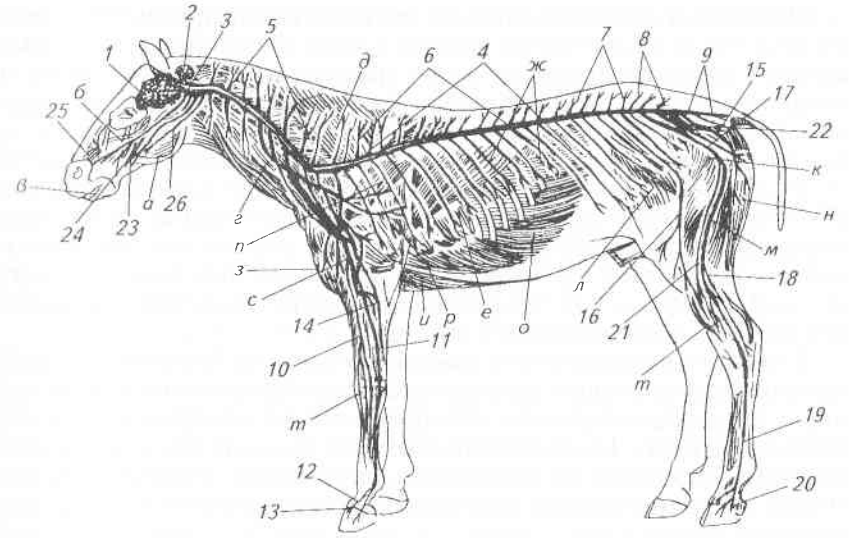


Рис. 50. Система, обеспечивающая поддержание позы и перемещение отдельных звеньев и всего тела в пространстве (двигательный центр, периферический соматический отдел нервной системы и скелетные мышцы) у лошади:

Двигательный нервный центр, включающий нейроны: *1* — больших полушарий головного мозга; *2* — мозжечка; *3* — продолговатого мозга; *4* — спинного мозга.

Периферический соматический отдел системы: *5* — шейные спинномозговые нервы; *6* — грудные спинномозговые нервы; *7* — поясничные спинномозговые нервы; *8* — крестцовые спинномозговые нервы; *9* — хвостовые спинномозговые нервы; *10* — плечевое сплетение; *11* — срединный нерв; *12* — пальмарные нервы; *13* — пальцевые нервы; *14* — локтевой нерв; *15* — пояснично-крестцовое сплетение; *16* — бедренный нерв; *17* — седалищный нерв; *18* — большеберцовый нерв; *19* — плантарные нервы; *20* — пальцевые нервы; *21* — малоберцовый нерв; *22* — ягодичные нервы; *23* — лицевой нерв; *24* — языкоглоточный нерв; *25* — подглазничный нерв (ветвь тройничного нерва); *26* — подъязычный нерв.

Скелетные мышцы: мышцы головы: *а* — большая жевательная мышца; *б* — скуловая мышца; *в* — круговая мышца рта; мышцы туловища: *г* — плечеголовная мышца; *д* — трапециевидная мышца; *е* — зубчатые мышцы; *ж* — широчайшая мышца спины; *з* — поверхностные грудные мышцы; *и* — глубокая грудная мышца; *к* — ягодичная мышца; *л* — напрягатель широкой фасции бедра; *м* — двуглавая мышца бедра; *н* — полусухожильная мышца; *о* — наружная косая мышца живота; *п* — дельтовидная мышца; *р* — трехглавая мышца; *с* — плечевая мышца; *т* — мышцы сгибатели и разгибатели пальцев

миллярами называют *мышечной единицей*, или *мионом*. Мышечные волокна объединены в пучки I, II и III порядков. Мышцы окружены фасциями, которые образуют для них мышечные влагалища. Фасции выполняют опорную функцию. Вспомогательными аппаратами мышц являются также фиброзные и синовиальные влагалища сухожилий, способствующие удержанию сухожилий около костей и суставов, движению сухожилий в строго определенных направлениях.

Мышечные волокна делят на экстрафузальные (обычные мышечные волокна скелетных мышц) и интрафузальные (пучки мышечных волокон внутри капсулы мышечного веретена, лишены сократимых структур, расположены параллельно экстрафузальным волокнам). *Экстрафузальные волокна* подразделяют на быстрые фазные и медленные фазные волокна. *Быстрые фазные волокна* составляют основу быстрых мышц, например разгибателей конечностей; *медленные волокна* — медленных мышц, например поясничных мышц. Большинство мышц состоит из быстрых и медленных фазных волокон. Медленные фазные волокна дают гладкий тетанус при более редкой частоте раздражения и медленнее выходят из активного состояния.

В мышцах имеются также *тонические волокна*. В отличие от фазных волокон, имеющих упорядоченные внутриклеточные мембраны, в тонических волокнах внутриклеточные мембраны располагаются хаотично. Тонические мышечные волокна иннервированы тонкими аксонами со скоростью проведения импульса около 30 м/с, могут оставаться в состоянии сокращения в течение нескольких минут.

Каждое фазное поперечно-полосатое мышечное волокно снабжено отдельным нервным окончанием, образующим на поверхностной мембране *концевую пластинку* (нейромускулярную бляшку). Поступающий нервный импульс вызывает высвобождение из нервных окончаний медиатора — *ацетилхолина*, который, взаимодействуя с холинорецептором постсинаптической мембраны, вызывает постсинаптический потенциал нейромускулярной бляшки. Постсинаптический потенциал, достигнув критической величины, вызывает потенциал действия.

Мышечные волокна, как правило, сокращаются группами, так как аксон, входя в мышцу, обильно разветвляется и иннервирует группу мышечных волокон, с которыми образует *моторную единицу*.

Как сокращается мышца? Поперечно-полосатые мышечные волокна имеют форму цилиндра диаметром около 80 мкм, длиной 4...16 см. Вдоль оси волокна располагаются *миофибриллы* — тонкие волоконца. В состав миофибриллы входят чередующиеся диски: двулучепреломляющее (анизотропное) вещество — диск А и лишенное двулучепреломления (изотропное) вещество — диск I. Диски А и I образуют *саркомеры*. На границе саркомеров имеются перегородки: перегородка, пересекающая диски I в поперечном направлении, называемая *телофрагмой*, или *перегородка* Т, и перегородка, пересекающая в поперечном направлении диски А, называемая *мезофрагмой*. Миофибриллы состоят из протофибрилл двух типов: *толстых* и *тонких*. В зоне диска А располагаются толстые протофибриллы, в зоне диска I — тонкие. Толстые протофибриллы построены из особого мышечного белка миозина, тонкие — из актина.

Сарколемма в зонах телофрагмы образует пальцевидные выпячивания — трубочки Т-системы — внутрь волокон между миофибриллами, окружая каждую из них кольцом. Трубочки Т-системы вступают в связь с цистернами саркоплазматического ретикулума в зоне диска I. Цистерны саркоплазматического ретикулума располагаются вокруг миофибрилл в виде муфт, от которых вдоль миофибрилл отходят L-канальцы, образующие сеть в зоне мезофрагмы. Комплекс, включающий Т-канальцы и прилегающие две концевые цистерны, называется *триадой*.

Основной сократительной единицей является *саркомер*. При возбуждении мембраны мышечного волокна возбуждение передается по канальцам Т-системы к саркоплазматическому ретикулуму и вызывает выход ионов кальция. В состоянии покоя кальций депонируется в саркоплазматическом ретикулуме. Ионы кальция, выходя из ретикулума, немедленно вступают во взаимодействие с белком тропонином, вследствие чего специальная система мышечных белков тропонин — тропомиозин утрачивает способность тормозить взаимодействие актина с миозином. Актин и миозин взаимодействуют — начинают «скользить» друг по другу: актиновые нити вдвигаются в промежутки между миозиновыми, мышца укорачивается. АТФ-аза миозина активируется актином при участии ионов магния.

Энергия для мышечного сокращения освобождается активированной АТФ-азой актиномиозина, гидролизующей АТФ на АДФ и фосфат:

$$\text{АТФ} = \text{Ф} + \text{АДФ} + \text{энергия}.$$

При этом освобождается энергия.

Прекращение возбуждения ведет к снижению концентрации кальция в межфибриллярном пространстве. Кальций активно поглощается мембранами саркоплазматического ретикулума. При этом реактивируется система тропонин — тропомиозин и вновь тормозит взаимодействие актина и миозина.

Ресинтез осуществляется путем ферментативного переноса фосфатной группы от богатого энергией фосфорного соединения — креатинфосфата на АДФ. При длительной работе запасы креатинфосфата истощаются и ресинтез АТФ и креатинфосфата происходит при окислении молочной и пировиноградной кислот, образующихся в мышце во время ее сокращения.

Различные моторные единицы иннервируются различными двигательными нейронами и сокращаются не одновременно, однако суммарное сокращение мышцы имеет слитный характер гладкого тетануса (длительного сокращения).

Мышцы на скелете распределены не одинаково: там, где требуется приложение большой силы, например для разгибания локтевого сустава при стоянии животного, располагаются перистые статодинамические мышцы (с числом волокон 400...1600). Вынесение вперед грудной конечности обеспечивают простые динамические мышцы (до 200 параллельных волокон); от мышцы требуется не столько сила, сколько размах движений. Сила мышечного сокращения зависит от числа моторных единиц (аксон и иннервируемая им группа мышечных волокон), вовлекаемых одновременно в реакцию. Основу *мышц-разгибателей* (быстрых) составляют быстрые фазные волокна, основу *медленных мышц* (поясничных и др.) — медленные волокна. Мышцы находятся в состоянии постоянного некоторого сокращения (тонуса), которое обеспечивается медленными фазными и тоническими моторными единицами. Сократительные возможности мышц зависят от их физиологических свойств.

При длительной работе мышц наступает утомление мышц. *Утомлением мышц* называется временное понижение их работоспособности, наступающее в результате работы и исчезающее после отдыха. Утомление связано с блокированием передачи возбуждений в нейронах нервного центра и с нерва на мышцу (понижаются возможности образования медиатора).

8.3. СКЕЛЕТ. ФИЗИОЛОГИЯ КОСТЕЙ СКЕЛЕТА

Скелет. Скелет образует кинематические цепи конечностей и тела. Кости скелета, движущиеся в суставах при сокращении мышц, образуют рычаги двигательного аппарата. Точкой опоры рычага служит сустав, точкой приложения силы — место прикрепления мышцы, точкой сопротивления — место действия на кость силы тяжести. В зависимости от расположения точек сопротивления и приложения силы относительно точки опоры различают рычаги I, II и III рода.

Рычаг I *рода,* или *равновесия*, — это двуплечий рычаг; точки сопротивления и приложения силы находятся на противоположных сторонах от точки опоры. *Рычаг* II *рода,* или *силы*, — одноплечий рычаг; точка сопротивления находится между точкой опоры и точкой приложения силы. В *рычаге* III *рода*, или *скорости*, точка приложения силы находится между точкой опоры и точкой сопротивления.

Физиология костей скелета. Основу скелета образуют кости: у животных их примерно 260...320 (у человека более 200).

Состав кости. Костная ткань состоит из органических и неорганических веществ. Органическое вещество кости представляют белок *коллаген* (95 %), жиры, мукополисахариды, нуклеиновые кислоты, углеводы и др. (5 %). В органическую основу кости откладываются неорганические вещества (минеральные соли), преимущественно кальций и фосфор. Основной элемент кости — *коллагеновые волокна*, или *оссеины*. Они группируются и образуют пластинки. Оссеины придают кости эластичность и упругость, а минеральные вещества — твердость. В кости взрослого животного соотношение оссеинов и минеральных веществ 1 : 2, поэтому они обладают наибольшей крепостью и упругостью.

Строение кости. В кости различают надкостницу, покрывающую кость снаружи, под ней — компактное вещество и внутри — губчатое вещество.

Надкостница состоит из коллагеновых волокон и соединительной ткани. Она срастается с компактным веществом. Внутренний слой надкостницы содержит костеобразующие клетки — *остеоциты*; он пронизан кровеносными сосудами и нервными волокнами. За надкостницей располагается наружный и внутренний слой пластинок, между которыми помещается система пластинок, расположенных концентрически вокруг кровеносных сосудов. Эти образования называются *остеонами*. В каждом остеоне в центре имеется канал, в котором проходят кровеносные сосуды и симпатические нервные волокна. Между пластинками располагаются остеоциты.

Свойства кости. Костную ткань формируют три вида костных клеток: *остеобласты, остеокласты* и *остеоциты*. Эти клетки обеспечивают два процесса: построение и разрушение костной ткани. Образование костной ткани обеспечивают остеобласты, синтезируя органическое вещество кости — белок коллаген и др. Они наиболее активны и многочисленны в растущем организме. По мере роста происходит минерализация. Процесс разрушения костной ткани осуществляют остеокласты. Они содержат в протоплазме набор ферментов, которые действуют на костную ткань, превращая и разрушая ее. Все освободившиеся минеральные вещества поступают в кровь.

Роль костей. Кости образуют защитные жесткие каркасы для внутренних органов (позвоночный канал, полость черепа, грудная клетка, таз). Они являются местом фиксации для многих внутренних органов, служат им опорой. Кости вместе со скелетными мышцами, связками, сухожилиями, фасциями представляют *опорно-двигательный аппарат*, который способен выдерживать массу тела и обеспечивает возможность поддерживать позу и передвигаться в пространстве.

8.4. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ТОНУСА И СОКРАЩЕНИЙ МЫШЦ К МЕНЯЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ

Поза животного обеспечивается благодаря тонусу мышц, поддерживаемому возбуждением мышечно-суставных рецепторов (интрафузальных) от некоторого растяжения мышц под тяжестью скелета, а также позно-тоническим и выпрямительным приспособительным реакциям (см. 3.3.1.2. Продолговатый и средний мозг, статические рефлексы).

При положении тела спиной вверх возникает возбуждение вестибулярного аппарата; поступающая в двигательный центр информация обеспечивает тонус мышц-разгибателей конечностей. При изменении положения головы (запрокидывании, наклоне, повороте) возникает возбуждение рецепторов мышц шеи; поступающая в двигательный центр информация вызывает перераспределение тонуса мышц конечностей (соответственно понижение тонуса мышц-разгибателей задних конечностей, понижение тонуса мышц-разгибателей передних конечностей, понижение тонуса мышц-разгибателей конечностей на противоположной стороне), обеспечивая возможность изменения позы. При изменении положения головы возникает возбуждение рецепторов вестибулярного аппарата, обеспечивающее перераспределение тонуса мышц головы и возвращение ее в естественное положение. При изменении положения шеи возникает возбуждение рецепторов мышц шеи, обеспечивающее перераспределение мышц туловища, и оно приводится в соответствие с положением шеи. При изменении положения туловища (лежа на боку) возникает несимметричное раздражение рецепторов кожи боков; информация с рецепторов обеспечивает перераспределение тонуса мышц головы и туловища и возврат их в естественное положение.

Последовательность мышечных сокращений, определяющих специфические для животного движения, предопределяется в центральной нервной системе — двигательном нервном центре (совокупность определенных нейронов спинного, продолговатого, среднего мозга, ретикулярной формации, мозжечка, промежуточного мозга, стриопаллидума, лимбической системы и коры больших полушарий головного мозга), обеспечивающем формирование программы действия, и корректируется с помощью периферических раздражений проприорецепторов и экстерорецепторов.

Приспособительные двигательные реакции животного осуществляются в ответ на экстероцептивные, проприоцептивные и другие интероцептивные воздействия. Раздражение рецепторного поля порождает поток нервных импульсов, который направляется

в двигательный нервный центр. Здесь в результате сложного взаимодействия в нервных цепях формируется программа действия. Программа действия от мотонейронов передается по эфферентным волокнам соматических нервов к мышцам и вызывает сокращение их мышечных волокон. Сокращение мышц в большинстве случаев влечет за собой изменение углов между костями в суставе, т. е. *движение*.

В зависимости от задачи движения различные мышцы сокращаются либо содружественно, либо реципрокно. Большие мышечные группы объединяются в *пространственно-временны́е комплексы* (*синергии*), благодаря чему упрощается процесс управления сложными двигательными реакциями.

Двигательные реакции бывают простыми — реакции на болевой, световой, температурный и другие раздражители и сложными — серия последовательных движений, направленных на решение определенной двигательной задачи, например движения скелетно-мышечной системы, обеспечивающей перемещение животного в пространстве — шаг, бег, лягание, бодание, вспрыгивание и др.

В зависимости от типа движения физиологические механизмы связаны с произвольной регуляцией движения или автономны. Изменение состояния мышц при движении воспринимается проприорецепторами (рецепторы мышц, сухожилий, фасций, суставов). Информация с проприорецепторов обеспечивает коррекцию самого движения. Перерезка нервных волокон, проводящих информацию с проприорецепторов, ведет к заметному нарушению движений. Проприорецепторы мышечного веретена находятся среди мышечных волокон. Каждое веретено состоит из нескольких тонких интрафузальных поперечно-полосатых мышечных волокон. Одиночное волокно состоит из центральной части — ядерной сумки и двух способных к сокращению участков. В ядерной сумке расположены рецепторы. Сокращающиеся участки иннервируются гамма-эфферентными волокнами. Сенсорная ядерная сумка мышечного веретена реагирует не на абсолютную длину мышцы, а на разницу между длиной веретена и длиной мышцы. Мышечное веретено одним концом прикрепляется к обычному мышечному волокну, другим — к сухожилию. Сокращение или расслабление мышцы частично зависит от степени сокращения веретена. Концы веретен могут сокращаться, получая двигательную импульсацию по гамма-эфферентным волокнам от нейронов спинного мозга. Если гамма-эфферентные волокна вызвали сокращение концов веретена, то его чувствительная сумка будет растягиваться, частота импульсов с сумки возрастает и возникает сокращение мышцы. Растяжение мышцы при расслаблении также вызывает растяжение сумки веретена и сокращения мышцы.

Мышца будет укорачиваться до тех пор, пока возросшая частота разрядов от веретен не компенсируется. Сокращение мышцы может быть вызвано двумя способами: либо через гамма-эфферентные волокна, либо через эфферентные волокна мышц. Коллатерали эфферентных волокон мышц (аксоны мотонейронов) возвращаются в спинной мозг и образуют синаптические контакты с клетками Реншоу. Клетки эти, возбуждаясь, оказывают тормозящее влияние на мотонейроны. Поперечно-полосатые мышцы находятся также под влиянием рецепторов напряжения сухожилий (телец Гольджи), импульсы от которых вызывают торможение мотонейронов.

Информация с проприорецепторов при сокращении мышц поступает в нервный центр и обеспечивает коррекцию и эффективность движения.

Большую роль при осуществлении двигательных реакций играют анализаторы. Вестибулярный анализатор взаимодействует с проприорецептивным при изменении положения тела в пространстве. Слуховой и зрительный анализаторы обеспечивают пространственную динамику мышечной активности.

Ходьба связана со спинальным генератором шагания — чередованием периодов возбуждения и торможения различных мотонейронов.

Поведенческие реакции, адаптированные к условиям среды, обеспечиваются высшими отделами — мозжечком, подкорковыми ядрами, корой больших полушарий головного мозга. В коре мотонейроны объединяются в модули, которые синхронно вовлекаются в формирование программ. В центральной нервной системе формируется «схема тела». Новые движения сопровождаются формированием новых динамических образов тела.

8.4.1. ТИПЫ ДВИЖЕНИЯ

Животные всех видов и каждая особь имеют репертуар «фиксированных» — стереотипных последовательных движений, регуляция которых не обусловлена внешними раздражителями, хотя может зависеть от проприоцептивных импульсов. Точные движения контролируются сигналами обратной связи и высшими отделами центральной нервной системы. Удаление сенсомоторной зоны коры приводит к нарушению организации движений, которые проявляются в неловкости и неповоротливости.

У животных при большом числе опорных конечностей (четвероногие) поза стояния является статически устойчивой и для ее поддержания достаточно обеспечивать необходимую упругую жесткость конечностей. Ходьба представляет собой непрерывную

смену статически устойчивых поз. При ходьбе и беге движения создаются за счет отталкивания от грунта.

Способ перемещения животного называется *аллюром*. Различают следующие аллюры: шаг, рысь, галоп, иноходь, карьер.

Ш а г — основной тип движения. При шаге происходит согласованное движение конечностей. Одной конечностью животное опирается, другую переносит вперед, третьей также опирается, а четвертой отталкивается. Перенос конечности вперед сопровождается сгибанием ее в нижних суставах (подниманием), затем в верхних суставах (перемещением вперед), разгибанием и опусканием. При шаге происходит четыре последовательных опирания конечностей на землю, например левой задней, левой передней, правой задней и правой передней. Подъем конечности при движении вызывает перераспределение тонуса мышц: понижение тонуса мышц-разгибателей и повышение тонуса сгибателей поднятой конечности и повышение тонуса разгибателей конечностей, на которые животное опирается. Длина шага у лошади составляет 1,4...1,8 м, скорость — 6...7 км/ч.

Р ы с ь — движение, при котором одна передняя и одна задняя конечность противоположной стороны ставятся на землю одновременно, на другие две конечности животное опирается.

Г а л о п — быстрое перемещение скачками.

И н о х о д ь — перемещение, при котором одновременно выносятся сначала обе правые конечности, а затем обе левые.

К а р ь е р — ускоренный галоп.

Животные могут совершать п р ы ж к и, отталкиваясь от земли обеими задними конечностями. Вначале животное за счет перераспределения тонуса мышц отталкивается передними конечностями, при этом туловище принимает положение «стойка», голова слегка закидывается назад, а затем отталкивается тазовыми конечностями, пролетает вперед и приземляется.

Л о ж а с ь, животное опускает голову, подгибает под себя конечности, сгибает спину. Тонус мышц-разгибателей конечностей той стороны, куда повернута голова, повышается, а с противоположной стороны понижается. Животное опускается в ту сторону, где тонус мышц ослаблен. Встает оно вначале на тазовые конечности, затем разгибает грудные конечности, поднимает переднюю часть туловища и голову.

Двигательные реакции животного вызывают неспецифические изменения функциональной активности всех систем организма, во многом способствующие сохранению здоровья и высокой работоспособности, продуктивности. Движения, сопровождающиеся потоком импульсов с проприорецепторов и активацией ретикулярной формации, поддерживают тонус всех периферических органов, активируют обменные процессы, рост, повышают резистентность.

Движения, например крупного рогатого скота, в виде моциона активируют функции нервной и эндокринной систем, сердца, сосудов, крови, дыхания, органов пищеварения, половой системы, молочных желез, улучшают обмен веществ и энергии, теплорегуляцию. При этом повышаются резистентность организма, молочная и мясная продуктивность. Активные прогулки молодняка способствуют его росту и развитию. Существует определенная зависимость между двигательной активностью, скороспелостью и величиной тела животного во взрослом состоянии. Период формирования двигательной активности примерно соответствует периоду интенсивного роста и примерно совпадает с физиологической зрелостью.

8.4.2. ГИПОДИНАМИЯ

Гиподинамия — уменьшение мышечных усилий, затрачиваемых на перемещение тела в пространстве, у животных при содержании в замкнутых помещениях малого объема вызывает ослабление деятельности всех органов, систем и расстройство их взаимосвязей в организме. Уменьшаются энергообмен и потребность в корме, развиваются детренированность сердечно-сосудистой системы, дистрофия мышечной ткани, перестраивается обмен веществ, увеличивается доля жирового компонента в массе тела, происходит деминерализация костной ткани, понижается концентрация ряда гормонов в крови. В результате этого снижается устойчивость организма к действию неблагоприятных факторов, падает продуктивность, отмечаются бесплодие и задержка отделения последа после родов. Наибольшие сдвиги наблюдают у высокопродуктивных животных.

Ежедневный моцион является непременным условием поддержания физиологического тонуса всех нервных центров, гормонального профиля, нормального обмена веществ. Суточная доля движений у разных животных различна. Так, например, у мясного скота двигательная активность ниже, чем у молочного. В зависимости от фронта кормления и площади размещения крупного рогатого скота при групповом содержании животные совершают от 700 до 15 000 движений, единиц шагомера. На пастбище в период лёта насекомых двигательная активность возрастает.

Контрольные вопросы и задания

1. Охарактеризуйте организацию системы, обеспечивающей позу и перемещение животного, роль ее в жизнедеятельности организма. **2**. Дайте определение понятию «двигательный нервный центр». Назовите, какими нейронами он образован, его отделы и роли каждого отдела в осуществлении двигательных приспособительных реакций. **3**. Назовите исполнительные органы системы, обеспечивающей позу и перемещение животного. На какие группы делят мышцы по их роли в системе? **4**. Охарактеризуйте приспособительные реакции системы, обеспечивающей позу и перемещение. **5**. Охарактеризуйте структурно-физиологическую организацию скелетных мышц. **6**. Поясните механизмы сокращения и расслабления мышц. **7**. Как изменяется сила сокращения мышцы в зависимости от частоты и силы поступающих к ней импульсов и почему? **8**. Назовите и охарактеризуйте виды сокращения мышц. **9**. Дайте определение двигательной или моторной единицы мышц, двигательных единиц, различающихся по скорости развития в них сокращения мышечных волокон. **10**. Назовите источник свободной энергии для сокращения мышц, поясните ход освобождения энергии и пути ее восстановления. **11**. Как определяется сила мышц, от каких структурных особенностей мышц она зависит, как определяется работа мышц, при каких условиях она наиболее эффективна? **12**. Дайте краткую характеристику структурно-физиологической организации скелета. **13**. Дайте характеристику структурно-физиологической организации кости. **14**. Дайте характеристику структурно-физиологической организации костных клеток и их деятельности. **15**. Охарактеризуйте костные процессы. **16**. Охарактеризуйте механизм регуляции состояния скелета, костных процессов. **17**. Назовите параметры, характеризующие структурно-физиологическую организацию скелета, и методы определения этих параметров. **18**. Поясните, как проявляется поза и как она поддерживается. **19**. Назовите рычаги двигательного аппарата и охарактеризуйте эти рычаги, приведите примеры их проявления при движении животного. **20**. Назовите виды аллюров (способов перемещения животного) и проявление каждого из них. **21**. Поясните, с какими явлениями в центральной нервной системе связаны ходьба, ориентация на источник внешнего сигнала и сохранение при этом равновесия животного. **22**. Назовите роли потока импульсов к ретикулярной формации при деятельности мышц, последствия гиподинамии. **23**. Назовите параметры приспособительных реакций системы, обеспечивающей позу и перемещение, по которым проводится оценка ее состояния и деятельности, методы и приборы, используемые для определения этих параметров. Какова практическая значимость их определения?

9. СИСТЕМА КРОВИ

9.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ КРОВИ

Система крови включает в себя следующие элементы.

1. Волюморецепторы и хеморецепторы, воспринимающие объем, состав и свойства крови, расположенные в правом и левом предсердиях, правом желудочке, устьях легочных вен, венах конечностей, каротидном синусе, в месте отхождения щитовидной артерии от внутренней сонной артерии и др.; барорецепторы дуги аорты и синокаротидной области. Афферентные нервные волокна, через которые от них передается информация в нервный центр системы, проходят в составе блуждающих нервов, синокаротидного нерва, депрессора, соматических нервов. Интерорецепторы, воспринимающие количество форменных элементов крови, находятся главным образом в костном мозге, сосудах, селезенке, лимфатических узлах, лимфоидной ткани кишечника и миндалин, печени, почках, гипоталамической области. Афферентные волокна, через которые от них передается информация в нервный центр, проходят в составе нервов спинномозгового происхождения — соматических периферических нервов и ответвлений внутримышечных нервов, идущих к кости и костному мозгу, в составе вегетативных нервов, иннервирующих органы кроветворения и кроверазрушения, сосуды.

2. Нервный центр системы, важнейшие нейроны которого находятся в гипоталамусе, в других отделах центральной нервной системы — таламусе, лимбической системе, подкорковых ядрах, коре больших полушарий, среднем мозге, продолговатом мозге, мозжечке, ретикулярной формации и спинном мозге.

3. Эфферентные нервные волокна — парасимпатические волокна блуждающих нервов и симпатические волокна внутренностных нервов, иннервирующие пищеварительные железы, всасывательный аппарат желудка и кишечника, органы депо крови (селезенка, печень, подкожное сосудистое сплетение, легкие, мышцы, почки), сердце и сосуды; костные нервы. В качестве эфферентных механизмов вовлекаются гормоны надпочечников

(адреналин, норадреналин, альдостерон, кортизол и кортикостерон), гипофиза (соматотропный и адренокортикотропный гормоны, антидиуретический гормон), щитовидной железы (тироксин и трийодтиронин); половых желез: семенников (тестостерон) и яичников (эстрадиол, эстриол, эстрон). Специфическими регуляторами процесса кроветворения служат почечные тканевые гормоны — эритропоэтины, лейкопоэтины, тромбоцитопоэтины.

4. Исполнительные органы — органы кроветворения (красный костный мозг, лимфатические узлы, селезенка, лимфоидная ткань кишечника и миндалин, печень, почки, вилочковая железа), сердце и сосуды, органы депо крови (печень, селезенка, кожа, легкие, почки, мышцы), пищеварительные железы, всасывательный аппарат желудка и кишечника.

Система крови в организме обеспечивает.

1. Оптимальную для обмена веществ массу циркулирующей крови за счет органов кроветворения, деятельности сердца, кровеносных сосудов, органов депо крови (печень, селезенка, кожа, легкие, почки, мышцы), пищеварительных желез, всасывательного аппарата желудка и кишечника.

2. Оптимальное для метаболизма количество форменных элементов крови, которое обеспечивают красный костный мозг, лимфатические узлы, селезенка, лимфоидная ткань кишечника и миндалин, печень, почки, вилочковая железа.

Кровь, тканевая жидкость и лимфа образуют внутреннюю среду организма. Они принимают непосредственное участие в процессах обмена веществ, поддерживают постоянство внутренней среды — гомеостаз организма.

Тканевая жидкость — это жидкость, заполняющая межклеточное пространство. Является промежуточной средой между кровью и клетками тканей органов. Содержит вещества, поступающие из крови, продукты обмена веществ, кислород, диоксид углерода. Переносит из крови в клетки кислород, питательные вещества, макро- и микроэлементы; возвращает в кровь через лимфу воду, продукты обмена веществ, диоксид углерода.

Лимфа — жидкая ткань организма, содержащаяся в лимфатических сосудах и узлах.

Кровь представляет собой жидкую ткань. Она имеет красный цвет, который ей придают эритроциты (красные кровяные тельца). Кровь состоит из жидкой части — плазмы (58...62 % всей массы крови) и форменных элементов — эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов (38...42 %). Кровь характеризуется постоянством свойств и компонентов. Она обладает вязкостью — около 5 (плазма — 1,7...2,2), относительной плотностью — 1,050...1,060 (плазма — 1,025...1,034), осмотическим давлением — 7,6 атм. Осмотическое давление плазмы крови обусловливают белки и мине-

ральные вещества, находящиеся в ней. Наибольшее значение имеет натрий, который в соединении с хлором обеспечивает в основном (на 70 %) осмотическое давление крови: 0,85%-й раствор хлорида натрия имеет такое же осмотическое давление, как плазма крови. Активная реакция (pH) крови составляет 7,4 (предельные колебания pH от 7,0 до 7,8); сдвиги реакции крови ниже и выше этих пределов ведут к гибели организма. Постоянство pH плазмы крови обеспечивают четыре буферные системы: карбонатная, фосфатная, гемоглобина и белков плазмы крови.

Кровь выполняет транспортную, терморегуляторную и защитную роли. Циркулируя по сосудам, она доставляет питательные вещества и кислород, биологически активные вещества к тканям, а от тканей — продукты обмена к органам выделения; переносит гормоны, макромолекулы и тем самым обеспечивает креаторные связи и гормональную регуляцию. Способствует распределению образующейся теплоты, является носителем факторов иммунитета.

Относительное постоянство состава и физико-химических свойств крови, как и всей внутренней среды организма, поддерживается целым рядом систем организма.

9.2. ПЛАЗМА КРОВИ

Плазма крови содержит в своем составе воду (90...92 %), сухое вещество (8...10 %), белки (60...90 г/л) — альбумины (35 г/л), глобулины (40...45 г/л), фибриноген (2...4 г/л), протромбин (0,1...0,15 г/л), аминокислоты, полипептиды; мочевину (3,33...8,32 ммоль/л); креатин (45...75 мкмоль/л), креатинин (84 мкмоль/л), мочевую кислоту (0,12...0,46 ммоль/л), глюкозу (1...1,2 г/л), нейтральные жиры, липиды (3...4 г/л) и летучие жирные кислоты (25 г/л), витамины, минеральные вещества (около 9 г/л) — катионы (преимущественно Na^+, K^+, Ca^{2+}) и анионы (Cl^-, HCO_3^-, HPO_4^-), ферменты, поступающие из клеток тканей, гормоны. Плазма является источником питательных веществ и биологически активных веществ для клеток, тканей организма.

Белковая фракция плазмы крови представляет собой смесь множества отдельных белков с молекулярной массой 44 000 ... 1 300 000, относящихся к коллоидам. Они почти целиком обусловливают высокую относительную вязкость плазмы. Белки выполняют ряд важных ролей.

Питательная функция. Белки плазмы представляют вполне достаточный запас белков. Клетки ретикулоэндотелиальной системы (РЭС) захватывают белки плазмы и расщепляют их с помощью собственных внутриклеточных ферментов до аминокислот. Аминокислоты поступают в кровь; из крови используются другими клетками для синтеза новых белков.

Транспортная функция. Специфические белки плазмы благодаря большой поверхности с многочисленными гидрофильными и липофильными участками связывают многие небольшие молекулы и переносят их от кишечника или депо к месту потребления клетками. К липофильным группировкам они могут присоединять жироподобные вещества, нерастворимые в воде. Белки связывают большое количество циркулирующих в крови низкомолекулярных соединений и тем самым участвуют в поддержании постоянного осмотического давления.

Белки плазмы связывают катионы крови и переводят их в недиффундирующую форму ($^2/_3$ кальция). Участвуют в поддержании коллоидно-осмотического давления. Они создают онкотическое давление: их крупные молекулы почти не проходят через стенки капилляров, захватываются клетками и переносятся лимфой. Благодаря этим особенностям обусловлена разница между коллоидно-осмотическим давлением плазмы и межклеточной жидкости (22 мм рт. ст.) за счет градиента концентрации белков. Снижение концентрации белков в плазме приводит к задержке воды в межклеточном пространстве — интерстициальному отеку.

Буферная функция. Белки плазмы, взаимодействуя с кислотами и основаниями, образуют соли, обеспечивая поддержание постоянства реакции крови.

Участие в свертывании крови. Свертывание крови, препятствующее кровотечению, частично обусловлено наличием в плазме белков *протромбина* и *фибриногена*.

С белками связаны важнейшие свойства крови.

Альбумин. Связывает тироксин, создает онкотическое давление, выполняет транспортную роль (транспортирует билирубин, уробилин, жирные кислоты, соли желчных кислот, экзогенные вещества — пенициллин, сульфонамиды и т. д.), служит белковым резервом.

Глобулины. α_1-*Глобулины* (гликопротеины, мукопротеины) участвуют в транспорте липидов (фосфолипидов). α_2-*Глобулины* обладают оксидазной активностью (церулоплазмин), ингибируют плазмин и протеиназы (тироксинсвязывающий белок, транскобаламин, транскортин) (α_2-*макроглобулин*), связывают гемоглобин и препятствуют его выведению с мочой (α_2-*гаптоглобулин*).

β-*Глобулины* участвуют в транспорте железа (трансферрин), липидов — холестерина (β-липопротеин), полисахаридов. γ-*Глобулины* представляют собой иммуноглобулины — антитела против бактериальных антигенов и инородных белков.

Фибриноген, протромбин. Участвуют в свертывании крови.

Плазма крови переносит питательные вещества, витамины и микроэлементы, продукты промежуточного обмена, гормоны и ферменты.

9.3. ОБЕСПЕЧЕНИЕ ОПТИМАЛЬНЫХ ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА МАССЫ И ОБЪЕМА ЦИРКУЛИРУЮЩЕЙ КРОВИ

Оптимальные для метаболизма масса и объем циркулирующей крови обеспечиваются деятельностью органов кроветворения, пищеварительными железами, всасывательным аппаратом желудка и кишечника, органами депо крови (печень, селезенка, кожа, легкие, почки, мышцы), а также сердца и сосудов.

Результатом их деятельности является поддержание необходимого для метаболизма объема циркулирующей крови в организме и депонирование избытка крови.

Объем циркулирующей крови у животных относительно постоянен: у спортивных лошадей примерно 110 мл/кг, рабочих лошадей — 72, у крупного рогатого скота — 58, овец — 58, свиней — 65, собак — 93, кроликов — 57 мл/кг. Объем циркулирующей крови зависит от емкости сосудов (главным образом от эластичности вен); увеличивается при повышении давления крови.

В венозной части сосудистого русла находится $^3/_4$ объема циркулирующей крови. Постоянная физическая деятельность у животных вызывает увеличение объема крови. Функциональная гиперемия органов, сопровождающаяся повышением капиллярного давления (за счет большого расширения прекапиллярных сосудов по сравнению с посткапиллярными) и более значительным переходом жидкости из сосудистого русла, вызывает некоторое уменьшение объема циркулирующей крови.

Поддержание относительного постоянства объема циркулирующей крови осуществляется благодаря взаимодействию процессов использования жидкой части крови (и разрушения форменных элементов) и образованию жидкой части крови (и форменных элементов), а также перераспределению крови между сосудистым циркуляторным руслом и органами депо крови.

9.3.1. ПРОЦЕССЫ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИЕ ОПТИМАЛЬНЫЕ ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА МАССУ И ОБЪЕМ ЦИРКУЛИРУЮЩЕЙ КРОВИ

Оптимальная для метаболизма масса циркулирующей крови обеспечивается за счет следующих процессов.

Транскапиллярный обмен. Включает процессы образования и обмена жидкой части крови с клеточным веществом тканей. Жидкая часть крови фильтруется через капилляры, транспортирует питательные вещества к клеткам и удаляет продукты обмена от клеток, поступая в лимфатические капилляры и венулы. Она используется для образования пищеварительных соков, молока, для удаления продуктов обмена с мочой. Объем жидкой части крови при этом не уменьшается. Значительная часть ее после фильтрации возвращается обратно через дистальные отделы капилляров.

Объем жидкой части крови восполняется за счет всасывания пищеварительных соков, которые содержат синтезированные в пищеварительных железах белки (плазменные белки), минеральные вещества и другие компоненты (жидкая часть крови образуется пищеварительными железами в процессе пищеварения). Фильтрат крови, поступивший в ткани, и белки крови, синтезируемые в печени и других органах, поступают в кровь также по лимфатическим сосудам.

Вода и минеральные вещества поступают в сосудистое русло из интерстициального пространства, органов — депо воды и минеральных веществ, где они частично задерживаются в процессе обмена веществ в тканях.

Депонирование и перераспределение крови. Часть крови постоянно находится в депо — печени, селезенке, коже, мышцах, легких и почках. В печени имеются широкие синусоидальные капилляры со сфинктерами. При сокращении мышечных сфинктеров междольковых вен и артерий синусы выключаются, кровь поступает в общее русло. В селезенке имеется мощный трабекулярный аппарат, обеспечивающий способность органа к сокращению. При сокращении селезенки конечные артерии и венозные синусы сближаются, ускоряется кровоток, кровь (преимущественно эритроциты) из синусов поступает в общее русло. В легких артерии и вены способны менять свой просвет и таким образом изменить количество циркулирующей крови.

В коже, мышцах, почках имеются шунты между артериолами и венулами. Когда открываются шунты, кровь течет, минуя капилляры, количество ее увеличивается в сосудах.

Изменение просвета сосудов. Объем циркулирующей крови зависит от просвета (тонуса) венозного отдела сосудистого русла. При уменьшении емкости вен уменьшается количество циркулирующей крови.

Фильтрация и реабсорбция. В почках происходит фильтрация и реабсорбция воды и минеральных веществ. Увеличение фильтрации и уменьшение реабсорбции может привести к снижению объема жидкой части крови, а уменьшение фильтрации

и увеличение реабсорбции — к повышению объема жидкой части крови.

Образование и разрушение форменных элементов крови. Масса крови поддерживается также и за счет процессов образования и разрушения форменных элементов крови.

9.3.2. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ОПТИМАЛЬНЫХ ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА МАССЫ И ОБЪЕМА ЦИРКУЛИРУЮЩЕЙ КРОВИ К МЕНЯЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ

На каждый промежуток времени при одинаковых условиях в нервном центре системы на основе афферентации с рецепторов результата формируется и поддерживается в соответствии с уровнем метаболизма в организме программа действия, обеспечивающая *оптимальный объем крови*. При изменении условий в какой-то степени изменяется метаболизм, что сопровождается изменением кровотока и использования веществ из крови. Восстановление его до нужного уровня достигается при кратковременных сдвигах за счет изменения ритма работы сердца и скорости кровотока, перераспределения тонуса сосудов. При длительных сдвигах условий отмечается несоответствие массы крови потребностям тканей. Отклонение массы крови от оптимального для метаболизма уровня воспринимается волюморецепторами системы. По афферентным проводникам информация с рецепторов поступает в нервный центр системы — гипоталамус и к нейронам других отделов, в результате несоответствия прообразу приспособительной реакции происходит распад ранее действующей программы и формирование новой программы в соответствии со сложившимися условиями. Новая программа действия поступает по эфферентным путям к исполнительным органам, вызывает приспособление уровня процессов к новым требованиям, к новому уровню метаболизма.

При увеличении массы циркулирующей крови уменьшается секреция адреналина, изменяется поток импульсов по симпатическим нервам, происходит расслабление мышечных сфинктеров междольковых вен и артерий в печени и включение синусоидных капилляров, расслабление селезенки и соответственно задержка крови в лакунах, выключение артериовенозных шунтов и расслабление прекапиллярных сфинктеров, кровоток через капилляры кожи, почек, скелетных мышц, расслабление сосудов легких. В итоге часть крови задерживается в депо, уменьшается объем крови в основном сосудистом русле. Программа действия в этих условиях вызывает и угнетение секреции АДГ в гипоталамусе, альдостерона в коре надпочечников, что уменьшает реабсорбцию воды и натрия в почках, увеличивает выведение воды и натрия.

Расслабление сосудов сопровождается увеличением поступления жидкой части (воды) из крови в интерстициальное пространство, при этом уменьшается и образование форменных элементов. Так обеспечивается оптимальный объем крови.

При уменьшении объема циркулирующей крови программа действия через эфферентные механизмы в виде повышения тонуса симпатической и парасимпатической иннервации, повышения секреции адреналина, норадреналина, АДГ, альдостерона вызывает поступление крови из депо, жидкой части из интерстициального пространства и пищеварительного аппарата, сужение сосудов и восстановление объема крови.

9.4. ОБЕСПЕЧЕНИЕ ОПТИМАЛЬНОГО ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА КОЛИЧЕСТВА ФОРМЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ КРОВИ

Оптимальное для метаболизма количество форменных элементов крови (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов) обеспечивается деятельностью красного костного мозга, лимфатических узлов, селезенки, лимфоидной ткани кишечника и миндалин, печени, почек, вилочковой железы через нервный центр, важнейшие нейроны которого находятся в гипоталамусе, а также через нейроны таламуса, лимбической системы, коры больших полушарий головного мозга, ретикулярной формации, мозжечка, продолговатого и спинного мозга.

9.4.1. ЭРИТРОЦИТЫ

У представителей одного вида животных количество эритроцитов в крови отличается постоянством. Физиологические колебания невелики и не превышают 20 %: в 1 л крови лошадей содержится (8...10) 10^{12} эритроцитов, крупного рогатого скота — (5,6...7,5)10^{12}, овец и коз — (7,5...12,7) 10^{12}, свиней — (6,8...7,5) 10^{12}, кроликов — (5...7,5) 10^{12}, кур — (2,5...4,5) 10^{12} эритроцитов.

Эритроциты — красные кровяные клетки (цв. рис. IV, V). Они имеют своеобразную форму двояковогнутого диска; на поперечном разрезе напоминают гантелю. Благодаря такой форме поверхность эритроцита увеличивается в 1,5 раза: общая поверхность их в 15 000 раз превышает поверхность тела животного. Эритроцит состоит из *стромы* и *полупроницаемой оболочки*.

Основной составной частью эритроцитов является *гемоглобин*. В крови крупного рогатого скота содержится 1,4...1,86 ммоль/л гемоглобина, лошади — 1,24...2,02, овцы и козы — 1,09...1,7, свиньи — 1,4...1,7, курицы — 1,24...2,02, кролика — 1,55...1,86 ммоль/л (у человека — от 1,86 до 2,17 ммоль/л). Гемоглобин легко присоединяет кислород, превращаясь в *оксигемоглобин* (HbO_2). Благодаря этому эритроциты обеспечивают транспорт кислорода от легких к тканям. Гемоглобин, соединяясь с диоксидом углерода, превращается в *карбгемоглобин* ($HbCO_2$), транспортируя часть (5 %) диоксида углерода от тканей к легким.

Деятельность эритроцитов связана с метаболизмом и свойствами их мембран. Метаболизм эритроцитов поддерживает способность эритроцита обратимо связывать кислород, обеспечивает восстановление гема. Двухвалентное железо, содержащееся в геме, постоянно переходит в трехвалентное вследствие спонтанного окисления; для того чтобы железо могло связывать кислород, оно должно восстанавливаться в двухвалентное.

В зрелых эритроцитах происходит гликолиз, основным субстратом которого является глюкоза. Главным источником энергии для эритроцитов служит АТФ. В эритроцитах вырабатываются также восстановленный никотинамидадениндинуклеотид (NADH) и восстановленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат (NADPH), образующийся в ходе пентозного цикла. NADH используется для восстановления метгемоглобина в гемоглобин, способный связывать кислород, NADPH — для восстановления глутатиона. Глутатион защищает от окисления и инактивации ряд ферментов, связанных с молекулой гемоглобина и клеточной мембраной.

Мембрана эритроцита состоит из белков, липо- и гликопротеинов, липидных участков. Перенос веществ через мембрану совершается путем диффузии через поры, проникновения через липидные участки, активного транспорта переносчиками.

Свойства и роль эритроцитов. Эритроциты обладают рядом особых физико-химических свойств.

Пластичность. Способность легко изменять свою форму.

Осмотическая стойкость. Только при значительном понижении осмотического давления (в 0,3...0,35%-м растворе хлорида натрия), при действии ядов и токсинов (алкоголь и др.), при старении эритроцитов (непосредственно в циркулирующей крови) происходит разрушение оболочки эритроцитов и выход из них гемоглобина — гемолиз эритроцитов.

Набухание в гипотонической среде и сморщивание в гипертонической среде. В эритроцитах белков содержится больше, а низкомолекулярных веществ меньше, чем в плазме.

Определенная скорость оседания (СОЭ). Если кровь поместить в пробирку и предотвратить ее свертывание антикоагулянтом, то происходит оседание эритроцитов с определенной скоростью у различных видов животных. Очень быстро оседают эритроциты лошади (63 мм/ч), весьма медленно у жвачных (0,5 мм/ч). Скорость оседания эритроцитов зависит от состава и свойств плазмы и служит объективным показателем состояния организма: повышается при уменьшении числа эритроцитов, в результате изменений белкового состава плазмы, снижается при увеличении содержания в плазме альбуминов и повышается при увеличении содержания фибриногена, гемоглобина, липопротеинов, церулоплазмина, иммуноглобулинов.

Адсорбирование и транспортирование на себе питательных веществ, гормонов и других биологически активных веществ, а также способность транспортировать воду.

Поддержание относительного постоянства эритроцитарного состава периферической крови. Это возможно благодаря взаимодействию процессов кроветворения, кроверазрушения и перераспределения. Эритробласты костного мозга, эритроциты периферической крови, ретикулярные клетки (разрушающие отжившие свой срок эритроциты) составляют эритрон. Образование эритроцитов называется *эритропоэзом*. Эритроциты развиваются в красном костном мозге, который находится в плоских костях и метафизах трубчатых костей; его масса равна массе печени.

Родоначальной клеткой эритропоэза является эритробласт, который последовательно превращается в эритроцит — нормоцит. Эритроцит поступает в кровь. Срок жизни эритроцитов в среднем 120 сут. Разрушение эритроцитов происходит тремя путями: фрагментоз — разрушение эритроцитов вследствие механической травматизации при циркуляции по сосудам; фагоцитоз — пожирание эритроцитов клетками мононуклеарной фагоцитарной системы (МФС), которых особенно много в печени и селезенке (эти органы называют «кладбищем эритроцитов»); гемолиз — разрушение эритроцитов при старении непосредственно в циркулирующей крови.

9.4.2. ЛЕЙКОЦИТЫ

Лейкоциты — белые кровяные клетки. Они содержат ядро и не имеют постоянной формы (см. цв. рис. IV, V). В 1 л крови крупного рогатого скота примерно (6...10) 10^9 лейкоцитов, лошади — (7...12)10^9, овцы — (6...11)10^9, свиньи — (8...16)10^9, кролика — (6...9)10^9, курицы — (20...40)10^9 лейкоцитов. Количество лейкоцитов в естественных условиях колеблется в больших пределах и может повышаться после приема корма, тяжелой мышечной работы, при сильных раздражениях, болевых ощущениях и др. (физиологический лейкоцитоз).

Различают несколько типов лейкоцитов в зависимости от размеров, наличия или отсутствия зернистости в протоплазме, формы ядра и др.: базофилы (0,6...1,5 %), эозинофилы (1...7 %), нейтрофилы (30...51,4 %), лимфоциты (40...60 %) и моноциты (3...7 %). Процентное соотношение отдельных форм лейкоцитов крови называется *лейкоцитарной формулой*, или *лейкограммой*.

Свойства и роль лейкоцитов. Лейкоциты выполняют различную функцию.

Нейтрофилы способны к амебовидному движению, проходят через эндотелий капилляров, активно перемещаются к месту проникновения микроорганизмов, инородных частиц, осуществляют фагоцитоз при контакте с разрушающимися клетками собственных тканей, живыми и мертвыми микроорганизмами. Один нейтрофил способен фагоцитировать и переварить за счет собственных ферментов 20...30 бактерий. Нейтрофилы секретируют в окружающую среду лизосомные катионные белки и гистоны, продуцируют интерферон (против вирусов). Нейтрофилы способны к активному движению, проходят через стенку капилляров в ткани. Количество их в крови возрастает при воспалительных процессах, проникновении микробов.

Эозинофилы обезвреживают и разрушают токсины белкового происхождения, чужеродные белки, комплексы антиген—антитело. Они продуцируют фермент гистаминазу, поглощают и разрушают гистамин (гранулы базофилов и тучных клеток). Количество их возрастает при поступлении в организм токсинов (аскаридоз и др.).

Базофилы продуцируют гистамин и гепарин, которые препятствуют свертыванию крови и расширяют капилляры, способствуют рассасыванию при воспалении. Количество их возрастает при травмах и воспалительных процессах.

Моноциты обладают выраженной фагоцитарной и бактерицидной активностью (фагоцитируют до 100 микробов, погибшие лейкоциты, поврежденные клетки в очаге воспаления). Активны в кислой среде. Количество их возрастает при воспалительных процессах.

Лимфоциты способны проникать в ткани и возвращаться обратно в кровь, живут несколько лет. Они отвечают за формирование специфического иммунитета и осуществляют иммунный надзор в организме, сохраняют генетическое постоянство внутренней среды. На оболочке лимфоцитов есть специфические участки — рецепторы, благодаря этому они активируются при контакте с чужеродными белками (микроорганизмами, клетками), осуществляют синтез защитных антител, лизис чужеродных клеток, обеспечивают реакцию отторжения трансплантата, иммунную память. Количество их возрастает при проникновении в организм микроорганизмов.

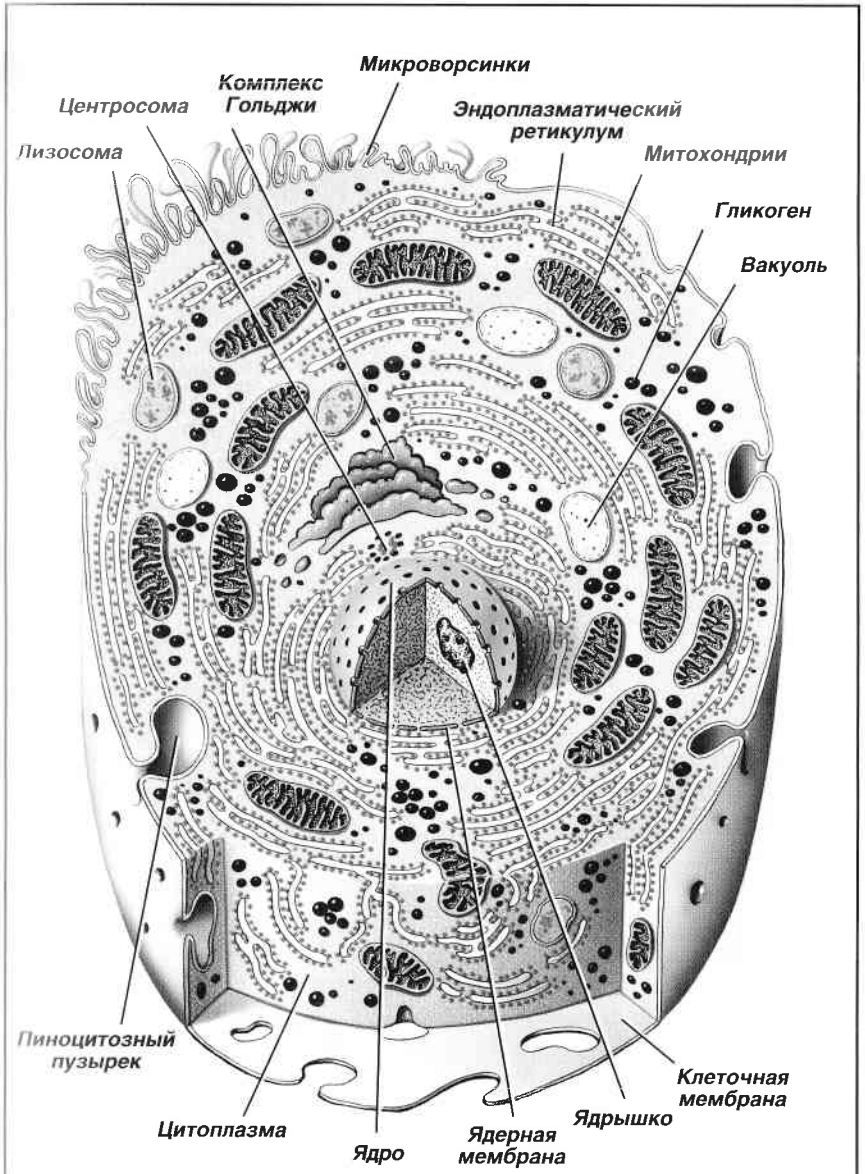


Рис. I. Животная клетка и ее компоненты

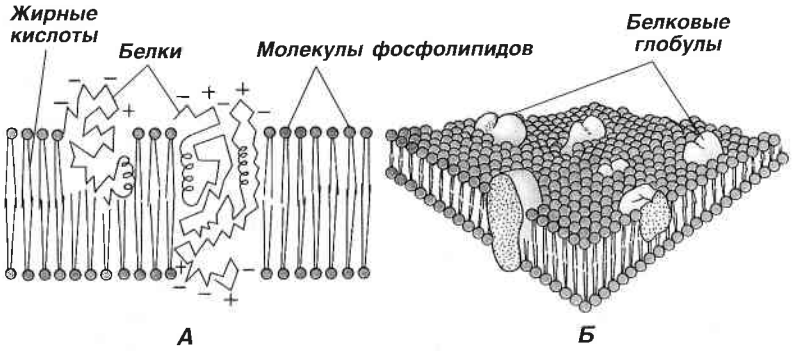


Рис. II. Модель клеточной мембраны:

А — поперечный срез; *Б* — трехмерное изображение

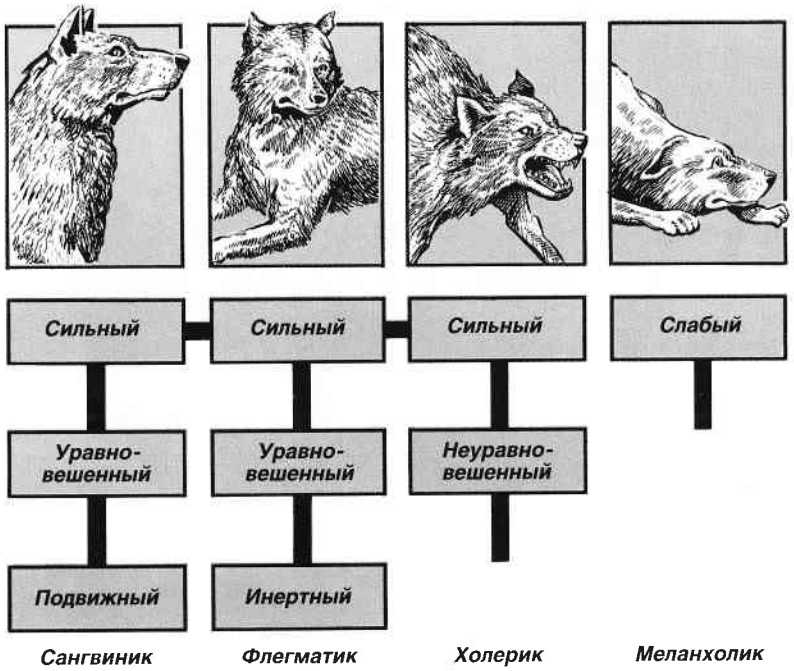


Рис. III. Типы высшей нервной деятельности у животных (по И. П. Павлову)

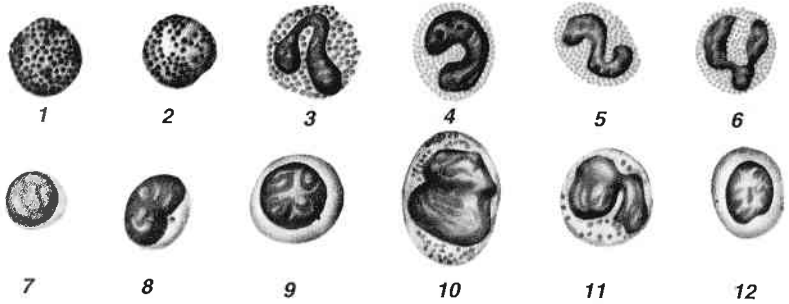


Рис. IVа. Форменные элементы крови крупного рогатого скота:

1, *2* — базофилы; *3* — эозинофил; *4* — юный нейтрофил; *5* — палочкоядерный и *6* — сегментоядерный нейтрофилы; *7* — малый, *8* — средний и *9* — большой лимфоциты; *10*, *11* — моноциты; *12* — клетка Тюрка (по Н. П. Рухлядеву)

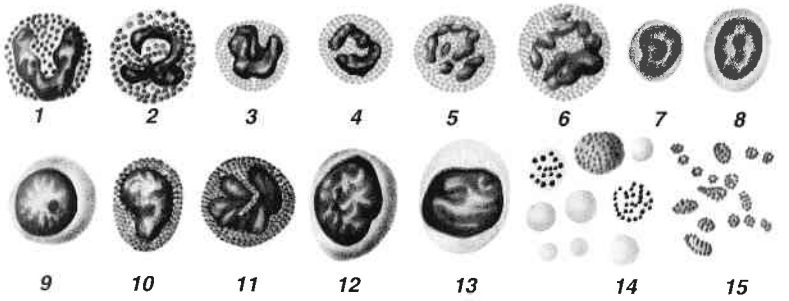


Рис. IVб. Форменные элементы крови овцы:

1 — базофил; *2* — эозинофил; *3* — юный, *4* — палочкоядерный, *5* и *6* — сегментоядерные нейтрофилы; *7* — малый, *8* — средний и *9* — большой лимфоциты; *10* и *11* — моноциты; *12* и *13* — клетки Тюрка; *14* — эритроциты и ретикулоциты; *15* — тромбоциты

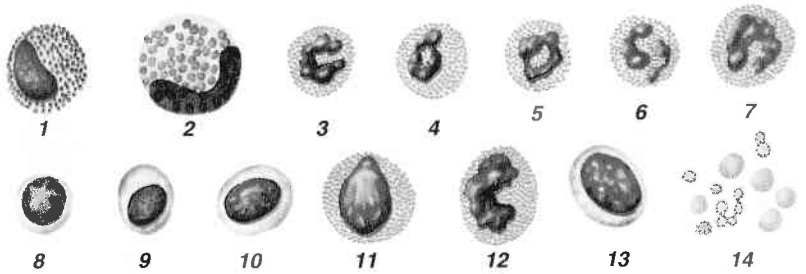


Рис. IVв. Форменные элементы крови лошади:

1 — базофил; *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* — эритроциты и тромбоциты

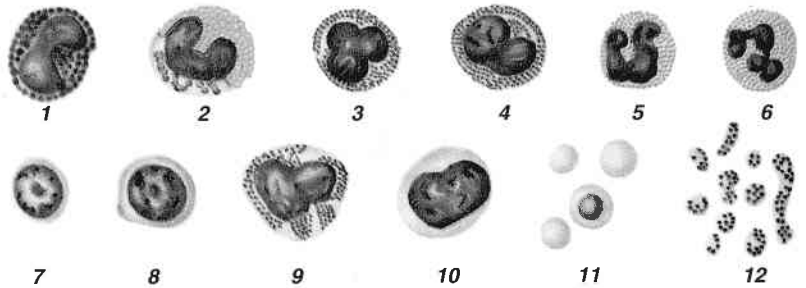


Рис. IVг. Форменные элементы крови свиньи:

1 — базофил; *2* — эозинофил; *3, 4* — юные, *5* — палочкоядерный и *6* — сегментоядерный нейтрофилы; *7* и *8* — лимфоциты; *9* — моноцит; *10* — клетка Тюрка; *11* — эритроциты разной величины; *12* — тромбоциты

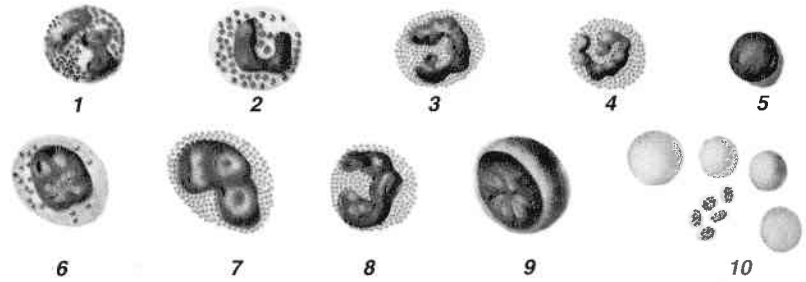


Рис. IVд. Форменные элементы крови собаки:

1 — базофил; *2* — эозинофил; *3* — палочкоядерный и *4* — сегментоядерный нейтрофилы; *5* — малый и *6* — большой лимфоциты; *7* и *8* — моноциты; *9* — клетка Тюрка; *10* — эритроциты и тромбоциты

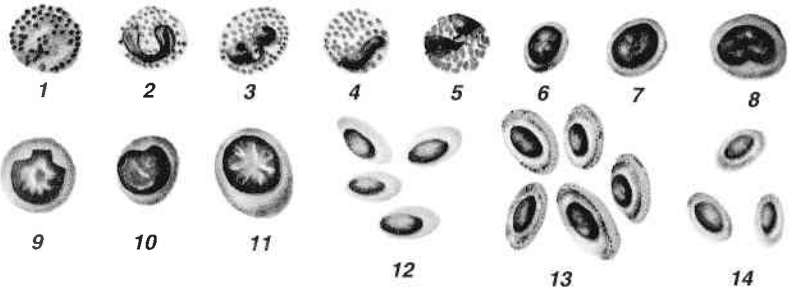


Рис. IVе. Форменные элементы крови курицы:

1 — базофил; *2* и *3* — эозинофилы; *4* — псевдоэозинофил с круглыми гранулами; *5* — псевдоэозинофил с гранулами в виде заостренных палочек; *6* — малый и *7*, *8* — более крупные лимфоциты; *9* и *10* — моноциты; *11* — клетка Тюрка; *12* — эритроциты; *13* — ретикулоциты; *14* — тромбоциты

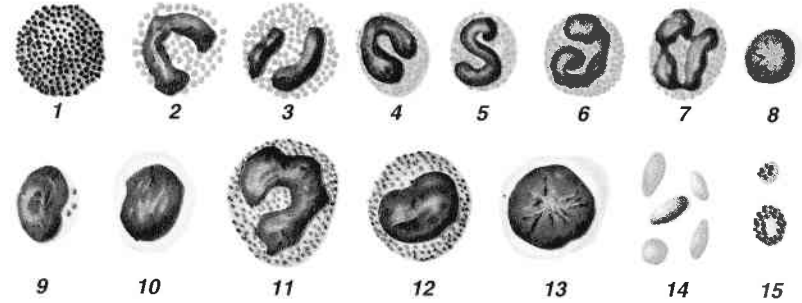


Рис. IVж. Форменные элементы крови верблюда:

1 — базофил; *2* и *3* — эозинофилы; *4* — юный, *5* — палочкоядерный, *6* и *7* — сегментоядерные нейтрофилы; *8* — малый, *9* — средний и *10* — большой лимфоциты; *11* и *12* — моноциты; *13* — клетка Тюрка; *14* — эритроциты; *15* — тромбоциты

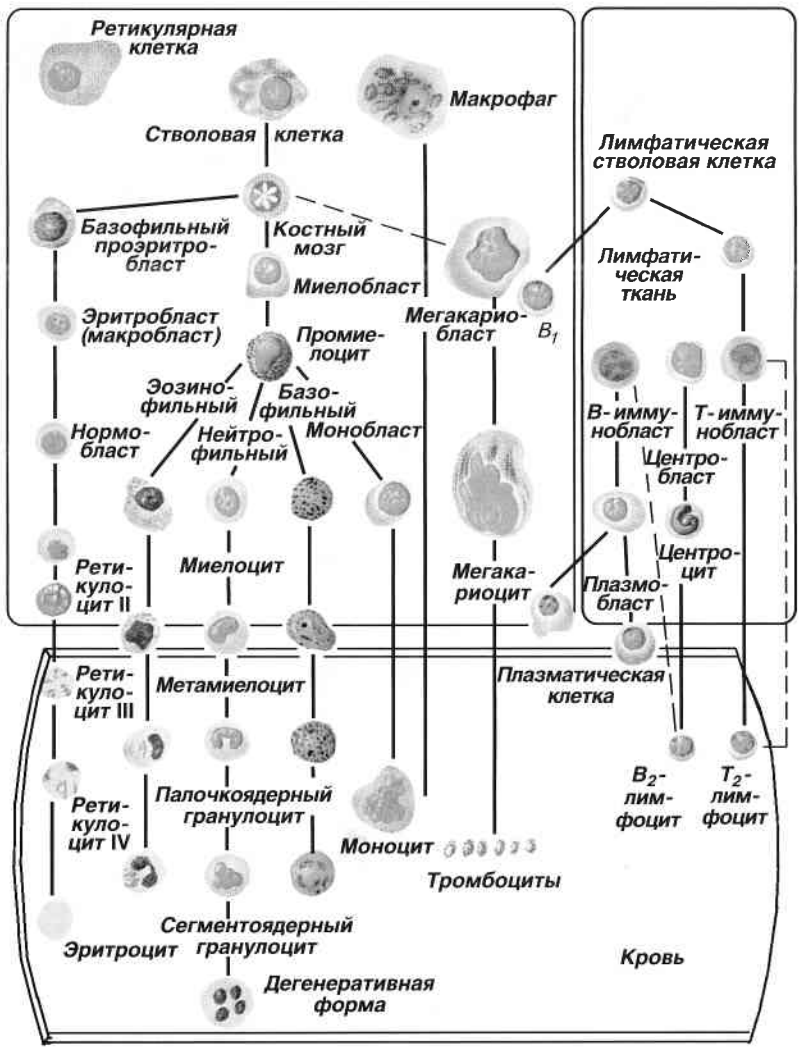


Рис. V. Схема гемопоэза

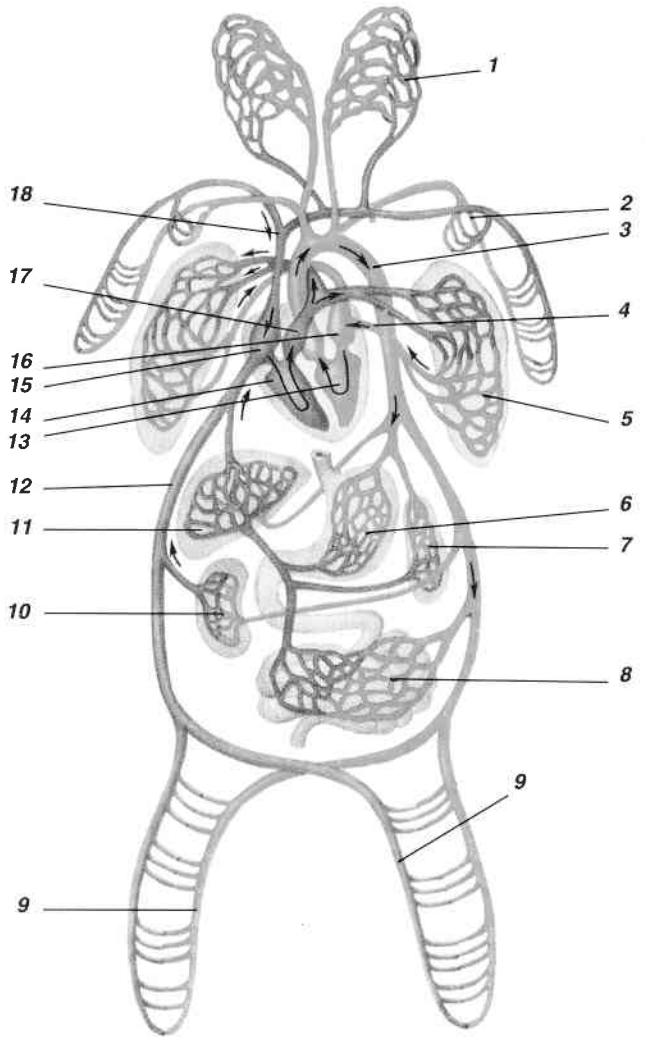


Рис. VI. Схема кровообращения млекопитающих (свиньи):

1 — сосуды головы и шеи; *2* — сосуды грудных конечностей; *3* — аорта; *4* — легочная вена; *5* — сосуды легкого; *6* — желудка; *7* — селезенки; *8* — кишечника; *9* — тазовых конечностей; *10* — почек; *11* — печени; *12* — задняя полая вена; *13* — левый желудочек сердца; *14* — правый желудочек сердца; *15* — правое предсердие; *16* — левое предсердие; *17* — легочная артерия; *18* — передняя полая вена

Красным цветом обозначена артериальная кровь, *фиолетовым* — смешанная с преимуществом венозной, *синим* — венозная

Различают несколько типов лейкоцитов в зависимости от размеров, наличия или отсутствия зернистости в протоплазме, формы ядра и др.: базофилы (0,6...1,5 %), эозинофилы (1...7 %), нейтрофилы (30...51,4 %), лимфоциты (40...60 %) и моноциты (3...7 %). Процентное соотношение отдельных форм лейкоцитов крови называется *лейкоцитарной формулой*, или *лейкограммой*.

Свойства и роль лейкоцитов. Лейкоциты выполняют различную функцию.

Нейтрофилы способны к амебовидному движению, проходят через эндотелий капилляров, активно перемещаются к месту проникновения микроорганизмов, инородных частиц, осуществляют фагоцитоз при контакте с разрушающимися клетками собственных тканей, живыми и мертвыми микроорганизмами. Один нейтрофил способен фагоцитировать и переварить за счет собственных ферментов 20...30 бактерий. Нейтрофилы секретируют в окружающую среду лизосомные катионные белки и гистоны, продуцируют интерферон (против вирусов). Нейтрофилы способны к активному движению, проходят через стенку капилляров в ткани. Количество их в крови возрастает при воспалительных процессах, проникновении микробов.

Эозинофилы обезвреживают и разрушают токсины белкового происхождения, чужеродные белки, комплексы антиген—антитело. Они продуцируют фермент гистаминазу, поглощают и разрушают гистамин (гранулы базофилов и тучных клеток). Количество их возрастает при поступлении в организм токсинов (аскаридоз и др.).

Базофилы продуцируют гистамин и гепарин, которые препятствуют свертыванию крови и расширяют капилляры, способствуют рассасыванию при воспалении. Количество их возрастает при травмах и воспалительных процессах.

Моноциты обладают выраженной фагоцитарной и бактерицидной активностью (фагоцитируют до 100 микробов, погибшие лейкоциты, поврежденные клетки в очаге воспаления). Активны в кислой среде. Количество их возрастает при воспалительных процессах.

Лимфоциты способны проникать в ткани и возвращаться обратно в кровь, живут несколько лет. Они отвечают за формирование специфического иммунитета и осуществляют иммунный надзор в организме, сохраняют генетическое постоянство внутренней среды. На оболочке лимфоцитов есть специфические участки — рецепторы, благодаря этому они активируются при контакте с чужеродными белками (микроорганизмами, клетками), осуществляют синтез защитных антител, лизис чужеродных клеток, обеспечивают реакцию отторжения трансплантата, иммунную память. Количество их возрастает при проникновении в организм микроорганизмов.

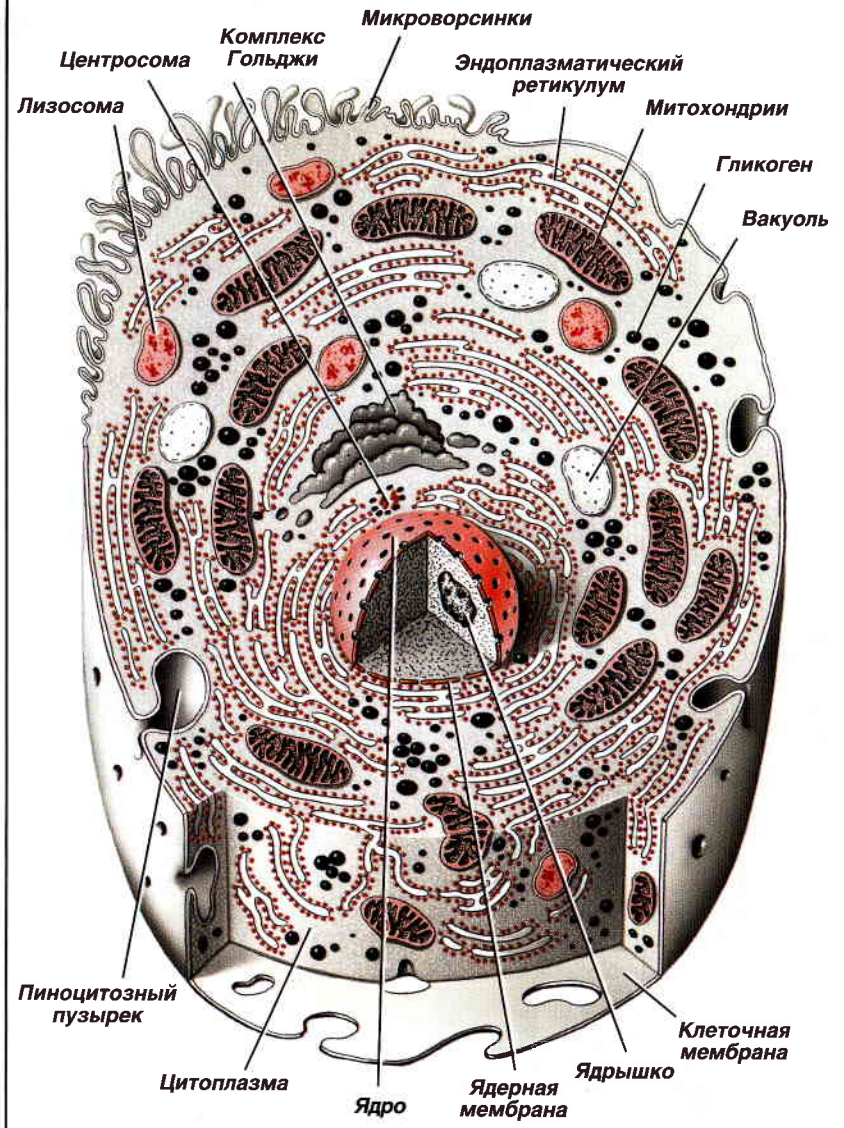


Рис. I. Животная клетка и ее компоненты

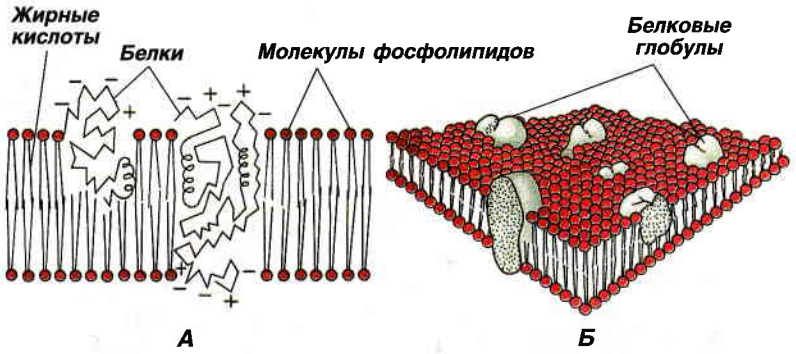


Рис. II. Модель клеточной мембраны:

А — поперечный срез; *Б* — трехмерное изображение

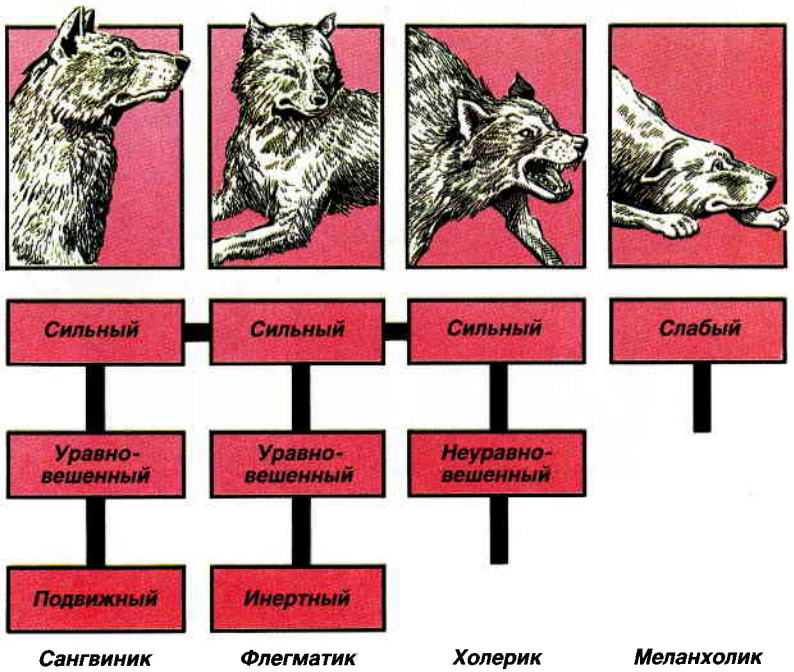


Рис. III. Типы высшей нервной деятельности у животных (по И. П. Павлову)

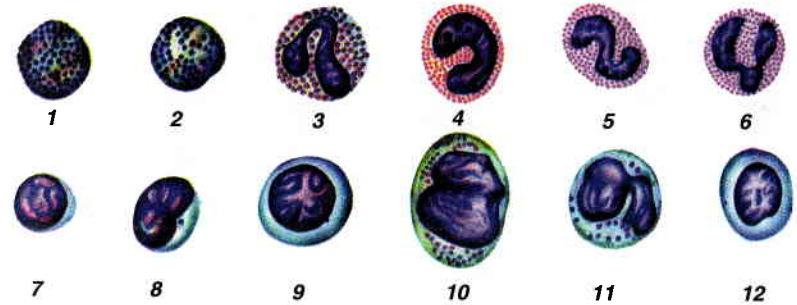


Рис. IVа. Форменные элементы крови крупного рогатого скота:

1, 2 — базофилы; *3* — эозинофил; *4* — юный нейтрофил; *5* — палочкоядерный и *6* — сегментоядерный нейтрофилы; *7* — малый, *8* — средний и *9* — большой лимфоциты; *10, 11* — моноциты; *12* — клетка Тюрка (по Н. П. Рухлядеву)

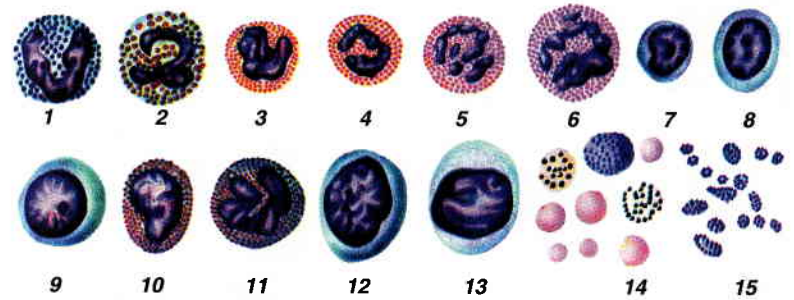


Рис. IVб. Форменные элементы крови овцы:

1 — базофил; *2* — эозинофил; *3* — юный, *4* — палочкоядерный, *5* и *6* — сегментоядерные нейтрофилы; *7* — малый, *8* — средний и *9* — большой лимфоциты; *10* и *11* — моноциты; *12* и *13* — клетки Тюрка; *14* — эритроциты и ретикулоциты; *15* — тромбоциты

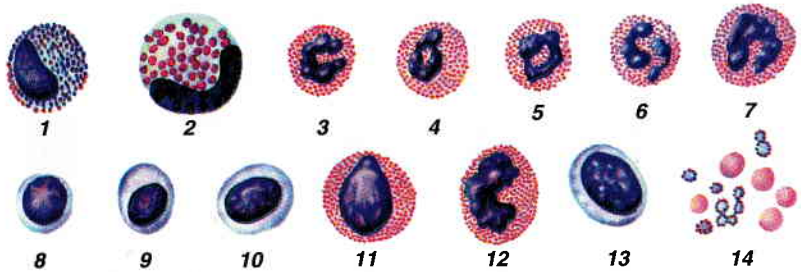


Рис. IVв. Форменные элементы крови лошади:

1 — базофил; *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* — эритроциты и тромбоциты

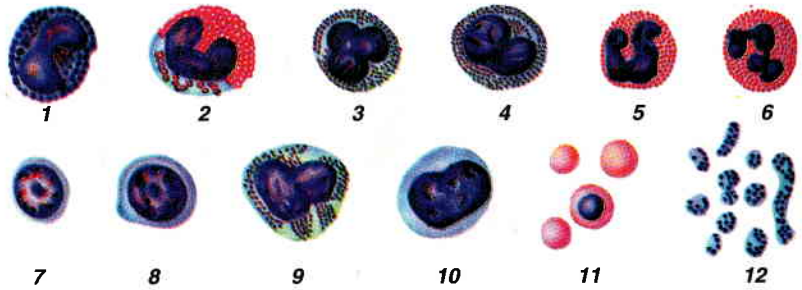


Рис. IVг. Форменные элементы крови свиньи:

1 — базофил; *2* — эозинофил; *3, 4* — юные, *5* — палочкоядерный и *6* — сегментоядерный нейтрофилы; *7* и *8* — лимфоциты; *9* — моноцит; *10* — клетка Тюрка; *11* — эритроциты разной величины; *12* — тромбоциты

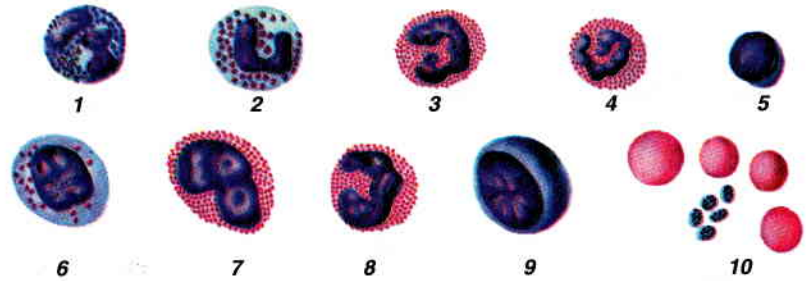


Рис. IVд. Форменные элементы крови собаки:

1 — базофил; *2* — эозинофил; *3* — палочкоядерный и *4* — сегментоядерный нейтрофилы; *5* — малый и *6* — большой лимфоциты; *7* и *8* — моноциты; *9* — клетка Тюрка; *10* — эритроциты и тромбоциты

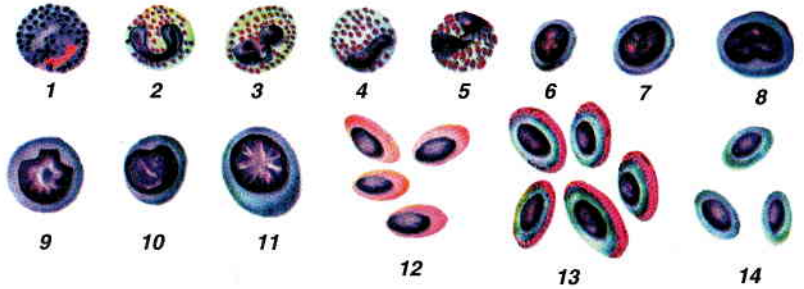


Рис. IVе. Форменные элементы крови курицы:

1 — базофил; *2* и *3* — эозинофилы; *4* — псевдоэозинофил с круглыми гранулами; *5* — псевдоэозинофил с гранулами в виде заостренных палочек; *6* — малый и *7, 8* — более крупные лимфоциты; *9* и *10* — моноциты; *11* — клетка Тюрка; *12* — эритроциты; *13* — ретикулоциты; *14* — тромбоциты

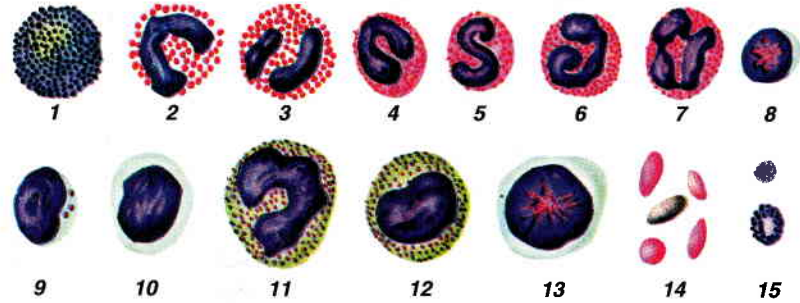


Рис. IVж. Форменные элементы крови верблюда:

1 — базофил; *2* и *3* — эозинофилы; *4* — юный, *5* — палочкоядерный, *6* и *7* — сегментоядерные нейтрофилы; *8* — малый, *9* — средний и *10* — большой лимфоциты; *11* и *12* — моноциты; *13* — клетка Тюрка; *14* — эритроциты; *15* — тромбоциты

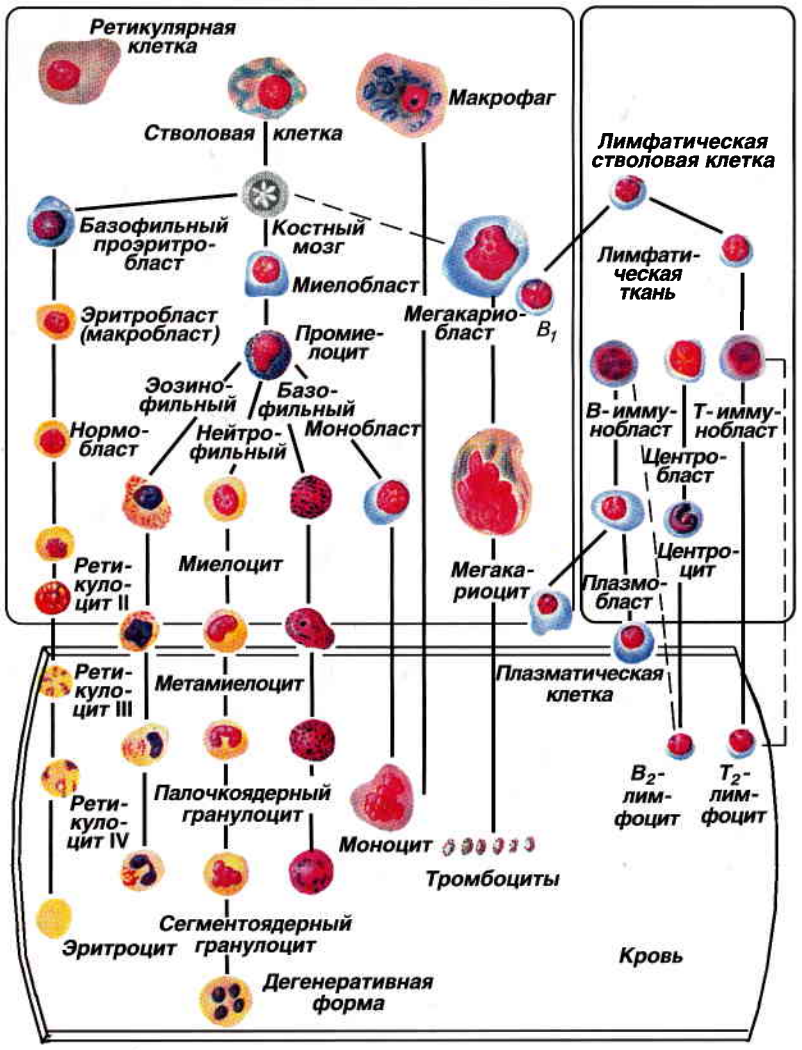


Рис. V. Схема гемопоэза

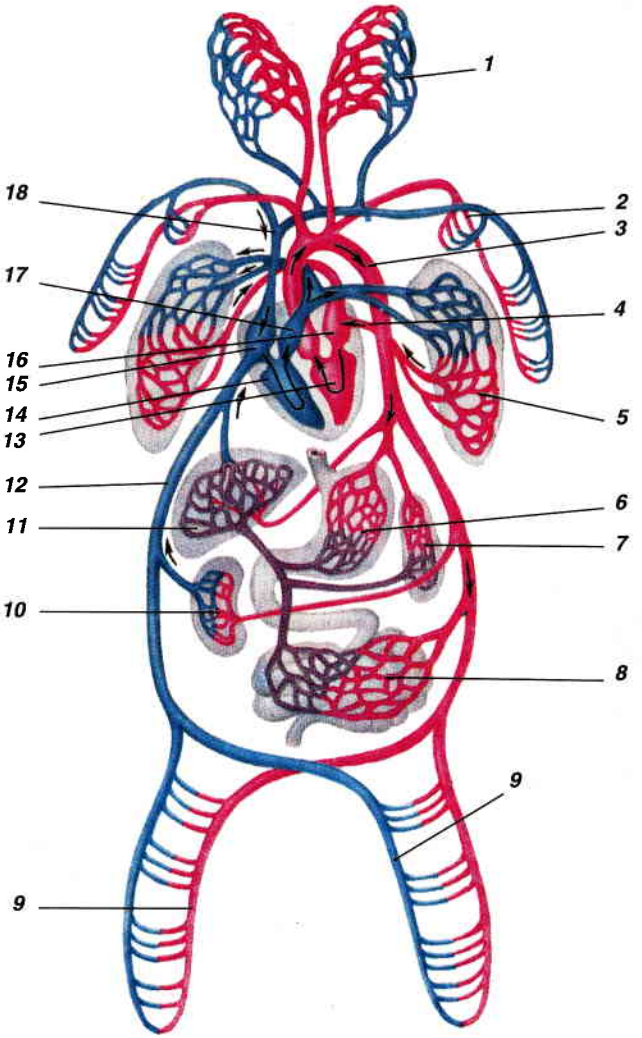


Рис. VI. Схема кровообращения млекопитающих (свиньи):

1 — сосуды головы и шеи; *2* — сосуды грудных конечностей; *3* — аорта; *4* — легочная вена; *5* — сосуды легкого; *6* — желудка; *7* — селезенки; *8* — кишечника; *9* — тазовых конечностей; *10* — почек; *11* — печени; *12* — задняя полая вена; *13* — левый желудочек сердца; *14* — правый желудочек сердца; *15* — правое предсердие; *16* — левое предсердие; *17* — легочная артерия; *18* — передняя полая вена

Красным цветом обозначена артериальная кровь, *фиолетовым* — смешанная с преимуществом венозной, *синим* — венозная

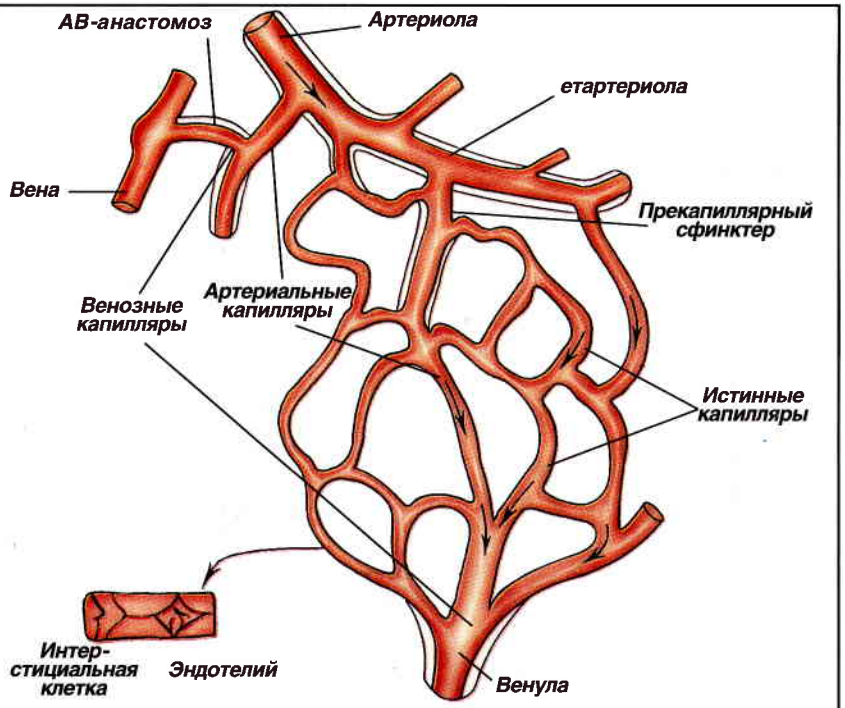


Рис. VII. Микроциркуляторное русло (схема)

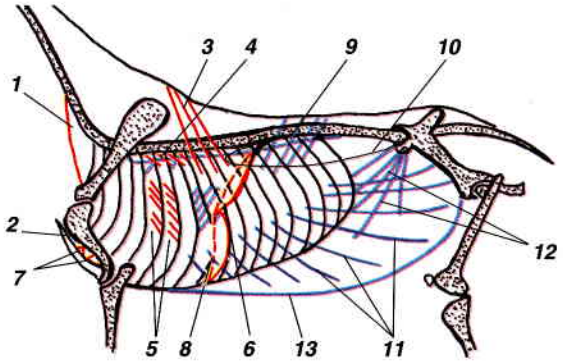


Рис. VIII. Мышцы-инспираторы и -экспираторы лошади:

Инспираторы (*красный*): *1* — лестничная средняя; *2* — прямая грудная; *3* — дорсальный зубчатый инспиратор; *4* — подниматели ребер; *5* — наружные межреберные; *6* — диафрагма. Экспираторы (*синий*): *7* — внутренние межхрящевые; *8* — внутренние межреберные; *9* — дорсальный зубчатый экспиратор; *10* — подвздошно-реберная; *11* — наружная косая брюшная; *12* — внутренняя косая брюшная; *13* — прямая брюшная

Все лимфоциты делят на три группы: Т-лимфоциты (тимусзависимые), В-лимфоциты (бурсозависимые) и нулевые.

Т-лимфоциты образуются в костном мозге, поступают и проходят дифференцировку в вилочковой железе, а затем расселяются в лимфатические узлы, селезенку, циркулируют в крови. Различают несколько форм Т-лимфоцитов: 1) клетки-*хелперы* (помощники): они взаимодействуют с В-лимфоцитами, превращая их в плазматические клетки, синтезирующие внеклеточные белки (антитела), гамма-глобулины; 2) клетки-*супрессоры* (угнетатели): они угнетают чрезмерные реакции В-лимфоцитов и поддерживают определенное соотношение разных форм лимфоцитов; 3) клетки-*киллеры* (убийцы): они взаимодействуют с чужеродными клетками и разрушают их (реакции клеточного иммунитета). Они выделяют также медиаторы иммунитета — *лимфокины*, которые разрушают чужеродные клетки путем активации их лизосомальных ферментов или с помощью макрофагов.

К Т-лимфоцитам относятся клетки *иммунной памяти* и клетки *амплифайеры*, активирующие клетки-киллеры.

В-лимфоциты образуются в костном мозге, но у млекопитающих проходят дифференцировку в лимфоидной ткани кишечника, нёбных и глоточных миндалин. При встрече с антигеном В-лимфоциты активируются, мигрируют в селезенку, лимфатические узлы, где они размножаются и трансформируются в плазматические клетки, продуцирующие антитела, иммунные гамма-глобулины.

Различают несколько форм В-лимфоцитов: 1) B_1-клетки: они образуют антитела к чужеродным полисахаридам; 2) B_2-клетки: они при участии Т-хелперов создают гуморальный иммунитет против чужеродного белка; 3) B_3-клетки: они обладают цитотоксической активностью (В-киллеры).

Нулевые лимфоциты не проходят дифференцировку в органах иммунной системы, но при необходимости способны превращаться в В-лимфоциты и Т-лимфоциты.

Количество лимфоцитов возрастает при проникновении в организм микроорганизмов.

Поддержание относительного постоянства лейкоцитарного состава периферической крови. Осуществляется благодаря взаимодействию процессов кроветворения, кроверазрушения и перераспределения. Лейкоциты образуются и развиваются в красном костном мозге, а также и в лимфатических узлах, селезенке, миндалинах, лимфоидной ткани кишечника.

Гранулоциты и моноциты развиваются в красном костном мозге. Гранулоциты развиваются из миелобласта: образуются промиелоцит, материнские миелоциты, дочерние миелоциты — базофильные, нейтрофильные, эозинофильные, соответствующий

гранулоцит. Моноцит образуется из монобласта, который происходит из гемоцитобласта и из ретикулярных клеток печени, селезенки, лимфатических узлов, превращается в промоноцит, а затем в моноцит. Лимфоциты развиваются из лимфобласта, из которого вначале развивается пролимфоцит, а затем лимфоцит.

Образование и разрушение лейкоцитов происходит непрерывно. Срок жизни разных типов лейкоцитов составляет от нескольких часов до нескольких (трех и более) суток, за исключением лимфоцитов, часть которых живет несколько лет или в течение всей жизни животных.

9.4.3. ТРОМБОЦИТЫ

Тромбоциты, или кровяные пластинки, лишены ядер. Они имеют малые размеры (самые мелкие из форменных элементов), нежное строение и чрезвычайно чувствительны к факторам внешней среды (быстро разрушаются) (см. цв. рис. IV, V).

Количество тромбоцитов в 1 л крови у одного и того же животного в обычных условиях варьирует соответственно ряду физиологических моментов (пол, возраст, сон, физиологическая нагрузка и др.). В 1 л крови у лошади содержится $(200...500)10^9$ тромбоцитов, крупного рогатого скота — $(260...700)10^9$, овцы — $(270...510)10^9$, козы — $(300...900)10^9$, свиньи — $(180...300)10^9$, кролика — $(125...250)10^9$, курицы — $(32...100)\ 10^9$ тромбоцитов.

Свойства и роль тромбоцитов. Тромбоциты могут прилипать к чужеродной поверхности. Они способны к агглютинации — образованию гемостатического гвоздя.

Тромбоциты являются источником фактора I, ускоряющего превращение фибриногена в фибрин; фактора II — тромбопластического фактора; фактора IV — антигепарин-фактора; фактора VI — серотонина; фактора VII — антифибринолизина; фактора VIII — ретрактозина; фактора IX — протеина фибринолитического действия.

Разрушаясь, тромбоциты освобождают компоненты системы свертывания крови, участвуют в свертывании крови, ретракции сгустка и лизисе образующегося при свертывании фибрина; повышают тонус сосудистой стенки. Часть тромбоцитов изливает свое содержимое в эндотелиоциты, «кормит» эндотелий сосудов.

Поддержание относительного постоянства количества тромбоцитов в периферической крови. Осуществляется благодаря взаимодействию процессов образования, разрушения и перераспределения. Тромбоциты образуются и развиваются в красном костном мозге. Продолжительность жизни тромбоцитов 8...11 сут; гибель происходит в селезенке. Количество их возрастает при травмах, повреждении сосудов.

9.4.4. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ КОЛИЧЕСТВА ФОРМЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ К МЕНЯЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ

Любые изменения количества форменных элементов крови, нарушающие нормальное течение метаболических процессов, проникновение в организм микроорганизмов, травма и другие воздействия воспринимаются рецепторами, находящимися в костном мозге, сосудах, селезенке, лимфатических узлах, лимфоидной ткани кишечника и миндалин, печени, почках, гипоталамической области. Информация с рецепторов поступает в нервный центр и приводит к формированию новой программы действия в ответ на информацию о новых условиях.

Возбуждение нервного центра происходит и гуморальным путем, образующимися или поступившими в кровь гуморальными стимулами. Новая программа действия передается через эфферентные механизмы к органам кроветворения и разрушения, обеспечивает приспособление количества и соотношения форменных элементов к новым условиям, новому уровню обменных процессов, образование иммунитета (гибель проникших в организм микроорганизмов), образование тромба, ведущее к предупреждению потери крови при травме, восстановление кровотока.

При уменьшении количества эритроцитов (или уменьшении концентрации кислорода в крови, связанном с уменьшением кислорода в окружающей среде) программа действия передается в красный костный мозг через симпатические нервные волокна и вызывает усиление образования эритроцитов, увеличение количества эритроцитов в крови (при уменьшении количества кислорода). Специфическими регуляторами эритропоэза являются *эритропоэтины*. Они образуются в почках, печени и селезенке. Предшественником эритропоэтинов является *эритрогенин*, который становится активным после образования комплекса с альфаглобулинами плазмы.

Количество эритроцитов ниже ночью, выше днем, увеличивается зимой, уменьшается весной и летом, повышается под влиянием физической нагрузки в связи с изменением концентрации соответствующих гормонов.

Образование лейкоцитов (лейкопоэз) стимулируют продукты распада самих лейкоцитов и тканей (при их воспалении и повреждении), микроорганизмы после проникновения в организм и их токсины, болевые воздействия, прием корма. При всех этих условиях через включающееся пусковое звено информация поступает в нервный центр и вызывает формирование новой программы действия. Программа действия по эфферентным нервным волокнам, иннервирующим органы кроветворения, и через органы, продуцирующие лейкопоэтины, поступает к органам кроветворе-

ния и вызывает усиление дифференциации клеток в сторону лейкопоэза, ускорение созревания лейкоцитов. Среди лейкопоэтинов обнаружены *нейтро-, базофило-, эозинофило-, моноцито-* и *лимфоцитопоэтины*. Каждое из этих соединений регулирует образование строго определенных форм лейкоцитов. Образование лейкоцитов усиливают соматотропный гормон (СТГ), глюкокортикоиды (уменьшают количество лимфоцитов и эозинофилов), эстрогены, тироксин.

После приема корма происходит перераспределение лейкоцитов, увеличение их количества в сосудах органов пищеварения.

При болевых воздействиях, травмах включаются механизмы, вызывающие через нервный центр и эфферентные проводники повышение продукции тромбоцитов. Большее значение в эфферентном звене имеют *тромбоцитопоэтины* кратковременного и длительного действия. Первые из них ускоряют отщепление кровяных пластинок от зрелых мегакариоцитов и их поступление в кровь. Дифференциацию и созревание гигантских клеток костного мозга стимулируют тромбоцитопоэтины длительного действия.

Количество тромбоцитов увеличивается под влиянием эстрогенов. Ускоряют поступление тромбоцитов из очагов гемопоэза АКТГ, адреналин, серотонин. Количество тромбоцитов возрастает при физическом напряжении, стрессе. Гибель тромбоцитов происходит в селезенке; здесь вырабатывается особое вещество спленин, тормозящее тромбоцитопоэз.

Образование плазмы крови регулируется нервно-гормонально путем приспособления деятельности пищеварительных желез.

В целом приспособление кроветворения к меняющимся условиям происходит за счет согласованной деятельности центральной нервной системы, периферической симпатической и парасимпатической иннервации и желез внутренней секреции, специфических гормонов кроветворения и других биологически активных веществ.

9.5. СВЕРТЫВАНИЕ КРОВИ

Кровь обладает свойством свертывания. С в е р т ы в а н и е м называется переход крови из жидкого состояния в желеобразный сгусток. Свертывание возникает при ранении кровеносного сосуда и сопровождается образованиями сгустка — *тромба*, который закупоривает пораненный кровеносный сосуд и тем самым предотвращает кровотечение. При ранении из клеток тканей и стенки сосудов выделяется тканевой *тромбопластин* (фосфолипид), а из поступающих наружу с кровью и быстро разрушающихся в этих условиях тромбоцитов — *кровяной тромбопластин*. Тромбопластины взаимодействуют с так называемыми *факторами плазмы крови* (их всего 13) и ионами кальция и переходят в *тромбиназу*. Тромбиназа взаимодействует с другими факторами плазмы и ионами кальция и вызывает образование *протромбиназы*, которая действует на протромбин и переводит его в *тромбин*. Тромбин действует на растворимый фибриноген плазмы и при взаимодействии с другими факторами и ионами кальция превращает его в нерастворимый *фибрин*. Фибрин выпадает в виде нитей, в которых задерживаются форменные элементы, т. е. образуется тромб. После образования в тромбе со временем происходит процесс *ретракции* (уплотнение с вытеснением сыворотки в течение 2...3 ч после образования сгустка), а затем *фибринолиз* (расщепление фибрина ферментом плазмином плазмы).

Свертывание крови и предотвращение свертывания крови обеспечиваются специальными системами организма.

9.5.1. РЕТРАКЦИЯ СГУСТКА

После образования тромба происходит уплотнение и сжимание его — р е т р а к ц и я с г у с т к а. При распаде тромбоцитов из них выделяется особый фактор *тромбостенин* (*ретрактозин*). Под его влиянием фибриновые нити сближаются, укорачиваются, образуют складки. Кровяной сгусток становится компактным, плотным и стягивает края раны. Источником энергии для ретракции сгустка служит АТФ, которая в больших количествах образуется в процессе метаболизма в тромбоцитах. Ретракция сопровождается выдавливанием из тромба сыворотки.

П р о т и в о с в е р т ы в а ю щ а я с и с т е м а — совокупность структур, продуцируемых ими факторов и механизмов регуляции их деятельности и действия, обеспечивающая предотвращение свертывания крови в сосудах.

В сосудах, в крови постоянно происходят превращение небольшого количества фибриногена в фибрин и растворение образующегося фибрина (*фибринолиз*). Ткани и тромбоциты продуцируют кровяные и тканевые факторы — *фибринокиназы* (антипротромбопластин — плазменный ингибитор фактора свертывания крови Хагемана, антитромбопластин), действие которых направлено против образования тканевой и кровяной протромбиназы.

Превращение протромбина в тромбин ингибируют гепарин (тормозит действие образовавшейся протромбиназы, формирование фибрина; образуется в базофилах крови и тучных клетках тканей), антиконвертин, ингибитор факторов VII и V.

Инактивируют и разрушают тромбин антитромбины: антитромбин I — фибрин (адсорбирует на своей поверхности тром-

бин); антитромбин II (образует комплекс с гепарином, увеличивает количество тромбина, оседающего на фибрине, препятствует действию тромбина на фибриноген); антитромбин III (ускоряет распад тромбина); антитромбин VI (блокирует активность тромбина).

В результате в поврежденной ткани начинает преобладать выработка фибрина, наступает местное свертывание крови. Механизмы фибринолитической системы увеличивают образование фибринокиназ кровяных и тканевых.

Под действием кровяных и тканевых фибринокиназ один из глобулинов плазмы — *плазминоген* (*профибринолизин*) превращается в активную форму *плазмин* (*фибринолизин*) — протеазу, близкую по химическому строению к трипсину, обладающую родством с фибрином. Под действием плазмина от фибрина путем гидролиза отщепляются растворимые пептиды. Пептиды ингибируют образование фибриногена, факторов V, VIII, XII, протромбина, снижают свертываемость крови.

Протеолитическое (фибринолитическое) действие плазмина подавляется *антиплазмином* — альбумином плазмы.

При травматических поражениях ткани из клеток тканей высвобождаются лизокиназы — проактиваторы, активирующие кровяные фибринокиназы.

9.5.2. РЕГУЛЯЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СИСТЕМЫ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩЕЙ СВЕРТЫВАНИЕ КРОВИ, И ПРОТИВОСВЕРТЫВАЮЩЕЙ СИСТЕМЫ

Деятельность свертывающей и противосвертывающей систем регулируется рефлекторно-гормонально с рецепторов боли и специфических рецепторов, воспринимающих изменение физиологических констант системы.

Действие болевых раздражителей, изменение констант свертывающей системы воспринимаются рецепторами. Информация с рецепторов поступает в центральную нервную систему, нервный центр регуляции деятельности свертывающей системы, расположенный в гипоталамусе. В центре формируется программа действия, которая по симпатическим и парасимпатическим волокнам вегетативных нервов поступает к тканям и вызывает ускорение образования факторов свертывания крови и самого свертывания крови. Импульсы, поступающие по симпатическим нервам к тканям, связанное с ними выделение в кровь норадреналина и адреналина вызывают освобождение из стенок кровеносных сосудов тромбопластинов, быстрое образование тканевой протромбиназы. Адреналин активирует фактор Хагемана, начинающий процесс

образования кровяной протромбиназы, усиливает освобождение тромбопластинов из форменных элементов крови — тромбоцитов, активирует тканевые липазы, обеспечивающие расщепление жиров и повышение поступления в кровь жирных кислот, обладающих тромбопластической активностью. По парасимпатическим нервным волокнам в условиях действия чрезвычайных раздражителей также поступают импульсы, вызывающие увеличение образования и выделения тромбопластинов.

Повышение факторов свертывания крови выше оптимального уровня рефлекторно с хеморецепторов сосудов вызывает активацию противосвертывающей системы, после образования тромба активируется фибринолитическая система.

9.6. ГРУППЫ КРОВИ

В эритроцитах обнаружены специальные вещества — а н т и г е н ы (а г г л ю т и н о г е н ы). У человека известны два агглютиногена — А и В. В плазме крови найдены антитела (а г г л ю т и н и н ы). У человека известны два агглютинина — α и β. В зависимости от сочетания агглютиногенов в эритроцитах и агглютининов в плазме кровь делят на группы.

У человека четыре комбинации антигенов и антител, т. е. четыре группы крови: I (0) группа — не содержит агглютиногенов, имеются только агглютинины α и β; II (А) группа — содержит агглютиноген А и агглютинин β; III (В) группа — содержит агглютиноген В и агглютинин α; IV (АВ) группа — содержит А и В агглютиногены и нет агглютининов. Агглютинины плазмы крови вызывают агглютинацию эритроцитов, которые содержат одноименные агглютиногены. Поэтому в крови человека нет одноименных агглютиногенов и агглютининов.

Кроме того, в крови человека найден специальный фактор, названный *резус-фактором*. Резус-фактор содержится в эритроцитах примерно у 85 % людей. У людей, имеющих резус-фактор, резус-фактор крови положительный, если же его нет — то у них отрицательный резус-фактор. При введении резус-положительной крови человеку, у которого резус-отрицательная кровь, у последнего происходит выработка специфических агглютининов и гемолизинов, которые разрушают его эритроциты. Повторное введение такой крови может вызвать агглютинацию и гемотрансфузионный шок.

Необходимость знания групп крови, резус-фактора связана с практикой переливания крови. Переливать от одного человека другому можно только одногруппную и одно**резусную** кровь. Переливание крови другой группы (несовмести**мой)** может выз-

вать гемотрансфузионный шок (при этом антитела склеивают эритроциты, содержащие одноименные антигены, эритроциты разрушаются, вызывают внутрисосудистое свертывание крови и закупорку микроциркуляторных сосудов), что нередко ведет к смерти.

В эритроцитах сельскохозяйственных животных обнаружено большое количество антигенных факторов (их обозначают буквами латинского алфавита (А, В, С и т. д.) в соответствии с международной номенклатурой. Естественных антител — агглютининов в плазме крови нет или мало. Группу крови определяют по тому или иному сочетанию антигенов. Систему групп крови составляют антигены, наследование которых взаимообусловлено. Антигенные факторы у сельскохозяйственных животных определяют с помощью антител, образовавшихся после предварительной иммунизации — введения им эритроцитов. У крупного рогатого скота идентифицировано 100 антигенных факторов, объединенных в 12 систем; у свиней 50 антигенов, образующих 14 систем; у овец — около 100, образующих 7 систем; у лошадей — около 30, образующих 8 систем; у кур — 60 антигенов, сгруппированных в 14 систем.

Необходимость знания групп крови у животных также связана с переливанием крови. Переливают от одного животного другому кровь только одной группы. Однократное переливание крови животному безопасно. Перед переливанием крови определяют совместимость крови донора и реципиента.

Удивительная антигенная неповторимость у животных представляет генотипические признаки, передаваемые по наследству от отца и матери и не изменяющиеся на протяжении всей жизни, которые широко используют при определении родства животных в племенной работе.

Контрольные вопросы и задания

1. Чем представлена внутренняя среда организма сельскохозяйственных животных? Дайте определение понятиям «система крови», «кровь». **2**. Какие структуры и процессы, образующие систему, обеспечивают оптимальный для метаболизма объем циркулирующей крови? **3**. Назовите периферические исполнительные органы системы крови, роль каждого из них в обеспечении приспособительных реакций системы, периферические процессы, которые осуществляются в этих органах. **4**. Дайте характеристику состава и свойств крови. **5**. Поясните определение и ход процесса свертывания крови. Каковы факторы, способствующие свертыванию крови, методические приемы определения времени свертывания крови, их сущность и практическая значимость, время свертывания крови у лошади, крупного рогатого скота, овец, свиней, кур, кошек, собак? Чем представлены противосвертывающая и фибринолитическая системы крови и каковы их роли? **6**. Назовите буферные системы крови и их роль. Каковы особенности реакции каждой буферной системы крови? **7**. Поясните принципы деления крови на группы. Каково практическое значение определения групп крови у животных? **8**. Охарактеризуйте понятие «плазма крови», ее состав и свойства. **9**. Назовите белки плазмы крови и роль каждого из них. **10**. Охарактеризуйте механизм регуляции количества, состава и свойств плазмы крови на относительно постоянном уровне, характерном для каждого вида, пола и возраста животных. **11**. Каковы роли плазмы крови и крови в целом? **12**. Какой объем крови в организме лошади, крупного рогатого скота, свиней, овец, кур, собак и кошек? **13**. Какова специфика распределения крови по органам и тканям в организме сельскохозяйственных животных? **14**. Охарактеризуйте механизм регуляции объема, состава и свойств циркулирующей крови при изменении условий, физической нагрузке, во время беременности, лактации, при недостаточном или избыточном поступлении воды в организм животного. **15**. Перечислите форменные элементы крови, их виды. **16**. Охарактеризуйте строение, свойства эритроцитов и роли их в организме животных. **17**. Что понимают под эритропоэзом, где и как он осуществляется и каковы механизмы его регуляции? Какова продолжительность жизни эритроцитов и где они разрушаются? **18**. Назовите виды лейкоцитов, структурные особенности и их роли. Что называют лейкограммой? **19**. Охарактеризуйте лейкопоэз, где и как он происходит; механизм регуляции лейкопоэза. Какова продолжительность жизни лейкоцитов и где они разрушаются? **20**. Что представляют собой тромбоциты, каковы их свойства и роли? **21**. Охарактеризуйте тромбоцитопоэз: где и как осуществляется, каковы механизмы его регуляции. Назовите срок жизни тромбоцитов и места их разрушения в организме. **22**. Назовите параметры приспособительной реакции системы, обеспечивающей оптимальное для метаболизма количество форменных элементов крови, у различных сельскохозяйственных животных, кошек и собак. **23**. Какие методические приемы и методики используются для подсчета эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов, выведения лейкоцитарной формулы? **24**. Охарактеризуйте методики определения состава и свойств крови, исследования соотношения плазмы и форменных элементов в крови, резервной щелочности, буферных свойств крови. Каково практическое значение определения состава и свойств крови?

10. ИММУННАЯ СИСТЕМА

Организм животного устойчив ко всему для него генетически чужеродному. Такая устойчивость, или резистентность, организма к воздействию различных повреждающих факторов, как поступающих извне, так и к собственным измененным клеткам, обусловлена целым рядом защитных механизмов.

Прежде всего это механизм неспецифической защиты (естественная резистентность). Он представлен механическими барьерами кожи и слизистых оболочек, препятствующими проникновению внутрь микроорганизмов и другого чужеродного организма. Эти барьеры дополняются деятельностью мерцательного эпителия, свойствами слизи, лизоцима, лактоферина и итерферонов. В случае проникновения генетически чужеродного через кожу и слизистые оболочки в его удалении и удалении собственных измененных клеток участвуют комплемент, нейтрофилы и другие гранулоциты, макрофаги.

Помимо механизма неспецифической защиты в обеспечении устойчивости к инфекционным и другим чужеродным агентам участвуют механизмы специфической защиты — иммунная система, лимфоциты и антитела, которые являются продуктом деятельности иммунной системы.

10.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

Иммунная система — это специальная система организма, обеспечивающая защиту его от всего генетически чужеродного, распознающая антигены, поступающие извне, и собственные измененные клетки. Она вместе с нервной и эндокринной системами обеспечивает поддержание постоянства иммунного статуса организма и его приспособление к изменяющимся условиям внешней и внутренней среды, контролируя качественное постоянство генетически обусловленного клеточного и гуморального состава организма.

Иммунная система обеспечивает: 1) защиту организма от внедрения чужеродных клеток и от возникших в организме модифицированных клеток (например, злокачественных); 2) уничтожение старых, дефектных и поврежденных собственных клеток, а также клеточных элементов, не характерных для данной фазы развития организма; 3) нейтрализацию с последующим удалением всех генетически чужеродных для данного организма высокомолекулярных веществ биологического происхождения (белков, полисахаридов, липополисахаридов и др.); 4) продукцию разнообразных биологически активных веществ, обладающих широким спектром действия и поддерживающих сложную ответную реакцию всего организма на внедрение чужеродных клеток, вирусов, иммунное повреждение, а также воспаление, репарацию и регенерацию (цитокинов, ростовых факторов, медиаторов воспаления и пр.); 5) вовлечение для оптимизации реализуемых ею защитных реакций нервной и эндокринной систем.

Иммунная система представлена совокупностью органов, тканей и клеток, деятельность которых обеспечивает иммунитет.

10.2. ОРГАНЫ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

Органы и ткани иммунной системы подразделяют на центральные и периферические.

10.2.1. ЦЕНТРАЛЬНЫЕ ОРГАНЫ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

К центральным органам иммунной системы принадлежат красный костный мозг, тимус (вилочковая железа), лимфатические узлы кишечника (у млекопитающих), фабрициева бурса (у птиц), во внутриутробном (антенатальном) периоде — печень.

Все клетки иммунной системы происходят из гемопоэтических (кроветворных) стволовых клеток красного костного мозга и печени (у плодов), которые затем дифференцируются. Главными клетками иммунной системы являются лимфоциты. В центральных органах иммунной системы происходит созревание лимфоцитов.

В красном костном мозге происходят размножение и одновременно раннее антигеннезависимое созревание и дифференцировка (приобретение характерных морфологических и функциональных свойств) лимфоцитов. Уменьшение количества стволовых клеток и нарушение их дифференцировки приводят к иммунодефицитам.

В тимусе происходит дифференцировка клеток — предшественниц Т-лимфоцитов и превращение их в зрелые Т-лимфоциты. Часть созревающих Т-лимфоцитов направлена против собственных антигенов. Регулируют дифференцировку и функции Т-лимфоцитов вырабатываемые здесь же гормоны (например, тимозин).

Фабрициева бурса (сумка) — дивертикул клоаки у птиц. Здесь поселяются стволовые клетки, созревают и дифференцируются в В-лимфоциты (называют бурсозависимыми).

От центральных органов В- и Т-лимфоциты переносятся кровью к периферическим органам иммунной системы. Т-лимфоциты в дальнейшем формируют клеточный иммунитет, а В-лимфоциты — гуморальный. Это деление условно и сделано лишь с целью удобства восприятия.

10.2.2. ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ОРГАНЫ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

В периферические органы иммунной системы — это лимфоузлы, селезенка, лимфатические фолликулы по ходу пищеварительного тракта — поступают зрелые лимфоциты. Эти органы связаны между собой кровеносными и лимфатическими сосудами. Перемещаясь по этим сосудам, В- и Т-лимфоциты получают информацию об антигене, контактируя с ним, и передают ее во все органы иммунной системы, где они пролиферируют и дифференцируются, превращаясь в иммунокомпетентные клетки.

Лимфатические узлы расположены по ходу лимфатических сосудов, задерживают антигены и предотвращают их распространение. В паренхиме лимфоузла различают корковое и мозговое вещество (рис. 51). Корковое вещество — В-зависимая зона (содержит лимфатические фолликулы, состоящие в основном из В-лимфоцитов); паракортикальная зона — Т-зависимая зона (Т-лимфоциты расположены преимущественно в паракортикальной зоне). Селезенка задерживает и уничтожает антигены, циркулирующие в крови. Лимфоидная ткань селезенки представлена островками белой пульпы, которые подобно лимфоузлам имеют фолликулярное строение и разделены на В- и Т-зависимые зоны.

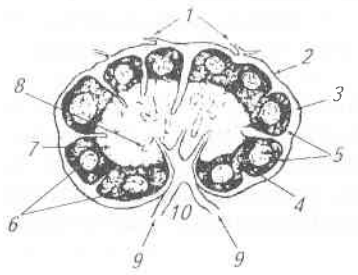


Рис. 51. Строение лимфатического узла:

1 — приносящие лимфатические сосуды; *2* — выносящий лимфатический сосуд; *3* — капсула; *4* — подкапсульный синус; *5* — корковое вещество; *6* — лимфатические фолликулы; *7* — паракортикальная зона; *8* — мозговое вещество; *9* — выносящие лимфатические сосуды; *10* — ворота лимфоузла

Лимфатические фолликулы пищеварительного тракта — это миндалины, собственно лимфатические фолликулы и пейеровы бляшки. Лимфатические фолликулы также разделены на В- и Т-зависимые зоны. Большое количество лимфоцитов находится в собственной слизистой оболочке и среди клеток эпителия тонкого и толстого отделов кишечника.

10.3. КЛЕТКИ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

К клеткам иммунной системы относят лимфоциты (главные клетки иммунной системы) и фагоциты.

10.3.1. ЛИМФОЦИТЫ

Лимфоциты — это незернистые лейкоциты, развивающиеся из лимфоидных стволовых клеток. Они обладают уникальным свойством — *способностью распознавать антиген*. Различают В-, Т-лимфоциты и нулевые клетки. Т-лимфоциты составляют 70...80 %, В-лимфоциты — 10...15 и оставшиеся лимфоциты, называемые *нулевыми клетками*, — около 10 % лимфоцитов крови.

Под световым микроскопом все лимфоциты одинаковы. Их можно отличить друг от друга по антигенам клеточной поверхности и функциям:

по антигенам клеточной поверхности: выявленные с помощью моноклональных антител, меченных флуоресцентными красителями, антигены клеточной поверхности называют *кластерами дифференцировки* и обозначают буквами CD (англ. cluster of differention) и нумеруют: CD1 — Т-лимфоциты коркового вещества тимуса, CD2 — Т- и NK-лимфоциты, CD3 — Т-лимфоциты, CD4 — Т-лимфоциты, моноциты, CD5 — Т- и В-лимфоциты и т. д.;

по функциям: В-лимфоциты способны вырабатывать антитела к разным антигенам и являются *основными эффекторами гуморального иммунитета*, т. е. ответственными за гуморальный иммунный ответ. От других клеток их можно отличить по наличию иммуноглобулинов (в основном иммуноглобулины IgD и IgM) на клеточной мембране, которые служат специфическими рецепторами для антигенов.

Т-лимфоциты участвуют *в реакциях клеточного иммунитета*: аллергических реакциях замедленного типа, реакции отторжения трансплантата и др., обеспечивают противоопухолевый иммунитет. Популяция Т-лимфоцитов включает две субпопуляции: лимфоциты CD4 — Т-хелперы и лимфоциты CD8 — цитотоксические Т-лимфоциты-киллеры и Т-супрессоры. Помимо этого существуют два типа Т-хелперов: Th1 и Th2.

Нулевые клетки (или большие гранулярные лимфоциты) имеют ряд морфологических особенностей: они несколько крупнее В- и Т-лимфоцитов, имеют бобовидное ядро. По функциональным характеристикам нулевые клетки отличаются от В- и Т-лимфоцитов тем, что распознают антиген без ограничения по главному комплексу гистосовместимости (ГКГС) и не образуют клетки памяти. Одна из разновидностей нулевых клеток — NK-лимфоциты. На их поверхности есть *рецепторы* к *Fc-фрагменту иммуноглобулинов*, благодаря чему они могут присоединяться к покрытым антителами клеткам-мишеням и разрушать их. Это явление получило название *антителозависимой клеточной цитотоксичности*. NK-лимфоциты могут и без участия антител разрушать клетки-мишени, например опухолевые или инфицированные вирусами.

10.3.2. ФАГОЦИТЫ

К фагоцитам относят макрофаги, моноциты, гранулоциты (нейтрофилы, эозинофилы, базофилы). Они мигрируют в очаг воспаления, проникая в ткани сквозь стенки капилляров, поглощают и переваривают антиген.

Макрофаги и моноциты. Клетки-предшественницы макрофагов — моноциты, выйдя из костного мозга, в течение нескольких суток циркулируют в крови, а затем мигрируют в ткани. Роль макрофагов в иммунитете исключительно важна — они обеспечивают фагоцитоз, переработку и представление антигена Т-лимфоцитам. Макрофаги вырабатывают ферменты, некоторые белки, кислородные радикалы, простагландины и лейкотриены, цитокины (интерлейкины-1 и -6, фактор некроза опухолей и др.). Моноциты являются также предшественниками клеток Лангерганса, клеток микроглии и других клеток, способных к переработке и представлению антигена. В отличие от В- и Т-лимфоцитов макрофаги и моноциты не способны к специфическому распознаванию антигена.

Нейтрофилы. Основная их функция — фагоцитоз. Действие нейтрофилов, как и макрофагов, неспецифично.

Эозинофилы. Играют важную защитную роль от гельминтов и простейших. Обезвреживают и разрушают токсины белкового происхождения, чужеродные белки. По свойствам эозинофилы сходны с нейтрофилами, но обладают меньшей фагоцитарной активностью. В норме эозинофилы угнетают воспаление.

Базофилы и тучные клетки. Синтезируют и выделяют медиаторы — гистамин, лейкотриены, простагландины, фактор активации тромбоцитов, которые повышают проницаемость сосудов и участвуют в воспалении. Базофилы циркулируют в крови; время их жизни составляет всего несколько суток. Тучные клетки, которых значительно больше, чем базофилов, находятся в тканях. Базофилы и тучные клетки несут на своей поверхности рецепторы иммуноглобулина IgE и играют важнейшую роль в аллергических реакциях немедленного типа.

10.4. СПЕЦИФИЧЕСКИЕ И НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ЗАЩИТНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

Специфические механизмы защиты составляют гуморальное и клеточное звенья иммунной системы. Специфичность механизма заключается в способности распознавать антиген и сохранять память о нем.

Фагоцитоз и опосредованное комплементом разрушение клеток относят к неспецифическим механизмам защиты.

Функционально специфические и неспецифические механизмы тесно связаны. Развитие иммунного ответа невозможно без участия макрофагов, в то же время активность макрофагов регулируется лимфоцитами.

10.4.1. ИММУНИТЕТ. МЕХАНИЗМЫ ИММУНИТЕТА

Иммунитет — это невосприимчивость организма к инфекционным и другим чужеродным агентам (*антигенам*), обусловленная наличием в крови и тканях специальных защитных веществ — *антител*. Известны два основных вида иммунитета (иммунного ответа) к антигену — *гуморальный* и *клеточный*.

10.4.1.1. АНТИГЕНЫ

Антигены — это вещества, которые несут признаки чужеродной для организма генетической информации и вызывают иммунный ответ: образование специфических нейтрализующих их антител. Распознаются в организме антигены Т-лимфоцитами и специфическими антителами. Антигены обычно представляют собой микробный белок, белки животных других видов и другие вещества, состоящие из макромолекулы-носителя с высокой молекулярной массой — более 10 000 (белки или полисахариды) и структурных компонентов (детерминант) на поверхности молекулы. Они обычно поступают в организм через слизистые оболочки дыхательной и пищеварительной систем.

10.4.1.2. АНТИТЕЛА

Антитела — это специфические соединения — иммуноглобулины (Ig — белковые вещества), образующиеся в организме в ответ на чужеродный белок (антиген), проникший в него. Все антитела специфичны и оказывают действие только против определенного антигена (инфекции). Антитела могут сохраняться в организме длительное время, защищая его.

Иммуноглобулины (Ig) — это гликопротеины, секретируемые плазматическими клетками. Выработка антител происходит, как правило, после антигенной стимуляции. Известны пять классов иммуноглобулинов — IgA, IgG, IgM, IgD и IgE.

В основе строения молекул иммуноглобулинов лежит Y-образная структура, состоящая из двух тяжелых и двух легких цепей, соединенных дисульфидными мостиками. Антитела имеют антигенсвязывающие Fab-фрагменты и фрагмент Fc, который не связывает антигены, но может реагировать с макрофагами, лимфоцитами и факторами комплемента.

Иммуноглобулины различают по типу полипептидных цепей и функциям. Для распознавания всего многообразия антигенов окружающей среды иммунная система вырабатывает не менее 10^8 антител разной специфичности. Специфичность антител, т. е. способность распознавать какой-либо один антиген, определяется аминокислотной последовательностью вариабельных областей полипептидных цепей, которые кодируются ДНК. Так, в зрелом В-лимфоците участок ДНК, кодирующий вариабельность областей полипептидных цепей, состоит из пяти генов.

Иммуноглобулины различных классов отличаются по функциям.

IgG — основные иммуноглобулины плазмы крови. Обладают максимальной способностью проникать в ткани, поэтому наиболее эффективно связывают и удаляют антигены (нейтрализация, опсонизация, агглютинизация антигенов, разрушение бактерий, гемолиз). Вырабатываются как при первичном, так и при вторичном иммунном ответе и являются основным классом иммуноглобулинов, вырабатываемых при вторичном иммунном ответе.

IgM проникают в ткани (исключение — не проходят через плаценту) и осуществляют нейтрализацию, опсонизацию и агглютинизацию антигенов, вызывают разрушение бактерий, гемолиз (обеспечивают первую линию защиты организма). Являются естественными антителами к эритроцитарным антигенам A, B и др. Они — антигенраспознающий рецептор В-лимфоцитов и составляют основную долю иммуноглобулинов, вырабатываемых при первичном иммунном ответе.

IgA находятся в секрете слизистых оболочек (в стенке кишечника новорожденных специальный механизм обеспечивает переход IgA в

кровь), молозиве (основной иммуноглобулин в молозиве животных) и крови. Они обеспечивают нейтрализацию антигена на уровне слизистых оболочек, т. е. местную защитную реакцию.

IgD находятся на мембранах В-лимфоцитов и выполняют роль рецепторов, обеспечивающих распознавание антигенов; в плазме их мало.

IgE фиксированы на мембранах тучных клеток и базофилах, связываются с антигеном с высвобождением медиаторов воспаления, повышают проницаемость сосудов при контакте с антигеном, участвуют в аллергических реакциях немедленного типа.

10.4.1.3. ГУМОРАЛЬНЫЙ ИММУНИТЕТ

Гуморальный иммунитет связан с образованием антител. Антигенраспознающие рецепторы В-лимфоцитов представляют собой молекулы иммуноглобулинов. При связывании антигена с соответствующим рецептором и под влиянием цитокинов, вырабаты-

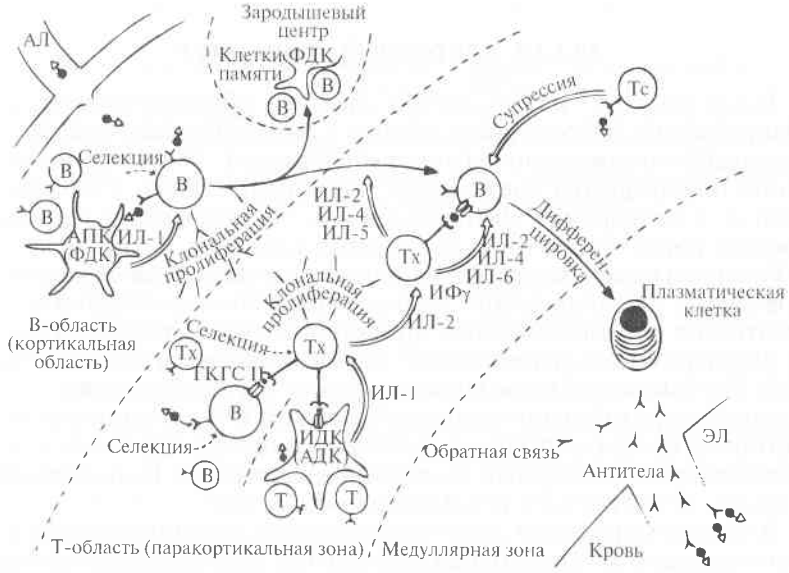


Рис. 52. Основные этапы формирования гуморального иммунного ответа (по Дж. Плейферу, 1999):

АЛ — афферентный (приносящий) лимфатический сосуд; В — В-лимфоцит; АПК — антиген-представляющая клетка (ФДК — фолликулярная дендритная клетка, специализированная для представления антигена В-лимфоцитам в кортикальной области); ИЛ-1 — интерлейкин-1; Тх — Т-хелпер; ГКГС II — молекула главного комплекса гистосовместимости II; ИДК — интердигитальная дендритная клетка, специализированная для представления антигена Т-лимфоцитам в паракортикальной зоне; ИЛ-2, ИЛ-4, ИЛ-6 — соответственно интерлейкины — 2-, 4-, 6-; ИФγ — интерферон, выделяемый Т-хелпером; ЭЛ — эфферентный (выносящий) лимфатический сосуд

ваемых моноцитами, макрофагами и Т-лимфоцитами, происходит активация В-лимфоцитов, которые начинают делиться и дифференцироваться в лимфатических узлах в *плазматические клетки* (рис. 52). Часть активированных В-лимфоцитов превращаются в *клетки памяти*, которые обеспечивают более быстрый и эффективный иммунный ответ при повторном контакте с антигеном.

Первичный иммунный ответ включает четыре стадии: на I стадии, которая занимает 3...4 сут, антитела к соответствующему антигену в сыворотке отсутствуют; на II стадии появляются IgM и спустя 10...14 сут после контакта с антигеном — IgG; на III стадии уровень антител остается постоянным; на IV стадии иммунный ответ обычно растягивается на месяцы, и она характеризуется постепенным снижением уровня антител.

Вторичный иммунный ответ развивается при повторном контакте с антигеном. Антитела, главным образом IgG, появляются быстрее и в более высоком титре, чем при первичном иммунном ответе.

10.4.1.4. КЛЕТОЧНЫЙ ИММУНИТЕТ

Клеточный иммунитет связан с образованием специализированных клеток, реагирующих с антигеном посредством его связывания и последующего разрушения (рис. 53). Иммунная реакция опосредована клетками — цитотоксическими Т-лимфоцитами и Т-хелперами. Цитотоксические Т-лимфоциты непосредственно контактируют с чужеродными клетками и разрушают их, а Т-хелперы вырабатывают биологически активные вещества — *цитокины,* активирующие макрофаги. По способности вырабатывать разные цитокины и участвовать в регуляции клеточного и гуморального иммунитета Т-хелперы подразделяют на Th1 и Th2. Первые вырабатывают интерферон-γ и интерлейкин-2, стимулируют пролиферацию цитотоксических Т-лимфоцитов и активируют макрофаги, вторые вырабатывают интерлейкины-4, -5 и -6, стимулируют пролиферацию и дифференцировку В-лимфоцитов, а также синтез антител разных классов.

Т-клетки связывают антигены, если они ассоциированы с расположенными на поверхности животных клеток определенными антигенными структурами, которые называются *главным комплексом гистосовместимости.*

Главный комплекс гистосовместимости (ГКГС) — это группа генов и кодируемых ими антигенов клеточной поверхности, которые играют важнейшую роль в распознавании чужеродного и развитии иммунного ответа. Антигены ГКГС подразделяют на антигены класса I и II. Антигены ГКГС класса I необходимы для

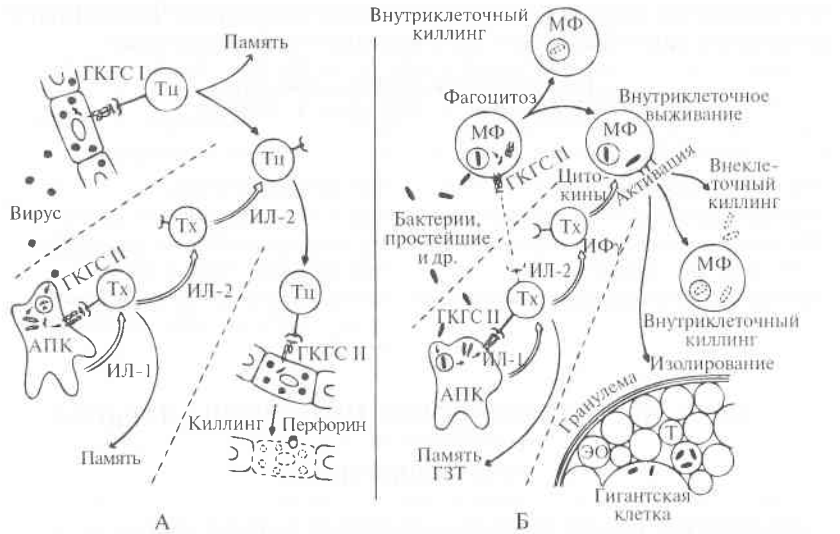


Рис. 53. Основные этапы формирования клеточного иммунного ответа (по Дж. Плейферу, 1999):

А — иммунитет против вирусов; Б — иммунитет против бактерий и других паразитов; Тц — цитотоксический Т-лимфоцит (Т-киллер); ГКГС I — молекулы ГКГС класса I; ГКГС II — молекулы ГКГС класса II; Тх — Т-хелпер; АПК — антигенпредставляющая клетка; ИЛ-1 — интерлейкин-1; ИЛ-2 — интерлейкин-2; МФ — макрофаг; ИФγ — интерферон, выделяемый Т-хелперами; ЭО — эозинофил; Т — Т-лимфоцит

распознавания трансформированных клеток цитотоксическими Т-лимфоцитами. Важнейшая функция антигенов ГКГС класса II — обеспечение взаимодействия между Т-лимфоцитами и макрофагами в процессе иммунного ответа. Т-хелперы распознают чужеродный антиген лишь после его переработки макрофагами, соединения с антигенами ГКГС класса II и появления этого комплекса на поверхности макрофага. Способность Т-лимфоцитов распознавать чужеродные антигены только в комплексе с антигенами ГКГС называют *ограничением по ГКГС.*

Клеточный иммунитет проявляется в виде: 1) аллергических реакций замедленного типа (например, туберкулиновые пробы, аллергический контактный дерматит); 2) защиты против внутриклеточных паразитов; 3) противовирусного и противогрибкового иммунитета; 4) отторжения трансплантата; 5) противоопухолевого иммунитета.

При иммунном ответе обычно действуют механизмы как гуморального, так и клеточного иммунитета, но в разной степени. Гуморальный иммунный ответ более быстрый, чем клеточный. Как в

гуморальной, так и в клеточной системе вторичные иммунные ответы протекают быстрее и интенсивнее, чем первичные.

Основные характеристики иммунитета (Д. Адельман, Х. Кесарвала, Т. Фишер)

Гуморальный иммунитет	*Клеточный иммунитет*
Опосредован антителами	Опосредован клетками
Клетки-эффекторы — В-лимфоциты	Клетки-эффекторы — Т-лимфоциты
Пассивный иммунитет формируется при введении сыворотки	Пассивный иммунитет формируется при введении лимфоцитов
Основа антибактериального иммунитета	Основа противовирусного, противоопухолевого, противогрибкового иммунитета

10.4.2. НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЗАЩИТЫ

10.4.2.1. ФАГОЦИТОЗ

Фагоцитоз играет важнейшую роль в защите организма от чужеродного и является неспецифическим клеточным защитным механизмом.

Различают две группы фагоцитов: циркулирующие и тканевые. К циркулирующим фагоцитам относят все гранулоциты и моноциты, к тканевым фагоцитам — макрофаги соединительной ткани, купферовские клетки, дендритные клетки селезенки и лимфоузлов, клетки Лангерганса, альвеолярные и интерстициальные макрофаги легких, клетки микроглии и др. Нарушения функций фагоцитов приводят к повышенной восприимчивости к инфекциям.

В механизме уничтожения антигена фагоцитами можно выделить несколько стадий.

1. Хемотаксис — направленное движение фагоцита к антигену. Фагоциты могут перемещаться хаотично и направленно. Направленное движение фагоцитов называется *хемотаксисом*. Известно множество веществ, вызывающих хемотаксис, например анафилатоксины, продукты жизнедеятельности бактерий, лейкотриены.
2. Адгезия (прилипание) фагоцитов к эндотелию.
3. Выход фагоцитов во внесосудистое пространство.
4. Опсонизация антигена (связывание с антителами и комплементом) и прикрепление к нему фагоцита. При этом происходит обволакивание поверхности чужеродных частиц антителами или компонентами комплемента, что облегчает поглощение чужеродных частиц фагоцитами.
5. Фагоцитоз — поглощение, инактивация, переваривание, удаление чужеродной клетки. Поглощение чужеродной клетки

или частицы фагоцитом сопровождается образованием вакуоли — *фагосомы*. Фагосома затем сливается с лизосомой, в результате чего в нее попадают ферменты, разрушающие фагоцитированный материал. Важную роль в его уничтожении играют кислородные радикалы, продукция которых резко возрастает при контакте фагоцитов с бактериями или чужеродными частицами. Кроме того, в процессе фагоцитоза накапливаются галогенсодержащие радикалы, также обладающие бактерицидным действием. По продукции кислородных радикалов в ответ на введение чужеродных частиц можно оценить цитотоксическую активность фагоцитов.

6. Активация метаболизма (метаболитический взрыв) фагоцитов.
7. Расщепление антигена.

10.4.2.2. КОМПЛЕМЕНТ

Комплемент — это группа белков крови, состоящая из протеаз и их активаторов. Состоит из более чем 25 белков — компонентов комплемента, выявляемых в крови (9 белков плазмы: C1...C9) и на поверхности некоторых клеток. Комплемент играет важную роль в защите от чужеродного (микроорганизмов), являясь *неспецифическим гуморальным защитным механизмом*: разрушает бактериальные и инфицированные вирусами собственные клетки, участвует в регуляции воспалительных и иммунных реакций. Некоторые фрагменты компонентов комплемента являются *опсонинами*. Опсонизированные клетки быстрее фагоцитируются, поскольку фагоциты активно связываются с ними через соответствующие рецепторы.

Существует два механизма активации комплемента — классический и альтернативный. Компоненты комплемента можно условно разделить на три группы: 1) компоненты, запускающие классический путь активации комплемента; 2) компоненты, запускающие альтернативный путь активации комплемента; 3) эффекторные компоненты.

Классический путь активации комплемента. Начинается с присоединения белка плазмы — компонента C1 (состоит из трех белков-фрагментов компонента — C1q, C1r и C1s, образующих комплекс в присутствии ионов кальция) к иммунным комплексам, в состав которых входят IgG_1, IgG_2, IgG_3 или IgM. После связывания фрагмента компонента комплемента (Clq) с иммунным комплексом происходит активация C1r и C1s, которые расщепляют белки плазмы — компоненты C4 и C2 с образованием комплекса C4b2a, который является C3-*конвертазой классического пути*. Этот фермент расщепляет белок плазмы — компонент

С3 с образованием фрагмента компонента С3b, который, в свою очередь, активирует остальные компоненты комплемента.

Альтернативный путь активации комплемента. Начинается с расщепления белка плазмы — компонента С3. Биологический смысл такой активации комплемента заключается в том, что защита от чужеродного начинается еще до появления антител. Активацию комплемента по альтернативному пути вызывают инулин, зимозан, бактериальные полисахариды и агрегаты IgG_4, IgA или IgE.

Образование мембраноатакующего комплекса происходит следующим образом. При активации комплемента как по классическому, так и по альтернативному пути белок плазмы— компонент С3 расщепляется с образованием фрагмента компонента С3b. Компонент С3b выполняет множество функций.

На следующих этапах активации комплемента по классическому и альтернативному пути формируется комплекс С5b67 (состоит из трех белков — С5b, С6 и С7), фиксированный на мембране чужеродной клетки. Присоединение к нему белка плазмы — компонента С8 вызывает частичное повреждение мембраны и медленное разрушение клетки. Когда к этому комплексу присоединяется компонент С9, образуется *мембраноатакующий комплекс* — структура, которая встраивается в клеточную мембрану и нарушает ее целостность. Через образовавшийся канал в клетку устремляются вода и электролиты, что приводит к ее гибели.

Контрольные вопросы и задания

1. Какие исполнительные органы системы обеспечивают иммунитет? Охарактеризуйте структурно-физиологическую организацию их. **2**. Дайте характеристику антигенов и типов иммунного ответа. **3**. Охарактеризуйте реакцию лимфоцитов (главной клеточной формы системы) на антиген, механизм иммунного ответа. **4**. Охарактеризуйте структуру и свойства антител. **5**. Каковы принципы и формы взаимодействия антитела с антигеном? **6**. В чем сущность иммунологической памяти, иммунологической толерантности и неспецифической резистентности? **7**. Поясните современное представление об активной иммунизации, пассивной иммунизации, колостральном иммунитете, исследованиях групповых факторов крови, иммунных процессов и о воспроизводстве.

11. СИСТЕМА КРОВООБРАЩЕНИЯ И ЛИМФООБРАЩЕНИЯ

11.1. ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Метаболизм — основа жизнедеятельности микроорганизма. Он связан с извлечением из крови питательных веществ. Для поддержания метаболизма необходимо поступление к тканям все новых и новых порций крови. Движение крови обеспечивает система кровообращения (рис. 54), которая включает в себя следующие структуры.

1. Прессорецепторы (или барорецепторы), хеморецепторы, расположенные в дуге аорты, в области разветвления сонной артерии на внутреннюю и наружную, в устье полых вен, в сосудах органов, околосердечной сумке, сердце. Афферентные проводники, идущие в составе нерва-депрессора от рецепторов дуги аорты, каротидного синуса, блуждающих, внутренностных, соматических нервов от сердца и сосудов.

2. Нервный центр, представляющий совокупность нейронов в продолговатом мозге (тела нейронов, образующих блуждающие нервы), гипоталамусе (нейроны, образующие высшее представительство парасимпатического и симпатического отделов) и спинном мозге (в боковых рогах пяти первых грудных сегментов лежат нейроны, образующие преганглионарные симпатические сердечные волокна). Он имеет представительство в ретикулярной формации, лимбической системе, подкорковых ядрах и в коре больших полушарий.

3. Парасимпатические волокна блуждающих нервов, симпатические нервные волокна, идущие от грудных сегментов спинного мозга и грудных симпатических и звездчатых узлов к сердцу, в виде симпатических волокон в составе всех внутренностных нервов и симпатических нервов ко всем сосудам.

4. Гормоны и другие биологически активные вещества: адреналин и норадреналин (мозговое вещество надпочечников), антидиуретический гормон (задняя доля гипофиза), серотонин (слизистая кишечника, желудка и некоторые участки головного мозга), ренин (почки), альдостерон (надпочечники), медуллин (мозговой слой почек), простагландины (во многих тка-

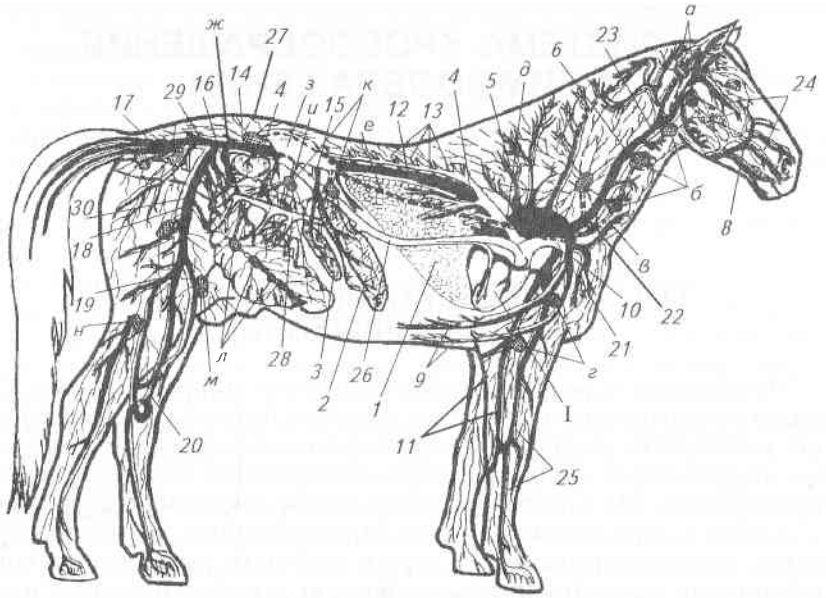


Рис. 54. Исполнительные органы системы кровообращения и лимфообращения:

Сердце (I) и кровеносные сосуды: артерии (а.) и вены (в.) малого круга кровообращения: *2* — легочные а.а.; *3* — легочные в.в.; артерии большого круга кровообращения: *4* — аорта (дуга аорты); *5* — плечеголовной ствол; *6* — общая сонная а.; *7* — каротидный синус; *8* — лицевая а.; *9* — грудные а.а.; *10* — подмышечная а.; *11* — а.а. грудной конечности; *12* — грудная аорта; *13* — межреберные а.а.; *14* — брюшная аорта; *15* — чревная а.; *16* — а.а. органов брюшной полости; *17* — а.а. органов тазовой полости; *18* — подвздошная а.; *19* — бедренная а.; *20* — а.а. тазовой конечности: вены большого круга кровообращения: *21* — передняя полая в.; *22* — плечеголовная в.; *23* — яремная в.; *24* — вены головы; *25* — вены грудной конечности; *26* — задняя полая в.; *27* — вены органов брюшной полости; *28* — воротная в.; *29* — вены органов тазовой полости; *30* — вены тазовой конечности.

Органы депо крови: *1* — легкие; *2* — печень; *3* — селезенка; *4* — почки; *5* — кожа; лимфатические узлы (л.у.) и протоки: *а* — л.у. области головы; *б* — л.у. области шеи; *в* — трахеальный проток; *г* — л.у. передней конечности; *д* — грудной проток; *е* — конец грудного протока; *ж* — правый лимфатический ствол; *з* — поясничная цистерна; *и* — краниальные лимфатические брыжеечные узлы и кишечный лимфатический проток; *к* — чревные л.у. и чревный ствол; *л* — л.у. пищеварительного аппарата; *м* — паховые л.у.; *н* — подколенные л.у.

нях), брадикинин (поджелудочные и подчелюстные железы, легкие), гистамин (стенка желудка и кишечника, другие органы).

5. Исполнительные органы — сердце и сосуды.

Система обеспечивает нагнетание сердцем в сосуды такого количества крови в единицу времени и такой уровень кровяного давления, тока крови, перераспределение объема его между органами, которые необходимы для поддержания потребного уровня метаболизма, деятельности органов.

11.2. СЕРДЦЕ

Сердце — полый мышечный орган конусообразной формы. Полость сердца разделена перегородкой на правую и левую половины. Каждую половину разграничивают створчатые клапаны на предсердие и желудочек. Предсердие и желудочек сообщаются обширным атриовентрикулярным отверстием. Атриовентрикулярное отверстие между левым предсердием и левым желудочком закрывает двустворчатый клапан, между правым предсердием и правым желудочком — трехстворчатый клапан. Клапаны удерживаются сухожильными струнами, связанными с сосцевидными мышцами.

От левого желудочка начинается аорта, которая переходит в артерии, артериолы и капилляры всех органов и тканей. Капилляры переходят в венулы. Венулы объединяются в вены, впадающие в виде двух полых вен (краниальной и каудальной) в правое предсердие. Устье краниальной полой вены называется *венозным синусом*. Эта система сосудов и сердце составляют большой круг кровообращения (цв. рис. VI).

От правого желудочка начинается легочная артерия, которая делится на ряд артерий, переходящих в артериолы, капилляры легких. Капилляры переходят в венулы и легочные вены (5...7), впадающие в левое предсердие. Эта система сосудов и сердце составляют малый круг кровообращения.

Оттекающая от тканей венозная кровь поступает в правое предсердие, а оттуда через атриовентрикулярное отверстие — в правый желудочек. При сокращении правого желудочка кровь нагнетается в легочную артерию, протекает через легкие, отдает диоксид углерода, насыщается кислородом и поступает в левое предсердие. Обогащенная кислородом кровь из левого предсердия поступает в левый желудочек. При сокращении левого желудочка она нагнетается в аорту, проходит весь большой круг кровообращения и притекает в правое предсердие. В тканях кровь отдает кислород, связывает диоксид углерода. Например, сердце крупного рогатого скота, составляющее около 0,5 % массы тела, т. е. приблизительно 2,5 кг (масса тела животного 500 кг), перекачивает в сутки около 60 000 л крови.

В основании аорты и легочной артерии находятся по три полулунных, или кармашковых, клапана. Клапаны сердца, аорты, легочной артерии открываются только в одну сторону, пропускают кровь из предсердий в желудочки, из желудочков в аорту и легочную артерию, не давая крови течь в обратном направлении.

Кровь движется по сосудам благодаря нагнетательной деятельности сердца — генерации давления и поддержания разницы давления крови в начальных и конечных отделах большого и малого кругов кровообращения.

Сердце нагнетает кровь в сосудистую систему благодаря периодическому синхронному сокращению мышечных клеток, составляющих миокард предсердия и желудочков. *Миокард* построен из столбиков поперечно-полосатой мышечной ткани. В отличие от скелетных поперечно-полосатых мышц сердечные мышечные волокна ветвятся и окружены большой капиллярной сетью. Кровь (более 5 % систолического объема) поступает в сердце по двум сердечным артериям, отходящим от аорты, больше по левой коронарной артерии. Из капилляров кровь поступает через отверстия (в правое предсердие и через венозный синус) в предсердия и желудочки. Мышечные волокна миокарда имеют клеточное строение. Клетки отделены друг от друга вставочными дисками. Диски образованы плазматическими мембранами двух соседних клеток, разделенных межклеточной щелью шириной более 20 нм. Они имеют очень низкое сопротивление, и возбуждение с одного волокна легко передается на другое. Сердце функционирует как синцитий, но не имеет синцитиального строения. Важнейшими структурами миокардиальных клеток являются миофибриллы. Они короткие, прерываются на уровне вставочных дисков. Мышечные волокна сердца содержат многочисленные митохондрии. Большое число митохондрий обеспечивает способность сердечной мышцы непрерывно работать в течение всей жизни. Клетки предсердий меньше размером. В клетках предсердий Т-система развита слабее, чем в желудочках.

Предсердия и желудочки попеременно ритмически сокращаются и расслабляются. Сокращения, или *систола*, и расслабления, или *диастола*, предсердий и желудочков осуществляются последовательно, циклически. Началом каждого цикла является сокращение предсердий, вслед за ним следует сокращение желудочков и расслабление предсердий, а затем и желудочков. Взаимосвязанное, последовательное сокращение предсердий и желудочков, включающее в себя сокращение предсердий, вслед за ним сокращение желудочков и расслабление предсердий, а затем и желудочков, называется *сердечным циклом*. Работа сердца состоит из сердечных циклов. Время сердечного цикла зависит от числа сердечных сокращений в 1 мин. В состоянии относительного покоя сердце крупного рогатого скота сокращается примерно 75 раз в 1 мин. Это значит, что весь сердечный цикл продолжается около 0,8 с (60 : 75), где систола предсердий длится 0,1...0,18 с, а 0,7 с — расслабление предсердий; 0,3 с — сокращение желудочков, а 0,5 с — расслабление желудочков. За 0,1...0,18 с до окончания диастолы желудочков наступает новая систола предсердий, новый цикл сердечной деятельности.

Сокращение сердечной мышцы связано с взаимодействием четырех белков: миозина, актина, тропомиозина и тропонина. Миозин и актин являются собственно сократительными белками. Тропомиозина в сердечной мышце содержится в два-три раза меньше, чем в скелетной. Тропомиозин связывается с актином и приобретает способность модулировать взаимодействие актина с миозином. Тропонин как в скелетной, так и в сердечной мышце обладает высокой способностью связывать кальций. Он тормозит активируемое магнием взаимодействие между актином и миозином, образует комплекс с тропомиозином. Сокращения предсердий похожи на перистальтическую волну.

11.2.1. ДВИЖЕНИЕ КРОВИ ПО СЕРДЦУ

Возбуждение волокон миокарда распространяется от верхушки к основанию сердца и от эндокарда к эпикарду. Последовательное сокращение мышечных волокон обеспечивает как бы перистальтическое сокращение желудочков. Расслабление волокон также начинается у верхушки и распространяется к основанию желудочков.

Сокращение предсердий начинается в области устьев полых вен, вследствие чего устья сжимаются. Поэтому кровь вытесняется в желудочки, створки атриовентрикулярных клапанов расходятся (рис. 55). При сокращении желудочков кровь устремляется в сторону предсердий и захлопывает створки клапанов. Повышение давления в желудочках при этом приводит к изгнанию крови из

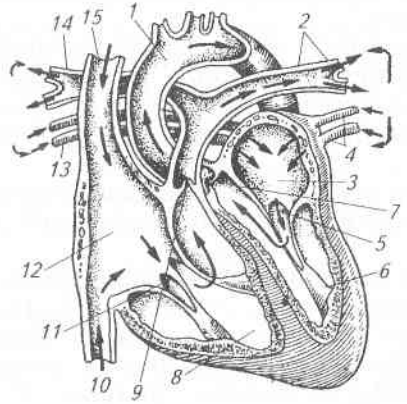


Рис. 55. Схема сердца (продольный разрез) и движения крови в камерах сердца (направление показано стрелками):

1 —аорта; *2* — левая легочная артерия; *3* — левое предсердие; *4* — левые легочные вены; *5* — левое атриовентрикулярное отверстие; *6* — левый желудочек; *7* — клапан аорты; *8* — правый желудочек; *9* — клапан легочного ствола; *10* — нижняя полая вена; *11* — правое атриовентрикулярное отверстие; *12* — правое предсердие; *13* — правые легочные вены; *14* — правая легочная артерия; *15* — верхняя полая вена

желудочков только в аорту и легочную артерию, створки клапанов аорты и легочной артерии открываются, как только давление крови в желудочках становится выше, чем в аорте и легочной артерии, прижимаются кровью к внутренним стенкам этих сосудов. Во время диастолы желудочков кровь из аорты и легочной артерии устремляется обратно в желудочки, поступает в кармашки клапанов и смещает их в сторону полости желудочков. При этом лепестки клапанов закрывают отверстия между желудочками и аортой и легочной артерией. Во время расслабления (диастолы) предсердий и желудочков кровь из вен притекает в предсердия и через атриовентрикулярные отверстия — в желудочки (70 % объема, 30 % подкачивается при систоле предсердий).

В систоле и диастоле желудочков различают 4 периода и 11 фаз.

Систола желудочков. Выделяют период напряжения и период изгнания.

В *периоде напряжения* различают фазы: асинхронного сокращения (начальная часть систолы, когда совершается последовательный охват сократительным процессом миокарда желудочков), изометрического сокращения (сопровождается повышением давления в желудочках до уровня давления в аорте и легочной артерии).

В *периоде изгнания* различают фазы: протосфигмического интервала (открытие полулунных клапанов), максимального (быстрого) и редуцированного (медленного) изгнания.

Диастола желудочков. Выделяют период расслабления и период наполнения.

В *периоде расслабления* различают фазы: протодиастолического интервала (закрытие полулунных клапанов), изометрического расслабления (понижается давление в желудочках, но не изменяется существенно длина волокон, открываются створчатые клапаны).

В *периоде наполнения* различают фазы: быстрого наполнения, медленного наполнения, систолу предсердий, интерсистолический интервал.

Максимальное давление в правом предсердии во время его систолы достигает 3...8 мм рт. ст., а в левом — 8...15 мм рт. ст. К началу систолы в левом желудочке давление составляет 5...7 мм рт. ст., а в правом — 2...3 мм рт. ст. Максимальное давление в правом желудочке во время его систолы достигает 55...60 мм рт. ст., а в левом — 130...200 мм рт. ст.

Емкость правого предсердия у взрослого крупного рогатого скота составляет 600...900 мл, левого предсердия — 550...800, правого желудочка — 1000...1450, левого желудочка — 900...1400 мл.

11.2.2. ПРОВОДЯЩАЯ СИСТЕМА СЕРДЦА

Согласованные последовательные сокращения и расслабления предсердий и желудочков обеспечивает проводящая система сердца. Она представлена синоатриальным узлом (водитель ритма — пейсмекер сердца, расположен в стенке предсердия у устьев полых вен); атриовентрикулярным узлом в стенке правого предсердия; предсердно-желудочковым пучком (пучок Гиса), который проходит через предсердно-желудочковую перегородку, разветвляется на правую и левую ножки, идущие вдоль перегородки между желудочками справа и слева и переходящие в сеть сердечных волокон (волокон Пуркинье), направляющихся к мышечным волокнам желудочков (рис. 56). Клетки проводящей системы являются особыми мышечными клетками.

Особенность проводящей системы сердца заключается в способности генерировать возбуждение. В обычных условиях в более частом ритме импульсы генерируются в синоатриальном узле, распространяются на предсердия, атриовентрикулярный узел, предсердно-желудочковый пучок, сердечные волокна, мышцу желудочков, обеспечивая последовательное сокращение предсердий и желудочков.

В клетках синусно-предсердного узла ритмично зарождается возбуждение. Эти клетки задают естественный ритм сердечных сокращений, поэтому они названы *пейсмекерными* (водителями ритма). Возникшее возбуждение широким фронтом распространяется по предсердиям. Из правого предсердия в левое возбуждение распространяется по специальному связывающему предсердия пучку. Синусно-предсердный узел связан с предсердно-желудочковым узлом специальным межузловым проводящим трактом. В предсердно-желудочковом узле возбуждение проводится с задержкой, связанной со спецификой контакта связей и структурой сети. Возбуждение из предсердно-желудочкового узла переходит на общий пучок (пучок Гиса) и его ножки, волокна Пуркинье, клетки миокарда. Клетки предсердно-желудочкового узла, пучка Гиса, волокон Пуркинье обладают так же, как и синусо-предсердного узла, автоматической активностью, но в условиях нормальной деятельности сердца она

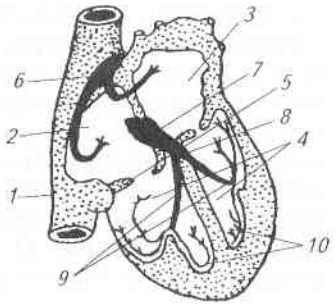


Рис. 56. Проводящая система сердца:

1 — полая вена; *2* — правое предсердие; *3* — левое предсердие; *4* — желудочки; *5* — створчатые клапаны; *6* — синусно-предсердный узел; *7* — предсердно-желудочковый узел; *8* — пучок Гиса; *9* — ножки пучка Гиса; *10* — волокна Пуркинье

не выявляется, так как частота их естественного спонтанного ритма заметно ниже, чем синусно-предсердного, последний представляет их собственную активность.

Ритм возбуждения синусно-предсердного узла зависит от его возбудимости: чем выше возбудимость, тем чаще возникает возбуждение. Степень возбудимости узла зависит от характера влияний на него из нервного центра через эфферентные нервные пути, гормоны и биологически активные вещества.

11.2.3. СЕРДЕЧНАЯ МЫШЦА И ЕЕ СВОЙСТВА

Эффективность нагнетательной деятельности сердца в значительной степени обусловлена физиологическими свойствами сердечной мышцы, обеспечивающими ее непрерывную ритмическую деятельность. Сердечная мышца обладает теми же свойствами, что и поперечно-полосатая скелетная (возбудимость, сократимость, проводимость и др.), но и отличается рядом специфических особенностей: сокращение максимальной силы на раздражение пороговой силы, способность воспроизводить разный ритм возбуждений в синоатриальном узле, увеличение силы сокращений при увеличении частоты возбуждений, увеличение силы сокращений по мере увеличения степени растяжения, автоматия, более длительный абсолютный рефрактерный период, преобладание аэробных процессов.

Возбудимость сердечной мышцы обусловлена наличием в мембране клеток макромолекул белка, формирующих ионные каналы. Сердечная мышца способна отвечать на раздражение развитием реакции возбуждения в виде отрицательного электрического потенциала. О степени возбуждения сердечной мышцы судят по изменению разности потенциалов, возникающих между возбужденным участком (отрицательный заряд) и невозбужденным участком (положительный заряд). Электродвижущаяся сила сердца в момент возбуждения достигает 100...120 мВ.

В ответ на раздражение пороговой силы сердце отвечает сокращением максимальной силы (по закону «все или ничего»). В мышечных волокнах сердца дольше, чем в волокнах скелетных мышц, сохраняется потенциал действия. Длительность потенциалов действия укорачивается при учащении работы сердца. Миокард способен воспроизводить разный ритм возбуждений, возникающих в синоатриальном узле. Во время возбуждения сердечная мышца утрачивает способность отвечать второй вспышкой возбуждения (*абсолютная рефрактерность*) в течение всей фазы укорочения мышцы. Поэтому сердце осуществляет одиночные сокращения. В период диастолы (*фаза расслабления*) возбудимость сердечной мышцы восстанавливается (*относительная рефрактерность*). В сердечной мышце преобладают аэробные процессы, связанные с использованием кислорода, над анаэробными. Левый желудочек потребляет от 8 до 10 мл O_2, в покое — 1,5...2 мл.

При изменении частоты возбуждений изменяется сила сокращения сердечной мышцы. Увеличение частоты возбуждений сопровождается постепенным увеличением силы сокращений сердца, пока она не достигнет какой-то постоянной величины (феномен лестницы).

Сократимость сердечной мышцы обусловлена структурными особенностями волокон миокарда и соотношением между длиной и напряженностью саркомер. По мере увеличения степени растяжения сердечной мышцы увеличивается сила ее сокращения (*закон сердца*). Поэтому увеличение притока крови к сердцу сопровождается увеличением силы и частоты сердечных сокращений.

Сердечная мышца обладает и свойством *автоматии* — способностью ритмично сокращаться и расслабляться без влияний извне, а за счет импульсов, возникших в самом сердце. Это свойство присуще сердцу как органу в целом. Нервные структуры влияют на силу (амплитуду) и частоту импульсов, а сам процесс автоматического ритма генерируется в мышечной ткани и узлах сердца. В каждой группе клеток — пейсмейкерах, формирующих ритмические сокращения, есть регуляторы частоты. Отделы сердца обладают разной степенью автоматии. По миокарду предсердий возбуждение распространяется со скоростью 1 м/с, желудочков — 0,9 м/с, по волокнам Пуркинье — до 2...4 м/с.

В сердечной мышце интенсивно осуществляется обмен веществ. Энергообеспечение клеток миокарда связано с выработкой АТФ в реакциях окисления жирных кислот и глюкозы, сопряженных с фосфорилированием АДФ неорганическим фосфатом, транспортом энергии от мест образования к местам использования и потреблением энергии главным образом для сокращения, поддержания ионных градиентов на клеточных мембранах. Миокард легко утилизирует молочную кислоту в отличие от скелетной мышцы. Две трети энергии сердце может получать за счет окисления неэстерифицированных жирных кислот (НЭЖК), связанных с альбуминами, летучих жирных кислот (ЛЖК). Митохондрии занимают 40 % объема сердечной клетки. В сердечных клетках много включений гликогена и липидов, представляющих собой местные запасы субстрата. В этой связи при несбалансированных рационах и высокой продуктивности в сердечной мышце раньше, чем в других органах, наблюдают нарушения обмена веществ, структурные и физиологические изменения. Механизмы, обеспе-

чивающие приспособление состояния, свойств мышцы к потребностям обеспечения нагнетательной деятельности сердца, составляют функциональную подсистему.

11.2.4. ПОЛЕЗНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ НАГНЕТАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА

Показателями полезной нагнетательной деятельности сердца являются систолический и минутный объем. Резервом для увеличения систолического объема служит функциональная резидуальная емкость желудочка.

Количество крови, которое выбрасывается из сердца при каждом сердечном сокращении, называется *систолическим объемом*. В дополнение к систолическому объему покоя при нагрузке из сердца выбрасывается определенное количество крови. Количество крови, которое может быть выброшено из сердца в дополнение к систолическому объему покоя, называется *резервным объемом*. При самом сильном сокращении миокарда из желудочка выбрасывается и вся остающаяся в желудочке кровь после сильного сокращения. Количество крови, остающееся в желудочке после сильного сокращения, называется *остаточным объемом*. Остаточный объем относительно постоянен для сердца данного животного. При возникновении сердечной недостаточности наблюдается увеличение остаточного объема. Сумма остаточного и резервного объема составляют *функциональную резидуальную емкость желудочка*. Функциональная резидуальная емкость желудочка — основной резерв для увеличения систолического объема. Увеличение функциональной резидуальной емкости желудочка может быть достигнуто путем увеличения *диастолической емкости желудочка*. Эффективное использование резервного объема крови осуществляется путем увеличения сократимости миокарда, включения резервного объема крови в состав систолического выброса. У крупного рогатого скота систолический объем может достигать 60 % диастолической емкости.

Объем притекающей к сердцу по венам крови и объем крови, оттекающей от сердца в магистральные артерии, полностью соответствуют.

Важнейшими показателями гемодинамики являются *систолический объем крови* и *минутный объем кровообращения* (количество крови, выбрасываемое каждым желудочком в течение 1 мин).

Так, гемодинамический функциональный резерв сердца крупного рогатого скота обычно составляет 300...400 %, т. е. минутный объем кровообращения может быть увеличен в 3...4 раза. У высокопродуктивных коров функциональный резерв выше:

он достигает 500...700 %. Минутный объем определяется величиной систолического объема и частотой сердечных сокращений. Систолический объем может повышаться в 1,5...2 раза по отношению к величине в состоянии покоя. Частота сердечных сокращений может повышаться в 3...3,5 раза. Ритм сердечных сокращений у молодых коров в среднем составляет 70 ударов в 1 мин, до 6 лет он уменьшается, к 7...10 годам несколько увеличивается, позже вновь снижается. У высокопродуктивных коров сердечный ритм выше: 72 удара в 1 мин. Число сердечных сокращений увеличивается у коров при стельности (более 80 ударов в 1 мин), в период дойки.

Вместе с тем высокий ритм сердечных сокращений (более 80 ударов в 1 мин) отмечается и у коров с низкой продуктивностью.

Работа сердца заключается в перекачивании крови, в нагнетании крови, поступающей из вен, в аорту и легочную артерию. Работа сердца равна произведению сердечного давления на систолический объем. Увеличение работы за счет увеличения числа сердечных сокращений сопровождается бóльшим потреблением кислорода, чем за счет систолического объема. У жирномолочных коров при равном или несколько учащенном ритме сокращений сердца выше систолический объем крови, чем у коров с низкой жирностью молока. Частота сердечных сокращений в 1 мин у крупного рогатого скота составляет 50...75, лошадей — 25...42, овец, коз — 60...80, свиней — 60...80, собак — 60...160, кошек — 100...140, кроликов — 100...140, кур — 130...200, человека — 60...70. Систолический объем достигает у лошади 850 мл, у крупного рогатого скота — 680, овцы — 55, свиньи — 80 мл.

11.2.5. ВНЕШНИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА

Внешними показателями полезной нагнетательной деятельности сердца и состояния сердечной мышцы служат: 1) сердечный толчок — колебание участка грудной стенки от касания сердца при систоле; 2) тоны (звуки) сердца — систолический («lubb»), возникает в начале систолы, и диастолический («dup»), возникает в начале диастолы; 3) электрокимограмма — кривая движения контура сердечной тени на экране рентгеновского аппарата, воспринимаемого фотоэлементом и осциллографом; 4) электрокардиограмма (ЭКГ) — кривая биопотенциалов сердца; 5) вектор-кардиограмма — векторная величина разности потенциалов; 6) артериальный пульс — колебания стенки артерии, связанные с систолой и диастолой; 7) артериальное давление (систолическое, диастолическое, среднее, пульсовое); 8) венный пульс; 9) венозное давление.

В аорте систолическое давление составляет около 200 мм рт. ст., диастолическое — 80, в артериях среднего калибра — соответственно 110...140 и 35...50 мм рт. ст. (у животных) и 110...125 и 60...80 мм рт. ст. (у человека). В капиллярах давление в среднем 35 мм рт. ст., в мелких венах — 10...15 мм рт. ст., в яремной вене — 80...130 мм водн. ст.

Сердечный толчок. Возникает при сокращении желудочков. Из эллипсоидального сердце становится круглым, боковой стенкой (боковой толчок) или верхушкой (верхушечный толчок) надавливает на грудную стенку, вызывая небольшое колебание участка соприкосновения ее в области сердца слева. Сердечный толчок регистрируют с помощью приборов — кардиографов. Кривая сердечного толчка называется *кардиограммой*.

Тоны сердца. Тоны сердца можно услышать с помощью фонендоскопа или стетоскопа. Первый (I) тон воспринимается как звук «Lubb», длительный и низкий, второй (II) тон — «dup», короткий, высокий.

Основную роль в происхождении тона I играют колебания, связанные с движением (закрытием) створчатых клапанов, и частично колебания стенок полостей желудочков при систоле и открытие клапанов аорты и легочной артерии. Интенсивность I тона оценивают с помощью звукомерного стетоскопа и выражают в децибелах (20...60 дБ). В этих же целях проводят фонокардиографическую регистрацию тонов. При фонокардиографической регистрации в составе I тона выделяют 4...6 колебаний различной частоты продолжительностью 0,15...0,16 с: начальные низкоамплитудные и низкочастотные колебания, связанные с сокращением мышц желудочков; главный сегмент, состоящий из большой амплитуды и высокочастотных колебаний, связанных с закрытием двустворчатого и трехстворчатого клапанов; конечная часть, состоящая из низкоамплитудных и низкочастотных колебаний, связанных с открытием полулунных клапанов аорты и легочной артерии и колебанием их стенок. На фонокардиограмме практическое значение имеют амплитуда и частотная характеристика 50...500 Гц I тона. За I тоном следует пауза (0,22...0,28 с). Средняя длительность систолы 0,34...0,46 с.

Тон II связан с колебаниями, возникающими при закрытии аортального клапана и клапана легочной артерии, а также при открытии створчатых клапанов. На фонокардиограмме выделяют 2...4 колебания продолжительностью 0,11 с компонент полулунных и компонент створчатых клапанов. В компоненте полулунных клапанов различают аортальный и легочный компоненты. Амплитуды аортального компонента в 1,5...2 раза больше легочного. Интенсивность тона II составляет 25...70 дБ, частотная характеристика — 500...1200 Гц. За тоном II следует длинная пауза — 0,26...0,65 с.

При фонокардиографической регистрации могут выявляться тоны III и IV. Тон III связан с колебаниями мышечной стенки желудочков вследствие их растяжения в момент быстрого диастолического наполнения желудочков и представлен одним-двумя низкоамплитудными низкочастотными колебаниями. Интервал между II и III тонами у коров составляет 0,20...0,28 с. Тон IV связан с колебаниями стенки желудочков, вызываемыми сокращением предсердий; регистрируется реже и представлен одним-двумя низкочастотными колебаниями низкой амплитуды. Интервал от начала тона IV до начала тона I составляет 0,14...0,18 с.

Биологические токи сердца. Электрокардиограмма. От поверхности тела отводят биологические токи; токи сердца регистрируют в виде электрокардиограммы. Сердце представляет собой электрический генератор весьма сложной структуры. Клетки сердца, приходя в состояние возбуждения, становятся источником тока, вызывают возникновение поля в окружающей сердце среде.

При записи токов сердца (электрокардиографии) измерительные электроды располагают во внешней по отношению к волокнам миокарда среде. В практике электрокардиографии нашли применение разные системы отведений (наложение металлических электродов на кожу в области груди, сердца, конечностей, хвоста и др.).

Электрокардиограмма (ЭКГ) — это периодически повторяющаяся кривая биопотенциалов сердца, отражающая протекание процесса возбуждения сердца во времени, возникает при работе сердца и есть результат возбуждения, возникшего в синусно-предсердном узле и распространяющегося по всему сердцу, регистрируется с помощью прибора электрокардиографа.

Отдельные ее элементы — зубцы и интервалы — получили специальные наименования: зубцы P, Q, R, S, T, интервалы P, PQ, QRS, QT, RR, сегменты PQ, ST, TP, характеризующие возникновение и распространение возбуждения по предсердиям (P), межжелудочковой перегородке (Q), постепенное возбуждение желудочков (R), максимум возбуждения желудочков (S), реполяризацию желудочков (T) сердца, сердечной мышцы (рис. 57). Зубец P отражает процесс деполяризации обоих предсердий, комплекс QRS — деполяризацию обоих желудочков, а его длительность — суммарную продолжительность этого процесса. Сегмент ST и зубец T соответствуют фазе реполяризации желудочков. Продолжительность интервала PQ определяется временем, за которое возбуждение проходит предсердия. Продолжительность интервала QR—ST — длительность электрической систолы сердца; она может не соответствовать длительности механической систолы. Для продолжительности PQ и QR—ST установлены нормативы, связанные с частотой сокращений сердца, возрастом и полом. ЭКГ

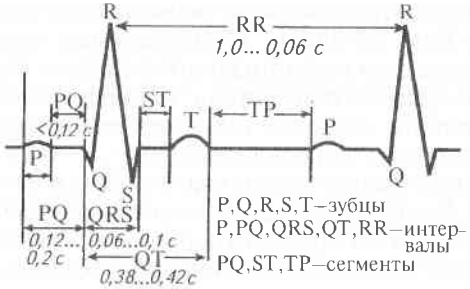


Рис. 57. Основные элементы ЭКГ

используют для анализа ритма сердца и диагностики всевозможных его нарушений. На ЭКГ находят также отражение изменения и повреждения миокарда.

У коров по форме и направлению QRS во втором отведении (от пясти правой передней и плюсны левой задней конечностей) выделены три типа ЭКГ: I тип — QRS положительный; он встречается в 69 % случаев; II тип — комплекс QRS отрицательный; он встречается в 19 % случаев; III тип — ЭКГ с малым вольтажем; регистрируется в 10 % случаев. У высокопродуктивных коров с удоем 7000 кг и более за 300 сут лактации ЭКГ имеют расщепленность и малый вольтаж зубцов QRS, что свидетельствует о гипертрофии левого желудочка. У молодых коров электрическая ось сердца чаще отклонена вправо, а у животных старше 6 лет — влево или регистрируется нормограмма. У 50 % коров регистрируется нормограмма, у 27 — правограмма и у 25 % — левограмма. У большей части высокопродуктивных коров ось сердца отклонена влево, низкий вольтаж зубцов, короткий интервал S—T составляет 0,18 с, систолический показатель достигает 57 %. Левограмма отмечается и у 47 % беспородных малопродуктивных коров.

Увеличение молочной продуктивности сопровождается возрастанием вольтажа зубца R, сдвигом электрической оси сердца влево, сокращением интервалов ЭКГ и учащением сердечного ритма. Уменьшение молочной продуктивности вызывает обратные изменения. У жирномолочных коров меньше интервал P—Q, более короткий комплекс QRS.

Показателями хорошей тренированности сердца и больших потенциальных функциональных возможностей развития лактации у высокопродуктивных коров являются малая или средняя частота сердечного ритма и высокий вольтаж зубцов ЭКГ. Высокий сердечный ритм при высоком вольтаже зубцов ЭКГ — признак большой нагрузки на сердце и уменьшения его потенциальных возможностей. Уменьшение вольтажа зубцов R и T, увеличение интервалов P—Q и Q—T, т. е. снижение возбудимости и проводимости системы сердца, являются признаком низкой функциональной активности и функциональных возможностей сердца.

При стельности у 72 % коров отмечается учащение сердечного ритма, усиление тона I, у 60 % коров электрическая ось сердца смещается влево, укорачивается интервал ЭКГ, увеличивается вольтаж зубцов и систолический показатель (до 50...59 %).

Установлена прямая зависимость величины зубца T от содержания белка в крови и состояния обмена веществ: при снижении белка в крови зубец T уменьшается и даже становится отрицательным, при повышении — увеличивается.

При неполноценном кормлении у стельных коров отмечаются значительные изменения сердечной деятельности. Минерально-витаминная недостаточность сопровождается понижением вольтажа зубцов желудочкового комплекса, удлинением отрезка P—Q и увеличением систолического показателя. При гипокальциемии удлиняется отрезок Q—T, увеличивается интервал QRS.

Реже для оценки электрической активности сердца коров используют вектор-электрокардиографию (ВКГ): регистрацию векторной величины разности потенциалов, зависящей от ориентации электрического поля сердца.

11.3. КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ

Кровеносные сосуды — это множество трубок со стенкой из эластических, коллагеновых, гладкомышечных и фибриллярных элементов, соединенных параллельно и последовательно. Кровеносные сосуды благодаря приспособительным изменениям тонуса обеспечивают вместе с сердцем движение крови по организму, разность давления крови в начальной и конечной части системы. Они образуют с сердцем большой и малый круги кровообращения.

Большой круг кровообращения начинается от левого желудочка сердца, включает аорту, отходящие от нее артерии со всеми их ветвлениями, артериолы, капилляры и вены всего тела и заканчивается двумя полыми венами, впадающими в правое предсердие.

Малый круг кровообращения начинается от правого желудочка, включает легочную артерию со всеми ее ветвлениями, легочные артериолы, капилляры и вены и заканчивается легочными венами, впадающими в левое предсердие (см. цв. рис. VI).

Деятельность сердца и сосудов обеспечивает непрерывное движение крови в организме, перераспределение ее между органами в

зависимости от их функционального состояния. В сосудах создается разность давления крови; давление в крупных артериях значительно превышает давление в мелких артериях. Разность давления и обусловливает движение крови: кровь течет из тех сосудов, где давление более высокое, в те сосуды, где давление низкое, от артерий к капиллярам, венам, от вен к сердцу. Сердце служит генератором давления.

11.3.1. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЗНАЧИМОСТЬ СОСУДОВ

Функциональная значимость сосудов в обеспечении движения крови различна. По структурно-физиологическим особенностям различают следующие сосуды: 1) сосуды «котла», или растяжимые (аорта, крупные артерии, легочная артерия), буферные сосуды, стабилизаторы давления; 2) прекапиллярные сосуды сопротивления (мелкие артерии и артериолы), сосуды высокого давления; 3) прекапиллярные сфинктеры; 4) обменные сосуды (капилляры); 5) посткапиллярные сосуды сопротивления (венулы и мелкие вены); 6) емкостные сосуды (вены), аккумулирующие сосуды (мелкие и средние вены) — емкость и сосуды возврата крови (крупные вены); 7) шунтирующие сосуды.

Растяжимые сосуды. Эти сосуды растягиваются кровью при систоле желудочков, при этом оказывая незначительное сопротивление току поступающей из сердца крови. В период диастолы желудочков растяжимые сосуды принимают исходное состояние (сокращаются), вытесняют при этом часть крови, поддерживая непрерывное движение ее в мелких сосудах. Поэтому в крупных артериальных сосудах кровь движется прерывисто, скачкообразно, а в мелких — непрерывно.

Стенка аорты содержит 30 % эластических волокон, 30 % коллагеновых фибрилл и 40 % гладкомышечных элементов.

Прекапиллярные сосуды сопротивления. Они обусловливают большую часть сопротивления кровотоку; от их тонуса (им свойствен высокий тонус) и просвета зависит ток крови. Тонус прекапиллярных сфинктеров и посткапиллярных сосудов обусловливает ток крови через обменные сосуды. Снабжение кровью любого участка организма, а также гидростатическое давление в капиллярах этого участка определяются главным образом изменением просвета этих сосудов за счет изменения их тонуса.

Стенка мышечных артерий содержит 20 % эластических волокон, 45 % коллагеновых и 35 % гладкомышечных элементов. В артериях находится 15...20 % крови от общего объема.

Прекапиллярные сфинктеры. Они являются частью прекапиллярных сосудов сопротивления. Стенка их имеет хорошо развитые

кольцевые мышечные элементы. Им свойственна высокая степень базального тонуса. За счет изменения их тонуса определяется в основном площадь обменной поверхности капилляров, число капилляров, перфузируемых в каждый данный момент. Понижение их тонуса ведет к раскрытию новых капилляров, повышение — к уменьшению числа функционирующих капилляров.

Обменные сосуды. Представляют собой капилляры (длина каждого около 750 мкм, диаметр — 8 мкм), состоящие из одного слоя эндотелиальных клеток на опорной соединительнотканной мембране (тонкие фибриллярные элементы). Форма и просвет капилляров в различных органах неодинаковы.

На основании электронно-микроскопических исследований выделено три основных типа капилляров: сплошные (неоконча-тые), окончатые, несплошные (межклеточно-окончатые, или синусоиды).

Сплошные (неокончатые) капилляры имеются в мышцах всех типов, в легких, в центральной нервной системе, в жировой и соединительной ткани. Межклеточные участки в них заполнены гомогенным веществом полисахаридной природы толщиной около 100 Å. Капилляры обладают свойством пористых мембран (поры в межклеточном веществе).

Окончатые капилляры встречаются в почечных клубочках, железах, слизистой оболочке кишечника, сосудистой оболочке глаза. Их эндотелиальные клетки снабжены многочисленными внутриклеточными отверстиями (45...250 Å).

Несплошные (межклеточно-окончатые) капилляры характерны для костного мозга, печени и селезенки. В их эндотелиальном слое есть межклеточные промежутки.

В капиллярах находится 5...10 % общего объема крови.

Через капиллярную стенку осуществляется обмен (транспорт) веществ. Различают три вида транспорта: фильтрация—абсорбция, диффузия, микропиноцитоз (цитопемсис).

Фильтрация—абсорбция. Обеспечивается разницей между гидростатическим давлением по обе стороны стенки капилляра (фильтрация) и коллоидно-осмотическим давлением (абсорбция). Она осуществляется через поры и отверстия, межклеточные промежутки.

У крупного рогатого скота через большой круг кровообращения ежедневно проходит 55 000...60 000 л крови и только около 350 л жидкости фильтруется за это время из капилляров (не считая фильтрацию в почечных клубочках и молочных железах). Из этих фильтрующихся 350 л реабсорбируются в дистальных концах капилляров 120...130 л, а остальное количество возвращается в кровь по лимфатической системе (в том числе вся масса профильтровавшегося белка) и, поступая в пищеварительный аппарат с соками,

всасывается обратно в кровь и лимфу. В течение суток жидкая часть крови 10 раз проходит через пищеварительный аппарат.

Диффузия играет огромную роль в питании тканей. Она имеет место всякий раз, когда создается разность концентраций веществ. При этом термодинамические беспорядочные движения всех молекул и ионов стремятся рассеивать их равномерно по всему доступному пространству. Движения приводят к транспорту по направлению к меньшей концентрации до восстановления равновесия. Скорость фильтрации и диффузии зависит от размеров молекул (возможности прохождения их через поры).

Микропиноцитоз (цитопемсис) включает в себя элемент активного транспорта, осуществляется подобно фагоцитозу.

Количество капилляров в тканях значительное и в различных органах неодинаково. В тканях с интенсивным обменом число капилляров на 1 мм^2 поперечного сечения больше, чем в тканях с менее интенсивным обменом. Так, в скелетной мышце на 1 мм^2 сечения приходится 1350 капилляров, а в сердечной мышце — в 2 раза больше. В состоянии относительного покоя органа кровь течет только в «дежурных» капиллярах. В период интенсивной деятельности открывается бóльшая часть капилляров; в молочной железе с развитием секреторной функции образуется множество новых капилляров.

Функциональная значимость отдельных капилляров разная. Различают два вида функционирующих капилляров: магистральные (образуют кратчайший путь между артериолами и венулами) и боковые (ответвляются от магистральных и образуют капиллярные сети).

Посткапиллярные сосуды сопротивления. В венулах и мелких венах путем изменения тонуса создается разной величины сопротивление току крови, разное соотношение между прекапиллярным и посткапиллярным давлением и тем самым разное гидростатическое давление в самих капиллярах. От этого давления зависят интенсивность транспорта жидкой фазы, поступление питательных веществ к тканям и удаление продуктов обмена от тканей.

Емкостные сосуды. Эти сосуды составляют все венозное ложе. Они в значительной степени определяют емкость сосудистого русла. Вены, изменяя свою конфигурацию и диаметр просвета, в соответствии с этим изменяют емкость венозного русла, возврат крови к сердцу, «заправку» сердца, минутный объем кровотока. Растяжимость вен незначительна из-за наличия в их стенках ригидных коллагеновых элементов. Однако и в этих условиях повышение давления крови на 10 мм рт. ст. увеличивает емкость венозной системы в 6 раз. В венах количество крови может составлять 60...80 % общего объема. От тонуса емкостных сосудов зависит объем циркулирующей крови.

Шунтирующие сосуды. Эти сосуды соединяют артериолы и венулы, обеспечивают при необходимости ток крови, минуя капилляры. Шунтирующие сосуды встречаются в изобилии у крупного рогатого скота в коже, выполняющей терморегуляторную функцию. При понижении температуры окружающей среды шунтирующие сосуды открываются; устанавливается ток крови из артериол в вены, минуя капилляры.

11.3.2. РЕЗУЛЬТАТЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СОСУДОВ

Результатами деятельности сосудов являются давление крови в сосудах, объемная и линейная скорость кровотока.

Давление крови в сосудах. Это сила, с которой кровь давит на стенки сосуда. Оно в состоянии покоя относительно постоянно, непрерывно колеблется в связи с систолой и диастолой сердца в определенных пределах. Во время систолы желудочков (приток крови в аорту и легочную артерию) оно повышается — *систолическое*, или *максимальное, давление*, во время диастолы желудочков оно понижается — *диастолическое*, или *минимальное, давление*. Средняя величина между максимальным и минимальным давлением — *среднее давление*. Разность между максимальным и минимальным давлением называется *пульсовым давлением*. В артериолах и капиллярах пульсовых волн кровяного давления нет; давление в них постоянно.

Среднее давление выражает энергию непрерывного движения крови. Пульсовое давление крови является показателем функциональных возможностей сосудов.

Давление колеблется в связи с вдохом и выдохом: вдох сопровождается его понижением (увеличивается приток крови к сердцу), а выдох — повышением (уменьшается приток крови к сердцу).

Периодически давление несколько повышается и понижается в связи с периодическим повышением и понижением тонуса нервного центра системы.

При измерении кровяного давления на записи колебания регистрируются в виде характерной кривой, состоящей из волн первого (*пульсовые колебания*), второго (*дыхательные*) и третьего порядка (*связаны с изменением тонуса нервного центра*). Кровяное давление уменьшается по ходу сосудов от аорты к венам. В аорте систолическое давление составляет 200 мм рт. ст., диастолическое — 80; в артериях среднего калибра соответственно 110...140 и 35...50 мм рт. ст. В капиллярах давление в связи с систолой и диастолой существенно не колеблется и составляет 35 мм рт. ст. (в начале капилляра 30...40 мм, к концу его снижается до 15...25 мм). В мелких

венах (начало венозной системы) давление крови составляет 10...15 мм рт. ст., по ходу вен давление снижается, в устье полых вен оно близко к нулю, в яремной вене, где обычно измеряют венозное давление, — 80...130 мм вод. ст. Разность давления в начале и в конце сосудистой системы является фактором, обеспечивающим движение крови. Кровь движется по сосудам благодаря разнице давления крови, устанавливающейся в разных частях сосудистой системы: в начальной части давление крови равно 130...200 мм рт. ст., в конечной — 5...9 мм рт. ст.

Скорость кровотока. Движение крови в сосудах осуществляется по законам гемодинамики, которые совпадают с законами гидродинамики, т. е. учения о движении жидкости. Циркуляция крови по сосудам определяется двумя факторами (силами). Первый фактор — величина разности давлений в начале ($P_а$) и в конце ($P_в$) сосудистой системы — фактор, способствующий движению крови. Второй фактор — сопротивление (R), которое испытывает кровь вследствие своей вязкости и трения о стенки сосудов и вихревых движений, — фактор сопротивления току крови.

Объемная скорость кровотока (Q) — отношение величины разности давлений к величине сопротивления; составляет объем крови (мл), протекающей через сосуды в 1 с:

$$Q = \frac{P_а - P_в}{R}.$$

Сопротивление току крови тем больше, чем выше вязкость крови, чем длиннее сосуды и меньше их радиус. Наибольшее сопротивление движению крови в наиболее тонких кровеносных сосудах — артериолах и капиллярах. О сопротивлении в различных сосудах можно судить по разности давления крови в начале и в конце сосуда. Чем больше падение давления на протяжении сосуда, тем выше сопротивление. Давление на протяжении крупных и средних артерий падает на 10 %, а в артериолах и капиллярах — на 85 %.

Объем крови, протекающей в 1 мин через аорту или полые вены и через легочную артерию и легочные вены, через любое общее сечение сосудистой системы, одинаков. Отток крови от сердца соответствует ее притоку.

Линейная скорость кровотока — скорость продвижения частиц крови вдоль сосуда. Она равна объемной, деленной на площадь сечения кровеносного сосуда. Чем больше общая площадь сечения отдела сосудистой системы, тем меньше линейная скорость тока крови.

Самым узким местом кровеносной системы является аорта, самым широким — капиллярная сеть. Общая площадь поперечного сечения всех капилляров организма в 500...600 раз больше

площади просвета аорты. При слиянии вен друг с другом кровяное русло суживается. Поэтому линейная скорость тока крови в аорте составляет в период систолы около 1 м/с, а к концу диастолы — около 0 м/с (кровь движется скачкообразно, прерывисто); в артериях среднего калибра — около 20 см/с, а в капиллярах — 0,5...1 мм/с (за счет эластичности крупных артерий в мелких сосудах кровь движется непрерывно). В венах скорость тока крови вновь возрастает: до 6...14 см/с в венах среднего калибра и 20 см/с в полых венах. Движению крови в венах способствуют складки эндотелия, которые играют роль клапанов, пропускающих кровь только по направлению к сердцу (в полых венах, венах воротной системы и мелких венулах клапаны отсутствуют), а также присасывающее действие грудной клетки (во время вдоха уменьшается давление в грудной полости, увеличивается приток крови по венам к сердцу) и сокращение скелетных мышц. Глубокие вены окружены мышцами. Даже при спокойном стоянии мышцы за счет слабых сокращений действуют как мышечные насосы, давят на вены и способствуют движению крови.

11.3.3. ВНЕШНИЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СОСУДОВ

Внешними показателями полезного результата тонической деятельности сосудов служат: 1) артериальный пульс; 2) венный пульс; 3) объемный пульс; 4) реограмма; 5) время кругооборота крови.

Артериальный пульс. *Артериальным пульсом* называют ритмические колебания артериальной стенки, вызываемые систолическим повышением давления в артериях. Колебания артериальной стенки распространяются от аорты до артериол со скоростью 6...9 м/с.

Кривая пульса — *сфигмограмма*, записанная с помощью сфигмографа, состоит из ритмических волн (рис. 58). В каждой волне различают *подъем* (*анакроту*) и *спад* (*катакроту*). На катакроте выделяется дикротическая волна, отражающая вторичное колебание стенки, связанное с отражением крови полулунными клапанами в начале диастолы желудочка. Пульс характеризуют частота, напол-



Рис. 58. Пульсовое колебание стенки артерии (сфигмограмма):
1 — анакрота; *2* — катакрота; *3* — дикротический подъем

нение, амплитуда и ритм напряжения. Пульс a. facialis и a. saphena хорошего качества: полный, быстрый, наполненный, ритмичный.

Венный пульс. *Венным пульсом* называют пульсовые колебания в крупных венах вблизи сердца. Он обусловлен затруднением оттока крови из вен к сердцу во время систолы предсердий и желудочков. Кривая венного пульса — *флебограмма.*

Объемный пульс. *Объемным пульсом* называют колебания объема органа, связанные с систолой и диастолой. Объемный пульс регистрируют с помощью плетизмографа. Кривая объемного пульса называется *плетизмограммой.* По плетизмограмме судят об объемной скорости кровотока.

Реограмма. В связи с изменениями объемной скорости кровотока при систоле и диастоле изменяется электрическое сопротивление тканей — при систоле уменьшается, при диастоле повышается. Эти изменения сопротивления регистрируют с помощью реографа. Кривая изменения электрического сопротивления называется *реограммой.* Реограмма состоит из чередующихся волн, амплитуда которых отражает объемную скорость кровотока.

Время кругооборота крови. Это время, необходимое для того, чтобы кровь прошла через весь круг кровообращения.

У крупного рогатого скота сердце в состоянии покоя перегоняет приблизительно 44 л крови в 1 мин. Объем крови составляет 35...40 л, следовательно, полный кругооборот всего объема крови происходит за 1 мин. Время кругооборота крови около 25 с. Около 10 % минутного объема крови поступает в головной и спинной мозг, более 5 — в сердце, 25 — в пищеварительный аппарат, 20 — в почки, 15...20 — в мышцы, 6 — в кожу, 10 % — в костный мозг, жир и др. На образование 1 л молока через сосудистую систему молочных желез проходит до 500 л крови; при суточной секреции молока в количестве 18 л это составляет около 15 % суточного объема поступающей в сосуды крови. Выведение молока при доении сопровождается увеличением (в 2...9 раз) кровоснабжения молочной железы, повышением кровяного давления. У высокопродуктивных коров по сравнению с низкоудойными увеличение кровяного давления во время доения происходит при незначительном учащении пульса за счет увеличения силы сердечных сокращений, венозного притока к сердцу и повышения тонуса сосудов; у низкопродуктивных коров — за счет увеличения частоты пульса. У высокопродуктивных коров систолическое артериальное давление возрастает до 150 мм рт. ст., а диастолическое до 55...75 мм рт. ст., венозное давление — до 92...110 мм вод. ст.; скорость кругооборота крови возрастает, время его уменьшается до 20...15 с. Молокообразование обусловливает изменение деятельности сердца и сосудов. При неполноценном кормлении раздой коров может вызвать нарушение трофики сердечной мышцы. Градиент давления, обеспечивающий легочной кровоток, составляет только 10...15 мм рт. ст. В покое объем крови в легких составляет примерно 5 л; активный вдох увеличивает его. В сосудистых ложах скелетных мышц регионарный объем крови около 3 мл/мин на 100 г их массы. При максимальной нагрузке мышечный кровоток может составить более 50 мл/мин/100 г в результате расширения прекапиллярных сосудов сопротивления. Коронарный кровоток в покое около 80 мл/мин/100 г, при расширении сосудов — более 400 мл/мин/100 г. Головной мозг получает около 50 мл/мин/100 г: в капиллярах мозга отсутствуют поры, эндотелиальные клетки наслаиваются одна на другую, «нежелательные» вещества к нейронам не проникают. В коже артерии окружены венами; теплая артериальная кровь, текущая на периферию, здесь смешивается с возвращающейся кровью, передает теплоту ей, сводя к минимальному уровню потерю тепла; кровоток составляет приблизительно 20 мл/мин/100 г и изменяется при сдвигах температуры окружающей среды. Кровоток в разных органах системы пищеварения составляет в период пищеварения 150...700 мл/мин/100 г, в костном мозге — около 50, в жировой ткани — 3...10 мл/мин/100 г. Кровоток в матке у нестельных коров 20, а при беременности — более 750 мл/мин/100 г.

11.3.4. МИКРОЦИРКУЛЯЦИЯ

Микроциркуляция — ток крови через терминальные артериолы, метартериолы, прекапиллярные сфинктеры, капилляры и посткапиллярные венулы (цв. рис. VII).

Терминальные артериолы — сосуды, выстланные эндотелием, который окружен слоем гладкомышечных волокон и незначительным количеством опорной соединительной ткани. Метартериола — боковая веточка артериолы аналогичной структуры; доставляет кровь к капиллярам.

Микроциркуляция обеспечивает сбалансированный оптимальный кровоток, который дает возможность эффективно осуществлять обмен через стенки сосудов. Микроциркуляция связана с деятельностью лимфатических сосудов, специальных клеток той или иной ткани, соединительнотканных клеток и особых клеток, выделяющих ряд физиологически активных веществ, по-разному действующих на микрососуды, регулирующих их просвет. Все перечисленные компоненты составляют функциональный элемент органа.

Каждая ткань имеет свои особенности кровоснабжения на уровне микроциркуляторной системы, которая работает в виде своеобразного ансамбля. Центральную часть системы составляют капилляры (рис. 59).



Рис. 59. Схема капилляров мышцы, иллюстрирующая строение микроциркуляторной единицы:

АВА — артериовенозный анастомоз; *стрелки* показывают движение крови

На микроциркуляцию влияет текучесть крови. *Гемореология* — наука о текучести крови, которая изучает прежде всего способность эритроцитов изменять свою форму при прохождении через микрососуды. Стенки сосудов и клетки крови имеют разноименные электрические заряды и взаимно отталкиваются.

Напряженная работа того или иного органа сопровождается перераспределением циркулирующей крови. Кровоснабжение работающих органов увеличивается за счет уменьшения кровоснабжения других органов. Например, в период пищеварения усиливается приток крови к пищеварительным органам, одновременно уменьшается кровоснабжение кожи и скелетных мышц. Напряженная мышечная работа сопровождается расширением сосудов мышц и сужением сосудов органов системы пищеварения.

Приспособление кровоснабжения органов к складывающимся условиям связано с изменением объема циркулирующей крови и емкости сосудистой системы. В состоянии покоя до 45 % всего объема крови в организме находится в кровяных депо: селезенке, печени, подкожном сосудистом сплетении и легких.

К р о в я н о е д е п о — орган или ткань, обладающие способностью накапливать в своих сосудах значительное количество крови. При необходимости, функциональных нагрузках кровь из депо поступает в сосуды, чем предотвращается падение артериального давления и притока крови к сердцу.

В *селезенке* кровь задерживается в венозных синусах вследствие сокращения кольцевых мышц, расположенных на месте перехода синуса в вену. Плазма крови переходит в тканевую жидкость, кровь в синусах становится более концентрированной. За счет сокращения гладких мышц капсулы селезенки и ее трабекул форменные элементы крови могут поступать в кровоток. Избыток жидкой части крови удаляется почками.

В *печени* не происходит полного выключения крови из общего кровотока. Кровь задерживается в синусоидах, образующих анастомозы, и венозной системе за счет увеличения притока или уменьшения оттока путем сокращения сфинктеров вен и синусоидов.

Легкие играют роль депо за счет изменения емкости их венозной и артериальной систем. Сосуды легких имеют более растяжимые стенки.

В *коже* венулы и вены подсосочкового слоя могут вмещать большое дополнительное количество крови. При поступлении сигналов из центров, вызывающих сокращение сосудов, кровь из депо поступает в общий кровоток.

11.3.5. ОСОБЕННОСТИ КРОВОСНАБЖЕНИЯ И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ В ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНАХ

Кровоснабжение сердца. От основания аорты отходят две коронарные артерии, снабжающие кровью правый и левый желудочки. Отток крови осуществляется в венозный синус, открывающийся в правое предсердие. По сердечным венам оттекает 30 % крови. В покое минутный коронарный кровоток составляет около 5 % общего минутного объема. При интенсивной мышечной работе, беременности, лактации коронарный кровоток может возрасти в 4...5 раз: от 85 мл/мин на 100 г ткани до 420 мл/мин в среднем.

Коронарный кровоток в начале систолы прекращается, а в диастоле он значительно увеличивается. Для коронарных сосудов характерна *ауторегуляция*. Повышение потребности сердца в кислороде удовлетворяется за счет увеличения коронарного кровотока, расширения коронарных сосудов, снижения их гидродинамического сопротивления. Стимулом для расширения коронарных сосудов служит недостаток кислорода. Через симпатические нервы осуществляются сосудосуживающие влияния на сердце, через парасимпатические, угнетая работу сердца, — сосудорасширяющие.

Кровообращение в мозге. Мозг снабжается кровью через две сонные и две позвоночные артерии, которые образуют *виллизиев круг*. От виллизиева круга кровь поступает по радиально отходящим артериям. Между артериями и венами анастомозов нет, капилляры находятся в открытом состоянии.

Величина минутного мозгового кровотока в покое составляет в среднем 30 мл на 100 г массы мозга; около 13 % общего сердечного выброса на весь мозг. Кровоснабжение серого вещества выше, чем белого.

Увеличение напряжения диоксида углерода, концентрации молочной кислоты в крови вызывает расширение сосудов мозга. В со-

судах мозга хорошо выражена *миогенная ауторегуляция*; при изменении гидростатического давления мозговой кровоток остается постоянным.

Кровоснабжение печени. Кровь поступает к печени по печеночной артерии и воротной вене. По воротной вене поступает кровь, прошедшая через капилляры кишечника, поджелудочной железы и селезенки.

Печеночная артерия и воротная вена образуют в результате ветвления междолевые артерии и вены, которые проникают в паренхиму печени. Эти сосуды неоднократно делятся, образуют систему анастомозирующих капилляров — *синусов* печени. В центре каждой дольки синусоиды объединяются в центральную вену. Центральные вены сливаются в собирательные вены, а затем в ветви печеночной вены.

В покое печеночный кровоток составляет примерно 1 мл/мин; в целом 25 % общего сердечного выброса. В печень поступает 25 % крови по печеночной артерии. На 40 % потребность печени в кислороде удовлетворяется кровью, поступающей по печеночной артерии, на 60 % — кровью, поступающей по воротной вене. В сосудах печени хорошо развита ауторегуляция. Через симпатические нервные волокна на печеночные сосуды осуществляются сосудосуживающие влияния.

Кровоснабжение почек. В почках находятся две последовательные капиллярные сети. Приносящие артериолы распадаются на клубочковые капилляры, выносящие артериолы — на околоканальцевые капилляры. Для сосудов почек характерны развитые миогенные ауторегуляторные механизмы, благодаря которым поддерживается постоянный уровень давления в капиллярах. Регуляция кровотока в сосудах почек осуществляется через симпатические сосудосуживающие нервы.

Кровоснабжение легких. Легкие снабжаются кровью через легочную артерию (венозная кровь) и бронхиальную артерию (артериальная кровь), что составляет 1...2 % минутного кровотока. Кровенаполнение легких может составлять 10...25 % общего количества крови в организме.

При повышении давления в сосудах большого круга кровообращения рефлекторно с рецепторов сосудов увеличивается кровенаполнение легочного круга, понижается давление в сосудах легких. При повышении давления в сосудах легких рефлекторно с рецепторов сосудов легких расширяются сосуды большого круга, урежаются сокращения сердца. Сосудосуживающие влияния осуществляются через грудные внутренностные симпатические нервы. Через парасимпатические волокна блуждающих нервов оказываются сосудорасширяющие влияния на сосуды легких. Выключение альвеол из вентиляции вызывает спазм сосудов этих альвеол, выключение их из кровообращения.

11.4. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ НАГНЕТАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА И ТОНИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СОСУДОВ К МЕНЯЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ

Регуляция нагнетательной деятельности сердца и тонической деятельности сосудов к меняющимся условиям осуществляется благодаря информации с рецепторов сердца и сосудов о сложившихся условиях, возникшем несоответствии уровня нагнетания крови, давления, кровотока потребностям обмена веществ в органе, новому уровню деятельности органов.

В сердце и сосудах заложены *механизмы саморегуляции, местной саморегуляции*. Чем больше растягивается каждая клетка миокарда во время диастолы, тем больше она сокращается во время систолы, выбрасывая тот объем крови, который поступил во время диастолы. При усилении сокращений сердца соединительнотканные клетки миокарда увеличивают поставку для сократительных клеток миокарда ряда сложных высокомолекулярных продуктов, необходимых для поддержания их структуры и функции. Афферентные, вставочные и эфферентные нейроны внутрисердечных нервных структур образуют внутрисердечные рефлекторные дуги, через которые осуществляются внутрисердечные периферические рефлексы: при увеличении растяжения кровью правого предсердия усиливается сокращение левого желудочка (при высоком давлении в аорте эффект обратный).

Гладкие мышцы сосудистой стенки капилляров очень чувствительны к действию продуктов обмена, количество которых повышается в органе при усилении деятельности и вызывает расширение сосудов органа, усиление микроциркуляции — тока крови через терминальные артериолы, метартериолы, прекапиллярные сфинктеры, капилляры и венулы.

На сердце и сосуды осуществляются постоянные влияния с нервного центра системы через эфферентные нервы и путем поддержания определенной концентрации гормонов в крови.

При физической нагрузке, после приема корма, в период стельности, лактации, при значительном повышении или понижении температуры окружающей среды и ряде других условий изменяется активность отдельных или многих органов и соответственно состояние сосудов, давление и кровоток в них. В результате нарушается соотношение минутного объема, давления крови, скорости кровотока и объема циркулирующей крови. Изменения названных показателей воспринимаются рецепторами.

Информация о несоответствии (уменьшении или увеличении) объема притекающей крови потребностям органа в кислороде, пи-

тательных веществах поступает в нервный центр и вызывает распад ранее оформленной программы действия, рассогласование, формирование новой программы для обеспечения полезного приспособительного результата. Программа действия передается к сердцу путем изменения тонуса блуждающих и симпатических нервов, концентрации в крови адреналина, норадреналина, глюкокортикоидов, ангиотензина, серотонина в зависимости от цели действия — увеличить или уменьшить нагнетательную деятельность сердца.

В нервном центре системы главную исполнительную роль играет сердечно-сосудистый центр продолговатого мозга. В нем различают три связанных между собой отдела: 1) группу нейронов, постоянная активность которых оказывает тоническое активирующее влияние на функцию сердца и гладкие мышцы сосудов через симпатические нейроны и нервные волокна; 2) группу нейронов, обладающих тормозящим действием на вышеназванные симпатические нейроны и уменьшающих их активирующее влияние; 3) ядро блуждающего нерва, оказывающее через парасимпатические волокна тормозящее влияние на сердце. Программа действия (эффекторные влияния) в нервном центре формируется в результате широкого взаимодействия и переработки афферентной информации в его нейронах. При повышении давления крови возбуждаются барорецепторы дуги аорты и каротидного синуса. В ответ снижаются сопротивление сосудов и минутный объем кровотока, нормализуется давление (*депрессорный рефлекс*). Падение артериального давления воспринимается барорецепторами этих зон, устья полых вен и легочных вен, вызывает повышение тонического возбуждения симпатических нейронов и снижение тонуса блуждающих нервов, учащение сокращений сердца, сужение сосудов, выход крови из депо и восстановление давления (*прессорный рефлекс*). Повышение давления крови в сосудах легких при увеличении притока крови с барорецепторов легких вызывает снижение давления крови в большом круге кровообращения и уменьшение ритма сердца. Чрезмерное расслабление сердца предотвращает возникающая информация с рецепторов околосердечной сумки.

С волюморецепторов предсердий и устья вен при уменьшении и увеличении объема циркулирующей крови осуществляются влияния, регулирующие объем циркулирующей крови: уменьшается или увеличивается диурез за счет уменьшения или увеличения тонуса симпатических волокон и, как следствие, тонуса почечных сосудов и фильтрации и диуреза, секреции ренина и содержания ангиотензина, депонирования или вытеснения крови из депо крови.

Снижение содержания кислорода, увеличение содержания диоксида углерода и водородных ионов в крови воспринимаются хеморецепторами каротидных телец и вен. В ответ происходит учащение ритма сердечных сокращений, увеличение минутного объема, разницы давлений крови в сосудах, объема крови, кровотока и, как результат, удаление диоксида углерода, водородных ионов, увеличение поступления кислорода. Приспособительные влияния осуществляются с рецепторов мышц, терморецепторов кожи, рецепторов других органов. Во всех случаях в той или иной мере изменяется и поступление в кровь гормонов адреналина, норадреналина, ренина и альдостерона, антидиуретического гормона (вызывают учащение и усиление деятельности сердца, сужение сосудов, задержку воды в организме), медуллина, гистамина и других, простагландинов, брадикинина (расширяют сосуды) (см. гл. «Физиология желез внутренней секреции»).

Парасимпатические волокна блуждающих нервов подходят к синоатриальному и атриовентрикулярному узлам, мышце предсердий. Миокард желудочков не иннервируется блуждающими нервами. Повышение тонуса волокон блуждающих нервов вызывает понижение возбудимости и проводимости сердечной мышцы, уменьшение силы и ритма сокращений сердца, нагнетания крови в сосуды, давления крови и кровотока в сосудах.

Симпатические волокна подходят к проводящей системе и мышце предсердий и желудочков. Через симпатические волокна осуществляются влияния, повышающие возбудимость (кровоток в сердечной мышце, питание) и проводимость сердечной мышцы, силу и ритм сокращений сердца.

При повышении концентрации адреналина, норадреналина увеличиваются сила и ритм сокращений сердца. Гормоны коры надпочечников, ангиотензин, серотонин увеличивают силу сокращений сердца; тироксин учащает сердечный ритм.

Программа действия к сосудам передается путем изменения тонуса симпатических нервов, концентрации гормонов и биологически активных веществ в крови и тканях. Повышение тонуса симпатических нервных волокон, снабжающих сосуды, вызывает повышение тонуса сосудов, уменьшение их радиуса, повышение давления, и наоборот.

Через некоторые симпатические нервные волокна (в скелетных мышцах) осуществляются влияния, понижающие тонус сосудов, расширяющие сосуды (влияния передаются с помощью медиатора ацетилхолина). Повышение тонуса сосудов и давления крови в сосудах вызывают адреналин, норадреналин, антидиуретический гормон, серотонин, ренин (поступая в кровь из ткани почек при понижении давления крови, он расщепляет глобулин-ангиотензиноген, превращает его в ангиотензин-I, последний превращается в ангиотензин-II, повышающий тонус сосудов, давление крови). Понижение тонуса сосудов в органах, по-

вышение кровотока вызывают медуллин, простагландины, брадикинин, гистамин.

При усилении деятельности органов повышаются ритм, сила сокращений сердца, давление крови (прессорный рефлекс), расширяются капилляры, возрастает ток крови через органы (в скелетной мышце с 3 мл на 100 г до 50 мл), и наоборот.

При уменьшении концентрации кислорода и повышении диоксида углерода в крови учащается ритм сокращений сердца и поднимается давление крови, усиливается кровоток в органах. Усиление деятельности мышц вызывает расширение сосудов и увеличение кровотока в мышцах, сужение сосудов и уменьшение кровотока в органах пищеварения, и наоборот, т. е. перераспределение крови. Увеличение кровотока в органе при усилении деятельности сопровождается уменьшением кровотока в других органах с меньшей активностью.

При определенных условиях на сердце и сосуды осуществляются влияния и с рецепторов кожи, рецепторов зрительных, слуховых и других по типу условного рефлекса. Так, вид соперника, время доения (у коров), действия условных сигналов, предвещающих чрезвычайные воздействия на организм, сопровождаются изменениями действия системы.

11.5. ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА. ОБРАЗОВАНИЕ ЛИМФЫ. ЛИМФООБРАЩЕНИЕ

Кровоток в органах сопровождается образованием лимфы, лимфообращением. Структуры и механизмы, обеспечивающие образование лимфы и лимфообращение, составляют лимфатическую систему.

11.5.1. ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИМФАТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Лимфатическая система — это составная часть сосудистой системы. Она обеспечивает образование лимфы и лимфообращение и включает в себя ряд структур.

1. Баро- и хеморецепторы. Расположены в области артериальных капилляров и лимфатических капилляров, в лимфатических сосудах и лимфатических узлах.

2. Нервный центр. Представляет собой совокупность нейронов, расположенных в продолговатом мозге (тела нейронов, образующих блуждающие нервы), гипоталамусе (нейроны, образующие высшее представительство парасимпатического и

симпатического отделов), спинном мозге (в боковых рогах лежат нейроны, образующие преганглионарные симпатические сердечные волокна). Имеет представительство в ретикулярной формации, лимбической системе, подкорковых ядрах и в коре больших полушарий.

3. Парасимпатические волокна блуждающих нервов, симпатические нервные волокна. Они идут от сегментов спинного мозга в виде симпатических волокон в составе всех внутренностных нервов и симпатических нервов ко всем лимфатическим сосудам.

4. Гормоны и другие биологически активные вещества: адреналин и норадреналин (мозговое вещество надпочечников), антидиуретический гормон (задняя доля гипофиза), серотонин (слизистая кишечника, желудка и некоторые участки головного мозга), ренин (почки), альдостерон (надпочечники), медуллин (мозговой слой почек), простагландины (во многих тканях), брадикинин (поджелудочная и подчелюстная железы, легкие), гистамин (стенка желудка и кишечника, другие органы).

5. Исполнительные органы. Это лимфатические капилляры, сосуды и узлы (см. рис. 54).

Лимфатическая система обеспечивает: объем образующейся лимфы, соответствующий потребностям и уровню метаболизма; ток лимфы по лимфатическим сосудам, соответствующий размерам образования лимфы, уровню деятельности органов.

Деятельность системы обусловлена в большей степени структурно-физиологическими особенностями исполнительных органов (лимфатические капилляры, сосуды и узлы) и процессами в них (лимфообразование, движение лимфы).

Лимфатическая система начинается в тканях органов в виде разветвленной сети замкнутых *лимфатических капилляров*, стенки которых высокопроницаемы и способны всасывать коллоидные растворы и взвеси. Лимфатические капилляры переходят в *лимфатические сосуды*. Лимфатические сосуды впадают в *лимфатический грудной проток*, через который течет лимфа от $^3/_4$ организма. Грудной проток впадает в краниальную полую вену или яремную вену. Лимфа (от $^1/_4$ организма) по лимфатическим сосудам поступает в *правый лимфатический ствол*, впадающий в краниальную полую вену. Она поступает по лимфатическим сосудам и через другие протоки — трахеальный, кишечный.

В лимфатических сосудах среднего калибра находятся клапаны с одной и двумя створками, которые обеспечивают ток лимфы только в одном направлении. В лимфатических сосудах имеются мышечные волокна, благодаря которым сосуды обладают свойством сокращаться. Лимфатические сосуды служат лишь для оттока лимфы и возвращают в кровь поступившую в ткани жидкость.

Лимфа по пути к венам проходит через *лимфатические узлы*, число которых у животных разного вида неодинаково: у крупного рогатого скота их примерно 300, у лошади 8000, у свиньи 190. Перед входом в лимфатический узел лимфатический сосуд делится на мелкие ветви, которые переходят в *синусы узла*. От узла отходят также мелкие ветви, которые объединяются вновь в один сосуд.

11.5.2. ОБРАЗОВАНИЕ И ДВИЖЕНИЕ ЛИМФЫ

Лимфообразование включает в себя фильтрацию-абсорбцию, диффузию, переход большей части компонентов плазмы крови (вода, неорганические соли, глюкоза, аминокислоты, жирные кислоты, витамины, кислород) из кровеносных капилляров в ткани, обмен веществами между тканевой жидкостью и клетками тканей (обеднение питательными веществами и обогащение продуктами обмена), переход тканевой жидкости в лимфатические капилляры. Проницаемость кровеносных капилляров в различных органах неодинакова: наиболее высокая в печени, значительно ниже в мышцах. В печени лимфы образуется много, в мышцах — меньше.

Фильтрация происходит в результате разницы между гидростатическим давлением в кровеносных капиллярах и тканевой жидкости. Фактором, препятствующим фильтрации, является онкотическое давление, создаваемое белками плазмы. Большая часть белков плазмы не проходит через поры капилляров. Фильтрация происходит только при наличии разницы между гидростатическим (30...35 мм рт. ст.) и онкотическим давлением (25 мм рт. ст.) крови в кровеносных капиллярах. Например, у коров в течение суток по кишечному лимфатическому протоку проходит 12...14 л лимфы (52...70 мл на 1 кг массы тела), по протоку молочной железы — 388 мл/ч.

Лимфа, оттекающая от разных органов и тканей, имеет различный состав в зависимости от их особенностей обмена веществ и деятельности. Лимфа, оттекающая от печени, содержит больше белков, лимфа желез внутренней секреции — больше гормонов. В лимфе нет или мало эритроцитов; присутствует небольшое количество зернистых лейкоцитов, которые проникают через стенку кровеносных капилляров, а затем поступают в лимфатические капилляры. Проходя через лимфатические узлы, лимфа обогащается лимфоцитами. Лимфоциты образуются в лимфатических узлах и из них с током лимфы переносятся в кровь. В лимфе содержится фибриноген, поэтому она способна свертываться.

В лимфе кишечного протока у коров содержится 95,7...96,3 % воды, 3,7...4,3 % сухих веществ, из которых 0,6 % минеральных веществ и около 3,6 % органических (410 мг% азота, 360 мг% белкового азота, до 3,6 % белка — 60 % альбумины, 40 % глобулины, 0,8 % фибриноген, 46...48 мг% сахара, до 300 мг% липидов).

Движение лимфы происходит по лимфатическим сосудам в силу разницы давления в начальной (капиллярной) части лимфатической системы (3,5...5 см вод. ст.) и конечной (около 0). Току лимфы способствуют сокращения лимфатических сосудов (8...22 сокращения в 1 мин), отрицательное давление в грудной полости при вдохе, сокращения скелетных мышц. Обратному току лимфы препятствуют клапаны лимфатических сосудов. Скорость тока лимфы в сосудах составляет 0,5...1 мм в 1 мин.

11.5.3. РЕГУЛЯЦИЯ ЛИМФООБРАЗОВАНИЯ И ЛИМФООБРАЩЕНИЯ

В организме в покое размеры образования и оттока лимфы от тканей равны. При изменении условий, повышении функциональной активности органов и соответственно метаболизма в тканях возрастают потребности тканей в питательных веществах, кислороде, необходимость в удалении продуктов обмена, возникает тенденция к сдвигу концентрации питательных веществ и продуктов обмена в тканях органа. Сдвиг концентрации веществ в тканях воспринимается рецепторами звена обратной афферентации. Информация поступает в нервный центр системы, где, не совпадая с прообразом ранее оформленной приспособительной реакции, вызывает формирование новой программы. Новая программа по симпатическим нервным волокнам и путем повышения образования и выведения адреналина и норадреналина из надпочечников, серотонина, ренина вызывает небольшое учащение сокращений сердца, сужение сосудов и повышение давления крови, расширение капилляров (путем повышения концентрации в тканях гистамина, ацетилхолина, простагландинов, медуллина), усиление фильтрации — образование лимфы, сокращения лимфатических сосудов, ускорение тока лимфы.

В итоге осуществляется приспособление уровня образования и движения лимфы к новым условиям, к новому уровню метаболизма. При уменьшении потребностей органов в питательных веществах формируется другая программа.

Контрольные вопросы и задания

Кровообращение. **1.** Перечислите органы системы, обеспечивающей движение крови и ее перераспределение между органами, роль каждого исполнительного органа в осуществлении приспособительных реакций системы. **2.** В чем особенности строения сердечной мышцы и ее физиологические свойства, методические приемы определения этих свойств? **3.** Дайте определение сердечного цикла. Как движется кровь по сердцу, как при этом изменяется давление крови в предсердиях и желудочках и какова роль клапанов сердца? **4.** Охарактеризуйте структуры, образующие проводящую систему сердца. Какова роль проводящей системы сердца и ее компонентов в обеспечении автоматии деятельности сердца? Назовите методические приемы для определения роли проводящей системы сердца и ее компонентов, их сущность. **5.** Назовите полезные приспособительные результаты нагнетательной деятельности сердца и параметры этих результатов у животных различных видов: лошадей, крупного рогатого скота, свиней и овец. **6.** Каковы внешние проявления деятельности сердца, их происхождение? **7.** Охарактеризуйте условия и факторы, усиливающие и ослабляющие деятельность сердца. **8.** Какие структуры нервной системы, гормоны, биологически активные вещества и ионы участвуют в регуляции деятельности сердца? **9.** Назовите параметры, характеризующие работу сердца. Каковы возможности увеличения этих параметров у животных? **10.** Поясните методические приемы определения роли блуждающих нервов, грудных внутренностных симпатических нервов, гормонов и ионов в регуляции сердечной деятельности. **11.** Каков характер движения крови по большому и малому кругам кровообращения и какие факторы обеспечивают ток крови? **12.** Дайте физиологическую классификацию кровеносных сосудов. **13.** Каковы физиологические особенности и роли каждого из названных видов сосудов? **14.** Каковы особенности кровообращения в головном и спинном мозге, скелетных мышцах, сердце, легких, печени, селезенке, почках, матке и молочных железах? **15.** Дайте определение понятию «микроциркуляция». Назовите сосуды, образующие микроциркуляторное русло, охарактеризуйте механизмы микроциркуляции. **16.** Каковы механизмы сосудистых рефлексов, роль рецепторных полей, афферентных и эфферентных проводников, нервных центров рефлекторных дуг этих рефлексов? **17.** Определите методические приемы, применяемые для выяснения роли нервной системы и желез внутренней секреции в регуляции деятельности сосудов. Поясните характер влияния симпатических нервов, гормонов, биологически активных веществ на кровеносные сосуды. **18.** Поясните формы внешних проявлений деятельности сердца и сосудов. Какие методические приемы и приборы используются для регистрации этих внешних проявлений и какова практическая значимость определения характера каждого из внешних проявлений?

Лимфообращение. **1.** Назовите структуры организма, входящие в состав системы лимфообращения, особенности строения и физиологические роли ее компонентов. **2.** Каковы характер и степень взаимосвязей в деятельности систем, обеспечивающих движение крови, поддержание оптимальных для метаболизма объема циркулирующей крови и количества форменных элементов, образования лимфы и лимфообращения, как происходит образование лимфы? **3.** Охарактеризуйте компоненты лимфы, ее свойства. Какова роль лимфы в организме животных? **4.** Охарактеризуйте лимфоциты как один из компонентов лимфы. Где образуются лимфоциты, какие существуют группы и формы лимфоцитов и какова роль каждой формы лимфоцитов? **5.** Назовите факторы, обусловливающие ток лимфы. **6.** Расскажите о механизмах регуляции размеров лимфообразования и лимфообращения в организме животных. **7.** Назовите параметры образования лимфы и лимфообращения, методические приемы и приборы, которые используются для определения этих параметров. Какова практическая значимость их определения?

12. СИСТЕМА ДЫХАНИЯ

12.1. ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ

Метаболизм связан с использованием кислорода и образованием диоксида углерода в клетках тканей. Оптимальный для метаболизма газовый состав организма — относительное постоянство диоксида углерода и кислорода в альвеолярном воздухе, крови и тканях — поддерживается системой дыхания, которая обеспечивает снабжение тканей кислородом и удаление диоксида углерода.

Система дыхания включает в себя следующие структуры.

1. Хеморецепторы — периферические (артериальные) и центральные (медуллярные). *Артериальные хеморецепторы* расположены в каротидных синусах и дуге аорты; *центральные* — в продолговатом мозге. Афферентные проводники от рецепторов дуги аорты идут в составе аортальной ветви блуждающего нерва, а от рецепторов каротидного синуса — в каротидной ветви языкоглоточного нерва.

2. Дыхательный нервный центр. Важнейшие нейроны его находятся в продолговатом и спинном мозге, небольшое количество нейронов в ретикулярной формации продолговатого мозга, варолиевом мосту, сразу за четверохолмием в среднем мозге, гипоталамической области, зрительных буграх, стриопаллидуме, лимбической системе, коре мозга. В правой и левой половинах продолговатого мозга расположены по два скопления дыхательных нейронов — дорсальные и вентральные дыхательные ядра. Нейроны дорсального дыхательного ядра образуют так называемый *центр вдоха* (*инспирации*). Нейроны вентрального ядра образуют так называемый *центр выдоха* (*эспирации*). В нем содержатся и инспираторные нейроны. Третье скопление дыхательных нейронов располагается в передней части варолиева моста и образует так называемый *центр пневмотаксиса.* Нейроны дыхательного центра имеют взаимные связи.

3. Эфферентные нервные волокна. Представлены межреберными нервами и диафрагмальным нервом, нервами, иннервирующими скелетные мышцы вдыхатели и выдыхатели.

4. Исполнительные органы. Представлены инспираторными мышцами — диафрагмой, наружными косыми межреберными мышцами, межхрящевыми и вспомогательными дыхательными мышцами (лестничные, большая и малая грудные, зубчатая); *экспираторными мышцами* — внутренними косыми межреберными мышцами, мышцами брюшной стенки — косыми, поперечной прямой; грудной клеткой; плеврой; легкими, бронхами; трахеей, гортанью, носовыми ходами. В качестве исполнительных органов в эту систему входят сердце и сосуды. Поддержание постоянства газового состава организма связано с движением крови через легкие и весь организм, со свойствами крови связывать и отдавать кислород и диоксид углерода.

Системой дыхания, которая обеспечивает поддержание оптимального для метаболизма газового состава организма, осуществляются две основные приспособительные реакции: 1) поддержание постоянства содержания, парциального давления кислорода и диоксида углерода в легких (альвеолярном воздухе) и в крови; 2) обеспечение соответствующих ритма и глубины вдоха и выдоха, которые необходимы для поддержания относительного постоянства кислорода и диоксида углерода в легких и в крови.

12.2. СТРУКТУРНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНОВ СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ. ПРОЦЕССЫ СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ

Относительное постоянство CO_2, O_2 в альвеолярном воздухе и в крови обеспечивается за счет вентиляции легких (движения воздуха), или внешнего дыхания; обмена газов в легких (между альвеолярным воздухом и кровью капилляров малого круга кровообращения); транспорта газов кровью; обмена газов между кровью капилляров большого круга кровообращения и клетками тканей; использования O_2 тканями и образования CO_2 (биологического окисления в митохондриях клеток).

Во вдыхаемом воздухе содержится 20,97 об .% O_2 и 0,03 об. % CO_2, в выдыхаемом воздухе — 16 об. % O_2 и 3,7 об. % CO_2.

В альвеолярном воздухе поддерживается относительно постоянное содержание O_2 (14,5 %) и CO_2 (5,5 %); остальное количество приходится на азот. Альвеолярный воздух является внутренней газовой средой организма. От постоянства газового состава альвеолярного воздуха зависит относительное постоянство газового состава крови. В артериальной крови содержится (поддерживается) около 16...19 об. % O_2 и 52...57 об. % CO_2; в венозной крови — около 12 об. % O_2 и 58...63 об. % CO_2.

Вентиляция легких. Смена воздуха, поддержание постоянства состава альвеолярного воздуха обеспечиваются за счет постоянно осуществляемых *дыхательных циклов* — вдоха и выдоха. Во время вдоха атмосферный воздух через воздухоносные пути поступает в легкие, при выходе примерно такой же объем воздуха вытесняется из легких. За счет обновления части альвеолярного воздуха поддерживается его постоянный газовый состав.

Акт вдоха (инспирация) — поступление воздуха в легкие — совершается вследствие увеличения объема грудной полости. Грудная полость увеличивается за счет сокращения наружных косых межреберных мышц и других вдыхательных мышц, обеспечивающих отведение ребер в стороны, а также за счет сокращения диафрагмы, сопровождающегося изменением купола диафрагмы (цв. рис. VIII). Диафрагма становится конусовидной, положение сухожильного центра не изменяется, а мышечные участки смещаются в сторону брюшной полости, брюшные органы оттесняются назад. При увеличении объема грудной клетки давление в плевральной щели уменьшается, возникает разница между давлением атмосферного воздуха на внутреннюю стенку легких и давлением воздуха в плевральной полости на наружную стенку легких. Давление атмосферного воздуха на внутреннюю стенку легких начинает преобладать и вызывает увеличение объема легких, поступление атмосферного воздуха в легкие — *вдох*.

Акт выдоха совершается, когда вдох окончен и дыхательные мышцы расслабляются, ребра и купол диафрагмы возвращаются в положение до вдоха, при этом уменьшается объем грудной клетки, повышается давление в плевральной щели, возрастает давление на наружную поверхность легких, часть альвеолярного воздуха (объем, равный объему воздуха, поступившего в легкие при вдохе) вытесняется.

Возвращение ребер в положение до вдоха обеспечивается эластическим сопротивлением реберных хрящей, сокращением внутренних косых межреберных мышц, вентральных зубчатых мышц, мышц живота. Возвращение диафрагмы в положение до вдоха вызывают: сопротивление стенок живота и брюшных внутренностей, отдавленных при вдохе назад; сокращение мышц живота.

При каждом вдохе давление в легких становится ниже атмосферного на 2 мм рт. ст., а при каждом выдохе — выше атмосферного на 3...4 мм рт. ст. Во время вдоха давление в плевральной щели ниже атмосферного на 9 мм рт. ст., а во время выдоха— на 3 мм рт. ст. Отрицательное давление (ниже атмосферного на 6 мм рт. ст.) в плевральной полости сохраняется за счет *эластической тяги легких* — силы, с которой сжимается эластическая ткань легкого, противодействуя атмосферному давлению. При выдохе давление в легких в этих условиях оказывается выше ат-

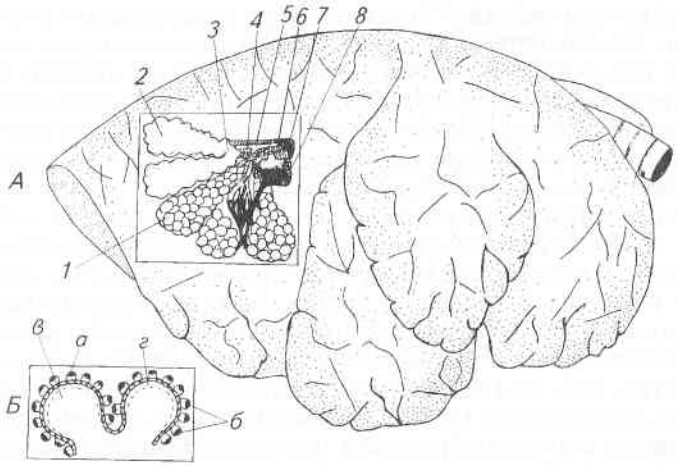


Рис. 60. Легкие:

А — долька легких: *1* — альвеола; *2* — альвеолярный мешочек; *3* — альвеолярный ход; *4* — бронхиола; *5* — бронхиальная артерия; *6* — дольковый бронх; *7* — артерия легочная; *8* — вена легочная; Б — альвеолы: *а* — капилляры; *б* — плоский респираторный эпителий; *в* — полость альвеолы; *г* — сурфактант

мосферного. Крупными клетками альвеолярного эпителия — гранулярными пневмоноцитами продуцируются фосфолипиды — *сурфактанты*, которые в виде пленки покрывают внутреннюю поверхность альвеол и препятствуют развитию слипания при уменьшении диаметра альвеол в период выдоха (рис. 60).

Расправленные легкие стремятся к спадению. Обусловлено это напряжением эластических волокон паренхимы легких, а также поверхностным натяжением в альвеолах. Поверхностное натяжение уменьшается в результате того, что в слое жидкости, покрывающем стенки альвеол, содержатся поверхностно-активные вещества — сурфактанты. В связи с этим для расправления легких при вдохе требуется сравнительно небольшая сила. При выдохе уменьшаются размеры альвеол, молекулы сурфактанта сближаются и поверхностное натяжение уменьшается, препятствует спадению альвеол.

У животных различают три типа дыхания: *реберный* (*грудной*) — при вдохе преобладает отведение ребер в стороны и вперед; *диафрагмальный* (*брюшной*) — вдох происходит преимущественно за счет сокращения диафрагмы; *реберно-брюшной* — вдох обеспечивается за счет сокращения межреберных мышц, диафрагмы и брюшных мышц.

Обмен газов в легких. Обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью капилляров малого круга кровообращения за счет диффузии O_2 из альвеолярного воздуха в кровь и CO_2 из крови в

альвеолярный воздух осуществляется вследствие разности парциального давления этих газов в альвеолярном воздухе и в крови (рис. 61). Парциальное давление O_2 (давление отдельного газа в смеси газов) в альвеолярном воздухе составляет около 100 мм рт. ст. Напряжение O_2 в венозной крови равно 40 мм рт. ст. В результате такой разницы величин парциального давления O_2 последний из альвеолярного воздуха поступает в кровь. Напряжение CO_2 в венозной крови, поступающей к легким, составляет 46 мм рт. ст., а парциальное давление CO_2 в альвеолярном воздухе — около 40 мм рт. ст.; CO_2 поступает из крови в альвеолярный воздух до выравнивания напряжения его в крови и парциального давления в альвеолярном воздухе.

Газообмену в легких способствует большая поверхность альвеол и малая толщина легочной мембраны (слой эндотелиальных клеток капилляров, две основные мембраны, слой плоского альвеолярного эпителия) — 0,4...1,5 мкм. Так, в течение суток из альвеол в кровь переходит у коровы около 5000 л O_2 и из крови в альвеолярный воздух поступает около 4300 л CO_2.

Транспорт газов кровью и обмен газов между кровью и тканями. Транспорт кислорода кровью осуществляется в виде оксигемоглобина; 1 г гемоглобина способен присоединить 1,36 мл O_2. При содержании в крови у коровы 120 г/л гемоглобина кислородная емкость крови составляет около 16 об. %, каждые 100 мл крови несут 16 мл кислорода. Это так называемая *кислородная емкость*

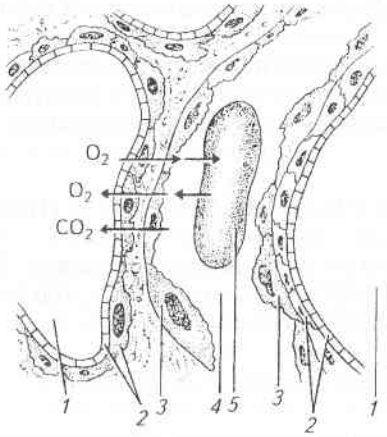


Рис. 61. Схема обмена газами между кровью и воздухом альвеол:

1 — просвет альвеолы; *2* — стенка альвеолы; *3* — стенка кровеносного капилляра; *4* — просвет капилляра; *5* — эритроцит в просвете капилляра. *Стрелками* показан путь кислорода (O_2), диоксида углерода (CO_2) через аэрогематический барьер между кровью и воздухом

крови. В 100 мл крови в растворенном виде находится (транспортируется) только 0,3 мл O_2. Сродство гемоглобина к кислороду высокое при высоком парциальном давлении кислорода. Такие условия создаются в легких, где почти весь гемоглобин и насыщается кислородом. Сродство гемоглобина к кислороду снижается при увеличении концентрации CO_2 и H^+. Такие условия создаются в тканях, где интенсивно протекают процессы обмена веществ. Поэтому в тканях оксигемоглобин быстро диссоциирует, O_2 освобождается и поступает в ткани, где напряжение кислорода много ниже (около 35 мм рт. ст., а в клетках близко к 0), чем в артериальной крови (100 мм рт. ст.). Протекая по тканевым капиллярам, кровь отдает O_2 тканям. В покое *коэффициент утилизации кислорода* — часть кислорода, поглощаемая тканями, колеблется от 30 до 40 %; при тяжелой мышечной работе он повышается до 50...60 %.

Однако и в венозной крови часть гемоглобина остается в оксигенированной форме. Каждые 100 мл крови отдают тканям 5...6 мл O_2, на такую же величину каждые 100 мл венозной крови обогащаются O_2 в легких.

Диоксид углерода непрерывно образуется в клетках и диффундирует в кровь капилляров. В клетках напряжение CO_2 доходит до 60 мм рт. ст., в артериальной крови капилляров — до 40 мм рт. ст.

Транспорт CO_2 кровью осуществляется в трех формах: 2,5 об. % в состоянии физического растворения; 52 об. % в виде кислых солей угольной кислоты ($NaHCO_3$, $KHCO_3$); 4,5 % в виде карбгемоглобина. В таком виде диоксид углерода переносится к легким.

Диоксид углерода, поступая в тканевые капилляры, гидратируется, быстро диффундирует из плазмы в эритроциты, где под действием фермента карбоангидразы соединяется с водой, образуя угольную кислоту:

$$CO_2 + H_2O > H_2CO_3 > H^+ + HCO_3^-.$$

Угольная кислота — соединение нестойкое, быстро диссоциирует на ионы H^+ и HCO_3^-. Ионы HCO_3^- диффундируют из эритроцитов в плазму, связывают там ионы Na^+:

$$HCO_3^- + NaCl = NaHCO_3 + Cl^-.$$

Ионы Cl^- поступают в порядке сохранения ионного равновесия в эритроциты. Около $^4/_5$ CO_2 транспортируется в виде гидрокарбоната — $NaHCO_3$. В легочных капиллярах происходит освобождение CO_2, который диффундирует в альвеолярный газ. Гидрокарбонат как соль слабой (угольной) кислоты отдает свой

анион. Ионы HCO_3^- поступают из плазмы в эритроцит, а ионы Cl^- — в обратном направлении. Дегидратация угольной кислоты в эритроцитах ускоряется также карбоангидразой.

12.3. РЕГУЛЯЦИЯ ОПТИМАЛЬНОГО ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА ГАЗОВОГО СОСТАВА ОРГАНИЗМА

Постоянно меняющиеся режимы деятельности организма (усиление или ослабление мышечной деятельности, лактация, условнорефлекторные реакции), сопровождающиеся изменением обмена веществ, использования кислорода, изменение состава атмосферного воздуха в помещении могут стать причиной изменений соотношения содержания O_2 и CO_2 в альвеолярном воздухе и в крови. Однако, несмотря на подобные возмущающие факторы, организм способен поддерживать оптимальный уровень кислорода и диоксида углерода за счет широкой возможности изменять объем легочной вентиляции, частоту и амплитуду вдоха и выдоха.

В случае отклонения от оптимального уровня показателей содержания O_2 и CO_2 в альвеолярном воздухе и в крови возбуждаются рецепторы результата (показатели приспособительной реакции) — хеморецепторы каротидного синуса, дуги аорты, продолговатого мозга. Благодаря афферентному синтезу информации с рецепторов в нервном центре системы формируется новая программа действия для удовлетворения существующей дыхательной потребности, которая передается к дыхательным мышцам и обеспечивает легочную вентиляцию, ритм дыхания, необходимые для достижения конечного полезного результата — поддержания оптимального содержания O_2 и CO_2 в альвеолярном воздухе и в крови.

Дыхательные нейроны нервного центра, образующие так называемые *центры вдоха* и *выдоха*, центр пневмотаксиса, обладают согласованной автоматической фазной деятельностью. Между центром вдоха и выдоха проявляются реципрокные отношения. В центре вдоха ритмически залпами возникает возбуждение (импульсное), активность, или программа действия. Возбуждение, или программа действия, по эфферентным проводникам поступает к вдыхательным мышцам и вызывает вдох такой продолжительности и глубины, который соответствует программе, сложившимся условиям и характеризуется определенными параметрами — объемом поступившего в легкие воздуха, силой сокращения вдыхательных мышц.

Возникающая импульсная активность нейронов центра вдоха одновременно непосредственно и через центр пневмотаксиса воз-

буждает нейроны центра выдоха. Нейроны центра выдоха, возбуждаясь по законам реципрокных отношений, оказывают тормозное влияние на активность нейронов центра вдоха, возбуждение центра вдоха подавляется, вдох прекращается. Возбуждение нейронов центра вдоха при выдохе подавляется и импульсацией с механорецепторов легких. Растяжение легких при вдохе вызывает возбуждение механорецепторов легких, импульсы с рецепторов по афферентным волокнам блуждающих нервов поступают в нервный центр и подавляют возбуждение нейронов центра вдоха, возбуждают нейроны центра выдоха. Программа действия из нервного центра выдоха по эфферентным проводникам поступает к мышцам-выдыхателям, вызывает их сокращение, происходит выдох.

Возбуждение рецепторов растяжения легких нарастает в ходе вдоха. Прекращение вдоха наступает тем скорее, чем глубже вдох и чем быстрее он развивается. Таким образом происходит *регуляция соотношения* между *глубиной* и *частотой дыхания*.

Количество залпов возбуждений нейронов центра вдоха в единицу времени, ритм дыхательных движений, сила этих залпов возбуждений, глубина вдоха и выдоха зависят от возбудимости нейронов, специфики обмена веществ, особой чувствительности нейронов к окружающей их гуморальной среде, к импульсации с хеморецепторов сосудов, дыхательных путей и легких, мышц, пищеварительного аппарата и др. Чем выше возбудимость нейронов, тем больше залпов импульсов рождается в центре вдоха в единицу времени, и наоборот. Поступающая с рецепторов результата информация изменяет возбудимость центра.

Избыток в крови и альвеолярном воздухе CO_2 и недостаток O_2, связанный с ними поток импульсов в дыхательный центр, поток импульсов с мышц при мышечной деятельности или с других органов при усилении их деятельности, сопровождающейся увеличением потребления O_2 и образования CO_2, вызывают повышение возбудимости дыхательного центра, увеличение частоты генерации импульсов в инспираторных нейронах, учащение дыхательных движений, восстановление оптимального содержания O_2 и CO_2 в альвеолярном воздухе и в крови. Наоборот, избыток в крови O_2 и недостаток CO_2 и связанное с ними уменьшение поступления импульсов с хеморецепторов вызывают понижение возбудимости дыхательного центра, уменьшение частоты генерации импульсов в инспираторных нейронах, урежение дыхательных движений, уменьшение вентиляции легких, восстановление оптимального содержания O_2 и CO_2. В связи с приспособлением к изменившимся условиям число дыхательных движений у животных может увеличиваться в 4...5 раз, дыхательный объем воздуха — в 4...8 раз, минутный объем дыхания — в 10...25 раз.

Значительную роль в поддержании тонуса дыхательного центра играют импульсы, поступающие с рецепторов верхних дыхательных путей. С рецепторов верхних дыхательных путей осуществляются и защитные дыхательные рефлексы, возникающие при скоплении в воздухоносных путях слизи, попадании туда инородных тел и химических раздражителей, — кашель, чиханье. *Механизм кашля* состоит в сильном вслед за глубоким вдохом сокращении мышц-вдыхателей (главным образом брюшных) при закрытой голосовой щели, что создает высокое давление в трахее и бронхах, после чего голосовая щель открывается и происходит резкий выдох. *Механизм чиханья* состоит в резком выдохе через носовые ходы вслед за глубоким вдохом при постоянно открытой голосовой щели. Скорость движения выдыхаемого воздуха при этом достигает 160 км/ч. Рефлекторное закрытие голосовой щели происходит при глотании, при действии на рецепторы сильных раздражителей.

12.4. ВНЕШНИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ

Деятельность системы дыхания характеризуют определенные внешние показатели: частота дыхательных движений, четыре первичных легочных объема (дыхательный, резервный объем вдоха, резервный объем выдоха и остаточный объем), а также четыре емкости легких (общая, жизненная, вдоха и функциональная остаточная), минутный объем.

Дыхательным объемом называют объем воздуха, который поступает в легкие при вдохе в состоянии покоя. Сверх данного объема животные могут вдохнуть еще определенный объем воздуха, который называется *резервным объемом вдоха*. После нормального выдоха животные могут выдохнуть приблизительно такое же количество воздуха; этот объем называется *резервным объемом выдоха*. Объем воздуха, оставшийся в легких после выдоха резервного объема, называется *остаточным объемом*. Соответственно этому емкость легких называется *общей емкостью*. Емкость, обеспечивающая вмещение дыхательного и резервного объема вдоха, называется *жизненной емкостью*. Та часть общей емкости легких, которая остается заполненной после обычного выдоха, называется *функциональной остаточной емкостью*. Та часть общей емкости, которая вмещает дыхательный объем, называется *емкостью вдоха*.

Минутный объем дыхания — это произведение дыхательного объема на частоту дыхательных циклов.

Частота дыхательных движений в 1 мин в покое у лошадей составляет 8...16, крупного рогатого скота — 10...30, овец — 10...20, свиней — 8...18. Дыхательный объем у овец примерно

0,3...0,5 л, у лошадей — 4...6 л. Минутный объем (показатель вентиляции легких) у лошади 40...60 л, у крупного рогатого скота — 21...30 л. Жизненная емкость у лошади 26 л, у крупного рогатого скота — 30 л.

При изменении условий в связи с приспособлением число дыхательных движений может увеличиться в 4...5 раз, дыхательный объем воздуха — в 4...8 раз, минутный объем дыхания — в 10...25 раз.

12.5. ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ У ПТИЦ

Система дыхания у птиц имеет структурные и функциональные особенности.

Структурные особенности. Носовые отверстия (ноздри) расположены у основания клюва, поэтому носовые воздухоносные ходы короткие. Под наружной ноздрёй есть чешуйчатый неподвижный носовой клапан, а вокруг ноздрей — венчик из перьев, предохраняющий носовые ходы от пыли и воды. У водоплавающих птиц ноздри окружены восковой кожицей.

У птиц отсутствует надгортанник (его функцию выполняет задняя часть языка) и имеются две гортани (верхняя и нижняя) (рис. 62). В верхней гортани нет голосовых связок. Нижняя (или певчая) гортань расположена на конце трахеи в месте ее разветвления на бронхи, образована трахеальными кольцами. У некоторых птиц (гусей и селезня) трахеальные кольца сливаются и окостеневают, в результате образуется пузырь, или барабан. Нижняя гортань служит резонатором звука. В ней имеются особые мембраны и специальные мышцы. Мышцы обладают способностью быстро сокращаться и расслабляться, тем самым они натягивают или ослабляют мембраны. Воздух, проходя в это время через нижнюю гортань, приводит в колебание мембраны, и возникают звуки разной высоты. Эти звуки усиливаются в резонаторе. У певчих птиц в нижней гортани до 7 пар мышц. Куры способны издать 25 различных звуков, каждый из которых отражает то или иное эмоциональное состояние.

Трахея у птиц длинная и имеет до 200 трахеальных колец.

За нижней гортанью трахея делится на два главных бронха, которые входят в правое и левое легкое. Бронхи проходят через легкие и расширяются в брюшные воздухоносные мешки. Внутри каждого легкого бронхи дают начало вторичным бронхам, которые идут в двух направлениях: к вентральной поверхности легких (эктобронхи) и к дорсальной поверхности легких (эндобронхи). Экто- и эндобронхи (вторичные бронхи) распадаются на большое количество мелких трубочек — парабронхов и бронхиол, а последние переходят в множество альвеол. Парабронхи, бронхиолы и альвеолы образуют дыхательную паренхиму легких — «паутинную сеть», где и осуществляется газообмен.

Легкие птиц вытянутой формы, малоэластичны, вдавлены между ребер и прочно соединены с ними. Так как они прикреплены к дорсальной стенке грудной клетки, то расширяться так, как легкие млекопитающих, которые находятся свободными в грудной клетке, не могут. Масса легких у кур приблизительно 30 г (около 2 % массы тела).

У птиц имеются зачатки двух лепестков диафрагмы: легочной и грудобрюшной. Легочный лепесток диафрагмы прикреплен к нижней поверхности легких и делит грудную полость на верхнюю и нижнюю части. Грудобрюшной лепесток диафрагмы перепончатый, расположен между печенью и брюшными воздухоносными мешками и не полностью разделяет грудную и брюшную полости. Диафрагма с помощью сухожилия прикреплена к позвоночному столбу и небольшими мышечными волокнами — к ребрам. Диафрагма сокращается в связи с вдохом, но роль ее в механизме вдоха и выдоха несущественна. У кур в акте вдоха и выдоха большое участие принимают мышцы брюшного пресса.

Дыхание птиц связано с деятельностью больших воздухоносных мешков, которые объединены с легкими и пневматическими костями (см. рис. 62).

У птиц девять основных воздухоносных мешков: четыре парных, расположенных симметрично по обеим сторонам, и один непарный (два шейных, два переднегрудных, два заднегрудных, два брюшных и один ключичный) (рис. 63). Самые большие — это брюшные воздухоносные мешки. Кроме этих воздухоносных мешков имеются также воздухоносные мешки, расположенные около хвоста, — заднетуловищные, или промежуточные. Воздухоносные мешки представляют собой тонкостенные образования, за-

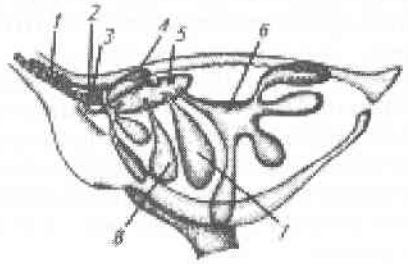


Рис. 62. Органы системы дыхания у птиц:

1 — шейный воздухоносный мешок; *2* — певчая гортань; *3* — бронхи; *4* — ключичный воздухоносный мешок; *5* — легкие; *6* — брюшной воздухоносный мешок; *7* — заднегрудной воздухоносный мешок; *8* — переднегрудной воздухоносный мешок

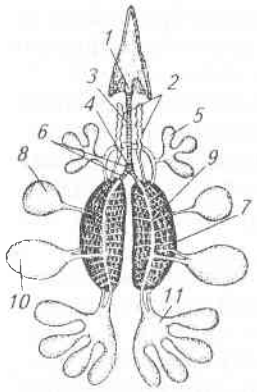


Рис. 63. Органы дыхания и воздухоносные мешки у птиц:

1 — верхняя гортань; *2* — шейные воздухоносные мешки; *3* — трахея; *4* — нижняя (певчая) гортань; *5* — ключичный воздухоносный мешок; *6* — бронхи; *7* — мезобронхи; *8* — переднегрудные воздухоносные мешки; *9* — вторичные бронхи; *10* — заднегрудные воздухоносные мешки; *11* — брюшные воздухоносные мешки

полненные воздухом; слизистая оболочка имеет мерцательный эпителий. Некоторые из воздухоносных мешков дают отростки к костям с воздухоносными полостями. В стенке воздухоносных мешков расположена сеть капилляров.

Воздухоносные мешки выполняют ряд ролей: участвуют в газообмене; облегчают массу тела; обеспечивают нормальное положение и охлаждение тела при полете; служат резервуаром воздуха; являются амортизатором для внутренних органов.

Пневматическими костями у птиц являются шейные и спинные кости, хвостовые позвонки, плечевая, грудная и крестцовая кости и позвоночные концы ребер.

Емкость легких кур составляет 0,013 л, уток — 0,02 л, общая емкость легких и воздухоносных мешков — соответственно 0,160...0,170 л; 0,315 л; 12...15 % этого объема приходится на долю дыхательного объема воздуха.

Функциональные особенности. Птицы, подобно насекомым, делают выдох, когда дыхательные мышцы сокращаются; у млекопитающих же наоборот — при сокращении мышц-вдыхателей они делают вдох (воздух поступает в легкие).

У птиц относительно частое дыхание. Куры дышат 18...25 раз в 1 мин, утки и гуси — 20...40, индейки — 15...20 раз в 1 мин. Система дыхания у птиц обладает большими функциональными возможностями: при нагрузках число дыхательных движений может увеличиваться у сельскохозяйственных птиц до 200 раз в 1 мин.

Воздух, поступающий в организм в течение вдоха, входит и заполняет легкие и воздушные мешки. Воздушные пространства — это фактически контейнеры для запасной поставки порций свежего воздуха. Так как в воздушных мешках имеется небольшое количество кровеносных сосудов, поглощение кислорода здесь происходит в малых количествах, в целом же воздух в мешках остается насыщенным кислородом.

У птиц в легочной ткани происходит так называемый *двойной газообмен*, который осуществляется при вдохе и выдохе. Благодаря этому вдох и выдох сопровождаются извлечением кислорода из воздуха и выделением диоксида углерода.

Дыхание у птиц происходит следующим образом.

1. Мышцы грудной стенки сокращаются так, чтобы грудина была поднята. Это означает, что полость грудной клетки становится меньше, легкие сжимаются и обогащенный диоксидом углерода воздух вытесняется из дыхательных емкостей.

2. Воздух во время выдоха выходит из легких и новый (свежий) воздух из воздушных пространств (мешков, полостей) проходит вперед через легкие. При выдохе воздух проходит преимущественно через вентральные бронхи.

3. После того как мышцы грудной клетки сократились, совершился выдох и удален весь использованный воздух, мышцы расслабляются, грудина смещается вниз, грудная полость расширяется, становится большой, создается разность давлений воздуха между внешней средой и в легких, осуществляется вдох. Он сопровождается движением воздуха преимущественно через дорсальные бронхи.

Воздушные мешки упругие, подобно легким, поэтому, когда грудная полость расширяется, они также расширяются. Эластичность воздушных мешков и легких позволяет воздуху поступать в систему органов дыхания.

Так как расслабление мышц вызывает поступление воздуха в легкие из внешней среды, легкие мертвой птицы, дыхательные мышцы которой обычно расслабляются, будут раздуты или заполнены воздухом. У мертвых млекопитающих они спавшие.

Некоторые ныряющие птицы могут оставаться под водой значительное время; в течение этого периода воздух циркулирует между легкими и воздухоносными мешками, бóльшая часть кислорода переходит в кровь, поддерживая оптимальную концентрацию.

Птицы очень чувствительны к содержанию диоксида углерода в воздухе: максимально допустимое содержание не более 0,2 %. Повышение CO_2 более 0,2 % вызывает торможение дыхания, что сопровождается гипоксией — понижением содержания кислорода в крови, при этом снижаются продуктивность и естественная резистентность птиц. В полете дыхание у птиц урежается за счет улучшения вентиляции легких даже на высоте 3000...4000 м; в условиях пониженного содержания кислорода птицы обеспечивают себя кислородом за счет редкого дыхания. На земле же птицы при этих условиях гибнут.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение понятиям «дыхание», «система организма, обеспечивающая дыхание», «архитектура системы дыхания». **2**. Охарактеризуйте исполнительные органы системы дыхания, роль каждого из них. Назовите процессы дыхания и приспособительные реакции системы дыхания. **3**. Дайте определение вдоха и выдоха, их механизмов. **4**. Дайте определение понятию легочная «вентиляция». Назовите параметры, которыми она характеризуется, методы определения этих параметров и приборы, используемые для этих целей. **5**. Назовите процентное содержание и напряжение кислорода и диоксида углерода в альвеолярном воздухе, артериальной и венозной крови, в тканях органов. **6**. Охарактеризуйте формы транспорта O_2 и CO_2 кровью. Какое количество O_2 и CO_2 транспортируется каждыми 100 мл артериальной и венозной крови? **7**. Как осуществляется приспособление ритма и глубины дыхания к потребностям метаболизма организма — регуляция дыхания? **8**. Какова организация дыхательного центра и как осуществляется его деятельность? **9**. Поясните роль рецепторов растяжения легких в регуляции глубины дыхания. **10**. Охарактеризуйте все внешние проявления дыхания, методические приемы их определения, практическую значимость их определения. **11**. Определите характер и степень изменений параметров внешних проявлений дыхания после устранения влияния на органы дыхания: перерезки диафрагмального нерва, спинного мозга на уровне первого грудного сегмента, на уровне второго шейного сегмента, ствола мозга между продолговатым мозгом и варолиевым мостом.

13. СИСТЕМА ПИЩЕВАРЕНИЯ

13.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Рост, развитие и деятельность организма сопровождаются использованием энергии, пластических и биологически активных веществ. Источником энергии, пластических веществ и большого ряда биологически активных элементов служат питательные (белки, жиры, углеводы) и минеральные вещества, витамины, вода, поступающие с кормом. *Питательные вещества* — это сложные органические соединения; в таком виде они не могут усваиваться в организме, а должны быть переведены в более простые и низкомолекулярные растворимые соединения, что и обеспечивается системой пищеварения.

Система пищеварения включает в себя следующие структуры. 1. Рецепторы прикосновения и давления (тактильные) губ и слизистой ротовой полости, вкусовые, зрительные, слуховые и обонятельные рецепторы, механо- и хеморецепторы желудка и кишечника, рецепторы сосудов. Афферентные проводники от рецепторов идут в составе ветвей тройничного, лицевого, языкоглоточного, подъязычного, добавочного, блуждающего, чревного, внутренностных и соматических нервов. 2. Обширный нервный центр — совокупность нейронов продолговатого, спинного, среднего мозга, гипоталамуса (медиальных и латеральных ядер), таламуса, мозжечка, ретикулярной формации, лимбической системы, стриопаллидума и премоторной зоны коры головного мозга. 3. Эфферентные нервные волокна, представленные волокнами тройничного, лицевого, языкоглоточного, подъязычного, добавочного, блуждающего, чревного, тазового, внутренностных и соматических нервов. 4. Исполнительные органы — губы, язык, жевательные мышцы, челюсти, зубы, слюнные железы, глотка, пищевод, желудок с желудочными железами, тонкий и толстый кишечник с кишечными железами, поджелудочная железа, печень.

Пищеварение — это совокупность процессов механического и химического превращения корма до такого состояния пита-

тельных и биологически активных веществ, в котором они могут всосаться в кровь и лимфу. *Механическое превращение корма* — это измельчение, расплющивание, растирание его до состояния кашицы с помощью зубов и мышц пищеварительного аппарата. *Химическое превращение корма* происходит с помощью ферментов пищеварительных соков желез пищеварительного аппарата, ферментов микроорганизмов и ферментов пищи.

Ферменты — это вещества белковой природы, являющиеся биологическими катализаторами. Все они относятся к белкам типа глобулинов, оказывают свое действие в малых концентрациях, ускоряют течение химической реакции. Различают *простые* (*однокомпонентные*) и *сложные* (*двухкомпонентные*) *ферменты*. У последних имеется белковая часть (апофермент) и небелковый компонент (кофермент, кофактор), который определяет активность молекулы фермента, осуществляет контакт между апоферментом и субстратом — веществом, на который действует фермент. Коферменты могут быть представлены органическими веществами (нуклеотиды, витамины) или неорганическими веществами (металлы). Ферменты специфичны, т. е. действуют только на вещество определенного химического строения, зависят от pH и температуры среды. Различают три группы ферментов: *протеолитические* — расщепляют белки; *гликолитические* — расщепляют углеводы; *липолитические* — расщепляют жиры.

Система пищеварения обеспечивает прием корма, физико-химическое превращение (переваривание) веществ корма, всасывание продуктов превращения и освободившихся веществ в пищеварительном аппарате.

13.2. ПРИЕМ КОРМА. РЕГУЛЯЦИЯ ПРИЕМА КОРМА

Прием корма. Прием корма обеспечивают специальный аппарат, состоящий из губ, языка, жевательных мышц, челюстей, зубов, слюнных желез, глотки, пищевода, и механизмы регуляции поиска и приема корма: 1) рецепция зрительная, обонятельная, слуховая, вкусовая и тактильная (слизистая оболочка ротовой полости); 2) нервный центр (центры насыщения и голода), образованный нейронами медиальных и латеральных ядер гипоталамуса, лимбической системы, подкорковых ядер и коры больших полушарий, ретикулярной формации, а также нейронами продолговатого мозга, формирующими так называемые *центры жевания и глотания*; 3) эфферентные проводники — нервные волокна тройничного, лицевого, языкоглоточного, подъязычного и добавочного нервов.

В результате деятельности этих структур обеспечивается поиск и прием корма, удовлетворение потребностей организма в питательных веществах.

Прием корма связан с рядом процессов и приспособлением их к меняющимся условиям: поиск, захват и введение корма в ротовую полость, жевание, увлажнение и проглатывание.

Уменьшение концентрации питательных веществ в крови в связи с извлечением их клетками тканей, состояние натощак воспринимают гипоталамические, сосудистые и тканевые хеморецепторы, механо- и хеморецепторы желудка и кишечника. Информация поступает в нервный центр, вызывает там формирование программы действия, возбуждение центра голода. Программа действия передается к исполнительным органам и стимулирует пищевое поведение животного — поиск корма. Поиск связан со зрительной, обонятельной и вкусовой рецепцией — осязанием корма языком и губами. В процессе индивидуальной жизни у животных формируются условные рефлексы на вид, запах корма, шумы, связанные с его раздачей и приемом.

Поедание корма включает захватывание его языком, губами и зубами, пережевывание и увлажнение слюной, формирование пищевого кома, проглатывание и продвижение его по пищеводу.

Захват корма осуществляется зубами и губами с участием языка. Захваченная порция корма направляется на поверхность зубов (рис. 64) и перетирается; животное совершает примерно 22...60 жевательных движений. При жевании нижняя челюсть движется вверх-вниз, а у жвачных животных и попеременно то в правую, то в левую сторону относительно верхней челюсти. При этом компоненты корма между поверхностями коренных зубов расплющиваются и размалываются.

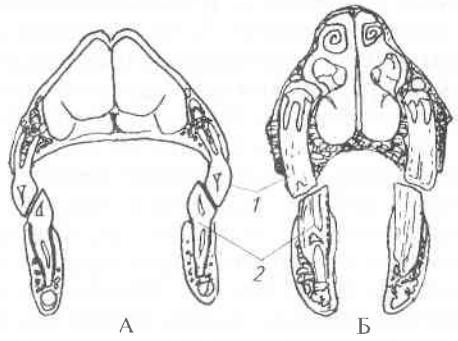


Рис. 64. Зубные поверхности и их смыкание:

А — у плотоядных животных (собака), действуют как ножницы; Б — у растительноядных животных (лошадь) на уровне 5-го коренного зуба благодаря боковому движению прижатых зубов нижней челюсти корм раздавливается и растирается; *1* — верхний зуб; *2* — нижний зуб

Число жевательных движений при пережевывании грубых кормов составляет у коров более 15 000, у овец — 12 000. Тщательно пережевывают корм свиньи. Прием корма у них сопровождается чавканьем вследствие выхода воздуха, попадающего при жевании в ротовую полость через открытые щели рта. Лошади пережевывают корм длительно и тщательно. У них отмечают функциональную асимметрию жевания — жуют на одной стороне челюстей, меняя через 30...60 мин сторону жевания: 1 кг овса пережевывается за 8...9 мин, на формирование пищевого кома совершается около 50 жевательных движений.

В процессе жевания происходит увлажнение частиц корма слюной; одновременно измельченные и расплющенные частицы корма набухают. Пережевывание завершается формированием пищевого кома, который проглатывается и поступает через глотку по пищеводу в желудок (рубец у жвачных).

Глотание состоит из двух последовательных фаз: произвольной и непроизвольной. В *произвольной фазе* пищевой ком языком прижимается к твердому нёбу, затем благодаря движениям языка и щек перемещается по спинке языка к его корню. С момента поступления пищевого кома на корень языка начинается *непроизвольная фаза*. Сокращаются мышцы, приподнимающие мягкое нёбо. Мягкое нёбо закрывает отверстия в носовую полость. Гортань смещается вперед, надгортанник прикрывает путь в гортань. Пищевой ком за счет смыкания челюстей и усиленного надавливания корня языка на заднюю часть нёба быстро продвигается через глотку. Перистальтические сокращения поперечно-полосатых мышц и переменные сокращения пучков кольцевых мышц обеспечивают продвижение пищевого кома по пищеводу в желудок.

Масса проглатываемого пищевого кома составляет в среднем у коров и лошадей 20 г, свиней — 10 г; продолжительность движения кома по пищеводу у лошадей 8...12 с, свиней — 3 с.

Крупный рогатый скот при выпасе захватывает языком растения, направляет на резцы нижней челюсти, сдавливает между резцами нижней челюсти и зубной пластиной резцовой кости, рывком головы отрывает захваченную часть. При поедании концентратов, корнеплодов и клубнеплодов из кормушки корм берет также губами и зубами. В ротовой полости порция корма пережевывается; животное совершает 22...30 жевательных движений в зависимости от объема, структуры и состава порции. При пережевывании грубых кормов число жевательных движений больше. Время пережевывания одной порции составляет 20...50 с. Пищевой ком поступает в преддверие рубца и за счет сокращений распределяется в рубце. При этом происходит расслабление диафрагмальных мышечных пучков, сфинктера и преддверия рубца.

Регуляция приема корма. Регуляция приема корма — приспособление приема корма к потребностям организма — осуществляется за счет постоянного поступления информации с рецепторов желудка о степени растяжения, наполнения его, с хеморецепторов сосудов тканей и центральной нервной системы о повышении концентрации питательных и биологически активных веществ. Информация по афферентным нервным волокнам поступает в нервный центр, где в результате анализа и синтеза формируется программа действия, определяющая изменение пищевого поведения животного.

Центр голода возбуждается и поедание корма повышается натощак, при уменьшении концентрации в крови глюкозы, летучих жирных кислот, аминокислот. Центр голода медленнее тормозится, а центр насыщения медленнее возбуждается. Животное больше поедает при сильном положительном (привлекательном) запахе корма, сильном положительном раздражении вкусовыми веществами корма вкусовых рецепторов. Одни животные предпочитают сладкое, другие (жвачные) — соленое или с преобладанием тех или иных вкусовых веществ. У крупного рогатого скота при скармливании легкоперевариимых кормов в связи с кратковременным пребыванием их в преджелудках, сычуге и кишечнике, при интенсивных биологических процессах расщепления веществ корма в рубце, повышении концентрации мочевины в рубце усиливаются потребление и переваримость грубых кормов. В больших количествах поедаются корма с низким содержанием клетчатки. Корма, богатые клетчаткой и бедные легкоусвояемыми питательными веществами, при приеме вызывают более сильное раздражение тангорецепторов, барорецепторов и возбуждение центра насыщения, т. е. наступает механическое насыщение. Потребление корма повышается при более частых его приемах, удлинении продолжительности кормления в связи с усиленным использованием питательных веществ при беременности, высокой молочной продуктивности, больших физических нагрузках, низкой температуре воздуха. На состояние центра голода влияет гормон гастрин.

Торможение центра голода и возбуждение центра насыщения, уменьшение числа приемов корма вызывают или поддерживают следующие факторы: растяжение преджелудков и сычуга в результате их переполнения, поедание трудноперевариимых кормов в результате более медленного прохождения их в желудке и кишечнике, высокое содержание кислот в корме (силос) в связи с нарушением жизнедеятельности бактерий при снижении pH в содержимом преджелудков, повышение температуры и влажности воздуха, перенасыщение воздуха помещений диоксидом углерода, аммиаком.

Интенсивность и продолжительность пережевывания определяются степенью возбуждения центра голода и центра насыщения, объемом, структурой и составом корма. Захваченная порция корма в силу физических и химических свойств раздражает механорецепторы и вкусовые рецепторы ротовой полости. Пусковые афферентные импульсы от рецепторов по нервным волокнам язычной ветви тройничного нерва, языкоглоточного нерва и верхнегортанной ветви блуждающего нерва поступают в центр жевания, нейроны которого располагаются в продолговатом мозге, гипоталамусе, преоптической области и в моторной зоне коры больших полушарий. В центре формируется программа действия, которая по эфферентным путям — нервным волокнам ветвей тройничного, лицевого и добавочного нервов — поступает к жевательным мышцам и вызывает жевательные движения. По каналам обратной афферентации информация о параметрах результатов действия программы — ответной реакции, силе и ритме жевательных движений — поступает в акцептор действия, что в результате и обеспечивает оптимальные жевательные движения. По мере измельчения захваченной порции корма и формирования пищевого кома уменьшается поток афферентных импульсов в центр жевания, происходит формирование новой программы действия, приспособление ритма и силы жевательных движений. Одновременно возрастает поток афферентных импульсов в центр глотания, нейроны которого располагаются в продолговатом мозге на дне IV мозгового желудочка. Афферентные импульсы с рецепторов в центр и программа действия из центра к периферическим исполнительным органам, обеспечивающим глотание, передаются по нервным волокнам, идущим в составе тройничного, языкоглоточного, верхнегортанного, подъязычного и блуждающего нервов.

Крупный рогатый скот поедает 20 кг зеленой массы за 65...90 мин, 2 кг сена — за 50 мин, 2 кг высушенного клевера — за 20 мин, 20 кг силоса — за 30 мин, 20 кг свеклы — за 45 мин, 1 кг концентратов — за 4...3,7 мин.

Лошади на пережевывание 1 кг сухого сена требуется около 30 мин, травы — 7...8 мин.

Лимитирующие факторы насыщения, торможения центра голода и возбуждения центра насыщения следующие: 1) наполнение желудка (у жвачных — преджелудков) кормовыми массами; 2) повышение концентрации в крови глюкозы, жирных кислот, аминокислот (у жвачных — летучих жирных кислот, особенно уксусной, пропионовой, образующихся в преджелудках). Действие второго фактора проявляется через 1,5...2 ч после приема корма и обеспечивает метаболическое насыщение.

Важным эфферентным звеном в механизме регуляции потребления корма являются метаболические пептидные гормоны — инсулин, глюкагон, панкреозимин, панкреатический соматостатин и гастрин. Уровень содержания их в крови повышается через 1,5...2 ч после начала приема корма, совпадает со временем метаболического насыщения. Участие инсулина в долговременной регуляции насыщения обеспечивается регуляторными влияниями на структуры, продуцирующие его сигналами из жировых депо. При повышении концентрации инсулина снижается потребление корма и увеличивается мобилизация жира.

13.3. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОЕ ПРЕВРАЩЕНИЕ ВЕЩЕСТВ КОРМА В ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМ АППАРАТЕ

С момента пережевывания захваченной порции корма начинается физико-химическое превращение корма в пищеварительном аппарате.

Физико-химическое превращение веществ корма и всасывание продуктов превращения и освободившихся веществ обеспечивают: сократительная деятельность жевательных мышц, гладких мышц желудка и кишечника; секреторная деятельность слюнных желез, желудочных желез, кишечных желез, поджелудочной железы и секреторного аппарата печени; всасывательная деятельность аппарата желудка и кишечника.

Все виды деятельности регулируются рефлекторно-гормонально с вкусовых, зрительных, слуховых, обонятельных рецепторов, а также механо- и хеморецепторов желудка и кишечника через нервный центр, представленный совокупностью нейронов в продолговатом мозге, спинном мозге, гипоталамусе, таламусе, ретикулярной формации, лимбической системе, стриопаллидуме и премоторной зоне коры головного мозга. Эфферентными проводниками являются *парасимпатические нервные волокна* языкоглоточного нерва для околоушной железы, лицевого нерва и барабанной струны для подчелюстной и подъязычной желез, блуждающего и тазового нервов для структур желудка и кишечника, поджелудочной железы и печени, а также *симпатические нервные волокна* чревных нервов и симпатических ганглиев для всех периферических исполнительных органов.

Секреторная деятельность пищеварительных желез проявляется образованием и выделением пищеварительных соков, сократительная — движениями желудка и кишечника, всасывательная — всасыванием образующихся продуктов превращения белков, углеводов, жиров, а также воды и освобождающихся в процессе превращения витаминов и минеральных веществ.

13.3.1. ДВИГАТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЖЕЛУДКА И КИШЕЧНИКА

Двигательная (*моторная*) деятельность желудка (рубца, сетки, книжки, сычуга), тонкого и толстого отделов кишечника обеспечивает смешивание и продвижение содержимого. Приспособительными результатами этой деятельности являются растяжение желудка и кишечника без изменения напряжения в связи с поступлением корма, различные по характеру и силе сокращения желудка и кишечника, обеспечивающие смешивание и продвижение содержимого этих полых органов (у жвачных периодическое отрыгивание порциями грубых компонентов содержимого рубца, повторное пережевывание и проглатывание, отрыгивание образующихся рубцовых газов).

Физиологические свойства гладких мышц. Мышечная оболочка желудка состоит из гладких мышечных волокон, расположенных в основном в три слоя: наружный продольный и внутренний круговой (циркулярный), в области кардиума — косой. Кишечник состоит из двух слоев пучков мышечных волокон: наружного продольного и внутреннего циркулярного (спирального).

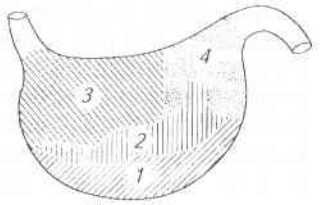
Особенности двигательной деятельности желудка и кишечника в известной степени определяются физиологическими свойствами гладких мышц, находящихся в этих органах. Гладкие мышцы обладают пластичностью, т. е. способны сохранять приданную растяжением длину без изменения напряжения. Им свойствен функциональный синцитий — возбуждение свободно распространяется с одного волокна на другое. Двигательные нервные окончания расположены на небольшом числе волокон, но вследствие свободного распространения потенциалов действия при поступлении импульса к небольшому числу мышечных волокон в реакцию вовлекается вся мышца. Они медленно сокращаются и при редком поступлении импульсов переходят в длительное сокращение с минимальным расходом энергии. Гладким мышцам свойственна автоматия. Автоматия гладких мышц связана и с нервными элементами, которые находятся в стенках гладкомышечных органов. Возбудителями гладких мышц являются быстрое и сильное растяжение, химические вещества.

В желудке в связи с перевариванием корма осуществляются перистальтические, тонические и систолические сокращения. Поступление корма в желудок сопровождается его растяжением и слабыми перистальтическими сокращениями, которые начинаются у кардиального сфинктера на большой кривизне и спустя некоторое время усиливаются. Волны сокращения циркулярного мышечного слоя по мере распространения к пилорической части желудка усиливаются, что обеспечивает перемешивание содержимого (рис. 65) и механическое дробление.

В пилорической части желудка мощные перистальтические сокращения (большой силы и скорости) обеспечивают эвакуацию содержимого порциями из желудка в кишечник. Эти сокращения называют *систолическими*. Одновременно в желудке (сычуге) происходят *тонические сокращения* — простые однофазные перистальтического характера, не распространяющиеся по желудку (сычугу). Содержимое из желудка в кишечник поступает порциями.

Рис. 65. Схема послойного расположения корма в желудке собаки через 3 ч после кормления:

1, 2, 3 — последовательные порции корма не смешиваются; *4* — смешанная пища в пилорической части желудка



В тонком отделе кишечника в связи с пищеварением происходят перистальтические, тонические, сегментирующие и маятникообразные сокращения. При *перистальтических движениях сокращение* циркулярного мышечного слоя распространяется вдоль кишки наподобие волны, обеспечивая продвижение химуса вперед. *Тонические сокращения* — это постоянные некоторые сокращения мышц кишечника, то усиливающиеся, то ослабевающие. Наиболее выражено тоническое сокращение кольцевых гладкомышечных волокон, образующих сфинктеры: кардиальный, пилорический, илеоцекальный и внутренний анальный.

Ритмические сегментирующие сокращения проявляются одновременным сокращением циркулярного мышечного слоя в соседних участках кишки, в результате чего последняя разделяется на сегменты. Ритмическая сегментация повторяется, обеспечивая перемешивание химуса без его существенного перемещения по кишке.

Маятникообразные движения обусловлены попеременными сокращениями и расслаблениями продольного мышечного слоя, в результате чего кишка в определенных участках укорачивается, несколько увеличивается в диаметре, при этом смещается в одном направлении. Следующее за сокращением расслабление мышц сопровождается возвращением этого участка в исходное положение, смещением в противоположном направлении. Смещения участка кишки напоминают колебания маятника, обеспечивая перемешивание содержимого. При маятникообразных движениях происходят попеременные ритмические сокращения продольных и круговых мышечных волокон кишки. Сокращения круговых мышечных волокон суживают просвет кишки и продвигают содержимое кишечника в обе стороны, содержимое перемешивается с пищеварительными соками. Ритм маятникообразных сокращений доходит до 20 раз 1 в мин.

Скорость распространения перистальтических волн примерно 1...2 см/с; скорость прохождения химуса по тонкому отделу 11...12 м/ч. Эвакуация химуса из тонкого отдела через илеоцекальный сфинктер в толстый отдел кишечника происходит периодами и порциями.

В толстом отделе кишечника различают те же виды сокращений, что и в тонком, но более продолжительные, с меньшим ритмом. Движения слепой кишки характеризуются сменой полных сокращений и расслаблений, а также перистальтическими и антиперистальтическими сокращениями, проходящими по всей ее длине. Периодические короткие сокращения способствуют перемещению содержимого в ободочную кишку. В ободочной кишке осуществляются маятникообразные, перистальтические, сегментирующие и масс-сокращения — спазматические сокращения. В прямой кишке протекают сегментирующие и перистальтические сокращения.

Двигательная деятельность преджелудков у жвачных. Пищеварение в преджелудках жвачных (рубце, сетке, книжке) сопровождается сократительной деятельностью (рис. 66). Она осуществляется закономерно в виде повторяющихся туров (циклов): 7...12 сокращений в 5 мин. Каждый тур начинается с двухфазного сокращения сетки, вслед за которым следуют одно за другим сокращения преддверия рубца, дорсального мешка рубца и одновременно рубцовых тяжей и промежуточных участков стенки преджелудков,

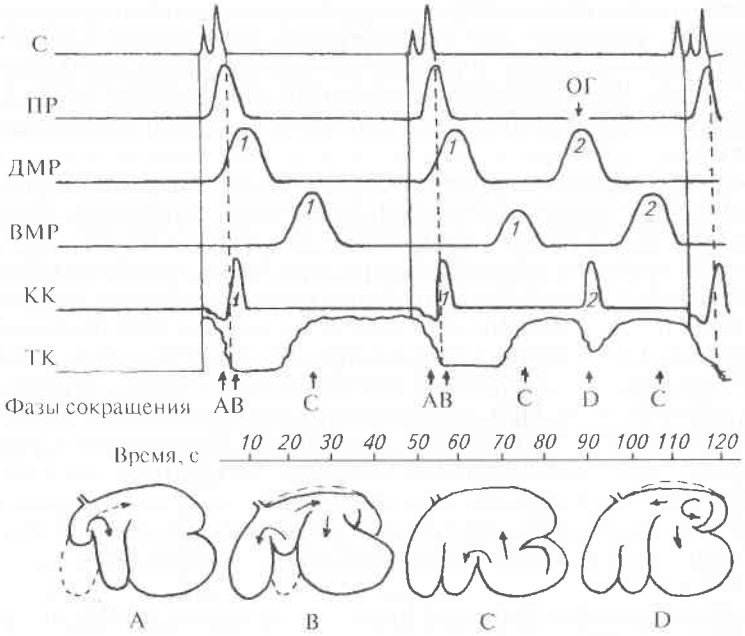


Рис. 66. Последовательность сокращений преджелудков жвачных:

А, В, С, D — фазы сокращений. Пунктирная линия на контурах преджелудков — состояние до сокращения. С — сетка; ПР — преддверие рубца; ДМР — дорсальный мешок рубца; ВМР — вентральный мешок рубца; КК — канал книжки; ТК — тело книжки; ОГ — отрыгивание газов

вентрального мешка, вентрального рубцового тяжа, дорсального и вентрального каудальных слепых выступов. При сокращении сетки содержимое из нее перемещается в преддверие рубца и книжку, при сокращении дорсального мешка — в вентральный мешок, при последующем сокращении вентрального мешка — обратно в дорсальный мешок и преддверие. Содержимое в рубце перемещается в направлении часовой стрелки.

Грубые частицы корма перемещаются преимущественно в дорсальный мешок рубца. При повышении давления образующихся газов в рубце возникают перистальтические волны, распространяющиеся в обратном направлении через дорсальный рубцовый мешок, что обеспечивает отрыгивание газов. Поступление содержимого в книжку вызывает повышение тонуса ее и перемещение перистальтической волны, согласованные сокращения листков. Через канал из книжки содержимое перемещается в сычуг. Содержимое сычуга периодически забрасывается в книжку.

У жвачных животных периодически (6...14 раз в сутки по 14...50 мин) проявляются жвачные периоды, выражающиеся в последовательно повторяющихся *жвачных циклах*: отрыгивании из рубца поверхностно пережеванных порций корма, повторном пережевывании и проглатывании. Число циклов в жвачном периоде 25...60. Отрыгивание начинается вдыхательным движением при закрытой надгортанником гортани (давление в грудной полости понижается на 30...40 мм рт. ст.), открытием сфинктера пищевода, вслед за которым следует дополнительное сокращение сетки и преддверия рубца, забрасывающее в пищевод порцию грубой фракции содержимого. Благодаря антиперистальтическим сокращениям пищевода оно попадает в ротовую полость. Масса отрыгиваемой порции примерно 90...120 г. При пережевывании животное совершает 40...60 жевательных движений; длительность пережевывания 30...60 с. Жидкая часть содержимого, которое поступает в ротовую полость при отрыгивании, отжимается и проглатывается. Повторно пережеванная порция проглатывается и вновь перемешивается с содержимым дорсального мешка рубца.

13.3.2. РЕГУЛЯЦИЯ СОКРАТИТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖЕЛУДКА И КИШЕЧНИКА

Приспособление сократительной деятельности желудка и кишечника к меняющимся условиям осуществляется благодаря информации о пищевых условиях внешней среды (по типу условного рефлекса), о свойствах принимаемого корма с механо- и хеморецепторов ротовой полости, желудка и кишечника, а также обратной информации с рецепторов желудка и кишечника о состоянии,

составе перевариваемого корма (содержимого), соответствии им движений органов. Основным раздражающим рецепторы фактором служат грубые компоненты корма.

Информация с рецепторов, поступая по афферентным волокнам блуждающих и чревных нервов в нервный центр, обеспечивает формирование программы действия, коррекцию эфферентных влияний на исполнительные органы соответственно сложившимся условиям: усиление или урежение и ослабление сокращений последних, появление или прекращение жвачных периодов (у жвачных животных).

У *жвачных животных* жвачный период начинается через 30...70 мин после приема корма. При кормлении животных только грубыми кормами число жвачных периодов возрастает до 14, а общее время с 3...7 до 9 ч, учащаются и усиливаются движения преджелудков. Торможение сократительной деятельности преджелудков вызывает сдвиг реакции содержимого в кислую или щелочную сторону. Программные влияния на сычуг и тонкий отдел кишечника осуществляются через местные нервные образования — *водители ритмов*, расположенные в кардиальной части (*кардиальный*) и пилорической части (*пилорический*), в двенадцатиперстной кишке на уровне отверстия желчного протока (*датчик ритма*).

Через парасимпатические волокна блуждающих нервов и тазовый нерв (для дистальных отделов кишечника) осуществляются влияния, усиливающие движения, а через симпатические волокна — повышающие тонус и тормозящие влияния.

Учащающие и усиливающие сокращения желудка и кишечника влияния передаются с помощью гормонов и биологически активных веществ — гастрина, энтерокинина, гистамина, серотонина, субстанции Р, брадикинина, ангиотензина, простагландинов, а тормозящие — каллидина, окситоцина, адреналина, норадреналина (движения желудка тормозят секретин, панкреозимин). Координация сокращения продольных и кольцевых мышц осуществляется с участием мейснерова (находящегося в подслизистом слое) и ауэрбахова (между кольцевыми и продольными мышцами) сплетений.

Информацией с рецепторов пилорической части желудка и дистального отдела подвздошной кишки (о консистенции, pH, осмотическом давлении) через афферентные и эфферентные волокна блуждающих и внутренностных нервов и центральные структуры обусловливается работа пилорического и илеоцекального сфинктеров, эвакуация содержимого порциями с интервалом от 5 с до 2...3 мин, 20...40 мин (через илеоцекальный сфинктер).

13.3.3. СЕКРЕЦИЯ И СОСТАВ СЛЮНЫ, ЖЕЛУДОЧНОГО СОКА, ПОДЖЕЛУДОЧНОГО СОКА, ЖЕЛЧИ, КИШЕЧНОГО СОКА

Секреция и состав слюны, желудочного сока, поджелудочного сока, желчи и кишечного сока обеспечиваются секреторной деятельностью соответствующих пищеварительных желез и секреторного аппарата печени.

13.3.3.1. СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

В ротовую полость открываются слюнные железы — околоушные, подчелюстные, нижние щечные, подъязычные, верхние и задние щечные, губные железы, которые продуцируют слюну. *Слюна* — жидкость, которая содержит 99 % воды и 1 % неорганических (натрий, калий, карбонаты, фосфаты и др.) и органических веществ (муцин, ферменты амилаза и глюкозидаза). У жвачных животных в слюне много мочевины, присутствуют аскорбиновая кислота, летучие жирные кислоты.

У жвачных животных слюнные железы продуцируют секрет, который отличается по содержанию муцина и щелочных компонентов. Слюна *подчелюстных* и *подъязычных желез* особенно богата муцином. Слюна *околоушных* и *вентральных щечных желез* содержит белки и большое количество электролитов, но не содержит муцина. В смешанной слюне около 99 % воды, 1 % неорганических и органических веществ, корпускулярных элементов. Концентрация в слюне неорганических веществ (натрия, калия, кальция, магния, анионов Cl^-, I^-, HCO_3^-, $H_2PO_4^-$, SCN^-) равна таковой в крови, а карбонатов и фосфатов в несколько раз выше. В сутки со слюной выделяется 300...350 г бикарбоната натрия, способного нейтрализовать 65 л 0,1 н. раствора HCl. Органические вещества, входящие в состав сюны, — муцин, белковые вещества (в том числе амилаза, глюкозидаза) и низкомолекулярные органические соединения. В 100 мл слюны 20 мг мочевины. Азот слюны у крупного рогатого скота представлен в основном азотом мочевины. Слюна околоушных желез содержит 36 мг азота на 100 мл. Со слюной выделяется около 100 мг аскорбиновой кислоты, около 2 мМ/л летучих жирных кислот, корпускулярные элементы — слущивающиеся эпителиальные клетки слюнных желез и выводных протоков, лейкоциты. Реакция слюны щелочная (pH 8,1...8,8).

При повышенной секреции в слюне повышается содержание натрия и карбонатов, снижается — калия, хлоридов, фосфатов.

Слюна обеспечивает увлажнение и набухание частиц корма, поддерживает оптимальную консистенцию содержимого преджелудков. Муцин слюны устраняет пену, образующуюся в рубце.

Слюна околоушных и вентральных щечных желез выделяется непрерывно и нейтрализует летучие жирные кислоты, образующиеся в рубце, поддерживает оптимальную концентрацию ионов H^+, кислотно-основное равновесие в рубце, необходимое для нормальной деятельности рубцовой флоры и фауны.

Околоушные и нижние щечные слюнные железы секретируют слюну непрерывно. Уровень секреции низкий натощак; повышается во время приема корма, при жвачке, остается высоким в период интенсивного рубцового пищеварения после приема корма.

Другие слюнные железы возбуждаются и секретируют слюну только в период приема корма и жвачки. При поедании сухих кормов слюны образуется и выделяется больше, увлажненных— меньше. Секрецию слюны стимулирует повышенная концентрация продуктов ферментации в рубце.

У крупного рогатого скота в сутки околоушные слюнные железы выделяют 30...65 л слюны, нижние щечные — 7...16, задние и верхние щечные (нёбные, щечные и глоточные железы) — 20...50, подчелюстные — 4...7, подъязычные — 1 л; общий объем 90...190 л. Около 50 % всего объема слюны образуется в околоушных железах, около 40 % — в щечных, около 7 % — в подчелюстных и около 3 % — в подъязычных. Слюноотделение уменьшается при возрастании pH в рубцовой жидкости.

Во время жвачки выделяется 40 % общего количества слюны, 21 % — при поедании корма и 33 % — в остальное время. Из околоушной железы за 1 ч секретируется 100...1700 мл слюны, при поедании корма — 500...1000, во время жвачки — 1000...1700 мл.

У свиней при поедании сухого комбикорма выделяется около 12 л слюны в сутки (до 2 л на 1 кг корма), при поедании комбикорма влажностью 60...70 % — 3...4 л (0,6 л на 1 кг корма). На долю околоушных слюнных желез приходится 55 %. В течение суток у лошади выделяется до 50 л слюны, овцы — до 14 л, кролика — до 80 мл, у собаки — до 1,2 л.

13.3.3.2. ЖЕЛУДОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

В слизистой оболочке стенки желудка находится множество желез. Желудочные (сычужные) железы трубчатые, состоят из главных, обкладочных и добавочных клеток; продуцируют кислый (pH 1,0...4,0) желудочный (сычужный) сок. *Желудочный сок* содержит 99,0 % воды, 0,2...0,6 % свободной и связанной соляной кислоты (продуцируют обкладочные клетки желез фундальной части), неорганические (натрий, калий, кальций, магний, хлориды, фосфаты, сульфаты, бикарбонаты) и органические вещества — ферменты пепсин и реннин, или химозин, желудочную липазу (продуцируют главные клетки желез), слизь (продуцируют

добавочные клетки), в небольшом количестве белки, пептоны, аминокислоты, молочную кислоту, мочевину.

В преджелудках жвачных своеобразная секреция слизистой оболочки. В полость рубца в течение суток через слизистую оболочку проходит в среднем 40 л воды, белки (преальбумины, альбумины, глобулины), ацетил-КоА, большое количество электролитов, мочевины и др. Секрет наряду со слюной обеспечивает оптимальную консистенцию содержимого рубца, кислотно-основное равновесие, осмотическое давление, необходимые для биохимических процессов пищеварения.

По структурно-функциональным особенностям в сычуге различают три железистые зоны: небольшую по площади кардиальную, или переходную, зону, обширную фундальную зону и пилорическую зону. Между кардиальной и фундальной зонами располагается *первая интермедиарная зона*, а между фундальной и пилорической зонами — *вторая интермедиарная зона*, где происходит постепенный переход структуры желез. Поверхностные эпителиальные клетки слизистой сычуга секретируют муцин. В фундальной и пилорической зонах находятся трубчатые железы, состоящие из различных секреторных клеток (главных, обкладочных, промежуточных, добавочных). В фундальных железах главные клетки секретируют сок, содержащий ферменты, обкладочные — соляную кислоту. В железах пилорической зоны нет обкладочных клеток, образующих соляную кислоту, больше добавочных клеток, секретирующих муцин. Смешанный секрет всех секреторных клеток и желез — *сычужный сок* представляет собой прозрачную жидкость кислой реакции. Кислотность оценивают по концентрации ионов H^+, pH, концентрации неионизированного водорода и титруемой кислотности; pH сока около 4,1...1,0. Сок содержит 99 % воды, 0,1...0,2 % соляной кислоты, неорганические вещества — хлориды, фосфаты, сульфаты, бикарбонаты, натрий, калий, кальций, магний и др., органические вещества — ферменты (пепсин, пепсин-В, реннин или химозин, желудочная липаза), белки, пептоны, аминокислоты, молочную кислоту, мочевину, мочевую кислоту и др. Соляная кислота активирует ферменты, вызывает денатурацию, набухание белков, создает оптимальные условия для действия протеолитических ферментов. Пепсин секретируется в форме пепсиногена, который под действием соляной кислоты переходит в активную форму; вызывает гидролиз белков до пептонов. Пепсин-В расщепляет белки до пептидов. Реннин превращает белок молока казеиноген в казеин. Желудочная липаза расщепляет эмульгированный жир на глицерин и жирные кислоты. Возбудителями сычужных желез являются белки и продукты их гидролиза, летучие жирные кислоты. По сокогонному действию

корма распределяются в следующем порядке: свекла, жмых, овсяная дерть, морковь, сено, свежая трава, вико-овсяное сено.

Секреция сычужного сока происходит непрерывно: натощак на низком уровне, после приема корма повышается. Общий объем выделяемого в сутки сычужного сока у взрослого крупного рогатого скота составляет 40...80 л, у овец — до 6 л.

13.3.3.3. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа — одна из главных пищеварительных желез. Она состоит из ацинусов в форме альвеол (групп секреторных клеток), продуцирующих секрет — поджелудочный сок. Поджелудочный сок представляет собой бесцветную жидкость щелочной реакции (pH 7,8...8,4). Он содержит 94...98,5 % воды и 1,5...6,0 % сухих веществ, представленных неорганическими веществами — бикарбонаты, хлориды, фосфаты, сульфаты, натрий, калий, HCO_3 и др., и органическими веществами — липиды, белки, различные ферменты: протеиназы (трипсин, химотрипсин, панкреатопептидаза Е, или эластаза), карбоксипептидаза — пептидаза, калликреин, дезоксирибонуклеаза, рибонуклеаза, α-амилаза, глюкозидаза, фруктофуронидаза, галактозидаза, липаза, фосфолипаза А.

Трипсин и химотрипсин секретируются в неактивной форме, в виде трипсиногена и химотрипсиногена, трипсиноген активируется энтеропептидазой кишечного сока, химотрипсиноген — трипсином. Панкреатопептидаза Е секретируется в виде пропанкреатопептидазы, а карбоксипептидаза — в виде прокарбоксипептидазы А и В, калликреин — в виде прокаллекреина, активируется трипсином. Все ферменты оказывают свое действие только в слабокислой и щелочной среде.

Трипсин гидролизует белки, пептидные, амидные и эфирные связи, в образовании которых принимают участие группы диаминокислот — аргинина, лизина — до полипептидов, пептидов и аминокислот.

Химотрипсин обладает более широкой специфичностью: расщепляет белки до пептидов и аминокислот.

Калликреин действует на белки как пепсин.

Панкреатопептидаза осуществляет гидролиз специфических белков соединительной ткани до пептидов и аминокислот; *карбоксиполипептидаза* отщепляет от пептидов свободные аминокислоты.

Дезоксирибонуклеаза гидролизует нуклеиновые кислоты, *рибонуклеаза* расщепляет нуклеиновые кислоты на нуклеотиды и фосфорную кислоту.

Липаза активируется ионами кальция и желчными кислотами, расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты; *фосфолипаза* гидролизует фосфолипиды.

Амилаза расщепляет крахмал, гликоген и амилопектин на декстроны и мальтозу; *глюкозидаза* — мальтозу на две молекулы глюкозы; *фруктофуронидаза* — сахарозу на глюкозу и фруктозу; *галактозидаза* — лактозу на глюкозу и галактозу.

В поджелудочном соке содержится 0,24 г/л липидов, в которых больше линолевой, стеариновой и олеиновой кислот. Поджелудочный сок выделяется непрерывно (около 15 мл на 1 кг массы тела в сутки): на низком уровне натощак; повышается после приема корма; достигает максимума в разгар кишечного пищеварения. Суточный объем выделяющегося поджелудочного сока составляет 5...7 л. Больше выделяется поджелудочного сока на корма с большим содержанием концентратов и экстрактивных веществ. Высока функциональная активность поджелудочной железы свиней — около 10 л сока в сутки; лошадей — 8 л, овец — 600 мл, собак — 300 мл, кроликов — 50 мл.

13.3.3.4. СЕКРЕТОРНЫЙ АППАРАТ ПЕЧЕНИ

Секреторный аппарат печени представлен гепатоцитами, желчными прекапиллярами, капиллярами, синусоидами (рис. 67). Печень секретирует желчь. Желчь образуется в результате синтеза специфических компонентов, фильтрации неспецифических компонентов и реабсорбции определенной части компонентов в кровь из протоков и желчного пузыря. Желчные капилляры собираются в междольковые желчные протоки, а они — в печеночные протоки, которые переходят в общий желчный проток, впадают в двенадцатиперстную кишку и пузырный проток, впадающий в желчный пузырь. Желчный пузырь, пузырный проток и общий желчный проток составляют *желчевыделительный аппарат*. У лошадей, верблюдов, крыс, голубей желчный пузырь отсутствует.

Желчь крупного рогатого скота представляет собой темно-зеленную жидкость щелочной реакции (pH 7,5...8,2). Она содержит 95...98 % воды, 2...5 % сухих веществ, представленных неорганическими и органическими компонентами: 0,75 % минеральных веществ, 0,1...0,13 % азотистых веществ, 0,5...0,6 % жира, 1,5 % желчных кислот, 60...80 мг% билирубина. Специфическими компонентами желчи являются желчные кислоты (1 %) и желчные пигменты (0,2 %). Желчные кислоты — холевая, дезоксихолевая и литохолевая — образуют соединения с гликохолом (гликохолевые кислоты) и таурином (таурохолевые кислоты). Желчные кислоты обеспечивают эмульгирование жиров, активацию ферментов; со-

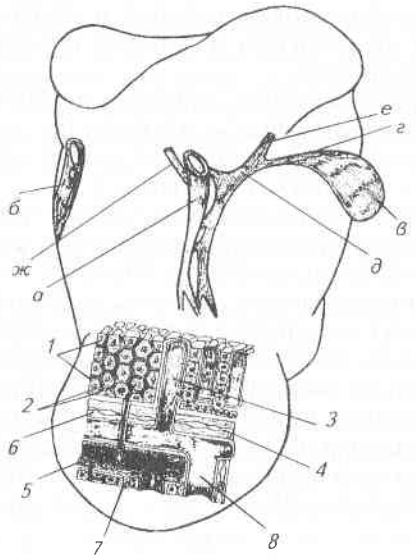


Рис. 67. Схема структур печени и печеночной дольки (крупного рогатого скота):

а — воротная вена; *б* — каудальная полая вена; *в* — желчный пузырь; *г* — пузырный проток; *д* — общий печеночный проток; *е* — желчный проток; *ж* — печеночная артерия. *1* — печеночные клетки; *2* — желчные капилляры; *3* — кровеносные капилляры; *4* — лимфатические сосуды; *5* — желчный канал; *6* —соединительная ткань; *7* — нерв; *8* — вена (внутридольковая)

единяясь с жирными кислотами, образуют водорастворимые комплексы мицеллы и тем самым обеспечивают всасывание жирных кислот в кишечнике.

Желчные пигменты — билирубин и биливердин, образуются из гемоглобина и других гемосодержащих белков. *Билирубин* является продуктом распада простетической группы гемоглобина, а *биливердин* — продуктом окисления билирубина. Темно-зеленый цвет желчи жвачных придает биливердин.

В желчь входят ферменты: амилаза, фосфатаза, протеаза, каталаза, оксидаза. *Фосфатаза* расщепляет эфирные связи нуклеотидов, фосфосерина, холинфосфатов. *Каталаза* катализирует глубокое разложение веществ, разрыв связей между атомами, *оксидаза* — прямое окисление веществ.

У крупного рогатого скота и свиней в желчи много (до 0,5 %) общих липидов.

Желчь образуется непрерывно: на низком уровне натощак, повышается при приеме корма и кишечном пищеварении. Образующаяся желчь по протокам поступает в желчный пузырь и кишечник. В желчном пузыре вследствие всасывания воды концентрация желчи возрастает. Содержание плотных веществ может повышаться до 10 % и более, pH снижается до 6,8. В разгар кишечного пищеварения желчь интенсивно поступает в кишечник из желчного пузыря. Благодаря периодическим сокращениям желчного пузыря и расслаблениям сфинктера общего желчного протока желчь из пузыря порциями вытесняется в двенадцатиперстную кишку.

У крупного рогатого скота за сутки выделяется 7,0...9,5 л желчи. Секреция желчи происходит более интенсивно на травоконцентратном рационе, чем на сено-концентратном. Уровень секреции желчи снижается, если рацион состоит (на 100 %) из гранулированных кормов. Однако небольшое количество гранулированного корма стимулирует секрецию желчи. У лошадей за сутки секретируется более 6 л желчи, у свиньи — более 3 л, овцы — 800 мл, кролика — 30, у собаки — 300 мл.

У крупного рогатого скота, лошадей, свиней, кролика желчь непрерывно поступает в кишечник. Система сфинктеров желчных протоков — печеночного, общего, пузырного — обеспечивает в зависимости от интенсивности кишечного пищеварения поступление желчи в кишечник и в желчный пузырь в разном объеме.

13.3.3.5. КИШЕЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Кишечные железы в начальной части двенадцатиперстной кишки трубчатые (бруннеровы железы), дальше в тонком отделе — кишечные крипты (трубчатые углубления эпителия). На дне крипт располагаются аргентоффиноциты и энтероциты, продуцирующие кишечные ферменты. В толстом отделе кишечника желез мало, в основном бокаловидные энтероциты. Секрет секреторных клеток — кишечный сок состоит из двух частей: жидкой и плотной из отторгнутых эпителиальных клеток (эпителий крипт зарождается, перемещается к вершинам ворсинок и там отторгается). Кишечный сок имеет щелочную реакцию (pH 7,4...8,2). В нем 97,6 % воды, 1,5 % белка и других органических веществ. С отторгающимися и распадающимися эпителиальными клетками выделяется много ферментов — энтеропептидаза, щелочная фосфатаза, нуклеазы, нуклеозидазы, катепсин, лейциноаминопептидаза, аминотрипептидазы, пролиназа, дипептидаза, глюкозидаза, галактозидаза, амилаза, липаза, которые гидролизуют эфирные связи (липаза, щелочная фосфатаза), пептидные связи (пептидазы), глюкозидные (глюкозидаза), РНК и ДНК (нуклеазы).

Слизистая оболочка кишечника имеет пальцевидные выпячивания — *кишечные ворсинки* (рис. 68) длиной 0,2...1 мм: 30...40 на 1 мм^2 в тощей кишке, 20...30 на 1 мм^2 в подвздошной кишке, в

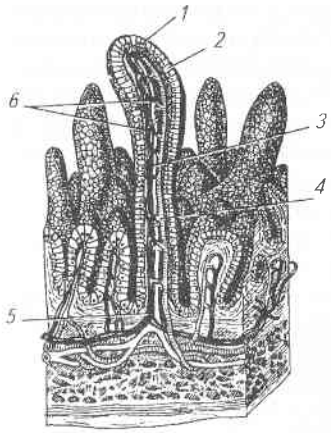


Рис. 68. Схема строения ворсинок тонкого кишечника:

1 — кишечные эпителиоциты; *2* — бокаловидные клетки; *3* — центральный лимфатический синус; *4* — артериола; *5* — венула; *6* — кровеносные капилляры

толстом отделе кишечника отсутствуют. Ворсинки покрыты в основном *каемчатыми эпителиоцитами.* Каемчатые эпителиоциты имеют множество плотно расположенных *микроворсинок* (высотой более 1 мкм, толщиной 0,1 мкм) — выростами плазматической мембраны. В центре микроворсинки проходит микроканалец. Микроворсинки и органеллы цитоплазмы этих клеток обеспечивают процесс всасывания.

На дне крипт в эпителии находятся *железистые клетки* — кишечные аргентоффиноциты и энтероциты с ацидофильными гранулами, продуцирующие кишечные ферменты, бескаемчатые энтероциты, обеспечивающие восполнение эпителия ворсинок. Между эпителиоцитами поодиночке располагаются бокаловидные энтероциты. В толстом отделе кишечника желез меньше, а бокаловидных энтероцитов больше. Период обновления основных клеток тощей кишки составляет 1,6 сут, подвздошной — 1,4, прямой кишки — 6...8 сут.

Образование и выделение кишечного сока происходит непрерывно: на низком уровне натощак; повышается после приема корма, в период кишечного пищеварения. Двухметровый участок тощей кишки выделяет 20...30 мл сока в 1 ч. Стимулируют кишечное сокоотделение механические воздействия, вещества химуса — сычужный сок, продукты переваривания белков, жиров и др. Активатором ферментов служит желчь и клетчатка химуса.

В течение суток у свиней секретируется кишечного сока около 10 л, у лошадей — до 30, крупного рогатого скота — 50, овец — 5, собак — 1 л, у кроликов — до 100 мл.

13.3.4. РЕГУЛЯЦИЯ СЕКРЕТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ

Секреторная деятельность пищеварительных желез осуществляется по определенным закономерностям.

В состоянии натощак образования и выделения слюны почти не происходит (только у жвачных околоушные и вентральные щечные железы продуцируют слюну постоянно в ответ на постоянную афферентацию с рецепторов преджелудков, вызываемую грубыми частицами корма и образующимися при сбраживании углеводов летучими жирными кислотами), образование желудочного, поджелудочного и кишечного сока осуществляется в небольшой степени.

Прием корма сопровождается возбуждением пищеварительных желез, нарастанием образования и выделения пищеварительных соков. Слюнные железы возбуждаются в первую минуту после начала приема корма, желудочные — через 10 мин, поджелудочные и кишечные железы — через 15...30 мин. Максимальные возбуждения и выделения сока отмечают у слюнных желез в течение всего времени приема корма, у желудочных желез — к концу первого часа, у поджелудочной и кишечных желез — к концу второго-третьего часа. Высокий уровень секреции желудочного, поджелудочного и кишечного соков удерживается после приема корма в течение 6...18 ч (у жвачных — 36...48 ч), обеспечивая превращение веществ корма. По мере снижения количества веществ корма в пищеварительном аппарате уменьшается секреция соков.

Прием корма сопровождается раздражением рецепторов слуха, зрения, обоняния и по типу условного рефлекса пусковым возбуждением всех пищеварительных желез; раздражением тактильных, вкусовых и температурных рецепторов слизистой оболочки ротовой полости, возбуждением пищеварительных желез по типу безусловного рефлекса. Поскольку возбуждение пищеварительных желез при приеме корма осуществляется по типу условного и безусловного рефлексов, эта фаза возбуждения называется *первой сложнорефлекторной.*

Корм, поступая в желудок (преджелудки — у жвачных), а затем в кишечник в виде химуса, содержащего белки, жиры и углеводы, промежуточные продукты их переваривания и экстрактивные вещества, раздражает механо- и хеморецепторы желудка и кишечника. Информация с рецепторов поступает в нервный центр и обеспечивает формирование программы действия, максимальное для сложившихся условий возбуждение пищеварительных желез, наивысшее выделение пищеварительных соков. Возбуждение пищеварительных желез при этом осуществляется с участием местных гормонов. Возбуждение пищеварительных желез с рецепторов желудка называется *второй желудочной нервно-гормональной фазой*, а с рецепторов кишечника — *третьей кишечной нервно-гормональной фазой.*

Информация, которая поступает в нервный центр с органов пищеварения в процессе пищеварения о результатах совершенного действия на поступившую программу (о количестве и составе выделенных соков, степени химического превращения веществ

принятого корма), динамически изменяется в зависимости от количества и состава химуса (перевариванием и всасыванием). Соответственно этому динамически изменяется программа действия, а следовательно, и возбуждение пищеварительных желез, которое постепенно снижается, уменьшается выделение пищеварительных соков.

Программа действия, поступая через блуждающие нервы, вызывает возбуждение желудочных, поджелудочной и кишечных желез, секреторных клеток печени, через симпатические — соответствующее возбуждению трофическое обеспечение желез (кровоток, активность ферментов, обменные процессы), синтез пищеварительных ферментов. Возбуждение желудочных желез поддерживается при этом образующимися местными гормонами — гастрином, мотилином, серотонином, бомбезином, секретином, энтерогастрином; поджелудочной железы и печени — этими же гормонами, а также кишечным полипептидом, панкреозимином, химоденином; кишечных желез — гастрином, секретином, дуокринином, энтерокринином, образование которых соответствует количеству питательных веществ в химусе.

В определенных условиях в целях приспособления секреции пищеварительных соков к составу химуса образуются гормоны, угнетающие пищеварительные железы, — гастрон, вагогастрон, соматостатин, антральный халон, гастроингибирующий полипептид, энтероглюкагон, нейротензин, энтерогастрон.

13.3.5. ПРЕВРАЩЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ КОРМА

Превращение веществ принятого корма начинается в желудке (у жвачных — в преджелудках) (рис. 69).

В ротовой полости корм находится незначительное время, поэтому существенных химических превращений питательных веществ не происходит: амилаза слюны расщепляет часть крахмала до мальтозы; глюкозидаза слюны расщепляет мальтозу до глюкозы.

У жвачных в преджелудках слизистая оболочка представлена многослойным ороговевающим эпителием. В рубце она образует сосочки высотой 0,5...1,0 см, в сетке — складки, напоминающие ячеи пчелиных сотов, в книжке — листочки разной величины. Емкость рубца составляет 130...200 л, сетки — около 9, книжки — 12 л (рис. 70).

У телят и ягнят имеется пищеводный желоб (мышечная складка с углублением на стенке сетки), связывающий преддверие рубца с отверстием из сетки в книжку. Валикообразные края пищеводного желоба при приеме молока смыкаются, образуя

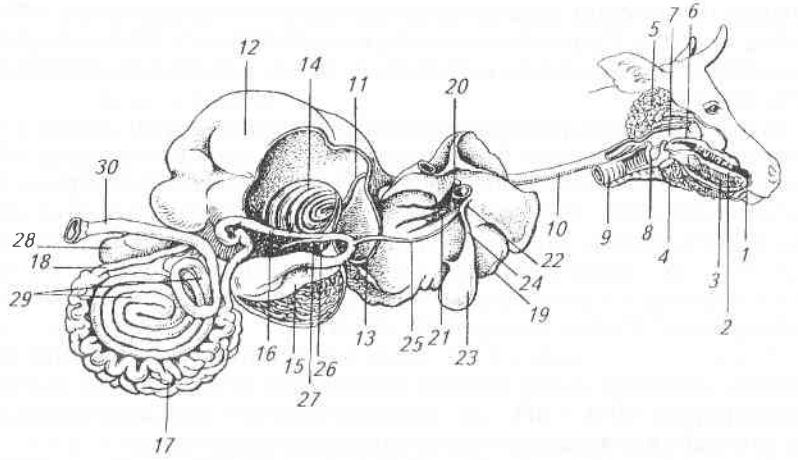


Рис. 69. Пищеварительный аппарат крупного рогатого скота:

1 — ротовая полость; *2* — язык; *3* — подъязычные слюнные железы; *4* — подчелюстная слюнная железа; *5* — мягкое нёбо; *6* — твердое нёбо; *7* — глотка; *8* — гортань; *9* — трахея; *10* — пищевод; *11* — пищеводный желоб; *12* — рубец; *13* — сетка; *14* — книжка; *15* — сычуг; *16* — двенадцатиперстная кишка; *17* — тощая кишка; *18* — подвздошная кишка; *19* — печень; *20* — печеночная артерия; *21* — воротная вена; *22* — печеночный желчный проток; *23* — желчный пузырь; *24* — пузырный желчный проток; *25* — общий желчный проток; *26* — поджелудочная железа; *27* — проток поджелудочной железы; *28* — слепая кишка; *29* — ободочная кишка; *30* — прямая кишка

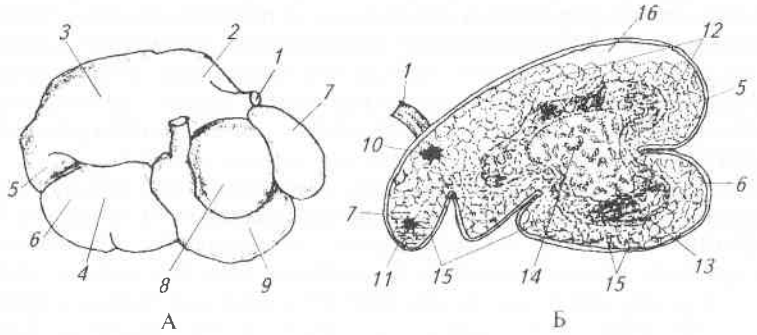


Рис. 70. Желудок жвачных (крупного рогатого скота):

А — отделы сложного желудка (вид справа): *1* — пищевод; *2* — преддверие рубца; *3* — дорсальный мешок рубца; *4* — вентральный мешок рубца; *5* — каудодорсальный и *6* — каудовентральный слепые выступы; *7* — сетка; *8* — книжка; *9* — сычуг. Б — расположение плотных и жидких кормовых масс в рубце: *10* — кардиальное отверстие; *11* — сетко-книжное отверстие; *12* — легкий, недавно проглоченный влажный корм; *13* — тяжелые частицы корма, суспензированные в воде; *14* — плотная масса; *15* — жидкая масса; *16* — газы

трубку, по которой молоко течет непосредственно в сычуг, минуя рубец и сетку. Смыкание желоба осуществляется рефлекторно с рецепторов корня языка и глотки. С возрастом желоб постепенно редуцируется.

В преджелудках превращение веществ корма происходит в основном под действием ферментов бактерий и простейших, обитающих в огромном количестве. В 1 мл содержимого рубца находится $10^9...10^{11}$ бактерий. Рост числа микробных клеток связан с использованием ими АТФ, углеводов, небелкового азота. Простейшие преджелудков (в 1 мл содержимого их около $10^5...10^6$) представлены классом реснитчатых (инфузорий) с подклассами равнореснитчатых и малореснитчатых.

За счет поступающей в преджелудки слюны, движений преджелудков, наличия содержимого создаются оптимальные условия (температура 40 °С, pH 7,0, кашицеобразная консистенция) для размножения и жизнедеятельности микроорганизмов.

Бактерии (целлюлозорасщепляющие, лактобациллы, стрептококки и другие — более 60 типов) обеспечивают ферментацию целлюлозы, целлобиозы, гемицеллюлозы, пектина, крахмала, декстрина, сахара, ферментацию белков и других азотистых веществ, синтез бактериального белка, ферментацию липидов, синтез жира.

Простейшие рубца (инфузории свыше 50 форм) участвуют в превращении целлюлозы, крахмала и растворимых углеводов, в синтезе аминокислот, белков, жира. Они поглощают бактерии и участвуют в превращении веществ в симбиозе с ними.

Корма жвачных содержат до 50...80 % углеводов: в сене и соломе углеводы в основном представлены в виде сырой клетчатки. Под действием ферментов целлюлазы и деполимеразы, продуцируемых целлюлозолитическими бактериями, целлюлоза (клетчатка) расщепляется на более мелкие составляющие и частично до целлобиозы. Неспецифическая глюкозидаза расщепляет промежуточные продукты гидролиза целлюлозы с образованием целлобиозы, других дисахаридов, глюкозы.

Целлобиоза расщепляется под действием другого фермента бактерий — целлобиазы — до глюкозы и глюкозо-1-фосфата. Образующиеся глюкоза и целлобиоза подвергаются сбраживанию ферментами других бактерий до летучих жирных кислот: уксусной, пропионовой и масляной. При этом освобождается энергия в виде АТФ, образуются диоксид углерода, метан, водород. В простейших сахар может откладываться в форме крахмала. Промежуточными продуктами ферментации являются молочная и янтарная кислоты. Содержание молочной кислоты резко возрастает при избытке в рационе крахмала и сахарозы. Они снижают pH содержимого; всасывание их в большом количестве может привести к отравлению.

Гемицеллюлоза и пектин подвергаются ферментации вначале соответственно до ксилотриозы и ксилобиозы, галактуроновой кислоты и метанола, а затем до ксилозы, которая сбраживается до летучих жирных кислот.

Крахмал расщепляется бактериями, продуцирующими амилазу и глюкозидазу. Под действием амилазы крахмал гидролизируется до мальтозы. Глюкозидаза расщепляет мальтозу до глюкозы, последняя сбраживается до летучих жирных кислот. Растворимые углеводы и сахара (мальтоза, глюкоза, фруктоза, ксилоза и др.) подвергаются ферментации до летучих жирных кислот.

За сутки у лактирующих коров образуется до 5 кг, у овец — до 500 г летучих жирных кислот: 60...70 % уксусной, 20 % пропионовой и 15 % масляной.

Летучие жирные кислоты через стенку преджелудков всасываются в кровь (до 30 % с содержимым поступает в сычуг) и используются как пластический и энергетический материал. Часть летучих жирных кислот в стенке преджелудков подвергается превращениям, метаболизируется в лактат и пируват, а затем поступает в печень. Масляная кислота превращается в кетоновые тела.

Сахара используются и для синтеза полисахаридов бактериями и простейшими.

Протеин (7...30 % в сухом веществе растительных кормов) расщепляется в преджелудках бактериями и простейшими, продуцирующими ферменты (протеиназы, карбоксипептидазы, лейцинаминопептидазы, дезаминазы), до пептидов и свободных аминокислот. Аминокислоты в значительной степени дезаминируются дезаминазами; в преджелудках появляется большое количество аммиака. Образующийся аммиак используется микробами для синтеза всех аминокислот и собственного белка в связи с их размножением и ростом.

Небелковые азотсодержащие вещества (мочевина и др.) расщепляются бактериями, продуцирующими фермент уреазу, до аммиака и CO_2. Благодаря аминированию отщепляющийся от мочевины аммиак используется для синтеза аминокислот. Для синтеза аминокислот из аммиака бактериям необходимы углеродный скелет и энергия; источником последних являются углеводы. Бактерии и простейшие служат источником биологически полноценного белка для животных (300...600 г в сутки у крупного рогатого скота).

У жвачных отмечена печеночно-рубцовая циркуляция азота мочевины. Образующийся в рубце аммиак в большом количестве всасывается в кровь, в печени превращается в мочевину, последняя поступает в кровь, из крови переходит в рубец непосредственно через его стенку и со слюной. Мочевина в рубце служит источником азота для микроорганизмов.

Растительные корма содержат 4...8 % сырого жира: триглицеридов, свободных жирных кислот, восков, стеролов, фосфолипидов, эфиров, холестерина. Липиды в преджелудках подвергаются гидролизу липолитическими бактериями, продуцирующими липазы, до жирных кислот, глицерина и галактозы. Глицерин и галактоза сбраживаются бактериями до летучих жирных кислот. Ненасыщенные жирные кислоты, образующиеся при гидролизе липидов, подвергаются гидрированию и изомеризации ферментами бактерий и простейших, превращаются в насыщенные кислоты (пальмитиновую, стеариновую).

Бактерии также синтезируют липиды. Основным предшественником липидов бактерий является уксусная кислота. В синтезе липидов используются CO_2, соли угольной кислоты, глюкоза, аминокислоты. В липидах бактерий содержатся пальмитиновая и стеариновая кислоты. Инфузории могут усваивать пальмитиновую, стеариновую и олеиновую кислоты, а также синтезировать липиды из нелипидных источников. У крупного рогатого скота в преджелудках бактериями и инфузориями в течение суток синтезируется 100...350 г липидов.

В преджелудках освобождаются и включаются в разные фазы микробиального метаболизма минеральные вещества. Бактериями и инфузориями синтезируются водорастворимые витамины. Ферментация протеина, углеводов, жира сопровождается образованием газов: CO_2, CH_4, N_2, O_2, H_2. В сутки у коров образуется до 700 л газов.

В желудке (сычуге) происходит в основном превращение белка (в сычуге — погибающих бактерий и простейших). Соляная кислота желудочного сока вызывает набухание, денатурацию белка, активирует продуцируемый неактивный пепсиноген в активный пепсин. Пепсин путем гидролиза расщепляет белок до пептидов, альбумоз и пептонов, частично — до аминокислот. Ренин в период молочного питания действует на молочный белок — казеиноген, превращает его в казеин, створаживает молоко. Желудочная липаза расщепляет эмульгированные жиры до жирных кислот и глицерина.

В кишечнике продолжается гидролиз белков, подвергаются гидролизу углеводы и жиры под действием ферментов поджелудочного сока, желчи, кишечного сока.

Трипсин поджелудочного сока вырабатывается в неактивной форме, в форме трипсиногена, который под действием энтеропептидазы кишечного сока превращается в трипсин. Трипсин активирует продуцируемые в неактивной форме химотрипсиноген в химотрипсин, прокарбоксипептидазу — в карбоксипептидазу, пропанкреатопептидазу — в панкреатопептидазу, профосфолипазу — в фосфолипазу. Трипсин и химотрипсин действуют на белки и полипептиды и расщепляют их до пептидов и аминокислот. Карбоксипептидазы и пептидазы поджелудочного и кишечного сока расщепляют пептиды до аминокислот. Дезоксирибонуклеаза и рибонуклеаза расщепляют нуклеиновые кислоты на нуклеотиды и фосфорную кислоту.

Амилаза поджелудочного и кишечного сока расщепляет крахмал и гликоген до декстрина и мальтозы. Глюкозидаза поджелудочного и кишечного сока гидролизует мальтозу до глюкозы; фруктофуронидаза — сахарозу до фруктозы и глюкозы; галактозидаза — лактозу до глюкозы и галактозы.

Липаза активизируется ионами кальция и желчными кислотами; расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты.

Гидролиз олиго- и дипептидов, фосфорных эфиров, липидов, дисахаридов осуществляется в основном на цитоплазматических мембранах микроворсинок (пристеночное или мембранное пищеварение соответствующими ферментами).

В толстом отделе кишечника гидролизуются клетчатка, крахмал, жиры, синтезируются жиры бактериями.

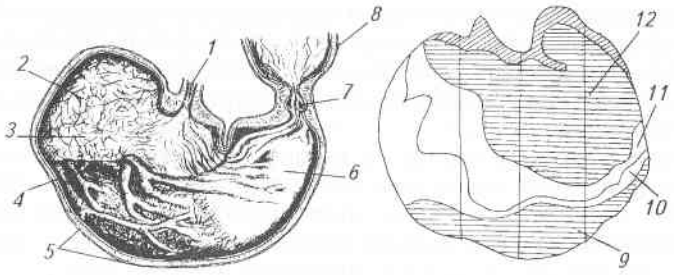
Кишечное пищеварение у жвачных имеет особенности: стабильный состав химуса, поступающего в тощую кишку, за счет деятельности слюнных желез, преджелудков, сычуга, поджелудочной железы и секреторного аппарата печени; интенсивный межуточный обмен между кровью, пищеварительными железами и химусом кишечника в целях приближения структур белков, жиров и углеводов химуса к таковым их в крови.

Небольшую роль в пищеварении играет толстый отдел кишечника.

13.3.6. ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛУДОЧНОГО И КИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ ЛОШАДЕЙ

У лошадей желудок небольшой; его емкость составляет 10...15 л (рис. 71). Около 40 % его составляет куполообразный слепой мешок с безжелезистой слизистой (эпителий ее многослойный плоский) — это пищеводная зона. За ней следует небольшая узкая зона кардиальных желез. Относительно больше зоны фундальных и пилорических желез. Пищевод входит в желудок под острым углом. Две мышечные петли образуют кардиальный сфинктер. При наполненном желудке эти мышечные петли сжимаются, рвота и отхождение газов из желудка лошадей невозможны.

Корм располагается в желудке послойно и в течение нескольких часов не смешивается. Слабые перистальтические сокращения желудка обеспечивают после начала кормления эвакуацию



А Б

Рис. 71. Желудок лошади:

А — внутренняя поверхность желудка: *1* — кардиальный сфинктер; *2* — слепой мешок; *3* — пищеводная часть; *4* — граница между пищеводной и фундальной частью; *5* — область дна; *6* — пилорическая часть; *7* — пилорический сфинктер; *8* — двенадцатиперстная кишка. Б — слои корма в желудке: *9* — сено; *10* — овес; *11* — окрашенный овес; *12* — сено

периферического слоя содержимого в кишечник небольшими порциями. Желудочный сок пропитывает слои содержимого постепенно, в течение 1...2 ч. Потребляемая вода по малой кривизне быстро проходит в пилорическую часть желудка и кишечник. Кардиальный и пилорический сфинктеры располагаются на близком расстоянии друг от друга.

Пропитанный слюной корм в слепом мешке в первые часы пребывания подвергается воздействию ферментов обитающей здесь желудочной микрофлоры (лактобацилл, стрептококков и дрожжевых грибов). В фундальной и пилорической частях желудка постепенно нарастает ферментация белков под действием пепсина желудочного сока. Конечными продуктами бактериального брожения являются молочная, уксусная и масляная кислоты, газы (H_2 и CO_2). В желудке клетчатка не расщепляется, так как отсутствует целлюлозолитическая микрофлора.

С усилением сократительной деятельности желудка в первые часы после кормления постепенно перемешивается содержимое слепого мешка, фундальной и пилорической частей желудка, реакция содержимого становится кислой. В этих условиях действие гликолитических ферментов бактерий прекращается. В кислой среде повышается активность пепсина. Содержание соляной кислоты в желудке лошади 0,1...0,25 %.

Секреция желудочного сока осуществляется непрерывно и после приема корма усиливается. Механизм возбуждения и регуляции секреторной и сократительной деятельности такой же, как у животных других видов. Время интенсивного желудочного пищеварения 6 ч.

Содержимое из желудка в кишечник переходит неравномерно. Число порций и объем меняются. В среднем за сутки в двенадцатиперстную кишку поступает и разбавляется поджелудочным и кишечным соками, желчью содержимое, составляющее 190...210 л химуса. На 1 кг сухого вещества образуется примерно 15 л химуса (3...4 л за счет воды, 11...12 л за счет пищеварительных соков). За сутки вырабатывается по 5...7 л поджелудочного сока и желчи, более 15 л кишечного сока. Время кишечного пищеварения 5...6 ч. В тонком кишечнике переваривается и всасывается около 60 % содержимого, до 65 % белка, 70 % растворимых углеводов, 60 % жира. Грубые частицы растительного корма быстро проходят тонкий отдел кишечника и через илеоцекальный сфинктер поступают в слепую и ободочную кишки через 90...180 мин. Из слепой кишки в большую ободочную эвакуация химуса осуществляется волнами: 30 волн в 1 ч.

Длина тонкого отдела кишечника составляет 16...24 м, емкость — 64 л, слепой кишки — соответственно 1 м и 34 л, большой и малой ободочной кишок — 6 и 9 м и 80 и 15 л.

В толстом отделе кишечника пищеварение происходит за счет ферментов, поступивших с химусом, сока желез толстого отдела кишечника (их мало), а в основном за счет ферментов обитающих в нем бактерий: целлюлозолитических, протеолитических и липолитических. Время пищеварения около 18...24 ч.

Начало выделения фекалий через 17,5 ч, максимальное — через 24 ч после приема корма. В слепой и ободочной кишках перевариваются 55 % клетчатки, 35 % белков, до 24 % углеводов. Всасывается из химуса 30 % воды от поступившего объема (90 %), поэтому в кале лошадей воды мало. Число суточных дефекаций 5...10; масса кала до 28 кг.

13.3.7. ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛУДОЧНОГО И КИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ СВИНЕЙ

У свиней большой однокамерный желудок с дивертикулом; емкость его до 9 л (рис. 72). В области вхождения в желудок пищевода и прилегающей области малой кривизны многослойный плоский эпителий образует безжелезистую зону, составляющую 10 % общей площади. Вдоль большой кривизны, занимая 40 % поверхности слизистой, располагается обширная кардиальная зона. В начальном участке кардиальной зоны стенка желудка образует дивертикул — выступ. Кардиальные железы состоят из добавочных и главных клеток; они вырабатывают щелочной секрет, содержащий небольшое количество пепсиногена и слизь. Фундальная зона занимает 30 % площади поверхности слизистой; ее пилорическая зона — 20 %. Железы фундальной зоны состоят из обкладочных и главных клеток, продуцируют кислый секрет, содержащий соляную кислоту и ферменты пепсиноген, реннин и липазу. В пилори-

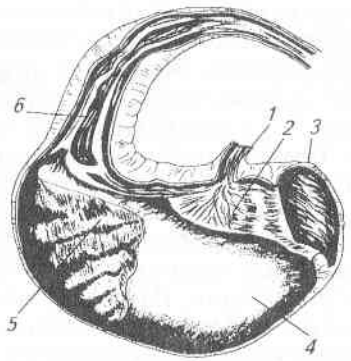


Рис. 72. Желудок свиньи:

1 — кардиальная часть; *2* — пищеводная часть; *3* — слепой мешок (дивертикул); *4* — дно желудка; *5* — пилорическая часть; *6* — пилорическийй сфинктер

ческой зоне железы состоят из главных и добавочных клеток; продуцируют щелочной секрет.

Последовательно поступающие в желудок порции корма располагаются послойно. Сократительная деятельность желудка после приема корма нарастает постепенно.

В желудке создаются условия для расщепления в дивертикуле и в верхней части кардиальной зоны крахмала под влиянием α-амилазы и глюкозидазы слюны. Крахмал расщепляется до мальтозы и глюкозы, осуществляется и бактериальная ферментация с образованием молочной, масляной и уксусной кислот. В фундальной и пилорической зонах происходит расщепление белков и жиров.

У свиней происходит периодический заброс кишечного содержимого в желудок (*регургитация*).

Начальная фаза желудочного пищеварения у свиней — фаза смешанного пищеварения, переваривания белков, липидов и углеводов. По мере пропитывания содержимого желудочным соком эта фаза сменяется фазой истинного желудочного пищеварения, переваривания белков.

В желудке у свиней переваривается до 20 % легкорастворимых углеводов корма. Эвакуация содержимого из желудка в кишечник наиболее интенсивно происходит в первые 3 ч. Время желудочного пищеварения около 9 ч. За сутки при трехразовом кормлении выделяется более 6...9 л желудочного сока.

У свиней кишечное пищеварение отличается большой интенсивностью. Длина тонкого отдела кишечника 16...25 м, емкость 9...19 л. В просвет кишечника секретируется около 10 л поджелудочного сока, больше 1 л желчи, значительный объем

кишечного сока с ферментами высокой активности. Кишечник расположен спиралеобразно, осуществляет интенсивную сократительную деятельность. Время пищеварения в тонком отделе кишечника 3...4 ч.

В желудке и кишечнике расщепляется и всасывается 87 % белка, 91 % углеводов, 88 % жира, около 30 л химуса.

В толстый отдел поступает 26 % химуса. Слепая кишка длиной около 25 см, ободочная и прямая — 5...6,2 м. Время пищеварения в толстом отделе 13 ч. В нем расщепляется около 9 % углеводов, 10...90 % клетчатки (при скармливании соломенной муки — 19 %); образуется 40...50 г летучих жирных кислот (до 68 % уксусной, 28 % пропионовой, 20 % масляной, 1 % молочной); всасывается 2...4 л химуса.

Дефекации у свиней происходят 4...5 раз в сутки; масса фекалий 1,5...3,6 кг.

13.3.8. ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛУДОЧНОГО И КИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ КРОЛИКОВ

Желудок у кролика имеет подковообразную форму (рис. 73). У 4-месячных кроликов масса желудка составляет в среднем 30 г, двенадцатиперстной кишки — 12, тощей — 25, ободочной — 22 и прямой кишки — 9 г. В желудке пищеводная и кардиальная зоны небольшие. Основную часть площади слизистой оболочки занимает фундальная зона, верхняя часть которой образует слепой мешок. Железы слизистой слепого мешка содержат в основном главные клетки. Пилорическая зона много меньше фундальной. Емкость желудка небольшая — около 160 мл, слепой кишки — около 230 мл (длина около 60 см). Желудочный сок выделяется непрерывно, после приема корма секреция его увеличивается; в сутки выделяется до 150 мл. Время желудочного пищеварения 4...6 ч.

В слепой кишке, как у лошадей, в большом количестве переваривается клетчатка. Существенной особенностью пищеварения у кроликов является *копрофагия*, т. е. поедание собственных фекалий. Кроме обычного кала у кроликов в слепой кишке формируются мягкие светлые и крупные фекалии, которые они заг-

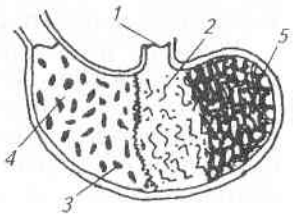


Рис. 73. Желудок кролика. Расположение корма и заглатываемых фекалий:

1 — пищевод; *2* — пищеводная и кардиальная зоны; *3* — фундальная зона; *4* — пилорическая зона; *5* — проглоченные фекалии

латывают прямо из анального отверстия. В желудке эти фекалии не смешиваются с кормом, а располагаются в слепом мешке. Они покрыты оболочкой из микроорганизмов и непереваренных растительных клеток, поэтому подвергаются в желудке брожению. Продукты брожения — летучие жирные кислоты. Когда желудочный сок пропитывает содержимое, микроорганизмы гибнут и служат источником биологически полноценного белка.

13.4. ВСАСЫВАНИЕ ПРОДУКТОВ ПРЕВРАЩЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ КОРМА И ОСВОБОДИВШИХСЯ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И ВИТАМИНОВ В ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМ АППАРАТЕ

Всасывание. Специфика всасывания продуктов превращения питательных веществ корма и освободившихся минеральных веществ и витаминов в пищеварительном аппарате определяется деятельностью слизистой оболочки желудка (рубца, сетки, книжки, сычуга у жвачных) и кишечника. В тесном контакте с эпителием слизистой расположена густая сеть кровеносных капилляров. В эпителиальных клетках отмечена высокая активность большого числа ферментов; имеются поры.

Всасывательную поверхность увеличивают ворсинки (сосочки) на внутренней поверхности рубца (80...121 на 1 $см^2$), ячейки в сетке, листочки и ворсинки на них в книжке, ворсинки (до 50 на 1 $мм^2$) и микроворсинки на их клетках (выросты плазматической мембраны с микроканальцами на каемчатых эпителиоцитах, более 2500 на одном эпителиоците) в тонком отделе кишечника. Внешняя поверхность плазматической мембраны энтероцитов покрыта гликокалисом (мукополисахаридные нити) толщиной 0,1 мм. В гликокалисе адсорбируются ферменты поджелудочного сока.

Мембранное пищеварение происходит благодаря ферментам, адсорбированным из полости тонкой кишки, а также собственно кишечным ферментам, синтезируемым в энтероцитах и встроенным в мембрану. Они расщепляют преимущественно промежуточные продукты гидролиза белков, жиров и углеводов (пептиды, диглицериды, дисахариды). Образующиеся мономеры транспортируются в кровь (рис. 74).

Усвоение пищевых веществ осуществляется в три этапа: полостное пищеварение → мембранное пищеварение → всасывание.

Всасывание — проникновение веществ через структуры слизистой оболочки и поступление их в кровь и лимфу. Переход веществ через мембраны клеток и межклеточные каналы осуществляется пассивно и активно. *Пассивный переход* веществ через

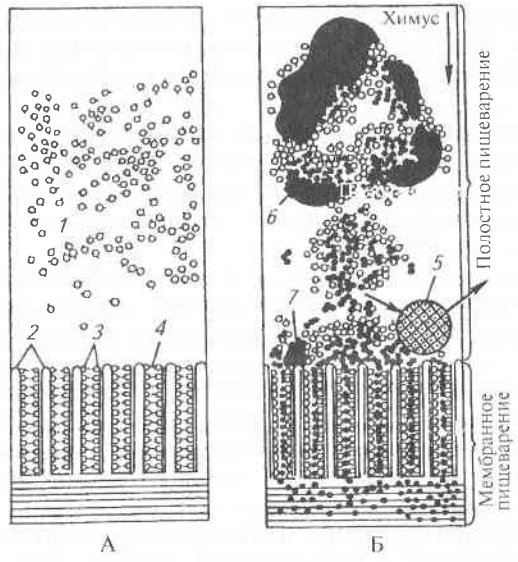


Рис. 74. Схема взаимоотношения полостного (А) и мембранного (Б) пищеварения:

А — полость кишки без пищевой массы; Б — полость кишки с пищевой массой; *1* — ферменты в полости кишки; *2* — микроворсинки; *3* — ферменты на поверхности микроворсинок; *4* — поры каемчатого эпителия; *5* — микроб (из-за своего размера не может проникнуть в поры каемчатого эпителия); *6* и *7* — пищевые массы на различных стадиях гидролиза

клетки и межклеточные пространства не связан с затратой энергии и определяется физическими законами фильтрации, диффузии и осмоса.

Активный транспорт веществ против градиента концентрации и против градиента электрохимического потенциала сопровождается затратой энергии. Источником энергии служит АТФ. Активный транспорт веществ обеспечивают переносчики — молекулы белка. На поверхности клетки переносимое вещество связывается переносчиком и транспортируется внутрь клетки. При участии ферментов вещество освобождается от переносчика, связывается внутриклеточным переносчиком и транспортируется к базальной мембране, где передается другому переносчику, и так через ряд переносчиков других структур поступает в кровь и лимфу. Различные вещества транспортируются разными переносчиками.

В желудке жвачных (преджелудках и сычуге) всасываются конечные продукты превращения: уксусная, пропионовая и масляная кислоты, глюкоза, аммиак, аминокислоты, минеральные вещества, витамины, вода. В желудке в небольших количествах всасываются аминокислоты, глюкоза.

В кишечнике всасываются вода, неорганические и органические вещества: 62...72 % поступившего в кишечник химуса всасывается в тонком отделе, 28...38 % поступает в толстый отдел кишечника.

Белки всасываются в форме аминокислот, часть — в виде пептидов, которые поступают в клетку, гидролизуются до аминокислот; углеводы — в виде глюкозы, фруктозы, галактозы, пентоз летучих жирных кислот; жиры — в виде жирных кислот, моноглицеридов и глицерина.

Аминокислоты и глюкоза транспортируются активно в кровь, что сопряжено с ионами натрия. Всасывание различных аминокислот в разных отделах кишечника происходит с неодинаковой скоростью. Быстрее всасываются аргинин, метионин, лейцин; медленнее — фенилаланин, цистеин, тирозин и еще медленнее — аланин, серин, глютаминовая кислота. Всасываются они через мембрану эпителиоцитов посредством переносчиков (их несколько видов), может быть всасывание и путем диффузии (очень незначительное).

Моносахариды и летучие жирные кислоты активно всасываются через мембрану эпителиоцитов, которая обладает высокой избирательностью по отношению к разным углеводам. Всосавшаяся глюкоза аккумулируется в эпителиоцитах и затем переходит в межклеточную жидкость и кровь уже пассивно (но может и активно).

Гексозы всасываются с высокой скоростью, а пентозы медленнее. В разных участках кишечника скорость всасывания неодинакова и зависит от гидролиза углеводов и образовавшихся моносахаридов.

Жирные кислоты и моноглицериды взаимодействуют с желчными кислотами. Образуются водорастворимые мицеллии, из мицеллярной фазы всасываются в виде мицелл. Желчные кислоты всасываются отдельно. В микросомальной фракции — основном цитоплазматическом матриксе и пластинчатом комплексе клеток слизистой кишечника — из жирных кислот и глицерофосфата происходит ресинтез триглицеридов, к ним присоединяются фосфолипидные оболочки и белковые молекулы, образуются хиломикроны, которые поступают в лимфатические капилляры. Жирные кислоты всасываются и в кровь.

Глицерин всасывается в кровь активно, как аминокислоты и глюкоза.

Минеральные вещества и витамины всасываются в основном активно и пассивно.

Транспорт натрия через базальную и латеральную мембраны энтероцита является активным и осуществляется за счет натрий-калиевого насоса. Потоки натрия сопряжены с хлором.

Всасывание двухвалентных катионов: Ca^{2+} всасывается по всей длине желудочно-кишечного тракта путем облегченной диффузии с участием транспортеров и простой диффузии; Mg^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}, Fe^{2+} всасываются в начальной части тонкого отдела кишечника пассивно (у овец Mg^{2+} всасывается в желудке); Fe^{2+} всасывается с участием переносчиков, а также пассивно (в энтероците Fe^{2+} соединяется с апоферментом, в результате образуется металлопротеин ферритин — основное депо железа).

Вода транспортируется, увлекаемая активно транспортируемыми веществами. Транспорт воды связан с транспортом натрия и определяется им. Активно всасываемые кишечными эпителиоцитами растворимые вещества «тянут» за собой воду.

Вода начинает всасываться в желудке, но в основном это происходит в кишечнике. Некоторое количество воды всасывается по осмотическому градиенту, но может и при отсутствии разности осмотического давления.

Жирорастворимые витамины всасываются с жирами.

Водорастворимые витамины (С, рибофлавин) всасываются посредством диффузии. Фолиевая кислота всасывается в конъюгированном виде. Витамин B_{12} всасывается с участием внутреннего фактора, образующегося в дне и теле желудка или в пилорической части желудка.

Регуляция размеров и скорости всасывания отдельных веществ. Всасывание отдельных веществ обеспечивается соответственно их концентрации в химусе, крови, тканях и потребностям организма благодаря информации с рецепторов пищеварительного аппарата и обратной афферентации с рецепторов сосудов и тканей.

Концентрация конечных продуктов превращения белков, жиров и углеводов и освободившихся веществ в желудке и кишечнике воспринимается рецепторами слизистой желудка и кишечника. Информация с рецепторов поступает в нервный центр, где формируется программа действия. Программа действия по эфферентным симпатическим и парасимпатическим нервным волокнам внутренностных нервов и блуждающих нервов в виде того или иного соотношения потока импульсов по ним, а также в виде гормонов большей или меньшей концентрации передается к слизистой желудка и кишечника и в зависимости от концентрации веществ вызывает соответствующее сложившимся условиям более интенсивное или менее интенсивное всасывание этих веществ. Эфферентные влияния осуществляются путем изменения количества и активности переносчиков.

Повышение концентрации инсулина в крови усиливает всасывание глюкозы, кальция. Повышение концентрации тироксина увеличивает всасывание воды и липидов. Всасывание повышают

секретин, энтерокинин, серотонин, вилликинин. Понижение концентрации глюкокортикоидов вызывает уменьшение всасывания глюкозы и липидов, повышение всасывания кальция. Гормон роста стимулирует всасывание минеральных веществ. Альдостерон и тироксин угнетают всасывание магния, повышают — натрия. Всасывание веществ усиливается при уменьшении содержания их в крови и тканях благодаря информации, поступающей по каналам обратной афферентации.

В клетках слизистой оболочки образуются биологически активные вещества, триггеры — пусковые факторы в количествах, пропорциональных функциональной активности клеток и обеспечивающих повышение или понижение синтеза и активности ферментов, переносчиков.

13.5. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ ПТИЦ

Система пищеварения у птиц имеет существенные структурные и физиологические особенности.

Пищеварительная система птицы компактна и в то же время чрезвычайно эффективна (рис. 75). Некоторые из мелких птиц

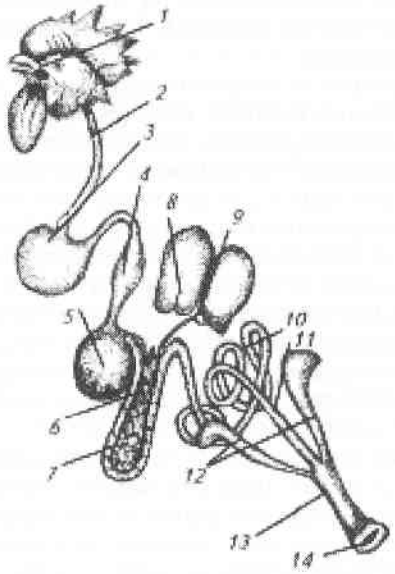


Рис. 75. Органы системы пищеварения кур:

1 — слюнные железы; *2* — пищевод; *3* — зоб; *4* — железистый желудок; *5* — мышечный желудок; *6* — двенадцатиперстная кишка; *7* — поджелудочная железа; *8* — печень; *9* — желчный пузырь; *10* — тощая кишка; *11* — подвздошная кишка; *12* — слепые отростки; *13* — прямая кишка; *14* — клоака

могут перерабатывать каждый день количество корма, эквивалентное приблизительно 30 % их массы тела. Птицы обычно выбирают концентрированные корма высокой энергетической ценности: насекомых, других животных, плоды и семена. Они редко питаются только листьями растений, травой. Для домашней птицы листья растений, трава являются только дополнением к концентратному рациону, чтобы обеспечить организм витаминами, минеральными веществами и некоторым количеством воды.

13.5.1. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ

Ротовая полость. У птиц отсутствуют губы, зубы, щеки. Челюсти в форме клюва выполняют функцию захвата корма. На твердом нёбе, на кончике и спинке языка имеются специальные конусообразные сосочки, направленные назад и способствующие продвижению корма в пищевод. Кроме того, на корне языка имеются нитевидные сосочки. Движения языка и сосочки в целом обеспечивают продвижение захваченной порции корма в глотку, поступление в пищевод.

На дне и крыше полости клюва имеются небольшие слюнные железы: верхнечелюстные, латеральные нёбные, медиальные нёбные, железы средней и задней части языка, дорсальной поверхности основания языка, передние и задние подчелюстные железы угла рта, кольцевидно-черпаловидные дна глотки и глоточные. Смешанная слюна густая и вязкая, с большим содержанием слизи. Это мутноватая жидкость слабощелочной реакции (pH 6,9...7,2), содержит много муцина и фермент амилазу. За сутки выделяется от 3 до 20 мл слюны.

В толще языка имеются вкусовые палочки (рецепторы), обеспечивающие формирование вкусового ощущения.

Пищевод. Пищевод состоит из двух отделов — верхнего и нижнего. Верхний отдел начинается от глотки и заканчивается зобом. Нижний отдел начинается от зоба и заканчивается у железистого желудка. Верхний отдел пищевода длиннее, чем нижний.

Зоб представляет собой расширение пищевода. Это полостной мышечный орган перед входом в грудную полость. На месте входа и выхода в нем имеются сфинктеры. Зоб хорошо развит у кур, индеек, цесарок, голубей и менее развит и представляет истинное расширение пищевода у гусей и уток. Пищевод и зоб имеют хорошо развитую мышечную стенку.

Внутренняя поверхность зоба (слизистая оболочка) выстлана многослойным плоским эпителием. В рыхлой соединительной ткани стенки располагаются альвеолярно-трубчатые железы, секретирующие слизистый секрет. Секрет зобных желез не содержит ферментов.

Нижний отдел пищевода переходит в желудок.

Желудок. Состоит из двух отделов — железистого желудка (преджелудка, провентрикулума) и мышечного желудка (истинного желудка).

Железистый желудок у кур длиной около 3,5 см, у гусей — 4,5, уток — 6,5, у индеек — 4,5 см. Он имеет веретенообразную форму и широким концом обращен к мышечному желудку. На поверхности слизистой оболочки располагается однослойный цилиндрический эпителий. Клетки вырабатывают вязкую слизь, которая образует на поверхности защитную пленку из мукополисахаридов. На слизистой оболочке имеются конусовидные сосочки — от 30 до 75. В них открываются протоки желез желудка. Альвеолярные железы располагаются в подслизистой рыхлой соединительной ткани. Каждая железа состоит из нескольких круглых долей. Доля включает большое количество альвеол. Протоки долей объединяются в общий проток. Альвеолы образованы однослойным эпителием, клетки его продуцируют пепсиноген и соляную кислоту. pH желудочного сока низкий: содержание соляной кислоты 0,1...0,5 %. Количество соляной кислоты в желудочном соке зависит от характера принимаемого корма. Корма животного происхождения вызывают увеличение секреции соляной кислоты. Содержимое железистого желудка быстро переходит в мышечный желудок.

Мышечный желудок большой, у кур дискообразной формы, у гусей и уток — эллипсообразной. Масса его у кур (33±1) г, уток (91±1,7), у гусей (143±3) г. В центральной части его узкая щелевидная полость, концы которой расширены — краниальный и каудальный слепые мешки. Мышечный желудок образован мощными гладкими мышцами — передней и задней главными мышцами, которые переходят в верхнюю и нижнюю плоские мышцы.

Слизистая оболочка мышечного желудка состоит из однослойных железистых эпителиальных клеток, вырабатывающих специальный секрет, который на поверхности слизистой оболочки мышечного желудка затвердевает, образуя защитный слой — кутикулу (ороговевшая желтоватая масса). Кутикула стирается и постоянно заменяется новым секретом. Секрет содержит и соляную кислоту.

Корм растирается, перемешивается, подвергается химическому превращению за счет желудочного сока и забрасываемых периодически из кишечника поджелудочного сока, желчи и кишечного сока. Содержимое мышечного желудка поступает в двенадцатиперстную кишку (длиной 20 см у кур) хорошо развитого тонкого отдела кишечника. Сфинктер между ними закрывается неплотно.

Наиболее развит мышечный желудок у гусей, которые потребляют много травы на выпасах.

Тонкий отдел кишечника. Этот отдел имеет форму спирали, что характерно для органов с большими функциональными возможностями. Тонкий кишечник расположен между воздухоносными мешками. Тонкая кишка, подобно таковой млекопитающих, состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок, двенадцатиперстная кишка имеет вид петли. Нет резкого перехода между тощей и подвздошной кишками.

У птиц по сравнению с млекопитающими короткий кишечник. Общая длина тонкого отдела кишечника взрослых кур 140...150 см, общая длина кишечника более 170 см, пищеварительного тракта в целом — 210 см, т. е. в 6 раз превышает длину туловища, а у цыплят соотношение 1 : 4. Общая длина тонкого кишечника у уток 159 см, гусей — 234, у индеек — 205 см. Длина двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок соответственно: у кур — 30, 102 и 18 см, уток — 38, 116 и 14, гусей — 46, 165 и 23, у индеек — 37, 140 и 28 см.

Ворсинки кишечника у птиц тонкие, нежные, листовидной, пальцевидной формы, их больше в двенадцатиперстной кишке, на 1 $см^2$ у кур — 415, уток — 1512, гусей — 2051, у идеек — 292. Высота ворсинок достигает 1 мм, диаметр — 100...200 мк. Площадь поверхности слизистой тонкого кишечника составляет у кур около 2 $м^2$, уток — 1,5, гусей — 5,5, у индеек — 8,6 $м^2$.

В тонком отделе кишечника на 1 $см^2$ поверхности приходится 8000 либеркюновых желез. В двенадцатиперстную кишку впадают два-три протока поджелудочной железы и два желчных.

Поджелудочная железа. Хорошо развита, имеет большие размер и массу. Масса железы у кур (2,8±0,12) г, уток (7,9±0,30), у гусей (9,1±0,38) г. Она имеет две доли. У кур и уток — по три протока, у гусей и индеек — по два, которые открываются в одну папиллу с желчным протоком в двенадцатиперстную кишку. Поджелудочная железа выделяет поджелудочный сок, содержащий те же ферменты, что и у млекопитающих, но более активные.

Печень. Хорошо развита. Масса около 40 г, но у гусей может достигать 1 кг при специальном откорме. Печень выделяет желчь темно- или светло-зеленого цвета, которая содержит α-амилазу. Желчь у птиц из правой и левой долей сначала поступает в синус — расширение протоков, затем по синусно-пузырному ходу в желчный пузырь. Желчный пузырь и синус соединяются с двенадцатиперстной кишкой с помощью пузырно-кишечного и синусно-кишечного протоков.

Толстый отдел кишечника. Представлен слепыми отростками (мешками) и прямой кишкой, открывающейся в клоаку. Подвздошная кишка переходит в прямую кишку, на месте перехода отходят два слепых отростка. Они расположены под углом 30° к кишечнику, имеют сфинктеры. Длина отростка равна 17...30 см у

кур и 20...25 см у гусей. В начальной и конечной частях прямой кишки имеются сфинктеры, которые предотвращают поступление содержимого из прямой кишки в подвздошную кишку и преждевременное перемещение содержимого в клоаку. Прямая кишка короткая, слабо развита: у кур длиной 8...11 см, диаметром 1...1,5 см. Прямая кишка переходит в клоаку.

Клоака. Представляет собой расширение конечной части кишечника (конечной части прямой кишки). Двумя поперечными кольцевыми мышцами клоака делится на три отдела: 1) передний (*копродиум*, или *каловый синус*), являющийся истинным продолжением прямой кишки; 2) средний (*уродиум*, или *мочевой синус*), куда открываются мочеточники, спермиопроводы (у мужских особей) или яйцепровод (у женских особей); 3) задний (*проктодиум*), через который выделяются наружу кал и моча. У селезня, гусака и лебедя в клоаке находится орган совокупления.

Заднепроходное отверстие у птиц имеет форму щели, окружено кольцом запирательных мышц и называется *анальным сфинктером*.

13.5.2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Прием корма. Птицы захватывают корм клювом (клюют). Корм, потребляемый птицами разных видов, отличается по свойствам. Соответственно и пищеварительный аппарат у птиц разных видов имеет свои структурно-физиологические особенности.

Захваченная порция корма не пережевывается, а увлажняется слюной и движениями языка перемещается в глотку и далее в пищевод и зоб.

Когда птица пьет, то набирает в рот порцию воды и поднимает голову, чтобы ее проглотить. Вода через зоб и желудки поступает прямо в кишечник: проходит по пищеводу, по желобку между мешками зоба, желудкам.

Пищеварение в зобе. Пищеварение в зобе сложный двигательно-секреторный процесс. В нем осуществляются два вида сокращений — перистальтические и тонические, которые сложно сочетаются и обеспечивают вначале поступление корма в левую половину зоба, затем в правую.

Для зоба характерна определенная закономерность двигательной деятельности: 5...12 последовательных сокращений сменяются 10-минутной паузой. Непосредственно после заполнения зоба кормом движения его замедляются или полностью прекращаются на 35...40 мин. Сила сокращений зоба составляет 98...147 Па. Движения зоба обеспечиваются сокращением циркулярных и продольных гладких мышц, которое регулируется через блуждающие и симпатические нервы.

Мелкие компоненты содержимого зоба в первые минуты переходят в нижний отдел пищевода, более крупные задерживаются здесь до 14 ч.

Поступление корма в зоб сопровождается возбуждением желез зоба. В зобе с участием их секрета и слюны происходит размягчение и набухание корма, а также превращение питательных веществ корма за счет ферментов корма, микроорганизмов и слюны.

В зобе обитают аэробные микроорганизмы, лактобактерии, кишечная палочка, энтерококки, грибы, дрожжевые клетки. Гидролизуются преимущественно углеводы (под действием α-амилазы) — 8...13 % (до 20 %) растворимых углеводов корма, в небольшом количестве белки и жиры (за счет ферментов растительных клеток корма). Конечными продуктами превращения углеводов являются молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты.

Главная функция зоба емкостная. Перемещение содержимого из зоба обеспечивается за счет небольших сокращений в области зобной воронки. Вначале появляется одно сокращение, через 1...3 мин возникает вторая волна, позже два-три последовательных сокращения, затем длительный покой.

Основная масса содержимого эвакуируется из зоба в первые 3...6 ч, меньшая часть — в последующие 8 ч.

Пищеварение в желудке. Содержимое зоба через нижний отдел пищевода поступает в железистый желудок (проventрикулюм), где вызывает усиленную секрецию желудочного сока.

Секреция желудочного сока осуществляется непрерывно; прием корма стимулирует его образование и выделение (у кур увеличивается после приема корма до 11...13 мл/ч). Желудочный сок содержит фермент пепсин, в нем нет липазы (так как птицы не питаются молоком).

Механизм возбуждения желудочных желез нервно-гормональный: установлены сложнорефлекторная и желудочная рефлекторно-гормональная фазы возбуждения и регуляции желудочных желез. Влияния на желудочные железы осуществляются через блуждающие и чревные нервы. Сильным возбудителем желудочных желез является белок: максимальная секреция желудочного сока и фермента пепсина отмечена при содержании в рационе 15...25 % белка. Большее содержание белка в рационе кур, уток и гусей вызывает перевозбуждение желудочных желез и, как следствие, угнетение их секреции.

Железистый желудок выполняет и двигательную функцию: ритм движения — сокращение в 1 мин. Содержимое задерживает-

ся непродолжительное время (не более 1 ч); в основном корм переваривается желудочным соком, а затем переходит в мышечный желудок.

Пищеварение в мышечном желудке интенсивное, происходит за счет ферментов желудочного сока обоих желудков и сильных сокращений самого мышечного желудка.

Мышечный желудок птиц осуществляет два вида сокращений: фазные и тонические. Они происходят одновременно. На фоне периодического повышения и понижения тонуса мышц происходит двухфазное сокращение желудка (сокращение, прекращение его, после небольшого расслабления вновь сокращение и расслабление). Частота сокращений мышечного желудка 1...6 раз в 1 мин (давление в желудке при этом достигает 13,3...39,9 кПа); продолжительность одного сокращения 10...60 с.

Цикл движения мышечного желудка начинается с сокращения верхней промежуточной мышцы. В период ее укорочения начинается сокращение передней главной. В начале расслабления последней следуют последовательные сокращения нижней промежуточной и затем задней главной мышцы. При сокращении промежуточной мышцы содержимое краниального мешка выдавливается в щелевидную полость между пластинами кутикул главных мышц. Последующие сокращения передней главной мышцы смещают содержимое щелевидной полости в заднем направлении. Сокращение нижней промежуточной мышцы обеспечивает вытеснение химуса каудального мешка в полость между главными мышцами. Задняя главная мышца продвигает содержимое в направлении краниального слепого мешка.

Главные мышцы в каждом цикле сокращений производят встречные движения, оказывая растирающее воздействие на частицы корма. Асимметричность расположения волокон в главных мышцах желудка обеспечивает возможность осуществления и боковых движений.

Сократительная деятельность мышечного желудка регулируется местно ауэрбаховским сплетением и рефлекторно с участием блуждающих и чревных нервов.

При сокращении в мышечном желудке создается высокое давление. За счет сильных сокращений происходит механическое превращение корма — растирание его компонентов. Эта особенность пищеварительного аппарата птиц компенсирует отсутствие зубов. Растиранию способствуют находящиеся в желудке гравий, стекло и т. п., которые периодически заглатывают птицы в естественных условиях.

Одновременно в мышечном желудке происходит и химическое превращение корма за счет ферментов желудочного, поджелудочного, кишечного соков и желчи, которые забрасываются сюда через неплотно закрытый сфинктер. Сфинктер между мышечным желудком и двенадцатиперстной кишкой периодически открывается в период пищеварения. В мышечном желудке пищеварение очень интенсивное; в нем перевариваются белки, жиры и углеводы. Время желудочного пищеварения короткое (1...3 ч).

Входное и выходное отверстия в мышечном желудке расположены близко. В связи с этим его сокращения сопровождаются эвакуацией жидкого желудочного содержимого, а твердые и более крупные частицы корма задерживаются в желудке и подвергаются более глубоким превращениям. Содержимое из желудка поступает в кишечник порциями и периодами.

Пищеварение в кишечнике. В кишечнике осуществляется полостное и пристеночное пищеварение; преобладает пристеночное. Пищеварение происходит с большой интенсивностью, так как все ферменты пищеварительных соков в кишечнике высокоактивны.

Поджелудочная железа секретирует поджелудочный сок непрерывно. Прием корма и воды вызывает увеличение выделения поджелудочного сока и ферментов. При трехразовом кормлении и поении за сутки у кур выделяется (50±1,7) мл, уток — (56±1,2), у гусей — (64±4,9) мл поджелудочного сока. Сок содержит высокоактивные ферменты. Активность амилазы у кур 25...30 тыс. единиц, уток — 20...25, у гусей — 40...45 тыс. единиц. Активность протеазы 622 единицы (1 мг казеина, гидролизованного 1 мл сока в течение 1 мин) у уток, 250 единиц — у гусей. Активность липазы у гусей 2,2, кур — 5, у уток — 5,5 единицы.

Механизм возбуждения и регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы рефлекторно-гормональный.

Желчь образуется непрерывно; у кур около 0,4 мл/ч. После кормления образование желчи усиливается до 1,5 мл/ч. Такой уровень выделения желчи сохраняется около 5 ч, а затем постепенно снижается. В течение суток у кур и уток на 1 кг массы образуется более 26 и 36 мл желчи соответственно. Больше желчи в кишечник поступает по синусно-кишечному протоку.

Механизм образования и выделения желчи рефлекторно-гормональный. Сильным возбудителем является соляная кислота.

Исследования секреторной деятельности желез тощей кишки показали, что из изолированной петли длиной 20 см за 2 ч выделяется около 1,5 мл чистого сока, обладающего амилазной, мальтазной, сахаразной и пептидазной активностью.

Хорошо развитый кишечник и ворсинки обеспечивают интенсивное всасывание подвергнутых превращению веществ. Общая площадь всасывания у кур в среднем достигает 2000 см^2. В кишечнике всасываются 62...63 % сухих веществ, 86...91 % протеина, 62...54 % жира, 80 % БЭВ, 30...50 % воды. Время кишечного пищеварения 3...5 ч.

Кишечник осуществляет активную сократительную деятельность: число перистальтических движений за 15 мин составляет 6...10 (2...19). Антиперистальтических сокращений меньше — от 0 до 3. Эвакуация содержимого осуществляется периодами по 30...40 мин, затем покой около 30 мин. За 15 мин через анастомоз у кур проходит до 50 мл химуса: в кишечник поступает в дневное время более 400 мл, ночью — около 250 мл. Количество сухого вещества в химусе колеблется в пределах 7,5...20 %.

В химусе кишечника активность амилазы высокая — около 10 мг/мл в 1 мин, протеаз — более 5 мг/мл в 1 мин, липазы — 0,3 ммоль/мл в 1 мин.

Содержимое порциями, по 30...56 порций в 1 ч, поступает в слепые отростки. Поступление химуса сопровождается расслаблением сфинктеров слепых отростков.

Превращение веществ содержимого *в слепых отростках* осуществляется за счет ферментов, поступающих с химусом, собственного секрета (содержит ферменты, действующие преимущественно на промежуточные продукты распада белков, жиров и углеводов, — карбоксипептидазу, липазу, альфа-амилазу, глюкозидазу, фруктофуронидазу) и за счет ферментов микроорганизмов, населяющих слепые отростки (большое количество микроорганизмов, в том числе целлюлозолитические бактерии, которые обеспечивают расщепление клетчатки). Химус слепых мешков обладает амилазной активностью (более 5 мг/мл/мин) и протеазной активностью (более 0,5 мг/мл/мин). В слепых отростках расщепляется 10...25 % клетчатки, 8...10 % протеина, небольшое количество растворимых углеводов и липидов. Пищеварение в слепых отростках сопровождается сокращениями — 10...12 в 1 ч. У кур сокращения характера тонического напряжения продолжительностью до 80...100 с.

Периодически сфинктеры раскрываются и содержимое порциями поступает в прямую кишку. На 8...10 сокращений тонкого кишечника, обеспечивающих поступление содержимого в слепые отростки, сфинктеры осуществляют одно сокращение, обеспечивающее эвакуацию содержимого в прямую кишку. Время пищеварения в толстом кишечнике 6...10 ч.

В *прямой кишке* завершается формирование каловых масс — помета (беловатые полутвердые массы, представляющие собой смешанный кал и мочевые экскреты). Пищеварительные процессы у птиц чрезвычайно эффективны. Сформировавшийся помет периодически выбрасывается наружу рефлекторно через клоаку.

13.6. СИСТЕМА, ОБЕСПЕЧИВАЮЩАЯ АКТ ДЕФЕКАЦИИ

Превращение веществ корма в пищеварительном аппарате сопровождается образованием кала (фецес), который скапливается в прямой кишке. Удержание каловых масс в прямой кишке и их выведение обусловливаются сфинктерами прямой кишки (внутренний, гладкомышечный и наружный, образованный поперечно-полосатыми мышцами), прямой кишкой, мышцами брюшного пресса и диафрагмы. Оба сфинктера находятся в состоянии непрерывного тонического сокращения. Опорожнение прямой кишки от скопившихся каловых масс называется *дефекацией*.

Дефекация — это сложный физиологический процесс, который выражается в согласованной деятельности сфинктеров прямой кишки, самой прямой кишки и мышц брюшного пресса, обеспечивающей выведение кала из прямой кишки.

Деятельность этих органов осуществляется рефлекторно с механо- и хеморецепторов прямой кишки через афферентные волокна, идущие в составе нервов, входящих в задние корешки спинного мозга, нервный центр (центр дефекации), образованный нейронами пояснично-крестцовой части спинного мозга, расположенными на уровне III...IV поясничных и крестцовых сегментов, и других отделов центральной нервной системы (спинного, продолговатого и среднего мозга, гипоталамуса, таламуса и лимбической системы, коры головного мозга), и эфферентные нервные волокна подчревных, тазовых и срамных нервов, соматических нервов.

Как только в прямой кишке скапливается определенное количество каловых масс, возбуждаются механо- и хеморецепторы прямой кишки. Импульсация от этих рецепторов распространяется по афферентным волокнам, идущим в составе задних корешков спинного мозга, к нейронам центра дефекации. В результате распространения поступившей с рецепторов информации (возбуждений) в нервном центре формируется программа действия. Она обеспечивает специальное для каждого вида животных ритуальное поведение, заканчивающееся опорожнением прямой кишки от каловых масс — дефекацией. Программа действия поступает через симпатические нервные волокна к гладкомышечному внутреннему анальному сфинктеру, вызывая его расслабление, по парасимпатическим волокнам тазового нерва к гладким мышцам дистального отдела ободочной и прямой кишок, вызывая перистальтические движения. Одновременно через срамные нервы она воздействует на поперечно-полосатые мышцы наружного анального сфинктера и расслабляет его. Сокращаются и мышцы брюшной стенки. В результате согласованной деятельности этого аппа-

рата каловые массы выводятся наружу. Акт дефекации у каждого вида животных сопровождается характерными позами.

Программа действия к прямой кишке поступает по эфферентным нервным волокнам подчревных и тазовых нервов и выражается в снижении тонуса симпатических волокон подчревных нервов, вызывающем расслабление внутреннего сфинктера прямой кишки, в повышении тонуса парасимпатических волокон тазовых нервов, вызывающем перистальтические движения дистального отдела ободочной и прямой кишок. Одновременно через срамные нервы программа действия вызывает расслабление наружного сфинктера прямой кишки; каловые массы выделяются наружу.

Акту дефекации способствуют сокращение мышц брюшного пресса, напряжение диафрагмы, задержка дыхания, или так называемое *натуживание*. Информация об освобождении прямой кишки от каловых масс с механорецепторов прямой кишки обеспечивает перевод системы на новый режим работы, выражающийся в повышении тонуса симпатических волокон, идущих к внутреннему сфинктеру прямой кишки, в закрытии сфинктера, в понижении тонуса парасимпатических волокон тазовых нервов, идущих к прямой кишке, в расслаблении прямой кишки, в создании условий для ее заполнения каловыми массами.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте физиологическое определение понятиям «прием корма», «пищеварение». **2**. Какие исполнительные органы и процессы обеспечивают поиск и прием корма? Охарактеризуйте процессы. **3**. Назовите факторы, возбуждающие и угнетающие деятельность центра питания и насыщения системы, обеспечивающей поиск и прием корма. **4**. Назовите параметры системы, обеспечивающей поиск и прием корма. Какими методическими приемами и приборами регистрируют величину этих параметров у животных? Каковы особенности приема корма у разных видов домашних животных? **5**. Охарактеризуйте пищеварение в полости рта, деятельность слюнных желез у животных, состав и свойства слюны, закономерности ее секреции. **6**. Поясните механизм регуляции деятельности слюнных желез. Какие влияния на слюнные железы передаются через симпатические и парасимпатические нервы? **7**. Какие исполнительные органы и процессы обеспечивают смешивание и продвижение содержимого в желудке и кишечнике? **8**. Назовите вид мышечной ткани желудка и кишечника, особенности их строения и свойства. Перечислите виды сокращений, обеспечиваемых мышцами желудка, тонкого и толстого отделов кишечника, их роли. **9**. Каковы характер и механизмы регуляции поступления химуса из пилорической части желудка в двенадцатиперстную кишку, из подвздошной кишки в толстый отдел кишечника? **10**. Перечислите факторы, стимулирующие и тормозящие сократительную деятельность желудка и кишечника. **11**. Охарактеризуйте механизмы приспособления сократительной деятельности гладких мышц желудка и кишечника к меняющимся условиям. **12**. Какие методы и методические приемы, приборы и оборудование используют для определения параметров приспособительных результатов деятельности желудка и кишечника? **13**. Назовите пищеварительные железы, секреты всех пищеварительных желез, состав и свойства каждого из этих секретов. **14**. Перечислите ферменты, содержащиеся в секрете каждой пищеварительной железы. Какой фермент на какой субстрат действует и до каких конечных продуктов его расщепляет? Каковы условия действия ферментов в пищеварительном аппарате и значение каждого из них? **15**. Охарактеризуйте закономерности секреции соков каждой пищеварительной железы. Чем обусловлены эти закономерности? **16**. Как изменяется секреторная деятельность пищеварительных желез в процессе пищеварения, каковы механизмы приспособления деятельности желез к меняющимся условиям? **17**. Поясните механизм и фазы регуляции, факторы, возбуждающие и угнетающие секреторную деятельность пищеварительных желез, механизмы их действия. **18**. Назовите и охарактеризуйте параметры состояния и деятельности пищеварительных желез, методы и методические приемы их определения, приборы и оборудование, используемые для этих целей. **19**. Охарактеризуйте пристеночное пищеварение, механизмы его осуществления и регуляции. **20**. Охарактеризуйте переваривание белков, жиров и углеводов в желудке, тонком и толстом отделах кишечника у животных. **21**. Дайте определение понятию «всасывание веществ», назовите механизм осуществления этой приспособительной реакции организма. **22**. Назовите факторы, влияющие на скорость и размеры всасывания различных веществ в пищеварительном аппарате, и охарактеризуйте механизмы всасывания аминокислот, жирных кислот, глюкозы, глицерина, воды, минеральных веществ и витаминов. **23**. Какова интенсивность всасывания различных веществ в желудке, тонком и толстом отделах кишечника у животных? **24**. Поясните механизмы регуляции всасывательной деятельности желудка и кишечника. **25**. Охарактеризуйте методы и методические приемы, используемые для изучения всасывательной деятельности желудка и кишечника. Какова практическая значимость определения этих параметров? **26**. Какие структуры организма обеспечивают выведение из организма непереваренных и невсосавшихся веществ и газов? **27**. Назовите факторы, вызывающие дефекацию, поясните механизм реализации этой приспособительной реакции. **28**. Укажите параметры дефекации, методические приемы их определения и практическую значимость определения этих параметров.

14. СИСТЕМА ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

14.1. ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ПОНЯТИЕ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Под обменом веществ и энергии в физиологии понимают согласованную деятельность ряда систем, обеспечивающую прием корма, гидролиз белков, жиров и углеводов, воды, освобождение минеральных веществ и витаминов корма в пищеварительном аппарате, всасывание продуктов гидролиза, воды, освободившихся минеральных веществ и витаминов, распределение, превращение и использование всосавшихся веществ в тканях и органах, освобождение и использование энергии, поддержание определенных концентраций обменных веществ в крови и тканях, определенной температуры тела, а также выведение из организма непереваренных и невсосавшихся компонентов корма, конечных продуктов превращения и избытка всосавшихся веществ, отдачу в окружающую среду образующейся тепловой энергии.

Таким образом, обмен веществ и энергии обеспечивается согласованной деятельностью таких систем, как приема корма и пищеварения, крови, кровообращения, дыхания, выделения, которые объединяются в единую систему обмена веществ и энергии с периферическими структурами — всеми тканями, тканевыми процессами и механизмами регуляции их состояния и активности.

Для полного, глубокого представления об обмене веществ и энергии необходимо знать структурно-функциональные особенности, приспособительные реакции каждой из названных систем. Специфику системы обмена веществ и энергии определяют тканевые процессы анаболизма и катаболизма и механизмы их регуляции.

Регуляция обменных процессов осуществляется рефлекторно-гормонально со специальных рецепторов сосудов и тканей, воспринимающих сдвиги концентрации отдельных веществ обмена, состояние субстрата и активность ферментов. Информация с рецепторов через афферентные волокна и при непосредственном действии обменных веществ воспринимается нейронами нервного центра. Нервный центр представляет объединение групп нейронов гипоталамуса, таламуса, продолговатого мозга, ретикулярной формации, лимбической системы и коры больших полушарий головного мозга, т. е. включает в себя отдельные центры всех видов обмена веществ и энергии. Эфферентным звеном являются симпатические и парасимпатические нервные волокна, соматические нервные волокна органов, почти все гормоны.

Система обмена веществ и энергии обеспечивает постоянство содержания белков, жиров, углеводов, минеральных веществ, воды и витаминов в крови, приспособление характера и уровня превращения веществ и энергии в тканях, необходимых для поддержания их структурной организации и жизнедеятельности, температуры тела, распада (катаболизма) и биосинтеза (анаболизма) биосоединений в клетках, тканях и органах в складывающихся условиях, уровня отложения веществ и энергии в организме соответственно их поступлению, удаления из организма избытка всосавшихся веществ, образующейся теплоты и конечных продуктов превращения веществ.

Всосавшиеся вещества с кровью разносятся по всему организму. Из крови они поступают в клетки тканей, где используются для обеспечения жизнедеятельности, обновления структур, как источники энергии, для синтеза биологически активных веществ. Вновь всосавшиеся вещества пополняют убыль их в крови. Из экзогенных веществ вначале образуются промежуточные соединения, а затем специфические вещества клеток. С выполнением различных видов деятельности клетками связано различное превращение веществ, чем обеспечивается постоянное приспособление клеток и организма к меняющимся условиям окружающей и внутренней среды, к потребностям на данный момент. В превращении веществ и энергии в клетках участвует множество ферментных систем. Обратная информация о каждом приспособительном результате передается по специальным каналам в центр регуляции.

Таким образом, *обмен веществ* включает в себя три основные фазы: 1) гидролиз, освобождение веществ и всасывание продуктов гидролиза и освободившихся веществ в пищеварительном аппарате; 2) распределение, превращение и использование всосавшихся веществ в тканях, органах организма; 3) выделение из организма конечных продуктов обмена, превращения и использования.

Количественное содержание и соотношение белковых, липидных, углеводных, минеральных веществ, витаминов и продуктов их превращения в крови и тканях называют *обменным профилем*, или *обменным статусом*. Активность отдельных ферментов и соотношение активности различных ферментов в крови и тканях называют *ферментным профилем*, или *ферментным статусом*. Обменный и ферментный статусы служат показателями состояния

(напряжения) систем организма, обеспечивающих превращение и использование веществ, питательных и биологически активных веществ корма, обмена веществ.

14.2. ПРЕВРАЩЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВСОСАВШИХСЯ БЕЛКОВ

Белки в пищеварительном аппарате подвергаются гидролизу до аминокислот. Аминокислоты преимущественно в кишечнике всасываются в кровь; по системе воротной вены прежде всего поступают в печень. В печени основная часть аминокислот задерживается клетками и используется для синтеза альбуминов, α- и β-глобулинов, фибриногена и протромбина, белковых комплексов — гликопротеидов, липопротеидов, церулоплазмина, трансферина и др. Белки и белковые комплексы, синтезированные в печени, по мере необходимости, соответственно извлечению их из крови тканями, поступают в кровь. Часть всасывающихся аминокислот подвергается превращениям и используется уже в стенке кишечника для синтеза пищеварительных ферментов, восстановления эпителия. Концентрация белков в крови поддерживается на уровне 80...90 г/л. Из крови белки используются тканями. Часть всосавшихся аминокислот не задерживается в печени, доставляется с кровью к различным тканям и органам, извлекается из крови клетками тканей органов и используется для синтеза специфических белков тканей, для образования специфических клеточных структур, секретов, инкретов.

По функциональной значимости синтеза белка различают: синтез роста — увеличение белковой массы органов в период пролиферации клеток, роста; синтез функциональный и защитный — образование белков на вынос (белков плазмы крови, в печени, белков секретов пищеварительных желез, иммунных тел); синтез возбужденный или регенерации — увеличение белковой массы после травмы и неполноценного питания; синтез самообновления — постоянное восполнение компонентов протоплазмы, разрушенных в ходе катаболизма. В организме непрерывно, на протяжении всей его жизни, происходят обновление, синтез и распад белков. Например, у взрослой овцы синтезируется примерно 80 г белка в сутки: 10 г откладывается в теле, 70 г идет на обновление. В течение нескольких минут половина всех молекул белков обновляется у ряда ферментов; белки соединительной ткани обновляются за несколько месяцев. Отдельные аминокислоты оказывают выраженное влияние на те или иные физиологические процессы, используются для синтеза или служат источником биологически активных веществ, гормонов.

Белки являются носителями жизни. Они способны взаимодействовать со всеми без исключения веществами, образуя комплексные соединения. Почти половина фонда свободных аминокислот плазмы крови образуется за счет распада внутриклеточного белка. В крови (2...4 мкмоль) и в тканях (15...30 мкмоль) поддерживается определенная концентрация аминокислот. Активную роль в снабжении органов аминокислотами играет печень. В печени откладывается значительное количество лабильных белков.

Для синтеза белка в организме необходим определенный набор заменимых и незаменимых аминокислот. В состав природных белков входят 20 аминокислот в различных сочетаниях. В молекулах белка содержится от нескольких десятков до десятков тысяч аминокислот. За небольшим исключением для животных отдельных видов 10 аминокислот являются незаменимыми, 10 — заменимыми.

Аминокислотный состав белка определяет его питательную (биологическую) ценность. Чем выше степень соответствия аминокислотного состава белка корма аминокислотному составу белка организма, тем выше его биологическая ценность. Биологически полноценным является белок, состав которого обеспечивает потребность организма во всех аминокислотах. Высока биологическая ценность белков яиц, молока, рыбы, мяса.

Растительные белки содержат мало незаменимых аминокислот, биологическая ценность их ниже. Аминокислоты, в большей степени, чем другие, определяющие синтез белка в организме того или иного вида животных, являются для них *лимитирующими*. Чаще лимитирующими аминокислотами являются метионин, лизин, триптофан, гистидин.

В зависимости от потребностей и аминокислотного состава корма в тканях происходит дезаминирование, переаминирование, декарбоксилирование аминокислот, образование новых аминокислот. Переаминирование при определенных условиях служит для синтеза аминокислот из кетокислот и глутаминовой кислоты. Декарбоксилирование аминокислот сопровождается образованием аминов (гистамин, γ-аминомасляная кислота, кадаверин, путресцин, коламин, серотонин, тирамин, цистеамин, пропаноламин), обладающих высокой биологической активностью.

Часть аминокислот подвергается ферментативному окислению, при этом образуются в основном ацетил-КоА, α-кетоглютаровая кислота, щавелевоуксусная кислота. Все они способны включаться в цикл трикарбоновых кислот и давать АТФ. Аланин, аспарагиновая, глутаминовая кислоты являются глюкопластическими; они принимают участие в глюконеогенезе. Освобождающийся аммиак включается в синтез мочевины в печени. Мочевина, частично ам-

миак, вода и диоксид углерода — конечные продукты окисления аминокислот.

У жвачных животных в преджелудках в процессе превращения белков и небелковых азотистых соединений образуется *аммиак*. Аммиак образуется при превращении белков и в толстом отделе кишечника. Аммиак уже в слизистой рубца, а также в печени связывается глутаминовой кислотой с образованием глутамина. Глутамин путем трансаминирования включается в молекулы различных аминокислот. Аммиак используется и для синтеза мочевины в печени. Мочевина механизмом румено-гепатической циркуляции азота и со слюной возвращается в рубец, где вновь используется микроорганизмами для синтеза белка.

Из нуклеиновых кислот при превращении в качестве конечного продукта образуется мочевая кислота, которая подвергается окислению и превращается в алантоин. Из ароматических кислот образуется гиппуровая кислота. При превращении белков мышц образуется креатинин. Конечные продукты поступают в кровь и выводятся с мочой почками, в определенной концентрации постоянно содержатся в крови.

О полноценности белкового питания животного и степени усвоения белка можно с достаточной точностью судить по балансу азота. *Баланс азота* (*N*) — это соотношение усвоенного азота и выделенного из организма азота в результате распада белка

$$N = \frac{N_{\text{корма}} - N_{\text{фекалий}}}{N_{\text{мочи}}}.$$

В белке содержится в среднем 16 % азота (1 г азота соответствует 6,25 г белка). По разнице количества усвоенного и количества выделенного азота определяют количество отложенного белка.

Положительный азотистый баланс свидетельствует о преобладании синтеза белка в организме над его распадом. Положительный азотистый баланс наблюдают в период роста животных, в период беременности; отрицательный азотистый баланс — при голодании, недостатке белка в рационе, дефиците незаменимых аминокислот.

Нормальное физиологическое состояние взрослого животного характеризуется *азотистым равновесием*.

Минимальное количество белка в корме, при котором сохраняется азотистое равновесие, называется *белковым минимумом*. Белковый минимум у свиней составляет 1 г на 1 кг живой массы тела в сутки, у крупного рогатого скота — 0,8 г/кг. У растущих животных и работающих лошадей белковый минимум в 2—3 раза больше.

Жвачные малозависимы от аминокислотного состава белков рациона, так как аминокислоты у них, включая незаменимые, синтезируются в преджелудках.

Лабильным резервом белка в организме служит белок, отложенный в стенке кишечника, коже, печени, матке.

Белки занимают ведущее место среди органических элементов; на их долю приходится более 50 % сухой массы клетки. Они выполняют ряд жизненно важных ролей: ферментов, сократительных белков, пластическую и энергетическую, обеспечивают оптимальную вязкость крови, онкотическое давление крови, переносчиков биологически активных веществ, буферной системы, входят в состав липопротеинов, участвуют в свертывании крови, факторов специфического и неспецифического иммунитета и др.

14.3. ПРЕВРАЩЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВСОСАВШИХСЯ ЛИПИДОВ

Жиры в пищеварительном аппарате подвергаются гидролизу до жирных кислот и глицерина, диглицеридов. В цитоплазме эпителиальных клеток слизистой оболочки тонкого кишечника свободные жирные кислоты и моноглицериды задерживаются в эндоплазматическом ретикулуме. В кишечных эпителиоцитах происходит ресинтез триглицеридов. Из триглицеридов, а также холестерина, фосфолипидов и глобулинов образуются *хиломикроны* — мельчайшие жировые частицы, заключенные в тончайшую липопротеиновую мембрану — оболочку. Хиломикроны покидают эпителиоциты через базальные мембраны и переходят в центральный лимфатический сосуд ворсинки. Свободные жирные кислоты и глицерин, растворимые в воде, транспортируются также в кровеносные капилляры. С лимфой хиломикроны поступают в грудной лимфатический проток и краниальную полую вену и с кровью транспортируются к тканям и органам.

У жвачных животных образующиеся в процессе превращения в преджелудках каприновая, лауриновая, миристиновая и другие кислоты (ниже C_{14}) всасываются в портальную систему, минуя стадию этерификации. В стенке преджелудков возможен синтез триглицеридов, липопротеидов, фосфолипидов, лецитина (из уксусной кислоты). Синтезированные вещества поступают в кровь портальной системы, частично в лимфатическую систему в составе хиломикронов. С лимфой хиломикроны попадают в венозную кровь, сердце, легкие, а затем в общий кровоток. Часть хиломикронов используется клетками легких.

Наиболее важную роль в превращениях хиломикронов и всосавшихся в кровь жирных кислот играют печень, жировая ткань, молочная железа, преджелудки и кишечник. В желудочно-кишечном тракте липиды то извлекаются из крови, то поступают в кровь.

В печени хиломикроны подвергаются гидролизу; освобождающиеся жирные кислоты активируются, окисляются или используются для синтеза триглицеридов и фосфолипидов. Жирные кислоты и липопротеиды поступают в кровь. В процессе липогенеза у жвачных большое участие принимают и образующиеся кетоновые тела. Печенью извлекаются из крови уксусная и масляная кислоты, НЭЖК, поступающие в кровь из жировых депо при гидролизе триглицеридов. Уксусная кислота используется как источник углерода при синтезе жирных кислот. Липиды то извлекаются из крови, то отдаются печенью в кровь.

В жировой ткани происходит синтез, депонирование или мобилизация жирных кислот и триглицеридов. Жировой тканью улавливаются липопротеиды. В адипоцитах происходит синтез жирных кислот из глюкозы. У жвачных животных жировая ткань специализирована на мобилизацию и синтез жирных кислот, а печень — на глюконеогенез. В процесс глюконеогенеза включаются все аминокислоты, кроме лизина. У птиц синтез жирных кислот происходит в основном в печени, а не в жировой ткани.

В молочной железе извлекается 60 % насыщенных и 30 % ненасыщенных жирных кислот, улавливается 65 % липопротеидов. У жвачных предшественником жирных кислот молока является ацетат, поступающий из преджелудков.

В печени, молочной железе, тканях жирные кислоты используются как источник энергии, подвергаются β-окислению.

Липиды входят в состав мембраны клеток, нервной ткани, наружных покровных тканей, витаминов, ферментов, биологически активных веществ. В организме осуществляется и синтез жирных кислот. Липиды служат источником энергии. Окисление жирных кислот сопровождается образованием АТФ и освобождением энергии. Конечным продуктом окисления жирных кислот являются CO_2, H_2O. Часть жирных кислот окисляется не полностью, а до ацетоуксусной кислоты, β-оксимасляной кислоты и ацетона — кетоновых тел.

Липиды составляют в среднем 10...20 % массы тела животных: у свиней, волов и валухов — до 35...50 %, у курдючных овец — более 50 %.

Свободный жир присутствует в мембранах, митохондриях и других клеточных структурах. Богаты жирами клетки мозга, яичников, семенников, спермии.

В клетках жировой ткани — *адипоцитах* депонируется резервный жир. Депо резервного жира являются подкожная клетчатка, сальник, околопочечная клетчатка, межальвеолярная ткань, адипоциты между мышечными пучками. Жир в организме частично связан с углеводами и белками в виде липопротеидов, гликолипидов, фосфолипидов.

Биологическая роль липидов в большей степени определяется энергетической ценностью, которая более чем в 2 раза превышает энергетическую ценность углеводов и белков.

Липиды служат источником линолевой кислоты — фактора роста; выполняют роль термоизолятора, являются предшественником ряда биологически активных веществ — простагландинов, стероидных гормонов, холина. У овец жир — основной компонент жиропота, у птиц — кожного жира.

Незаменимые ненасыщенные жирные кислоты — линолевая, линоленовая и арахидоновая не образуются из других жирных кислот в организме человека и животных некоторых видов.

Система обеспечивает поддержание в крови концентрации общих липидов на уровне от 154...300 до 724 мг%, лецитина — 181, жирных кислот — 25, холестерина — 72...148, кетоновых тел — до 6 мг%.

14.4. ПРЕВРАЩЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВСОСАВШИХСЯ УГЛЕВОДОВ

Углеводы всасываются в тонком отделе кишечника в основном в виде глюкозы, а также галактозы, фруктозы, мальтозы и поступают в кровь портальной системы. В эпителиоцитах моносахариды фосфорилируются, а перед поступлением в капилляры дефосфорилируются. С кровью свободные моносахариды поступают в печень, где частично задерживаются, а частично с общим кровотоком достигают тканей всех органов.

В печени осуществляется ряд превращений углеводов. Из глюкозы синтезируется гликоген (гликогенез), гликоген распадается до глюкозы (гликогенолиз), происходит окисление глюкозы, использование глюкозы для синтеза жира, образование специфических соединений (глюкуроновой кислоты и др.), образование глюкозы из жирных кислот и аминокислот (глюконеогенез), превращение галактозы и фруктозы в глюкозу или наоборот.

Ткани потребляют глюкозу из крови. Относительное постоянство содержания глюкозы в крови поддерживается за счет поступления из органов депо: головной мозг удерживает из крови до 15 % глюкозы, кишечник — 9, почки — 5 %. В печени, мышцах и других органах глюкоза в больших количествах депонируется в виде гликогена: в печени до 4 % к ее массе, в мышцах 1,5 %.

Во всех тканях, пройдя стадию депонирования, глюкоза в большей степени подвергается окислению с образованием энергии. В преобладающем пентозофосфатном цикле глюкоза окисляется до CO_2 и H_2O. При полном окислении 1 молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ. Благодаря превращению в пентозофос-

фатном цикле она играет важную роль в обеспечении синтеза жирных кислот, для восполнения метаболитов, расходуемых на синтез аминокислот, в процессах аминирования и трансаминирования. При анаэробном распаде углеводов энергия аккумулируется в АТФ, образуется теплота. Конечными продуктами анаэробного расщепления одной молекулы глюкозы являются две молекулы молочной кислоты и две молекулы АТФ. Молочная кислота в мышцах и в печени ресинтезируется в глюкозу и гликоген.

Концевые участки углеводных цепей определяют иммунологическую специфичность групп крови. Все белки, казеин содержат некоторое количество углеводов. Глюкоза является компонентом структурных полисахаридов, гликопротеинов и производных нуклеотидов. Около 40 % углеводов содержат в своем составе нуклеиновые кислоты. Глюкоза используется для синтеза лактозы, липидов, глицерина, аминокислот.

У жвачных животных углеводы кормов в большей части сбраживаются в преджелудках до летучих жирных кислот (ЛЖК), которые затем всасываются. Пропионовая кислота, молочная кислота, валериат, изомасляная кислота, глицерин, гликопластические аминокислоты (глютаминовая, аланин) используются для синтеза глюкозы в организме, печени, почках. Уксусная, пропионовая и масляная кислоты используются для образования кетоновых тел и липидов в стенке преджелудков, печени, молочной железе, легких, жировой ткани. В тканях уксусная, пропионовая и масляная кислоты окисляются с образованием АТФ, CO_2 и H_2O.

Функциональная система обеспечивает поддержание в крови животных концентрации глюкозы у жвачных на уровне 0,42...0,6 г/л, у моногастричных — 1,0...1,2 г/л, у птиц — 1,6 г/л; гликогена — 0,03 г/л, ЛЖК — 0,5 мкмоль/л.

14.5. РЕГУЛЯЦИЯ ОБМЕНА БЕЛКОВ, ЖИРОВ И УГЛЕВОДОВ

Превращение и использование всасывающихся аминокислот, жирных кислот и глицерина, глюкозы и летучих жирных кислот характеризуются генетически обусловленной высокой устойчивостью. Катаболизм и анаболизм в клетках определяются потребностью их в энергии, компонентах и связаны с мультиферментными реакциями. Специальные регуляторные ферменты по типу обратной связи ингибируются или стимулируются продуктами реакций. Приспособление синтеза и активности ферментов, скорости обменных реакций в клетках к меняющимся условиям обеспечивается механизмами системы обмена веществ и энергии.

Любое изменение концентрации питательных веществ в крови воспринимается хеморецепторами сосудов и тканей, чувствительными к строго определенному веществу. Информация с рецепторов поступает в нервный центр системы. Изменение концентрации питательных веществ в крови воспринимается и специальными хеморецепторами ядер гипоталамуса. С рецепторов пищеварительного аппарата осуществляется и пусковая афферентация в связи с поступлением питательных веществ с кормом. В нервном центре происходит интеграция информации, формирование новой программы действия. Программа действия в виде измененных потоков импульсов (иного тонуса) по эфферентным нервным волокнам и соотношения концентрации гормонов в крови поступает к исполнительным органам и приспосабливает обменные процессы в них к складывающимся условиям в целях поддержания оптимальных концентраций питательных веществ в крови, необходимых для метаболизма, жизнедеятельности клеток и тканей, органов, обеспечения их резистентности.

Одним из основных приспособительных механизмов, который обеспечивает программа действия при уменьшении содержания питательных веществ в крови, является *перераспределение веществ* — выделение в полость желудочно-кишечного тракта эндогенных веществ с соками (ферментные белки, белки, мукопротеиды, фосфолипиды и др.). В желудочно-кишечном тракте эти вещества расщепляются и вновь всасываются. Таким образом пополняются недостающие в крови вещества, поддерживается необходимый уровень физиологически незаменимых соединений, аминокислот и др.

Другой приспособительный механизм — *депонирование* питательных веществ в организме и их последующее использование. Существуют специальные жировые депо, из которых при уменьшении содержания жирных кислот в крови после гидролиза (липолиза) жиров жирные кислоты поступают в кровь. Выход жира из жировых депо, расщепление жира тесно связаны с утилизацией углеводов. Недостаток глюкозы ведет к ацидозу и кетозу.

Уменьшение содержания глюкозы в крови вызывает мобилизацию гликогена из депо (печени и мышц), расщепление гликогена и поступление глюкозы в кровь. Через симпатические нервные волокна передаются центральные влияния, усиливающие процессы катаболизма (распад жира, гликогена, белка; окисление жирных кислот, глицерина, глюкозы, аминокислот). Через парасимпатические нервные волокна осуществляются влияния, увеличивающие процессы анаболизма (синтез и отложение жира, гликогена; обновления белка).

С помощью гормона роста, инсулина, андрогенов, эстрогенов, пролактина усиливается синтез белка, РНК. Тироксин, кортизол,

кортикостерон, адреналин, гормон роста, половые гормоны увеличивают распад жира. Инсулин стимулирует синтез гликогена, жира в жировых депо, превращение глюкозы в жирные кислоты. Эстрогены повышают синтез фосфолипидов. Тироксин, адреналин, глюкагон стимулируют распад гликогена, повышают содержание глюкозы в крови. Глюкокортикоиды активируют процессы превращения аминокислот в глюкозу.

14.6. ПОДДЕРЖАНИЕ В КРОВИ ОПТИМАЛЬНЫХ ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА КОНЦЕНТРАЦИЙ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ. ЗНАЧЕНИЕ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ

В организме животных содержится более 80 элементов, из них 18 жизненно необходимые: макроэлементы — кальций, фосфор, калий, натрий, хлор, сера, магний; микроэлементы — железо, медь, цинк, йод, марганец, кобальт, молибден, селен, фтор, бром и др. До 10 % их поступает в организм с водой и до 90 % с кормами.

Кальций и железо в процессе всасывания, а медь, кобальт и цинк после всасывания соединяются со специфическими белками. Из крови макро- и микроэлементы в необходимых количествах постоянно поступают в ткани, включаются в различные процессы и структуры. В костной и хрящевой ткани сосредоточено 99 % всего кальция организма, 87 % фосфора и 50 % магния. Ионы калия, натрия, магния, кальция, цинка, меди, марганца, железа, кобальта чаще служат кофакторами ферментов. Кальцийсодержащий фермент амилаза катализирует расщепление крахмала; цинксодержащие ферменты карбоангидраза, алкогольдегидраназа, карбоксипептидазы осуществляют соответственно распад угольной кислоты, этилового спирта в печени, белков; железо и медьсодержащий фермент цитохромоксидаза катализирует перенос электронов в митохондриях при тканевом дыхании; железосодержащий фермент каталаза участвует в разложении пероксида водорода. Содержащие ионы металлов белки — металлопротеиды транспортируют в ткани кислород (гемоглобин, миоглобин), участвуют в депонировании железа (ферритин). В составе белка церулоплазмина находится 95 % всей меди крови. Градиент концентрации ионов по обе стороны клеточных мембран создается за счет действия натрий- и калийзависимой АТФ-азы, кальцийзависимой АТФ-азы. Кобальт входит в витамин B_{12}, йод — в тиреоидные гормоны, сера — в инсулин, пролактин, окситоцин, АКТГ, АДГ, витамины биотин и тиамин.

При взаимодействии ионов металлов с аминокислотами, пептидами, белками происходит процесс хелатирования, образование клешневидных комплексов, обладающих большей активностью.

В целом минеральные вещества как связующее звено участвуют в процессах превращения и использования питательных веществ в организме животных.

14.6.1. МАКРОЭЛЕМЕНТЫ

Кальций. Концентрация кальция в крови составляет 10...12 мг %. В сыворотке крови кальций находится в двух основных фракциях: способной к диффузии через ультрафильтры (65 % обменного кальция) и неспособной к диффузии (35 %). У коров во второй половине стельности содержание кальция в сыворотке крови возрастает за счет Са-протеиновых и Са-фосфопротеиновых комплексов. В мышцах содержится 5...14 мг кальция на 100 г свежей ткани, в теле животного — 1,2...1,5 % живой массы. В клетках кальций присутствует в связанном виде. В костях кальций поверхностно-лабильный (временно скелетный): адсорбируется на костях и может переходить в кровь. По скорости включения кальция в обмен различают *быстро обмениваемый* и *медленно обменива-емый*. Общая величина обмениваемого кальция 3...5 %. Наиболее лабильными костями у всех животных являются хвостовые позвонки, ребра, грудная кость, кости таза и черепа.

Кальций участвует во многих физиологических процессах. В крови он активирует ферментативные процессы и свертывание крови. Особый белок кальсеквестрин ответствен за связывание и перенос кальция через мембраны. В тканях кальций участвует в определении проницаемости мембран клеток, генерации возбуждения в нейронах, сердце и гладких мышцах; способствует выведению ацетилхолина и связыванию с холинорецептором. В саркоплазматическом ретикулуме, выступая из глубины актиновых спиралей, в присутствии магния и АТФ взаимодействует с заряженными группами тропомиозина, снимает ингибирующий механизм взаимодействия актина и миозина и тем самым обеспечивает преобразование свободной энергии АТФ в движение.

Входит в состав фермента амилазы. Повышает плодовитость самок и жизнеспособность плодов, молочную продуктивность; служит фактором роста и развития.

Широк спектр участия в различных процессах фосфора, входящего в АТФ.

Фосфор. Концентрация общего фосфора в плазме крови составляет 11...13 мг%, неорганического фосфора — 4,7 мг%. В цитоплазме содержится 13...30 мг% фосфора, в мышцах —

150...230 мг%, в костной ткани — 83 % от общего содержания (3600 г у коровы массой тела 600 кг). В скелете часть фосфора служит резервом лабильного фосфора. В организме содержится 0,6...0,75 % фосфора. Часть фосфора в тканях находится в органической форме — АТФ, АДФ, креатинфосфат, фосфолипиды и др. Соли фосфорной кислоты присутствуют в составе белков, липидов и углеводов.

Эндогенные потери фосфора составляют 26...48 мг. Фосфор входит в структуру нуклеиновых кислот, во многие коэнзимы, АТФ и другие аккумуляторы и донаторы энергии. Через циклический аденозинмонофосфат осуществляется влияние многих гормонов. Он участвует в процессах фосфорилирования, всасывания и окисления. Является составной частью буферной системы.

Магний. Концентрация магния в плазме крови в ионизированной и связанной с белками форме составляет 1,8...3,2 мг%. Общее количество магния в организме коровы 240 г; в скелете присутствует 65 %, в мышцах — 25 %. В костной ткани магний находится в *стабильной* и *лабильной формах*. Магний — один из основных элементов внутриклеточной среды; концентрация составляет 25...30 мэкв/л. В клетках он образует комплексы с белками. Магний является кофактором ряда ферментов. В митохондриях он активирует процессы окислительного фосфорилирования. Он служит активатором ферментов: переносящих фосфорные группы, цикла Кребса, нуклеинового обмена. В мышцах магний в противоположность кальцию ингибирует миозинаденозинтрифосфатазу. Он активирует гидролиз ацетилхолина. Магний необходим для жизнедеятельности микрофлоры рубца жвачных.

Калий. Концентрация калия в плазме составляет 5,5...6,2 мэкв/л. Содержание его в теле крупного рогатого скота достигает 0,27 % (в среднем 1550 г). Много калия в мышцах (350...450 мг%). Содержание его внутри клеток выше, чем снаружи. В организме калий совместно с натрием участвует в поддержании кислотно-основного равновесия, является кофактором фермента, осуществляющего перенос фосфатной (кислоты) группы с АТФ. Он участвует в создании потенциалов покоя и действия, в образовании ацетилхолина, снижает частоту сердечных сокращений, стимулирует сократительную и секреторную деятельность органов пищеварения. Необходим для жизнедеятельности микрофлоры рубца жвачных.

Натрий и хлор. Концентрация натрия в плазме крови составляет 160 мэкв/л, хлора — 97 мэкв/л. В тканях организма присутствует 55...68 мэкв/кг натрия и 40...44 мэкв/кг хлора. Общее содержание натрия, например, в организме крупного рогатого скота 750 г: 25 % — в костях, 22 — в коже и 16 % — в мышцах. *Обмениваемая фракция* натрия участвует в обменных процессах; другая является *необмениваемой*. Натрий и хлор в основном поддерживают осмотическое давление внеклеточной жидкости, участвуют в обеспечении оптимальной возбудимости тканей (сердечной мышцы, нервной системы и скелетных мышц), в перемещении ионов и других веществ между внеклеточной жидкостью и клеткой, в создании потенциалов действия, активации ферментов пищеварительных соков, увеличивают способность тканевых коллоидов к набуханию, входят в буферную систему. Хлор участвует в образовании соляной кислоты желудочного сока.

Сера. Концентрация серы в плазме крови составляет 140 мг%; в теле — 0,16...0,23 % живой массы. Общее содержание серы, например, у крупного рогатого скота до 900...1000 г; около 50 % сосредоточено в мышечной ткани.

В организме сера, находясь в составе аминокислот (цистина, цистеина и метионина), коэнзима А, гормонов (инсулина, пролактина, окситоцина, АКТГ, АДГ), витаминов (тиамина, биотина), участвует в тех же процессах, что и эти вещества. Цистеин участвует в построении глютатиона, поддерживающего на определенном уровне концентрацию биологически активных сульфгидрильных групп в клеточных белках. Эфиры серной кислоты в хрящах способны присоединять к себе белки и фиксировать некоторые катионы, играя определенную роль в кальцификации кости. Сульфатированные полисахариды входят в состав гепарина — компонента противосвертывающей системы крови. В условиях дефицита серы уменьшаются количество микробного белка и содержание в нем метионина, цистина, лейцина, изолейцина, тирозина, фенилаланина, снижается переваримость целлюлозы, крахмала, синтез тиамина и биотина. Добавки сульфата натрия коровам из расчета 13...40 г на голову в сутки повышают удои.

14.6.2. МИКРОЭЛЕМЕНТЫ

Железо. Концентрация железа в сыворотке крови составляет 0,2 мг%, в эритроцитах — 100...105 мг%. Железо присутствует в двух формах: *геминовой* (75 %) и *негеминовой* (25...30 %). Геминовое железо содержится в гемоглобине, миоглобине, цитохромах, каталазе, пероксидазе. В организме коровы около 36 г железа. Геминовое железо выполняет окислительную роль в процессе тканевого дыхания. В составе гемоглобина участвует в выполнении буферной роли. Железо стимулирует кроветворение. При взаимодействии с белками, пептидами, аминокислотами происходит процесс хелатирования, резко возрастает активность комплекса.

Медь. Концентрация меди в крови составляет 120...180 мг%. В плазме с α-глобулином присутствует в виде церулоплазмина. В организме содержится 0,0002 % меди: 72...80 % в печени, 8...12 %

в мышцах. Медь катализирует включение железа в гем. Входит в медьсодержащие белки с ферментными функциями — цитохромоксидазу, тирозиназу, церулоплазмин, моноаминоксидазу и др., участвует в окислительно-восстановительных процессах, тканевом дыхании, остеогенезе (стимулирует активность остеобластов), активирует ряд гормонов и защитные механизмы организма. В комплексе с белками участвует в поддержании оптимального уровня обменных процессов в органах размножения, нервной системы, зрения и слуха. Она стимулирует биосинтез фосфолипидов, коллагена, эластина, образование γ-глобулинов. Участвует в пигментации кожи и волос, в процессах сокращения мышц. Способствует развитию микроорганизмов в преджелудках.

Кобальт. Концентрация кобальта в крови составляет 4...9 мкг%; в плазме — 0,5...0,7 мкг%. В организме коровы в среднем 50 мг кобальта (30...60 мкг на 1 кг живой массы); больше — в печени. В плазме он частично связан с α- и β- глобулинами, частично находится в ионизированной форме. В преджелудках жвачных животных кобальт используется целлюлозолитическими бактериями, включается в витамин B_{12}. Он входит в состав ферментов, катализирующих реакции обмена и транспорта нуклеиновых кислот, белков и углеводов. Повышает активность ферментов пищеварительных соков. Участвует в синтезе протопорфирина, регуляции гемопоэза, всех видов обмена веществ, синтезе метионина, переносе кислорода, обмене пропионовой кислоты. Кобальт активирует ферменты (щелочную фосфатазу, альдолазу и др.), стимулирует секрецию пищеварительных соков.

Цинк. Концентрация цинка в крови составляет 0,25...0,60 мг%, в плазме — 0,1...0,2 мг%. В ткани организма его содержится 40 мг/кг: в скелетных мышцах 43 % и в самом скелете 28 %. В организме цинк слабо связан с белками. Служит компонентом или активатором многих ферментов — карбоангидразы, карбоксипептидазы поджелудочного сока, дегидрогеназы. Цинк, связываясь с инсулином, усиливает и пролонгирует его действие. Стимулирует обмен нуклеиновых кислот, белков и углеводов, рост, развитие, кроветворение, костеобразование, воспроизводительную функцию. Активизирует деятельность передней доли гипофиза и таким образом повышает половую функцию и резистентность организма.

Марганец. Концентрация марганца в цельной крови составляет около 100 мкг%; в организме — 450...560 мкг/кг живой массы; скелете — около 370 мкг и в печени — 300 мкг на 100 г. Марганец усиливает окислительно-восстановительные ферментативные процессы, участвует в тканевом дыхании, костеобразовании, оказывает стимулирующее влияние на рост, размножение, кроветворение, функцию эндокринных желез. Он активирует щелочную фосфатазу и другие ферменты, трикарбоновые кислоты, синтез кислых мукополисахаридов, повышает утилизацию жиров, кроветворение, азотистый и кальциево-фосфорный обмен.

Йод. Концентрация йода в цельной крови составляет около 15 мкг%; в плазме — 5...7 мкг%. В организме его содержится около 200 мкг/кг массы животного; 70...80 % находится в щитовидной железе. Йод в значительных количествах задерживается щитовидной железой, где включается в состав тиреоидных гормонов (*тироксин* и *трийодтиронин*). Он участвует в регуляции всех видов обмена веществ, в обеспечении резистентности организма. Стимулирует синтез ферментов и внутриклеточные процессы, дифференциацию тканей, рост, эритропоэз, лейкоцитопоэз, развитие плода, эмбриона птиц, рост шерсти, образование жира молока, половую функцию. Йод необходим для жизнедеятельности рубцовых микроорганизмов жвачных животных. На 1 кг вещества рациона крупному рогатому скоту необходимо 80 мг цинка, 60 мг марганца, 1 мг кобальта, 0,55 мг йода.

Молибден. Концентрация молибдена в крови составляет 1...2 мкг%, в скелете — 65 %. На 1 кг живой массы животного приходится 1...4 мг молибдена. Молибден в составе фермента ксантиноксидаза участвует в обмене пуринов, в преобразовании ксантина в мочевую кислоту. Он стимулирует рост животного, необходим для развития микроорганизмов в преджелудках.

Селен. Концентрация селена в крови составляет 5...18 мкг%; в эритроцитах — 70 %. В организме его содержание составляет 20...25 мкг/кг живой массы; около 50 % находится в мышечной ткани. Селен необходим для нормального структурно-функционального состояния мышц. Он участвует в регуляции перекисного окисления липидов (предотвращает развитие беломышечной болезни у молодняка — телят и ягнят). Имеет родство с α-токоферолом, стимулирует развитие организма. Является структурным элементом фермента *глютатионпероксидазы*. Селен аналог серы; включается в серосодержащие соединения — глютатион, тиамин, биотин. Представлен в митохондриях. Участвует в биосинтезе кофермента А, клеточном дыхании, окислении жирных кислот, синтезе стероидов. Влияет на проницаемость клеточных мембран, резистентность эритроцитов. Селен стимулирует рост и развитие плода.

Фтор. Участвует в минерализации костей и зубов, стимулирует рост, репаративные процессы, образование антител. Усиливает действие кальциферола.

Хром. Входит в состав фермента трипсина.

Бром. Усиливает процесс торможения в центральной нервной системе.

14.6.3. МЕХАНИЗМ ПОДДЕРЖАНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ПОСТОЯНСТВА СОДЕРЖАНИЯ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ В КРОВИ

В организме животного обеспечивается поддержание в крови (и соответственно в тканях) оптимального для метаболизма, относительно постоянного количества минеральных веществ: 100...120 мг/л кальция, 110...130 мг/л фосфора, 18...32 мг/л магния, 5,5...6,2 мэкв/л калия, 160 мэкв/л натрия, 97 мэкв/л хлора, 1,4 г/л серы, 1,0...1,05 г/л железа (в эритроцитах), 1,2...1,8 г/л меди, 40...90 мкг/л кобальта, 2,5...6,0 цинка, 1,0 мкг/л марганца, 50...70 мкг/л йода, 10...20 мкг/л молибдена и 50...180 мкг/л селена. Сдвиги концентрации минеральных элементов в крови, связанные с приемом корма или использованием в обменных процессах, воспринимаются рецепторами сосудов и тканей. В результате афферентной информации об отклонении константы происходит формирование новой программы действия в нервном центре гипоталамуса, направленной на восстановление концентрации в крови. Приспособление обеспечивается за счет извлечения или депонирования лабильной формы минерального вещества в органах депо (костная ткань, печень, мышцы, селезенка, кожа), за счет увеличения или уменьшения их всасывания из полости желудочно-кишечного тракта, увеличения или уменьшения выделения с мочой.

При недостатке внутренних резервов минеральных веществ включается механизм, обеспечивающий поиск и прием минерального вещества. При снижении концентрации натрия в крови в нервном центре вырабатывается программа действия, которая внешне проявляется в изменении тонуса эфферентных нервных волокон и в повышении концентрации гормона клубочковой зоны коры надпочечников альдостерона в крови, обеспечивающего повышение обратного всасывания натрия в канальцах нефронов почек, всасывания его в желудочно-кишечном тракте и восстановления оптимальной концентрации. При снижении концентрации кальция в крови повышается образование паратгормона, стимулирующего деятельность остеокластов, разрушающих костную ткань с освобождением кальция, и всасывание кальция корма. При повышении концентрации кальция в крови увеличивается образование гормона тирокальцитонина парафолликулярными клетками щитовидной железы, который обеспечивает стимуляцию остеобластов, отложение кальция в костной ткани и увеличение выведения его с мочой, уменьшение всасывания из желудочно-кишечного тракта и восстановление оптимального уровня в крови. По данному принципу поддерживается постоянство содержания в крови и других макро- и микроэлементов.

14.7. ПОДДЕРЖАНИЕ ОПТИМАЛЬНОГО ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА КОЛИЧЕСТВА ВНЕКЛЕТОЧНОЙ ВОДЫ

14.7.1. ЗНАЧЕНИЕ ВОДЫ

Одновременно с поддержанием оптимального для метаболизма количества внеклеточной воды осуществляется поддержание оптимального осмотического давления.

Организм животных состоит на 60...70 % из воды, которая находится в трех жидкостных фазах: внутриклеточной, внеклеточной и трансцеллюлярной. Наибольшее количество воды (40...45 %) находится внутри клеток. Внеклеточная жидкость включает в себя плазму крови (5 % от массы тела), межклеточную жидкость (16 %) и лимфу (2 %). Трансцеллюлярная жидкость (1...3 %) — спинномозговая, внутриглазная, брюшной полости, плевры, перикарда, суставных сумок, желудочно-кишечного тракта. Между внеклеточной и внутриклеточной водой осуществляется постоянный обмен.

Основу внеклеточной и внутриклеточной воды составляет свободная вода. Вода, входящая в состав коллоидных систем, называется *связанной*; вода в молекулах белков, жиров и углеводов — *конституциональной*. В клетках кристаллическая решетка воды соответствует таковой при льдообразном состоянии.

В зависимости от интенсивности обменных процессов в клетках изменяется состояние воды, проницаемость мембран. Состояние цитоплазматических мембран и осмотический градиент определяют направление движения свободной внутриклеточной воды. Благодаря действию ферментов вода включается в многочисленные биохимические реакции: гидролиз, гидратация, синтез всех органических веществ, процессы клеточного дыхания. Вода служит средой, в которой осуществляются реакции, растворителем кристаллоидов. Определенное количество воды используется для образования различных секретов, теряется с потом, калом, парами выдыхаемого воздуха, мочой.

Кровь пополняется водой за счет питьевой воды и воды корма (10...95 %). Некоторое количество воды образуется в организме в процессе окисления веществ: из 100 г жиров, углеводов и белков образуется соответственно 87 мл, 55 мл и 41 мл воды.

Поступившая вода включается в обменные процессы и выводится из организма: в сутки у лошади — 4...18 мл/кг массы, крупного рогатого скота — 17...45, овец — 10...40, свиней — 5...30, собак — 2...100, у кур — 25...120 мл/кг. В мышцах содержится 5,5 %

воды, коже — 10, скелете — 6...7, в печени — 5 %. Бедны водой жировая и костная ткань; богаты — серое вещество мозга, лимфа, эластическая ткань.

Потребность в воде на 1 кг сухого вещества корма у лошадей составляет 2,5 л, крупного рогатого скота — 5, овец — 3,5, свиней — 4, коз — 2,5, у кур — 2,2 л. Лошади потребляют в сутки в среднем 50 л воды, крупный рогатый скот — 40...90, овцы — 3...11, свиньи — 10...26 л, куры — 150...260 мл.

Например, у коровы при приеме 56 л воды в сутки теряется с калом 19 л, мочой — 11, молоком — 12 и с испарениями 14 л. С испарениями теряется у лошадей до 50 % воды, крупного рогатого скота — 23,8, овец — 26,1, свиней — 15, кроликов — 24,4, собак — 24,4, у кур — 17,0%.

Интенсивность обмена воды характеризуется периодом ее биологического полувыведения, который составляет у кур 3,61 сут, петухов — 7,3, овец — 5,4, крупного рогатого скота — 3,5...4,2, дойных коров — 3,8, у лошадей — 8,4 сут.

14.7.2. РЕГУЛЯЦИЯ ОБМЕНА ВОДЫ

Поддержание оптимального количества внеклеточной воды обеспечивается благодаря постоянному приспособлению периферических процессов к меняющимся условиям, основными из которых являются почечные процессы. Повышение или уменьшение количества воды в крови в связи с использованием ее в процессах жизнедеятельности сопровождается изменением осмотического давления крови. Изменение осмотического давления воспринимается осморецепторами гипоталамической области мозга, тканей и сосудов. Информация с рецепторов обеспечивает формирование новой программы действия в нервном центре. Программа действия по эфферентным парасимпатическим волокнам блуждающих и симпатическим волокнам чревных и других внутренностных нервов, а также путем повышения или понижения концентрации в крови антидиуретического гормона задней доли гипофиза поступает к почкам, вызывает усиление или понижение реабсорбции воды канальцами нефронов, уменьшение или увеличение диуреза, восстановление оптимального количества внеклеточной воды. При избытке воды в организме диурез увеличивается, а при недостатке уменьшается.

Через парасимпатические нервные волокна передаются влияния, уменьшающие реабсорбцию воды в канальцах почек, а через симпатические — усиливающие. При повышении осмотического давления крови увеличивается образование и выделение антидиуретического гормона, который усиливает реабсорбцию воды почечными канальцами, и наоборот.

Поддержание осмотического давления крови, оптимального для метаболизма содержания воды в организме, связано с определенным питьевым поведением, жаждой.

Ж а ж д а — особое состояние животного, проявляющееся в поиске источника воды и насыщении организма водой (питье). Жажда появляется при уменьшении воды или повышении хлорида натрия в организме и связана с раздражением многих рецепторов: осморецепторов гипоталамуса, сосудов, слизистой оболочки органов системы пищеварения.

Поддержание оптимального уровня осмотического давления тесно связано с поддержанием объема циркулирующей крови и концентрации натрия во внутренней среде. Осмотическое давление плазмы крови составляет 7,6 атм (около 340 мосм/л: 2 мосм/л обеспечивается белками, 151 — катионами, 139,5 — анионами, остальная часть — неэлектролитами).

14.8. ПОДДЕРЖАНИЕ В КРОВИ ОПТИМАЛЬНЫХ ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА КОНЦЕНТРАЦИЙ ВИТАМИНОВ И ИХ РОЛЬ

Оптимальные для метаболизма концентрации витаминов в крови и тканях поддерживаются специальными механизмами, обеспечивающими поиск, поступление с кормом, освобождение и всасывание в пищеварительной системе, распределение, использование и выделение избытка и продуктов превращения витаминов. Специфика деятельности определяется участием витаминов в обмене веществ, периферическими процессами.

В и т а м и н ы — необходимые для жизни органические низкомолекулярные соединения различной химической природы, обладающие высокой биологической активностью. Они являются биокатализаторами отдельных биохимических и физиологических процессов. Синтезируются растениями и микроорганизмами. В растениях витамины находятся в виде комплексных соединений с белками и другими веществами. Поступают в организм животных с кормом. В процессе пищеварения 25...50 % витаминов освобождаются и усваиваются. Некоторые витамины поступают в организм в виде провитаминов и под действием ферментов или других факторов превращаются в витамины. У взрослых животных значительная часть витаминов синтезируется микроорганизмами в преджелудках и кишечнике.

Витамины поступают в клетки, фосфорилируются, связываются с белками. Используются для биосинтеза ферментов, коферментов и простетических групп белков, а также синтеза гормонов.

При недостатке или избытке витаминов организмом обеспечивается приспособление процессов (увеличение или уменьшение всасывания, депонирования, выделение с мочой) к этим условиям и поддержание оптимальных концентраций витаминов в крови и тканях. При недостатке витаминов обеспечивается поиск животным корма, содержащего витамины.

Различают витамины и витаминоподобные соединения.

14.8.1. ЖИРОРАСТВОРИМЫЕ ВИТАМИНЫ

Ретинол. Поступает в организм в виде *провитамина* А — каротина (α-, β-, γ-каротины, криптоксантин — каратиноиды), который под действием фермента каротиназы слизистой оболочки кишечника, печени, молочной железы превращается в активную форму — ретинол. Широко распространен β-каротин. Ретинол содержится в продуктах животного происхождения. В тканях он стимулирует процессы синтеза, связывается с белками в слизистых оболочках и поддерживает их нормальное структурно-функциональное состояние. Ретинол включается в зрительный пигмент родопсин при его образовании, стимулирует синтез белка, процессы роста.

Кальциферолы (D_2-эргокальциферол, D_3-холекальциферол, 1,25-$(OH)_2$ D_3-диоксиэргокальциферол). Поступают в организм с кормом в виде *провитаминов эргостерина*, *7-дегидрохолестерина*, которые переходят в активную форму в подкожной жировой клетчатке под действием ультрафиолетового излучения. Кальциферолы в организме стимулируют процессы всасывания кальция и фосфора в тонком отделе кишечника и канальцах почек, процессы переноса кальция в костную ткань, скорлупу яиц, мышцы.

Токоферолы (α-, β-, γ-, δ-). Наиболее распространен α-токоферол. Поступают в организм с растительными и животными кормами в активном состоянии, всасываются в лимфу с липопротеидами; являясь антиоксидантами в тканях, тормозят окисление углеводов и жиров, поддерживают нормальное осуществление обменных процессов. Предохраняют ненасыщенные липиды клеточных и субклеточных мембран от свободнорадикального окисления, благодаря этому поддерживают целостность мембраны клеток, митохондрий, оптимальную трофику мышц, нервной системы, печени, спермиев, развивающегося эмбриона, удержание кальция в мышцах. Облегчают использование кислорода в тканях. Участвуют в реакциях фосфорилирования, в обмене нуклеиновых кислот, синтезе аскорбиновой кислоты, убихинона (кофермента).

Филлохиноны (K_1-филлохинон, K_2-фарнохинон, K_3-викасол). В организме K_1-филлохинон трансформируется в менахинон-4. Поступают в организм с зеленым кормом в активном состоянии.

У взрослых синтезируются микроорганизмами в преджелудках и кишечнике.

Филлохиноны участвуют в синтезе протромбина, свертывании крови (факторы VII, IX, X), в обеспечении оптимальной проницаемости капилляров. Выполняют роль коферментов пищеварительных ферментов. Усиливают окислительное фосфорилирование в митохондриях.

14.8.2. ВОДОРАСТВОРИМЫЕ ВИТАМИНЫ

Водорастворимые витамины поступают в организм с кормом, синтезируются в преджелудках и кишечнике. В организме из водорастворимых витаминов образуются коферменты и простетические группы, которые, соединяясь с белковой частью фермента — апоферментом, образуют активные ферментокомплексы (исключение составляет аскорбиновая кислота), обеспечивающие оптимальные обмен веществ, рост, состояние тканей, кожи, роговицы глаза, гемопоэз.

Тиамин. Содержит аминогруппу и серу. В клетках связывается с апоферментом, включается в ферменты углеводного обмена (карбоксилазы), окислительного декарбоксилирования кетокислот, превращений пировиноградной и α-кетоглутаровой кислот, поддерживает нормальное состояние и деятельность нервной системы, органов пищеварения.

Рибофлавин. Активируется в стенке кишечника. Включается в ферменты (сукцинатдегидрогеназу и др.), участвующие в окислительном фосфорилировании, окислении жирных кислот, молочной и пировиноградной, превращении гликогена в глюкозу, дезаминировании аминокислот, в образовании соляной кислоты. Стимулирует деятельность надпочечников. В итоге участвует в обеспечении оптимальных состояния кожи, зрения, нервной системы, половых желез, развития плода, синтеза гемоглобина.

Ниацин. Включается в ферменты дегидразы. Участвует в переносе электронов водорода от окисляемого субстрата в процессе клеточного дыхания, в обмене углеводов, белков. Является фактором роста, поддержания состояния и функции эндокринных желез, пищеварительных желез, сердца, органов гемопоэза, кожи.

Пиридоксин. Включается в ферменты азотистого обмена — трансаминазы, декарбоксилазы. Участвует в синтезе глутаминовой и аспарагиновой кислот, в обмене жиров, синтезе серотонина. Является фактором роста, нормальной деятельности нервной системы, оптимального состояния кожи, крови.

Пантотеновая кислота. Является составной частью ацетил-КоА-кофермента. Включается в ферменты жирового, белкового

и углеводного обмена, стимулирует функцию надпочечников. Является фактором поддержания нормального состояния кожи и мышц.

Фолиевая кислота. Включается в ферменты синтеза нуклеиновых кислот, белков, гемопоэза. Стимулирует рост животных, функции половых желез.

Цианкобаламин. Образует комплекс с внутренним желудочным фактором кроветворения и стимулирует гемопоэз. Включается в ферменты синтеза метионина, холина, нуклеиновых кислот, белков, жира, углеводов. Является фактором кроветворения, нормального состояния и активности нервной системы, роста. Стимулирует синтез жира молока.

Биотин. Включается в карбоксилазы, в ферменты синтеза жирных кислот, стеринов. Является фактором поддержания нормального состояния кожи.

Аскорбиновая кислота. Не включается в ферменты, но выполняет важные роли в обмене веществ. Является необходимым фактором образования проколлагена, перехода его в коллаген, эластин, пролина — в оксипролин; окисления тирозина, фенилаланина; синтеза кортикостероидов; синтеза аминокислот; окислительно-восстановительных процессов; регенерации тканей; свертывания крови; секреции пищеварительных соков; образования антител; роста тела и костей; образования эндотелия сосудов; проницаемости сосудов.

Цитрин. Постоянный спутник аскорбиновой кислоты. Необходимый фактор проявления ролей аскорбиновой кислоты.

14.9. ВИТАМИНОПОДОБНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ

К витаминоподобным соединениям принадлежат: биофлавоноиды (сопровождают аскорбиновую кислоту, содействуют ей), инозит (входит в фосфолипиды, фактор роста, роста волос, нормального состояния нервной системы), карнитин (участвует в транспорте жирных кислот в митохондриях), липоевая кислота (участвует в окислительном декарбоксилировании), оротовая кислота (стимулирует синтез нуклеиновых кислот, фактор роста), пангамовая кислота (источник свободных метильных групп, повышает использование кислорода), парааминобензойная кислота (стимулирует все виды обмена веществ, фактор роста), *S*-метилметионин (источник свободных метильных групп), холин (составная часть лецитина, участвует в образовании ацетилхолина) и витаминоподобное соединение *T* (стимулирует все виды обмена веществ, фактор роста).

14.10. АНТИВИТАМИНЫ

Антивитамины — химически схожие соединения с тем или иным витамином — находятся в конкурентных отношениях с витаминами, занимают их место в ферментах или разрушают ферменты.

Антивитамин биотина — овидин (компонент яичного белка, соединяется с биотином и образует неактивный комплекс), тиамина — окситамин — пиритиамин; ниацина — пантоилтаурин; холина — хлористый триэтилхолин; пиридоксина — дезоксипиридоксин и метоксипиридоксин; фолиевой кислоты — метилфолиевая кислота.

14.11. ОБМЕН ЭНЕРГИИ

Жизнедеятельность каждой клетки организма, поддержание ее структурной организации обеспечиваются благодаря непрерывному обмену энергии. Энергия используется клетками для синтеза сложных молекул (белков, липидов, гликогена, ферментов, гормонов и др.), для сокращения мышц, транспорта веществ, накопления веществ, проведения нервного импульса и других процессов.

Клетки животного организма являются гетеротрофными. Они получают высокомолекулярные питательные вещества — белки, липиды, углеводы, в которых аккумулирована солнечная энергия. Клетки используют эту энергию для выполнения своих биологических функций.

Источником энергии для животных являются белки, жиры и углеводы корма. Ценность корма примерно на 50 % обусловливается содержанием в нем энергии, на 20...30 % наличием переваримых азотистых веществ и на 20...30 % содержанием остальных составных частей. Обычные корма содержат приблизительно 4,4 Мкал (18,48 МДж) в 1 кг сухого вещества корма. При окислении в организме 1 г углеводов корма дает 4,1 ккал (17,16 кДж), 1 г жиров — 9,3 ккал (38,94 кДж), 1 г белков — 4,1 ккал (17,16 кДж).

За 1 ккал принимают такое количество теплоты, которое необходимо для того, чтобы повысить температуру 1 кг воды на 1 °С: 1 ккал равна примерно 4,2 кДж.

Обмен энергии включает в себя поступление энергии в организм, освобождение и превращение ее в организме, распределение и использование в организме. Поступает энергия в организм в потенциальном виде в белках, жирах, углеводах. В процессе превращения белков, жиров и углеводов происходит освобождение энергии. Часть энергии освобождается в виде теплоты, другая

часть используется для процессов синтеза, мышечной работы, продукции и т. д. В конечном счете и эта энергия также превращается в теплоту.

14.11.1. ОСВОБОЖДЕНИЕ ЭНЕРГИИ

Освобождение энергии в организме происходит в три этапа:

1) в пищеварительном аппарате при расщеплении (гидролизе) белков, жиров и углеводов и сбраживании продуктов гидролиза в желудочно-кишечном тракте. При этом у моногастричных животных освобождается около 1 % общей энергии этих веществ, а у жвачных — 7...10 %;

2) при превращении всосавшихся аминокислот, глюкозы, глицерина и жирных кислот путем окисления. При этом вначале образуются три промежуточных продукта окисления: ацетилкоэнзим А (ацетил-КоА), альфа-кетоглютаровая кислота, щавелевоуксусная кислота; освобождается примерно 30 % энергии;

3) при продолжающемся окислении образовавшихся трех продуктов в цикле трикарбоновых кислот (цикл Кребса), освобождение остальных 70 % энергии; часть ее превращается в теплоту, а более 50 % переходит в макроэргические соединения — АТФ. Энергия АТФ используется для обеспечения всех процессов в организме.

Энергетическая ценность питательных веществ измеряется способностью к образованию АТФ. Способность к образованию АТФ глюкозы берется за 100; для жира она составляет 95, белка — 78. Основным местом освобождения энергии в клетке являются митохондрии. Образование свободной энергии, доступной для утилизации живой клетки, обеспечивается в процессе тканевого дыхания, интенсивность которого в различных тканях и органах разная. На окисление 1 г углеводов требуется 0,830 л кислорода, 1 г белков — 0,966, 1 г липидов — 2,019 л; выделяется соответственно 0,830, 0,774 и 1,427 л диоксида углерода. Наиболее высокий уровень энергетического обмена в нервной ткани. Около 20 % общего потребления кислорода животным приходится на печень.

14.11.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ОСВОБОДИВШЕЙСЯ ЭНЕРГИИ ВЕЩЕСТВ КОРМА

Энергия веществ принятого животным корма составляет *валовую энергию корма* — общая энергия. Она в результате превращения веществ частично теряется с калом, газами и мочой, но в основном включается в обменные процессы: ее называют *обменной энергией*.

В процессе пищеварения большая часть питательных веществ корма гидролизуется. Энергию переваренных веществ называют *переваримой энергией*. Переваримая энергия равна разности между валовой энергией и энергией непереваренных веществ корма.

Часть переваримой энергии, которая содержится в всосавшихся веществах (глюкоза, летучие жирные кислоты, глицерин, аминокислоты), называют *энергией всосавшихся веществ*. Небольшая часть энергии переваренных веществ может не всосаться и выделяется с калом. Энергия непереваренных и невсосавшихся веществ, выделяемая с калом, называется *энергией кала*.

Часть энергии, не используемая в обменных процессах (энергия мочевины, метана и др.), выделяется с мочой (*энергия мочи*) и выдыхаемым воздухом (*энергия газов*). Обменная энергия равна разности между энергией всосавшихся веществ и энергией мочи.

Определенная, относительно постоянная часть обменной энергии расходуется на обеспечение процессов в тканях, связанных с поддержанием жизнедеятельности клеток и органов вне их приспособительной деятельности, в покое, в положении лежа и натощак. Эту часть обменной энергии называют *постоянными затратами обменной энергии,* или *энергией основного обмена*.

Другая часть обменной энергии используется для обеспечения процессов, связанных с тонусом скелетных мышц при стоянии, при их сокращении— перемещении в связи с поиском, приемом корма, жеванием, с моторной, секреторной и другой деятельностью пищеварительного аппарата при переваривании корма, с дефекацией, мочеиспусканием, поддержанием температуры тела, т. е. для обеспечения других процессов жизнедеятельности, не связанных с продуктивностью. Эту часть обменной энергии называют *переменными затратами энергии, или энергией переменных затрат* (зависит от условий содержания, структуры рациона и др.).

Третья часть обменной энергии используется для обеспечения процессов, связанных с продуктивной деятельностью, с приростом массы тела, образованием молока, яиц, шерсти, физической деятельностью и др. Эту часть энергии называют *энергией продукции*. Часть энергии продукции используется на процессы синтеза белков, жиров, углеводов и их комплексов; ее называют *энергией синтеза продукции*. Часть энергии продукции включается в продукцию, в вещества продукции (белки, жиры, углеводы, другие вещества, содержащие энергию в приросте массы, в молоке и др.); ее называют *чистой энергией продукции*.

Энергия, используемая на процессы поддержания жизнедеятельности и синтез веществ продукции, в итоге превращается в *теплоту, тепловую энергию.*

Количество усваиваемой энергии (энергия всосавшихся веществ) и обменной энергии (переменных затрат, продукции) зависит от вида животного, условий содержания, структуры и полноценности рациона, возраста, физиологического состояния, пола, породы, генетически обусловленных продуктивных возможностей и других факторов.

Так, у крупного рогатого скота при массе тела 500 кг и суточном приросте массы 900 г, валовой энергии корма, равной 135 085,6 кДж, переваримая энергия составляет примерно 101 314,2 кДж (75 %), энергия кала — 3377,4 кДж (25 %), энергия метана — 9469,4 кДж (7 %), энергия мочи — 4064,3 кДж (3 %, 628,5 — 1047,5 кДж в 1 л мочи), обменная энергия — 87 780,5 кДж (65 %), энергия поддержания жизнедеятельности (постоянные и переменные затраты энергии, или поддерживающий обмен) — 48 729,7 кДж (55,5 % обменной энергии), энергия продукции — 39 050,8 кДж (44,5 % обменной энергии), энергия синтеза продукции — 16 927,6 кДж (44 % энергии продукции), чистая энергия продукции — 22 123,2 кДж (56 % энергии продукции, 25 % обменной энергии). В 1 кг прироста массы в этом возрасте содержится примерно 280 г воды, 159 г белка, 522 жира, 30 г золы, 24 595,3 кДж энергии. Отложение энергии может составлять у быков 25 140...33 520 кДж в сутки.

У крупного рогатого скота для синтеза жира используется 64,1 % обменной энергии крахмала, 50,5 % обменной энергии белка, 32,9 % обменной энергии уксусной кислоты, 56,3 % пропионовой и 61,9 % масляной кислот. Прирост энергии в форме жира является показателем энергетической ценности корма. На синтез белка используется на 33...73 % обменной энергии (в среднем на 45...60 %), т. е. в 2 раза больше, чем на синтез жира (5,69...12,74 кДж обменной энергии на 1 ккал отложенного белка).

На прирост массы тела обменная энергия используется на 30 % эффективнее, чем на отложение жира.

При беременности потребность в обменной энергии у коров возрастает и характеризуется следующими величинами при массе тела 600 кг:

Срок беременности, сут	*Потребность в обменной энергии*, кДж
50	51 956
100	52 794
150	54 889
200	59 917
250	72 068
280	88 828

На развитие плода используется 11...25 % обменной энергии; в последние 150 сут стельности коровам необходимо дополнительно 1885,5 кДж чистой энергии в сутки. После родов при удое 18 л молока в сутки у коровы потребность в обменной энергии возрастает до 100 560 кДж. На продукцию молока в разгар лактации используется около 62 850...67 040 кДж, 60...70 % энергии, на поддержание жизнедеятельности — 33 520...37 710 кДж, 30...40 % обменной энергии, на липогенез — до 7...28,4 %. Более 60 % энергии продукции молока составляет чистая энергия молока, около 35 % энергии продукции молока используется на обеспечение процессов, связанных с синтезом веществ молока. Чистой энергии в 1 кг молока 2597,8...3100,6 кДж, энергия жира молока составляет в среднем 50 % ее, энергия лактозы — 25 %. У коров с молоком выделяется 15...40 % всей переваримой энергии, 31...74 % в начале лактации и 18...23 % обменной энергии во второй половине лактации. Энергия, используемая на образование молока, достигает 60 % от переваримой энергии. Энергия жира тела для продукции молока используется на 80...90 %.

Эффективность использования обменной энергии для образования молока наиболее оптимальна при содержании обменной энергии в 1 кг сухого вещества рациона 10 894...11 732 кДж. Богатыми энергией считаются корма, содержащие в 1 кг сухого вещества более 10 475 кДж.

Энергетические затраты у коров в состоянии покоя составляют в среднем 3,06 кДж/ч/кг, у высокопродуктивных коров — 5,87...11,31 кДж/ч/кг.

При передвижении коров со скоростью 3 км/ч затраты энергии возрастают с 3,06 до 8,38 кДж/ч/кг. В мышцах 25 % химической энергии идет на механическую работу, а другая часть превращается в теплоту.

Потребление кислорода при высоком удое составляет 7...10 мл/мин/кг, выделение диоксида углерода — 6...8 мл/мин/кг, энергетические затраты — 9,64...12,57 кДж/ч/кг.

У крупного рогатого скота самые низкие газообмен и теплопродукция ночью, утром и днем они повышаются. Потребление кислорода, выделение диоксида углерода и теплопродукция возрастают с ночи к вечеру соответственно на 6,5...14 %, 20...28 % и 8,5...15,4 %. Утром частота дыхания увеличивается на 40 % по сравнению с ночью, а днем и вечером в 1,5 раза. В условиях темноты потребление кислорода и теплопродукция ниже, чем днем.

Уровень тканевого дыхания выше летом, чем зимой. В осенний период газообмен и теплопродукция у коров снижаются на 9...16 % по сравнению с летом. Весной увеличивается потребление кислорода на 42 %, а теплопродукция на 52 %. Легочная вентиля-

ция низкая весной (97 л/мин) и высокая летом (312 л/мин). Газоэнергетический обмен находится в прямой зависимости от уровня молочной продуктивности. У лактирующих коров молочных пород основной обмен повышается на 30...60 %, а у коров мясных пород — на 26...28 % по сравнению с сухостойным периодом. Газообмен повышается у лактирующих коров на 25...45 %. Газообмен усиливается после кормления на 30...45 %. Через 1,5...2 ч после приема корма теплопродукция увеличивается на 25,8 %. При умеренном кормлении теплопродукция протекает на 16...20 % ниже, чем при обильном кормлении. Уровень газообмена выше на 12 % у коров, в рационе которых содержится около 110...115 г переваримого протеина в 1 ЭКЕ, по сравнению с животными, в рационе которых содержится 70...90 г белка.

Понижение температуры воздуха на 1 °С ниже уровня теплового безразличия (8 °С) вызывает повышение газообмена у коров на 2...3 %, а обмена веществ на 5 %.

Для определения энергообразования в организме используют методы прямой и непрямой калориметрии. *Метод прямой калориметрии* — это непосредственное определение количества выделенной теплоты с помощью физиологических калориметрических камер. *Метод непрямой калориметрии* — это определение количества выделяемой теплоты через газообмен. При этом учитывают количество потребленного кислорода и выделенного диоксида углерода в единицу времени и используют отношение объема выделенного диоксида углерода к объему потребленного кислорода, что называется *дыхательным коэффициентом*. По дыхательному коэффициенту и количеству потребленного кислорода определяют количество освободившейся энергии.

14.11.3. РЕГУЛЯЦИЯ ОСВОБОЖДЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭНЕРГИИ

Уменьшение или повышение активности клеток, тканей и органов в связи с изменением условий внутренней и внешней среды сопровождается изменением количества использованной энергии, появлением тенденции к нарушению генетически обусловленного энергетического баланса. Эти изменения воспринимаются рецепторами. Информация с рецепторов поступает в нервный центр обмена энергии (нейроны гипоталамуса и других отделов ЦНС), где формируется программа действия и передается по нервным волокнам и с помощью гормонов ко всем тканям, органам организма и обеспечивает приспособление (уменьшение или увеличение соответственно складывающимся условиям) количества освободившейся и использованной энергии в тканях к потребностям органов. Такие приспособительные реакции осуществляются по типу безусловного и условного рефлексов с участием ряда гормонов. Конечными объектами воздействия программы действия являются ферменты.

Основную нагрузку несет симпатическая иннервация, которая повышает образование и использование энергии; парасимпатическая иннервация активирует образование АТФ, в регуляцию включаются соответствующие гормоны.

Через эфферентные с*импатические нервные волокна* активируются митохондрии, эндоплазматический ретикулум, ядро, мембраны, пластический комплекс, пероксисомы, часть цитоплазмы, ферменты, повышается образование и использование энергии, активация аминокислот, трансаминирование, синтез жирных кислот. Через *парасимпатические нервные волокна* активируются гликогенез, глюконеогенез, цикл пентоз, синтез нейтрального жира, новообразование молекул АТФ.

Симпатическая иннервация универсальна, охватывает все органы и ткани, несет основную адаптационно-трофическую нагрузку в приспособлении обмена веществ и энергии.

Тироксин включается для повышения газообмена. Подавление функции или удаление щитовидной железы снижает на 34 % энергетические затраты, обмен веществ. Тироксин повышает активность фосфатаз, эстераз, аденозинтрифосфатаз, кофермента ацетилирования, сукцинатдегидрогеназы, цитохром-С-оксидазы, аминооксидазы и таким образом увеличивает энергетический обмен.

Адреналин и *норадреналин* включаются для повышения обмена веществ, потребления кислорода, ускорения превращения молочной кислоты в гликоген, повышения энергетических затрат.

Повышение концентрации *глюкокортикоидов* в крови и тканях сопровождается угнетением газообмена, тканевого дыхания в печени, скелетных мышцах, активности дыхательных (сукцинатдегидрогеназы, лактатдегидрогеназы, цитохромоксидазы) и гликолитических (фосфоглюкомутазы, фруктозо-1,6-дифосфатальдолазы) ферментов.

Соматотропный гормон повышает обмен энергий и веществ. Удаление гипофиза или надпочечников вызывает понижение газообмена, обмена веществ и энергии на 40...50 %, основного обмена на 15...18 %, потребление кислорода и увеличение отложения жира. *Половые гормоны* повышают обмен веществ и энергии.

По типу условного рефлекса вид пастбища с зеленой растительностью, обнюхивание травы вызывают увеличение потребления кислорода, теплопродукции. Извлечение содержимого из рубца (отрыжка) понижает легочную вентиляцию, газообмен более чем вдвое.

Согласованное сочетание эфферентных влияний через нервные волокна и различных гормонов на периферические исполнительные органы обеспечивает *энергосубстратно-кофакторное равновесие*. Новообразование молекул АТФ поддерживает в тонусе целый ряд процессов, требующих затрат энергии. Уровень содержания глюкозы, АТФ, других энергетических материалов, величины газообмена, затрат энергии, активности ферментов определяют потенциальные энергетические возможности организма животных. В зависимости от соотношения энерго-кофакторно-субстратных ресурсов превращения в организме животных могут происходить на двух энергетических уровнях: *нормотоническом* — с преобладанием симпатикотонических реакций и *шунтовом — парасимпатикотоническом*.

В период обменного стаза парасимпатический отдел вегетативной нервной системы доминирует над симпатическим. Адреналин, норадреналин, тироксин относятся к симпатикотоническим факторам, глюкокортикоиды — к парасимпатикотоническим. Витамин B_6, фолиевая кислота, биотин, витамины РР, С, Р относятся к симпатикотоническим, а витамины B_1, пантотеновая кислота и B_{12} — к парасимпатикотоническим. В условиях обменного стаза наблюдается дефицит первых.

Жирорастворимые витамины являются факторами трофики и стойкости структуры тканей, действие их имеет симпатикотоническую направленность.

Калий, кальций, цинк, магний, железо, сера обладают симпатикотоническим действием, а *натрий, магний, медь, марганец, селен* — парасимпатикотоническим. Конкурентами по характеру действия являются калий и натрий, кальций и магний, цинк и медь — катионная пара и звено кофакторов оксидоредуктаз, магний и марганец и железо и марганец — конкурирующие симпатико-парасимпатические кофакторы по отношению ко многим ферментным системам, цинк и кальций — конкурирующие кофакторы по отношению к нуклеотидному преобразованию, сера и селен — конкурирующая пара кофакторов оксидоредуктаз.

Обмен веществ и энергии уменьшается при гипоксии, недостатке субстрата. Ежедневное образование энзимов составляет около половины общего белкового синтеза.

Нормальное течение процессов освобождения, использования и превращения энергии обусловлено гармоничным сочетанием процессов катаболизма и анаболизма, воспроизведения ферментов, деятельности системы биологического окисления, системы биосинтеза нуклеиновых кислот и белков, биомембран, качества и количества питательных и биологически активных веществ корма, оптимальных величин парциального давления кислорода и диоксида углерода, кровотока.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение понятию «обмен белков». Поясните гидролиз белков и всасывание белков в пищеварительном аппарате. **2**. Охарактеризуйте распределение и использование всосавшихся аминокислот в организме. **3**. Поясните понятия: «незаменимые и заменимые аминокислоты» (их физиологические роли), «биологическая полноценность белков», «азотистый баланс», «белковый минимум». **4**. Каковы физиологические роли нуклеиновых кислот и специфика их обмена? **5**. Поясните процессы, связанные с синтезом белка; укажите виды синтеза белка, связанные с потребностями организма. Чем определяются особенности превращения и использования белков и аминокислот в различных тканях и органах и какова роль печени в обмене белков и аминокислот? **6**. Поясните появление конечных продуктов обмена белка и выведение их из организма. Каковы механизмы приспособительной реакции поддержания относительно постоянного количество белков и аминокислот в крови животных? Поясните роли белков и методы исследования обмена белков. **7**. Дайте физиологическое определение понятию «обмен углеводов». Поясните гидролиз углеводов и всасывание углеводов в пищеварительном аппарате. **8**. Расскажите о распределении и использовании всосавшейся глюкозы, роли углеводов, появлении и выведении конечных продуктов обмена углеводов. **9**. Поясните механизмы приспособительной реакции поддержания относительно постоянного количества углеводов, глюкозы в крови животных. Каковы методы исследования обмена углеводов? **10**. Дайте физиологическое определение понятию «обмен жиров». Назовите липиды и липоиды. Поясните гидролиз липидов и липоидов и всасывание продуктов гидролиза. **11**. Поясните распределение и использование всосавшихся продуктов гидролиза жиров в организме животных; роль липидов и липоидов в организме; появление и выведение конечных продуктов обмена жира. **12**. Каковы механизмы приспособительной реакции обмена жира, поддержания относительно постоянного количества жиров и жирных кислот, глицерина, кетоновых тел в крови животных? **13**. Поясните, каковы характер и степень взаимосвязей в обмене белков, жиров и углеводов, факторы, оказывающие тормозящее и стимулирующее влияние на процессы обмена белков, жиров и углеводов. **14**. Охарактеризуйте механизмы изменения обмена белков, жиров и углеводов при повышении или снижении тонуса отделов вегетативной нервной системы, при гипо- и гиперфункции гипофиза, щитовидной железы, надпочечников, островкового аппарата поджелудочной железы, половых желез. **15**. Поясните параметры деятельности системы, обеспечивающей обмен жира, углеводов и белков. Какие методы, методики и приборы используются для их определения и какова практическая значимость их исследования? **16**. Дайте физиологическое определение понятию «обмен минеральных веществ». Назовите жизненно необходимые, вероятно жизненно необходимые минеральные вещества: макроэлементы и микроэлементы. **17**. Поясните освобождение, всасывание, распределение, превращение, использование, физиологическую роль кальция, фосфора и магния, натрия, калия, хлора и серы. **18**. Охарактеризуйте освобождение, всасывание, распределение, превращение, использование, физиологическую роль железа, меди, цинка, марганца, кобальта, молибдена, селена и йода. **19**. Охарактеризуйте факторы, влияющие на обмен минеральных веществ и механизмы приспособления деятельности системы при избыточном или недостаточном поступлении макро- и микроэлементов с кормом, при повышении или снижении концентрации отдельных веществ крови. **20**. Каковы параметры содержания макро- и микроэлементов в крови, методы и методики, приборы, используемые для их определения. Укажите практическую значимость исследования этих параметров. **21**. Дайте физиологическое определение понятию «обмен воды». Назовите источники воды, фазы обмена и состояния воды в организме животных. Какова ее физиологическая роль? **22**. Охарактеризуйте механизмы приспособления содержания оптимальных для метаболизма количеств внеклеточной воды, а также тип адаптационных реакций при недостаточном или избыточном поступлении воды в организм, изменении температуры окружающей среды, при физической работе. **23**. Назовите параметры оптимальных для метаболизма количеств вне-

клеточной воды, методы и методики, приборы, используемые для их определения и практическую значимость исследования этих параметров. **24**. Дайте определение понятию «обмен витаминов». Назовите жирорастворимые и водорастворимые витамины. **25**. Поясните процессы освобождения, всасывания, распределения, превращения и использования воды; физиологическую роль ретинола, кальцийферолов, токоферолов, филохинонов. **26**. Какова физиологическая роль тиамина, фолиевой кислоты, рибофлавина, цианкобаламина, никотиновой, пантотеновой, аскорбиновой кислот и биотина? **27**. Перечислите витаминоподобные вещества, их физиологические роли. **28**. Каковы механизмы, обеспечивающие поддержание в крови и тканях относительно постоянного количества витаминов? **29**. Поясните параметры оптимальных для метаболизма содержания витаминов в крови и тканях, методы и методики, приборы, используемые для их определения, и практическую значимость исследования этих параметров. **30**. Дайте физиологическое определение понятию «энергетический обмен». Назовите источники энергии для организма, стадии освобождения, форму депонирования. **31**. Какое количество энергии освобождается в организме при окислении 1 г белка, жира, углеводов? Сколько O_2 используется и какое количество CO_2 образуется при окислении этих веществ? **32**. Охарактеризуйте виды и размеры использования энергии в организме. **33**. Поясните механизмы регуляции обмена энергии в организме, роль нервной системы, гормонов желез внутренней секреции. **34**. Какие методы, приемы, приборы используют для определения состояния и деятельности системы, обеспечивающей обмен энергии? **35**. Перечислите параметры полезных приспособительных результатов системы, обеспечивающей энергетический обмен. Дайте определение понятиям «дыхательный коэффициент», «калорический эквивалент кислорода». Какова величина дыхательного коэффициента при окислении глюкозы, аминокислот и белков, жиров? Какие традиционные и международные единицы измерения энергии используют для оценки энергетических процессов?

15. СИСТЕМА, ПОДДЕРЖИВАЮЩАЯ ОПТИМАЛЬНУЮ ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА ОРГАНИЗМА ТЕМПЕРАТУРУ ТЕЛА

15.1. ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ, ПОДДЕРЖИВАЮЩЕЙ ОПТИМАЛЬНУЮ ДЛЯ МЕТАБОЛИЗМА ОРГАНИЗМА ТЕМПЕРАТУРУ ТЕЛА

Температура тела — один из важнейших факторов, определяющих обмен веществ, интенсивность роста и развития животного организма за счет влияния на скорость химических реакций. Температура тела человека и животных поддерживается на относительно постоянном уровне независимо от температуры окружающей среды. Температура тела у животных разных видов находится в пределах 37,5...40,0 °С (у птиц — 40,5...43,0 °С), т. е. является оптимальной для ферментов тканей.

Поддержание температуры тела осуществляется за счет двух основных процессов: теплопродукции и теплоотдачи. Теплопродукция осуществляется во всех тканях организма в процессе окисления белков, жиров и углеводов. Теплоотдача происходит в основном с поверхности тела, кожи (температура которой регулируется состоянием сосудов) путем испарения пота и выделения влаги, со слизистых органов дыхания.

Активность окислительных ферментов тканей, состояние сосудов кожи, активность потовых желез, дыхательных движений определяются рефлекторно-гормональными влияниями с терморецепторов гипоталамуса, сосудов и тканей: при необходимости в случае отклонения температуры окружающей среды от оптимальной для данного вида животных — с рецепторов тепла и холода в коже, через афферентные нервные волокна, идущие от рецепторов в ЦНС, нервный центр теплорегуляции (совокупность нейронов гипоталамуса, а также связанные с ними нейроны спинного и продолговатого мозга, среднего мозга, ретикулярной формации, других отделов и коры головного мозга) и эфферентные проводники (симпатические и парасимпатические нервные волокна, иннервирующие сосуды, ткани, потовые железы, а также соматические нервы, иннервирующие мышцы, гормоны — тироксин, трийодтиронин, адреналин, норадреналин, глюкокортикоиды) на периферические исполнительные органы (печень, мышцы, все другие органы, кожа, потовые железы, органы дыхания).

Теплопродукция. Образование теплоты в организме происходит непрерывно в процессе обмена веществ (три источника — тепло, образующееся при постоянных затратах энергии, переменных затратах и затратах на синтез продукции). Наибольшее количество теплоты образуется в органах с интенсивным обменом веществ и большой массой — печени и мышцах. При мышечной работе накопленная в мышцах химическая энергия только на одну треть переходит в механическую работу, остальные две трети переходят в тепловую.

Образование теплоты путем обменных процессов называется *несократительным термогенезом.*

Когда для поддержания температуры тела требуется дополнительная теплота, она вырабатывается путем непроизвольной тонической или ритмической мышечной активности (*феномен дрожи*), а также путем произвольной двигательной активности животного. Такой путь образования теплоты называется *сократительным термогенезом.*

У новорожденных и мелких животных в условиях холодового стресса увеличение образования теплоты обеспечивается за счет ускорения окисления жира в бурой жировой ткани, локализованной между лопатками. В клетках бурой жировой ткани очень много митохондрий, которые окружают капельки жира.

Теплопродукция на 1 м^2 поверхности тела в сутки составляет 3947...4512 кДж. Чем больше масса животного, тем меньше площадь поверхности, приходящаяся на 1 кг массы, тем соответственно на 1 кг массы меньше величина теплопродукции (у лошади 47,3 кДж, а у кролика 314,3 кДж в сутки).

Теплоотдача. Отдача теплоты в окружающую среду происходит в основном четырьмя способами: теплоизлучением, конвекцией, теплопроведением и испарением влаги (пота) с поверхности кожи и слизистой оболочки дыхательных путей. Незначительное количество теплоты теряется с мочой и калом.

Теплота, вырабатываемая в организме, отдается в окружающую среду с поверхности тела через кожу. В соответствии с физическими законами распределения тепловых потоков температура частей тела вблизи поверхности ниже, чем температура центральных частей. Поверхностный слой можно назвать *пойкилотермной оболочкой* — температура изменяется в зависимости от температуры окружающей среды. Центральную часть, внутренний слой, можно назвать *гомойотермной сердцевиной*, так как температура постоянная. Внутренняя температура в различных органах и в пределах одного органа, в различных его частях несколько разнится — на 0,2...1,2 °С. Наиболее высокая температура в прямой кишке, но она отличается пространственной неравномерностью: на глубине 10...15 см она на 1 °С выше, чем в области ануса.

Теплоотдача путем проведения и излучения зависит от разности температуры кожи и окружающей среды: чем больше эта разница, тем больше отдается теплоты. Теплопроведение выше при большей теплопроводности среды, материала. Теплоотдача путем конвекции (отдача теплоты в поток воздуха) тем больше, чем больше скорость движения воздуха. При температуре воздуха, равной или незначительно ниже температуры тела, единственный путь отдачи теплоты — испарение с поверхности кожи пота и со слизистой оболочки дыхательных путей влаги. На испарение 1 мл пота затрачивается 2,43 кДж теплоты. Потоотделение происходит и при повышении температуры тела в связи с физическими нагрузками. При 100%-ном насыщении воздуха водяными парами испарение пота не происходит. У сельскохозяйственных животных в процессе эволюции выработалась защита, препятствующая чрезмерному выделению теплоты с кожи, — шерсть, волосы, перья, подкожный жировой слой.

Интенсивность теплоотдачи обусловлена физическими факторами: температурой воздуха, влажностью, теплоизлучением, скоростью движения окружающего воздуха, тепловой изоляцией (волосяной покров и подкожный жировой слой).

15.2. РЕГУЛЯЦИЯ ПОДДЕРЖАНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА

Температура тела животного колеблется в течение суток: минимальная в предутренние часы и максимальная в дневное время. Амплитуда этих колебаний составляет в среднем 1 °С.

При появлении тенденции к снижению температуры тела в связи с понижением температуры окружающей среды или недостаточностью теплопродукции возбуждаются терморецепторы гипоталамуса, сосудов и тканей. Информация с терморецепторов гипоталамуса, сосудов и тканей, а также кожи поступает в нервный центр системы терморегуляции и вызывает формирование новой программы действия. Программа действия по эфферентному звену поступает к исполнительным органам и обеспечивает приспособление процессов теплопродукции и теплоотдачи к новым условиям, постоянство температуры тела. Поступление программы действия выражается в повышении тонуса симпатических и соматических нервных волокон, увеличении концентрации в крови тироксина, адреналина, кортизола, кортикостерона. Она вызывает приспособление активности ферментов, состояния сосудов (температуры кожи), активности потовых желез и ритма дыхания, процессов теплопродукции и теплоотдачи к новым условиям. Результат действия выражается в повышении окислительного рас-

пада углеводов, жиров, белков, усилении теплопродукции в печени, почках, в повышении тонуса мышц, появлении беспорядочных непроизвольных сокращений мышц — дрожи, что ведет за собой повышение теплообразования.

Программа действия одновременно обеспечивает сужение сосудов кожи, понижение температуры кожи и соответственно потери теплоты путем излучения, конвекции и теплопроведения. Если при этом не устанавливается постоянная температура тела, включаются дополнительные механизмы, способствующие уменьшению поверхности тела: животное подбирает конечности, изгибает позвоночник, поднимаются волосы и создается неподвижный слой воздуха около тела (воздух — плохой проводник). При появлении тенденции к повышению температуры тела в связи с повышением температуры окружающей среды или повышенным образованием теплоты (при мышечной работе, интенсивном молокообразовании и др.) возбуждаются терморецепторы гипоталамуса, сосудов и тканей. Информация с рецепторов в этих условиях обеспечивает формирование в нервном центре такой программы действия, которая обеспечивает противоположные изменения периферических процессов, а также усиление функции потовых желез, учащение дыхания (потери теплоты всеми основными путями) и в итоге поддержание постоянства температуры тела.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение системы, поддерживающей оптимальную для метаболизма температуру тела. Поясните ее архитектуру, приспособительную реакцию. **2.** Назовите периферические процессы системы, определяющие ее специфику. **3.** Дайте определение понятию «химическая терморегуляция». Назовите источник тепла, факторы, определяющие размеры образования теплоты, величину теплоты (%) в различных органах. **4.** Каковы механизмы сократительного и несократительного термогенеза? **5.** Охарактеризуйте терморецепторы, место их расположения, их участие в механизме приспособления интенсивности образования тепла к меняющимся условиям. **6.** Дайте определение понятию «физическая терморегуляция». Назовите пути теплоотдачи и охарактеризуйте теплопроведение, конвекцию, радиацию и испарение. Какие факторы влияют на размеры теплоотдачи? **7.** Назовите и охарактеризуйте типы адаптационных реакций системы на повышение температуры. **8.** Назовите и охарактеризуйте типы адаптационных реакций системы на понижение температуры. Поясните характер взаимосвязей образования теплоты и теплоотдачи с размерами поверхности тела и массой животного — правило поверхности тела. **9.** Поясните механизмы приспособления деятельности системы при снижении или повышении температуры окружающей среды, физической нагрузке, увеличении продуктивности животного. **10.** Поясните параметры деятельности системы терморегуляции, их значение, методы и приборы, используемые для их регистрации, и практическую значимость определения этих параметров.

16. СИСТЕМА ПОЧЕК И МОЧЕВЫВОДЯЩИХ ПУТЕЙ

В процессе жизнедеятельности в кровь и лимфу организма животного попадают чужеродные вещества; поступают нелетучие продукты обмена веществ, продукты превращения гормонов, освобождаются в процессе превращения принятого корма или поступают с кормом и водой токсические продукты, от которых организм должен быстро освобождаться. Выделение их из организма и поддержание постоянства внутренней среды организма обеспечивают почки, потовые железы, компоненты пищеварительных желез, обеспечивающие экскрецию.

16.1. ВЫВЕДЕНИЕ ИЗ ОРГАНИЗМА ЧУЖЕРОДНЫХ ВЕЩЕСТВ И НЕЛЕТУЧИХ ПРОДУКТОВ ОБМЕНА. ПОДДЕРЖАНИЕ КИСЛОТНО-ОСНО́ВНОГО РАВНОВЕСИЯ, ПОСТОЯНСТВА УСЛОВИЙ ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ ОРГАНИЗМА

Выведение из организма чужеродных веществ и нелетучих продуктов обмена, поддержание кислотно-осно́вного равновесия в крови и постоянства условий внутренней среды организма обеспечиваются в основном почками. Деятельность почек регулируется рефлекторно-гормонально с хеморецепторов лимфатических, артериальных и венозных сосудов, пищеварительного аппарата, через афферентные нервные волокна, идущие в составе нервов всех органов, нервный центр (физиологическое объединение определенных нейронов гипоталамуса, ретикулярной формации, продолговатого, среднего, спинного мозга, мозжечка, гипоталамуса, таламуса, лимбической системы, сигмовидной извилины двигательной зоны коры больших полушарий), эфферентные волокна блуждающих и чревных нервов, подходящих к почкам, с участием

антидиуретического гормона, альдостерона, глюкокортикоидов, ренин-ангиотензинной системы, окситоцина, паратгормона, тирокальцитонина, адреналина, норадреналина, брадикинина, простагландинов и др.

16.1.1. ПОЧКИ. НЕФРОНЫ — СТРУКТУРНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ ПОЧЕК

Почки. Почки сельскохозяйственных животных расположены забрюшинно, по обеим сторонам поясничного отдела позвоночника. Почки и мочевыводящие пути составляют единую структурно-функциональную систему, которую целесообразно называть системой почек и мочевыводящих путей (рис. 76).

Почка — сосудистый паренхиматозный орган. У большей части сельскохозяйственных животных она имеет бобовидную форму, покрыта снаружи плотной фиброзной капсулой. Медиальная поверхность почки вогнута и имеет углубление — *ворота*, через которые входят сосуды, нервы и выходит мочеточник. Внутри почки со стороны ее медиальной поверхности имеется небольшая полость — *синус*, где располагается *лоханка*.

Паренхима почек состоит из отдельных структурно-физиологических единиц — *нефронов*, *собирательных трубок* и *протоков*. В связи со спецификой взаимного расположения структур в паренхиме почки выражены периферическая и центральная зоны. Центральная зона состоит из нескольких пирамид. Верхушка одной или нескольких пирамид, обращенная в сторону синуса, образует почечный сосочек. На вершине каждого сосочка имеются многочисленные протоки, открывающиеся в полость лоханки (у крупного рогатого скота и птиц лоханка отсутствует).

Основание каждой пирамиды обращено в сторону периферической зоны. Периферическая зона расположена

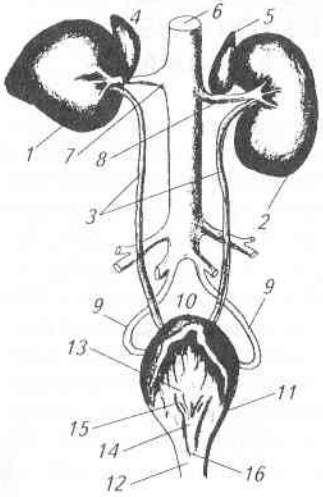


Рис. 76. Почки и мочевыводящие пути лошади:

1 — правая почка; *2* — левая почка; *3* — мочеточник; *4* и *5* — правый и левый надпочечники; *6* — аорта; *7* и *8* — почечные артерии; *9* — пупочная артерия; вскрытый мочевой пузырь: *10* — вершина; *11* — тело; *12* — шейка; *13* — мочеточниковые валики; *14* — пузырный треугольник; *15* — отверстия мочеточников; *16* — мочеиспускательная складка (гребень)

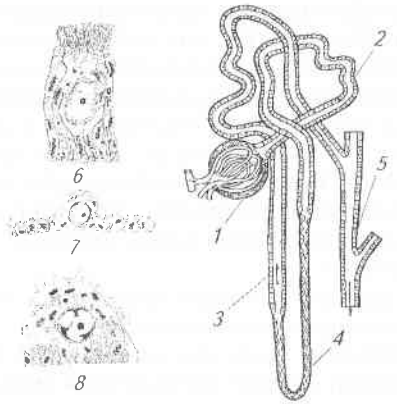


Рис. 77. Схема строения нефрона:

1 — клубочек; *2* — проксимальный извитой каналец; *3* — дистальный извитой каналец; *4* — тонкий сегмент извитого канальца; *5* — собирательная трубка; *6* — схема структуры клетки проксимального отдела канальца; *7* — схема структуры клетки тонкого отдела канальца; *8* — схема структуры клетки собирательной трубки

вокруг центральной зоны и участками вдается в нее, разделяя боковые поверхности отдельных пирамид.

Почки у лошади, мелких жвачных, оленя, собаки, кошки и кролика гладкие однососочковые; у свиньи они гладкие многососочковые, причем каждый сосочек окружен чашечкой; у крупного рогатого скота — бороздчатые и многососочковые. Общее число нефронов в почках у животных разных видов различное (1 035 000...5 486 000); у крупных животных — более 5 000 000.

Нефрон. В нефроне различают *почечное тельце*, расположенное в периферической зоне, состоящее из сосудистого клубочка и окружающей его капсулы, полость которой непосредственно переходит в полость канальца (рис. 77). Каждый каналец многократно изгибается вблизи капсулы и затем приобретает более или менее прямой ход по направлению к лоханке — это *проксимальный сегмент канальца*. Дойдя до границы между периферической и центральной зонами, каналец суживается. В центральной зоне почки он образует петлю и направляется в периферическую зону. Этот сегмент канальца называют *тонким*. В периферической зоне почки каналец расширяется и вновь приобретает извитую форму, образуя *дистальный сегмент канальца*, который впадает в собирательную трубку.

Несколько собирательных трубок, сливаясь, образуют общие выводные протоки, которые проходят через центральную зону почки к верхушкам сосочков, выступающим в полость малых

почечных чашечек. Две или три малые почечные чашечки образуют большие почечные чашечки, которые открываются в почечную лоханку. Из лоханки начинается мочеточник.

В периферической зоне почек располагаются почечные тельца, извитые и прямые канальцы проксимального сегмента, толстые восходящие колена канальцев, дистальные извитые и связывающие канальцы, начальные отделы собирательных трубок, в центральной зоне — нисходящие и восходящие тонкие колена петель, толстые восходящие колена канальцев, собирательные трубки, общие выводные протоки.

В почке кроме вышеописанных нефронов имеются еще и другие, так называемые *юкстамедуллярные нефроны.* Клубочки юкстамедуллярных нефронов расположены во внутренней части периферической зоны; тонкие сегменты их имеют большую длину, спускаются почти до вершины сосочка.

Диаметр сосудистых клубочков в почке колеблется в пределах 91...166 мкм. Почечное тельце содержит в среднем 8 сосудистых петель, около 40 капилляров. Диаметр отдельных петель составляет в среднем 9 мкм (5...13 мкм). Поверхность одной гломерулы приблизительно 71 300 мкм^2; общая поверхность гломерул в обеих почках 730...5730 см^2.

Капсула, окружающая сосудистый клубочек, состоит из двух листков — внутреннего висцерального, окружающего непосредственно сосуды клубочка, и наружного париетального. Париетальный листок состоит из однослойного плоского эпителия на базальной мембране. Висцеральный листок капсулы и стенки капилляров, которую он окружает, образуют трехслойную оболочку, отделяющую кровь от полости капсулы. Между листками имеется щелевидная полость, которая переходит в просвет канальца.

Диаметр канальца 50...60 мкм, общая длина канальца одного нефрона достигает в зависимости от вида животного 35...280 мм; общая длина канальцев более 100 км.

Стенка проксимального отдела выстлана кубическими клетками; в извитой и прямой части клетки имеют цилиндрическую форму. Клетки соединены межклеточными соединительными комплексами. На апикальной поверхности каждой клетки стенки канальца находятся микроворсинки (до 7500). Особенности устройства апикальной части клеток проксимальных канальцев соответствуют интенсивной реабсорбции в этом отделе нефрона.

Прямой проксимальный каналец переходит в тонкий отдел. В тонком отделе различают три части: нисходящую, колено петли и восходящую. Изнутри тонкий каналец выстлан одной или двумя эпителиальными клетками плоской формы. Апикальная поверхность клетки в основном ровная, гладкая. В отдельных участках клеточной поверхности встречаются короткие микроворсинки.

Тонкий отдел переходит в дистальный отдел нефрона. В нем выделяют прямую и извитую части. Клетки дистального отдела по своей структуре похожи на клетки проксимального отдела нефрона. В большей части клеток на апикальной поверхности есть неправильной формы отростки — микроворсинки. Число микроворсинок невелико.

Переход дистального канальца в собирательную трубку происходит постепенно. Диаметр собирательных трубок более 60 мкм. Собирательные трубки образуют протоки, открывающиеся на вершинке сосочка.

Особенности структурных элементов различных отделов канальцев нефрона, трубок и протоков, а также специфика локализации биологически активных веществ и ферментов в ультраструктурах почечных клеток определяют направление и степень проявления канальциевых процессов — реабсорбцию, секрецию, синтез и превращение.

Нефрон снабжается кровеносными сосудами. Почечная артерия в воротах почки разделяется на междолевые артерии, проходящие между пирамидами. Междолевая артерия на границе периферической и центральной зон переходит в дуговые сосуды, от которых отходят и направляются в периферическую зону междольковые артерии. Они дают начало многочисленным приводящим артериолам почечных телец. В почечных тельцах наружной зоны приносящая артериола разделяется на несколько параллельно включенных сосудистых петель, которые объединяются в одну выносящую артериолу; диаметр ее меньше диаметра приносящей артериолы. Вышедшая из почечного тельца артериола на коротком расстоянии от него вновь разветвляется на капилляры и образует густую капиллярную сеть, оплетающую проксимальные и дистальные сегменты канальца. Благодаря этому кровь, прошедшая через капилляры сосудистого клубочка, проходит затем через капилляры канальцев.

Кровоснабжение канальцев осуществляется и через капилляры, отходящие от небольшого числа артериол, которые не участвуют в образовании клубочка. Сеть капилляров канальца переходит в мелкие вены, которые, сливаясь, образуют дуговые вены. При слиянии дуговых вен образуется почечная вена, впадающая в каудальную полую вену.

Кровоснабжение юкстамедуллярного нефрона отличается тем, что диаметр выносящего сосуда такой же, как и приносящего. Артериола, выходящая из клубочка, не образует капиллярной сети вокруг канальцев. Прямые сосуды, спускающиеся в сосочек параллельно тонким петлям и собирательным трубкам, распадаются на сеть капилляров, оплетающих канальцы сосочка. Артериальные капилляры переходят в венозные и, сливаясь, образуют венулы, вливающиеся в дуговые.

Капсулу клубочка и канальцы оплетают лимфатические капилляры, которые впадают в сеть более крупных лимфатических сосудов. Они окружают междольковые кровеносные сосуды и переходят в дуговые и междолевые лимфатические сосуды, направляющиеся в сторону синуса. В мозговом веществе почки проходят прямые лимфатические сосуды. Все лимфатические сосуды, сливаясь, образуют крупный сосуд, выходящий из почечных ворот и впадающий в латеральный лимфатический узел аорты.

Источниками симпатической иннервации являются нейроны трех последних грудных и двух первых поясничных сегментов спинного мозга. Симпатические нервные волокна проходят к почкам в составе чревных нервов, нервных волокон ганглий надпочечников, артериального и подчревного сплетений. Парасимпатические нервные волокна проходят к почкам в составе блуждающих нервов, нервных волокон тазового сплетения. В составе чревных и блуждающих нервов к почкам проходят и афферентные волокна.

Нервные волокна почечных нервов вступают в почечное сплетение, расположенное у ворот почки. Ветви почечного сплетения проникают внутрь органа и образуют основное интраорганное нервное сплетение на границе периферической и центральной зон. От основного нервного сплетения отходят многочисленные нервные волокна, которые и иннервируют сосуды, капсулы почечных телец, канальцы, собирательные трубки, протоки, лоханку.

Почечные тельца, канальцы, собирательные трубки, протоки, сосуды и нервы окружены прослойками рыхлой и волокнистой интерстициальной ткани.

В области сосудистого полюса почечных телец располагаются особые структурные элементы (юкстагломерулярные клетки, окружающие приносящую артериолу и контактирующие непосредственно с эндотелиальной выстилкой ее, клетки *lacis*, связанные с отросчатыми мезангиальными клетками, заполняющими пространства между капиллярами клубочка, клетки *macula densa* стенки дистального извитого канальца), составляющие юкстагломерулярный аппарат. Юкстагломерулярные клетки содержат гранулы, количество которых меняется в зависимости от функционального состояния клеток.

16.1.2. ПОЧЕЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ

В связи с обеспечением полезного результата приспособительной реакции в нефроне совершается ряд процессов: фильтрация в почечном тельце, реабсорбция, секреция, синтез и превращение веществ в канальцах.

Разработаны многочисленные методы и приемы изучения почечных процессов. Широко используют оперативные и технические приемы: наложение фистулы мочевого пузыря, выведение устьев мочеточников на брюшную стенку, пересадку почки, изолирование почки и перфузию ее и др.

Современные методы определения размеров ряда почечных процессов основаны на принципе очищения (*клиренса*). Под очищением понимают объем (мл) крови, полностью свободный от экскретируемого вещества за определенный промежуток времени. Для этого то или иное вещество в растворе определенное время вводят внутривенно, создавая и поддерживая постоянную концентрацию его в крови. Если при этом использовать показатели очищения для веществ, выводимых почкой за счет фильтрации или секреции, то можно количественно охарактеризовать эти парциальные процессы. Определение степени фильтрации чаще производят по клиренсу инулина и других веществ; эффективности почечного кровотока (плазмотока) и максимальной секреторной деятельности канальцев — по клиренсу парааминогиппурата, диодраста и других веществ; массы канальцев паренхимы, участвующей в процессе реабсорбции, — по максимальной реабсорбции глюкозы. Определяют клиренс отдельных веществ.

Все процессы осуществляются благодаря кровотоку через сосуды почки, что составляет 420...650 мл/мин/м^2 поверхности тела животного.

Фильтрация. Фильтрация осуществляется в почечном тельце. В полость почечной капсулы из крови, протекающей через капилляры клубочков, фильтруются вода и растворенные в плазме нелетучие продукты обмена и другие вещества, за исключением белков, жиров и других компонентов, размер молекулы которых превышает 70...100 Å.

Отделение составных частей плазмы и переход их в полость капсулы обусловлены особенностями структуры фильтрующей мембраны. Размер молекул, ультрафильтруемых в почечном тельце, определяется размером пор в клубочковой мембране. Судя по размеру молекул в фильтрате, диаметр пор составляет 70...100 Å.

Объемная скорость фильтрации зависит от площади фильтрующей мембраны. Площадь поверхности капиллярных петель клубочков составляет 520...1300 см^2 на 1 м^2 поверхности тела. В каждую минуту фильтруется в зависимости от вида животного 120...360 мл (у крупных животных) жидкой части крови (11...14 %).

Перенос компонентов фильтрата через мембрану почечного клубочка осуществляется за счет механизма «просеивания» и диффузии молекул через поры в клубочковой мембране.

Основным фактором, обеспечивающим фильтрацию (эффективное фильтрационное давление), является разница между гидростатическим давлением крови в капиллярах клубочка (оно всего на несколько миллиметров ниже давления в артериях и составляет у сельскохозяйственных животных в среднем 70 мм рт. ст.) и онкотическим давлением крови (осмотическое или онкотическое давление белков плазмы составляет в артериальной крови 25...30 мм рт. ст.), а также гидростатическим давлением в полости капсулы (около 20 мм рт. ст.): 70 — (30 + 20) = 20.

Реабсорбция (обратное всасывание). Клубочковый фильтрат поступает в канальцы, где в процессе прохождения осуществляется реабсорбция воды (99,0...99,5 %) в кровь. Обратно всасываются из фильтрата почти все аминокислоты, глюкоза, низкомолекулярные белки, витамины, большая часть ионов натрия, калия, кальция, хлора и др. Конечные продукты обмена веществ — мочевина, мочевая кислота, аммиак обратно всасываются в очень малых количествах, а сульфаты, креатинин совсем не всасываются и выводятся с невсосавшейся обратно частью фильтрата в виде мочи. Все вещества, растворенные в клубочковом фильтрате, реабсорбируются в канальцах одновременно.

Большая часть веществ, содержащихся в фильтрате, обратно активно всасывается с участием переносчиков, ферментов. В тонком сегменте канальца функционирует особый механизм — поворотно-противоточная система: эпителий нисходящего колена активно пропускает воду, но не реабсорбирует натрий, а эпителий восходящего колена активно реабсорбирует ионы натрия; переход ионов натрия в тканевую жидкость, в свою очередь, повышает осмотическое давление и способствует всасыванию воды из нисходящего колена.

В проксимальных и тонких сегментах нефронов постоянно реабсорбируется около 83 % клубочкового фильтрата — это так называемая *обязательная реабсорбция*.

В дистальном сегменте осуществляется *факультативная*, или *регулируемая*, *реабсорбция*. В зависимости от состояния водного и других балансов организма 17 % клубочкового фильтрата может всасываться обратно в меньшей или большей степени, обеспечивая поддержание постоянства констант внутренней среды организма.

Секреция. В клетках почечных канальцев системы активного и пассивного транспорта обеспечивают секрецию в просвет канальцев большого количества разнообразных органических веществ, электролитов и др.: мочевой кислоты, мочевины, лимонной кислоты, гормонов, холина, калия, креатинина и др.

В клеточной мембране, обращенной к интерстициальной жидкости, имеются переносчики, которые образуют комплексы

с транспортируемыми соединениями. Внутри клетки эти соединения распадаются, освобождая переносчики. Выведение свободного соединения также осуществляется системой переносчиков. Когда число молекул транспортируемого соединения превышает число молекул переносчика, секреция достигает максимума: это называется *максимальной секрецией*.

Секреция угнетается в анаэробных условиях, под влиянием ингибиторов клеточного дыхания и при разобщении дыхания и окислительного фосфорилирования, а также специфических ингибиторов секреции отдельных соединений.

В проксимальных канальцах и в меньшей степени в дистальных секретируются феноловый красный, парааминогиппурат, диодраст, пенициллин, мочевая кислота, мочевина, лимонная кислота, гормоны, холин, креатинин и др. Ряд органических кислот имеют единую систему переноса. Органические основания переносятся самостоятельной системой. Секреция органических веществ находится в прямой зависимости от уровня транспорта натрия.

У сельскохозяйственных животных преобладает секреция калия, который в избытке поступает с растительным кормом. Профильтровавшийся калий в канальцах значительно реабсорбируется; выделение его с мочой зависит от интенсивности секреции клетками дистального сегмента нефрона и собирательных трубок. Секреция калия — пассивный процесс; поступление его через мембрану клеток дистального канальца происходит в результате разности потенциалов. Клетки дистального канальца участвуют в реабсорбции и секреции калия благодаря наличию в апикальной мембране их системы, сочетающей насос и каналы утечки ионов.

Синтез. В почках образуются гиппуровая кислота, аммиак, ацетоновые тела, гепарин-антитромбин, урокиназа, эритропоэтины, лейкоцитопоэтины, тромбоцитопоэтины, ренин, глюкоза, жиры.

В юкстагломерулярном аппарате (ЮГА) осуществляется синтез и инкреция протеолитического фермента *ренина*. Ренин вырабатывают гранулированные клетки ЮГА нефронов периферической зоны. Ренин поступает в кровь, а также частично и в интерстиций, окружающий приносящие артериолы. Он фильтруется через сосудистые клубочки, поэтому часть его выделяется с мочой. В печени происходит разрушение ренина.

В почках синтезируются биологически активные вещества — *медуллин* и *простагландин*. В ЮГА образуются вещества, способные стимулировать эритропоэз, — *эритропоэтины*, лейкопоэз — *лейкоцитопоэтины*, тромбоцитопоэз — *тромбоцитопоэтины*. В почках, в клетках канальцев периферической, а также центральной зон образуется *эритрогенин*; он, поступая в кровь, в плазме превращает эритропоэтиноген в эритропоэтин.

При определенных условиях в почке образуется субстанция, способная угнетать эритропоэз, — *ингибитор эритропоэза.* Специальные исследования показали, что после нахождения кроликов в среде, насыщенной кислородом (90 %), в их крови, оттекающей от почек, присутствует ингибитор эритропоэза. У больных нефритом животных в плазме происходит снижение эритропоэтинов и увеличение ингибиторов эритропоэза, а в костном мозге падает содержание эритробластов.

В почках происходит синтез в основном в мелких сосудах ЮГА и сохранение фермента *урокиназы*, активирующего плазминоген (профибринолизин) и процессы фибринолиза. Урокиназа поступает в кровь и лишь в небольшом количестве в мочу.

Кровь, протекая через почки, обогащается *антикоагулирующими факторами*, в ней повышается уровень гепарина—антитромбина.

В почках образуется гиппуровая кислота, аммиак и др. Согласно данным, в почках жвачных животных образуются ацетоновые тела.

Превращение веществ. В почках происходит превращение некоторых веществ: отщепление сульфатов и фосфатов от серы и фосфорсодержащих соединений; окисление промежуточных продуктов жиров (β-окисление промежуточных продуктов жиров); превращение аминокислот, расщепление пептидов, дезаминирование аминокислот; обезвреживание путем образования парных органических кислот некоторых вредных веществ, синтезирующихся или поступающих в организм (фенолы и др.); превращение витамина D_3 в биологически более активный метаболит (1,25-ДИ-ОН-D_3). В почках птиц гипоксантин превращается в мочевую кислоту.

За счет всех почечных процессов (фильтрации, реабсорбции, секреции, синтеза и превращения) система почек и мочевыводящих путей обеспечивает выделение из организма чужеродных веществ, конечных нелетучих продуктов обмена веществ, токсических продуктов, поддерживает постоянство условий внутренней среды организма.

16.1.3. ВЫДЕЛЕНИЕ ИЗ ОРГАНИЗМА ЧУЖЕРОДНЫХ ВЕЩЕСТВ И НЕЛЕТУЧИХ ПРОДУКТОВ ОБМЕНА. ПОДДЕРЖАНИЕ КИСЛОТНО-ОСНО́ВНОГО РАВНОВЕСИЯ В КРОВИ

Выделение из организма чужеродных веществ, нелетучих продуктов обмена. Попадающие в кровь и лимфу вещества выводятся благодаря процессам фильтрации и секреции. Одни из выделяемых с мочой веществ фильтруются в клубочках, другие фильтруются и секретируются или только секретируются. Например, ряд компонентов плазмы фильтруется, но при избытке реабсорбируется в канальцах не полностью.

Почками с мочой выделяется большое количество самых разнообразных органических и неорганических веществ: гиппуровая кислота, парааминогиппурат, диодраст, феноловый красный, мочевина, креатинин, мочевая кислота, ацетоновые тела, лимонная кислота, пенициллин, хлортиазид, гуанидин, метилгуанидин, пиперидин, аденин, гуанин, ксантин, гипоксантин, тиамин, холин, тетраметиламмоний, тетраэтиламмоний, тетрабутиламмоний, триметилоксиламмоний, толазолин, гормоны, витамины, сахара, аминокислоты, белки, индикан, уробилин, урохром, эфиросерные кислоты, соли, кислоты, ионы и др.

Выделение с мочой веществ, фильтрация и секреция возрастают пропорционально повышению концентрации их в плазме в определенных пределах. Как только секреция достигает максимального уровня, она становится постоянной и не зависит от содержания вещества в плазме. При одновременном поступлении в организм двух или более веществ, переносимых в почечных канальцах одной и той же системой активного транспорта, величины максимальной секреции их уменьшаются. Так, феноловый красный уменьшает выделение диодраста и наоборот.

Секреция ряда органических веществ зависит от уровня транспорта натрия; уменьшение транспорта натрия сопровождается уменьшением секреции этих веществ.

Поддержание кислотно-осно́вного равновесия. Реакция внеклеточной жидкости (прежде всего pH крови) около 7,4. Такой слабощелочной реакцией крови и межклеточной жидкости обеспечивается нормальное течение обменных процессов в тканях.

Кислотами считают вещества, которые могут служить донаторами ионов H^+, а основаниями — вещества, способные присоединять и связывать ионы H^+. Активная реакция плазмы крови и интерстициальной жидкости зависит от соотношения концентрации кислот и оснований. Образование в процессе метаболизма неорганических (H_2SO_4) и органических кислот (фосфопировиноградной, молочной, уксусной, ацетоуксусной, оксимасляной, α-кетокислот) способствует освобождению ионов H^+. При соединении этих кислот с буферными основаниями запасы буферных оснований могут снижаться, что влечет за собой освобождение из организма эквивалентного количества ионов H^+. Донаторами ионов H^+ при этом могут служить угольная кислота ($H^+ \cdot HCO_3^-$), ионы вторичного фосфата ($H^+ \cdot HPO_4^{2-}$), ионы аммония ($H^+ \cdot NH_3^-$).

Освобождение ионов H^+ для поддержания кислотно-основного равновесия связано с интенсивным образованием в организме аммиака, поступлением большого количества калиевых солей органических кислот. Метаболизм органического остатка этих солей включает присоединение ионов H^+, а это ведет к снижению их концентрации в организме.

Поддержание кислотно-основного равновесия в организме обеспечивают три основных механизма: буферные системы, легочные механизмы регуляции угольной кислоты в крови, экскреция ионов H^+ или HCO_3^- с мочой. Секреция ионов H^+ и NH_3^- лежит в основе деятельности почек по регуляции кислотно-основного равновесия. Экскреция избытка кислот и оснований осуществляется в зависимости от условий, складывающихся в организме. Клетки канальца нефрона секретируют ионы H^+ в просвет канальца в обмен на реабсорбируемые ионы Na^+.

Ионы H^+ соединяются и с аммиаком; образующийся при этом аммоний замещает натрий в соединениях, а освобождающийся натрий реабсорбируется. При алкалозе почками экскретируются бикарбонаты.

Буферные системы (карбонатная, фосфатная, гемоглобиновая и белковая) способны обратимо связывать ионы H^+ и тем самым противодействовать изменению реакции среды.

Буферные системы плазмы крови препятствуют изменению pH. Основную роль в поддержании постоянства pH плазмы крови играет бикарбонатная буферная система (бикарбонат и сопряженная слабая угольная кислота). Угольная кислота в плазме образуется при гидратации диоксида углерода CO_2; содержание ее зависит от его парциального давления. Поддержание постоянства содержания CO_2 обеспечивается дыхательной системой. Уровень содержания бикарбоната во внеклеточной жидкости регулируется почками путем выведения нелетучих кислот, а поддержание постоянства обеспечивается благодаря реабсорбции HCO_3^-, секреции ионов H^+ и образования аммиака. Секреция ионов H^+ в значительной мере определяет реабсорбцию бикарбонатов и образование аммония. Секреция ионов H^+ и реабсорбция бикарбоната, в свою очередь, связаны с реабсорбцией фиксированных катионов Na^+, K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+} и анионов Cl^-, SO_4^{2-}. В этой связи роль почки в регуляции кислотно-основного равновесия заключается в регуляции соотношения между катионами и анионами. Разность между общим содержанием фиксированных анионов и катионов определяют по содержанию кислоты в моче.

В зависимости от типа корма, которым питается животное, почки выделяют кислоты или основания: у мясоядных и всеядных — кислоты (моча кислой реакции), у травоядных — основания (моча щелочной реакции).

Ионы H^+ выделяются с мочой в связанном состоянии с буферными системами в виде титруемой кислоты. В процессе образования титруемой кислоты, связывания иона H^+ с буферными системами (фосфатный буфер, буферные системы слабых органических кислот — β-оксимасляной, лимонной, креатинина и др.) уменьшается валентность аниона или анион превращается в нейтральную молекулу. Освобождающиеся при этом катионы (в основном натрий) реабсорбируются в кровь и пополняют щелочные запасы организма.

Профильтровавшиеся бикарбонаты в зависимости от условий, складывающихся в организме, в той или иной степени реабсорбируются пассивно, одновременно с изоосмотической реабсорбцией других веществ в проксимальных и дистальных канальцах в ионной форме или в результате взаимодействия ионов HCO_3^- с секретируемыми ионами H^+, образования угольной кислоты и распада ее на CO_2 и H_2O. У собаки свыше 99,9 % профильтровавшихся бикарбонатов реабсорбируется в канальцах. У овец выделяется значительное количество оснований. Секреция ионов H^+, образовавшихся в результате реакции гидратации CO_2 ($CO_2 + H_2O \rightarrow H^+ + HCO_3^-$), осуществляется клетками проксимальных и дистальных сегментов, собирательных трубок против концентрационного градиента. Образование и секреция их происходят с участием карбоангидразы.

Выделение кислоты осуществляется почками и с участием механизма образования и выделения аммиака. В проксимальных и в большей степени дистальных сегментах нефрона, а также собирательных трубках образуется значительное количество аммиака.

В почке из крови извлекаются аминокислоты — глютамин, аспарагин, аланин, гистидин, в меньшей степени глицин, лейцин, аспарагиновая кислота, метионин, глутаминовая кислота, лизин, аргинин, из которых и образуется аммиак (в основном из глутамина). В клетках канальцев обнаружены ферменты, катализирующие образование аммиака. Так, почки овец обладают значительной глутаминазной активностью; отделяющаяся моча содержит аммиак.

Образующийся аммиак выделяется из клетки путем пассивной диффузии. В просвете почечного канальца к аммиаку присоединяется H^+ и образуется ион аммония, который и используется в качестве основания для удаления кислотных радикалов.

В крови присутствует определенное количество конечных продуктов обмена, отражающих нормальный обмен веществ в организме. Любое отклонение содержания продуктов обмена в крови, поступление чужеродных веществ в кровь воспринимаются многочисленными специальными хеморецепторами венозного и лимфатического сосудистого русла. Информация с рецепторов распространяется по афферентным волокнам в нервный центр,

где в результате анализа и синтеза формируется программа действия, возбуждаются эфферентные нейроны, изменяется деятельность определенных желез внутренней секреции. Поток эфферентных импульсов по стимулирующим или тормозящим нервным волокнам, а также повышение или уменьшение концентрации определенных гормонов в крови вызывают приспособительные изменения почечных процессов. В результате увеличивается или уменьшается выделение нелетучих продуктов обмена, водородных ионов, кислых соединений, щелочных элементов, что обеспечивает поддержание постоянного уровня содержания нелетучих продуктов обмена, кислотно-основного равновесия.

Через эфферентные симпатические нервные волокна осуществляются раздельные программные влияния на почечные процессы, обеспечивающие сужение сосудов почек, уменьшение фильтрации, увеличение секреции веществ, повышение реабсорбции воды, натрия, глюкозы и др. Через эфферентные парасимпатические волокна блуждающих нервов осуществляются влияния, увеличивающие кровоток, фильтрацию, секрецию, уменьшающие реабсорбцию. Путем повышения образования и выделения антидиуретического гормона обеспечивается усиление реабсорбции воды, экскреции почками калия, кальция и магния. Под влиянием альдостерона увеличивается выведение кислых продуктов, реабсорбция натрия (за счет увеличения мощности натриевого насоса). Адреналин и норадреналин увеличивают выведение конечных продуктов обмена белков. Паратгормон и тиреокальцитонин участвуют в обеспечении почечных процессов, связанных с поддержанием необходимого соотношения между катионами и анионами.

16.1.4. ПОДДЕРЖАНИЕ ПОСТОЯНСТВА СОДЕРЖАНИЯ ВНЕКЛЕТОЧНОЙ ВОДЫ

Интенсивность обмена воды в организме характеризуется периодом ее биологического полувыведения, который составляет у овец 5,4 сут, крупного рогатого скота 3,2...4,2, у лошадей 8,4, у кур 3,6...7,3 сут.

В организме происходит кругооборот внеклеточной воды. Важную роль в этом процессе играет пищеварительный аппарат: в течение суток жидкая часть крови 10 раз проходит через пищеварительный аппарат. Значительная часть жидкости проходит через брюшную полость.

Почки принимают участие в поддержании постоянства содержания воды, выделяя в зависимости от состояния водного баланса организма в большом объеме гипотоническую (при увеличении

количества внеклеточной воды) или в малом объеме осмотически концентрированную (при уменьшении количества внеклеточной воды) мочу. Это участие почек осуществляется благодаря усилению или ослаблению процесса фильтрации воды в сосудистых клубочках и в основном уменьшению или увеличению реабсорбции ее в канальцах. Вода, которая выделяется с мочой, условно состоит из двух фракций: воды, являющейся растворителем продуктов обмена, подлежащих экскреции, — (C_{osm}), и воды, освобождающейся после дистальной реабсорбции солей натрия, — осмотически свободной воды (C_{H_2O}). *Объем выделяющейся осмотически свободной воды* характеризует величина C_{H_2O} — гидроурез. В связи с этим общий объем диуреза $V = C_{osm} + C_{H_2O}$. Отсюда $C_{H_2O} = V - C_{osm}$.

Условный объем осмотически связанной фракции мочи (мл/мин), служащий для выделения растворенных осмотически активных веществ, вычисляют по формуле

$$C_{osm} = \frac{V_{osm}}{P_{osm}} V,$$

где V_{osm} — концентрация осмотически активных веществ в моче; P_{osm} — концентрация осмотически активных веществ в плазме.

Объем реабсорбированной осмотически свободной воды характеризует максимальная реабсорбция осмотически свободной воды.

Максимальную реабсорбцию осмотически свободной воды (Tc_{H_2O}) при осмотическом концентрировании определяют по разности между тем объемом, в котором должны были быть растворены выделяемые почкой осмотически активные вещества при равенстве осмотических концентраций мочи и плазмы крови, и действительным объемом выводимой в 1 мин мочи: $Tc_{H_2O} = C_{osm} - V$.

Показателем состояния осморегулирующей функции почки служит и концентрационный показатель осмотически активных веществ V_{osm}/P_{osm}. У сельскохозяйственных животных он выше 1.

Константный уровень и любые изменения объема внеклеточной воды воспринимаются специальными волюморецепторами сосудистого русла, осморецепторами тканей органов и гипоталамической области. В результате сигнализаций от рецепторов возбуждается определенная система центральных нервных образований — центр водного обмена, расположенный в гипоталамусе и на других уровнях центральной нервной системы. В нем формируется программа действия, которая через эфферентные проводники и гуморальным путем через железы внутренней секреции приводит в действие специальные эффекторные аппараты внутреннего и

внешнего звена саморегуляции данной системы, вследствие чего восстанавливается константный уровень внеклеточной воды.

Бóльшую роль в удержании воды в организме играет *антидиуретический гормон*. Дистальный отдел почечных канальцев непроницаем для воды. Антидиуретическим гормоном встраиваются в мембраны клеток дистального отдела почечного канальца специальные водные каналы, и через них происходит реабсорбция воды из первичной мочи.

Внутренние механизмы саморегуляции данной системы включают в себя перераспределение воды, изменение объема содержания воды в органах депо, кругооборота внеклеточной воды, систолического объема, тонуса сосудов, деятельности потовых желез и почек.

Информация о восстановлении константного уровня содержания внеклеточной воды по каналам обратной афферентации поступает в нервный центр и обеспечивает оценивание приспособительного эффекта, а также формирование новой программы действия, соответствующей сложившимся условиям.

В связи с непрерывной потерей части воды с мочой и ограниченностью запасов воды внутреннее звено саморегуляции постоянства содержания внеклеточной воды не может длительное время обеспечивать необходимый уровень воды в организме. Поэтому при дефиците воды в организме в системе, поддерживающей постоянство содержания внеклеточной воды, включаются специальные механизмы, расположенные в гипоталамусе и других отделах нервной системы, вместе с корой больших полушарий, которые заблаговременно побуждают животное к поиску источника, т. е. возникает мотивация жажды. Целенаправленное поведение животного заканчивается приемом воды. Вода, поступая в организм, действует на рецепторы пищеварительного аппарата и уже с этих рецепторов обусловливает сенсорное удовлетворение жажды. Поступая в кишечник, вода всасывается в кровь, вследствие чего ускоряется восстановление константного уровня внеклеточной воды.

Сенсорное удовлетворение жажды позволяет только на основе сигнальных информационных влияний быстро включать механизмы удовлетворения исходной потребности организма в воде.

Сигнальные информационные влияния с рецепторов ротовой полости, желудка и кишечника при избыточном приеме воды быстро, до поступления воды в кровь, включают и механизмы удаления лишнего объема из организма: повышается фильтрация воды в сосудистых клубочках и уменьшается реабсорбция в дистальных отделах и собирательных трубочках, увеличивается диурез.

16.1.5. ПОДДЕРЖАНИЕ ПОСТОЯНСТВА УРОВНЯ НАТРИЯ ВО ВНЕКЛЕТОЧНЫХ ЖИДКОСТЯХ

Для организма животных необходимо поддержание постоянства содержания натрия во внеклеточных жидкостях, так как натрий и хлор в значительной степени обеспечивают осмотическое давление — одну из жестких констант. Натрий является доминирующим катионом внеклеточных жидкостей, поэтому его содержание тонко контролируется специальными механизмами, особенно почечными. В почках в зависимости от содержания натрия и воды в организме изменяется соотношение процессов клубочковой фильтрации и канальцевой реабсорбции натрия. В результате этого происходит выделение избытка натрия из организма или сохранение натрия в организме. При повышении содержания натрия в крови увеличивается его фильтрация и уменьшается реабсорбция, при снижении происходят обратные изменения почечных процессов. Величина *выделения натрия* равна произведению концентрации натрия в моче на объем диуреза. Выделение натрия не зависит от величины диуреза.

Всякое изменение содержания натрия во внеклеточных жидкостях, осмотического давления вызывает изменение потока информации с осморецепторов и специальных рецепторов в пищеварительном аппарате, сосудах, тканях и гипоталамусе. Осморецепторы супраоптического ядра гипоталамуса — специальные клетки с вакуолью — расположены в непосредственной близости к капиллярам. Уменьшение осмотического давления крови сопровождается поступлением воды из капилляра в вакуоль и увеличением ее объема. При увеличении осмотического давления из вакуоли клетки вода поступает в сосудистое русло и клетка сморщивается. Изменение состояния клетки трансформируется в соответствующий нервный процесс.

Информация, поступающая в нервный центр со специальных рецепторов, воспринимающих концентрацию натрия, и осморецепторов, обеспечивает формирование программы действия, которая через эфферентные нервные проводники и гуморальным путем через железы внутренней секреции активирует эффекторные аппараты саморегуляции системы. При недостатке натрия в организме на основе информации с рецепторов формируется натриевая (солевая) мотивация. Определяющее значение при этом имеют восходящие активирующие влияния соответствующих гипоталамических центров на другие структуры мозга и кору больших полушарий. Солевая мотивация выражается в целенаправленном поведении, обеспечивающем поиск источника соли. Поступая в пищеварительный аппарат, соль всасывается в кровь,

распределяется в организме, в результате восстанавливается необходимый уровень натрия и осмотического давления в организме. Соль и вода находятся в организме в определенных соотношениях благодаря взаимодействию функциональных систем, поддерживающих постоянство содержания внеклеточных воды, натрия, солей.

16.1.6. ПОДДЕРЖАНИЕ ПОСТОЯНСТВА УРОВНЯ И СООТНОШЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ИОНОВ ВО ВНЕКЛЕТОЧНЫХ ЖИДКОСТЯХ

Минеральные элементы находятся в клеточной среде и во внеклеточных жидкостях (интерстициальной, крови и лимфе) в виде растворимых солей. Соли, растворимые в жидкостях, частично или полностью диссоциируют на ионы — катионы (металлы) и анионы (кислотные остатки). Сумма положительных ионов (катионов) и отрицательных (анионов) находится во всех жидкостях организма в эквивалентном соотношении, поэтому они электронейтральны. Для отображения электролитного состава жидкостей организма используют *ионограмму*. У сельскохозяйственных животных ионный состав (ионограмма) плазмы и межклеточной жидкости поддерживается стабильно при разных условиях кормления и содержания. В 100 мл сыворотки крови содержание кальция составляет 9...13 мг, фосфора неорганического — 3...7, магния — 1,7...5, калия — 15...22, натрия — 310...350, железа — 0,1...0,2 мг, марганца — 1,7...2,5 мкг, цинка — 60...160, меди — 60...200, йода — 2...8 мкг.

Большую роль в поддержании постоянства содержания биологически активных ионов в организме играют почки. Для большинства ионов поддержание определенного уровня содержания их во внеклеточных жидкостях осуществляется путем изменения соотношения между фильтрацией данного иона в клубочках и его реабсорбцией в канальцах. Уменьшение фильтрации и повышение реабсорбции иона ведет к уменьшению его выделения. Увеличение фильтрации и уменьшение реабсорбции иона сопровождается усилением его выделения. Избыток калия удаляется и путем секреции. Процессы реабсорбции и секреции отдельных ионов часто взаимосвязаны. Так, реабсорбция магния изменяется в результате изменения транспорта кальция в канальцах почки. Транспорт кальция и магния в проксимальных канальцах тесно связан с реабсорбцией натрия.

Всякое изменение концентрации ионов в крови, интерстициальной жидкости и лимфе вызывает возбуждение специфических рецепторов сосудов, тканей и соответствующих отделов гипоталамической области, где располагаются нейроны нервного центра системы. Возникшее нервным и гуморальным путем возбуждение гипоталамических отделов центра регуляции ионного обмена приводит к соответствующим процессам, составляющим внутреннее звено саморегуляции данной системы. Прежде всего под влиянием эффекторных и гуморальных факторов происходит перераспределение ионов между внеклеточной жидкостью и резервными образованиями ионов организма — депо (печень, мышцы, кости). Затем изменяется деятельность почек, потовых желез, желудочно-кишечного тракта. Ведущим в данной системе является внешнее звено саморегуляции — солевая мотивация, складывающаяся за счет восходящих активирующих влияний соответствующих гипоталамических центров на другие структуры мозга и кору больших полушарий.

Солевая мотивация, вызванная специфической информацией с рецепторов внутренних органов о дефиците или избытке того или иного иона, проявляется в определенной поведенческой реакции. При недостаточном поступлении в организм тех или иных элементов животное начинает предпочитать пищу, содержащую эти недостающие элементы, и наоборот, при избыточном поступлении в организм определенного элемента отмечается понижение аппетита к пище, содержащей его.

16.1.7. ПОДДЕРЖАНИЕ УРОВНЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ПРОДУКТОВ ОБМЕНА ВО ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЕ ОРГАНИЗМА

В каждый момент в крови и интерстициальной жидкости содержится определенный уровень питательных веществ и промежуточных продуктов обмена, который обеспечивает нормальное течение обменных процессов. Важную роль в поддержании этого уровня играют почки.

Почечные клетки в зависимости от концентрации глюкозы в крови извлекают из нее или освобождают в кровь глюкозу и тем участвуют в поддержании ее гомеостаза. Почки участвуют в поддержании гомеостаза аминокислот путем изменения уровня экскреции их и превращения белка в зависимости от концентрации аминокислот в плазме. У жвачных животных в почечных собирательных трубках в значительных количествах может реабсорбироваться мочевина, которая затем извлекается из крови слюнными железами, стенкой рубца и используется бактериями для синтеза аминокислот.

При ацидозе в почках образуются аланин, серин, орнитин и ряд других кислот из продуктов межуточного обмена в результате переаминирования. Почки принимают участие в виде β-окисле-

ния промежуточных продуктов превращения жиров. В них осуществляется промежуточное превращение некоторых витаминов и др.

Всякое изменение содержания питательных веществ и промежуточных продуктов обмена во внутренней среде организма воспринимается хеморецепторами сосудов и тканей. Информация с рецепторов поступает в нервный центр системы — продолговатый мозг и гипоталамические отделы пищевого центра. В результате афферентного синтеза формируется программа действия, которая через эфферентные нервные проводники и гуморальным путем через железы внутренней секреции приводит к изменению процессов в органах депо питательных веществ: печени, мышцах, жировой ткани, почках. Кроме того, происходит перераспределение питательных веществ от менее значимых к более важным органам. Так, за счет внутренних вегетативных механизмов во внутреннюю среду поступают или из внутренней среды извлекаются питательные вещества и промежуточные продукты обмена, восстанавливается и поддерживается их оптимальный уровень. Через механизмы обратной афферентации осуществляется постоянная информация пищевого центра о результатах совершенного системой действия.

16.1.8. ОБЕЗВРЕЖИВАНИЕ И ВЫДЕЛЕНИЕ ИЗ ОРГАНИЗМА ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Во внутреннюю среду организма могут поступать ядовитые вещества с кормами и водой, а также образующиеся в результате превращения корма в пищеварительном аппарате под действием бактерий, всосавшихся в ткани веществ. В организме они превращаются с образованием парных неядовитых соединений, обезвреживаются и выделяются в основном почками благодаря процессам превращения, фильтрации, синтеза и секреции.

Выражением этой роли почек является образование и выделение гиппуровой кислоты, разрушение кетоновых тел. Гиппуровая кислота синтезируется из бензойной кислоты, образующейся из растительной пищи, и глицина, а также из фенилпропионовой кислоты и глицина. В почках фенилпропионовая кислота путем окисления переходит в бензойную. Путем образования парных соединений обезвреживаются фенолы, образуется хондроитиносерная кислота, которая отсутствует в крови, но содержится в моче.

Ядовитые вещества воспринимаются сосудистыми хеморецепторами ряда органов и тканей. Информация с рецепторов поступает в нервный центр, расположенный в гипоталамусе и на других

уровнях центральной нервной системы. За счет возбуждения его нейронов формируется программа действия, которая нервным и гуморальным путем включает деятельность исполнительных органов — определенные структуры и процессы печени, почек, пищеварительного аппарата в целом, других органов, обеспечивая обезвреживание и выделение из организма токсических продуктов обмена.

16.1.9. ПОДДЕРЖАНИЕ АРТЕРИАЛЬНОГО ДАВЛЕНИЯ

В результате регионарного распределения давления в сосудах в организме создаются нормальные условия для обмена жидкостью и растворенными в ней веществами между кровью и тканями, для общего обмена веществ. Особая роль в поддержании артериального давления принадлежит почкам. В почках образуется *ренин*, который поступает в кровь и действует на гликопротеид *ангиотензиноген*. Ренин разрывает в молекуле ангиотензиногена пептидную связь, образованную двумя остатками лейцина, в результате чего освобождается декапептид — *ангиотензин*-I. В плазме и тканях содержится пептидаза — «превращающий фермент», под действием которой преимущественно в легких из ангиотензина-I образуется октапептид — *ангиотензин*-II. Ангиотензин-II обладает очень высокой биологической активностью, вызывает сужение сосудов и поддерживает определенный уровень артериального давления, почечного кровообращения и фильтрации. Он стимулирует секрецию альдостерона, влияя на транспорт натрия и воды в канальцах почек, обеспечивает сохранение натрия и воды в организме и тем самым участвует в поддержании уровня кровяного давления.

Ангиотензин разрушает ангиотензиназа-А, пептидазы крови и тканей. Образующиеся в почках *медуллин* и *простагландины* оказывают сосудорасширяющее действие.

Возникающие отклонения уровня кровяного давления воспринимаются специальными барорецепторами, широко представленными в сосудистом русле: в дуге аорты, синокаротидной области, разветвлении легочной артерии, мезентериальных сосудах, устье полых вен. Барорецепторы обладают рядом свойств: 1) спецификой (каждая группа рецепторов воспринимает определенный диапазон изменений давления); 2) выраженными изменениями залповой активности на быстрые колебания давления; 3) увеличением импульсации в геометрической прогрессии на одинаковую величину прироста артериального давления при более высоком исходном уровне; 4) восприятием колеблющегося давления в своем диапазоне. Всякие изменения давления вызывают сигна-

лизацию от рецепторов, которая по специальным афферентным нервам — депрессорным от дуги аорты и синусным от синокаротидной области — поступает в сосудодвигательный нервный центр, к клеткам, расположенным в области солитарного тракта и его ядра, распространяется в восходящем направлении к гипоталамусу и лимбическим структурам мозга. Характер импульсации афферентных нервов точно соответствует параметрам изменения артериального давления.

В результате афферентного синтеза в нервном центре формируется программа действия, которая по эфферентным каналам передается к периферическим исполнительным механизмам: сосудам, сердцу, органам депо крови, кровообразования и кроверазрушения, почкам. Изменяется соотношение нисходящих тонических сосудосуживающих влияний через симпатические нервные волокна на сосуды и нисходящих тонических тормозящих сердечную деятельность влияний через парасимпатические нервные волокна. Осуществляются влияния через железы внутренней секреции, почки. Изменяется концентрация в крови адреналина, норадреналина, вазопрессина, простагландинов, медулинов, ангиотензина. Включаются кинин-калекреиновые механизмы, ренин-ангиотензиногенный механизм.

Эфферентные нервные и гормональные влияния изменяют тонус сосудов, минутный объем сердца, вязкость крови, объем циркулирующей крови, скорость кровотока, степень депонирования крови, кровообразование и кроверазрушение соответственно складывающимся условиям, и тем самым артериальное давление поддерживается на уровне, который обеспечивает нормальное течение метаболических процессов в тканях.

16.1.10. ПОДДЕРЖАНИЕ КОЛИЧЕСТВА ФОРМЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ КРОВИ

В крови содержится определенное количество эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов, соответствующее определенному физиологическому состоянию организма на данный период. Значительную роль в поддержании постоянства количества форменных элементов в крови играют почки. Наряду с тем что почки являются рецепторной зоной, органом кроверазрушения, в них образуются биологически активные вещества — *эритропоэтины, лейкопоэтины* и *тромбоцитопоэтины*, которые участвуют в приспособлении интенсивности образования форменных элементов крови к потребностям организма.

Уменьшение эритроцитов и кислорода в крови, потеря крови стимулируют образование эритрогенина в почках, который, поступая в кровь, действует на эритропоэтиноген плазмы и превращает его в активный эритропоэтин. Он, действуя непосредственно на костный мозг, стимулирует в нем дифференциацию основных клеток в сторону эритробластического ряда, а также развитие эритробласта и нормобласта, синтез гемоглобина.

Образование лейкопоэтинов в почках способствует уменьшению числа лейкоцитов в крови и проникновению в организм чужеродных веществ. Лейкопоэтины, поступая в кровь, стимулируют дифференциацию основных клеток костного мозга (и лимфоидной ткани) в сторону гранулоцитопоэза, митотическую активность молодых элементов гранулоцитопоэза, ускоряют их созревание и выход из синусов костного мозга (и лимфоидной ткани) в кровь. Соответственно видам лейкоцитов различают нейтрофилопоэтин, эозинофилопоэтин и т. д.

При тромбоцитопении усиливается образование тромбоцитопоэтина.

Помимо стимуляторов кроветворения в почках образуются *ингибиторы* эритропоэза, лейкопоэза и тромбоцитопоэза.

Благодаря образованию и выделению почками *урокиназы* и *гепарин-антитромбина* почечные структуры и процессы включаются также в противосвертывающую систему.

Константный уровень содержания форменных элементов в крови воспринимается специальными рецепторами, расположенными в синокаротидной области, дуге аорты, селезенке, печени, поджелудочной железе, желудке и кишечнике (особенно двенадцатиперстной кишке), костном мозге, лимфатических узлах, почках. Информация с рецепторов поступает в нервный центр — структуры гипоталамуса, лимбическую систему, ретикулярную формацию, другие структуры головного мозга, кору больших полушарий, спинной мозг. В результате афферентного синтеза в нервном центре формируется программа действия, которая через эфферентные нервные пути и гуморально через железы внутренней секреции и почки передается на периферические исполнительные механизмы — костный мозг, лимфатические узлы, селезенку, печень, другие органы депо крови, сердце, сосуды. Изменяется скорость кровотока, происходит перераспределение крови, депонирование или выход форменных элементов из депо, кровообразование и кроверазрушение.

Эфферентные влияния осуществляются через симпатические и парасимпатические волокна, идущие в составе чревных и других симпатических ветвей, блуждающих, седалищного, бедренного, плечевого и других нервов, а также с помощью гормонов — соматотропного, адренокортикотропного, адреналина, норадреналина, эстрогенов, андрогенов, тироксина, паратгормона, инсулина, тимозина, эритропоэтина, лейкопоэтина и тромбоцитопоэтина.

В результате почечных процессов, связанных с поддержанием постоянства условий внутренней среды организма, образуется моча — жидкий экскрет: 0,8...1,2 мл в 1 мин в расчете на 1 м^2 поверхности тела. Моча содержит различные конечные продукты белкового, углеводного, жирового, минерального, витаминного и других обменов, которые подлежат удалению из организма. Нарушения в обмене веществ сопровождаются изменениями соотношения веществ в моче. Небольшая часть конечных продуктов обмена выводится с потом и пищеварительными соками.

16.2. СИСТЕМА МОЧЕВЫВЕДЕНИЯ

В результате всех почечных процессов клубочковый фильтрат, пройдя через каналец нефрона и собирательную трубку, превращается в мочу и по общему протоку поступает в органы системы мочевыведения. Она обеспечивает перемещение мочи по органам системы, накопление ее в мочевом пузыре и периодическое выделение из организма.

16.2.1. МОЧА

Мочеобразование — совокупность почечных процессов и функций, связанных с поддержанием постоянства условий внутренней среды организма (гомеостаза).

М о ч а — жидкий экскрет, образующийся в почке в результате почечных процессов и функций, связанных с поддержанием постоянства условий внутренней среды организма. Общее количество, состав и соотношение отдельных компонентов мочи зависят от типа питания, характера и интенсивности обмена веществ в организме, продуктивности, физической нагрузки, активности нервно-гуморальных механизмов регуляции.

Состав мочи в определенной мере служит показателем соответствия рациона потребностям организма, а также характера обмена веществ. Интенсивность многих почечных процессов зависит от особенностей обменных процессов, количества и соотношения различных компонентов в кормах, необходимых для удовлетворения потребностей организма. Моча содержит различные конечные продукты белкового, углеводного, жирового и минерального обмена, подлежащие удалению из организма. Объем выделяемой мочи у молодняка сельскохозяйственных животных составляет 1,0...2,6 мл/мин в расчете на 1 м^2 поверхности тела, а у взрослых животных — 0,8...1,2 мл/мин/м^2.

Свежая моча — прозрачная жидкость без осадка; цвет мочи у животных различных видов от светло-желтого до темно-коричневого. Моча обладает характерным запахом, зависящим от присутствия летучих кислот.

Плотность мочи 1,010...1,070. Осмотическое давление достигает 20,2...40,4 · 10^5 Па (с колебаниями от 6,06 до 113,12 Па в зависимости от содержания в моче осмотически активных веществ). Миллиос-молярность на 1 л мочи составляет у свиньи (682,5 ± 186,3), у других животных (1150 ± 102). Моча травоядных животных имеет щелочную реакцию (pH 7,2...8,7), всеядных — щелочную и кислую (pH 6,5...7,8), плотоядных — кислую (pH 5,0...7,0).

Растительные корма содержат мало белков и много углеводов; в результате распада и окисления белков в организме образуется незначительное количество неорганических и органических кислот. Поэтому у травоядных животных в моче присутствуют преимущественно средние и основные соли (Na_2HPO_4, $KHCO_3$, Na_2SO_4 и др.), растворы которых имеют нейтральную и щелочную реакцию.

У плотоядных животных кислая реакция мочи. Это обусловлено тем, что в результате распада и окисления в организме большого количества белков корма образуется избыток неорганических и органических кислот. Органические кислоты в основном превращаются до диоксида углерода и воды: сера аминокислот и фосфор нуклеопротеидов и фосфопротеидов в процессе обмена — в серную и фосфорную кислоты. Они выделяются в виде кислых солей (NaH_2PO_4, NH_4HSO_4 и др.), что обусловливает кислую реакцию мочи.

Количество выделяемых с мочой кислых продуктов определяют путем нейтрализации мочи щелочью и обозначают как *титруемая кислотность* (сумма кислот и кислых солей). *Нетитруемую кислотность* (сумма кислот, находящихся в моче в виде аммиачных солей) находят путем определения количества аммиака в моче. Образующиеся в процессе обмена веществ минеральные кислоты нейтрализуются катионами, поступающими с кормом, и аммиаком, образующимся при дезаминировании аминокислот. Аммиак связывается глутаминовой кислотой и в составе безвредного глутамина переносится кровью в почки; здесь глутамин освобождает аммиак. Аммиак, нейтрализуя кислоты, образует с ними кислые или средние соли аммония ($NH_4H_2PO_4$, $(NH_4)_2SO_4$ и др.), которые выделяются с мочой.

В состав мочи входит 96 % воды и около 4 % сухих веществ. Соответственно почечным процессам и участию почек в поддержании ряда констант внутренней среды организма в моче много различных органических и минеральных веществ, газов.

Органические вещества мочи. В моче содержится *мочевина* — основной азотсодержащий продукт обмена белков. Концентрация ее зависит от количества белков в корме, интенсивности обменных процессов. Абсолютное содержание мочевины в суточном объеме мочи у коровы составляет 60...100 г. От общего количества азота мочи на азот мочевины проходится 82...85 %. Кроме мочевины в ней присутствуют и другие азотсодержащие продукты обмена белка: аммиак, пурины и пиримидины, креатинин, креатин, гиппуровая кислота и др.

Абсолютное содержание *аммиака* невелико и составляет $^1/_{200}$ от общего азота мочи. Так, у лошади за сутки выделяется с мочой около 0,40 г. Выделение аммиака с мочой увеличивается при скармливании высококонцентрированных кормов. При избытке кислот в организме аммиак участвует в нейтрализации этих кислот и соответственно уменьшается образование мочевины.

В моче представлены *пурины* — мочевой кислотой, аллантоином, аденином, гуанином, гипоксантином, ксантином, и *пиримидины* — цитозином, урацилом, тимином. Пурины и пиримидины образуются при распаде в организме нуклеопротеидов, и количество их в моче отражает обмен специальных белков.

Основной представитель пуринов в моче у сельскохозяйственных животных — *аллантоин*. Много аллантоина присутствует в моче коровы, свиньи, собаки (92...97 % общего азота пуринов мочи), меньше — в моче овцы (64 %) и лошади (87,5 %). Мочевая кислота находится в моче животных в свободном состоянии и в виде калиевых и натриевых солей (уратов) в небольшом количестве (0,05...0,2 мг%). На долю остальных пуринов приходится от 0,6 % (лошадь, корова) до 20 % (овца) от общего азота пуринов.

Конечным продуктом обмена белков мышц является *креатин*, который в тканях превращается в *креатинин*. Содержание креатинина в моче незначительно: свиньи и коровы — 0,01...0,009 %, лошади, овцы и козы — 0,0035...0,005 %.

С мочой у травоядных животных в больших количествах выделяется *гиппуровая кислота* — продукт нейтрализации бензойной кислоты аминокислотой глицином. В суточном объеме мочи овец количество ее составляет 30 г, лошадей и коров — до 160 г.

В небольших количествах в моче присутствуют *индикан*, оксалуровая и фенацетуровая кислоты, аминокислоты (400... 2000 мг) — тирозин, цистин, лейцин, цистеин, глицин и др., нуклеиновые кислоты, амины — тирамин, гистамин, этиламин, триметиламин и др., желчные кислоты, холестерин, щавелевая кислота, глюкуроновая кислота (в виде эфиров со многими вредными продуктами обмена веществ — фенолом, индолом, скатолом), янтарная, муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная и валерьяновая кислоты (содержание этих кислот характеризует обмен веществ в преджелудках у жвачных). В моче всегда содержится *фенол* (около 1,0 г на 1 л) и *паракрезол* (продукты гниения белков корма в толстом отделе кишечника), *эфиросерные кислоты* — фенолсерная, крезолсерная, индоксилсерная, скатоквилсерная, бренцкатехинсерная, гидрохинсерная (продукты защитных синтезов в печени), а также нейтральная *сера*, кроме эфиросерных кислот и сульфатов. Из тирозина и фенолаланина в кишечнике под действием микроорганизмов образуются и поступают в кровь и мочу ароматические оксикислоты — параоксифенилуксусная, параоксифенилпропионовая и др. В моче могут находиться в небольшом количестве белки (100...1600 мг), глюкоза (150...1500 мг).

У травоядных и всеядных (меньше) животных моча содержит кетоновые тела. У коров около 2000 мг: преобладает β-оксимасляная кислота (до 78 %), меньше фракции ацетон + ацетоуксусная кислота (до 31 %). В моче присутствуют водорастворимые витамины, все гормоны или продукты их превращения, ферменты (пепсин, трипсин, амилаза, липаза, фосфатаза, гиалуронидаза и др.), а также пигменты: урохром (придает желтый цвет), урохромоген, уроэритрин, уробилиноген (под влиянием света и слабых окислителей переходит в уробилин).

Неорганические вещества мочи. Они представлены ионами Na, K, Ca, Mg, P, S, Cl, SO_4, PO_4, CO_3, F, Fe, Mn, Zn, Al, Cu, Co, Mo, Br и др. Основные макроэлементы содержатся в виде фосфатов, хлоридов, сульфатов, карбонатов — солей нейтральных, кислых и щелочных соединений; аммоний с соляной, угольной, фосфорной и серной кислотами.

В моче находятся различные осадки, состоящие из неорганических и органических веществ: фосфат кальция, фосфат аммония — магния, кислый мочекислый аммоний, карбонат кальция, оксалат кальция и др. в щелочной моче и калийные и натриевые соли мочевой кислоты, оксалат кальция, кислый фосфат кальция в кислой моче. При нарушении обмена веществ, обусловленном неправильным кормлением, осадки иногда образуют мочевые камни в почечной лоханке или мочевом пузыре.

Газы мочи. В моче присутствуют N_2, CO_2, O_2.

У жвачных животных в раннем постнатальном периоде в связи со становлением процессов рубцового метаболизма и увеличением потребления растительных кормов отмечается заметное увеличение концентрации кетоновых тел, азота и углерода в моче.

Включение в рацион жвачных мочевины, одно- и двузамещенных фосфатов аммония в качестве сбалансированных подкормок, обусловливающее увеличение напряженности азотистого и фосфорно-кальциевого обмена, сопровождается повышением содержания в моче азота и фосфора.

При силосном, малоконцентратном и бесконцентратном кормлении коров, характеризующемся фосфорным недокармливанием и кальциевым перекармливанием, в моче значительно (до следов) падает уровень фосфора.

При поедании кислых рационов (отношение кислых эквивалентов к основным 1,05; 1,41 и 1,19) у травоядных животных развивается метаболический ацидоз, сопровождающийся повышением титрационной кислотности мочи; при щелочных рационах (отношение кислотных эквивалентов к основным 0,21 и 0,24) развивается метаболический алкалоз, повышается титрационная щелочность. Нарушение белкового обмена в этих условиях сопровождается протеинурией и значительным увеличением содержания мочевины в крови и моче.

Нарушение протеолиза (усиление гнилостного распада белков в толстых кишках) и кислотно-основного равновесия в организме приводит к повышенному выведению азота с мочой почками. Изменение кислотно-основного равновесия во всех случаях вызывает нарушение минерального обмена, проявляющееся значительным увеличением экскреции почками Ca, F, Mg, Na, Ca, Cl, S.

При кислых рационах происходит снижение общей ионной концентрации мочи за счет калия и кальция. Одновременно возрастает содержание натрия и магния. При избытке протеина в рационе возрастает содержание в моче натрия и фосфатов.

16.2.2. ВЫВЕДЕНИЕ МОЧИ ИЗ ОРГАНИЗМА

Выведение образующейся мочи из организма обеспечивает система мочевыведения, включающая следующие структуры. 1. Баро- и хеморецепторы почечных чашечек, лоханок, мочеточников, мочевого пузыря, мочеиспускательного канала и афферентные проводники, идущие в составе блуждающих, чревных и тазовых нервов, ветвей подчревного сплетения. 2. Нервный центр (совокупность нейронов, расположенных в пояснично-крестцовой области спинного мозга, варолиевого моста, среднего мозга, заднего гипоталамуса, таламуса и коры головного мозга). 3. Эфферентные симпатические и парасимпатические волокна, идущие в составе блуждающих и внутренностных нервов (к чашечкам, лоханкам, мочеточникам), тазовых нервов и ветвей каудального брыжеечного и тазового сплетений (к мочевому пузырю), срамного нерва (к наружному сфинктеру мочеиспускательного канала). 4. Исполнительные органы — почечные чашечки (малые и большие), лоханка(и), мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал.

Каждая большая почечная чашечка имеет основание, обращенное к лоханке, со сфинктером калицис; средняя часть ее — в виде

воронки; верхушка — со сфинктером форницис. У верхушки собираются одна или несколько малых почечных чашечек, в которые входят собирательные протоки (около 10), причем каждая чашечка заключает один или несколько сосочков. Каждый сосочек имеет до 25 отверстий, которыми заканчиваются собирательные протоки почечных пирамид. Большие чашечки в числе двух-трех открываются в почечную лоханку. Форма лоханки в виде разновидностей конического мешка, переходящего в мочеточник. На месте перехода лоханки в мочеточник находится пиелоуретральное соустье. Мочеточник имеет вид цилиндрической слегка уплощенной трубки. В мочевой пузырь он входит под углом и открывается со стороны его слизистой оболочки щелевидным отверстием. Впадая косо, мочеточник своей верхней стенкой образует выстланную с обеих сторон слизистой оболочкой складку — вульва уретерис, которая играет роль клапана.

Мочевой пузырь — это полый мышечный орган. Шейка его, суживаясь, переходит в мочеиспускательный канал. Циркулярно расположенные мышцы в шейке образуют запирательный сфинктер, простирающийся и на начало мочеиспускательного канала. Мочеиспускательный канал в виде трубки начинается на дне мочевого пузыря и доходит у самцов до головки полового члена, а у самок заканчивается на границе между мочеполовым преддверием и влагалищем.

Система мочевыведения обеспечивает перемещение образующейся мочи из чашечек в лоханки, скопление ее в лоханках и перемещение из лоханок по мочеточникам в мочевой пузырь, скопление мочи в мочевом пузыре и периодическое опорожнение его от мочи через мочеиспускательный канал. Конечным приспособительным результатом этой системы является выведение из организма в каждом случае скопившейся в мочевом пузыре мочи. Регулируемым параметром является содержание определенного количества мочи в мочевом пузыре.

Наличием в определенных участках почечных чашечек, лоханки, мочеточника интрамуральной иннервации и рецепторов обеспечивается согласованность их движения. Двигательные реакции чашечек, лоханки и мочеточника взаимосвязаны и осуществляются в определенной последовательности. Вместе с тем каждый отдел обладает определенной автоматией.

Деятельность органов системы мочевыведения осуществляется рефлекторно с баро- и хеморецепторов почечных чашечек, лоханок, мочеточников, мочевого пузыря. Из сосочка моча поступает в чашечку. При поступлении мочи сфинктер калицис находится в сокращенном состоянии, а сфинктер форницис — в расслабленном; чашечка представляет собой замкнутую полость. В следующий момент сфинктер калицис расслабляется и полость чашеч-

ки соединяется с лоханкой. В это время происходит сокращение продольных мышц чашечки и моча из нее поступает в лоханку. Пиелоуретральное соустье при этом находится в сокращенном состоянии. С окончанием систолы чашечки возникает сокращение лоханки, которое обеспечивает поступление мочи в мочеточник. Большую роль в этом играет пиелоуретральный конус. По мочеточникам благодаря ритмичным перистальтическим движениям лоханочная моча перемещается в мочевой пузырь. Уровень их ритмичных движений задается спонтанными ритмичными процессами ритмогенной зоны — пейсмекера. Скорость распространения волны возбуждения вдоль мочеточника составляет 35...45 мм/с. В мочеточниках выражена биоэлектрическая активность.

Степень возбудимости интрамуральной иннервации, обеспечивающей последовательность, ритм и выраженность сокращений и расслаблений чашечек, лоханки и мочеточника в каждый данный момент, определяется влияниями с их механорецепторов через афферентные и эфферентные пути, проходящие в составе блуждающих и чревных нервов, тазового нерва, других нервных ветвей, идущих к органам мочевыведения и нервному центру системы. Интенсивность влияний с рецепторов находится в прямой зависимости от интенсивности поступления мочи в органы мочевыведения: чем выше степень возбудимости интрамуральной иннервации, тем выше ритм двигательной реакции органов мочевыведения.

Поступление мочи в мочевой пузырь воспринимается рецепторами растяжения, обильно представленными в его стенке. Афферентное возбуждение по волокнам тазового нерва и нервных ветвей, идущих к мочевому пузырю от подчревных сплетений и брюшной симпатической цепочки, распространяется к нервному центру системы и сопровождается формированием потока эфферентных импульсов (программы действия). Эфферентные влияния на мочевыводящие пути, осуществляемые через симпатические и парасимпатические нервные волокна, определяют возбудимость интрамуральной иннервации, ритм сокращений и расслаблений чашечек, лоханки и мочеточников.

При умеренном наполнении мочевого пузыря афферентная импульсация обеспечивает угнетение эфферентного потока импульсов, идущего по тазовому нерву к мочевому пузырю, и усиление эфферентной импульсации через симпатические нервные волокна, обеспечивающей расслабление мышечной стенки мочевого пузыря, а также одновременное усиление эфферентной импульсации, идущей по срамному нерву и вызывающей закрытие сфинктера уретры. Таким образом создаются условия для заполнения мочевого пузыря мочой.

По мере наполнения мочевого пузыря мочой происходит его растяжение. При достижении критической степени растяжения пузыря афферентная импульсация, распространяясь в восходящем направлении, возбуждает спинальный мочевыделительный центр, гипоталамические и лимбические образования. При этом возбуждения подкорковых центров распространяются на кору мозга. Взаимодействие нервных процессов ведет к возникновению позыва к мочеиспусканию. Животное совершает свойственное ему ритуальное поведение и производит акт мочеиспускания. Сформировавшаяся программа действия из гипоталамических образований распространяется в нисходящем направлении, возбуждает спинальные образования срамного нерва, вследствие чего расслабляется наружный сфинктер мочеиспускательного канала. Одновременно возбуждаются спинальные нейроны, образующие тазовые нервы, и за счет распространения эфферентной импульсации по этим нервам стимулируется тоническое сокращение мочевого пузыря. При этом тормозится поток импульсов через симпатические нервные волокна и расслабляется внутренний сфинктер. Импульсы, вызывающие расслабление внутреннего сфинктера, поступают также по эфферентным волокнам тазовых нервов. Протекание мочи по мочеиспускательному каналу приводит к изменению импульсации в срамном нерве, и наступает расслабление наружного сфинктера. Давление в мочевом пузыре может повышаться до 11,3 кПа.

После мочеиспускания уменьшается поток импульсов с мочевого пузыря и мочеиспускательного канала, снижается тонус мышц стенки мочевого пузыря, увеличивается напряжение его сфинктера.

Контрольные вопросы и задания

1. Перечислите исполнительные структуры и процессы, обеспечивающие выделение из организма чужеродных веществ и нелетучих продуктов обмена. Каковы структурная организация и кровоснабжение почек? **2.** Какие процессы происходят в почках? Поясните механизм, факторы, определяющие размеры фильтрации в почечном тельце. **3.** Охарактеризуйте механизм, факторы и размеры реабсорбции фильтрата и его отдельных компонентов в канальцах. **4.** Поясните механизм, факторы и размеры секреции веществ канальцами нефронов. **5.** Поясните процессы синтеза и превращения веществ в почках. **6.** Расскажите о приспособительных реакциях, связанных с выведением конкретных веществ, образовавшихся в процессе обмена или поступивших в избытке, и благодаря каким процессам они осуществляются. **7.** Назовите все функции почек, связанные с поддержанием гомеостаза. **8.** Охарактеризуйте функции почек: поддержание осмотического давления, концентрации натрия в крови, объема внеклеточной воды, концентрации ионов в крови, кислотно-основного равновесия, фибринолитическую, метаболическую, поддержания давления крови в сосудистой системе и эрит-

ропоэза, инкреторную функцию почек и роль почечных гормонов. **9**. Поясните механизмы приспособления почечных процессов к меняющимся условиям, роль каждого компонента этого механизма в регуляции почечных процессов. **10**. Назовите параметры почечных процессов и методы их определения. **11**. Поясните образование мочи как результат осуществления функций почками. Назовите исполнительные органы, обеспечивающие накопление постоянно образующейся мочи и периодическое ее выведение. **12**. Поясните процессы накопления и удержания мочи в мочевом пузыре, регуляторные механизмы. **13**. Как осуществляется периодическое выведение мочи — мочеиспускание, каков механизм регуляции? **14**. Назовите и поясните параметры образования и выведения мочи, методы их определения.

17. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Половая система — структурно-физиологическое объединение органов, обеспечивающих развитие и выведение половых клеток у самок и самцов, оплодотворение, питание и защиту развивающегося в матке у самки зародыша, рождение зрелого плода.

В результате полового сближения самки и самца, совокупления происходит воспроизведение себе подобных организмов — размножение. Оно обеспечивает сохранение и продолжение вида. Животным свойственно половое размножение, при котором новый организм развивается из оплодотворенного яйца (*зиготы*), образовавшегося путем слияния женской половой клетки (*яйцеклетки*) и мужской половой клетки (*спермия*). Плодовитость в определенной мере связана с продолжительностью жизни организма: воспроизведение осуществляется с момента полового созревания — половой зрелости — до такой стадии старения, когда репродуктивная функция угасает (климакс).

Половая зрелость — определенная фаза постнатального развития организма, когда половая система становится способной обеспечивать развитие и выведение половых клеток. Половая зрелость наступает у животных в следующем возрасте: у крупного рогатого скота — 8...10 мес, овец и свиней — 6...8, у лошадей — 18 мес. У мужских особей в семенниках образуются спермии, у женских особей в яичниках созревают яйцеклетки. Половая деятельность продолжается у крупного рогатого скота до 14...17 лет, овец — 8...10, свиней — 7...10, у лошадей — до 25...30 лет.

17.1. ФИЗИОЛОГИЯ МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Мужская половая система обеспечивает *образование спермиев*, *формирование половых мотиваций*, *половое ритуальное поведение*, *половое взаимодействие*, *выведение спермы*. Приспособительные

реакции системы осуществляются органами размножения: семенники, придатки семенников, спермиопроводы, мочеполовой канал, придаточные половые железы, половой член и препуций, семенниковый мешок (рис. 78). В качестве исполнительных органов в эту систему входят скелет, мышцы, сердце и сосуды, органы дыхания.

Органы размножения осуществляют свою деятельность рефлекторно-гормонально. Импульсы зрительных, слуховых и обонятельных рецепторов, тактильных и температурных рецепторов половых (эрогенных) зон, воспринимающих вид, издаваемые звуки, специфический запах, прикосновение особи противоположного пола, введение полового члена во влагалище, через афферентные нервные волокна поступают в половой нервный центр — совокупность нейронов гипоталамуса, с участием нейронов лимбической системы, подкорковых ядер, коры больших полушарий, среднего и продолговатого мозга, ретикулярной формации, мозжечка и спинного мозга (в пояснично-крестцовой части нейроны образуют центры эрекции и эякуляции). В нервном центре формируется программа, которая поступает через эфферентные нервные волокна, идущие в составе внутреннего семенного нерва к семеннику, подвздошно-подчревного нерва, подвздошно-пахового нерва, наружного семенного нерва к семенниковому мешку, препуцию, дорсального удового нерва (ветвь срамного нерва) к пенису, ветвей тазового сплетения к кавернозному телу пениса; тазового нерва к половым органам и придаточным половым железам. Ко всем орга-

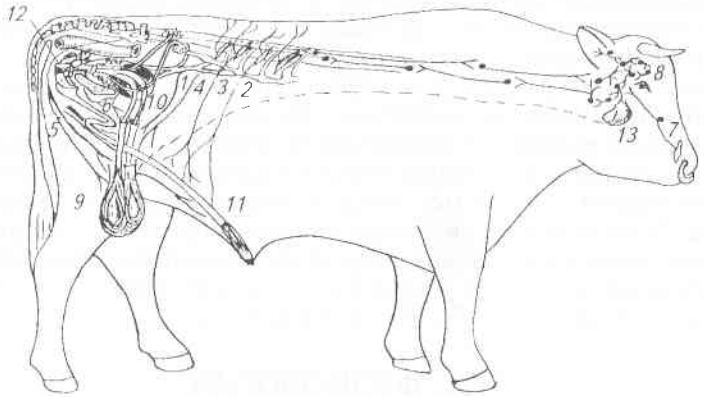


Рис. 78. Система, обеспечивающая образование спермиев, формирование половых мотиваций, половое ритуальное поведение, половое взаимодействие, выведение спермы:

1 — внутренний семенной нерв; *2* — подвздошно-подчревный нерв; *3* — подвздошно-паховый нерв; *4* — наружный семенной нерв; *5* — ветвь срамного нерва; *6* — ветви тазового сплетения; *7* — обонятельные рецепторы; *8* — половой центр; *9* — семенники; *10* — спермиопроводы; *11* — половой член; *12* — придаточные половые железы; *13* — гипофиз

нам поступают симпатические нервные волокна от поясничных сегментов спинного мозга. В эфферентное звено включаются передняя доля гипофиза, ее фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны, гормон семенников — тестостерон. Эфферентные влияния на скелетные мышцы, сердце, сосуды, дыхательные мышцы оказываются через нервы, иннервирующие эти органы.

Семенники — парные органы овальной или округлой формы. Например, у быков их длина около 15 см, толщина — 7 см, масса — 300 г. Соединительнотканные перегородки разделяют семенник на множество долек пирамидальной формы. В каждой дольке располагается 4...5 извитых канальцев, которые направляются к центру семенника, сливаются и впадают в прямые канальцы. Прямые канальцы в области головки придатка формируют сеть семенника, от которой отходят 10...30 сильно извитых спермиовыносящих канальцев. Спермиовыносящие канальцы сливаются в один общий извитой проток придатка, который переходит в спермиопровод. Длина извитых канальцев у быка около 500 м. Поверхность сперматогенного эпителия канальцев 2 м^2.

Придаток состоит из головки, тела и хвоста. Просвет канала придатка в начале 0,1...0,2 мм, а в конце 1...2 мм. Длина канала у жеребца 86 м, у быка 30 м.

Над мочевым пузырем перед впадением в мочеполовой канал спермиопроводы образуют расширения — ампулы спермиопроводов (хорошо развиты у быка, барана, козла, жеребца). Перед впадением в мочеполовой канал оба спермиопровода сливаются в общий эякуляторный проток.

Мочеполовой канал проходит в пенис и оканчивается свободно на его головке.

Пенис состоит из головки, тела и корня. Основу тела образуют два артериальных пещеристых (кавернозных) тела, видоизмененные кровеносные сосуды, а также каверзное тело мочеполового канала.

Придаточные половые железы представляют пузырьковидные парные, предстательная, куперовы парные и уретральные трубчатые железки.

Пузырьковидные железы располагаются около шейки мочевого пузыря; открываются выводными протоками в просвет спермиопроводов. Хорошо развиты у жеребцов; массивные дольчатые трубчато-альвеолярные у хряков, быков, баранов (у кобелей отсутствуют). У быка длина их около 10...12 см, толщина — 3, ширина — 5 см.

Предстательная железа имеет многочисленные протоки, которые впадают в просвет мочеполового канала в области шейки мочевого пузыря. Хорошо развита у жеребца и кобеля. У быка ее длина около 4 см, толщина 1,5 см; рассеяна в дорсальной стенке мочеполового канала.

Куперовы железы располагаются у выхода из таза; открываются в просвет мочеполового канала двумя протоками. Хорошо развиты у хряка и жеребца (у кобеля отсутствуют). У быка они небольшие — 2,8 × 1,8 см.

Уретральные железки множественные; расположены в толще слизистой оболочки уретры.

17.1.1. ОБРАЗОВАНИЕ СПЕРМИЕВ

Спермиогенез — образование спермиев происходит в семенниках. Спермии развиваются в канальцах семенников из сперматогоний зародышевого эпителия. Сперматогонии растут и размножаются путем простого клеточного деления (митоз), а затем редукционного деления (мейоз). Вначале в результате митоза образуются сперматоциты I порядка. Далее следует мейозное деление с образованием из одного двух сперматоцитов II порядка и последующее редукционное деление с образованием сперматидов. Сперматиды изменяют свою форму и превращаются в спермии (рис. 79).

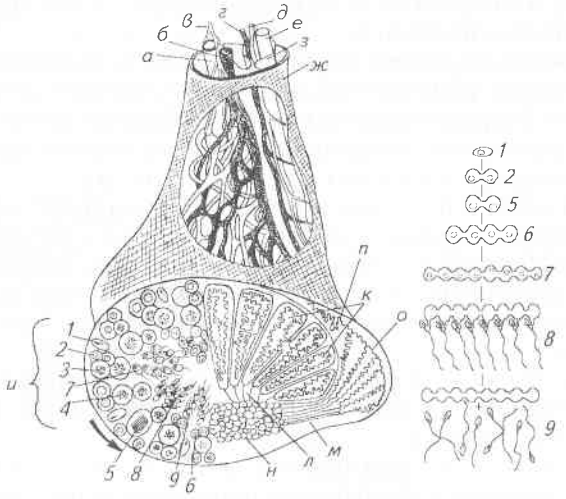


Рис. 79. Строение семенника и придатка семенника жеребца. Схема спермиогенеза. Прямая стадия развития спермиев представлена внутри семенника слева направо (показано стрелкой) и схематично (справа от рисунка):

а — внутренняя семенная артерия; *б* — внутренняя семенная вена; *в* — внутренний семенной нерв; *г* — семяпроводная вена; *д* — семяпроводная артерия; *е* — семяпровод; *ж* — влагалищная оболочка; *з* — семенной канатик; *и* — семенник; *к* — извитые канальцы; *л* — прямые канальцы; *м* — выносящие канальцы; *н* — головка придатка; *о* — тело придатка; *п* — хвост придатка; *1* — клетки Сертоли; *2* — сперматогонии; *3* — сперматогонии в стадии митоза; *4* — сперматоциты 1-го порядка; *5* — сперматоцит 1-го порядка в стадии митоза; *6* — сперматоцит 2-го порядка; *7* — сперматиды; *8* — дифференцирующиеся сперматиды; *9* — зрелые спермии

Сформировавшиеся спермии продуцируют фермент *гиалуронидазу*, которая обеспечивает отделение созревших спермиев. Отделившиеся спермии продвигаются в просвет канальца, приобретают подвижность в слабощелочной среде и поступают в извитой канал придатка семенника. Длительность спермиогенеза у быка составляет 53 сут, барана — 49, хряка — 34, жеребца — 42, верблюда — 56, кролика — 41, кобеля — 56, у петуха — 25 сут. Спермии проходят придаток семенника примерно за 7 сут; созревание завершается за 6...14 сут. В придатке, в специфической среде, спермии находятся в анабиотическом состоянии и могут сохранять оплодотворяющую способность 2...3 мес. При отсутствии эякуляции спермии в придатке семенника стареют, лизируются и пожираются спермиофагами. В придатке семенника железками канала осуществляется секреторный процесс. Секрет, выделяемый в канал придатка, служит средой для спермиев. В состав секрета входят глюкоза (78,1...25,6 мг/100 мл), белок, соли калия и других ионов; pH 6,07 ± 0,13.

Приспособление спермиогенеза к меняющимся условиям. Приспособление спермиогенеза к меняющимся условиям определяется степенью созревания семенников и придатков, становления секреции ими гормонов, специфического действия этих гормонов на половой центр, созревания регуляторных компонентов. Критерии созревания мужской особи следующие: появление вторичных половых признаков (форма рогов у крупного и мелкого рогатого скота, ритуальное половое поведение), способность к половому акту, образование и выделение спермы (спермиев).

Созревание извитых канальцев семенников, придатков, спермиевыносящих протоков, придаточных половых желез, полового члена происходит одновременно с нарастанием образования *фолликулостимулирующего* (ФСГ) и *лютеинизирующего* (ЛГ) гормонов, а также *тестостерона* в семенниках и повышением концентрации его в крови.

Тестостерон оказывает действие на передние отделы гипоталамуса и приводит к тонической и циклической деятельности половой центр, к формированию программы действия в нем, становлению секреции гонадотропных гормонов ФСГ и ЛГ, спермиогенезу. Спермии образуются постоянно. Процесс образования спермиев и секрета придатка в отдельные периоды регламентируется тонической деятельностью полового центра, программой действия, поступающей из центра к семенникам и придаткам по внутренним семенным нервам и в виде ФСГ передней доли гипофиза, выражающейся в определенной концентрации его в крови. Программа действия к семенникам и придаткам передается и в виде ЛГ, который стимулирует образование в семенниках тесто-

стерона. Тестостерон, поступая в кровь, стимулирует так же, как фолликулостимулирующий гормон, образование спермиев. Определенному уровню активности полового центра и соответственно содержания указанных гормонов в крови соответствуют определенные размеры образования спермиев и секрета придатка. Спермии составляют около 40 % общего объема придатка. У быка в придатке находится 40...60 млрд спермиев (на 30...40 эякуляций).

Рецепторы в извитых канальцах семенников и канале придатка воспринимают отклонения количества спермиев и секрета придатка от определенного программой действия в связи с выведением спермиев при совокуплении. Информация с рецепторов, поступающая в половой центр, ведет к распаду прежней программы действия и формированию новой, т. е. к повышению тонуса структур полового центра, ответственных за уровень образования спермиев, как следствие — к увеличению уровня ФСГ в крови, тонических влияний на семенники и придатки через внутренний семенной нерв, а в конечном счете — к увеличению образования спермиев. Корригирующие влияния на процесс образования спермиев осуществляются и по типу условного рефлекса при общении самца с самкой.

17.1.2. ПОЛОВОЕ РИТУАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ. СОВОКУПЛЕНИЕ

Половое ритуальное поведение обеспечивается исполнительными органами и сложными двигательными процессами, объединяемыми в половые поведенческие реакции, имеющие у разных видов животных различное выражение. У крупных сельскохозяйственных животных половое ритуальное поведение проявляется в обнюхивании, преследовании самки, поднимании головы и верхней губы, расширении ноздрей, рядом других специфических для каждого вида животных двигательных реакций.

Ритуальное поведение предшествует совокуплению: эрекция (напряжение пениса, связанное с наполнением кровью пещеристых тел и кавернозного тела головки), садка на самку и обхватывание ее передними конечностями, введение полового члена во влагалище самки, сопровождающееся характерными движениями крупа, возвратно-поступательными движениями пениса (фрикции), выведением спермы — эякуляцией.

Определенное ритуальное половое поведение, половое влечение (либидо) обусловлено в первую очередь накоплением в крови половых гормонов — андрогенов (тестостерона). Важное значение в формировании полового ритуального поведения, полового влечения играют специальные внешние раздражители, воспринимаемые с рецепторов обоняния, зрения, слуха. Такими внешними раздражителями служат вид особи противоположного пола, обонятельные, слуховые, тактильные раздражители, действующие при обнюхивании. Сильное возбуждающее действие оказывает запах мочи, секретов, продуцируемых железами половых органов самки при половом возбуждении.

Гормон тестостерон, специальные внешние раздражители вызывают возбуждение полового нервного центра, формирование в нем программы действия, которая по эфферентным нервным путям, нервам, иннервирующим скелетные мышцы, поступает к мышцам и вызывает двигательные половые ритуальные реакции. При этом программа действия поступает и к сердечно-сосудистой системе, системе дыхания и вызывает изменение их деятельности, направленное на вегетативное обеспечение соматических реакций.

17.1.3. ВЫВЕДЕНИЕ СПЕРМИЕВ И СЕКРЕТОВ ПРИДАТОЧНЫХ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ

Выведение спермиев и секретов придаточных половых желез — *эякуляция* — происходит благодаря сократительной деятельности канала придатков семенников, спермиопроводов (их ампул), мочеполового канала, а также секреторной деятельности придаточных половых желез при совокуплении. Спермии и секреты придаточных половых желез смешиваются; смесь их называется *спермой.* При совокуплении выделяется определенный объем спермы, называемый *эякулятом.*

Выделение эякулята — эякуляция у самцов разных видов животных имеет свои особенности. У жеребца при эякуляции четко выражены три фазы: 1) выделение секрета уретральных и куперовых желез за счет перистальтических сокращений мочеполового канала; 2) выделение спермиев с секретом предстательной железы за счет согласованных тонических, перистальтических сокращений канала придатка семенника, спермиопроводов и мочеполового канала; 3) выделение секрета пузырьковидных желез за счет сокращений мочеполового канала.

У хряка в первую фазу эякуляции выделяется секрет уретральных желез, во вторую — спермии с секретом предстательной и пузырьковидных желез, в третью — секрет куперовых желез, который в виде густой массы образует в шейке матки «пробку», предотвращающую вытекание спермы из матки.

У жеребца эякуляция продолжается 1...3 мин, у хряка — 7...8 мин, у жвачных — 2...10 с.

У быков и баранов придаточные половые железы развиты слабо, спермии и секреты придаточных половых желез выделяются одновременно, одномоментно. Объем эякулята составляет 1...5 мл; содержание спермиев — 25...50 %. Число спермиев в 1 мл у быка 1...1,5 млрд, у барана 2...5 млрд. У жеребцов и хряков с более развитыми придаточными половыми железами объем эякулята равен соответственно 40...200 и 200...500 мл; содержание спермиев 2...3 %, число спермиев в 1 мл у хряка 0,15...0,21 млрд, у жеребца — 0,1...0,15 млрд.

Приспособление выделения спермиев и секретов придаточных половых желез. Введение пениса во влагалище и его движения при совокуплении вызывают раздражение специальных механорецепторов и терморецепторов, расположенных как на головке полового члена, так и на самом члене. Информация с рецепторов по афферентным волокнам, идущим в составе срамного нерва, наружного семенного нерва, подвздошно-подчревного и подвздошно-пахового нервов поступает в отдел полового центра, называемый *центром эякуляции*. Нейроны центра эякуляции расположены в поясничко-крестцовой части спинного мозга и в других отделах центральной нервной системы. Поступающая информация вызывает в нервном центре формирование программы действия, которая по эфферентным волокнам внутреннего семенного нерва, тазового и других нервов половых органов направляется к каналу придатка, спермиопроводу, придаточным половым железам и вызывает согласованное осуществление перистальтических и тонических движений спермиопроводов, мочеполового канала, процессов образования и выделения секретов уретральных желез, предстательной, пузырьковидных и луковичных желез, иначе, выведение спермиев и секретов придаточных половых желез — спермы в определенном объеме.

Сперма. Это мутная, слегка опалесцирующая клейкая жидкость с характерным запахом. Она состоит из 90...98 % воды и 2...10 % сухого вещества: белки, липиды, фруктоза, макро- и микроэлементы (калий, натрий, хлор, фосфор, кальций, магний, железо, цинк и др.), соли лимонной кислоты, другие органические соединения (лактацидоген, фосфаген, холестерин, холин), ферменты (гиалуронидаза, пероксидаза, каталаза, трипсин, амилаза, липаза и др.), аскорбиновая кислота, тиамин, рибофлавин, ретинол и др.

Состав спермы зависит от соотношения секретов придаточных половых желез и спермиев. У барана в сперме 30 % спермиев, 50 % секрета придатка, 20 % секрета пузырьковидных желез, незначительное количество секрета других желез; у быка соответственно — 4, 10, 40 и 36 %; у хряка — 7, 2, 26 и 65 %.

Секрет предстательной железы жидкий; pH 6,5. Он содержит около 1 % белка, аминокислоты, фосфатазу, диастазу, глюкуронидазу, лимонную кислоту, натрий, хлор, калий, кальций, цинк, фосфаты, бикарбонаты, простагландины. Секрет пузырьковидных желез водянистый, желтоватого цвета, содержит белки, липиды, фруктозу (около 1 %, у хряка отсутствует), аскорбиновую, лимонную кислоты, соли. Секрет куперовых желез жидкий; pH 7,8...8; у хряка — в виде клейких зерен.



Рис. 80. Строение спермия:
1 — головка; *2* — шейка; *3* — тело; *4* — хвост

Спермий. Это мужская половая клетка, по форме напоминающая головастика. Состоит из овально-вытянутой головки, шейки, тела и хвоста (рис. 80). Длина спермия быка и барана около 75 мкм, жеребца и хряка — 55 мкм. Длина головки около 8 мкм, шейки — 1, тела — 10, хвоста — 50 мкм. Бóльшую часть головки занимает ядро, окруженное тонким слоем цитоплазмы. В ядре находится ДНК — носитель генетической информации. Впереди ядра располагается акросома — секреторный пузырек, содержащий гидролитические ферменты. На передней части головки — колпачок (чехол), в шейке — две центриоли, от которых отходит осевая нить тела и хвоста, окруженная несколькими оболочками. Осевую нить окружают митохондриальные образования в виде спирали.

Спермии содержат 24...25 % сухого вещества: белки, ДНК (около 23 %), липиды (13 %), минеральные вещества (1...2 %).

Спермии обладают подвижностью и способностью взаимодействовать с яйцеклеткой. Движение спермия осуществляется за счет изгибания и выпрямления хвоста благодаря изменениям сократительного белка — *спермозина*. Источником энергии является АТФ; энергетический центр заложен в теле и шейке. Основной биохимический процесс, обеспечивающий спермии необходимой энергией, — дыхание: под влиянием кислорода окисляются углеводы (фруктоза, глюкоза), липиды, белки.

17.2. ФИЗИОЛОГИЯ ЖЕНСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Женская половая система обеспечивает *развитие яйцеклеток*, *формирование половых мотиваций*, *половое ритуальное поведение*, *половое взаимодействие* и *оплодотворение*. Осуществление приспособительных реакций обеспечивают исполнительные половые органы системы — парные яичники и яйцепроводы, матка,

влагалище, преддверие влагалища, клитор, половые губы (рис. 81). К исполнительным органам относят также скелет, скелетные мышцы, сердце и сосуды, органы дыхания.

Деятельность исполнительных органов половой системы самки осуществляется рефлекторно-гормонально со специальных механо- и хеморецепторов влагалища, матки, яйцепроводов и яичников, воспринимающих параметры совершенного действия: созревшую яйцеклетку, поступление ее в яйцепроводы, введение полового члена и спермы во влагалище и матку. Благодаря зрительной, слуховой, обонятельной и тактильной рецепции информация с рецепторов по афферентным проводникам и с помощью гормонов (эстрогенов), которые продуцируются в яичниках и поступают в кровь, передается в нервный центр. Половой нервный центр представлен образованием нейронов гипоталамуса. Вместе с тем непосредственное участие в формировании программы действия принимают также нейроны лимбической системы, таламуса, подкорковых ядер, коры больших полушарий, среднего и продолговатого мозга, ретикулярной формации, мозжечка и спинного мозга.

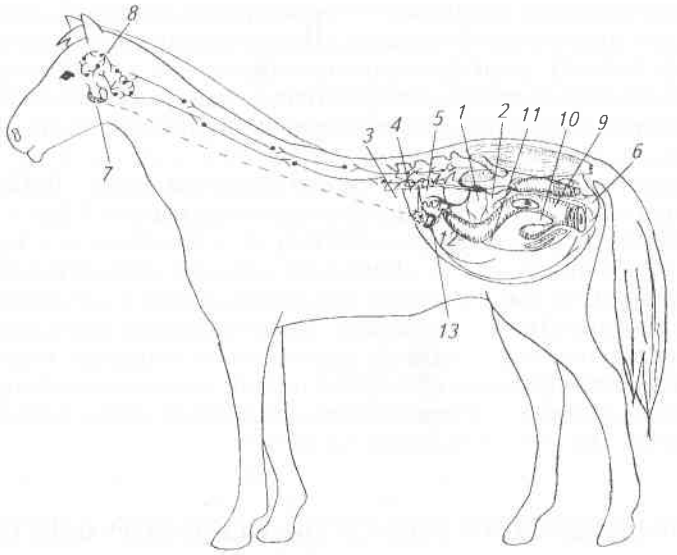


Рис. 81. Система, обеспечивающая развитие яйцеклетки, формирование половых мотиваций, половое ритуальное поведение, половое взаимодействие и оплодотворение:

1 — ветви каудального брыжеечного сплетения; *2* — ветви тазового сплетения; *3* — подвздошно-подчревный нерв; *4* — подвздошно-паховый нерв; *5* — наружный семенной нерв; *6* — срамной нерв; *7* — гипофиз; *8* — половой центр; *9* — влагалище; *10* — шейка матки; *11* — рог матки; *12* — яйцепровод; *13* — яичник

Эфферентные нервные волокна к половым органам идут в составе симпатических ветвей от каудального брыжеечного узла, парасимпатических тазовых нервов, подвздошно-подчревного нерва, подвздошно-пахового нерва, наружного семенного нерва, срамного нерва. Эфферентное звено включает и железы внутренней секреции, их гормоны: фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны передней доли гипофиза, эстрогены яичников, прогестерон желтого тела, простагландины половых органов.

Яичники. Они состоят из соединительнотканного остова и паренхимы; покрыты белочной оболочкой, поверхность которой выстлана зачатковым эпителием. У коровы и овцы яичники овальной формы размером соответственно 2...5 × 1,2 см и 0,5...1 × × 0,3...0,5 см, у свиньи — округлые — 5 × 2 см, у кобылы бобовидные с углублением (овуляционная ямка) — 10 × 5 см.

Яйцепроводы. Тонкие извитые трубки, образующие около яичника воронку и бахрому. Стенка состоит из слизистой (мерцательный эпителий), мышечной и серозной оболочек. У коровы их длина 25...28 см, овцы — 6, свиньи — 30, у кобылы — 30 см.

Матка. Полый мышечный орган с трубчатыми разветвленными железами в слизистой оболочке. Парные рога матки у коровы длиной 25 см, овцы — 12, у свиньи — до 2 м, у лошади 25 см. Длина тела матки у коровы и овцы примерно 3...5 см, свиньи — 5...12, кобылы — 15 см. Шейка матки у коровы — 10 см, овцы — 6, свиньи — 20 см, у кобылы — 8 см.

Влагалище. У коровы длина влагалища 38 см, овцы — 12, свиньи — 18, кобылы — 30 см.

17.2.1. РАЗВИТИЕ ЯЙЦЕКЛЕТОК В ЯИЧНИКАХ

Яйцеклетки развиваются в яичниках. Процесс образования фолликуллов — *фолликулогенез* и яйцеклеток — *овогенез* (рис. 82).

У самок к моменту полового созревания корковый слой яичников составляют рыхлая соединительнотканная основа и большое количество различных по размерам и фазам роста первичных (примордиальных) и развивающихся фолликулов, включающих предшественники яйцеклетки — ооциты I порядка.

У половозрелых животных развитие фолликулов и яйцеклеток в них — *фолликулоовогенез* — в яичниках происходит циклично. Развиваются один или одновременно несколько фолликулов и соответственно одна или несколько яйцеклеток в них. По мере развития фолликула и яйцеклетки фолликулярный эпителий, однослойный в *малых* (*примордиальных*) *фолликулах*, преобразуется в многослойный. Примордиальный фолликул превращается *в раз-*

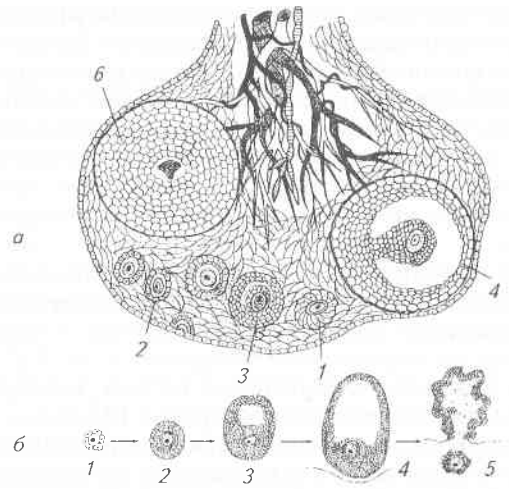


Рис. 82. Яичник коровы (*а*). Развитие фолликула и яйцеклетки (*б*):

1 — примордиальный фолликул; *2* — развивающийся фолликул; *3* — антральный фолликул (ооцит 1-го порядка); *4* — большой антральный фолликул (ооцит 2-го порядка и 1-е полярное тельце); *5* — ооцит 2-го порядка; *6* — желтое тело

вивающийся фолликул: в нем образуется полость, где скапливается секретируемая клетками эпителия фолликулярная жидкость. Развивающийся фолликул увеличивается, превращается *в антральный фолликул* (*антрум—полость*). Фолликул, его полость увеличиваются еще больше; антральный фолликул превращается *в большой антральный фолликул*: наружная его оболочка — *тека*, а внутренняя — *гранулеза*. Развивающийся ооцит в фолликуле вначале располагается в центре, позже оказывается на дне, на яйценосном бугорке (*холмике*).

Одновременно с развитием фолликула ооцит I порядка делится, образуя ооцит II порядка с более совершенными ядром, другими компонентами и первое редуцированное тельце. В созревшем фолликуле вокруг ооцита II порядка располагается значительный слой фолликулярного эпителия, называемый *лучистым венцом*. С завершением развития фолликула происходит овуляция — разрыв фолликула и выход ооцита II порядка. После овуляции при условии взаимодействия со спермиями ооцит II порядка вновь делится, при этом образуются зрелая яйцеклетка и второе редуцированное тельце.

О в у л я ц и я — процесс разрыва созревшего фолликула и выход яйцеклетки. Яйцеклетка попадает в воронку яйцепровода. В яйцеклетке различают ядро, ооплазму, прозрачную оболочку, поверхностную мембрану, лучистый венец.

В яичнике на месте бывшего фолликула развивается *желтое тело* из клеток гранулезы и теки. Собственные клетки развиваются из клеток гранулезы. Клетки приобретают желтый пигмент. Наибольшего развития желтое тело достигает у коров к 12...14-м суткам, после чего, если не происходит оплодотворение, оно рассасывается. Процесс обратного развития может занимать несколько половых циклов. С начала рассасывания желтого тела происходит новый цикл интенсивного развития фолликулов и яйцеклеток, продолжающийся 7...12 сут.

17.2.1.1. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ФОЛЛИКУЛООВОГЕНЕЗА К СКЛАДЫВАЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ

Становление и начало деятельности женской половой системы происходит по мере роста и развития животного. Оно определяется созреванием яичников, началом секреции ими гормонов эстрогенов, специфического действия этих гормонов на половой центр, созреванием регуляторных центральных и периферических механизмов. Внешним проявлением завершения созревания женской половой системы является появление вторичных половых признаков: типичная форма рогов у рогатого скота, молочные железы (вымя), половое ритуальное поведение, поиск полового партнера.

В начальной стадии рост фолликулов регулируется системой организаторов самих яичников. По мере развития фолликула в нем нарастает образование гормонов эстрогенов. Эстрогены, поступая в кровь, действуют на половой центр и обеспечивают организацию (включение) его специфической тонической и циклической деятельности. С этого момента развитие фолликула и ооцита определяется программой действия, формирующейся в тонических и циклических отделах полового центра, исполнительные нейроны которых располагаются в гипоталамусе. В специальных нейронах гипоталамуса образуются люлиберин и фоллиберин, которые поступают в переднюю долю гипофиза и стимулируют образование ФСГ и ЛГ. Эти гормоны выделяются в кровь и действуют на яичники, стимулируют развитие фолликулов и яйцеклеток.

Таким образом, из тонического центра к яичникам программа действия поступает в виде выделения в кровь определенного количества ЛГ и ФСГ, достаточного для обеспечения развития в яичниках фолликулов до овуляции. Перед овуляцией временно начинает действовать циклический центр. Нейроны этого центра вырабатывают необходимое количество люлиберина и фоллибери-

на для того, чтобы вызвать овуляторный (большой) выброс ЛГ из гипофиза (новая программа действия). Резкий подъем концентрации ЛГ и ФСГ в крови индуцирует разрыв созревших фолликулов, освобождение ооцитов II порядка и выход их в яйцепровод — овуляцию, а также формирование желтого тела. Перед овуляцией достигает максимальной интенсивности образование в развивающихся фолликулах эстрогенов. Эстрогены поступают в кровь и «включают» циклический центр гипоталамуса (повышают его активность). После овуляции резко падает образование эстрогенов в яичниках и концентрация их в крови, на месте разорвавшегося фолликула в яичнике развивается желтое тело, которое начинает продуцировать гормон прогестерон. С рецепторов, находящихся в яичниках, и в виде прогестерона в нервный центр поступает информация о результате совершенного действия — овуляции, которая вызывает распад старой программы, рассогласование процессов. Формируется новая программа, обеспечивающая развитие желтого тела.

Если не происходит оплодотворения и не развивается беременность, в нервном центре происходит рассогласование процессов, распад программы, развитие желтого тела не поддерживается и оно подвергается обратному развитию. Вновь начинает проявляться влияние тонического полового центра, повышается концентрация в крови ФСГ и ЛГ, начинается развитие нового фолликула и новой яйцеклетки.

17.2.1.2. ПОЛОВОЙ ЦИКЛ. ПОЛОВОЕ РИТУАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Созревание фолликула и яйцеклетки, овуляция, развитие желтого тела в яичнике, сопровождающееся повышением эстрогенов, а затем прогестерона в крови, вызывают за счет действия эстрогенов структурно-физиологические изменения в яйцепроводах, матке, влагалище, формирование половой доминанты, половое возбуждение, половую охоту.

Половой цикл — совокупность процессов созревания фолликула (фолликулов) и яйцеклетки (яйцеклеток), овуляции, развития желтого тела в яичнике, обусловленная повышением активности полового центра и сопровождающаяся связанными с ней структурно-функциональными изменениями яйцепроводов, матки, влагалища, формированием половой доминанты, полового возбуждения, половой охоты. Продолжительность полового цикла у коровы примерно 18...22 сут, овцы — 14...19, у свиньи и кобылы — 20...21 сут.

Созревание фолликула и яйцеклетки в яичнике сопровождается внешними проявлениями (течкой, половым возбуждением,

половой охотой, половым ритуальным поведением, половым успокоением).

Течка проявляется выделением слизи из половых органов. Выделение слизи является следствием морфологических и физиологических изменений в матке, вызванных повышением содержания эстрогенов в крови. По мере созревания в яичниках фолликулов и яйцеклеток в них в фолликулах нарастает образование эстрогенов, которые поступают в кровь. Под влиянием эстрогенов и влияний по эфферентным нервным волокнам из полового центра (повышающего свою активность под действием эстрогенов) на половые органы начинается рост (пролиферация) клеток слизистой оболочки матки (маточных желез), яйцепроводов и влагалища, гиперемия половых органов, усиление секреторной деятельности желез матки, шейки матки, преддверия, яйцепроводов. Из матки во влагалище выделяется слизистый секрет, который затем вытекает наружу. Шейка матки раскрывается. Во влагалище ороговевают и отторгаются эпителиальные клетки. Течка продолжается более 5 сут.

Половое возбуждение проявляется вскоре после начала течки в виде характерного для каждого вида самок поведения. Оно связано с завершением формирования под действием нарастающего количества эстрогенов половой доминанты. Самка начинает проявлять интерес к самцу, вспрыгивает на него или на других самок, позволяет вспрыгивать на себя другим самкам, но садку самца на себя не допускает. Она беспокоится, отказывается от корма. У нее снижается молочная продуктивность, несколько повышается температура тела, увеличивается ритм сокращений сердца и число дыхательных движений, в крови возрастает количество лейкоцитов. Половое возбуждение начинает проявляться примерно через сутки или позже после начала течки и продолжается более 5 сут.

Половая охота появляется к моменту завершения созревания фолликула, максимального увеличения продукции эстрогенов в фолликулах, нарастания полового возбуждения.

Охота проявляется своеобразным *ритуальным половым поведением*: в стремлении приблизиться к самцу, в принятии позы неподвижности, необходимой для совокупления. Самка допускает садку самца. Охота проявляется через 1...4 сут и более с начала полового возбуждения и продолжается от 10...23 ч (у коров) до 2...12 сут (у кобыл). Через 10...15 ч (у коров) после окончания охоты или в период яркого проявления охоты (у кобыл) происходит овуляция.

После овуляции резко падает концентрация эстрогенов в крови, в результате исчезает половая доминанта. Торможение полового центра вызывает и нарастающая концентрация прогестерона желтого тела. Если не происходит оплодотворения, структурно-

физиологические сдвиги в яйцепроводах и матке, направленные на создание условий для начального развития зародыша, прекращаются, нормализуются их структуры и деятельность. Внешне это проявляется вслед за охотой половым успокоением, утратой половой активности.

17.2.2. СОВОКУПЛЕНИЕ. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Совокупление. В организме самки на короткое время (от 10 ч до 2...6 сут) после завершения созревания фолликула и яйцеклетки формируется система, обеспечивающая приспособительную реакцию, называемую *совокуплением*, дающую возможность введения самцом в половые пути самки спермиев, секреторно-двигательную приспособительную реакцию половых органов, способствующую продвижению спермиев в яйцепроводы, возможность взаимодействия яйцеклетки со спермиями с образованием зиготы — *оплодотворение*.

В результате полового возбуждения, полового влечения, охоты происходит *спаривание* — сближение самки и самца, введение самцом спермы в половые пути самки. При спаривании у самок проявляется эрекция, выражающаяся в активной гиперемии половых органов, особенно шейки и тела матки, в набухании пещеристых тел клитора и преддверия, а также своеобразная эякуляция, выражающаяся в выделении секрета вестибулярных желез и выдавливании из просвета шейки слизи.

Благодаря половому акту осуществляется *осеменение*. У жвачных животных влагалищный тип осеменения (сперма изливается во влагалище), у лошадей, свиней, собак — маточный тип (сперма изливается во влагалище и проталкивается в матку у лошадей, собак или непосредственно в матку у свиней).

Продвижение спермиев в половых путях самки происходит за счет собственных движений спермиев, сокращений матки, колебаний ресничек эпителия яйцепроводов, дыхательных движений мышц брюшных стенок, сопровождающихся изменением давления. Спермии способны к активному перемещению. Движение спермиев обусловлено сгибанием и быстрым выпрямлением их хвоста со скоростью около 10 колебаний в 1 с. В результате этих колебаний спермий отталкивается от окружающей его жидкости. Благодаря выпукло-вогнутой поверхности головки спермий поворачивается при движении вокруг своей оси. Движения спермия прямолинейны. Скорость движения спермия быка около 80 мкм в 1 с. Спермию свойственно явление *реотаксиса* — движение против тока жидкости.

Совокупление вызывает сильные и частые сокращения матки. Матка, сокращаясь и расслабляясь, как насос засасывает сперму

(спермии), способствует перемещению спермиев к отверстиям яйцепроводов. Продвижение спермиев в яйцепроводах обеспечивают перистальтические движения в части, прилегающей к матке по направлению к яичнику, а также движения ресничек эпителия яйцепроводов, колебания давления в яйцепроводах, связанные с дыхательными движениями брюшных мышц.

К моменту овуляции начинают сокращаться мышцы яйцепровода; бахрома яйцепровода вследствие наполнения ее сосудов кровью становится упругой и охватывает яичник. Яйцевая клетка обычно попадает на ответвления бахромки. В момент овуляции яйцевая клетка окружена лучистой короной (клетками фолликулярного эпителия). Благодаря мерцательным движениям ресничек эпителия бахромы и яйцепровода током продуцируемого эпителиальными клетками секрета и фолликулярной жидкости яйцевая клетка перемещается по яйцепроводу. У коровы в течение первых 6...12 ч после овуляции яйцеклетка проходит треть яйцепровода; в дальнейшем продвижение яйцеклетки замедляется. После овуляции яйцеклетка сохраняет способность к оплодотворению в течение 4...6 ч.

Оплодотворение. Оплодотворение связано с процессами спаривания, секреции специфических секретов железами половых органов, движения половых органов. Процесс оплодотворения происходит в верхней трети яйцепровода.

Оплодотворение — физиологический процесс взаимодействия, слияния яйцеклетки и спермия с образованием новой клетки — *зиготы*. Яйцеклетка и спермий могут сливаться только между собой, а не с другими клетками организма, за счет специальных механизмов, обеспечивающих специфичность их слияния (рис. 83). Спермии не способны оплодотворить яйцеклетку, пока они не подвергнутся процессу, называемому *капаситацией*, который индуцируется секретами половых органов самки. Капаситированный спермий связывается одним из главных гликопротеинов наружной оболочки яйцеклетки, который индуцирует у спермия акросомальную реакцию.

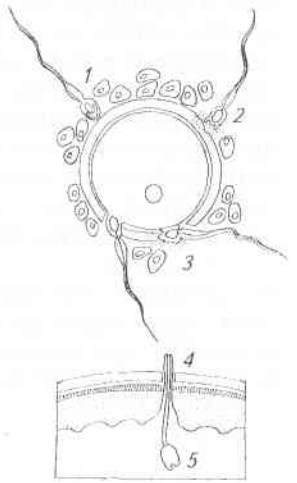


Рис. 83. Ход акросомальной реакции при оплодотворении яйцеклетки:

1 — соприкосновение спермия с оболочкой яйцеклетки; *2* — высвобождение содержимого акросомы; *3* — разрушение вителлинового слоя яйцеклетки; *4* — полимеризация актина, образование акросомального отростка; *5* — проникновение спермия в яйцеклетку

При соприкосновении с яйцеклеткой спермии выделяют фермент гиалуронидазу, который разрушает межклеточное вещество фолликулярных клеток, окружающих яйцеклетку, и они рассеиваются. После соприкосновения спермия с оболочкой яйцеклетки содержимое его акросомы высвобождается путем экзоцитоза, гидролитические ферменты акросомы облегчают проникновение спермия в плазматическую мембрану яйцеклетки, с которой может слиться только один спермий. Быстрая деполяризация плазматической мембраны яйцеклетки препятствует слиянию с ней других спермиев. Слияние спермия с яйцеклеткой сопровождается бурной полимеризацией актина, в результате которой образуется длинный акросомальный отросток, проникающий в плазматическую мембрану яйца. Через образовавшуюся перемычку ооплазма проникает в головку спермия. Спермий теряет активность, яйцо получает толчок к развитию. Ядро спермия начинает втягиваться в ооплазму. Оно превращается в мужской пронуклеус и соединяется с ядром яйцеклетки, превратившимся к этому времени в женский пронуклеус; образуется зигота.

Приспособление состояния и деятельности половых органов самки для обеспечения оплодотворения. При совокуплении, введении полового члена во влагалище (шейку матки) раздражаются тактильные и температурные рецепторы влагалища. Информация с рецепторов поступает в половой нервный центр и вызывает формирование программы действия, которая через исполнительные отделы центра — центры эрекции и эякуляции, расположенные в пояснично-крестцовой части спинного мозга, и эфферентные проводники поступает к половым органам и вызывает их эрекцию и своеобразную эякуляцию. Программа действия из нервного центра поступает к матке, яйцепроводам и в виде выброса в кровь гормона окситоцина из задней доли гипофиза. Окситоцин значительно усиливает сокращения матки и яйцепроводов. С выделением спермы происходит дополнительное раздражение рецепторов половых органов, коррекция программы действия. Спермии продуцируют и выделяют ацетилхолин, который также стимулирует сокращения матки и яйцепроводов. В стимуляции сокращений половых органов принимают участие и образующиеся в этих условиях и содержащиеся в сперме простагландины. Благодаря согласованным движениям яйцеводов, матки и собственным движениям спермиев происходит продвижение спермиев и яйцеклетки, встреча и слияние их в яйцеводе.

17.2.3. БЕРЕМЕННОСТЬ. МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ ПЕРЕСТРОЙКИ СОСТОЯНИЯ И ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНОВ ПРИ БЕРЕМЕННОСТИ

Беременность. С момента образования зиготы в результате оплодотворения в центральную нервную систему начинает поступать информация о новых условиях, которая вызывает формирование в организме самки новой системы, обеспечивающей поддержание развития плода в матке — беременность. При этом объединяются структуры и процессы в целях обеспечения развития плода (плодов) в матке у самки с момента оплодотворения и до родов.

Беременность — особое физиологическое состояние организма самки, связанное с оплодотворением и развитием плода в матке. Беременность у коровы называют *стельностью*; у кобылы, ослицы, верблюдицы — *жеребостью*; овцы и козы — *суягностью*; свиньи — *супоросностью*; крольчихи — *сукрольностью*; собаки — *щенностью*.

Беременность обеспечивают деятельность периферических половых органов, процессы в них. Наибольшее значение имеют следующие процессы в организме самки: гипертрофия матки, развитие зародыша в матке, формирование плаценты, перестройка обмена веществ и деятельности пищеварительных органов, органов кроветворения, кровообращения, дыхания, печени, почек и других, обеспечивающих обмен веществ, развитие молочных желез, гипертрофия мышц брюшной стенки, увеличение подвижности крестца, обеспечивающие развитие зародыша, эмбриона и плода в матке.

С рецепторного аппарата матки через афферентные проводники, идущие в составе нервов матки, информация в виде импульсов и биологически активных веществ, продуцируемых зародышем и маткой, поступает в нервный центр. Нервный центр беременности, нейроны которого расположены в гипоталамусе и во всех других отделах ЦНС, через эфферентные нервы половых органов и железы внутренней секреции — гипофиз, желтое тело, плаценту и все другие железы — обеспечивает приспособление состояния и деятельности половой системы и всех систем организма для развития в матке плода.

Постепенно происходит гипертрофия и гиперплазия гладких мышечных элементов рогов матки. Каждая мышечная клетка удлиняется более чем в 10 раз и утолщается более чем в 5 раз. Размеры матки увеличиваются. В ней происходит новообразование сосудов и их удлинение; врастают рецепторы. Шейка матки становится рыхлой и сочной. Наружные половые органы легко растяжимы, отечны. Понижается чувствительность матки к окситоцину.

В связи с имплантацией, развитием зародыша и плода начинаются глубокие изменения в матке. Увеличиваются ее размеры и масса; развивается плацента. Плацента — комплекс тканевых образований. Материнская часть ее представлена видоизмененной оболочкой матки. Плодная часть плаценты состоит из трех оболочек: сосудистой (хорион); водной, околоплодной (амнион); мочевой (аллантоис).

Сосудистая оболочка (хорион) образуется из трофобласта, который вначале покрыт множеством бессосудистых ворсинок и называется *прохорионом*. В дальнейшем происходит васкуляризация ворсинок и превращение прохориона в хорион. Многочисленные ворсинки служат для соединения с измененной слизистой оболочкой матки. Процесс внедрения ворсинок сосудистой оболочки в слизистую оболочки матки — *имплантация*.

Водная оболочка (амнион) у свиноматок, овец, коров и кобыл образуется на 13...16-е сутки после оплодотворения из складок трофобласта путем их срастания вокруг зародыша. Она находится в полости сосудистой оболочки, внутренняя стенка ее окружает зародыш, а затем и плод со всех сторон. Водная оболочка в области пупочного кольца плода прирастает к его коже, образует отверстие для прохождения пуповины. Полость между водной оболочкой и зародышем заполнена *амниотической жидкостью*. Амнион соединяется (у коров и свиней) или срастается (у однокопытных) с мочевой оболочкой и образует *аллянто-амнион*.

Мочевая оболочка (*аллантоис*) образуется из мочевого пузыря (первичной кишки) зародыша благодаря выпячиванию его стенки через пупочное отверстие. По выходе из брюшной полости мочевая оболочка расширяется, и в нее через мочевой проток поступает мочевая жидкость. Мочевая оболочка тонкая, прозрачная, в ней проходят сосуды, соединяющие кровеносную систему плода с сосудистой оболочкой. Она прилегает к сосудистой оболочке (у жвачных) или срастается наружной поверхностью с сосудистой оболочкой и размещается в ней в виде слепого мешка, окружая со всех сторон водную оболочку с плодом (рис. 84).

По характеру связи плодной части с материнской различают следующие типы плаценты (рис. 85):

гемохориальную дисковидную (у кролика, морской свинки); гемоэндотелиальную (у некоторых видов грызунов). Ворсинки хориона внедряются в расширенные кровеносные сосуды, лакуны, в которых циркулирует кровь;

эндотелиохориальную, зональную (у плотоядных). Ворсинки врастают глубоко в толщу слизистой оболочки матки;

эпителиохориальную, рассеянную (у лошади, верблюдицы, свиньи). Ворсинки и крипты покрыты эпителием. Пространство между слоями эпителия заполнено секретом эпителия матки эмбриотрофом, или «маточным молоком»;

десмохориальную, множественную (у жвачных до 80...120 карункул). Эпителий ворсинок и крипт слущивается, соединительная ткань их входит в контакт; сосудистые системы хориона и матки отделены только соединительной тканью.

Плодная часть плаценты всасывает питательные вещества, образующиеся вследствие разжижения и растворения тканей ферментами хориона (гистиотрофная плацента у крольчих, морских свинок, плотоядных), или «маточное молоко» (*эмбриотроф*), вырабатываемое материнской частью плаценты у кобыл, овцематок, коров, свиноматок.

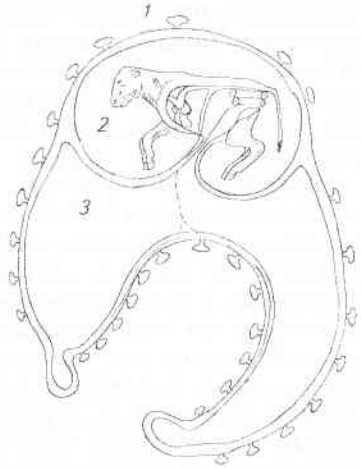


Рис. 84. Строение плодной части плаценты теленка:
1 — хорион; *2* — амнион; *3* — аллантоис

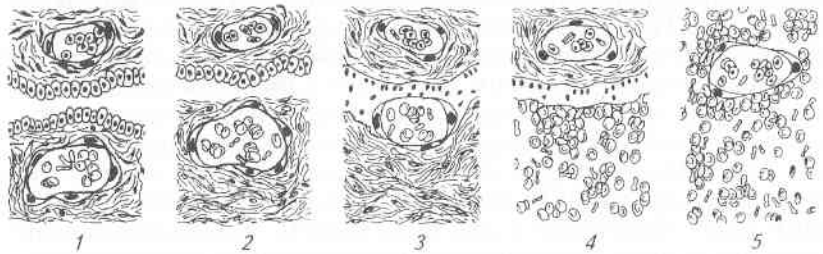


Рис. 85. Типы плацент по характеру связи плодной части плаценты с материнской частью:
1 — эпителиохориальная; *2* — десмохориальная; *3* — эндотелиохориальная; *4* — гемохориальная; *5* — гемоэндотелиальная (у некоторых грызунов)

Одновременно происходят приспособительные изменения и в деятельности всех органов организма матери. Меняются интенсивность и характер обменных процессов. Повышается потребность в питательных веществах, минеральных элементах, витаминах. Усиливается пищевая мотивация, пищевое возбуждение, секреторная деятельность желез пищеварительного аппарата, укорачивается время их переваривания, увеличивается потребность в кормах. В обменных процессах начинают преобладать ассимиляторные процессы. Происходит накопление азота, жира, гликогена, минеральных веществ. В крови повышается количество жирных кислот, нейтрального жира, фосфолипидов, холестерина. У беременной самки на 15...20 % активизируется основной обмен; увеличивается масса тела.

Во второй половине беременности наблюдается небольшая глюкозурия. В крови уменьшается количество кальция и фосфора, но увеличивается извлечение их из костей. Усиливается кроветворение; в крови возрастает число эритроцитов и лейкоцитов, содержание гемоглобина. Усиливается на 50 % работа сердца; происходит физиологическая гипертрофия левого желудочка сердца, увеличивается минутный объем кровотока. Отмечаются тахикардия и лабильность пульса. Несколько учащается дыхание, снижается резерв кислорода. С большим напряжением функционируют печень и почки. Гипертрофируются мышцы брюшной стенки, развиваются молочные железы, увеличиваются размеры молочной железы. К концу беременности увеличивается подвижность в сочленениях таза.

Благодаря перестройке обмена веществ и деятельности всех органов материнского организма создаются условия для поступления веществ к плоду, его роста и развития.

Механизм регуляции при беременности. Изменения, обусловленные развитием зиготы—зародыша, в матке воспринимают специальные рецепторы. Информация поступает в ЦНС и вызывает функциональную организацию нейронов нервного центра беременности, которая сопровождается образованием программы действия, объединением эфферентных звеньев и реализацией этой программы. Программа действия в виде потока эфферентных импульсов, а также повышенного образования и выделения в кровь лютеинизирующего гормона поступает к половым органам и вызывает развитие желтого тела беременности в яичниках, структурные и физиологические изменения в половых органах, необходимые для развития плода, формирование плаценты. Желтое тело, развиваясь, продуцирует прогестерон; повышается его концентрация в крови. Прогестерон действует на ЦНС и вызывает формирование доминанты беременности. Формирование доминанты беременности сопровождается поступлением программы действия к периферическим органам, объединением их в систему, обеспечивающую поддержание беременности.

Программа действия выражается в изменении гормонального профиля, тонуса вегетативной иннервации, соматической иннервации, соотношения процессов в центральной нервной системе и, как следствие, в перестройке всех периферических органов и процессов. Увеличивается передняя доля гипофиза и повышаются образование и концентрация в крови соответствующих гормонов — лютеинизирующего, адренокортикотропного, тиреотропного, соматотропного, пролактина. Гипертрофируются надпочечники; в крови повышается концентрация кортикостероидов, катехоламинов. Увеличивается щитовидная железа, усиливается ее функция (в первой половине беременности); в крови повышается концентрация тироксина и трийодтиронина. Островковый аппарат поджелудочной железы начинает больше выделять инсулина. Повышается тонус парасимпатической иннервации, а позже — симпатической иннервации. К концу беременности снижается возбудимость коры больших полушарий головного мозга, повышается возбудимость спинного мозга. Постепенно мощной железой становится развивающаяся плацента, которая вырабатывает гормоны, необходимые для правильного развития и нормального течения беременности: хорионический гонадотропин, хорионический соматотропин, прогестерон (у коров отсутствует), эстрогены, релаксин, простагландины. К концу беременности в желтом теле нарастает образование гормона релаксина. Складывающееся на каждый период развития плода определенное соотношение гормонов и нервных процессов обеспечивает динамику и специфику всех периферических процессов.

Постоянная афферентация с рецепторов матки обеспечивает обратную информацию о росте и развитии плода.

17.2.4. РОДЫ

При условии завершения созревания плода на короткое время в организме беременной самки происходит временное объединение ряда структур и физиологических процессов, направленных на выведение из матки созревшего плода, т. е. на обеспечение родов.

Роды — сложная приспособительная реакция организма беременной самки, возникающая в связи с завершением развития плода и выражающаяся в выведении из матки плода и плодных оболочек.

Роды обеспечиваются деятельностью исполнительных органов — сокращениями матки и мышц брюшной стенки. Механизм их рефлекторно-гормональный. С рецепторов матки по афферентным проводникам, находящимся в маточных ветвях каудального брыжеечного и тазового сплетений, а также с помощью биологически активных веществ, образующихся в плаценте, матке и раз-

вивающемся плоде, информация о завершении созревания плода поступает в нервный центр. Нервный центр, представленный совокупностью нейронов гипоталамуса, таламуса, коры среднего, продолговатого и спинного мозга, через эфферентное звено, включающее нервы мышц брюшной стенки, эфферентные нервные волокна нервных ветвей каудального брыжеечного и тазового сплетений, а также гормоны окситоцин, простагландины, эстрогены, серотонин и др., обеспечивает согласованные сильные сокращения мышц матки и брюшного пресса, а также спинных мышц.

Родам предшествуют определенные приспособительные структурно-физиологические изменения в организме самки. Эти изменения являются *предшественниками родов* и начинают проявляться за 1...3 сут до их наступления: происходит расслабление связочного аппарата таза (крестцовые кости приобретают возможность смещаться вверх и вниз); увеличение половых губ; отвисание живота и западение пахов; укорочение шейки матки; разжижение густой, липкой слизи влагалища, слизистой пробки, закрывающей канал шейки матки, и выделение этой слизи в виде «поводков» из наружных половых органов; увеличение молочной железы и появление молозива.

Роды включают три последовательные стадии: подготовительную, выведение плода и выведение последа.

Подготовительная стадия начинается сокращениями матки (*родовыми схватками*), чередующимися с расслаблениями. Сокращения матки вначале короткие с паузами до 30 мин, затем интервалы между сокращениями уменьшаются до 3...5 мин. Сокращения начинаются в поддерживающих связках, затем на вершине рога и перемещаются дальше к шейке матки. При сокращении в матке перемещаются мышечные пласты, она утолщается и поднимается к позвоночнику. Раскрывается канал шейки матки. Изменяются позиции и расположение плода. Плод поворачивается на 90...180° за счет волнообразных движений плодной жидкости, вызванных сокращениями матки. Движется и сам плод. Под давлением плодные оболочки проникают в канал шейки матки, разрывается сосудистая оболочка и через отверстие выходят мочевая и водная оболочки. Они расширяют шейку матки. Разрываются плодные оболочки, околоплодная жидкость изливается, ослизняя родовые пути, подготавливая их к прохождению плода. Часть околоплодной жидкости задерживается за плодом и выливается позже.

Стадия выведения плода начинается активными сокращениями матки, мышц брюшного пресса и спинных мышц. Сокращения мышц брюшного пресса и спинных мышц, связанные с выведением плода из матки, называются *потугами*. Потуги

продолжительностью около 1 мин чередуются с паузами по 2...3 мин. За счет схваток и потуг плод выводится через родовые пути.

Стадия выведения последа (послеродовая) наступает после изгнания (рождения) плода. В этой стадии схватки и потуги проявляются реже. Понижение давления в ворсинках сосудистой оболочки, связанное с родами, ослабляет связь околоплодных оболочек с материнской частью плаценты. За счет схваток и потуг плодная часть плаценты отделяется от материнской части и выводится через родовые пути. У коров в связи с особенностями связи плодной и материнской частей плаценты выделение последа происходит через более продолжительный отрезок времени, чем у других видов животных, возможны случаи задержания последа (требуется врачебное вмешательство).

У коров подготовительная стадия родов продолжается около 4...6 ч, стадия выведения плода — от 30 мин до 4 ч, последовая стадия — 7...12 ч; у овец соответственно 4...6 ч, от 20 мин до 1,5 ч, 1...2 ч; у свиней — 2...6 ч, 2...6 ч, послед выводится одновременно вслед за выведением плода; кобыл — до 12 ч, 10...30 мин, 5...30 мин; у сук — 3...10 ч, 1...6 ч, послед выделяется вместе с плодом.

17.2.4.1. ПОСЛЕРОДОВОЙ ПЕРИОД

Послеродовой период — отрезок времени с момента выделения последа до завершения инволюции половых органов, возвратных изменений состояния и деятельности половых и других органов.

В первые сутки после родов у самки нормализуются пульс, температура тела, ритм дыхания, двигательная активность желудка и кишечника после временной атонии. Через 3 сут исчезает отечность наружных половых органов, к 5 сут восстанавливается исходное состояние связочного аппарата и подвижности в сочленениях таза. В первую декаду за счет активных сокращений значительно уменьшается матка. Атрофируются, дегенерируют, подвергаются распаду и рассасыванию структуры слизистой оболочки. Одновременно происходит образование нового эпителиального покрова. У коров исчезают маточные крипты.

В течение всего этого времени из наружных половых органов животного выделяются *лохии* — продукты распада из перерожденного эпителия, крови, секрет желез матки.

У коровы в течение 10 сут в яичнике сохраняется желтое тело. Со второй декады после родов в яичниках появляются завершающие созревание фолликулы; восстанавливаются половые циклы. После родов начинает нарастать интенсивность образования мо-

лока и соответственно изменяется направленность обмена веществ, повышается секреторная деятельность пищеварительных желез, двигательная активность желудка и кишечника.

Продолжительность послеродового периода у коров составляет 15...27 сут, у овец — 18...20 сут, время выделения лохий — 7...9 сут; у свиней соответственно 15...17 и 5...7, кобыл — 8...12 и 2...3, у сук — 10...14 и 5...8 сут.

17.2.4.2. МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ РОДОВ

Плод, завершающий созревание, становится возбудителем рецепторного аппарата матки и нервного центра родов. К концу беременности усиливаются интероцептивные влияния с органов половой сферы, в результате повышается возбудимость подкорковых структур и структур спинного мозга, которые входят в нервный центр родов. Усиливаются влияния центра на матку через подчревные и тазовые нервы; повышается концентрация ацетилхолина в матке. Одновременно изменяется гормональный профиль крови; в плаценте нарастает образование эстрогенов (эстриола), повышается их концентрация в крови, уменьшается образование прогестерона в желтом теле яичника и в плаценте. В стимуляции образования эстрогенов также существенную роль играет сам плод в результате повышенной инкреции надпочечниками гормона кортизола. У завершающего созревание плода удваивается масса надпочечников, повышается чувствительность к АКТГ, резко возрастает выделение кортизола, который и стимулирует образование эстрогенов в матке. Усиливается и деятельность надпочечников в организме самки. Эстрогены, воздействуя на центр родов, обеспечивают вместе с интероцептивными влияниями с матки доминанту родов. Эстрогены в матке повышают чувствительность миометрия к окситоцину, стимулируют синтез и выделение простагландинов в матке и плаценте. Простагландины вызывают сильные сокращения матки.

В развитии родовой деятельности участвует окситоцин, который в больших количествах накапливается перед родами в организме матери. Образование его стимулируется влияниями, поступающими из центра родов.

У плода в этот период интенсивно образуются и выделяются в кровь вазопрессин и окситоцин. Окситоцин плода действует совместно с окситоцином матери на матку.

Как только доминанта родов, возбудимость матки и сила нервных и гормональных влияний (концентрации эстрогенов, окситоцина, простагландинов, серотонина, ацетилхолина) достигают определенного предела, возникает родовая деятельность,

схватки. Схватки сопровождаются усилением потока импульсов с рецепторов матки, что вызывает еще большее возбуждение центра родов, формирование новой программы действия, которая включает в ответную реакцию через соматические нервы мышцы брюшной стенки (*потуги*), обеспечивает выделение новых порций окситоцина, простагландинов, ацетилхолина. Подобные процессы происходят в течение родового процесса до выведения последа. Выведение плода и последа воспринимается рецепторами звена обратной афферентации. Информация с них о результатах совершенного действия ведет к рассогласованию процессов в функциональной системе и к распаду системы.

Изменение нервных процессов и гормонального профиля в связи с распадом системы, ответственной за роды, обеспечивает восстановление структур и нормализацию деятельности половых и других органов самки.

17.3. ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ДОМАШНЕЙ ПТИЦЫ

Птицам свойственно половое размножение, при котором новый организм развивается из оплодотворенной яйцеклетки (*зиготы*) в яйце, вне организма матери. Размножение у птиц осуществляется половой системой, которая имеет существенные структурно-физиологические особенности органов и механизмов регуляции их деятельности, обеспечивающих развитие и выведение половых клеток у самок и самцов, их половое ритуальное поведение и взаимодействие, оплодотворение, а также формирование яйца и яйцекладку у самок.

17.3.1. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМЦОВ ПТИЦ

Половые органы самцов птиц хорошо развиты. Они представлены семенниками с придатками, спермиопроводами, которые открываются в среднюю часть клоаки, образуя расширение с пещеристой частью (у лебедя, гусака, селезня имеется слаборазвитый половой член).

У птиц два семенника. Один из них (левый) развит лучше, имеет четырехгранную форму, расположен перед долями почек. Масса семенника у петуха около 10 г; в период активной половой деятельности она увеличивается в 3 раза.

С наступлением половой зрелости спермии образуются непрерывно. Спермиогенез (формирование спермиев)

происходит у птиц так же, как и у других позвоночных. Каждый спермий содержит половину нормального числа хромосом. Зрелые спермии от каждого семенника проходят через тонкий проток к семявыносящему протоку, а из него к клоаке. Созревание спермиев осуществляется за 25 сут. Интенсивность спермиогенеза в семенниках изменяется с сезоном года: у петухов высокая с февраля по июль, индюков — с февраля по июнь—июль, гусаков — с февраля по апрель, у селезней — с февраля по май. В связи с увеличением продолжительности светового дня (конец зимы, начало весны) в организме самца происходят гормональные и структурно-физиологические изменения: возрастает количество половых гормонов в крови и органах, увеличивается масса семенников.

У селезня, гусака и некоторых других разновидностей птиц оплодотворение облегчено мышечным выступом (отростком), несколько подобным половому члену млекопитающих.

Половая активность у самцов высокая. Петух в течение суток способен осуществить 14...29 копуляций, выделяя 0,4...0,6 мл спермы; гусак выделяет 0,2 мл спермы. Сперма имеет белый цвет. В 1 мл эякулята содержится 1,3...2,5 млн спермиев. Спермии в половых путях самки сохраняют свою жизнедеятельность в течение 7...30 сут; наибольшая их активность в первые 10...12 сут. Оплодотворение яйцеклетки происходит в первые 20 мин после овуляции. В процессе оплодотворения участвуют в среднем 300 спермиев.

17.3.2. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМОК ПТИЦ

Система размножения у самок птиц представлена хорошо развитым левым яичником и яйцепроводом; правый яичник и яйцепровод в виде рудиментов.

Яичник расположен в поясничной части, имеет продолговатую четырехугольную форму. В период покоя размеры яичника небольшие, увеличиваются с наступлением яйцекладки. В яичнике находятся яйцеклетки и фолликулы на разной стадии развития, поэтому в период яйцекладки он имеет гроздевидную форму.

17.3.2.1. РАЗВИТИЕ ЯЙЦЕКЛЕТОК

Овогенез, или развитие овогоний, у птиц начинается в эмбриональный период на 8...11-е сутки инкубации. К моменту вылупления все овогонии превращаются в ооциты I порядка. После вылупления у цыплят продолжается развитие ооцитов, которое осуществляется в четыре стадии: *первая стадия* продолжается в первые 45 сут жизни цыплят: ооциты I порядка увеличиваются в размерах в 5 раз и достигают 0,02...1 мм в диаметре; образуется бластодиск, или зародышевый диск; *вторая стадия* продолжается с 45-х по 60-е сутки жизни цыплят: ооцит увеличивается до 1...3 мм в диаметре, образуется слой желтка, состоящий из белка, жира, фосфора, в центре образуется (формируется) светлый слой желтка, называемый *латебра*; *третья стадия*: происходит дальнейшее увеличение желтка — до 3...6 мм в диаметре; *четвертая стадия* продолжается 6...7 сут: перед началом овуляции (яйцекладки) происходит бурное развитие желтка до 30...40 мм в диаметре. В сформировавшейся яйцеклетке число хромосом в ядре в два раза меньше, чем у взрослой птицы. Сокращение числа хромосом — результат процесса, известного как мейоз.

Яйцеклетка заключена в фолликул с ножкой. Внутри фолликула над желтком располагается тека из наружного и внутреннего слоев, между прозрачной желточной оболочкой и желтком — околожелточное пространство, заполненное лимфой. Ооцит свободно вращается внути фолликулярной оболочки. Через ножку проходят сосуды. Против ножки на фолликулярной оболочке имеется полоска — *стигма*; это место разрыва фолликулярной оболочки. В яичнике в каждый момент находится большое количество яйцеклеток на различной стадии развития. Количество (общее) яйцеклеток у кур колеблется в зависимости от продуктивных качеств от 586 до 3605 и более. Однако за время активной жизни количество созревших яйцеклеток составляет обычно 1500, т. е. курица снесет 1500 яиц.

Яйцевод у кур в покое небольшой: длина 18...20 см, диаметр 0,8 см. В период яйцекладки длина яйцевода может увеличиваться до 60 см, а диаметр до 10 см. В яйцеводе пять отделов: воронка, белковый отдел, перешеек, матка, влагалище.

Воронка яйцевода имеет диаметр 8...9 см, открывается перед яичником. В воронке хорошо развиты мышцы, за счет которых она активно сокращается, захватывая яйцеклетки. В воронке яйцеклетка задерживается на небольшой отрезок времени (20 мин), затем переходит в *белковый отдел*. Длина белкового отдела 30...35 см. В нем 15...25 продольных складок высотой 4,5 мм и толщиной 2,5 мл и имеются железы, выделяющие белковый секрет. Далее яйцеклетка попадает в *перешеек*, длина которого 8 см. В перешейке хорошо развит слой кольцевых мышц. Перешеек обеспечивает переход яйцеклетки из белкового отдела в матку. *Матка* имеет форму мешка, хорошо развитые продольно-кольцевые мышцы. На границе с влагалищем слизистая оболочка образует складки, имеется сфинктер, регулирующий переход яйца во влагалище. *Влагалище* (7...8 см) имеет слой кольцевых мышц и открывается в клоаку.

17.3.2.2. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Взаимодействие яйцеклетки со спермиями осуществляется в первые 20...30 мин после овуляции. Овуляция происходит через 23...24 ч после созревания фолликула. Каждая последующая овуляция наступает через 30 мин после снесения яйца. Яйцеклетка «выпадает» в воронку яйцевода.

Спермии, поступившие в половые пути курицы при совокуплении, перемещаются, достигают воронки яйцепровода, длительное время сохраняя жизнедеятельность. Один из спермиев с половиной нормального числа хромосом соединяется с яйцеклеткой, также содержащей половину нормального числа хромосом, оплодотворяет яйцеклетку, и образуется зигота, которая уже имеет полный набор хромосом.

Оплодотворение яйцеклетки происходит в воронке яйцепровода. Место оплодотворения важно, поскольку яйцеклетка может пройти вниз по яйцепроводу и вокруг нее может отложиться белковый секрет — через образовавшуюся оболочку оплодотворение будет уже невозможно.

Образовавшаяся зигота делится через 5 ч после оплодотворения. В матке происходит образование бластодисков, состоящих из 48 бластомеров. К моменту яйцекладки число бластомеров увеличивается до 128. Этим заканчивается формирование бластулы. С момента снесения яйца развитие бластулы не происходит. Ее развитие продолжается только при определенных температурных условиях (инкубации). Различают две закономерности овуляции (яйцекладки): ежедневная и циклическая, с интервалом 2...5 сут.

17.3.2.3. ФОРМИРОВАНИЕ ЯЙЦА И ЯЙЦЕКЛАДКА. ЯЙЦО

Формирование (образование) яйца. Происходит в процессе перемещения желтка по пяти отделам яйцепровода: воронке, белковому отделу, перешейку, матке, влагалищу (рис. 86). В воронке яйцепровода за 20 мин пребывания на желток накладывается слой белка — *градинковый слой*. В белковом отделе желток задерживается на 2,5...3 ч. На желток накладывается слой белка в виде нитей. В связи с вращением желтка нити белка закручиваются за время прохождения желтка в белковом отделе — образуется плотный слой белка. Здесь же формируется внешняя подскорлуповая оболочка. Затем это образование переходит в перешеек, который имеет хорошо развитый слой из кольцевых мышц; задерживается на 70 мин. Из перешейка формирующееся яйцо переходит в матку. В матке яйцо задерживается 19...20 ч. Маточные железы выделяют секрет, содержащий большое количество карбоната кальция, воду

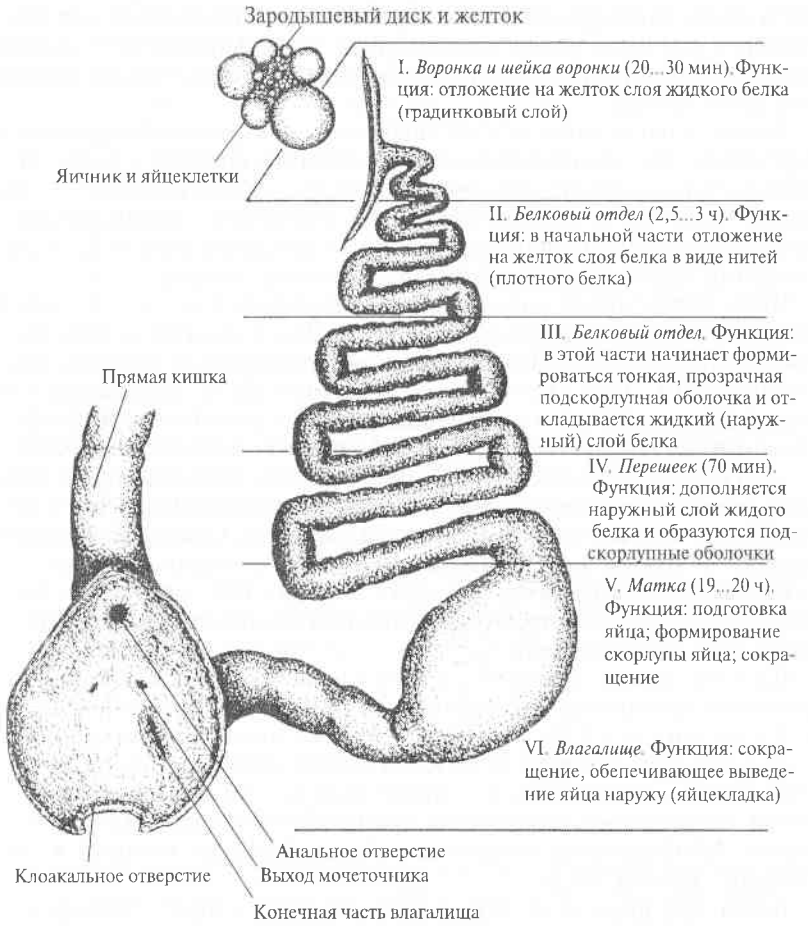


Рис. 86. Формирование яйца.
Отделы яйцепровода и последовательность формирования яйца в нем

и другие минеральные вещества, которые формируют скорлупу яйца. Обычно она включает 2...5 г кальция. У некоторых птиц одновременно откладываются пигменты, которые образуются из гемоглобина, — *овопорфирины*. Они придают яйцу окраску. Перед выведением яйца в матке формируется надскорлуповая пленка. Общая продолжительность формирования яйца составляет 23...24 ч.

Яйцекладка. Яйцо, как только сформировалось, переходит во влагалище после открытия сфинктера матки, затем через влагалище за счет его сокращения и сокращений матки выделяется наружу через средний отдел клоаки, при этом запирающая складка закрывает выход прямой кишки. Выведение яйца наружу называется *яйцекладкой*.

Яйцекладка у птиц осуществляется по определенным закономерностям. Она начинается в 5...6-месячном возрасте, постепенно нарастает и достигает максимума в 8 мес, удерживается на этом уровне до 11 мес и затем снижается. У одних птиц яйцекладка осуществляется непрерывно, у других — циклами (пауза 2...5 сут). Ежегодно курица может откладывать свыше 300 яиц.

Яйцо. Яйцо имеет определенную структуру и состав. У курицы в зависимости от породы его масса 35...70 г, у гусыни — 130...160 г, у индейки — 80...100 г. В нем различают скорлупу, которая по массе составляет 10...12 %, желток — 32 и белок — 58 %. В курином яйце массой 58 г содержится: 38,1 г воды, 19,9 г сухих веществ (белок — 7 г, липиды — 6,1, углеводы — 0,5, неорганические вещества — 6,3 г). Объем белка в яйце в 2 раза больше, чем желтка. В белке воды в 3 раза больше, а сухих веществ в 2 раза меньше, чем в желтке. Жиры почти целиком находятся в желтке. Содержание других веществ в белке и желтке почти в одинаковых количествах.

Скорлупа толщиной 0,2...0,4 мм; в ней имеются поры (3000...12 000). На тупом конце яйца под скорлупой располагается воздушная камера (*пуга*).

Белок яйца состоит из трех слоев: верхний жидкий, средний более плотный и внутренний жидкий. В белок входят вода (до 88 %), белки (до 11 %), углеводы (до 1 %), минеральные вещества (до 0,6 %), небольшие количества жира, лецитина, холестерина, ферментов — протеиназы, дипептидазы, диастазы, оксидазы. Белки — альбумин, овомукоид, кональбумин, овоглобулин, овомуцин. Минеральные вещества — сера, фосфор, натрий, калий, кальций, железо, медь.

Вдоль оси яйца от желтка в белок с обеих сторон тянутся спиральные мутные образования — тяжи (*халазы*). На них желток как бы подвешен в белке.

Желток яйца — вязкая неоднородная масса, заключенная в нежную эластическую пленку. Центральная часть его — ядро светло-желтого цвета. На поверхности желтка заметен зародышевый диск, соединенный трубочкой с ядром.

В желтке содержится 50 % сухого вещества, 48...49 % воды, 16...17 % белков (вителлин, левитин и др.), 32...33 % жира (фосфатиды, лецитин, холестерин), 1 % углеводов, 1,1 % минеральных веществ, красящие вещества и витамины (A, D, E, B).

17.3.3. ИНКУБАЦИЯ И ВЫСИЖИВАНИЕ

Яйцо, после того как было снесено, для гарантии роста и выживания эмбриона должно содержаться в определенных условиях. Обслуживание яйца при оптимальных условиях называется *инкубацией*. Ранняя забота о недавно выведенном цыпленке называется *высиживанием*.

У курицы (наседки) забота о молодняке определена естественным инстинктом. В определенное время года она делает гнездо, кладет туда яйца и сидит на них, распушивая перья. Таким образом она выводит их, создавая нужный температурный режим. Теплота необходима для развития яйца, чтобы все происходило в оптимальном темпе. При температуре ниже 28 °С развитие в яйце замедляется, более низкие значения могут привести к гибели эмбриона. С другой стороны, слишком высокая температура также убьет развивающуюся птицу.

Ко времени вылупления цыпленка зигота претерпевает изменения; делится много раз, чтобы произвести тысячи клеток, которые и составляют ткани вылупившегося цыпленка.

Гнездо обеспечивает защиту для молодняка как до, так и после выведения. Только что выведенный цыпленок нуждается в дополнительной теплоте в течение определенного времени, так как его нервная система, которая регулирует температуру тела и процессы теплообразования и теплоотдачи, еще не полностью развита. Наседка продолжает согревать цыплят собственным телом и защищает их от врагов.

Контрольные вопросы и задания

1. Назовите структурные образования организма самца, входящие в половую систему, и приспособительные реакции, которые она обеспечивает. **2.** Какова физиологическая роль каждого исполнительного органа половой системы самца? **3.** Дайте определение понятию «спермиогенез». Поясните, где и как происходит этот процесс, каковы механизмы его регуляции. **4.** Охарактеризуйте спермий, его структурную организацию, состав и свойства. **5.** Назовите придаточные половые железы, охарактеризуйте их деятельность и роль секретов. **6.** Охарактеризуйте половое ритуальное поведение, половые рефлексы самца и его взаимодействие с самкой. **7.** Дайте определение понятиям «эякуляция», «сперма», «эякулят». Поясните, каковы объем эякулята, концентрация спермиев, состав спермы. **8.** Каковы механизмы выведения спермиев и продуктов добавочных половых желез, регуляции эякуляции? **9.** Дайте определение понятию «половая система самки». Назовите структурные образования, входящие в эту систему, приспособительные реакции системы. **10.** Дайте характеристику исполнительных органов половой системы самок, их деятельности. **11.** Дайте определение понятиям «фолликулогенез» и «овогенез», опишите эти процессы, строение фолликула и яйцеклетки. **12.** Что понимают под тонической и циклической деятельностью по-

лового центра? **13**. Дайте определение понятию «половой цикл», охарактеризуйте его. **14**. Каковы внешние проявления полового цикла, механизмы их развития? **15**. Дайте определение понятию «осеменение». Назовите типы осеменения у разных видов сельскохозяйственных животных, у собак и кошек. **16**. Дайте определение понятию «оплодотворение». Поясните механизм оплодотворения. **17**. Поясните факторы, влияющие на оплодотворение. **18**. Дайте определение понятию «беременность», расскажите о приспособительных реакциях, обеспечивающих поддержание беременности. **19**. Охарактеризуйте изменения в структурной организации и деятельности органов и систем организма самки при беременности. **20**. Поясните, как изменяется во время беременности деятельность центральной и вегетативной нервной системы, как изменяется гормональный статус. **21**. Назовите периоды и фазы развития нового организма в организме матери. Какой принцип заложен в основу подразделений развития нового организма? **22**. Охарактеризуйте принципы системогенеза, особенности развития органов и систем и организма в целом в каждую фазу антенатального периода. **23**. Дайте определение понятию «плацента». Охарактеризуйте структурную организацию и виды плаценты по характеру связи плодной и материнской частей плаценты. **24**. Поясните закономерности развития и деятельности плаценты в связи с развитием зародыша, эмбриона и плода, особенности питания плода. **25**. Поясните проявление влияний пищевой доминанты и биологическую значимость ее. **26**. Дайте определение понятию «роды». Назовите структурно-физиологические изменения в организме самки, предшествующие родам, обеспечивающие роды. **27**. Назовите стадии родов, их продолжительность у животных различных видов и поясните механизмы их развития. **28**. Охарактеризуйте механизмы регуляции родовой деятельности у самок, роль нервной системы и гормонов желез внутренней секреции, плаценты в этой деятельности. **29**. Охарактеризуйте последовый и послеродовой периоды. **30**. Охарактеризуйте параметры деятельности, методы исследования состояния деятельности половой системы самца и самки, их практическое значение.

18. СИСТЕМА ЛАКТАЦИИ

●

18.1. ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ ЛАКТАЦИИ

В организме самки с возрастом, с наступлением половой зрелости, в процессе и после завершения беременности и родов, а также при систематическом доении или сосании происходит и завершается формирование системы лактации. Она формируется в целях обеспечения образования молока, распределения и накопления образующегося молока в емкостной системе вымени и молоковыведения при доении или сосании.

Система лактации обеспечивает три приспособительные реакции: 1) образование молока; 2) распределение, накопление и удержание образующегося молока в емкостной системе молочной железы; 3) периодическое выведение молока (молокоотдача).

Приспособительные реакции системы осуществляются исполнительными органами: вымя (молочные железы, молоковыделительный аппарат), пищеварительный аппарат, сердечно-сосудистая система, система дыхания, печень, жировая и костная ткани (рис. 87).

Деятельность исполнительных органов регулируется нервным центром лактации. Роды, изменение гормонального статуса (резкое повышение образования и выделения в кровь пролактина передней долей гипофиза), поток импульсов с рецепторов соска и вымени, вызываемый сосательными воздействиями новорожденного, обеспечивают формирование доминанты лактации.

Нервный центр лактации представляет собой совокупность нейронов гипоталамуса, таламуса, ретикулярной формации, лимбической системы, коры головного мозга, продолговатого и спинного мозга. Он находится в состоянии тонуса (постоянной активности). Активирует его деятельность информация с рецепторов прикосновения и давления, тепловых рецепторов кожи соска и вымени, барорецепторов цистерн соска и молочных желез, молочных ходов, протоков и альвеол, со слуховых, зрительных, обонятельных рецепторов и их афферентных проводников. Эф-

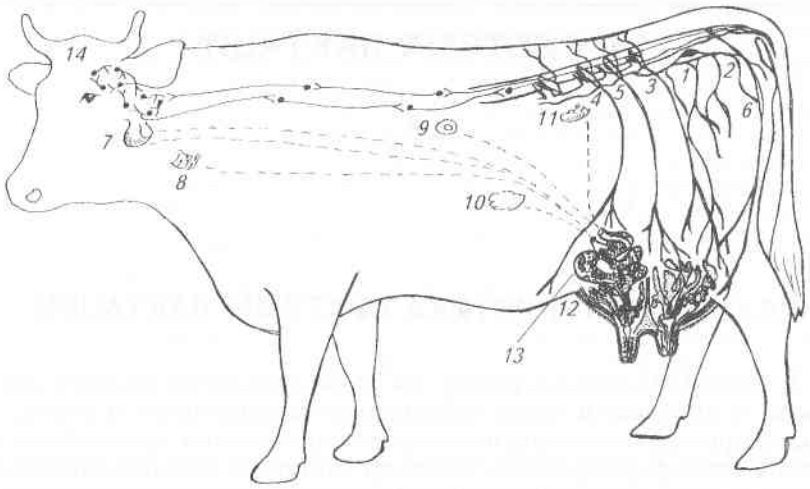


Рис. 87. Система, обеспечивающая образование, распределение, накопление молока в емкостной системе вымени и молоковыведение:

1 — ветви каудального брыжеечного узла; *2* — ветви тазового нерва; *3* — наружный семенной нерв; *4* — подвздошно-подчревный нерв; *5* — подвздошно-паховый нерв; *6* — срамной нерв; *7* — гипофиз; *8* — щитовидная железа; *9* — надпочечник; *10* — островковый аппарат поджелудочной железы; *11* — яичник; *12* — вымя, соски; *13* — альвеола молочной железы; *14* — нервный центр лактации

ферентные нервные волокна идут в составе ветвей каудального брыжеечного узла, тазового нерва, наружного семенного нерва, подвздошно-подчревного, подвздошно-пахового, срамного и промежностного парных нервов. В молочной железе имеются два нервных сплетения: поверхностное — в соединительнотканных прослойках железы и глубокое — в междольковой ткани, волокна которых идут к сосудам, протокам, паренхиме железы, междольковой соединительной ткани.

Нервные волокна проникают через базальную мембрану альвеол, подходят к ее железистым клеткам и заканчиваются на их поверхности пуговчатыми и кистевидными окончаниями. Нервные волокна образуют сплетения вокруг стенок молочных протоков, окончания в слизистой оболочке молочной цистерны, обильно иннервируют сосок и кожу соска; в слизистой оболочке сосковой цистерны тоже много нервных окончаний.

Установлена адренергическая и холинергическая иннервация тканей молочной железы, симпатическая и парасимпатическая (ветви тазовых нервов) иннервация.

Эфферентное звено включает в себя и железы внутренней секреции, их гормоны: пролактин, соматотропный, тиреотроп-

ный, адренокортикотропный гормоны передней доли гипофиза; окситоцин задней доли гипофиза; тироксин и трийодтиронин, тиреокальцитонин щитовидной железы; глюкокортикоиды и минералокортикоиды, адреналин и норадреналин надпочечников; паратгормон паращитовидной железы; инсулин и глюкагон островкового аппарата поджелудочной железы; эстрогены и прогестерон яичников.

Вымя. Это железисто-мышечный орган, обеспечивающий молокообразование и молоковыведение (рис. 88). Вымя имеет соски. Снаружи оно покрыто тонкой эластичной кожей. Кожа сосков толстая, в ней отсутствуют сальные и потовые железы, а также волосы. Под кожей снаружи вымя охватывает поверхностная фасция, которая в верхней части является продолжением поверхностной фасции

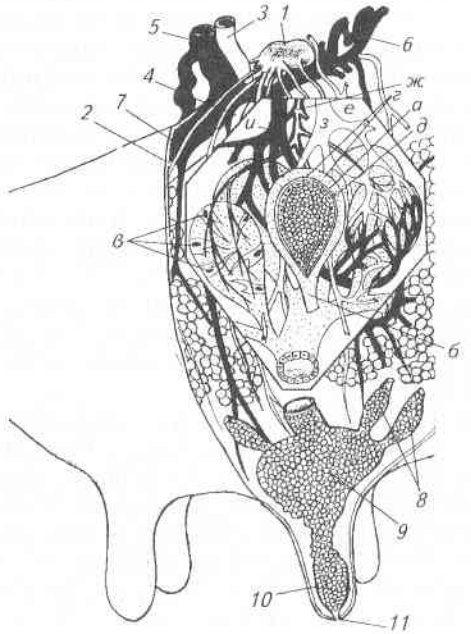


Рис. 88. Вымя коровы:

1 — наружный паховый (надвымянный) лимфатический узел; *2* — лимфатические сосуды вымени; *3* — наружная срамная артерия; *4* — артерия вымени; *5* — наружная срамная вена; *6* — вены вымени; *7* — подкожная брюшная (молочная) вена; *8* — крупные молочные ходы (перерезаны); *9* — цистерна соска; *10* — цистерна соска; *11* —сосковый канал

Схема структур молочной дольки (увеличено): *а* — вскрытая альвеола; *б* — выводной проток; *в* — миоэпителиальные клетки на альвеоле; *г* — кубические эпителиальные клетки альвеолы; *д* — базальная мембрана; *е* — соединительнотканный слой с жировой тканью, где наиболее развита сеть кровеносных капилляров и нервов; *ж* — нервы; *з* — артерии; *и* — вены

брюшной стенки, а в нижней части соединяется с глубокой фасцией вымени. Между правой и левой половинами вымени расположена средняя подвешивающая связка, состоящая из двух листков эластической соединительной ткани, которая на нижней поверхности вымени превращается в глубокую фасцию, расходится на боковые поверхности. Боковую фасцию вымени со срединной подвешивающей связкой соединяют многочисленные соединительнотканные перегородки, поддерживающие вымя в определенном положении. Срединная подвешивающая связка обеспечивает удержание вымени. По типу строения молочная железа является альвеолярно-трубчатым образованием.

Железистая ткань молочной железы представлена *молочными альвеолами* — шаровидной, овальной или продолговатой формы мелкими образованиями диаметром до 100...800 мкм. Они состоят из одного слоя клеток железистого эпителия (100...300 клеток), которые располагаются на базальной мембране. Альвеола имеет полость (емкость 0,8 мл). Альвеол в молочной железе очень много; каждая из них покрыта соединительнотканной перепонкой. Они объединяются в группы-дольки, дольки, в свою очередь, группируются в доли железы, заключенные в нежную соединительную ткань. От альвеол начинаются мельчайшие *первичные молочные протоки*, выстланные плоским эпителием. Первичные протоки, соединяясь, образуют более крупные молочные протоки долек, последние — *молочные каналы долей*, диаметр которых по мере их слияния увеличивается. В результате слияния молочных каналов образуются молочные ходы с большим просветом (до 15 мм), которые в количестве от 5 до 20 и более открываются в полость, расположенную в нижней части железы, — *цистерну молочной железы*.

Цистерна каждой молочной железы состоит из двух отделов — цистерны железы и цистерны соска. Вместимость *цистерны железы* у коров может составлять 2 л и более. Емкость *цистерны соска* зависит от величины соска (у коров до 50 мл). Цистерна соска на уровне основания соска отделена от цистерны железы круговой складкой. Полости молочных ходов и цистерны выстланы слизистой оболочкой из двухслойного цилиндрического эпителия. Слизистая оболочка цистерны образует различные по высоте многочисленные складки.

Цистерна соска переходит в *сосковый канал* с многослойным плоским эпителием; длина канала соска у коров 0,5...1,4 см. Канал открывается устьем на вершине соска. Над сосковым каналом расположена складка слизистой оболочки, прикрывающая отверстие канала.

Альвеолы молочной железы снаружи покрыты миоэпителиальными, звездчатыми или корзинчатыми клетками. *Миоэпителиальные клетки* располагаются и вдоль наружной поверхности эпителия первичных молочных протоков. В стенках мелких протоков имеются продольные гладкомышечные волокна, в более крупных протоках — продольные и циркулярные мышцы. В устьях молочных протоков находятся сфинктероподобные утолщения из циркулярного слоя гладкомышечных волокон.

В соске расположены циркулярный, радиальный и смешанный слои гладких мышц. Циркулярные мышцы сильнее развиты вокруг соскового канала и образуют его сфинктер.

Молочные железы пронизаны множеством кровеносных сосудов, образуемых наружной срамной и частично промежностной артериями. Вокруг молочных альвеол и мелких протоков образуется густая сеть тонких артериол и капилляров, лимфатических капилляров. Артерии вымени сопровождают соответствующие вены; они соединяются многочисленными анастомозами. Вены соска имеют тупые полые выпячивания.

Отток венозной крови из вымени коровы происходит двумя путями — через наружную срамную и подкожную брюшную вены. Лимфа от альвеолярной ткани вымени отводится через глубокие лимфатические сосуды, а от кожи и сосков вымени — через поверхностные лимфатические сосуды.

18.2. ОБРАЗОВАНИЕ МОЛОКА

Развитию исполнительных структур и формированию процессов, обеспечивающих образование молока, предшествуют развитие половой доминанты, доминанты беременности, доминанты родов. Образование молока связано с формированием доминанты лактации, развитием молочных желез. Возникновение секреции молока после родов (*лактогенез*), поддержание образования и выведение молока (*лактопоэз*) обеспечиваются благодаря консолидации нейрогуморальных процессов и процессов в молочной железе. В результате обеспечивается приспособительная реакция, осуществляемая молочными железами, — поддержание определенного на данный отрезок времени уровня образования и состава молока.

Образование молока — сложный процесс, который включает: 1) фильтрацию ряда компонентов молока; 2) секрецию специфических компонентов молока в секреторных клетках; 3) реабсорбцию некоторого избыточного количества отдельных компонентов молока в альвеолах, протоках, каналах, ходах и цистерне.

Фильтрация. Молоко имеет сложный химический состав, включающий более 100 различных веществ: белки и аминокислоты, липиды и жирные кислоты, углеводы, минеральные вещества (около 40),

витамины (17), десятки ферментов и др. Часть из этих веществ переходит из крови в молоко без превращений в клетке — фильтруется. Фильтруются аминокислоты, отдельные жирные кислоты, глюкоза, минеральные вещества, витамины, вода, отдельные ферменты, гормоны, продукты межуточного обмена.

Секреция. Секреция специфических компонентов молока — молочного белка, сахара и жира протекает в четыре стадии: 1) поглощение железистыми клетками альвеол из крови веществ, используемых для образования основных компонентов молока; 2) синтез специфических компонентов молока в секреторных клетках альвеол; 3) перемещение синтезированных в клетке компонентов к апикальной части клетки и накопление их там; 4) выделение синтезированных компонентов из железистых клеток альвеол в полость альвеол.

Клетки железистого эпителия альвеол обладают высокой синтезирующей способностью. У коров ежеминутно может синтезироваться более 0,6 г белка, 0,8 г сахара и 0,7 г жира.

Синтез белков молока. В молочной железе синтезируются α-, β-, γ-казеин и к-казеин, α-лактоальбумин, α- и β-лактоглобулин. Для синтеза белков используются аминокислоты, пептиды, приносимые к железе кровью. Основной белок молока — казеин (76...86 %). Синтез белка осуществляется на рибосомах, ядрах, митохондриях и других субклеточных единицах с участием большого количества ферментов. Белки молока содержат все незаменимые и заменимые аминокислоты.

Синтез липидов молока (молочного жира). Связан с образованием жирных кислот и глицерина (из уксусной кислоты и глюкозы) в межальвеолярной ткани молочной железы. Для синтеза молочного жира используются жирные кислоты, триглицериды, липопротеиды, уксусная кислота и β-оксибутират крови. Из образовавшихся в тканях молочной железы жирных кислот и глицерина, из поглощенных из крови жирных кислот, триглицеридов, уксусной кислоты и β-оксибутирата в базальной части железистых клеток альвеол синтезируется молочный жир (триглицериды) в форме мелких жировых шариков. В процессе синтеза молочного жира в молочной железе отмечается превращение стеариновой кислоты крови в олеиновую кислоту, насыщенных жирных кислот в ненасыщенные, низкомолекулярных кислот в пальмитиновую кислоту, уксусной кислоты и β-оксибутирата в низкомолекулярные жирные кислоты. В состав молочного жира входят в небольших количествах фосфатиды, фосфолипиды, стерины, холестерин и его эфиры, свободные жирные кислоты, жирорастворимые витамины и др. Триглицериды содержат более 30 жирных кислот (насыщенные высокомолекулярные — пальмитиновая, стеариновая, миристиновая, насыщенные низкомолекулярные — масляная, капроновая, каприловая, каприновая, лауриновая, ненасыщенные — олеиновая и др.).

Синтез углеводов молока. Основной углевод молока — лактоза, или молочный сахар, дисахарид (глюкоза и галактоза). Она синтезируется в железистых клетках альвеол. В синтезе участвуют глюкоза, пропионовая кислота, уксусная кислота, глицерин и др., поступающие в молочную железу с кровью.

Синтезированные в железистых клетках альвеол белки, жиры и углеводы выводятся в полость альвеол через оболочку секреторной клетки. Возможны различные типы выведения синтезированных компонентов из железистой клетки: *голокриновый* — выделение секрета в результате гибели и отторжения клетки; *апокриновый* — превращение дистального конца клетки в секрет и отторжение его; *мерокриновый* — отделение капли секрета от тела клетки без травмирования апикальной мембраны клетки; *леммокриновый* — отделение с каплей секрета участка плазматической мембраны. Преобладают мерокриновый и леммокриновый типы выделения секрета.

Процесс выделения (экструзии) синтезированных веществ из железистой клетки требует больших затрат энергии. В связи с этим в апикальной части секреторных клеток находится большое количество митохондрий, фосфатаз. При участии фосфатаз фосфорилируются молекулы секрета и поставляется энергия для сокращения клеточных белков, участвующих в выделении секрета из клетки.

Реабсорбция. Фильтрация и синтез компонентов молока в молочной железе сопровождаются реабсорбцией некоторых его составных частей, когда оно находится в молочных протоках и цистерне. Реабсорбируются частично вещества, которые синтезируются в самой молочной железе и используются для синтеза компонентов молока, а также вещества, синтезированные и профильтровавшиеся, поступившие в избытке в полость альвеол, протоков, каналов, ходов, цистерны молочной железы, такие как аминокислоты, глюкоза, лактоза, ферменты, витамины, минеральные вещества и др.

Таким образом, в результате фильтрации, синтеза и реабсорбции компонентов молока и образуется зрелое молоко.

18.2.1. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБРАЗОВАНИЯ МОЛОКА

Образование молока молочной железой начинается после родов. Интенсивность образования молока, например у коров, определяют многие факторы: 1) породные, наследственные качества; 2) уровень и полноценность кормления; 3) интенсивность

пищеварительных и обменных процессов; 4) время после родов (в первые три месяца интенсивность образования молока нарастает, а затем постепенно снижается); 5) время суток (в дневное время интенсивность образования молока выше, в ночное — ниже; при пастбищном содержании в связи с большими переходами эта закономерность может быть обратной); 6) кратность доения (при трех-четырехкратном доении интенсивность образования молока выше, чем при двукратном); 7) количество предшествующих родов (до 5...7-х родов интенсивность образования молока нарастает, а затем постепенно снижается); 8) характер пищеварительных процессов в преджелудках (уменьшение образования в рубце уксусной кислоты ведет к снижению синтеза жира в молочной железе) и др.

18.2.2. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ МОЛОКООБРАЗОВАНИЯ К МЕНЯЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ

В период беременности в связи с изменением гормонального профиля у самки начинает интенсивно развиваться система альвеол и протоков в молочной железе. У коровы и овцы основное развитие молочной железы происходит в первой половине беременности, у козы — в первой половине или во второй трети, а у свиньи — во второй половине беременности. В этот период в паренхиме железы происходит усиление митоза. Гормонами, определяющими рост протоков и альвеол, являются эстрогены и прогестерон, а принимающими участие в регуляции роста молочных желез (*маммогенезе*) — пролактин, соматотропный и адренокортикотропный. В период беременности повышается активность симпатической иннервации молочной железы.

В послеродовой период в организме самки вновь происходит изменение гормонального профиля: повышается концентрация в крови пролактина, соматотропного гормона, адренокортикоидов, тироксина и трийодтиронина, инсулина.

Изменение гормонального профиля после родов сопровождается формированием *доминанты лактации*. Формированию и поддержанию доминанты лактации способствуют потоки импульсов с рецепторов кожи вымени и соска, альвеол, протоков и цистерны, возникающие при опорожнении железы в процессе доения или сосания.

Доминанта лактации проявляется в постоянной повышенной активности нейронов нервного центра молокообразования, а именно: нейронов заднего гипоталамуса, вентрального и переднего гипоталамических ядер, других ниже- и вышележащих отделов центральной нервной системы. Постоянная повышенная активность,

возбуждение нейронов центра молокообразования сопровождаются формированием программы действия. Поток эфферентных импульсов по эфферентным нервным проводникам и с помощью гормонов передается к секреторному аппарату молочной железы, обусловливает начало и поддерживает образование молока (перерезка части эфферентных нервных волокон молочной железы вызывает уменьшение объема секретируемого молока, а раздражение эфферентных нервных волокон — увеличение секреции молока и синтеза белков и жира). Усиление секреторной функции молочной железы вызывает ацетилхолин.

Большее значение для поддержания секреции молока на высоком уровне имеют влияния с нервного центра на гипофиз. Специальные нейроны гипоталамуса, будучи в состоянии возбуждения (*доминанты*), вырабатывают пролактолиберин, который поступает в гипофиз и вызывает образование пролактина в передней доле гипофиза и повышение его концентрации в крови. Пролактин, действуя на секреторные клетки молочных желез, возбуждает их, стимулируя образование белков, предшественников молока, лактозы. Доение и сосание рефлекторно вызывают максимальное повышение содержания пролактина в крови, еще большее образование молока. Образование молока в период доения и сосания усиливается. Секреция пролактина повышается и условно-рефлекторно в результате раздражения зрительных, обонятельных и слуховых рецепторов при контакте матери с детенышем.

Доминанта лактации сопровождается повышением образования и концентрации в крови соматотропного, адренокортикотропного и тиреотропного гормонов и соответственно тироксина, трийодтиронина, глюкокортикоидов и минералокортикоидов. Соматотропный гормон усиливает действие пролактина, повышает секрецию молока и содержание в нем жира, белка и лактозы. Секрецию молока, жира, белка и лактозы стимулируют также адренокортикотропный (в больших дозах тормозит образование молока) и тиреотропный гормоны.

Лактацию стимулируют гормоны инсулин, тироксин и трийодтиронин, паратгормон, глюкокортикоиды, минералокортикоиды, окситоцин. Тироксин и трийодтиронин повышают синтез жира и содержание его в молоке, усиливают бродильные процессы в преджелудках, образование уксусной кислоты, использование ее молочной железой.

Росту молочной железы и наступлению лактации способствует гормон прогестерон. По мере формирования доминанты лактации нарастает концентрация гормонов в крови, повышается активность рецепторного, афферентного и эфферентного аппаратов молочной железы, нарастает образование молока. Позже происходит постепенное затухание активности нейронов нервного центра, за-

тухание лактационной доминанты и, как следствие, понижение образования вышеназванных гормонов, уменьшение содержания их в крови и снижение интенсивности образования молока.

Количество гормонов возрастает в крови в дневное время суток, так как свет стимулирует деятельность желез внутренней секреции. Приспособительная реакция сопровождается адекватным усилением пищеварения, кровообращения, обмена веществ.

18.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, НАКОПЛЕНИЕ И УДЕРЖАНИЕ ОБРАЗУЮЩЕГОСЯ МОЛОКА В ЕМКОСТНОЙ СИСТЕМЕ МОЛОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ И ИХ РЕГУЛЯЦИЯ

Распределение, накопление и удержание образующегося молока в емкостной системе молочной железы. Эти процессы обеспечивает емкостная система молочной железы.

Емкостная система молочной железы — структурное и физиологическое объединение альвеол, молочных протоков, каналов, ходов, цистерн молочной железы и соска, обеспечивающее распределение, накопление и удержание образующегося молока. Сфинктерный аппарат протоков делит ее на два отдела: *альвеолярно-протоковый* и *цистернальный*.

Образующееся в секреторных клетках молоко заполняет полости альвеол и протоков, накапливается вначале в альвеолярно-протоковом отделе. Сфинктеры устьев протоков находятся в состоянии тонуса, перекрывают протоки и предотвращают поступление молока в цистернальный отдел. В первые 2...3 ч после дойки молоко в цистерне железы практически отсутствует. И только через 4 ч после дойки, когда альвеолярно-протоковый отдел заполнится примерно на 80 %, начинается поступление молока в цистернальный отдел. Переход молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный осуществляется небольшими порциями, ритмично и соответствует ритмическому расслаблению сфинктеров протоков, связанному с повышением давления молока в альвеолах. Молоко в цистернах удерживается благодаря тоническому сокращению сфинктера соскового канала. У коров в цистерны поступает молоко с меньшим содержанием жира, чем в альвеолах: жировые шарики задерживаются в полости альвеол.

По мере поступления молока из альвеол в цистерны в цистернах постепенно повышается давление. Как только давление в цистернах достигает соответствующего (16...18 см молочного столба), дальнейший его рост приостанавливается; с каждым новым поступлением порций молока происходит расслабление стенок цистерны. У молодых коров приспособительные возможности цистерн ниже, чем у старших. От совершенства приспособительных возможностей цистерн зависит период накапливания в ее полостях молока без повышения давления, а значит, и без снижения интенсивности молокообразования.

Возможности расслабления цистерн ограничены. Как только они расслабятся полностью, поступление новых порций молока из альвеол в цистерны вновь сопровождается повышением давления в них. Повышение давления в цистернах затрудняет приток молока в них и ведет к повышению давления молока в альвеолах. А повышение давления в альвеолах механически затормаживает выведение синтезированных компонентов из железистых клеток альвеол в полость альвеол, тормозит синтез молока. Значительно раньше в этих условиях затухает синтез жира, понижается жирность молока.

Определение (знание) емкости вымени, возможностей емкостной системы вмещать тот или иной объем молока имеет большую практическую значимость. По возможностям емкостной системы определяют необходимую суточную кратность доения. При малых приспособительных возможностях емкостной системы интервалы между дойками должны быть меньше. Через 3 ч после дойки в альвеолярном отделе содержится 93 % молока, жира — 97 %, в цистернальном — соответственно 7 и 3 %, спустя 9 ч — 65 и 95, 35 и 5, через 12 ч — 55 и 93 %, 45 и 7 %.

О емкости вымени судят по величине максимального разового удоя при искусственном удлинении интервала между дойками. Постепенно удлиняют продолжительность интервалов между дойками, учитывая величину объема разового удоя каждый раз при дойке. Момент, когда дальнейшее удлинение интервала уже не сопровождается увеличением разового удоя, указывает на то, что физиологическая емкость вымени исчерпана. Величину разового удоя при этом принимают за *показатель емкости вымени*, а интервал между дойками — как предельный для данной коровы. У коров чаще в течение довольно длительного промежутка времени — 9...12 ч и даже 14 ч после предыдущей дойки — интенсивность секреции молока протекает равномерно. В связи с этим в животноводстве практикуют 2-, 3-кратное доение в сутки. Однако в связи с наличием индивидуальных особенностей в деятельности и возможностях емкостной системы у отдельных коров при 12-часовых интервалах между дойками снижаются общий объем молока и жирность (например, у коровы при среднем удое за лактацию 4400 кг объем молока в вымени через 9-часовой интервал составил 8400 мл, через 12-часовой интервал — 7200 мл).

Регуляция распределения, накопления и удержания молока в емкостной системе молочной железы. Приспособление перехода образующегося молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный (распределение молока) и степени расслабления цистерны в связи с поступлением в нее и накоплением молока осуществляется благодаря восприятию изменения условия в емкостной системе — повышения давления молока в альвеолярно-протоковом отделе и цистернальном отделе барорецепторами альвеол, протоков, каналов, ходов и цистерны. Повышение давления в альвеолах в связи с поступлением в них образующегося молока воспринимается барорецепторами альвеол и их протоков. Информация с этих рецепторов по афферентным проводникам, идущим в составе наружного семенного нерва, подвздошно-подчревного, подвздошно-пахового и срамного нервов, поступает в центральную нервную систему к нервному центру системы, расположенному в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга. Здесь циркулирует по нейронным связям, в результате анализа и синтеза образуется программа действия. Она в виде потока эфферентных импульсов с исполнительного отдела нервного центра по симпатическим волокнам, идущим в составе тех же нервов, что и афферентные проводники, поступает к сфинктерам протоков, разделяющих емкостную систему на альвеолярно-протоковый и цистернальный отделы, и к цистерне. Сфинктеры и цистерна расслабляются; в результате этого и естественного тонуса альвеол и их протоков молоко из альвеол вытесняется в крупные протоки и цистерны. Этот процесс называется *молоковыведением*.

18.4. ВЫВЕДЕНИЕ МОЛОКА ПРИ ДОЕНИИ И СОСАНИИ

18.4.1. МОЛОКООТДАЧА

Выведение молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный, сопровождающееся повышением давления в емкостной системе молочной железы и расслаблением сфинктеров сосков при доении и сосании, называется *молокоотдачей*.

Молокоотдача обеспечивается емкостной системой молочной железы. При заполнении всей емкостной системы молоком ко времени очередного доения примерно 40 % этого молока находится в цистернальном отделе и около 60 % в альвеолярно-протоковом отделе. Молоко из цистернального отдела через сосковые каналы извлекается при ручном, машинном доении или сосущим

теленком, жеребенком и др. путем сжатия соска и, следовательно, сосковой цистерны и выдавливания молока через сосковый канал (рукой доярки), высасыванием за счет отрицательного давления под соском (доильной машиной, теленком). Накопившееся молоко из альвеолярно-протокового отдела можно извлечь только благодаря расслаблению сфинктеров протоков и сжатию альвеол и мелких протоков и выталкиванию его в более крупные протоки, а затем в цистерну. Из цистерны оно может быть извлечено только механически (рукой доярки или доильной машиной).

Выведение молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный при доении и сосании происходит толчками (3...8 пульсаций в 1 мин) и осуществляется благодаря расслаблению цистерны и некоторому увеличению ее емкости, расслаблению сфинктеров протоков, пульсовому сокращению миоэпителия, окружающего альвеолы, вызывающему сжатие альвеол и вытеснение молока в цистерны. Выведение молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный начинается через 20...50 с от начала доения или сосания и продолжается 2...7 мин; время доения должно составлять 3...7 мин.

Активно способствует извлечению молока из цистерны в процессе доения повышение внутривымянного давления. В самом начале доения давление в цистерне вымени несколько снижается в результате расслабления стенок цистерны. Затем давление в полостях железы за счет сокращения альвеол и повышения тонуса гладкомышечных элементов стенок цистерн быстро нарастает и примерно через минуту достигает своего максимума. Максимальная величина внутривымянного давления может составлять 5,9...9,31 кПа, т. е. на 25 % (в 2—3 раза) превышает уровень давления в цистерне до начала доения. Высокий уровень давления в емкостной системе сохраняется в течение 1,5...2 мин; после выдаивания 50 % молока давление в цистерне начинает снижаться. Повышение давления в емкостной системе молочной железы облегчает извлечение молока при доении.

Немаловажная роль в обеспечении выведения молока принадлежит сосудистым реакциям молочной железы. Во время доения и сосания усиливается ток крови через железу, повышается кровяное давление в артериях и капиллярах вымени. Это состояние называют *эрекцией вымени*. Увеличение кровотока через вымя сопровождается повышением местной температуры. Кривая повышения температуры вымени соответствует кривой увеличения выведения молока и его жирности. Усиление наполнения кровью соска сопровождается его напряжением, увеличением в размере. Создаются наилучшие условия для осуществления сократительной деятельности емкостной системы, соска, облегчающей извлечение молока при доении или сосании.

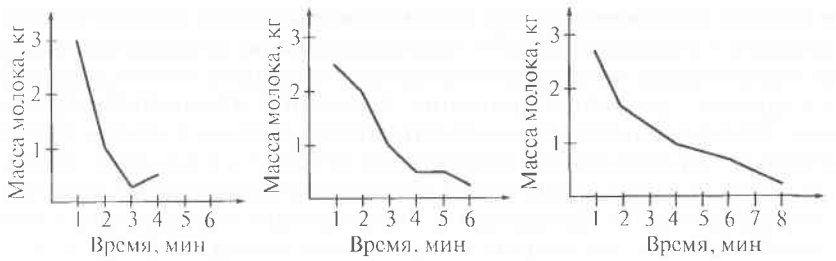


Рис. 89. Кривые скорости выведения молока у коров

Сосковый канал обычно находится в сжатом состоянии за счет тонического сокращения сфинктера, выполняющего запирательную функцию, предотвращающего потери молока и проникновение в полость вымени микрофлоры. Для преодоления сопротивления, создаваемого сфинктером, выдавливания или высасывания молока необходимо сдавить сосок или создать отрицательное давление под соском 4,6 кПа. В начале доения сфинктер соска расслабляется; для раскрытия соскового канала становится достаточно оказать давление на сосок или создать вакуум под соском в 1,8...5,5 кПа. В процессе доения расслабление сфинктера увеличивается в соответствии с нарастанием давления в полости цистерны. К концу доения тоническое сокращение сфинктера нарастает и становится высоким; для выдаивания необходимо воздействие вакуума в 15,9...33,2 кПа и более. У разных коров расслабление сфинктера и увеличение просвета соскового канала составляет от 345,8 до 505,4 Па; это определяет толщину струи выдаиваемого молока, а значит, скорость доения (скорость выдаивания, скорость выведения молока). В целом на скорость выведения молока при доении влияет ряд условий: тонус емкостной системы и степень повышения давления в ней; интенсивность кровотока; степень расслабления сфинктера соскового канала и сократительная активность соска. Скорость выведения молока у коров колеблется в пределах 1,6...2,9 кг молока в 1 мин (рис. 89).

18.4.2. ИЗВЛЕЧЕНИЕ МОЛОКА ИЗ ЦИСТЕРНЫ (СОСАНИЕ И ДОЕНИЕ)

Извлечение молока из цистерны молочных желез осуществляется при сосании, ручном или машинном доении.

При сосании молоко из цистерны соска извлекается за счет двух сил: положительного давления на сосок и отрицательно-

го давления под соском. Теленок, захватывая сосок, деснами перекрывает основание соска, сдавливает сосок между передней частью языка и твердым нёбом, в результате этого давление на основание соска составляет около 15,9 (до 36,6) кПа. Затем смещает язык назад от основания к верхушке соска; давление на сосок при этом постепенно снижается, а у верхушки соска составляет около 7,9 кПа. Одновременно опускается нижняя челюсть и в ротовой полости создается отрицательное давление (вакуум) 15,9...34,5 кПа. Давление, создаваемое теленком и обеспечивающее извлечение молока из цистерны соска, составляет при этом 31,9...71,55 кПа. За этой активной фазой сосания следует фаза отдыха; давление на сосок падает до 0. Частота таких циклов при сосании у теленка составляет 117...120 в 1 мин.

При доении рукой (кулаком) молоко извлекается за счет одной силы — положительного давления на сосок. При доении кулаком в активной фазе сосок сдавливается у основания между большим и указательным пальцами с силой от 26,6 до 46,5 кПа (максимум до 75,8...115,7 кПа), вслед за этим осуществляется давление на сосок средним пальцем с силой около 23,9 кПа (до 33,2 кПа), затем безымянным пальцем с силой 10,6...15,9 кПа и мизинцем с силой около 7,9 кПа. В среднем частота сжатий соска рукой составляет 90...120 раз в 1 мин.

При машинном доении молоко извлекается с помощью доильного аппарата. Доильные аппараты по способу доения бывают *двухтактные и трехтактные*. По устройству основного рабочего механизма доильного стакана различают *доильные аппараты с однокамерными стаканами и двухкамерными стаканами*.

Однокамерный стакан состоит из гильзы из прозрачного твердого, не проводящего теплоту материала и гофрированной присоски из жесткой упругой резины. Доильный аппарат с однокамерным стаканом доение осуществляет в два такта: сосание и отдых. При сосании в стакане создается вакуум около 50,5 кПа (молоко извлекается за счет одной силы — отрицательного давления под соском, присоска сжимается), при отдыхе восстанавливается атмосферное давление.

Наиболее распространены двухкамерные доильные стаканы. Их применяют при двухтактном и трехтактном режимах доения. Двухкамерный стакан имеет две стенки: наружную — металлическую и внутреннюю — резиновую. Пространство между внутренней и наружной стенками называется межстенной камерой, а пространство между соском и резиновой трубкой — подсосковой камерой.

Двухтактные доильные аппараты с двухкамерными стаканами работают в два такта: сосание и сжатие. В такт сосания в подсосковой камере и межстенной камере создается вакуум около 50,5 кПа. В следующий за ним такт сжатия в подсосковой камере

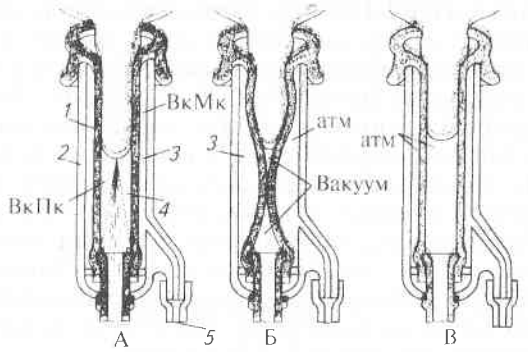


Рис. 90. Схема работы доильного стакана трехтактного аппарата:

А — такт сосания; Б — такт сжатия; В — такт отдыха; *1* — сосковая резина; *2* — гильза; *3* — межстенная камера; *4* — подсосковая камера; *5* — трубка к пульсатору; ВкПк — вакуум в подсосковой камере; ВкМк — вакуум в межстенной камере (50,6...53,3 кПа); атм — атмосферное давление

сохраняется вакуум, а в межстенной камере создается атмосферное давление; сосок сжимается резиновой трубкой. Давление в аппарате регулируется автоматическим пульсатором; молоко собирается в коллекторе, а затем поступает в доильное ведро. Число пульсаций (сосательных действий) обычно 60 раз в 1 мин (от 35 до 180), соотношение тактов 50 : 50 (или 85 : 15).

Трехтактные доильные аппараты с двухкамерными стаканами работают в три такта (рис. 90): 1) сосание — создается вакуум в камерах; 2) сжатие — в подсосковой камере сохраняется вакуум, а в межстенной — атмосферное давление, сосок сжимается резиновой трубкой, облегчая отток крови от верхушки соска; 3) отдых — в камерах создается атмосферное давление. Число пульсаций около 60 раз в 1 мин. Соотношение длительности тактов, %: сосание — 60, сжатие — 10, отдых — 30.

18.4.3. МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ МОЛОКОВЫВЕДЕНИЯ

Выведение молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный, повышение давления в емкостной системе молочной железы, расслабление сфинктера соскового канала и сокращение сосков, облегчающие выведение молока при доении и сосании, обеспечиваются благодаря рецепции (восприятию) механических и температурных воздействий на молочную железу, зрительной, слуховой и обонятельной рецепции изменений внешних условий, связанных с доением или сосанием.

Доение или сосание сопровождается механическими воздействиями на рецепторы соска и вымени: раздражаются тактильные и барорецепторы, температурные рецепторы кожи и цистерны соска и вымени, тканей соска и вымени. Информация с этих рецепторов по афферентным волокнам семенного нерва, подвздошно-подчревного, подвздошно-пахового и других нервов вымени поступает к нейронам спинного мозга, передается к нейронам нервного центра системы, расположенным в других отделах центральной нервной системы. В результате анализа и синтеза поступившей в центральную нервную систему информации благодаря циркуляции этих импульсов по межнейронным связям формируется программа действия, поток эфферентных импульсов поступает к эфферентным исполнительным нейронам нервного центра системы, расположенным в пояснично-крестцовой части спинного мозга, и к нейронам паравентрикулярного ядра гипоталамуса. Чем полноценнее информация с рецепторов, тем полноценнее программа действия. Таким образом, доению должны предшествовать обмывание вымени теплой водой, интенсивный массаж вымени.

С эфферентных нейронов пояснично-крестцовой части спинного мозга программа действия по эфферентным симпатическим нервам поступает к протокам и цистерне молочной железы и соска, вызывая расслабление сфинктеров протоков, уменьшение тонуса стенок протоков и цистерны, что облегчает переход молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный. При этом расширяются и кровеносные сосуды вымени, увеличивается приток крови.

Поток эфферентных программных импульсов, поступающий к паравентрикулярному ядру гипоталамуса, вызывает образование в нем гормона окситоцина, который через паравентрикуло-гипофизарный тракт поступает в заднюю долю гипофиза, а оттуда в кровь.

С кровью окситоцин поступает к молочным железам и вызывает сокращение миоэпителиальных клеток альвеол и их протоков. Миоэпителиальные клетки альвеол и их протоков, сокращаясь, сдавливают альвеолы и вызывают укорочение и расширение их протоков, молоко из альвеол вытесняется в цистерны. Поступление молока из альвеолярно-протокового отдела в цистерны вызывает рефлекторно повышение тонуса гладкомышечных структур стенок молочных цистерн и ходов, повышение давления в цистернах, способствующее извлечению молока из цистерны соска при доении.

Стимулирование соска при доении через 1...1,5 мин вызывает ритмические сокращения соска. Одно сокращение соска продолжается 7...11 с и представляет собой типичные сокраще-

ния гладких мышц: сократительный период короткий — 2...3 с, а следующее за ним расслабление более продолжительное — 5...9 с.

Миоэпителиальные клетки альвеол сокращаются только под влиянием окситоцина. Только в этот период поступает молоко из альвеол в цистерны и может быть получено при доении. Окситоцин выделяется из гипофиза в кровь порциями уже в начале доения (при массаже вымени), циркулирует с кровью и довольно быстро, в течение 5...7 мин, разрушается ферментом окситоциназой в печени, почках, вымени. За эти 5...7 мин сокращается миоэпителий альвеол, обеспечивая перемещение молока в цистерны. Молоко же может перейти из альвеол в цистерны только при условии одновременного извлечения молока из цистерн желез и сосков, т. е. при доении. Таким образом, доить корову необходимо не позже как через 40...60 с от начала массажа вымени, и доить быстро — в течение 4...7 мин.

Вторично вызвать выделение окситоцина, молоковыведение в ту же дойку невозможно. Для образования новых порций окситоцина необходимо не менее 4 ч.

Нормальную приспособительную реакцию молоковыведения вызывают определенные воздействия на вымя и соски — энергичные воздействиях на вымя (массаж), сильные сжатия соска. Существенное значение имеет частота раздражений; реакцию молоковыведения вызывает определенная скорость сжатий соска — 100 раз в 1 мин.

У животных на условные раздражители, сопутствующие доению, образуются условные рефлексы. У коров в среднем до 80,9 % молока и 63,1 % молочного жира могут быть получены условнорефлекторно — на обстановку и время доения. Такой объем молока от скопившегося в емкостной системе к моменту доения может самопроизвольно выделиться через вставленные в сосковые каналы катетеры без доильных воздействий на вымя. Таким образом, доить корову надо в одно и то же время, при одних и тех же условиях.

Рассогласование программы в нервном центре системы, нарушение полноценности ее могут быть вызваны целым рядом неблагоприятных факторов: болевым раздражением, испугом, сопровождающимся выбросом адреналина в кровь и, как следствие, сужением капилляров, окружающих альвеолы, уменьшением поступления окситоцина к ним или торможением выделения окситоцина из гипофиза в кровь.

18.5. МОЛОЗИВО. МОЛОКО. ОСТАТОЧНОЕ МОЛОКО

Молозиво. В первые 5...7 сут (2...10 сут) после родов в молочной железе образуется секрет — м о л о з и в о, которое существенно отличается от зрелого молока, образующегося во время установившейся лактации. Молозиво имеет высокую биологическую и энергетическую ценность, что необходимо для поддержания жизни новорожденного.

Молозиво — жидкость желтовато-коричневого цвета, вязкой консистенции, солоноватого вкуса. Оно содержит много белков, углеводы, жиры, разнообразные минеральные вещества (особенно много магния), витамины, гидролитические ферменты. Состав молозива отдельных видов животных имеет большие различия. Так, молозиво овец наиболее богато жиром, кобыл — лактозой. Но у всех видов животных в нем содержится большое количество белка, который по своему аминокислотному составу более полноценен, чем молоко. Белки молозива представлены в основном глобулинами, обладающими иммунными свойствами, и альбуминами.

Молозиво у коров содержит 75,4 % воды и 24,6 % сухих веществ (белок — 15 %, жир — 5,4, молочный сахар — 3,3, минеральные вещества — 1,2 %, витамины, гидролитические ферменты).

Вскоре после отела содержание иммунных глобулинов в молозиве снижается: через 3...4 ч на 40 %, через 5...6 ч на 50...60 %.

Молоко. Химический состав молока, которое секретируется молочными железами через 6...7 сут после родов и в течение всей лактации, наиболее полно изучен у сельскохозяйственных животных (табл. 5).

5. Химический состав молока, %

Животное	Вода	Сухое вещество	Жир	Белки	Лактоза	Минеральные вещества
Корова	87,7	12,3	3,6	3,4 I	4,7	0,6
Коза	86,9	13,1	4,1	3,6	4,6	0,85
Овца	82,1	17,9	6,7	5,8	4,6	0,82
Лошадь	90,1	10,0	1,0	2,0	6,7	0,3
Свинья	80,7	19,3	8,6	5,0	4,8	0,9
Крольчиха	73,6	26,4	12,2	10,4	1,8	2,0
Собака	79,6	20,4	8,3	7,1	3,7	1,3

Основным белком молока является казеин: α-, β-, γ- и κ-казеин (у коровы около 2,7 %) отличаются по аминокислотному составу. Кроме казеина в молоке содержатся α-лактоальбумин (до 0,5 %) и

α-, β-лактоглобулины (0,2 %), свободные аминокислоты, ферменты (пероксидаза, редуктаза, каталаза, липаза, фосфатаза, лактаза, протеиназа, пептидаза, аденозинтрифосфатаза, α-амилаза, альдолаза и др.).

Молочный жир молока представляет смесь различных триглицеридов; состоит из более 40...60 жирных кислот (см. выше). Молоко представляет собой эмульсию с величиной жировых шариков 0,5...10 мкм, слипанию которых препятствуют белково-лейцитиновые оболочки.

Углеводы молока представлены в основном лактозой (дисахарид).

В молоке присутствуют все витамины, макро- и микроэлементы, а также малые, средние и большие эпителиальные клетки, нейтрофильные лейкоциты, молочные тельца — особые структурные жировые образования округлой или овальной формы (6...200 мкм).

Остаточное молоко. После доения в альвеолярно-протоковом отделе вымени всегда остается определенная часть молока. Эта часть молока называется *остаточным* (*резидуальным*) *молоком*.

Остаточное молоко можно извлечь с помощью препаратов, содержащих гормон окситоцин. Непосредственно после дойки препарат окситоцина вводят в кровь животного через яремную вену. С кровью гормон достигает альвеол вымени, вызывает дополнительное сильное сокращение миоэпителия и выведение молока в цистерну, откуда его выдаивают. Остаточное молоко содержит много жира (до 12 %), в котором больше низкомолекулярных летучих жирных кислот: масляной, капроновой, каприловой. В остаточном молоке преобладают белковые фракции, переходящие в молоко из крови без изменений, меньше лактозы. Такой состав остаточного молока свидетельствует о незавершенности в образовании специфических компонентов молока.

Остаточное молоко является промежуточным продуктом синтеза молока; оно необходимо для поддержания процесса молокообразования. Вместе с тем задержка в альвеолярно-протоковом отделе большого количества молока ведет к уменьшению интенсивности его образования. Оптимальным количеством остаточного молока является объем, составляющий не более 5 % всего объема молока, имеющегося в вымени перед дойкой. Следовательно, чем полнее выдаивается корова, тем интенсивнее образование молока в молочной железе.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение понятиям «лактация», «функциональная система организма самки», обеспечивающая лактацию. **2**. Назовите исполнительные органы системы лактации и опишите их структурную организацию. **3**. Назовите три функциональные подсистемы, которые можно выделить в соответствии с приспособительными реакциями системы лактации. **4**. Назовите условия и закономерности развития подсистемы, обеспечивающей молокообразование; приспособительные реакции, которые она обеспечивает. **5**. Назовите и охарактеризуйте процессы, обеспечивающие молокообразование. **6**. Назовите условия, влияющие на молокообразование у самок. **7**. Каковы состав и свойства молозива и молока у коров? **8**. Каковы закономерности молокообразования в молочных железах у коров? **9**. Какие влияния на процессы молокообразования осуществляют нервная система и гормоны желез внутренней секреции? **10**. Назовите структуры организма самок, образующие функциональную подсистему, обеспечивающую распределение, накопление и удержание молока в емкостной системе молочной железы. **11**. Каковы принципы деятельности подсистемы, обеспечивающей распределение и накопление молока? **12**. Каковы механизмы приспособления деятельности емкостной системы вымени к меняющимся условиям в емкостной системе? **13**. Дайте определение понятию «молокоотдача». Опишите, чем она обеспечивается, механизм молокоотдачи и ее регуляцию. **14**. Дайте определение понятию «сосание молока» и механизма сосания. **15**. Дайте определение понятию «доение». Опишите условия и механизмы ручного доения. **16**. Назовите виды доильных аппаратов и установок. Опишите принципы их устройства и работы. Объясните механизмы машинного доения коров. **17**. Опишите сосудистую реакцию молочной железы, сосудистую и сократительную реакцию сосков в связи с доением или сосанием. **18**. Назовите условия, определяющие скорость выведения молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный, а из них во внешнюю среду во время доения или сосания. **19**. Нарисуйте схему и опишите механизм регуляции молоковыведения. Приведите названия конкретных звеньев рефлекторной дуги и гормонов. **20**. Назовите условия и поясните, каковы физиологические основы повышения молочной продуктивности самок. **21**. Назовите параметры и опишите принципы методов определения внешних параметров вымени у животных. **22**. Опишите методику определения вместимости емкостной системы молочной железы и скорости молокоотдачи у коров, практическую значимость выявления этих показателей. **23**. Назовите биохимические методы определения состава и свойств молока. Опишите принципы этих методов и поясните практическую значимость каждого из них.

19. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СТАНОВЛЕНИЕ СИСТЕМ У ЖИВОТНЫХ В АНТЕНАТАЛЬНЫЙ И РАННИЙ ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОДЫ ОНТОГЕНЕЗА

Важнейшая проблема физиологии онтогенеза — это обоснованное деление его на отдельные периоды в соответствии со специфическими особенностями физиологических отправлений в каждом из них.

Физиология обязана дать характеристику онтогенеза во все последовательно развертывающиеся его этапы, начиная с образовавшейся зиготы. В физиологии сельскохозяйственных животных в связи с потребностями практики изучение особенностей функций организма в раннем онтогенезе представляет особую значимость.

По И. А. Аршавскому, основным и существенным критерием, который должен быть положен в основу деления онтогенеза на отдельные периоды, является способ взаимодействия организма с соответствующими условиями среды в каждом из них. При этом с понятием «период» связывается представление об очередном отрезке времени онтогенеза, в пределах которого особенности физиологических отправлений более или менее однозначны.

По способу взаимодействия организма с соответствующими условиями среды в онтогенезе выделяют три периода: антенатальный, интранатальный, постнатальный. Антенатальный период развития организма определяется временем, протекающим с момента оплодотворения яйцеклетки до начала родовой деятельности. Интранатальный период развития организма определяется временем, протекающим от начала родовой деятельности до рождения. Постнатальный период развития организма определяется временем, протекающим с момента разобщения с материнским организмом до естественной смерти. Переход с одного периода на последующий обозначают как переломный этап.

В пределах периода выделяют фазы. С понятием «фаза» связывают представление об очередном небольшом отрезке времени периода, в пределах которого имеются свои более или менее однозначные особенности физиологических отправлений. В антенатальном периоде различают три фазы: зародышевую, эмбриональную, фетальную (или плодную). Интранатальный период сравнительно короткий, и в нем фазы не выделяют. В постнатальном периоде выделяют четыре фазы: молозивную форму питания (или новорожденности), молочную форму питания, молочно-растительную форму питания, растительную форму питания.

Специфические особенности физиологических отправлений органов и целостного организма в каждой из фаз антенатального и постнатального периодов обусловлены избирательным и гетерохронным структурно-функциональным развитием отдельных тканевых элементов органа, проводниковых и центральных звеньев систем, а также в известной степени доминирующей мотивацией.

Для антенатального периода характерна *пищевая доминирующая мотивация*: функции органов и систем подчинены цели удовлетворения пищевой потребности организма.

Для раннего постнатального периода характерны две доминирующие мотивации — *пищевая* и *терморегуляционная*: функции органов и систем подчинены цели удовлетворения пищевой потребности организма и обеспечения постоянства температуры тела. Позже формируется *половая доминирующая мотивация*, при беременности — *гестационная доминирующая мотивация*, после родов — *лактационная доминирующая мотивация*.

Фактором, определяющим функциональные особенности органов, систем и организма в целом в различные фазы развития, является и *рабочая активность скелетных мышц* («*энергетические правила скелетных мышц*»). Сущность этого правила состоит в том, что рабочая активность скелетных мышц, стимулируемая эндогенно в связи с необходимостью удовлетворения пищевой потребности или экзогенно в связи с действием стрессовых раздражений, является фактором функциональной индукции анаболизма; последний не только восстанавливает исходное состояние, но и обеспечивает запас энергетических потенциалов, за счет которых может быть осуществлен больший объем функций. Развитие скелетных мышц в ходе онтогенеза, связанное с ростом двигательной активности, приводит к экономизации энерготрат в покое, изменению функционального состояния нервных центров, установлению высокого уровня тонического влияния блуждающих нервов на сердце.

19.1. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СТАНОВЛЕНИЕ СИСТЕМ В АНТЕНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ОНТОГЕНЕЗА

С момента возникновения организма в виде оплодотворенного яйца и до рождения морфологические структуры и соответствующие им физиологические отправления развивающегося организма представляют собой форму адаптации к тем специфическим условиям среды, которые создаются матерью.

В этой связи структурно-функциональное становление органов и систем развивающегося организма в антенатальный период зависит в определенной степени от условий, складывающихся в организме матери.

В материнском организме во время беременности происходит ряд преобразований. Имплантация зародыша в слизистую оболочку матки и последующее его развитие вызывают афферентную импульсацию с хеморецепторов и механорецепторов матки. Следствием возникновения этой афферентной импульсации является возникновение доминантного механизма, определенной констелляции звеньев в центральной нервной системе (гипоталамической области и коре больших полушарий головного мозга) — *доминанты беременности*, или *гестационной доминанты*. Гестационная доминанта связана с определенным гормональным профилем. Развитие желтого тела при беременности ведет к повышению концентрации гормона прогестерона и уменьшению в крови количества эстрогенов. Преобразуется и функция передней доли гипофиза. Гипофиз начинает вырабатывать лютеинизирующий и лютеотропный гормоны, стимулирующие развитие и функцию желтого тела.

Образовавшаяся гестационная доминанта, в свою очередь, обусловливает ряд других преобразований в организме матери; создается физиологически полноценная плацента. Доминанта обеспечивает сопряженное торможение на постороннюю афферентацию импульсов, что проявляется в повышении порога раздражения беременного организма по отношению ко многим раздражителям, особенно патогенным. Во время беременности повышается неспецифическая иммунобиологическая резистентность организма матери за счет метаболических преобразований.

Формирование полноценной гестационной доминанты является непременным условием развития физиологически зрелого животного. Физиологически полноценная гестационная доминанта формируется только при определенных условиях (оптимальный микроклимат, полноценное питание, физиологическая полноценность и др.). В этой связи физиологическая полноценность гестационной доминанты предусматривает соблюдение соответствующих зоогигиенических условий среды для самки во время беременности.

Физиологически полноценная гестационная доминанта характеризуется повышением порогов раздражения к действию разнообразных патогенных или так называемых *стрессорных раздражений*. Однако при действии сильных патогенных агентов или других чрезвычайных раздражителей (голодание, неполноценное кормление, инфицирование, инвазия, воспалительные и аллергические реакции, неврозы, введение гормонов и др.) может произойти полное или частичное торможение гестационной доминанты.

Торможение гестационной доминанты подавляет пролиферативные изменения в слизистой оболочке матки, вызывает инволюцию желтых тел беременности, сопровождающуюся возникновением в яичнике фолликулов, подавление инкреции гипофизом лютеинизирующего гормона, задержку образования плаценты и нарушение ее избирательной проницаемости, искажение метаболизма беременного животного и в зависимости от фазы антенатального периода те или другие нарушения развития зародыша. В зародышевой фазе — чаще гибель, в эмбриональной фазе — гибель или уродства, в плодной фазе — уродства или состояние физиологической незрелости, дефекты созревания функциональных систем в одних из многочисленных и различно локализованных звеньях, которые немедленно сказываются в дефектах конечного полезного эффекта, т. е. приспособления к складывающимся условиям.

С момента оплодотворения яйцеклетки начинается зародышевая фаза антенатального онтогенеза. Она заканчивается имплантацией образовавшегося бластоциста в слизистую оболочку матки. В этой фазе питание зародыша происходит в основном за счет энергетических запасов протоплазмы самой зиготы. Продолжительность зародышевой фазы составляет у крольчихи 7...9 сут, овцематки и свиноматки — 11...13, у коровы и кобылы — 13...15 сут.

Закладывающиеся морфологические структуры и проявляющиеся физиологические отправления развивающегося организма с момента образования зиготы представляют собой форму адаптации к условиям среды, которые создаются в организме матери.

После имплантации образовавшегося бластоциста начинается эмбриональная фаза антенатального онтогенеза. У крольчихи она продолжается с 9-х по 18-е сутки, овцематки — с 13-х по 46-е, свиноматки — с 13-х по 38-е, коровы — с 15-х по 60-е и у кобылы — с 15-х по 97-е сутки беременности. В этой фазе появляется желточный мешок, амнион, хорион, начинает развиваться аллантоис. Питание развивающегося эмбриона осуществляется вначале за счет секрета слизистой матки, затем за счет материалов, резервированных в желточном мешке. При этом в обеспечение питательными веществами эмбриона включаются сердце и сосуды. Позже питание эмбриона происходит за счет организма матери через развивающуюся плаценту.

В этой фазе происходит закладка тканей, органов и систем. Ранее всех других закладывается нервная система: у овцы и свиньи — на 13...14-е сутки, у крупного рогатого скота — на 18...19-е сутки. Нейрон возникает позже. Через 4...6 сут становятся заметными закладки и органов рецепции. К 23...25-м суткам развития эмбриона закладываются многие железы внутренней секреции. У эмбрионов овцы и крупного рогатого скота на 19-е и 21-е сутки

В этой связи структурно-функциональное становление органов и систем развивающегося организма в антенатальный период зависит в определенной степени от условий, складывающихся в организме матери.

В материнском организме во время беременности происходит ряд преобразований. Имплантация зародыша в слизистую оболочку матки и последующее его развитие вызывают афферентную импульсацию с хеморецепторов и механорецепторов матки. Следствием возникновения этой афферентной импульсации является возникновение доминантного механизма, определенной констелляции звеньев в центральной нервной системе (гипоталамической области и коре больших полушарий головного мозга) — *доминанты беременности*, или *гестационной доминанты*. Гестационная доминанта связана с определенным гормональным профилем. Развитие желтого тела при беременности ведет к повышению концентрации гормона прогестерона и уменьшению в крови количества эстрогенов. Преобразуется и функция передней доли гипофиза. Гипофиз начинает вырабатывать лютеинизирующий и лютеотропный гормоны, стимулирующие развитие и функцию желтого тела.

Образовавшаяся гестационная доминанта, в свою очередь, обусловливает ряд других преобразований в организме матери; создается физиологически полноценная плацента. Доминанта обеспечивает сопряженное торможение на постороннюю афферентацию импульсов, что проявляется в повышении порога раздражения беременного организма по отношению ко многим раздражителям, особенно патогенным. Во время беременности повышается неспецифическая иммунобиологическая резистентность организма матери за счет метаболических преобразований.

Формирование полноценной гестационной доминанты является непременным условием развития физиологически зрелого животного. Физиологически полноценная гестационная доминанта формируется только при определенных условиях (оптимальный микроклимат, полноценное питание, физиологическая полноценность и др.). В этой связи физиологическая полноценность гестационной доминанты предусматривает соблюдение соответствующих зоогигиенических условий среды для самки во время беременности.

Физиологически полноценная гестационная доминанта характеризуется повышением порогов раздражения к действию разнообразных патогенных или так называемых *стрессорных раздражений*. Однако при действии сильных патогенных агентов или других чрезвычайных раздражителей (голодание, неполноценное кормление, инфицирование, инвазия, воспалительные и аллергические реакции, неврозы, введение гормонов и др.) может произойти полное или частичное торможение гестационной доминанты.

Торможение гестационной доминанты подавляет пролиферативные изменения в слизистой оболочке матки, вызывает инволюцию желтых тел беременности, сопровождающуюся возникновением в яичнике фолликулов, подавление инкреции гипофизом лютеинизирующего гормона, задержку образования плаценты и нарушение ее избирательной проницаемости, искажение метаболизма беременного животного и в зависимости от фазы антенатального периода те или другие нарушения развития зародыша. В зародышевой фазе — чаще гибель, в эмбриональной фазе — гибель или уродства, в плодной фазе — уродства или состояние физиологической незрелости, дефекты созревания функциональных систем в одних из многочисленных и различно локализованных звеньях, которые немедленно сказываются в дефектах конечного полезного эффекта, т. е. приспособления к складывающимся условиям.

С момента оплодотворения яйцеклетки начинается зародышевая фаза антенатального онтогенеза. Она заканчивается имплантацией образовавшегося бластоциста в слизистую оболочку матки. В этой фазе питание зародыша происходит в основном за счет энергетических запасов протоплазмы самой зиготы. Продолжительность зародышевой фазы составляет у крольчихи 7...9 сут, овцематки и свиноматки — 11...13, у коровы и кобылы — 13...15 сут.

Закладывающиеся морфологические структуры и проявляющиеся физиологические отправления развивающегося организма с момента образования зиготы представляют собой форму адаптации к условиям среды, которые создаются в организме матери.

После имплантации образовавшегося бластоциста начинается эмбриональная фаза антенатального онтогенеза. У крольчихи она продолжается с 9-х по 18-е сутки, овцематки — с 13-х по 46-е, свиноматки — с 13-х по 38-е, коровы — с 15-х по 60-е и у кобылы — с 15-х по 97-е сутки беременности. В этой фазе появляется желточный мешок, амнион, хорион, начинает развиваться аллантоис. Питание развивающегося эмбриона осуществляется вначале за счет секрета слизистой матки, затем за счет материалов, резервированных в желточном мешке. При этом в обеспечение питательными веществами эмбриона включаются сердце и сосуды. Позже питание эмбриона происходит за счет организма матери через развивающуюся плаценту.

В этой фазе происходит закладка тканей, органов и систем. Ранее всех других закладывается нервная система: у овцы и свиньи — на 13...14-е сутки, у крупного рогатого скота — на 18...19-е сутки. Нейрон возникает позже. Через 4...6 сут становятся заметными закладки и органов рецепции. К 23...25-м суткам развития эмбриона закладываются многие железы внутренней секреции. У эмбрионов овцы и крупного рогатого скота на 19-е и 21-е сутки

наблюдают первые сокращения сердца, закладываются сосуды; к 20...23-м суткам — образование трахеи и легких. С 22-х суток развития эмбриона начинается разделение средней туловищной кишки на пищевод, желудок и кишечник, закладываются печень и поджелудочная железа. Зачаток тазовых почек обнаруживается у эмбриона на 23-и сутки. Возникновение гонад отмечено к 18...20-м суткам развития, к 34-м суткам развиваются наружные половые органы. К 22-м суткам закладывается скелет, несколько позже появляются закладки конечностей, головы, точки окостенения; образуются и начинают дифференцироваться мышцы. Дифференцировка структур кожи происходит у овец с 41-х суток эмбрионального развития. Закладки молочных желез обнаруживают уже у месячных эмбрионов крупного рогатого скота.

Позже в эмбриональной фазе происходит выпрямление шеи, формирование грудной клетки, увеличение головы, удлинение костей, пищевода, трахеи, сосудов и нервов области шеи, разделение желудочка сердца на две камеры, увеличение спинного мозга и среднего отдела головного мозга, образование мозговых ядер, полосатого тела, зрительных бугров, мозговых оболочек, черепномозговых и спинномозговых нервов, вегетативных нервов и узлов. Происходит дифференцировка органов чувств, намечаются границы между отдельными мышцами, усложняется строение кожи, появляются закладки рогов, зубов, формируются четыре камеры желудка; образуется перегородка между желудочками сердца; формируется плацента и устанавливается связь развивающегося организма с матерью через плацентарное кровообращение. Установлением связи эмбриона с матерью через плацентарное кровообращение и завершается эмбриональная фаза антенатального онтогенеза и начинается плодная, или фетальная, фаза.

В течение плодной (фетальной) фазы питание развивающегося плода осуществляется через плаценту (*гемотрофное питание*) и за счет околоплодных вод (*амниотрофное питание*). В этой фазе продолжаются процессы гистофизиологической дифференцировки и рост органов и организма в целом. Плодная фаза продолжается у крольчихи с 19-х по 30-е сутки, овцематки с 47-х по 150-е, свиноматки с 39-х по 114-е, коровы с 61-х по 284-е, кобылы с 98-х по 335-е сутки беременности (конец беременности). В течение плодной фазы происходит значительная дифференцировка спинного, головного мозга и всего периферического и вегетативного отделов нервной системы, органов рецепции, желез внутренней секреции.

В сосудистой системе пупочная (левая) вена, связанная с печенью, образует широкий анастомоз с задней полой веной — *венозный*, или *аранциев*, *проток*. В печень направляется и воротная вена, образованная из анастомозов между желточно-брыжеечными венами. В печени воротная вена разветвляется на капилляры,

образующие сосудистый мост с системой пупочной вены. Печеночные вены поступают в заднюю полую вену. Между предсердиями имеется овальное отверстие. Легочная артерия боталловым протоком соединена с аортой. Аорта через подвздошную артерию пупочной артерией связана с плацентой.

К концу плодной фазы специфическую форму приобретает лимфатическая система. В определенной последовательности формируются структуры системы дыхания.

В плодной фазе продолжается рост органов пищеварения и совершенствование их гистоструктуры. У жвачных животных более интенсивно растут печень, сычуг и кишечник, у свиней — кишечник и поджелудочная железа. Значительные морфологические изменения происходят в слизистой оболочке, связанные с формированием сосочков рубца, ячеек сетки, листочков книжки, ворсинок, крипт и желез кишечника. Развивается интрамуральный нервный аппарат. К рождению животного органы пищеварения и интрамуральный нервный аппарат желудочно-кишечного тракта еще не достигают окончательной морфологической зрелости. В течение плодной фазы совершенствуется система почек и мочевыводящих путей, однако формирование ее не завершается.

В плодной фазе происходит развитие и системы половых органов. К концу плодной фазы семенные канальцы еще не везде имеют хорошо выраженное строение, яичники достигают больших размеров, в них происходит развитие фолликулов без образования желтого тела. Развивается позвоночник с ребрами, конечности, части черепа, мышцы. К рождению плода 91...92 % структур, где закладываются очаги окостенения, подвергаются окостенению. С начала плодной фазы происходит интенсивная дифференцировка структур кожи.

Органы плода растут с различной скоростью. Мозг, печень, сердце усиленно растут в ранние сроки антенатального периода, позже интенсивность роста их снижается; обратная закономерность роста характерна для скелета и кожи, желез внутренней секреции. В эмбриональной фазе и в начале плодной фазы интенсивно растут преджелудки, позже повышается интенсивность роста сычуга. К концу плодной фазы у ягнят и телят большей степени зрелости достигают книжка, тонкий отдел кишечника.

Интенсивность роста развивающегося организма в антенатальный период повышается постепенно; усиленный рост отмечают в последний месяц. Масса эмбриона и плода крупного рогатого скота в возрасте в 1 мес составляет 0,063 кг, 2 — 0,080, 3 — 0,110, 4 — 1,2, 5 — 2,5, 6 — 4,0, 7 — 10,0, 8 — 17,0 и в 9 мес — 26,0...45,0 кг; у свиней в возрасте 30 сут — 2,1 г, 45 — 25,8, 60 — 123,0, 75 — 290,0, 90 — 548,9 и в 114 сут — 1245,0 г; у овец в возрасте 30 сут — 0,77 г, 60 — 80,0, 90 — 900,0, 120 — 2900,0 и 150 сут — 4300,0 г.

Возникающие или преобразующиеся функции у плода в фетальной фазе представляют собой также адаптацию к новому способу питания. При этом гемотрофное питание обеспечивается деятельностью сердечно-сосудистой, дыхательной и скелетно-мышечной систем плода, а амниотрофное питание — деятельностью его пищеварительной системы.

В процессе антенатального развития (в порядке установки на будущее) структурно созревают не отдельные органы, а те структуры, локализованные в различных органах, которые, объединяясь, образуют функциональные системы, обеспечивающие приспособление организма к меняющимся условиям среды.

Структурные и физиологические особенности организма в каждом возрастном периоде генетически предопределены. Каждый возрастной период характеризуется специфическими особенностями гомеостаза, регулируемого своей системой констелляции центральных звеньев, образующих соответствующую господствующую доминанту. Наследственно предопределенная возможность перехода с одного периода на последующий реализуется под влиянием новой информации, которая адаптивно преобразует на основе принципа доминанты нейрогуморальные механизмы регуляции, обеспечивающие новое состояние гомеостаза. Если к определенному переломному этапу онтогенеза организм не начинает взаимодействовать с теми условиями среды, которые стимулируют дальнейшее развитие структур, то возникновение новых физиологических отправлений не реализуется.

Вместе с тем в интересах физиологически полноценного индивидуального развития соответствующие условия среды в каждом возрастном периоде должны находиться в границах требующегося оптимума или, лучше, несколько превосходить его, т. е. не быть близкими к комфортным, но и не должны значительно отличаться, не превышать адаптационные возможности организма. Факторы, определяющие рост и развитие, должны иметь характер *физиологического стресса*.

К концу эмбриональной или началу фетальной фазы развития у плода наблюдают первые проявления *нервной деятельности*, которые выражаются в элементарных приспособительных реакциях. Деятельность нервной системы возникает и осуществляется по принципу функциональных систем. Раньше всего созревают и проявляют свою функцию те морфологические нервные, мышечные, железистые и другие структуры, которые обеспечивают наиболее важные приспособительные реакции организма. Формирование этих реакций тесно связано с экологией животного.

Уже в начале фетальной фазы у плода имеются проприорецепторы, вестибулорецепторы, висцерорецепторы, тактильные рецепторы кожи, с которых осуществляются влияния, обеспечивающие через рефлекторные дуги, замыкающиеся в среднем, продолговатом и спинном мозге, тонус мышц и соответствующую позу, локальное движение головы и передних конечностей, обобщенные движения головы, туловища и конечностей, сердечно-сосудистые и дыхательные рефлексы. Позже формируются рефлексогенные зоны, афферентные и эфферентные проводники, центральные образования и элементы эффектора специальных рефлекторных дуг, через которые осуществляются пищевые (сосательный, глотательный, секреторные и моторные), защитные (отряхивательный и другие), установочные рефлексы.

В «донервные» этапы жизни эмбриона регуляторами биологических процессов служат *медиаторы нервной системы*. На ранних этапах антенатального периода в структурах эмбриона присутствуют ацетилхолин, норадреналин, адреналин, серотонин. Немаловажное значение в регуляции функций органов плода играют гормональные влияния материнского организма. Уже в конце эмбриональной фазы и в фетальной фазе развития у плода начинают функционировать железы внутренней секреции. У плода овцы в возрасте 3 мес происходит синтез соматотропного, гонадотропных и тиреотропного гормонов. К началу 6-го месяца развития у плода крупного рогатого скота заметно выражен синтез адренокортикотропного гормона, антидиуретического гормона, у 4-месячного плода щитовидная железа способна накапливать йод. У эмбрионов коров установлена инкреция катехоламинов.

В конце эмбриональной фазы развития возникает инкреция кортикостероидов в надпочечниках, нарастающая с развитием плода. Очень рано в эмбриогенезе развивается и инсулярный аппарат, главным образом бета-клетки, продуцирующие инсулин: в 1 г ткани поджелудочной железы у 5-месячного плода крупного рогатого скота содержится 33,2 ИЕ инсулина.

Инкреция половых гормонов половыми железами проявляется примерно в те же сроки, что и кортикостероидов.

Возникновение и быстрое совершенствование инкреторной функции желез внутренней секреции в антенатальный период, несомненно, имеет весьма важное значение для темпов роста, формообразования и интенсивности обмена веществ в этот период. К концу фетальной фазы инкреторная активность желез заметно снижается.

Внутренняя среда у плода характеризуется адренергическими особенностями: в крови высокий уровень холинэстеразы и катехоламинов. Адренергические особенности гомеостаза обеспечивают тот высокий уровень диссимиляторных процессов, который необходим для ассимиляции и роста в процессе антенатального развития.

В соответствии со структурно-функциональным развитием нервно-гуморальных механизмов и потребностями, связанными с поддержанием гомеостазиса, происходит структурно-функциональное развитие других органов и систем. Так, у эмбриона овцы на 19-е сутки развития возникают первые сокращения сердца; у эмбриона крупного рогатого скота — на 21-е сутки. При этом двухкамерное сердце выражает форму адаптации к соответствующим потребностям эмбриона в этот период. В ходе дальнейшего развития с появлением легких двухкамерное сердце преобразуется в четырехкамерное.

Ритм первых сокращений сердца у эмбриона редкий и атриовентрикулярный. С переходом на плацентарное кровообращение естественный ритм сокращений сердца преобразуется с более редкого — эмбрионального на более высокий — фетальный. В фетальной фазе у плода овцы и коровы ритм сердца около 150...170 сокращений в 1 мин. Частый ритм сердца в фетальной фазе обусловлен односторонним стимулирующим влиянием на сердце симпатической иннервации. Регулирующее влияние на сердце из центров симпатической иннервации оказывается раньше, чем на другие органы; вагусная регуляция деятельности сердца еще отсутствует. Функциональная система сердца формируется в минимальной степени. В конце фетальной фазы у плодов овцы и коровы возникают регуляторные (тормозящие) влияния и блуждающих нервов; частота сокращений сердца снижается до 140 в 1 мин.

Высокий тонус центров симпатической иннервации в фетальной фазе обусловлен низким содержанием кислорода в крови (степень насыщения фетальной крови около 50 %). Сердце плода имеет сравнительно высокую относительную массу, большой минутный объем. Так, минутный объем сердца плода овцы на 95-е сутки развития составляет 395 мл/кг.

С ростом и развитием плода повышается артериальное давление. У 49-суточного плода овцы давление в сонной артерии составляет 20 мм рт. ст., а на 140-е сутки развития — 76 мм рт. ст. Венозное давление составляет 10 мм рт. ст. и мало меняется за время фетальной фазы.

У плода работа сердца совершается в значительной степени правым желудочком; электрокардиограмма носит правограммный характер. Толщина стенок левого и правого желудочков одинакова.

У плода кровь, снабженная кислородом и питательными веществами в плаценте, по пупочной вене вливается в нижнюю полую вену. Часть крови из пупочной вены поступает непосредственно через печень, а часть через портальную вену и ее капилляры — в печень. Меньший объем крови проходит через аранциев проток. Кровь пупочной вены, смешиваясь с венозной кровью нижней

полой вены, направляется в правое предсердие и через овальное отверстие переходит почти целиком в левое предсердие. Плацентарная кровь пупочной вены вторично смешивается в левом предсердии с венозной кровью, притекающей по легочным венам из легких. Из левого предсердия кровь поступает в левый желудочек, а из последнего — в аорту. Венозная кровь из головы и передних конечностей по верхней полой вене поступает в правое предсердие, а отсюда — в правый желудочек, который нагнетает ее в легочную артерию. Из легочной артерии только небольшая часть крови направляется в легкие, главная же масса проходит через открытый боталлов проток в аорту. Кровь, еще более обедненная кислородом вследствие третьего смешивания, по аорте направляется частично к нижним конечностям и туловищу, но бóльшая ее часть — к плаценте через пупочные артерии, отходящие от подвздошных артерий (рис. 91).

В эмбриональной фазе возникает и активно совершается эритропоэз. У 20-суточного эмбриона овцы в мезенхиме печени уже диффузно рассеяны кровяные элементы эритропоэтического ряда. В плодной фазе эритропоэз происходит в селезенке. У 3-месячных плодов овец преобладает костномозговое кроветворение. Кроветворение в красном мозге эмбриона крупного рогатого скота начинается на 56-е сутки развития.

В плодной фазе в печени отмечается уменьшение эритропоэза и увеличение лейкопоэза. Лимфоидное кроветворение проявляется в селезенке и лимфатических узлах. В начале плодной

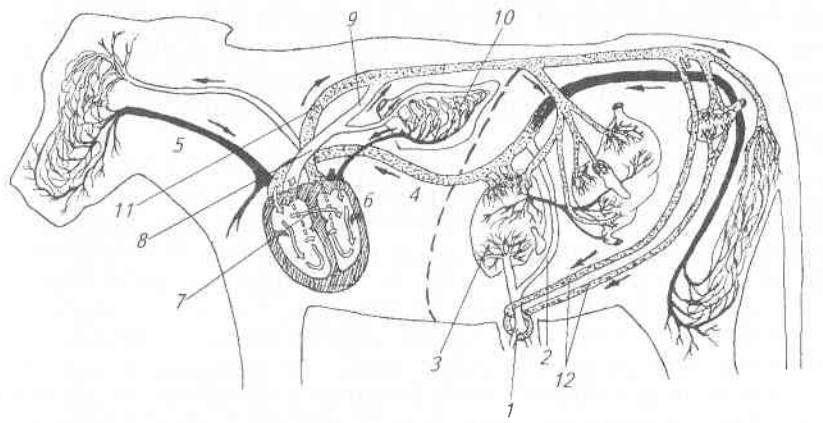


Рис. 91. Схема кровообращения плода:

1 — пупочная вена от плаценты, несущая артериальную кровь; *2* — аранциев ход; *3* — печень; *4* — задняя полая вена; *5* — передняя полая вена; *6* — правое предсердие; *7* — овальное отверстие; *8* — легочная артерия; *9* — боталлов проток; *10* — легкие; *11* — дуга аорты; *12* — пупочные артерии, несущие венозную кровь от подвздошной артерии плода

фазы в крови плода присутствует небольшое количество эритроцитов (около 5 % числа эритроцитов взрослых). По мере увеличения массы развивающегося плода число эритроцитов в крови повышается и к концу фетальной фазы приближается к величинам, характерным для взрослых. У плода коровы на 2-м месяце развития число эритроцитов в 1 л крови составляет $2 \cdot 10^{-12}$, а к концу фетальной фазы — $7 \cdot 10^{-12}$; у плода лошади на 3-м месяце развития — около $2 \cdot 10^{-12}$, а к концу фетальной фазы — $4 \cdot 10^{-12}$; у плода овцы в 130-суточном возрасте число эритроцитов $8 \cdot 10^{-12}$. Увеличение числа эритроцитов сопровождается повышением содержания гемоглобина и кислородной емкости крови. У 92-суточного плода овцы общее содержание гемоглобина в крови составляет 7 г, а у 130-суточного— 40 г. Фетальный гемоглобин характеризуется бóльшим сродством к кислороду, чем гемоглобин взрослого организма. В плодной фазе кислородная емкость крови возрастает до 19...22 %.

По мере развития плода происходит увеличение объема крови: у плода овцы на 68-е сутки развития он составляет 16,5 мл, на 77-е сутки — 64, на 101-е сутки — 112, на 126-е сутки — 204 и на 144-е сутки — 428 мл. Кровообращение у развивающегося эмбриона и плода возникает и совершенствуется по мере развития функций пищеварительной системы, что обеспечивает обмен веществ. Энергетические затраты клеток всего организма восполняются за счет крови, протекающей через органы. Количество крови, протекающей в единицу времени через орган, должно соответствовать его потребности в кислороде и питательных веществах. Увеличение поступления крови к органам с ростом и развитием плода достигается за счет учащения сердечного ритма и увеличения венозного притока крови. Важным фактором, определяющим величину венозного притока к сердцу, также является отрицательное давление в грудной полости.

В фетальной фазе у плода появляются дыхательные движения и отмечается постепенное повышение величин отрицательного давления в межплевральной полости. Внутриутробные дыхательные движения происходят при закрытой голосовой щели. Полость трахеи и бронхов у плода заполнена ультрафильтратом фетальной крови. Висцеральная плевра при вдохе не следует за париетальной. Легкие при этом не расправляются, оставаясь в ателектатическом состоянии. Каждый вдох сопровождается повышением величины отрицательного давления в межплевральной полости. Периодическое создание отрицательного давления в грудной полости при дыхательных движениях играет роль дыхательного присасывающего насоса, увеличивающего скорость движения крови в пупочной вене и тем самым ускоряющего ее кругооборот. У плода отчетливо выражены колебания кровяного давления второго порядка, совпадающие с дыхательными движениями. Выдох в этой фазе развития плода является пассивным актом.

Вдох сопровождается одновременным с вдыхательными мышцами сокращением брюшных мышц. При этом создается положительное давление в брюшной полости, которое является фактором, увеличивающим венозный приток в правое сердце.

Деятельность дыхательного центра плода не связана с содержанием диоксида углерода в крови. Основной фактор, определяющий функциональную активность дыхательного центра, — содержание кислорода в крови. Дыхательные движения плода осуществляются при насыщении крови кислородом в сонных артериях до 40...50 %. Гипоксемия обусловливает высокий ритм дыхательных движений и сердечных сокращений. Например, содержание диоксида углерода в крови плодов овец на 5...12 % выше, чем в крови матери.

Другим важным фактором, определяющим приток венозной крови к сердцу и соответственно поступление крови к органам, является активность скелетно-мышечной системы. С развитием мышц и звеньев механизма нервной регуляции их деятельности у плода возникает тонус мышц, который обеспечивает типичное для плода членорасположение — согнутое положение головы и конечностей по отношению к туловищу. Мышцы у развивающегося плода менее лабильны, чем у взрослых животных. Сократительные белки (миозин, актин и актомиозин) характеризуются слабо выраженной реакцией взаимодействия с аденозинтрифосфорной кислотой. Поэтому мышечная ткань у плода обладает только тонической активностью и не способна осуществлять тетанический тип сокращений.

Возникновение и последующее повышение тонуса мышц у эмбриона, а затем плода, раздражение заложенных в мышцах проприорецепторов обусловливает поток импульсов в центральную нервную систему и обеспечивает подкрепление тонического возбуждения центров симпатической иннервации сердца, увеличение ритма сердечных сокращений.

На более поздних сроках развития плода появляется и другой тип мышечной активности, выражающийся в периодических обобщенных двигательных реакциях (*шевеление*). Эта форма активности мышц представляет собой генерализованные сокращения мышц туловища и конечностей, проявляющиеся в попытке выпрямления головы и конечностей.

Основным фактором, определяющим эту форму активности мышц, является «*голодный состав*» *крови*. Кровь при обеднении питательными веществами и кислородом раздражает структуры центральной нервной системы; возбуждение последней и обусловливает появление обобщенной двигательной реакции.

Обобщенное движение играет роль «мышечного насоса», сопровождается увеличением венозного притока к правому сердцу и повышением кровяного давления на 15...25 мм рт. ст., увеличением скорости кровообращения и тем самым количества крови, протекающей через капилляры плаценты. В результате плод получает из крови матери питательные вещества в количестве, необходимом для его нормального роста и развития.

В этой связи кратковременный период (в течение суток) относительно голодного состояния беременного животного и моцион являются факторами (физиологическим стрессом), стимулирующими обобщенные двигательные реакции плода, его рост и развитие. Избыточное кормление матери, лишение моциона во время беременности — факторы, подавляющие обобщенные двигательные реакции плода, его рост и развитие, обусловливающие физиологическую незрелость и недостаточное кормление.

С осуществлением обменных функций развивающейся особи связано возникновение и развитие функций пищеварительного аппарата. Еще в эмбриональной фазе начинает функционировать печень. На 5...6-м месяце развития у плода коров функционируют все пищеварительные железы; плод осуществляет сосательные движения. В это время появляется регуляторная деятельность пищевого центра.

Благодаря сосательным движениям в ротовую полость плода поступают околоплодные воды, которые за счет глотательных движений поступают в желудок. Раньше всего у плода созревают рефлексогенная зона, соответствующая область губ, крыльев носа и вкусовые почки. Околоплодные воды раздражают эти рефлексогенные зоны и вызывают рефлекторно сосательные движения. Возникновение и активность сосательных движений связаны с возбуждением пищевого центра голодным составом крови.

Поступление околоплодных вод в полости пищеварительного аппарата вызывает образование и выделение пищеварительными железами соков.

В желудочном соке плода еще отсутствует соляная кислота; кислотность обеспечивает молочная кислота. Пепсин желудочного сока расщепляет белки фибрин и казеин, но не может осуществлять гидролиз альбумина. Альбумины и глобулины без изменений поступают с содержимым желудка в кишечник и здесь всасываются. С околоплодными водами наряду с белками поступают углеводы, жиры и минеральные вещества. Превращение веществ, содержащихся в околоплодной жидкости, продолжается в кишечнике под действием ферментов поджелудочного и кишечного сока, желчи.

Функциональные системы поджелудочной железы, печени и кишечника также включают только те элементы,

которые необходимы для осуществления приспособительного эффекта.

В поджелудочном соке нет амилазы. В кишечнике отсутствуют маятникообразные движения. Контакт химуса со стенкой кишечника вызывает лишь местное циркуляторное сокращение, обусловливающее передвижение кишечного содержимого на небольшое расстояние. Анальный сфинктер у плода находится все время в состоянии тонического сокращения, что исключает возможность освобождения кишечника от *мекония*. Через блуждающие нервы осуществляются влияния, стимулирующие тоническое сокращение желудка. Влияние симпатической иннервации на моторику желудка и кишечника не проявляется.

В плодной фазе деятельность пищеварительных желез связана и с осуществлением обменных функций. С пищеварительными соками поступают продукты межуточного обмена, которые подвергаются превращениям в желудочно-кишечном тракте, вновь всасываются и затем используются тканями.

На протяжении индивидуального развития отмечаются изменения в обмене веществ, и прежде всего его анаболической фазы — синтеза. Количественным показателем интенсивности анаболических процессов служит *величина истинной скорости роста массы тела*. Интенсивность роста в каждой данной фазе характеризует *константа роста*. По функциональному значению различают синтез роста, функциональный и защитный синтез. *Синтез роста* — увеличение белковой массы органов в период роста и дифференциации организма в целом. *Синтез функциональный* и *защитный* — образование белковых секретов железами, образование иммунных тел.

Антенатальный период развития характеризуется высокими темпами роста. С ростом и развитием организма качественно изменяется темп метаболизма. Эти изменения совпадают по времени с переходом эмбриона от одной фазы развития к другой. На ранних этапах эмбриогенеза синтезируются и формируются системы анаболических и амфиболических ферментов, растет их активность; появляются структурные и функциональные белки в органах.

Усиленный рост и высокий уровень окислительных процессов у эмбриона и плода сопровождаются интенсивным обменом жиров, углеводов, воды и солей, энергии. У плодов крупного рогатого скота в плазме крови содержание аминокислот (15,3 мг%) почти в 4 раза превышает таковое у коров-матерей. Количество молочной кислоты повышается с 50,75 мг% (4 мес) до 125,68 мг% (9 мес), пировиноградной кислоты соответственно с 7,6 до 13,2 мг%, гликогена с 9,11 до 53,28 мг%. В крови плодов более высокая, чем у матерей, концентрация меди (53,9 мкг%), цинка

(401,0 мкг%), марганца (38,0 мкг%), кобальта (3,15 мкг%). Повышенное содержание в крови и органах плода указанных веществ связано и с функцией плаценты. В клетках тканей плода содержится больше воды и натрия. На 78-е сутки антенатального развития потребление кислорода плода овцы составляет 8 мл/кг в 1 мин, т. е. в два раза больше, чем у взрослых овец.

В связи с развитием обмена веществ и энергии развивается и начинает функционировать система почек и мочевыводящих путей. Уже в начале плодной фазы в чашечки начинает поступать жидкость, не содержащая белок. Позже функциональная активность почек повышается, образующаяся моча поступает в мочевой пузырь, а затем периодически выводится в околоплодную жидкость. Структуры почек не завершают своего развития: к концу плодной фазы в почках очень незначительны процессы фильтрации в сосудистых клубочках, секреции и реабсорбции в канальцах. Моча плода гипотонична или изотонична к плазме крови. Функцию почек в этот период выполняет плацента.

Естественный ход структурно-функционального становления всех органов и систем у плода в антенатальный период предопределяет необходимый уровень структурно-функционального совершенства функциональных систем у новорожденного животного.

Формирование физиологически зрелого животного в антенатальный период определяется физиологической зрелостью, крепкой конституцией родителей, близкими к оптимальным условиями кормления и содержания их. Процесс антенатального развития плода зависит от способности материнского организма обеспечить ему для этого необходимые условия.

19.2. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОЗМОЖНОСТИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ ЗРЕЛЫХ НОВОРОЖДЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

У новорожденных животных возможно широкое варьирование физиологических констант. В этой связи по соответствию особенностей физиологических отправлений организма, специфических для данной фазы развития, их истинному календарному возрасту новорожденные животные бывают физиологически зрелые и физиологически незрелые.

Физиологически зрелые — это новорожденные животные, у которых физиологические показатели соответствуют их истинному календарному возрасту. *Физиологически незрелые* — это новорожденные животные, у которых физиологические показатели не соответствуют их истинному календарному возрасту. От физиологически зрелых

новорожденных незрелые отличаются особенностями своей физиологии, появившимися в результате выраженной задержки развития. Чаще причиной физиологической незрелости является торможение гестационной доминанты у беременной самки стрессорными раздражителями, возникающей стрессовой доминантой. Генез физиологической незрелости может быть связан и с наследственными факторами.

О физиологической зрелости животных свидетельствуют определенные физиологические показатели (масса тела, длина, температура тела и др.).

Масса тела новорожденного теленка составляет 20...45 кг, или 7...9 % массы тела матери, жеребенка соответственно 26...50 кг, или 8...12 %, ягненка — 2...4,3, или 6...8 %, поросенка — 1...1,5 кг, или 0,5...1 % массы тела матери.

По средней массе тела животного при рождении можно вычислить его примерную массу во взрослом состоянии и среднесуточный прирост массы тела при кормлении вволю. Выявлена следующая закономерность: чем меньше масса новорожденного при рождении, тем меньше абсолютная интенсивность его роста в ранний постнатальный период.

Масса новорожденного животного зависит от уровня кормления матери. При плохом кормлении, особенно в последней стадии стельности, масса новорожденного животного ниже средней, при полноценном — выше.

Длина новорожденного теленка примерно 70...95 см, жеребенка — 75...145, ягненка — 30...50, поросенка — 20...25 см. У новорожденных телят имеется 4...6 резцов и 12 коренных зубов, у ягнят — 6 резцов, у поросят — 4 клыка и 4 латеральных резца.

Ректальная температура новорожденных животных составляет 37,6...38,4 °С. В первые сутки жизни она повышается до 38,7...38,9 °С, позже достигая у телят 39,2...39,5 °С, у поросят — 39,4 °С.

Культя пуповины у физиологически зрелых телят и ягнят отпадает через 8...10 сут, у жеребят — через 12 сут, у поросят — через 5...7 сут.

19.2.1. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

У сельскохозяйственных продуктивных животных детеныши рождаются с морфофункционально созревшей нервной системой, осуществляющей рефлекторную деятельность. По И. П. Павлову, нервная система представляет собой комплекс анализаторных приборов. В этот комплекс входят периферические образования, воспринимающие изменения условий внешней и внутренней сре-

ды, — рецепторы, нервы, проводящие пути и клеточные мозговые концы. Импульсы от рецепторов, поступающие в центральную нервную систему, могут на различных уровнях переключаться через вставочные нейроны на эффекторные системы и рефлекторно приводить в действие различные органы.

У новорожденных животных проявляются рефлексы как общего, так и местного характера почти со всех рецепторов. Ряд рефлексов формируется после рождения.

В приспособительных реакциях новорожденного животного большое значение имеет ориентировочный рефлекс на звук, свет, движущийся предмет и другие раздражители, проявляющийся в различных формах исследовательской деятельности. *Ориентировочный рефлекс* способствует образованию условных рефлексов. В первые дни жизни животных ориентировочный рефлекс имеет обобщенный характер. С ростом и развитием животного, с дальнейшим созреванием анализаторных систем и коры головного мозга начинают преобладать специализированные реакции. У новорожденных проявляется ряд *пищевых* (*сосательный*), *двигательных* (*движение головы, хвоста*) и *защитных* (*мигательный*) *рефлексов* на тактильные раздражения определенных зон головы. С возрастом нарастает чувствительность к *болевым стимулам*. На холодовые и тепловые раздражения возникают общие и местные двигательные реакции.

В первый же день жизни у животных устанавливается взаимосвязь влияний с вестибулярного аппарата, проприорецепторов шеи, туловища, суставов, сухожилий, зрительных рецепторов, обеспечивающих рефлексы перераспределения мышечного тонуса, сохранение позы в покое и при двигательной активности. Сразу после рождения начинает функционировать *вкусовая* и *обонятельная рецепция*. Самыми ранними условными рефлексами являются *интероцептивные рефлексы*. Кормление животных в строго определенное время ведет к образованию условных рефлексов на 3...4-е сутки жизни. Рефлексы проявляются в пробуждении и беспокойстве, повышении содержания лейкоцитов в крови за несколько минут до срока кормления. Позже вырабатывается значительное количество условных рефлексов, как положительных, так и тормозных, на экстероцептивные раздражения (рецепторов кожи, зрительных и слуховых).

К моменту рождения у животных достигают относительно большой степени совершенства механизмы нейрогуморальной регуляции. Конечный приспособительный эффект достигается включением элементов разных тканей организма в общие функциональные системы независимо от созревания того или иного органа.

19.2.2. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

У новорожденных животных отмечено нарастание образования в гипоталамусе соматолиберина, кортиколиберина и тиреолиберина. Например, в крови у телят высокие концентрации соматотропного гормона — 18 нг/мл и более, а скорость секреции более 47,0 мкг/кг/сут. Интенсивность синтеза адренокортикотропного гормона у животных в фазе новорожденности выше, чем у взрослых животных.

В ранних фазах генеза в гипофизе низкое содержание гонадотропинов. В фазе новорожденности отмечается высокая антидиуретическая активность гипофиза. Активность окситоцина повышается в ранние фазы постнатального периода. Содержание антидиуретического гормона и окситоцина в крови нарастает постепенно в ранних фазах постнатального развития. С возрастом повышается инкреция эпифизом адреногломерулотропина и соответственно совершенствуется регуляция содержания натрия и калия в крови. Инкреция мелатонина эпифизом у новорожденных животных, наоборот, постепенно уменьшается. Соответственно уменьшению инкреции мелатонина происходит ускорение развития семенников.

У новорожденных животных инкреторная функция щитовидной железы сравнительно высока (в крови концентрация тироксина более 100 нг/мл). Затем она снижается и нарастает постепенно, достигая максимума к периоду половой зрелости. Новорожденные слабо реагируют на введение тироксина. Образование кальцитонина в щитовидной железе интенсивно уже в фазе новорожденности. В зобной железе вырабатывается гормон тимозин, стимулирующий лимфопоэз и образование иммунных тел. Отмечена повышенная активность надпочечников; масса их в расчете на 1 м^2 поверхности тела у телят составляет 2358 мг, у ягнят — 2465 мг против 1979 мг и 1452 мг у взрослых животных; количество адреналина и норадреналина у телят 3419 и 8422 мкг/г/м^2, у ягнят — 28 613 и 33 411 мкг/г/м^2, что больше, чем у взрослых.

Показателем интенсивности инкреции гормонов железой является выведение гормонов с мочой. Содержание кортикостероидов и катехоламинов в суточном объеме мочи у животных в фазе новорожденности высокое. Так, у 5-суточных ягнят количество 17-оксикортикостероидов составляет 0,88 мг/м^2, катехоламинов — 9,95, у телят — 7,48 мг/м^2.

У новорожденных активно функционирует инсулярный аппарат. У телят в 1 г ткани поджелудочной железы содержится около 12 ИЕ инсулина (у взрослых коров — около 8 ИЕ).

В ранних фазах развития у животных инкреторная функция гонад низка; она повышается с ростом и развитием животных нерав-

номерно. В фазе новорожденности у животных усилена инкреторная функция желез, образующих гормоны с преимущественно анаболическими влияниями.

Возникающие в организме после рождения преобразования физиологических отправлений связаны с переходом с плацентарного на легочный газообмен, изменением способа питания — переходом на кормление молозивным молоком и с изменением температуры окружающей среды.

19.2.3. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СИСТЕМЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

У новорожденного животного проявляются две доминирующие мотивации — пищевая и терморегуляционная, которые в значительной степени и определяют их физиологические особенности.

Сразу же после рождения пищевой центр приобретает высокую возбудимость. Это выражается в поисковых пищевых реакциях и в осуществлении интенсивных сосательных движений. Эндогенное возбуждение пищевого центра длится у телят, ягнят и жеребят примерно 3 ч и проявляется в виде пищевых искательных движений. Обычно теленок, ягненок и жеребенок начинают сосать в первые три часа после рождения. У поросят эндогенное возбуждение пищевого центра длится примерно 1...1,5 ч; они начинают сосать в первый час после рождения. Для новорожденных животных характерны хорошо развитый сосательный аппарат и обширное рецептивное поле сосательного рефлекса: соответствующие области губ, языка, крыльев носа. Через 4...5 ч после рождения рецептивное поле сосательного рефлекса быстро суживается. В случае запаздывания кормления новорожденного животного пищевой центр постепенно утрачивает возбудимость к обеднению крови питательными веществами. После длительного латентного периода сосательный рефлекс можно вызвать, только вкладывая сосок в полость рта. Наблюдается значительная задержка (до 44 ч) освобождения кишечника от мекония.

Объем молока, высасываемого новорожденным животным, регулируется емкостью полости желудка. Стенки желудка новорожденных еще не обладают должными свойствами пластического тонуса. Как только молоко заполнит полость желудка и несколько растянет его, возбуждаются рецепторы. Возникающие при этом афферентные импульсы рефлекторно обусловливают торможение пищевого центра, которое выражается в прекращении сосательных движений.

При больших промежутках между кормлениями происходит сильное возбуждение пищевого центра. При сильном возбуждении пищевого центра удлиняется время торможения пищевого центра при кормлении. В этих условиях у новорожденных животных (особенно у телят при искусственном вскармливании) в первые одну-две недели возможно перекармливание. Перекармливание может привести к поносам.

В первые сутки теленок сосет не более 5 раз, в последующие трое суток — 6...8 раз. Общая продолжительность одного кормления от 2 до 25 мин. Количество молозива, высасываемого в сутки, составляет в первые сутки 6...8 кг, в последующие 10 сут фазы новорожденности — до 10...11 кг.

В целях предупреждения нарушений пищеварения желательно, чтобы теленок сосал мать в течение первых 4...6 сут жизни, при искусственном вскармливании теленка следует кормить в течение первых 4...6 сут жизни 4...5 раз в сутки. Жеребята, ягнята и поросята сосут чаще, через каждые 0,5...2 ч; поросята — 20 раз в сутки, жеребята — до 30 раз и более. Частота сосательных движений у телят достигает 120 в 1 мин, скорость сосания около 1 мл в 1 с, порция глотка около 5 мл.

У новорожденных животных выражена вкусовая рецепция, что важно учитывать при кормлении. Молоко нужно выпаивать из чистой посуды. Прием молока сопровождается небольшой секрецией слюны. В первые дни жизни интенсивнее функционируют подчелюстные и подъязычные железы. С возрастом повышается активность и околоушных желез. Слюна в фазе новорожденности содержит фермент липазу. Смешивание молока со слюной способствует образованию в желудке очень мелких, рыхлых сгустков казеина, более доступных для дальнейшей обработки в пищеварительном тракте. Функциональная система слюнных желез имеет и другие особенности. Хотя слюнные железы возбуждаются и рефлекторно, влияния через симпатические нервные волокна в этой фазе развития еще не осуществляются. Включение в регуляцию симпатической иннервации с возрастом сопровождается появлением и увеличением в слюне муцина, лизоцима, амилазы. С включением в регуляцию функции слюнных желез симпатической иннервации повышаются приспособительные возможности их.

Желудочно-кишечный тракт у новорожденных телят имеет следующие примерные параметры: емкость рубца — 730 мл, сычуга — 1250 мл; длина тонкого отдела кишечника — 15,9 м, толстого — 2 м. У новорожденных поросят емкость желудка составляет 25 мл, длина тонкого отдела кишечника — 3,8 м, а емкость его — 100 мл, длина толстого отдела кишечника — 0,8 м, емкость — 40 мл.

В фазе новорожденности у телят быстро увеличивается емкость рубца и особенно сычуга: у 15-суточных телят емкость рубца 1,3 л, а сычуга 4 л; длина тонкого отдела кишечника 20,6 м, толстого от-

дела 2,7 м. У поросят интенсивно увеличивается и желудок, и кишечник: у 10-суточных поросят емкость желудка до 73 мл; длина тонкого кишечника до 5,6 м, а емкость до 200 мл, длина толстого отдела кишечника до 1,2 м и емкость до 90 мл. К рождению у телят начинает четко проявляться рефлекс пищеводного желоба: молоко по пищеводному желобу в большей своей массе поступает в сычуг.

Ткани преджелудков у новорожденных телят мало дифференцированы. В первые недели постнатальной жизни происходит интенсивный рост и дифференцировка клеточных элементов слизистой оболочки. Функциональная система сычуга к моменту рождения достигает такой степени зрелости, которая вполне обеспечивает адаптацию к новому способу питания.

В обкладочных клетках сычуга проявляется высокая активность окислительных ферментов. В первые 2...4 сут свободная соляная кислота образуется в ничтожных количествах, и этим обеспечиваются необходимые условия для усвоения некоторых компонентов материнского молока (γ-глобулинов), исключительно важных для организма новорожденных в первые дни жизни. С 2-суточного возраста у телят общая кислотность содержимого сычуга после кормления составляет 74...142 е. т., количество свободной соляной кислоты — 8...42 е. т., а связанной — 37...72 е. т. Главных клеток в железах сычуга у новорожденных телят еще мало, они секретируют пепсин, реннин и липазу. Превалирующим по значению ферментом желудочного сока в фазе новорожденности является реннин, створаживающий молоко.

В целом секреция сычужного сока у новорожденных телят выражена слабо. Ключевое значение в это время принадлежит пристеночному пищеварению. Рефлекторный механизм регуляции функций сычуга имеет ограниченные возможности. В это же время имеет место спонтанная секреция. К концу фазы новорожденности повышается секреторная активность сычуга, начинают четко проявляться рефлекторная и гормональная фазы регуляции сычужной секреции.

У новорожденных поросят отсутствует рефлекторная фаза соковыделения. Кривые сокоотделения выравненные. Количество секретируемого сока небольшое. Желудочный сок не содержит свободной соляной кислоты. Кислая реакция в желудке обеспечивается в этой фазе молочной кислотой, которая образуется при расщеплении гликогена, находящего в клетках желудочных желез. Соляная кислота в желудочном соке появляется на 20...30-е сутки жизни. Концентрация пепсина в соке заметно нарастает к 12-суточному возрасту поросят. К концу фазы новорожденности проявляется рефлекторно-гуморальная регуляция функций органов пищеварения.

У новорожденных животных в первые дни жизни пепсин более активен по отношению к казеину молока, чем к альбуминам и глобулинам.

В связи с особенностями желудочного пищеварения следует подбирать такую систему кормления новорожденных животных, которая не приводит к большой загрузке пищеварительного тракта. Большая загрузка пищеварительного тракта может привести к росту бактерий в содержимом и нарушению пищеварения.

В желудке подвергаются превращению казеин и частично жир молока. Альбумины и глобулины молозива, не подвергаясь гидролизу, поступают в кишечник и неизмененными всасываются через стенку кишечника в кровь. Это обеспечивает у новорожденного животного создание новой внутренней среды, отличной от внутренней среды плода, собственный естественный физиологический иммунитет. Из молозива в кровь новорожденного животного поступает и лизоцим.

Гамма-глобулины и лизоцим в фазе новорожденности не образуются. Следовательно, своевременное первое кормление новорожденного животного и соблюдение в дальнейшем соответствующих интервалов между кормлениями имеет для животного большое иммунобиологическое значение.

Из желудка содержимое в результате перистальтических движений поступает в тонкий отдел кишечника. Эвакуация содержимого из желудка в кишечник происходит постепенно. С окончанием эвакуации принятого молока из полости желудка совпадает новое возбуждение пищевого центра.

В тонком отделе кишечника содержимое благодаря наличию в нем молочной кислоты вызывает образование активного секретина в слизистой оболочке переднего отдела кишечника. Секретин, в свою очередь, стимулирует секрецию поджелудочного сока. Поджелудочный сок содержит трипсиноген, который активируется энтеропептидазой, превращаясь в трипсин. Так же как и пепсин желудочного сока, трипсин в фазе новорожденности осуществляет преимущественно протеолиз казеина. В молозиве обнаружен ингибитор трипсина (антитрипсиновый фактор), который препятствует гидролизу γ-глобулинов. Содержание амилазы в поджелудочном соке незначительно. Крайне ограничены и липолитические возможности поджелудочного сока.

Секретин у новорожденных животных стимулирует образование и желчи. Желчь бедна желчными кислотами и не обеспечивает значительной активации ферментов поджелудочного сока. Кишечные железы секретируют фосфатазу, галактозидазу, в небольшом количестве и другие ферменты кишечного сока. Фосфатаза, образующаяся в больших количествах, обеспечивает активное всасывание продуктов гидролиза жира. Иммунолактоглобули-

ны, поступающие с молозивом, поглощаются эпителиальными клетками слизистой оболочки тонкого кишечника путем пиноцитоза (всасывание псевдоподиями) и поступают в лимфу. Высокая проницаемость слизистой оболочки кишечника для крупных молекул белка сохраняется 24...48 ч.

В целом функциональная система кишечника, поджелудочной железы и печени, ответственная за осуществление кишечного пищеварения, сформирована в такой минимальной степени, которая необходима для адаптации к создающимся условиям, питанию молозивом.

Ограниченные собственные возможности пищеварительного аппарата у новорожденных животных компенсируются наличием липазы, протеолитических и амилолитических ферментов в молозивном молоке кормящей матери. Молочная железа матери в этой фазе выполняет в определенной мере и функции пищеварительного аппарата. В этой связи весьма желательно кормить новорожденное животное молозивом в течение всей фазы новорожденности. Учитывая повышенную проницаемость слизистой оболочки кишечника для крупных молекул, необходимо соблюдать правила гигиены кормления молодняка. У животных в этой фазе хорошо развиты ворсинки и менее развиты железистые и мышечные структуры; преобладает пристеночное пищеварение. Органы системы пищеварения обладают низкой лабильностью. В тканях органов повышенное содержание внутриклеточной воды, внутриклеточного натрия и пониженное содержание внутриклеточного калия, низкие величины калий-натриевого соотношения, свидетельствующие о структурно-функциональном несовершенстве органов, их малой функциональной лабильности.

После рождения активизируются перистальтические и маятникообразные движения кишечника; отмечается постепенное усиление рефлекторных влияний через парасимпатические и симпатические нервные волокна на органы системы пищеварения. В тканях органов системы пищеварения в фазе новорожденности большие количества ацетилхолина и ацетилхолинэстеразы, но низкие величины их соотношения; ниже, чем у взрослых животных, концентрация адреналина и норадреналина, свидетельствующая о низкой функциональной эффективности парасимпатической и симпатической иннервации. Денервация органов в этом возрасте не сопровождается существенными сдвигами их структурно-химической организации и функции. Завершение пищеварения не сопровождается полным прекращением секреции пищеварительных соков, а продолжается в виде спонтанной. При больших перерывах между кормлениями отмечаются периоды усиления секреторной активности пищеварительных желез, связанные с эндогенным возбуждением пищевого центра. Такое не-

однократное возбуждение пищевого центра может привести к утомлению пищеварительных желез. В этих условиях при последующем кормлении на принятое молоко может не выделиться необходимого количества пищеварительных соков — нарушится пищеварение.

Несовершенство механизмов нервно-гормональной регуляции функций органов пищеварения у новорожденных животных не позволяет обеспечить тонкое приспособление состояния системы пищеварения к условиям, возникающим при больших перерывах в кормлении.

19.2.4. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Пищеварение у животных в фазе новорожденности связано и с особенностями обмена веществ и энергии. Возрастные сдвиги в превращении веществ в процессах метаболизма неразрывно связаны с изменениями в преобразовании энергии и информации.

Количественные и качественные изменения обмена веществ выражаются прежде всего в темпах роста массы тела и особенностях азотистого баланса, а также в изменении функциональных и защитных синтезов. Темпы роста новорожденных животных в постнатальной жизни очень высокие. При полноценном по количеству, качеству кормлении физиологически зрелый новорожденный теленок удваивает свою массу через 77 сут, жеребенок — 60, ягненок — 12, поросенок — через 8 сут. Прогрессивная фаза развития характеризуется интенсивным белковым обменом и положительным азотистым балансом. Структурно-функциональное совершенствование органов, высокие темпы роста в фазе новорожденности сопровождаются изменением белкового спектра и аминокислотного состава суммарных белков органов. В связи с этим с возрастом меняется и потребность в отдельных незаменимых и заменимых аминокислотах.

Для новорожденных животных потребность в аминокислотах определяют по количеству белка молока, необходимого для оптимальной задержки азота. Недостаток незаменимых аминокислот вызывает у них специфические расстройства обмена веществ.

В структурно-функциональном становлении органов и систем существенную роль играют жиры и жироподобные вещества, поэтому потребность в них велика в фазе новорожденности.

У интенсивно растущих животных повышенная потребность в углеводах, так как они выполняют не только энергетическую, но и пластическую функцию: участвуют в образовании гликопротеидов и мукополисахаридов — основного вещества соединительной ткани.

В фазе новорожденности у животных в тканях содержится большое количество воды. Совершенствование тканей сопровождается уменьшением общей и внутриклеточной воды и увеличением внеклеточной воды. Чем моложе животное, тем больше суточная потребность в воде. Баланс отдельных минеральных солей в организме новорожденных животных обеспечивается поступлением их в оптимальных количествах с молозивом.

У новорожденных животных несовершенны механизмы нервно-гуморальной регуляции водно-солевого обмена. При большой интенсивности и напряженности водно-солевого обмена несовершенство механизмов регуляции последнего обусловливает высокую гидро- и ионолабильность организма. Животные в это время способны быстро терять и так же быстро депонировать воду и ионы. Нарушение функций системы пищеварения, сопровождающееся поносом, в ранние возрастные сроки может в течение короткого времени привести к значительным потерям воды и ионов, вызвать необратимые структурно-функциональные сдвиги в организме.

Новорожденные животные хорошо растут и развиваются, если с молоком поступают в необходимых количествах витамины A, D, E, B, PP, B_6, пантотеновая кислота, фолиевая кислота, холин, витамины B_{12} и B_{15}, аскорбиновая кислота.

Молоко матери при правильно организованном кормлении содержит все необходимые витамины и минеральные вещества.

19.2.4.1. ОБМЕН БЕЛКОВ, ЛИПИДОВ И УГЛЕВОДОВ

Обмен у телят. У новорожденных телят в крови присутствуют белки: около 6 % общего белка, 4 % альбуминов и 2 % глобулинов; γ-глобулины отсутствуют. Частое и обильное кормление молозивом повышает количество глобулина в сыворотке крови в 2—3 раза. К 6...10-суточному возрасту у телят, получавших молозиво 5 раз в сутки, уровень общего белка повышается до 7,8 %, альбуминов — до 3,4, глобулинов — до 4,4 %. Телята с высоким содержанием глобулинов более устойчивы к заболеваниям.

Собственные глобулины начинают вырабатываться у телят с 10-суточного возраста и приблизительно в 8-недельном возрасте содержание сывороточных γ-глобулинов достигает необходимого уровня. В этой связи кормление новорожденных телят в первые недели жизни молозивом и цельным молоком весьма желательно.

В фазе новорожденности у телят в крови более высокая, чем у взрослых животных, концентрация лейцина (0,047 г/л), лизина (0,015 г/л), тирозина (0,5 г/л).

Сразу же после рождения содержание общих липидов в плазме крови телят незначительное. В первые дни их жизни концентрация общих липидов значительно увеличивается и достигает наивысшего уровня (8,4 г/л) к 3...4-недельному возрасту. В этом возрасте у телят и наибольшая концентрация холестерина (1,67 г/л). После рождения в крови падает, а затем постепенно увеличивается содержание кетоновых тел. В крови 9-месячных плодов концентрация ацетона и ацетоуксусной кислоты составляет 2,7мг%, β-оксимасляной кислоты — 11,6 %. У 30-суточных телят эти показатели снижаются до 0,7 мг% и 1,3 мг% соответственно, а к 2-месячному возрасту увеличиваются в 2 раза.

В первые дни жизни у телят в крови высокий уровень углеводов (0,98...1,77 г/л сахара). По мере роста и развития животного концентрация углеводов в крови снижается.

Обмен у ягнят. У ягнят до первого приема молозива в крови содержится 40...60 г/л общего белка, 25 г/л альбуминов, 15 г/л α-глобулинов, 5 г/л β-глобулинов; γ-глобулины отсутствуют.

На вторые сутки жизни количество общего белка увеличивается до 70 г/л, альбуминов — до 32 г/л, γ-глобулинов — до 16 г/л. В фазе новорожденности в крови ягнят около 4,58 г/л липидов, 0,886 г/л холестерина, 65 мг/л кетоновых тел, 3,77 г/л α-липопротеидов, 3,01 г/л β-липопротеидов и 3,22 г/л γ-липопротеидов. Концентрация глюкозы в крови составляет 1,33 г/л.

Обмен у поросят. У здоровых новорожденных поросят содержание общего белка в сыворотке крови до сосания молозива составляет 20...36 г/л. В последующие дни количество белка в сыворотке крови увеличивается до 54 г/л; появляется большое количество γ-глобулинов. Количество липидов составляет около 4 г/л. Содержание сахара в крови поросят-сосунов колеблется в пределах 1,2...1,5 г/л.

19.2.4.2. ОБМЕН ВОДЫ, ВИТАМИНОВ И МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Новорожденные животные лучше растут, когда получают воду с первых дней жизни. В фазе новорожденности общее потребление воды у телят достигает 18,5 кг на 1 кг сухого вещества корма. Позднее наиболее эффективно сухое вещество корма используется, если на 1 кг сухого вещества приходится 6,4 кг воды.

Содержание кальция в сыворотке крови в этой фазе составляет 0,9...1,2 г/л. Количество неорганического фосфора в крови увеличивается с 1,28...1,44 ммоль/л при рождении до 1,76... 2,56 ммоль/л к 3-недельному возрасту.

В норме в крови телят содержание магния составляет 0,92...1,13 ммоль/л, калия — 5,0, натрия — 140, меди — не менее

9,6 мкмоль/л, железа по гемоглобину не менее 8 %, марганца — 0,33 мкмоль/л, кобальта — 1,5, цинка — не менее 6,3 мкмоль/л, йода, связанного белком, — 189,1...866,7 нмоль/л крови.

Телята рождаются с небольшим запасом жирорастворимых витаминов. Источником этих витаминов является молозиво. Концентрация витаминов в молозиве зависит от кормления коров в период стельности. Стельные коровы должны получать витаминные корма: сено хорошего качества или силос, зеленый корм. При их недостатке необходимо вводить в рацион витамины A, D, E. Концентрация витамина A в крови здоровых телят 0,035...0,51 мкмоль/л. Недостаточное поступление витамина A способствует развитию пневмонии и структурно-функциональных изменений слизистых оболочек. При недостатке витамина D в рационе снижаются переваримость и отложение белка, минеральных веществ. Недостаток витамина E приводит к дистрофии и ослаблению мышц. Признаками недостатка витаминов группы B являются потеря аппетита, понос.

Недостаточное поступление протеина вызывает у телят снижение прироста массы тела, задержку структурно-функционального формирования органов. Рост телят замедляется и при дефиците фосфора. Они очень чувствительны к недостатку микроэлементов: магния, меди, железа, марганца, кобальта, цинка, селена и йода.

У поросят в связи с интенсивным ростом потребность в протеине, минеральных веществах и витаминах выше, чем у телят. Они чаще испытывают недостаток железа. Железа в крови новорожденных поросят содержится больше, чем в крови матерей, — около 0,72 мкмоль/л; в печени — 10,5 мг. Для нормального развития суточная потребность поросенка составляет 7...10 мг железа; с молоком матери он получает всего лишь около 1 мг. При дефиците железа развивается анемия. С целью предупреждения анемии поросятам назначают железосодержащий препарат ферроглюкин в дозе 2...3 мл на 2-е, 3-и и 12-е сутки после рождения.

Для профилактики нарушений минерального обмена поросятам дают мел, золу, костную муку.

19.2.5. ОБМЕН ЭНЕРГИИ И ТЕПЛОРЕГУЛЯЦИЯ

Существенная особенность организма после рождения — высокий уровень энергетических затрат на единицу массы тела и соответствующий ему высокий уровень теплообмена, деятельности сердечно-сосудистой, дыхательной и пищеварительной систем.

Показателем энергетических превращений в организме служит основной обмен, который характеризует интенсивность окислительных процессов в стандартных условиях покоя.

С переходом новорожденных из состояния теплового равновесия в условиях организма матери в среду с пониженной температурой и также с перестройкой физиологических отправлений происходят значительные изменения биоэнергетики.

Уровень основного обмена у физиологически зрелого теленка составляет в среднем около 15,07 кДж в 1 ч на 1 кг массы тела, у ягнят — 8,04 кДж/ч/кг, у поросят — 16,75...25,2 кДж/ч/кг. После рождения энергетический обмен у новорожденных животных повышается за счет формирования механизмов терморегуляции и участия в ней скелетных мышц. Повышение тонуса скелетных мышц в течение первых дней жизни при недостаточной активности центра блуждающего нерва способствует повышению энергетического обмена.

У теленка основной обмен усиливается в течение первых двух суток жизни; снижается быстро в течение первых двух недель жизни, а затем медленно.

Потребность в энергии у новорожденных животных складывается из энергии основного обмена, теплопотерь, связанных с физической активностью, и из продуктивной энергии, отлагаемой главным образом в виде жира и белка (рост). Теленку на 1 кг прироста массы тела необходимо 10 467,5...12 561,0 кДж. Усваиваемость обменной энергии для роста молочного теленка, как и для поддержания жизни, составляет около 84,5 %.

Потребность телят-молочников в переваримой энергии на поддержание жизнедеятельности составляет 217,72 кДж на 1 кг живой массы тела. Обменная энергия составляет около 98 % переваримой энергии; энергия поддержания жизнедеятельности и продукции — около 80...85 %, теплопродукции 15...20 %. У недельных поросят-сосунов суточная потребность в энергии при приросте массы 172 г равна 3140,25 кДж.

Потребность в энергии на 1 кг прироста массы тела у новорожденных животных примерно одинаковая — около 20 097,6 кДж.

С момента рождения животное попадает в новую среду с более низкой температурой. Низкая температура раздражает рецепторы кожи и вызывает афферентную импульсацию. Афферентная импульсация с рецепторов легких и кожи через ретикулярную формацию стимулирует центры, обеспечивающие тонус скелетных мышц, и центральные механизмы терморегуляции. Усиление тонуса мышц ведет к увеличению энергетических затрат скелетных мышц, большой теплопродукции. Вместе с возникновением тонуса скелетных мышц возникает тоническая активность дыхательных мышц.

В результате большой теплопродукции новорожденное животное приобретает *гомойотермию* (способность поддерживать постоянную температуру тела). Оно быстро полностью высыхает, освобождается от покрывающих его околоплодных вод. Го-

мойотермия сопровождается потреблением большого количества кислорода.

Возникновению мышечного тонуса у новорожденных способствует также облизывание матерью. Облизывание сопровождается раздражением рецепторов кожи и рефлекторным еще большим повышением тонуса мышц. Телята, сразу же после рождения облизанные матерью, через 70...80 мин способны встать на ноги и начать сосать; за первое кормление они высасывают (выпивают) до 3 л молозива. Новорожденные телята, не облизанные матерью, встают на ноги только через 3...7 ч. У них очень высокая *хронаксия* (мера возбудимости) и *реобаза* (пороговая сила раздражителя) мышц. Через 2 ч после рождения они выпивают около 1,5 л молозива.

В этой связи облизывание или обтирание новорожденных животных физиологически обосновано. Если корова не облизывает теленка досуха, ее можно побудить к этому, высыпав на него две-три пригоршни отрубей. После рождения тело животного желательно энергично протереть.

Высокий уровень энергетических затрат (диссимиляторных процессов), связанный с высокой активностью скелетных мышц у новорожденных животных, создает условия, необходимые для высокого уровня анаболизма. Высокий уровень анаболизма обеспечивает рост животного.

Чрезмерно высокая температура окружающей среды задерживает рост молодняка. Температура ниже *термоиндифферентной зоны* (в которой низкий обмен веществ и энергии поддерживается на постоянном уровне) в границах известного оптимума создает физиологический стресс, поддерживает высокую степень мышечного тонуса и тем самым — высокий уровень энергетических затрат, стимулирует рост организма (синтез роста).

В фазе новорожденности теплота образуется в результате окислительных процессов, которые необходимы для поддержания жизненных функций, физической активности, а также вследствие превращения питательных веществ корма, построения тканей организма. Чем больше потребляет животное корма, тем больше вырабатывается теплоты. Аппетит животных регулируется их общей теплопродукцией.

Теплопотери происходят путем испарения влаги с поверхности кожи и выделения ее органами дыхания, путем проведения, конвекции и излучения из тела. Кожа и волосяной покров служат и механизмом, обеспечивающим уменьшение теплоотдачи. В зависимости от просвета кровеносных сосудов кожи и положения волос тепловая изоляция кожи и волосяного покрова заметно изменяется. Изоляционным средством служит также слой неподвижного воздуха, тесно окружающий тело животного. Тепловая

изоляция зависит и от возраста, уровня кормления, движения окружающего воздуха в помещении. В зависимости от тепловой изоляции различна их *критическая температура* (температура, при которой количество теряемой теплоты равно количеству образующейся). Оптимальная температура в помещении должна быть для новорожденных телят в пределах 12...15 °С, поросят — 28...30, ягнят — 10, жеребят — 6...10 °С.

У новорожденных телят с первых минут жизни повышенная интенсивность образования теплоты (химическая терморегуляция). В первые 10 мин на 1 кг живой массы тела за 1 ч образуется 19,3 кДж; через 20 мин теплопродукция снижается до 12,43 кДж в 1 ч и удерживается на таком уровне первые 5...10 сут жизни. При высокой (25...30 °С) температуре окружающей среды отдача теплоты в окружающую среду происходит главным образом за счет испарения влаги кожей. Включение потовых желез в физическую терморегуляцию у телят происходит спустя 10 ч после рождения; однако до 5-суточного возраста физическая терморегуляция у них менее совершенна, чем у животных более старшего возраста. Теплоотдача значительно увеличивается во влажной среде и при сильном движении воздуха.

Менее совершенны механизмы терморегуляции у новорожденных поросят. При температуре окружающей среды 15...23 °С у них снижается температура тела на 1,7...0,7°С и устанавливается через 2 сут. У поросят после пребывания в среде при 3...5 °С в течение 30 мин в первую неделю жизни температура тела снижается до 38,1...33,2 °С; у 12-суточных поросят температура тела снижается в меньшей степени; у 26...28-суточных повышается ректальная температура. Совершенствование химической и физической терморегуляции у поросят происходит к 20 сут жизни.

У ягнят выраженное влияние механизмов терморегуляции начинает проявляться с 2...3-суточного до 16-суточного возраста. В раннем возрасте на единицу массы тела организм потребляет в 3 раза больше энергии, чем взрослые животные. Благодаря этому поддерживается постоянная температура тела и обеспечивается рост организма. Постепенное снижение энергетических затрат всего организма в состоянии покоя происходит в основном за счет снижения тонической мышечной активности. Интенсивность энергетических затрат в состоянии покоя соответствует величине нагрузки на скелетные мышцы организма согласно линейным размерам.

У сельскохозяйственных животных в связи с быстрой реализацией позы стояния энергетические затраты на единицу массы тела начинают снижаться после первых дней жизни. Так, у новорожденных телят потребление кислорода на 1 кг массы тела за 1 мин составляет 14 мл. В последующие дни отмечается уменьшение потребления кислорода.

19.2.6. ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ И КРОВООБРАЩЕНИЯ

При рождении в связи с развивающейся гипоксией у животного происходит торможение внутриутробных дыхательных движений и появляются первые внеутробные дыхательные движения в виде затяжного апнейстического дыхания. При этом в плевральной полости создается отрицательное давление (1,9 кПа), что способствует расправлению легких. Новорожденное животное переходит на легочный газообмен.

У физиологически зрелых новорожденных животных полное расправление легких происходит в течение первых минут. После первого расправления легких возникает афферентная импульсация через блуждающие нервы с легких к центру дыхания и начинает проявляться рефлекторная смена вдоха выдохом. Кровь насыщается кислородом, утрачивает гипоксемические свойства.

При расправлении легких раскрывается большое количество капилляров легких и кровь из правого желудочка через легочную вену, минуя артериальный проток, поступает в систему малого круга кровообращения. Через легочные вены кровь поступает в левое предсердие, где создает высокое давление и обусловливает закрытие евстахиевым клапаном овального отверстия между предсердиями. В результате возникших новых условий в кровообращении кровь из плаценты и пупочных сосудов поступает в систему кровообращения новорожденного, стенки пупочных сосудов спадают, аранциев проток и пупочные артерии облитерируют. Овальное отверстие и боталлов проток зарастают на 2...3-й недели жизни, иногда позже. У новорожденных животных частые дыхание и сокращения сердца.

Соответственно изменению потребления кислорода с ростом и развитием происходит снижение ритма сердечных сокращений и числа дыхательных движений. Ритм сердечных сокращений и число дыхательных движений составляют у новорожденных телят соответственно 134 и 47, ягнят — 210 и 70...90, у поросят — 248 и 86 в 1 мин. К 30-суточному возрасту ритм сердечных сокращений и число дыхательных движений падают у телят соответственно до 100 и 41, ягнят — 162 и 45, у поросят— до 124 и 41. Замедление ритма сердечных сокращений связано с повышением тонического возбуждения в центре вагусной иннервации сердца. У телят, жеребят, ягнят и поросят повышение тонического возбуждения в центре вагусной иннервации отмечают в возрасте 7...10 сут; более выражено оно к 30-суточному возрасту.

Постепенное снижение естественных ритмов сокращений сердца и дыхательных движений в процессе постнатального онтогенеза находится в зависимости от нормального развития скелетных мышц. С их развитием увеличивается поток афферентных импульсов с проприорецепторов, который и вызывает торможение деятельности дыхательного центра, уменьшение числа дыхательных движений. А это ведет к снижению парциального давления кислорода в альвеолах легких и плазме крови. Снижение парциального давления кислорода в плазме крови ведет к раздражению хеморецепторов синокаротидной и сердечно-аортальной зон. Возникшая афферентная импульсация с этих зон обусловливает рефлекторное повышение тонуса блуждающих нервов. Повышение тонуса блуждающих нервов сопровождается укорочением систолы, повышением ее интенсивности и кровяного давления. Увеличивается диастологическая пауза и соответственно увеличивается количество крови, поступающей в полость желудков; повышается нагрузка на миокард.

Влияние скелетных мышц выражается в повышении потенциальной лабильности дыхательной и сердечно-сосудистой систем, увеличении возможности минутной отдачи сердца. У новорожденных телят минутный объем кровотока составляет 5,2...7,8 л (на 1 кг массы тела 148...179 мл), систолический объем кровотока — 45...62 мл. У взрослого крупного рогатого скота минутный объем кровотока составляет 33,7...44,4 л (на 1 кг массы тела 90 мл).

У новорожденных поросят минутный объем кровотока составляет 0,9 л (на 1 кг массы тела 619 мл), систолический объем кровотока — около 3 мл. У 7-месячных минутный объем кровотока — 11,5 л (на 1 кг массы снижается до 92 мл). Необходимо отметить, что сердце у новорожденных животных работает на уровне, близком к предельному. По мере роста повышаются функциональные возможности сердца: сердце взрослого животного способно почти в три раза увеличить свою работу.

Максимальное кровяное давление у телят в первую декаду жизни повышается до 132 мм рт. ст.; минимальное артериальное давление составляет 35...50 мм рт. ст., а венозное — 76 мм вод. ст.; скорость кругооборота крови равна 20,5 с. У ягнят артериальное давление в бедренной артерии составляет 81 мм рт. ст. Минутный объем вентиляции легких у новорожденных телят составляет около 16 л (367 мл на 1 кг массы); у взрослых — 78 л (на 1 кг массы лишь 148 мл).

У новорожденных поросят минутный объем вентиляции легких составляет 0,8 л (на 1 кг массы 875 мл), у 7-месячных свиней — 18,5 л (на 1 кг массы только 140 мл).

У новорожденных животных бронхи узкие, в легких мало коллагеновых эластических волокон, особенно в окружности альвеол. Диаметр альвеол меньше, чем у взрослых животных. Дыхание у них поверхностное, газообмен осуществляется не только в альвеолах, но и в дыхательных ходах, поэтому при недостатке активных движений часто наблюдают ателектаз в отдельных участках лег-

ких. По сравнению с высоким уровнем окислительного метаболизма запасы кислорода в альвеолах легких новорожденного животного ограничены, но в процессе роста и развития организма резервы внешнего дыхания увеличиваются.

Особенности механизмов регуляции. После рождения у животных преобладают механизмы симпатической регуляции сердечно-сосудистой системы. Это выражается в значительной частоте сокращений сердца. В дальнейшем происходит усиление холинергической регуляции сердца и тем самым повышение приспособительных возможностей кровообращения. Нарастание интенсивности нервных влияний способствует переключению энергетических процессов в сердце с гликолитического на более экономное и совершенное окислительное фосфорилирование. Одновременно отмечается становление рефлексов с барорецепторов сосудов, формируются определенные центроперифирические взаимоотношения.

У новорожденных животных ритм дыхательных движений определяется числом импульсов, генерируемых в бульбарных центрах; бульбарные центры отличаются высокой устойчивостью к недостатку кислорода. Регуляция дыхательных движений осуществляется в основном стволовыми нервными центрами. Блуждающие нервы играют большую роль в регуляции дыхания с момента рождения. У них хорошо выражен рефлекс с легочных рецепторов растяжения на центр выдоха. Еще до рождения начинают функционировать хеморецепторы синокаротидных зон. По мере роста происходит совершенствование связей центра и периферических механизмов функциональной системы дыхания. Информация об изменениях условий становится более точной, реакция на них — более адекватной.

Судя по особенностям деятельности сердечно-сосудистой системы, у животных в фазе новорожденности нецелесообразно применять стимулирующие сердечную деятельность средства.

Учитывая большую значимость потенциальных функциональных возможностей сердечно-сосудистой и дыхательной систем для обеспечения высокой продуктивности, следует для растущих животных создать такие условия содержания, которые бы обеспечивали функциональную активность скелетных мышц.

19.2.7. СИСТЕМА КРОВИ

Повышенные потребности тканей в кислороде у животных в ранние фазы постнатального онтогенеза удовлетворяются в том числе и за счет большого объема крови. У новорожденных животных относительное содержание гемоглобина выше, чем у взрослых. Объем крови к массе тела у новорожденного теленка составляет 11,3...12,8 %, жеребенка — 13,4, ягненка — 12,1...17,4, у поросенка — 9,2 %.

Количество форменных элементов и гемоглобина в крови у новорожденных животных значительно варьирует в зависимости от времени года рождения и от рациона матери. У животных, рожденных в поздний осенний и ранний зимний периоды, больше форменных элементов и гемоглобина в крови, чем у рожденных в поздний зимний и ранний весенний периоды. Число эритроцитов у новорожденных телят колеблется в пределах от $(8...9)10^{-12}$ до $11,7 \cdot 10^{-12}$/л крови, лейкоцитов — от $(6...9)10^{-12}$ до $13,7 \cdot 10^{-9}$/л крови (54 % лимфоцитов), гемоглобина — от 90...100 до 156 г/л крови. У ягнят число эритроцитов составляет $6,5 \cdot 10^{-12}$/л крови, лейкоцитов — $4,4 \cdot 10^{-9}$/л крови (80 % лимфоцитов), гемоглобина — 120 г/л крови. У поросят число эритроцитов примерно $(4,4...6,3)10^{-12}$/л крови, лейкоцитов — $(8,5...19,2)10^{-9}$/л крови, гемоглобина — 5,5...109 г/л крови. Число тромбоцитов у новорожденных животных ниже, чем у взрослых. Показатель гематокрита у новорожденных телят достигает 36,5 %; кровь содержит больше воды.

У новорожденных животных время свертывания крови несколько увеличено и достигает показателя взрослых через 2...3 нед. СОЭ у телят равна 1 мм в 1 ч, у ягнят — 1,8...2,1 мм в 1 ч. В первые дни жизни кровь отличается высокой кислородной емкостью (21...26 об. %). Однако кислородный эффект каждого дыхательного цикла и каждого сердечного сокращения намного ниже, чем у взрослых.

В процессе роста и развития животных происходит совершенствование регуляции дыхания и кровообращения; деятельность этих систем становится более экономной, повышается эффективность кислородных режимов организма.

19.2.8. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПОЧЕК

Деятельность почек находится в прямом соответствии с особенностями обмена веществ и энергетических затрат организма. Почки у новорожденных животных онтогенетически незрелые. В ранний постнатальный период жизни происходит интенсивное развитие почек. Одновременно с развитием почек изменяются некоторые свойства внеклеточного пространства организма. Вместе с тем онтогенетически незрелая почка удовлетворительно выполняет свою гомеостатическую функцию в фазе новорожденности.

Молоко матери является идеальной пищей, с которой новорожденное животное получает воду, энергетические и пластичес-

кие вещества. В период усиленного роста организма значительная часть веществ, поступающих с пищей, используется на построение тканей и органов. Небольшое количество конечных продуктов обмена не перегружает функции почек. Для растущего организма характерны положительный баланс азота, калия, кальция, фосфора и других ионов.

Почки выполняют ряд гомеостатических функций: выделительную, гидро-, натрий- и ионоуретическую, регуляции кислотно-основного равновесия и др. Возможность осуществления этих функций обусловлена клубочковой фильтрацией и почечным плазмотоком, канальцевой реабсорбцией и секрецией. Клубочковая фильтрация в расчете на 1 м^2 поверхности тела у новорожденного животного составляет 30...50 % от уровня взрослого. Клубочковая мембрана в это время имеет низкую фильтрационную проницаемость; общая фильтрационная поверхность меньше, чем у взрослых. Ниже (около 35 %) по сравнению со взрослыми и размеры почечного плазмотока (кровотока). Менее эффективны у новорожденных животных процессы канальцевой секреции и реабсорбции. Так, секреция диодраста составляет у новорожденных всего около 40 % от уровня взрослых. Реабсорбция глюкозы не превышает 40 % от уровня взрослых. Очищение от натрия из расчета на 1 м^2 поверхности тела у новорожденных животных несколько выше, чем у взрослых, за счет меньшей реабсорбции.

Почки новорожденных животных обладают меньшей способностью поддерживать кислотно-основное равновесие. В основе процессов, обеспечивающих поддержание кислотно-основного равновесия, лежит способность канальцев секретировать водородный ион. В моче у новорожденных животных при нагрузке хлоридом аммония отмечается увеличение титрационной кислотности в первые 7 ч примерно на 47 %, у взрослых животных — в 4 раза. У них ограничена способность выводить избыток воды так же быстро, как у взрослых, а также способность к осмотическому концентрированию мочи; большинство профильтровавшейся воды удаляется в виде мочи. Реабсорбция воды в почечных канальцах в фазе новорожденности ниже, чем у взрослых, и составляет у телят 94,2 %, ягнят — 96,3 у поросят — 95,2 % (у взрослых животных около 99 %).

Фильтрация у новорожденных телят составляет 34,3 мл/мин/м^2, ягнят — 28,0, а у поросят — 24,2 мл/мин/м^2. Очищение натрия, калия, кальция, фосфатов составляет у телят соответственно 0,46; 51,5; 0,19; 7,25 мл/мин/м^2; ягнят — 0,92; 11,0; 0,07; 1,13; у поросят — 0,14; 8,1; 0,07; 1,89 мл/мин/м^2.

В фазе новорожденности нервно-гормональная регуляция функций почек менее совершенна, чем у взрослых. Снижена чувствительность почек к антидиуретическому гормону и адреналину; более выражено трофическое влияние нервной системы.

У новорожденных животных неустойчивый водно-солевой баланс. Они склонны к экзогенным и эндогенным ацидозам, более длительной задержке в организме натрия и воды. При избытке воды в организме у них отмечается гипергидремия. В связи с ограниченной способностью концентрировать мочу новорожденные теряют больше воды, чем взрослые, на выведение одного и того же количества осмотически активных веществ; они нуждаются в большем поступлении воды. В связи с ограниченной способностью секретировать чужеродные вещества дольше задерживаются и накапливаются некоторые вводимые лекарственные вещества (пенициллин и др.).

Первое мочеиспускание происходит в течение первого часа после рождения. Моча выделяется довольно часто: у телят и ягнят 5 раз, у поросят — 8...15 раз в сутки. Объем выделяемой мочи у телят примерно 308,0...551,0 мл, у ягнят — 50,8...112,0 мл. В расчете на 1 м^2 поверхности тела у новорожденных животных выделяется значительно больший объем мочи. У телят мочеотделение составляет в среднем 2,6 мл/мин/м^2, ягнят — 1,1 и у поросят — 1,7 мл/мин/м^2.

У новорожденных животных реакция мочи слабокислая. Им присуща альбуминурия (выделение с мочой альбуминов и глобулинов); сравнительно большое содержание глюкозы — (603±50) мг/м^2 в сутки, аминокислот.

В фазе новорожденности в течение первых 10...20 сут жизни происходят коренные морфофункциональные изменения систем организма. В этот период организм животных является весьма хрупким и высокотребовательным к условиям окружающей среды. Недоучет этих особенностей ранних этапов постнатального развития может привести к возникновению *физиологической незрелости* (постнатально возникающая физиологическая незрелость). Для физиологически незрелых животных характерны физиологические показатели, свойственные предшествующей фазе развития организма.

19.3. СТРУКТУРНО-ХИМИЧЕСКОЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ОРГАНОВ И СИСТЕМ У НОВОРОЖДЕННЫХ ЖИВОТНЫХ В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

С ростом и развитием новорожденных животных в фазах молочного и молочно-растительного питания происходит дальнейшее совершенствование сформировавшихся ранее функциональных систем организма, формирование новых функциональных систем.

19.3.1. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

У животных по мере роста и развития снижается проявление одних рефлексов, увеличивается — других. Так, постепенно затухает проявление запечатления, сосательный рефлекс и в определенной степени рефлекс биологической осторожности. Формируются или совершенствуются такие рефлексы, как социальный, пассивный и активный оборонительный, исследовательский, игровой, сторожевой, подражания, стадный, доминирования, половые, ритуализации, а также эмоциональные и другие поведенческие реакции.

В этой связи целесообразны групповое содержание животных, начиная с фазы молочного питания, организация групповых прогулок на выгульном дворике или закрытом манеже. Общение животных — могучий фактор их «образования». В технологии содержания телят обоснована практика введения в группы молодняка теленка более старшего возраста «примерного поведения».

С возрастом у животных повышается зрительная чувствительность, способность различать цвета. У свиней зрение менее развито, чем у животных других видов. Высокой степени развития достигают слуховая и обонятельная рецепции. Телята отвергают горькое, менее — соленое, предпочитают сладкое. Взрослый крупный рогатый скот более чувствителен к кислому. Свиньи среди вкусовых компонентов лучше различают сладкое и горькое.

По всей поверхности тела, на конечностях, языке совершенствуются тактильные рецепторы. Это позволяет различать животным морфологические особенности растений. У свиней большинство осязательных восприятий осуществляется преимущественно через рыло.

С возрастом у телят уменьшается продолжительность сна: у новорожденных она составляет 15...20 ч, 10-суточных — 8...10 ч, а у 3-месячных — 5...6 ч. Поросята лежат в среднем около 16 ч в сутки.

К 30-суточному возрасту у телят появляется жвачка (продолжительность ее составляет 30 мин); в 2-месячном возрасте общее время жвачки достигает 6...7 ч.

Центральная нервная система и кора головного мозга у новорожденных животных еще функционально незрелые. В ранних фазах развития условно-рефлекторная деятельность характеризуется некоторой хаотичностью. Быстрое образование и прочное закрепление временных условно-рефлекторных связей, а также их угасание при изменении условий отмечают с 3-месячного возраста, поэтому до этого возраста необходимо строгое соблюдение режима кормления и содержания.

По мере созревания центральной нервной системы происходит и совершенствование синаптических контактов окончаний нервных волокон, иннервирующих клетки, повышение значимости влияний центральной нервной системы на функциональные свойства тканевых клеток. С развитием иннервационного аппарата тесно связано структурно-химическое и функциональное совершенствование органов, повышение их функциональной подвижности.

На ранних этапах постнатального развития постепенно нарастает адаптационно-трофическое адренергическое влияние, на которое наслаивается постепенно развивающееся холинэргическое влияние. Показателем активности симпатической иннервации является концентрация катехоламинов (адреналина и норадреналина), а парасимпатической иннервации — ацетилхолина и ацетилхолинэстеразы (точнее, их соотношения) в тканях органов.

Адреналин и норадреналин присутствуют в тканях различных органов, но с возрастом животных их содержание изменяется. Так, у ягнят в фазе новорожденности в большей части органов более низкое содержание адреналина и норадреналина по сравнению с таковыми у взрослых животных, мкг/г ткани: в сердце — 0,054 и 0,472, легких — 0,018 и 0,014, почках — 0,011 и 0,065; печени — 0,016 и 0,039, рубце — 0,035 и 0,051, сетке — 0,017 и 0,026, книжке — 0,067 и 0,019, тощей кишке — 0,027 и 0,079, ободочной кишке — 0,014 и 0,027. У 4-суточных ягнят в тканях сычуга (0,045 и 0,027), поджелудочной железы (0,033 и 0,039) и скелетной мышцы (0,043 и 0,040 мкг/г ткани) более высокое содержание адреналина. К 30-суточному возрасту у ягнят в тканях большей части органов (сердце, легкие, печень, рубец, книжка, сычуг, тощая и ободочная кишки, поджелудочная железа) заметно (на 77...133 %) увеличивается концентрация катехоламинов; в 90-суточном возрасте уровень катехоламинов снижается, а в 180-суточном возрасте его содержание вновь повышается. К 90...180-суточному возрасту в тканях некоторых органов (сердце, печень, рубец, книжка, сычуг, скелетные мышцы) происходит стабилизация содержания катехоламинов, а в других несколько позже. Содержание адреналина и норадреналина в тканях органов у животных в возрасте одного года выше, чем у 4-суточных ягнят.

Катехоламины в тканях оказывают регулирующее влияние на жизнедеятельность, ход энергетического и пластического обмена; отражают интенсивность обмена веществ и энергии в органах и организме в целом. Содержание адреналина и норадреналина в тканях определяют в расчете на 1 м^2 поверхности тела животного: наибольшие концентрации катехоламинов в тканях в первые 4...6 мес жизни, в период становления органов и интенсивного роста организма.

У новорожденных животных в тканях всех органов высокая концентрация ацетилхолина и ацетилхолинэстеразы. Так, у новорож-

денных ягнят количество ацетилхолина и активность ацетилхолинэстеразы составляет в тканях сердца 9,2 мкг/г ткани и 5,9 мг/г/ч, легких — соответственно 4,6 и 5,4, рубца — 7,2 и 16,3, сетки — 7,9 и 29,7, книжки — 7,9 и 22,7, сычуга — 6,4 и 11,8, тощей кишки — 2,7 и 11,9, ободочной кишки — 2,6 и 12,0, печени— 3,9 и 4,6, поджелудочной железы — 8,5 и 19,1, скелетной мышцы — 9,0 мкг/г и 10,6 мг/г/ч. Однако истинным показателем активности холинергической иннервации является величина соотношения ацетилхолина и ацетилхолинэстеразы. Величина соотношения ацетилхолина и ацетилхолинэстеразы в тканях органов у новорожденных ягнят низкая и составляет: в сердце— 1,55, легких — 0,84, рубце — 0,44, сетке — 0,26, книжке — 0,34, сычуге — 0,54, тощей кишке — 0,22, ободочной кишке — 0,22, печени — 0,85, поджелудочной железе — 0,44, скелетной мышце — 0,85. С ростом и развитием животных в тканях органов уменьшается содержание ацетилхолина и ацетилхолинэстеразы, увеличивается величина соотношения ацетилхолина и ацетилхолинэстеразы, что свидетельствует о возрастании эффективности влияний холинергической иннервации. Стабилизация этих величин в органах у ягнят отмечается к 90- или 180-суточному возрасту. В 180-суточном возрасте у ягнят содержание ацетилхолина, ацетилхолинэстеразы и величина их соотношения равны.

19.3.2. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ СТРУКТУРНО-ХИМИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ТКАНЕЙ ОРГАНОВ

Совершенствование структурной организации и функции центральных и периферических звеньев нервной системы сопровождается совершением структурно-химической организации тканей и повышением функциональных возможностей органов. Постепенно формируются новые и совершенствуются ранее сформировавшиеся широкие функциональные объединения различно локализованных структур и процессов на принципе получения конечного приспособительного эффекта или отдельные функциональные системы организма.

Показателями онтогенетического созревания органов служат количественное содержание в их тканях воды, ионов натрия и калия, активность ферментов, характер клеточных ультраструктур, белково-нуклеинового, аминокислотного, углеводного и липидного состава. Так, у животных в фазе новорожденности в тканях всех органов повышенное содержание общей и внутриклеточной воды, общих натрия и калия, внутриклеточного натрия; относительно меньше внеклеточной воды, а также внутриклеточного калия, незначительное калий-натриевое соотношение, свидетельствующие о структурно-функциональной незрелости органов, малой лабильности их.

С возрастом животных в тканях органов уменьшается содержание общей и внутриклеточной воды, внутриклеточного натрия и повышаются содержание внутриклеточного калия и внеклеточной воды, величины калий-натриевого соотношения, свидетельствующие о структурно-функциональном совершенствовании органов, повышении их лабильности. Структурно-химическое и функциональное становление отдельных органов и систем происходит в различные сроки и с различной интенсивностью.

Относительную стабилизацию содержания внутриклеточной воды, внутриклеточных концентраций натрия и калия, величин калий-натриевого соотношения отмечают в тканях сердца, печени, книжки, сычуга, тощей и ободочной кишок в 90-суточном возрасте; в тканях легких, рубца, сетки, поджелудочной железы в 180-суточном возрасте ягнят. В тканях большей части органов во все возрастные сроки выражена прямая корреляционная связь между концентрацией внутриклеточного натрия и концентрацией ацетилхолина, активностью ферментов ацетилхолинэстеразы и сукцинатдегидрогеназы, между величинами ацетилхолин-ацетилхолинэстеразного соотношения, содержанием катехоламинов и показателями калий-натриевого соотношения, концентрациями внутриклеточного калия.

Очевидно, что в структурно-функциональном совершенствовании систем у животных в постнатальном периоде существенную роль играют нарастающие влияния через симпатическую и парасимпатическую иннервации. Денервация органов в фазе новорожденности вызывает у животных небольшие изменения внутриклеточного содержания воды, натрия, калия, активности ферментов. По мере роста и развития у животных отмечают увеличение степени изменений внутриклеточного содержания воды, натрия, калия, активности ферментов в органах при их денервации; ткани в условиях денервации по своим особенностям приближаются к таковым у новорожденных.

Совершенствование структурно-химической и функциональной организации органов и систем, высокая интенсивность роста в ранних фазах постнатального периода онтогенеза связаны и со складывающейся благоприятной общей эндокринной ситуацией в организме, четкими межорганными креаторными связями (сложными по структуре молекулами). В ранних фазах постнатального онтогенеза у животных отмечается высокая функциональная активность желез, инкретирующих гормоны, обеспечивающие процессы анаболизма.

По мере роста у животных происходит увеличение в тканях белков, гликогена, липидов; изменяется аминокислотный состав

суммарных белков тканей, состав нейтральных жиров, минеральный состав; созревает митохондриальный аппарат, совершенствуются метаболические процессы в тканях.

19.3.3. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ

С ростом и развитием у животных происходит стабилизация функции эндокринных желез, концентрации отдельных гормонов в крови и тканях. В гипофизе в раннем постнатальном онтогенезе высокое содержание гормона роста. У ягнят его количество в гипофизе колеблется в пределах 40...85 ед/г свежей ткани, в крови постепенно снижается с 18 до 5,6 нг/мл; у поросят высокий его уровень до 120-суточного возраста. Активность щитовидной железы с возрастом усиливается. В первый час после рождения у ягнят концентрация тироксина около 18 гамм на 100 мл плазмы крови, затем она уменьшается до 5...6 гамм, однако позже вновь возрастает. В крови 30-суточных телят определяют 866,69...945,48 нмоль/л связанного с белками йода. У поросят с 1-х по 120-е сутки жизни содержание общего йода в щитовидной железе повышается с 28 до 45 мкг%. У крупного рогатого скота в сыворотке крови около 472,74 нмоль/л связанного с белками йода.

Уже в фазе молочного питания повышается концентрация в крови инсулина. У новорожденных ягнят уровень инсулина 8,4 мкед/мл, а к 20-суточному возрасту повышается до 30... 50 мкед/мл. У молодняка крупного рогатого скота концентрация в крови свободного инсулина 2,4...4,0 мг/г (по методу Мартина), связанного — 1,8...3,6 мкг/г, общего — 3,7...7,4 мг/г.

У растущих животных уменьшается функциональная нагрузка надпочечников. У ягнят в первый день жизни в крови около 16,0 мкг% кортизона, а к 30-суточному возрасту концентрация его снижается до 2,0 мкг%; общая концентрация кортикостероидных гормонов составляет около 4,5 мкг в 100 мл (доминирует кортизол). В крови у новорожденных телят около 6...7,5 мкг% 11-оксикортикостероидов. У свиней концентрация кортизона в крови составляет 13...18 мкг%.

У телят и ягнят к 120-суточному возрасту снижается и стабилизируется масса надпочечников (в расчете на 1 м^2 поверхности тела). У новорожденных телят общая массса надпочечников составляет 2,3 г/м^2, к 20-суточному возрасту увеличивается до 3,1 г/м^2, а к 120-суточному снижается до 2,5 г/м^2. У новорожденных ягнят масса надпочечников составляет 2,7 г/м^2, к 120-суточному возрасту она снижается до 1,7 г/м^2.

С суточной мочой у новорожденных ягнят выделяется 0,84 мг/м^2 17-оксикортикостероидов, у 60-суточных — 0,59 мг/м^2, а к 180-суточному возрасту постепенно увеличивается до 0,81 мг/м^2 (примерно уровень взрослой овцы).

У телят в первый месяц жизни в крови около 5...6 мкг% 11-оксикортикостероидов; к 6-месячному возрасту концентрация их снижается до 4 мкг%, а к 12...18-месячному вновь повышается до 5...6 мкг%.

Концентрация адреналина и норадреналина в надпочечниках у новорожденных телят в среднем 3419 мкг/г/м^2 и 8422 мкг/г/м^2; к 30-суточному возрасту уровень адреналина повышается до 7131 мкг/г/м^2; максимальная концентрация норадреналина в 10-суточном возрасте составляет 16 024 мкг/г/м^2; к 120-суточному возрасту содержание адреналина снижается до 5103 мкг/г/м^2, а норадреналина до 6304 мкг/г/м^2; в годовалом возрасте в надпочечниках 2260 мкг/г/м^2 адреналина и 2339 мкг/г/м^2 норадреналина. У ягнят концентрация адреналина и норадреналина в надпочечниках с 3-суточного возраста до года постепенно снижается с 28 613 и 33 411 мкг/г/м^2 до 8994 и 6267 мкг/г/м^2; содержание их в суточной моче на 3-и сутки жизни составляет 3,45 и 6,54 мкг/м^2; у 30-суточных — 2,51 и 4,73 мкг/м^2, у 120-суточных — 2,8 и 3,69 мкг/м^2.

Постепенно нарастает концентрация половых гормонов. С наступлением половой зрелости происходит относительная стабилизация фолликулостимулирующего (ФСГ) и лютеинизирующего (ЛГ) гормонов, эстрогенов, прогестерона, тестостерона. У крупного рогатого скота в 100 мл крови около 298...533 мкг ФСГ; 20...40 мкг ЛГ; 14,5 мкг эстрона; 15,0 эстрадиола; 8 мкг эстриола; 2,3...9,3 нг/мл прогестерона и 5,8...8,0 нг/мл тестостерона.

19.3.4. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СИСТЕМЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

В ранний постнатальный период развития у животных особенности функций систем организма в значительной степени определяются пищевой и терморегуляционной доминирующими мотивациями. По мере роста наряду с совершенствованием структурно-химической организации органов системы пищеварения происходит увеличение их размеров и повышение функциональной активности. В первые недели жизни у животных появляются резцы и молочные премоляры. У жвачных относительно быстро растут отделы желудка и медленнее — отделы кишечника: к 30-суточному возрасту у телят емкость сычуга увеличивается до 9,4 л, рубца — до 8,5 л; длина тонкого отдела кишечника — до 22 м, а толстого — до 3,5 м; к 5-месячному возрасту емкость сычуга составляет 20,5 л, рубца — 65,0 л; длина тонкого отдела кишечника — 27 м, толстого — 10,2 м.

У свиней отмечается быстрый рост желудка и кишечника: к 70-суточному возрасту емкость желудка увеличивается до 1,8 л; длина тонкого отдела кишечника достигает 16,5 м, емкость 6,0 л; длина толстого отдела кишечника — 3,1 м, емкость — 2,1 л; к 208-суточному возрасту емкость желудка составляет 3,2 л; длина тонкого отдела кишечника — 18,8 м, а емкость — 13,3 л; длина толстого отдела кишечника — 5,4 м, а емкость — 11,7 л.

У телят к 3-месячному возрасту завершаются основные структурно-функциональные преобразования органов системы пищеварения. С переходом с молозивного на молочный тип питания и началом приема растительных кормов к 3-недельному возрасту происходят функциональные изменения органов системы пищеварения. Увеличивается количество слюны, выделяемой околоушными железами, повышается ее щелочность. К 3-месячному возрасту устанавливается непрерывная секреция околоушных желез, отражающая становление функциональной интероцептивной связи последних с рубцом. В 3-недельном возрасте появляются первые жвачные периоды (3...4 жвачных периода в сутки длительностью по 5...10 мин). Активность жвачных процессов постепенно нарастает и к 8-недельному возрасту время, затрачиваемое на жвачку, составляет 5 ч; значительное усиление жвачных процессов отмечается к 4...5-месячному возрасту. На первом месяце жизни у телят, ягнят, козлят устанавливается строгая ритмичность и последовательность сокращений преджелудков; к 2-месячному возрасту повышается двигательная активность преджелудков; начинает угасать рефлекс пищеводного желоба.

Развитие преджелудков зависит от кормления и биохимических процессов в них. Параллельно с развитием процессов брожения в рубце происходит рост сосочков слизистой оболочки рубца, повышается активность ферментов, всасывательная функция преджелудков. С началом потребления грубых кормов у телят, ягнят и козлят бурно развивается рубцовая микрофлора. На формирование микрофлоры в рубце оказывает влияние качество кормления. Скармливание телятам в возрасте 1...1,5 мес силоса задерживает формирование микрофлоры. С возрастом происходит увеличение числа инфузорий и бактерий в преджелудках, изменение их видового состава. К 3-месячному возрасту у телят и ягнят в рубце наибольшее число бактерий; повышается образование уксусной, пропионовой и масляной кислот, отмечается тенденция к стабилизации процентного соотношения этих кислот. Позже происходит усиление целлюлозолитической активности содержимого рубца. Наибольшее число простейших у 12-месячных телят. В переходной фазе развития в желудке телят усваивается около 10...20 % веществ рациона. У телят 6...7-месячного возраста около 40 % органи-

ческих веществ переваривается и всасывается в многокамерном желудке: коэффициент переваримости углеводов в желудке достигает 60 %, а клетчатки — 40 %. Позже количество перевариваю-щихся в преджелудках и сычуге сухих и органических веществ достигает 50 %: коэффициент переваримости клетчатки — 51 %. Увеличение численности бактерий и инфузорий в преджелудках сопровождается повышением гидролиза и других превращений поступающих белковых веществ; от 40 до 80 % поступивших белковых веществ подвергаются превращению в преджелудках. В преджелудках микроорганизмы обеспечивают синтез витаминов группы В и витамина К.

В процессе развития в рубце формируется микрофлора, которая у телят включает в себя около 60 видов инфузорий (у козлят— 20, ягнят — 30) и около 20 видов бактерий. Инфузории усваивают крахмальные зерна и растворимые сахара, превращая их в гликоген и высокомолекулярные жирные кислоты; они используют растительный белок и аминокислоты для синтеза белковых структур, жирные кислоты для синтеза высокомолекулярных жирных кислот. Различные бактерии вызывают ферментативный гидролиз клетчатки, крахмала, растворимых углеводов. Образующиеся простые сахара подвергаются бактериальному брожению с образованием сначала пировиноградной кислоты, муравьиной, молочной и щавелево-уксусной кислот, а затем конечных продуктов — уксусной, пропионовой и масляной кислот. Общее количество их с возрастом нарастает и достигает более 4 л в сутки. Бактерии осуществляют ферментативное превращение жиров и азотистых веществ корма. Бóльшая часть азотистых веществ корма подвергается глубокому распаду с выделением аммиака. Аммиак в основном и используется бактериями для синтеза микробного белка. Инфузории и бактерии, поступая с содержимым в сычуг, гибнут и становятся источником высокоценных белка, жира и углеводов для микроорганизма. Образование микробного белка по мере взросления животного нарастает, и у взрослого крупного рогатого скота может составлять более 500 г в сутки.

С усилением интенсивности превращения веществ в преджелудках повышается интенсивность всасывания веществ в них. Через стенку преджелудков всасываются органические вещества и ионы минеральных веществ. У крупного рогатого скота из преджелудков всасывается более 4 кг сухих веществ, 4 л летучих жирных кислот, 150 л раствора. Стенки преджелудков выделяют метаболиты (мочевину и др.), неорганические ионы в полости. В результате обеспечивается определенная реакция и осмотическое давление среды в преджелудках. Существенную роль в этом играет и непрерывное поступление слюны. Двусторонняя проницаемость стенки преджелудков повышается с развитием пищеварения в них

и достигает значительного уровня к 3-месячному возрасту животных. Сбраживание углеводов и распад азотистых веществ сопровождаются образованием газов (метана, диоксида углерода, водорода, азота, сероводорода). У крупного рогатого скота образуется до 1000 л газа в сутки: часть газов всасывается и удаляется с выдыхаемым воздухом; бóльшая часть отрыгивается.

Срок перехода к жвачному способу пищеварения, характер и степень превращений веществ корма в преджелудках в значительной мере зависит от организации кормления. При ограниченном количестве молока телята, ягнята, козлята начинают поедать траву, а также доброкачественный сухой корм с 7-суточного возраста. Развитие сосочков в рубце стимулируется в большей степени конечными продуктами ферментации, чем клетчаткой корма. Ясно выраженным влиянием на рост сосочков обладают натриевые соли масляной и пропионовой кислот. Развитие сосочков более интенсивно у молодняка жвачных, получающих концентраты, чем только сено и другие грубые корма. При высококонцентратных рационах может возникнуть заболевание — рубцовый паракератоз: увеличивается длина и ширина сосочков, они забиваются содержимым рубца, на кончиках сосочков появляется темное кератиновидное вещество, снижается всасывание летучих жирных кислот.

В 4-месячном возрасте при кормлении одними концентратами у телят переваримость сухих веществ составляет в среднем 80 %, при кормлении сеном — 58 %. Общее количество летучих жирных кислот в рубце в первом случае составляет 11 мэкв/100 мл, при соотношении уксусной, пропионовой и масляной кислот — 47, 31 и 18 %, pH содержимого — 5,9; во втором — 5 мэкв/100 мл, соотношение отдельных кислот соответственно — 74, 19 и 7 %; pH — 7,4. Количество летучих жирных кислот в крови составляет 0,9 и 1,3 мг/100 мл; усвоение азота — 31 и 4 г/сут. В 100 мл рубцовой жидкости содержится около 50 гамм витамина B_{12}.

У телят с 12-суточного возраста происходит непрерывная секреция сычужного сока. Прием молока сопровождается усилением секреторной деятельности сычужных желез; постепенно увеличивается объем сычужного сока, повышаются его кислотность и переваривающая сила. С началом приема растительного корма секреция сычужного сока усиливается. Концентрация свободной соляной кислоты составляет 0,23...0,36 %, переваривающая сила — 5,2...6,8 мм. К 3...4-месячному возрасту концентрация свободной соляной кислоты и переваривающая сила несколько снижаются, но к 6-месячному возрасту вновь повышаются до уровня взрослых животных: 0,35...0,44 % — свободная соляная кислота и 4...5 мм — переваривающая сила. В сычуге 4-месячного теленка образуется 12 л сока в сутки.

У животных в период питания молоком преобладает кишечное пищеварение. Для содержимого двенадцатиперстной кишки характерно непостоянство состава. Состав химуса значительно меняется в течение суток. Содержимое в кишечник поступает волнами: 25...50 порций в час. Количество химуса, поступающего в кишечник в сутки, у телят составляет в фазе молочного питания около 15 л, переходной — 26 л и в начале растительной — около 42 л. У телят с переходом к растительному питанию стабилизируется состав химуса (96,2 % воды, 3,8 % сухих веществ, 0,71 % золы, 0,17 % азота и 0,49 % клетчатки). У поросят и свиней состав химуса неоднороден.

Кишечные железы у телят и ягнят к рождению в морфологическом отношении более зрелые, чем сычужные железы. В тонком отделе кишечника пищеварительные процессы с первых дней жизни животных протекают более интенсивно. Кишечный сок отделяется непрерывно. Между секреторной и моторной функциями кишечника существует взаимосвязь: повышение секреции кишечного сока сопровождается усилением сокращений кишечника. С возрастом у животных кишечная секреция увеличивается, но в расчете на 1 кг массы тела снижается.

У 6-месячных телят в течение суток тонкий кишечник выделяет более 9...13 л сока. Реакция кишечного сока у месячных телят слабокислая (pH 6,8), с возрастом постепенно сдвигается в щелочную сторону (до 8,4). Кишечный сок проявляет пептидазную, липолитическую, гликолитическую, лактозную и фосфатазную активность. Непрерывно секретируют поджелудочная железа и печень. С 1-го по 5-й месяц жизни у телят количество поджелудочного сока увеличивается с 4,6 до 5,2 мл на 1 кг массы тела, амилолитических ферментов от 500 до 3300 ед., протеолитических — до 22...40 ед., липолитических — от 2,7 до 3,5...4,6 ед. Выделение желчи повышается с 1 до 4 л в сутки; увеличивается количество желчных кислот от 8 до 40 г.

У ягнят с 1-го по 6-й месяц жизни выделение сычужного сока возрастает более чем в 13 раз, поджелудочного сока — в 4,7, желчи — в 6,7 раза.

Общий объем пищеварительных соков у 2-месячных ягнят составляет в среднем 4,6 л, а у 8-месячных— 15,9 л. Количество пищеварительных соков у телят в фазе молочного питания составляет 9,6 л, в переходной — 17,4, в начале растительной — 35,0 л. У 7-месячного теленка в течение суток на 1 кг массы тела отделяется в среднем около 440 мл пищеварительных соков, у взрослых животных — только 290 мл. У взрослых животных несколько снижается и ферментативная активность соков.

У телят и ягнят к 6-месячному возрасту время переваривания корма в желудке составляет 5...30 ч, в тонком и толстом отделах

кишечника — около 10...12 ч. При молочно-растительном рационе на 1 кг сухих веществ у телят выделяется 9,5 кг сока, а при растительном рационе — 16,4 кг. С ростом повышается синтетическая функция пищеварительного аппарата. С соками выделяется большое количество белков, жиров и минеральных веществ, поэтому у животных часто возникают поносы.

Ранний перевод животных с молочного на растительный корм ускоряет развитие желудка и кишечника, способствует потреблению большего количества грубых кормов и лучшему их перевариванию.

С возрастом у животных совершенствуются и механизмы регуляции пищеварительных органов. Реакции всех органов системы пищеварения в первый месяц жизни характеризуются непостоянством. Прием корма в зависимости от исходного состояния органа и структур центральной нервной системы вызывает разнохарактерные изменения секреторной и моторной функций. Длительный перерыв в кормлении вызывает повышение спонтанной секреции и двигательной активности органов.

К 40...50-м суткам жизни у животных прием корма сопровождается закономерными реакциями, свойственными взрослым; уменьшение содержимого в пищеварительном аппарате сопровождается закономерным снижением активности пищеварительного аппарата. Повышаются приспособительные возможности органов.

У поросят в ранний постнатальный период отмечается интенсивный рост и формирование желудочных и кишечных желез. С возрастом увеличивается секреция слюны; в слюне повышается количество гликолитических ферментов. После 3 нед жизни появляется свободная соляная кислота в желудочном соке, соответственно возрастает активность пепсина. До 4-месячного возраста отмечается нарастание количества отделяемого желудочного сока. В фазах молочного и молочно-растительного питания у поросят более интенсивно протекает кишечное пищеварение. С первых дней жизни отмечается увеличение активности трипсина и амилазы поджелудочной железы. Объем поджелудочного сока за период от 20-суточного до 7-месячного возраста увеличивается со 150...350 мл до 10 л в сутки. Активно функционируют кишечные железы и печень. Слюны, желудочного сока, поджелудочного сока и желчи у 1-месячных поросят выделяется около 1,5...2 л, 2-месячных — 6...9, у 5-месячных — около 21 л. К 7...8-месячному возрасту активность желез снижается.

В течение суток в двенадцатиперстной кишке у 3-месячных поросят около 12 л химуса, у 6-месячных — 25 л. В желудке и кишечнике расщепляется и всасывается 85 % углеводов, 84 % жира, 87 % белковых веществ. Зерновые и сочные корма стимулируют секреторную функцию желез у поросят и свиней. Становление механизмов регуляции функций органов пищеварения, свойственных взрослым, происходит к 40...50-суточному возрасту поросят.

В первый месяц жизни животных всех видов необходимо строго соблюдать правила гигиены кормления.

19.3.5. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

Переваримость белка цельного молока составляет 97...94 %. При сухих рационах у телят переваримость протеина концентратов может достигать 80 %, протеина сена — только 40 %. Молочным телятам необходимо несколько больше переваримого протеина по сравнению с усваиваемым. При переходе на растительный корм потребность в переваримом протеине возрастает: на 1 кг прироста массы тела необходимо около 34 г азота.

Потребность в жире у растущих телят невелика, однако при малом количестве ценного по питательности жира в рационе в организм недостаточно поступает витаминов A, D и E. У телят могут возникнуть поносы, снижаются темп и интенсивность роста. Потребность в витамине А в зависимости от условий кормления и содержания, интенсивности роста составляет на 1 кг массы тела 100...1000 мкг каротина, витамина D — 20...50 ИЕ.

Организм теленка (ягненка и др.) нуждается в определенном количестве кальция, фосфора, магния, натрия и хлора, меди, железа, марганца, кобальта, цинка, йода. Потребность в каждом из этих веществ определяют с учетом качественного состава рациона, усваиваемости и прироста массы тела. Чем моложе организм, тем больше суточная потребность в воде. При использовании жидких кормов в рационе у животных в раннем возрасте отмечается более высокая переваримость сухого вещества и больший прирост массы тела.

Способность удерживать азот у растущих животных подвержена значительным индивидуальным колебаниям. Белковый оптимум телят, жеребят, ягнят, поросят выше, чем взрослых. Условия для оптимальной ретенции азота создаются при следующем примерном соотношении между белками, жирами и углеводами в фазе молочного питания: у телят и ягнят 1 : 1 : 1,5, жеребят — 1 : 0,5 : 3, у поросят — 1 : 0,8 : 0,5. С возрастом происходит перестройка жирового и углеводного обмена: уменьшается потребность в жирах, увеличивается доля углеводов (до 4 и более). При этом с кормом должны поступать в необходимых количествах витамины и минеральные вещества. В фазах молочного и молочно-растительного питания осуществляется и синтез специфических ферментативных, структурных и функциональных белков в ходе биохимической дифференциации тканей (нервной, железистой, мышечной). Поэтому животные в ранних фазах развития нужда-

ются не только в гораздо большем количестве белка и аминокислот, но и во всех аминокислотах. Потребление сухого вещества у телят постепенно увеличивается с возрастом с 2 кг на 100 кг массы тела у 45-килограммовых животных до 3 кг на 100 кг массы тела у 120-килограммовых.

19.3.6. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ОБМЕНА ЭНЕРГИИ

В организме энергия корма используется не полностью. Энергия всосавшихся веществ составляет при кормлении молоком 95 % валовой энергии. Максимальная переваримость сухого вещества у теленка с функционирующим рубцом около 82 %. В обменных процессах используется 84...89 % энергии всосавшихся веществ.

У телят энергетический обмен снижается с 15,07...18,42 до 10,47 кДж/ч/кг к 5-месячному возрасту и до 6,7 кДж/ч/кг к 12-месячному возрасту. У ягнят энергетический обмен с возрастом снижается с 27,22...13,82 до 6,28...9,21 кДж/ч/кг к 6-месячному возрасту и до 5,44... 7,95 кДж/ч/кг к 12-месячному возрасту. У поросят энергетический обмен снижается с 16,75...25,12 до 9,63...10,89 кДж/ч/кг к 2-месячному возрасту и до 7,12... 7,96 кДж/ч/кг к 6-месячному возрасту. У взрослых сельскохозяйственных животных наиболее высокий уровень обмена веществ отмечается у коров, несколько ниже уровень у овец и еще ниже у свиней. Распределение обменной энергии также имеет определенные особенности. На теплопродукцию затрачивается свыше 30 % поступившей энергии, около 18...30 % откладывается в привесе, около 7 % тратится на движение, около 30 % теряется с калом.

В соответствии с интенсивностью обмена веществ и энергии масса тела телят за 1-й месяц жизни увеличивается примерно на 40...42 %, за 2-й и 3-й — на 35 и 37 %, 4-й — на 28...30 %, 5-й — на 16 %, за 6, 7, 8-й — на 12, 13 и 12 %. Среднесуточный прирост массы тела у ягнят от рождения до 4-месячного возраста составляет около 200 г, а у поросят от рождения до 6-месячного возраста — 380...500 г.

Недокорм животных в первые месяцы жизни ведет к задержке роста, которая не компенсируется последующим интенсивным кормлением.

Снижение интенсивности пищеварения, обмена веществ и энергии по мере роста животных сопровождается уменьшением функционального напряжения систем кровообращения, дыхания, крови, почек, что обусловлено завершением структурно-функционального становления органов и механизмов регуляции.

19.3.7. СТАБИЛИЗАЦИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ

Повышение функциональных возможностей белково-, жиро- и углеводно-образовательных систем организма сопровождается к 7...12 мес жизни животных стабилизацией содержания белков, аминокислот, липидов, углеводов, комплексных соединений белков, жиров, углеводов, белков и минеральных веществ, ферментов, форменных элементов крови, гемоглобина. В первые 4 мес у молодняка количественные показатели содержания отдельных компонентов крови периодически существенно изменяются. К 7-месячному возрасту степень этих изменений уменьшается, и к годовалому возрасту или несколько позже состав крови относительно стабилизируется. У телят в первые дни жизни число эритроцитов уменьшается с $(5,7...10,6)10^{-12}$ до $(5,2...7,3)10^{-12}$ в 1 л крови, а гемоглобина — с 53...71 до 41...61 %; с 2...3-месячного возраста вновь повышается. К 7-месячному возрасту уровень эритроцитов составляет $(6,7...8,6)10^{-12}$ в 1 л, а гемоглобина — 54...75 %.

У телят до года общее количество белка в крови ниже, чем у взрослых животных; в пределах 46...64 г/л. С возрастом содержание белка повышается до 68...88 г/л. Другие показатели крови стабилизируются: остаточный азот составляет 35...65 мг%, мочевина — 1,33...2,16 ммоль/л, креатин — 106,75...129,63 мкмоль/л, сахар — 0,61...0,72 г/л, глюкоза — 0,4...0,6 г/л, летучие жирные кислоты — 18...26 мг/л, свободные жирные кислоты — 0,6...5,8 мг/л, гексозы, связанные с белком, — 1,6 г/л, нейраминовые кислоты — 2101,52 мкмоль/л, эфиры холестерина — 163 мг%, свободный холестерин — 0,3 г/л, фосфолипиды — 1,48 г/л, триглицериды — 0,363 ммоль/л, общие липиды — 8,3 г/л, нейтральный жир — 3,51 г/л, общие кетоновые тела — 60...190 мг/л, кальций — 2,08...3,19 ммоль/л, калий — 2,61, натрий — 143,385, общий фосфор — 4,52 ммоль/л, щелочной резерв — 57...67 об. % CO_2, каротин — 0,8... 2,3 мг%, витамин С — 0,5...0,7 мг%.

У ягнят состав крови стабилизируется к 6-месячному возрасту: число эритроцитов достигает $(11...12)10^{-12}$ в 1 л, лейкоцитов — $8 \cdot 10^{-9}$ в 1 л; содержание гемоглобина — 120 г/л.

У поросят к 30-суточному возрасту число эритроцитов повышается до $5,4 \cdot 10^{-12}$ в 1 л, лейкоцитов до $15 \cdot 10^{-9}$ в 1 л, содержание гемоглобина 102 г/л. К 4-месячному возрасту у поросят эти показатели становятся несколько выше, а затем стабилизируются на уровне $15,5 \cdot 10^{-9}$ лейкоцитов и $5,6 \cdot 10^{-12}$ эритроцитов в 1 л, 110...120 г/л гемоглобина. С возрастом у животных всех видов снижается число нейтрофилов с 66 до 28 % и увеличивается лимфоцитов с 30 до 69 %. У взрослых животных содержание нейтрофилов составляет 52 %, лимфоцитов — 37 %. Количество белка к 4-ме-

сячному возрасту повышается до 67...72 г/л. По мере роста у поросят увеличивается содержание всех аминокислот, микроэлементов: железа — с 4,48 до 6,45...8,06 мкмоль/л, меди — с 11,96 до 13,54...17,0 мкмоль/л, марганца — с 10 до 14,5 мкг%, кобальта — с 4 до 14,5 мкг%. Концентрация общего кальция составляет 2,45...2,94 ммоль/л, фосфора — 3,55...4,2 ммоль/л, сахара — 0,9...1,2 г/л, кетоновых тел — 2,5...20 мг/л.

19.3.8. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ СИСТЕМ КРОВООБРАЩЕНИЯ И ДЫХАНИЯ

Изменения функции сердечно-сосудистой системы на разных фазах постнатального онтогенеза обусловлены как взаимоотношениями с обменом в целом, так и с эволюцией обменных процессов в сердце и сосудах.

Источником энергии для сердечной деятельности у новорожденных животных служит глюкоза. В постнатальный период возрастает способность миокарда использовать жирные кислоты. Нарастает возможный диапазон изменения активности дыхательных ферментов сердца, обеспечивая высокий уровень приспособления миокарда. По мере роста у животного увеличивается содержание в миокарде АТФ и креатинфосфата; нарастает число функционирующих клеток, что приводит к уменьшению функциональной нагрузки на клетку. Устанавливается выраженная связь между отделами сердца и центральными регуляторными механизмами, снижается лабильность синусного узла, т. е. завершается формирование зрелой функциональной системы сердца. Систолический объем кровотока увеличивается в 6—8 раз. Удлиняются фазы изгнания и напряжения. Ритм сердечных сокращений снижается к 3-месячному возрасту у телят до 97, ягнят — 126, у поросят — до 112, а к годовалому возрасту соответственно до 83, 80 и 76. Потенциальная лабильность сердца возрастает в 3—4 раза. Объем крови, выбрасываемой сердцем в расчете на 1 кг массы тела, постепенно уменьшается в 2—6 раз. С возрастом повышаются упругость сосудов, емкость аорты, проницаемость капилляров для жидкой части крови, величина кровяного давления (до 135 мм рт. ст. в хвостовой артерии). К 3-месячному возрасту завершается становление рефлексов с баро- и хеморецепторов сосудов, закрепляются определенные центроперифирические взаимоотношения.

Увеличивающаяся с размерами тела потребность в кислороде обеспечивается в постнатальный период дальнейшим развитием функциональной системы дыхания. Дифференцировка легочной паренхимы продолжается еще долгое время после рождения: завершается формирование альвеол и альвеолярных ходов,

увеличиваются число альвеол и их диаметр, просвет бронхов. Развиваются мышечные и эластические волокна, бронхиальные железы и бокаловидные клетки. Весь ацинус и стенки альвеол оплетаются в виде корзинки густой сетью гладких мышечных и эластических волокон, образующих своеобразный каркас и мышечные кольца у входа в альвеолы и саккулюс. Мышцы функционируют как констриктор альвеолярного мешка и в то же время выполняют роль сфинктера альвеол. Процессы дифференциации заканчиваются не ранее 6-месячного возраста, поэтому легочная ткань в ранних фазах постнатального развития чаще подвержена патологическим изменениям при нарушении условий содержания животных.

С возрастом увеличивается объем легких. Особенно интенсивный рост легких и сердца происходит с 5...6-месячного возраста до 1...1,5 года. Разумная организация содержания животных в этот период, предусматривающая тренировочные нагрузки на системы дыхания, сердца и сосудов, способствует быстрому и лучшему их развитию. В результате увеличения жизненной емкости легких легочная вентиляция более эффективно и экономично приспосабливается к удовлетворению метаболических потребностей организма. Устанавливаются наиболее эффективные дыхательные режимы, значительно усиливается легочная вентиляция за счет глубины дыхания. Ритм дыхания снижается к 3-месячному возрасту у телят до 34, у поросят — до 40, а к концу первого года жизни соответственно до 29 и 31. Увеличивается соотношение альвеолярной порции дыхательного объема к объему альвеолярного воздуха, растет запас кислорода в альвеолярном воздухе, а также его общий минутный объем. Относительный объем кислорода на 1 кг массы тела, поступающий в альвеолы за 1 мин, уменьшается. Вместе с тем большой запас диоксида углерода в альвеолярном воздухе, относительно высокое содержание гемоглобина в крови и уменьшение интенсивности потребления кислорода тканями вдвое обеспечивают увеличение содержания кислорода в артериальной крови с 14 до 21 об. %. С ростом и развитием животных совершенствуется консолидация системы дыхания.

К 3-месячному возрасту у животных более стойкие и выраженные вентиляторные реакции на снижение содержания кислорода и повышение диоксида углерода, более тонкий анализ информации, поступающей в головной мозг с проприорецепторов и висцерорецепторов.

19.3.9. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОЧЕК

С возрастом у животных увеличивается диаметр почечных клубочков; меняется форма эпителия, повышается фильтрующая поверхность; возрастают размеры канальцев и интенсивность ка-

нальцевых процессов; увеличивается образование аммиака, непосредственно используемого для нейтрализации кислых продуктов. К 4...5-месячному возрасту увеличиваются фильтрация в расчете на 1 м^2 поверхности тела в 2 раза, плазмоток (кровоток) — в 3 раза, а доля фильтрационной фракции уменьшается в 2 раза. Секреторная активность канальцев повышается в 3—4 раза, реабсорбционные возможности — в 2—3 раза; образование аммиака — в 3 раза.

Так, у ягнят за период с 5...10-суточного возраста к 5-месячному возрасту почечный плазмоток постепенно увеличивается со 162 до 483 мл/мин/м^2, фильтрация — с 34 до 62 мл (фильтрационная фракция снижается с 22 до 12,7 %); секреция диодраста — с 10 до 36 мг, калия — с 1 до 5 мг; очищение натрия — с 0,9 до 3,7 мл; реабсорбция глюкозы — с 44 до 112 мг, натрия — с 57 до 109 мг. К этому возрастному сроку наступает относительная стабилизация клубочковых и канальцевых процессов, отражающая завершение дифференцировки почечной ткани. По мере усиления интенсивности почечных процессов повышается эффективность гидроуретической, выделительной, ионоуретической функций почек и регуляция кислотно-основного равновесия. С возрастом уменьшается степень разжижения крови и ускоряется выведение избыточной воды; повышается содержание в крови натрия и калия, возрастает резервная щелочность; кислотная емкость повышается с 264 до 420...470 мг%. У новорожденных ягнят в крови натрия 112 мэкв/л и калия 4,7 мэкв/л; к 30-суточному возрасту концентрация натрия повышается до 119, а калия — до 5,4 мэкв/л; к 180-суточному возрасту натрия в крови около 126, а калия — 6 мэкв/л. При введении в кровь раствора хлорида натрия (нагрузка) у новорожденных ягнят в первые 30 мин выделяется с мочой 0,46 % введенного количества, у 30-суточных — до 1,44, а у 5-месячных — до 5,1 %. При введении фенолового красного у 10-суточных ягнят в первые 30 мин выделяется 29 % краски; у 30-суточных — до 47, а у 5-месячных — до 63 %. При введении хлорида аммония у 15...20-суточных ягнят титрационная кислотность мочи в первый день повышается с 12,4 до 18,4 мл 0,1 NaOH/м^2, экскреция аммония с мочой — с 0,6 до 0,8 мг, калия — с 450 мг до 843 мг, натрия — с 360 до 584 мг/м^2; у 30...40-суточных соответственно — с 14,8 до 26,3; с 0,7 до 1,15; с 484 до 1090; с 390 до 680 и у 6-месячных — с 21 до 84; с 0,89 до 2,9; с 1300 до 2395; с 878 до 1659.

К 3...4-месячному возрасту у животных завершается становление центроперифирических взаимоотношений системы почек.

При кормлении жидкими кормами число мочеиспусканий в сутки к 30-суточному возрасту у телят увеличивается в среднем до 18; объем выделяемой мочи при одном мочеиспускании снижается до

75...425 мл; суточный объем мочи составляет 4050 мл. У ягнят в этом возрасте число мочеиспусканий составляет 6,6, объем выделяемой мочи — 24...118 мл, а суточный объем мочи — 446 мл. У поросят число мочеиспусканий к 10-суточному возрасту увеличивается до 10...15 в сутки, а к 60-суточному снижается до 7...10; объем суточной мочи в 10-суточном возрасте составляет 260 мл, 30-суточном — 520, 60-суточном — 650, в 90-суточном — 1450 мл. У крупного рогатого скота в возрасте 1 год в среднем 8 мочеиспусканий, объем мочи при мочеиспускании 487...1433 мл, суточный объем мочи 6400 мл; у овец соответственно 5 раз, 105...302 мл, 900 мл.

19.3.10. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ РЕЗИСТЕНТНОСТИ

В постнатальный период по мере роста и развития совершенствуются и механизмы защитных реакций организма. У новорожденных животных слабо развиты гуморальные механизмы защиты; образование антител при проникновении в организм антигена осуществляется медленно и в небольших количествах. Слабо выражена бактерицидная активность сыворотки крови; в крови низкое содержание лизоцима. При действии сильных химических, термических, механических раздражителей развивается только изначальная воспалительная реакция; слабо проявляется сосудистая реакция, низка фагоцитарная и ферментативная активность клеток мезенхимы и лейкоцитов. Местные воспалительные процессы купируются медленно; мало протромбина, с экссудатом поступает мало фибрина.

После двух-трех приемов молозива у новорожденных животных быстро вырабатывается так называемый *молозивный иммунитет*. Кишечник, по-видимому, имеет системы, синтезирующие антитела, а также компоненты, которые защищают эти антитела от действия ферментов. После приема молозива в 2—4 раза повышается и фагоцитарная активность лейкоцитов. Образование иммунных тел на различные бактериальные антигены в полной мере начинается с 15...30-х суток жизни животных.

С возрастом у животных завершается структурно-функциональное формирование лимфатических узлов, РЭС, их иннервационных механизмов, повышается устойчивость организма к действию различных патогенных агентов. Так, у ягнят в первые дни жизни содержание иммуногенной глобулиновой фракции сывороточного белка составляет 0,79 %; к 4 мес количество глобулинов увеличивается до 1,8 %. Трипановый индекс в первый месяц жизни ягнят колеблется в пределах 3,9...4,3, у 3-месячных возрастает до 7,7. С 15-суточного возраста у ягнят оживляется фагоцитоз лейкоцитов и достигает максимума к 2-месячному возрасту.

У новорожденных телят в сыворотке крови содержится 0,17...0,83 мг/мл, 0,14...0,42 и 0,01...0,08 мг/мл иммуноглобулинов классов M, G, A; 0,38...7,0 мкг/мл лизоцима; 0,25...3,07 ед/мл пропердина; 5,1...175,1 ед/мл комплемента; ее бактерицидная активность 1,51...20,1 %. С возрастом эти величины повышаются соответственно до 1,01...3,38, 3,73...18,4 и 0,05...1,12; 0,89...19,4; 0,38...29,0; 2,73...352,0; 2,15...59,7.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение понятию «онтогенез» и назовите физиологический принцип деления онтогенеза на отдельные периоды, периода — на отдельные фазы. **2.** Как происходит развитие зародыша, эмбриона и плаценты? **3.** Как происходит развитие систем организма и плода? **4.** Поясните способы питания зародыша, эмбриона и плода, проявление пищевой доминанты. **5.** Каков принцип деления новорожденных животных на физиологически зрелых и физиологически незрелых животных? **6.** Перечислите внешние проявления физиологической незрелости у новорожденных животных. **7.** Назовите факторы, обусловливающие физиологическую незрелость, и поясните механизм влияния этих факторов. **8.** Поясните особенности системы крови у новорожденных физиологически зрелых животных. **9.** Поясните особенности деятельности системы кровообращения и дыхания у новорожденных физиологически зрелых животных. **10.** Поясните особенности пищеварения у новорожденных физиологически зрелых животных. **11.** Поясните особенности обмена веществ у новорожденных физиологически зрелых животных. **12.** Поясните особенности обмена энергии и теплорегуляции у новорожденных физиологически зрелых животных. **13.** Поясните особенности деятельности почек у новорожденных физиологически зрелых животных. **14.** Поясните особенности деятельности нервной системы, сенсорных систем, механизмов регуляции у новорожденных физиологически зрелых животных. **15.** Поясните особенности деятельности желез внутренней секреции, гормонального статуса у новорожденных физиологически зрелых животных. **16.** Назовите доминанты, определяющие особенности деятельности систем у новорожденных животных. **17.** Поясните постнатальное совершенствование деятельности нервной и эндокринной систем, становление гормонального статуса, структурно-химической организации тканей органов у животных. **18.** Поясните постнатальное совершенствование систем крови, кровообращения и дыхания у животных. **19.** Поясните постнатальное совершенствование обмена веществ, энергии и теплорегуляции, деятельности почек у животных. **20.** Каковы механизмы и основные условия, обеспечивающие поддержание оптимальной структурно-физиологической деятельности клеток, тканей, органов?

20. ПОДДЕРЖАНИЕ ОПТИМАЛЬНОЙ СТРУКТУРНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ КЛЕТОК ТКАНЕЙ ОРГАНОВ

●

Клетки тканей органов определенным образом организованы структурно-химически и функционально.

Структурно-химическая организация клеток включает в себя более 600 веществ: аминокислоты, глюкозу, жирные кислоты, белки, жиры, углеводы, макро- и микроэлементы, витамины, воду, ферменты, биологически активные вещества (медиаторы, гормоны и др.). Такая организация клеток предопределена генетически и поддерживается за счет генома — совокупности генов в гаплоидном наборе хромосом ДНК ядра клеток. ДНК взаимодействует с ферментами, обеспечивая постоянный обмен в клетке, клеточные процессы.

Клетки объединяются в *ткани* за счет дифференциации и распределения ролей между ними: одни выполняют специфическую роль, другие обеспечивают их материалом, третьи вырабатывают биологически активные вещества, стимулирующие или угнетающие деятельность клеток этой ткани.

Ткани объединяются в *органы*. Структура органов поддерживается за счет дифференциации тканей, распределения ролей тканей в органе при объединении. Взаимодействие тканей в органе при объединении осуществляется благодаря биологически активным веществам, за счет местных нервных образований.

Органы объединяются в *системы органов*. В системе органов также идет дифференциация, в которой каждый орган имеет свою роль. Взаимосвязь органов в системе органов обеспечивается гормонами и нервной системой.

Системы, объединяющие клетки, ткани и органы, называют *морфофизиологическими*. Системы, обеспечивающие постоянство физиологических констант, называют *гомеостатическими*. Структурный гомеостаз клеток (информационный, или негэнтропийный, гомеостаз) обеспечивается за счет *энтропии* (распада веществ клетки) и *негэнтропии* (синтеза веществ клетки).

Структурная и химическая организация клетки обеспечивается благодаря оптимальному взаимодействию этих процессов. Оно возможно при условии, что в клетки поступают питательные вещества и биологически активные вещества — их называют *информацией окружающей среды.*

Все клетки и ткани представляют собой открытые системы. Внешняя информация должна взаимодействовать с внутренней (геномом). Длительный недостаток или избыток тех или иных веществ вызывает нарушение структурно-химической организации, структурного гомеостаза клеток. Для его нормализации необходимо восстановление оптимального соотношения биологически активных веществ, регуляторных влияний.

У высокоорганизованных организмов все процессы, происходящие в клетках, подчинены процессам в органах, а процессы, осуществляемые в органах, — процессам в системе. Морфофункциональные системы подчинены гомеостатическим, гомеостатические — более совершенным нервно-динамическим процессам.

21. ФИЗИОЛОГИЯ АДАПТАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

●

21.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Физиологическая адаптация — совокупность процессов наследственных и развивающихся в течение индивидуальной жизни животного, обеспечивающих возможность жизнедеятельности в измененных условиях среды и в условиях, ранее несовместимых с жизнью. Физиологическая адаптация обеспечивается генетически сформированными механизмами и механизмами, формирующимися в процессе индивидуальной жизни при определенных условиях.

Генетическая программа адаптации организма предусматривает не заранее сформировавшийся механизм, а возможность его формирования под влиянием среды. До начала действия фактора среды, к которому происходит адаптация, в организме нет готового, вполне сформировавшегося механизма, обеспечивающего совершение приспособления, а имеются только генетически детерминированные предпосылки для формирования такого механизма. Реализуются только те адаптационные реакции, которые жизненно необходимы.

Факторы окружающей среды, к которым необходима адаптация, разнообразны: физическая нагрузка, высотная гипоксия, высокая и низкая температуры, яркий свет, ионизирующие излучения, высокое и низкое барометрическое давление, магнитное поле, шум, загрязнение воздуха, вода, корм, действия соперника, врага и др.

Развитие адаптационных реакций приводит к тому, что организм приобретает новое качество, устойчивость, тренированность, новый навык, т. е. нейтрализует действие того фактора, к которому приобретена адаптация. Адаптационные реакции предупреждают повреждение организма, составляют основу естественной профилактики. Адаптация относительно специфична. Повышение резистентности к одному фактору нередко имеет в своем составе компоненты, которые могут повышать резистентность организма к действию других факторов. Так, адаптация к

физическим нагрузкам повышает устойчивость организма к гипоксии, адаптация к болевым воздействиям увеличивает резистентность к ионизирующему излучению.

Согласно эколого-генетической классификации адаптацию подразделяют на *индивидуальную, популяционную и видовую.*

21.2. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ АДАПТАЦИИ

Срочная и долговременная адаптация. Индивидуальная фенотипическая адаптация развивается у животных по определенным закономерностям.

На действие чрезвычайного внешнего фактора организм отвечает срочной адаптацией (но несовершенной) непосредственно после начала действия раздражителя. Она реализуется на основе готовых, ранее сформировавшихся физиологических механизмов. На болевое раздражение эта реакция проявляется бегством, на действие холода — увеличением теплопродукции, на высокие температуры — увеличением теплоотдачи. При этом деятельность организма может протекать на пределе его физиологических возможностей при полной мобилизации функционального резерва, но не в полной мере обеспечить необходимый адаптационный эффект.

На основе многократной реализации срочной адаптации постепенно возникает долговременная адаптация. В итоге постепенного количественного накопления каких-то изменений организм приобретает новое качество — из неадаптированного превращается в адаптированный к определенному фактору: приобретает устойчивость к низким и высоким температурам, большим дозам ядов. Переход от срочной адаптации к долговременной обеспечивает жизнедеятельность организма в новых условиях.

Срочная адаптация и долговременная осуществляются при участии нервно-гормональных механизмов всего организма. Срочная адаптация проявляется стресс-реакцией на нарушение гомеостаза действием раздражителя. Действие раздражителя вызывает значительное возбуждение высших вегетативных центров и, как следствие, возбуждение симпатической и гипофизарно-адреналовой систем, щитовидной и других желез. В крови возрастает концентрация катехоламинов и глюкокортикоидов, тиреоидных гормонов. Адреналин, норадреналин, кортизол, кортикостерон, трийодтиронин, тироксин обладают широким диапазоном действия. Они мобилизуют энергетические и структурные ресурсы организма: учащают и усиливают сокращения сердца, повышают концентрацию глюкозы, жирных кислот и аминокислот, кислорода в крови и

тканях, суживают сосуды брюшной полости и расширяют сосуды активных мышц, повышают синтез белков-ферментов в печени. Перераспределяются освободившиеся ресурсы. В сердце и скелетных мышцах возникает выраженная активация синтеза нуклеиновых кислот и белков, в мышечных клетках увеличивается масса митохондрий. Структурные изменения увеличивают мощность систем, ответственных за адаптацию. Это и составляет основу перехода от срочной адаптации к долговременной. Увеличение количества информационной РНК приводит к увеличению количества программированных этой РНК рибосом и полисом, в которых интенсивно протекает процесс синтеза клеточных белков. Усиливаются функции клеток систем, ответственных за адаптацию.

В результате накопления определенных структур в клетках формируется системный структурный след, который и составляет основу длительной адаптации. Структурный след на уровне *нервной регуляции* проявляется в гипертрофии нейронов центров, повышении в них активности дыхательных ферментов, понижении возбудимости (адаптации) рецепторов и нейронов к действию раздражителя. На уровне *эндокринной регуляции* структурный след проявляется в гипертрофии коркового и мозгового вещества надпочечников. На уровне *исполнительных органов* он проявляется в гипертрофии, в увеличении числа митохондрий в клетках и самих клеток. Возрастает мощность систем кровообращения, дыхания, увеличивается аэробная мощность организма, использование пирувата в митохондриях, жирных кислот, повышается реактивность на действие гормонов, медиаторов.

Для систем, ответственных за адаптацию, характерны высокая экономичность функционирования, меньшее потребление кислорода и субстратов окисления, меньший распад структур. Адаптация стимулирует мощность системы синтеза АТФ, предотвращает дефицит АТФ и его повреждающее действие. Появляется возможность преимущественного структурного обеспечения доминирующих систем адаптации за счет других систем организма.

По мере формирования системного структурного следа и устойчивой адаптации гомеостаз постепенно восстанавливается, исчезает и стресс-реакция.

При действии необычайно сильного и неотвратимого безусловного раздражителя — холода, голода, боли, непосильной нагрузки — возникает ситуация *«непреодолимой трудности»*. Отсутствие возможности реализовать адаптацию приводит к нарушению гомеостаза, длительному возбуждению симпатической и гипофизарно-адреналовой систем. Продолжительное действие катехоламинов и глюкокортикоидов вызывает самые различные повреждения — *стрессорные заболевания.*

Однако существует возможность использования механизма повышения резистентности организма и предупреждения стрес-

сорных повреждений органов. Главную роль в механизме этой самозащиты играет стресс-лимитирующие системы головного мозга.

Многократное повторение коротких и не слишком интенсивных стрессорных воздействий обеспечивает мобилизацию резервов организма и повышение его резистентности к тяжелым длительным стрессорным воздействиям, блокирует ключевое звено повреждения — *активацию перекисного окисления липидов* (ПОЛ), свободнорадикальные продукты которого вызывают разрывы ДНК и гибель клеток, предупреждает истощение резерва гликогена.

В центральной нервной системе роль ограничителя стресс-реакции играет ГАМК-ергическая система; ее конечный продукт — тормозной медиатор гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) — обладает тормозным пре- и постсинаптическим действием. Она локализована в черной субстанции, хвостатом ядре, бледном шаре. ГАМК действует самостоятельно: тормозит, ограничивает стресс-реакцию, уменьшает активацию адренергической и гипофизарно-адреналовой систем. Такое же участие в ограничении стресс-реакции принимают энкефалины (образуются в коре больших полушарий, мозжечке, стриатуме и надпочечниках) и β-эндорфин (образуется в гипоталамусе). Помимо этих опиоидных пептидов в ограничении стрес-реакции принимает участие нанопептид — пептид δ-сна (ПДС), образующийся в интралатеральных ядрах таламуса. Его относят к эндогенным регуляторам функционального состояния серотонинергической и катехоламинергической систем мозга.

Такого рода механизмы ограничения стресс-реакции организма широко представлены на уровне клеток и тканей. Один из них обеспечивает уменьшение в клетках количества ненасыщенных жирных кислот, являющихся субстратом перекисного окисления липидов, а другой — индуцирование синтеза антиоксидантных ферментов (каталазы, глютатионпероксидазы) и тем самым повышает резистентность ткани к индуктору перекисного окисления липидов.

Роль факторов ограничения стресс-реакции играют вазодилататоры — аденозин, простагландины.

Адаптация к физическим нагрузкам. В процессе приспособления к физическим нагрузкам активируется синтез нуклеиновых кислот и белка в нейронах двигательной системы, вырабатываются новые двигательные навыки, усиливается деятельность гипоталамо-гипофизарно-адренокортикальной и адренергической систем. Длительная адаптация сопровождается меньшей активацией нервной и гормональной систем. В мышцах повышается содержание миоглобина, развивается капиллярное русло, быстрые мышечные волокна постепенно становятся медленными,

возрастает число мобилизованных моторных единиц, увеличивается приток крови, масса мышечных волокон и митохондрий в них, активность АТФ-азы, вентиляция легких, перестраивается обмен веществ.

Адаптация к гипоксии. Процесс приспособления включает в себя четыре уровня координированных приспособительных реакций: 1) гипервентиляцию легких; гиперфункцию сердца; 2) расширение артерий и капилляров мозга, сердца; увеличение числа эритроцитов, способности клеток утилизировать кислород; 3) увеличение образования АТФ; 4) усиление анаэробного ресинтеза АТФ.

Адаптация к холоду. В процессе приспособления все реакции организма направлены на уменьшение теплоотдачи и увеличение теплообразования. Происходят спазм периферических сосудов, усиление кровотока в скелетных мышцах, повышение артериального давления, систолического объема кровотока, увеличение активности метаболизма, рост и повышение густоты шерстного покрова, утолщение подкожного жирового слоя, термогенез, не связанный с распадом АТФ, повышение продукции катехоламинов, глюкокортикоидов и тироксина, трийодтиронина, увеличение митохондрий.

Адаптация к высокой температуре. Приспособление развивается путем повышения эффективности теплоотдачи и снижения теплопродукции.

Адаптация пищеварительной системы. В процессе приспособления к условиям питания и свойствам пищи происходят функциональные и органические изменения в пищеварительном тракте. Функциональные изменения проявляются в гиперсекреции, в дальнейшем происходит понижение активности. При адаптации к качеству пищи изменяется активность ферментов. Длительное потребление богатой белками пищи приводит к увеличению количества белковых ферментов в желудочном и поджелудочном соке. Увеличение амилазной активности наблюдают при углеводной диете и липазной активности при жировой диете.

Видовая адаптация формируется в процессе эволюции, **популяционная** — в процессе образования популяции, путем отбора более приспособленных генотипов к условиям окружающей среды.

В зависимости от перестройки деятельности адаптационных систем различают следующие типы адаптации: болевую, вкусовую, зрительную, обонятельную, слуховую, тактильную, температурную, психическую. В зависимости от фактора, к которому формируется адаптация, различают адаптацию к высоте, токсическому веществу, машинному доению, групповому содержанию, трудовую (профессиональную).

В зависимости от перестройки состояния и деятельности отдельных структур различают адаптацию рецепторов, нервных центров, органов.

Контрольные вопросы и задания

1. Охарактеризуйте систему адаптации. Какими звеньями она представлена? **2.** Назовите условия, обусловливающие формирование адаптивных систем в процессе индивидуальной жизни, и цель его. **3.** Каковы основные особенности срочной и долговременной адаптации? **4.** Каковы основные особенности видовой — унаследованной, индивидуальной, популяционной адаптации? **5.** Опишите закономерности индивидуальной адаптации. **6.** Опишите общий механизм адаптации и роль в нем стресс-реакции, основные стадии адаптации. **7.** Перечислите виды рецепторной адаптации и общие ее проявления. **8.** Дайте краткую характеристику процесса врожденной и приобретенной адаптации на клеточном, органном, системном и организменном уровнях. **9.** Чем характеризуется адаптация к физическим нагрузкам, к гиподинамии. **10.** Как происходит адаптация к холоду, воздействию высоких температур? **11.** Как осуществляется адаптация к высотной гипоксии? **12.** Как осуществляется адаптация, связанная со сменой рациона (адаптация пищеварительной системы, энзиматическая)? **13.** Как происходит адаптация животных к машинному доению? **14.** Как вы представляете стресс-лимитирующую систему организма?

22. ПРИРОДНЫЕ ФАКТОРЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И РЕАКЦИЯ ОРГАНИЗМА НА ИХ ДЕЙСТВИЕ

●

Физиология изучает процессы и функции организма с учетом влияния на них отдельных факторов окружающей среды: лучистой энергии Солнца, ионизирующих излучений, магнитного поля, шума, температуры среды, барометрического давления, диоксида углерода, аммиака, озона, пыли, мочевины, азота и др. Организм отвечает на действие каждого фактора среды определенной реакцией.

Лучистая энергия Солнца. Включает в себя видимую часть спектра — световой поток (0,400...0,760 мкм); ультрафиолетовое излучение (0,185...0,390 мкм); инфракрасное излучение (от 0,770 мкм).

Видимый световой поток оказывает на организм специфическое действие — стимулирует деятельность нервной системы и желез внутренней секреции, повышает силу процессов возбуждения и торможения, концентрацию гормонов в крови, регуляторные влияния их на деятельность периферических исполнительных органов, активирует процессы катаболизма и анаболизма, активизирует рост, продуктивность, репродуктивную функцию. Такое действие выраженно проявляется летом при пастбищном содержании животных; зимой — при ежедневном пребывании в течение нескольких часов в загоне. Удлинение светового дня зимой до 14...18 ч (100 лк) в свинарниках способствует раннему наступлению течки, полового возбуждения и охоты, повышенному количеству приплода у свиноматок.

Продолжительное пребывание в темноте задерживает рост. Негативное действие на организм оказывает и длительное световое воздействие: у лошадей и овец вызывает недоношенность, укорочение беременности.

Ультрафиолетовое излучение, действуя на организм, вызывает бактерицидный эффект, образование витамина D в коже, способствует нормализации обмена веществ, повышает молочную продуктивность, содержание жира в молоке у лактирующих животных. Механизм влияния на обменные процессы рефлекторно-гормональный.

Инфракрасное излучение создает тепловой эффект и тем самым осуществляет благотворное влияние на все процессы в организме.

Ионизирующее излучение. Возникает в процессе распада ядер радиоактивных элементов. При распаде ядер образуются α-частицы, состоящие из двух протонов и двух нейтронов (поток ядер гелия). β-Излучение представляет собой ток электронов или позитронов (поток многоэнергетических электронов); γ-излучение — электромагнитные волны.

В природных условиях естественный фон представляет совокупность излучений радиоактивных изотопов урана, радия и других элементов, рассеянных в атмосфере, гидросфере и литосфере. Ионизирующее излучение — это естественный фактор окружающей среды, поэтому в оптимальных дозах оно отрицательно не влияет на организм животного, а наоборот, стимулирует его. Доза $51{,}6 \cdot 10^{-4}$ мкКл/кг в 1 ч является необходимым фактором поддержания активности систем организма.

Ионизирующее излучение, действуя на организм, вызывает образование веществ с высокой химической активностью, свободных атомов и радикалов — H, OH, HO_2, H_2O_2. Большие дозы излучения вызывают различные денатурационные изменения — разрыв наименее прочных связей, отрыв радикалов, деполимеризацию, подавление активности ферментных систем.

Ионизирующие излучения обладают очень высокой биологической активностью. Малые дозы ионизирующего излучения вызывают рост и развитие организма животного, большие дозы — ионизацию любых химических соединений биосубстратов, образование активных радикалов и этим индуцируют длительно протекающие реакции в живых тканях. Поэтому результатом биологического действия радиации является, как правило, нарушение нормальных биохимических процессов с последующими функциональными и морфологическими изменениями в клетках и тканях животного.

Механизм действия излучений на животный организм очень сложный и пока до конца не выяснен. Однако результаты многочисленных исследований свидетельствуют о том, что у разных видов излучений он в основном одинаковый, начиная от исходных актов поглощения и переноса энергии излучения через первичные радиационно-химические процессы и кончая патологофизиологическими и патологоморфологическими изменениями в облученном организме.

Особенности биологического действия радиации обусловлены следующим: во-первых, у животных отсутствуют специальные анализаторы для восприятия излучения, они не ощущают его действия, и, во-вторых, оно в основном связано с формой передачи энергии клеткам и меньше зависит от ее количества.

В механизме действия можно выделить условно два этапа. Первый этап определяется как первичное (непосредственное) действие излучения на биохимические процессы, функции и структуры органов и тканей. Второй этап — опосредованное действие, которое обусловливается нейрогенными и гуморальными сдвигами, возникающими в организме под влиянием радиации.

Радиочувствительность животных весьма многообразна и определяется параметрами излучения и индивидуальными особенностями. Она зависит от возраста, пола, упитанности и других факторов (вида, условий содержания, кормления, индивидуальных внутривидовых особенностей, климата, сезона года и др.).

Клетки одного и того же органа имеют неодинаковую радиочувствительность и способность к регенерации.

Органы по функционально-биохимическим признакам, определяющим сорбционный показатель тканей, выявляемый при их витальном окрашивании, можно распределить по радиочувствительности в такой последовательности: большие полушария и ствол головного мозга, мозжечок, гипофиз, надпочечники, семенники, тимус, лимфатические узлы, спинной мозг, желудочно-кишечный тракт, печень, селезенка, легкие, почки, сердце, мышцы, кожа и костная ткань.

По морфологическим признакам развивающихся пострадиационных изменений органы разделяют на группы:

чувствительные к радиации: лимфатические узлы, лимфатические фолликулы желудочно-кишечного тракта, красный костный мозг, вилочковая железа, селезенка, половые железы;

резистентные к действию ионизирующего излучения: печень, легкие, почки, мозг, сердце, кости, сухожилия, нервные стволы и др.; первичные морфологические изменения в них возникают при облучении дозой $2{,}58 \cdot 10^{-4}$ Кл/кг и более.

Из-за различной чувствительности органов для организма не безразлично, будет ли облучаться вся поверхность тела равномерно либо его часть или получит общее неравномерное облучение. Общее равномерное облучение вызывает наибольший радиобиологический эффект. Экранирование при облучении даже небольшого участка повышает устойчивость организма к воздействию.

При определенных условиях результат облучения может быть стимулирующим, угнетающим и летальным. Стимулирующее действие ионизирующие излучения оказывают при облучении биологических объектов малыми дозами. Значения малых доз для каждого вида биологических объектов меняются в зависимости от степени радиочувствительности последних и существенно зависят от мощности дозы облучения.

Действие радионуклидов, попадающих внутрь организма, в принципе не отличается от действия внешних источников ионизирующего излучения. Их особенностью является лишь то, что они, включаясь в обмен веществ, могут длительное время оставаться в тканях. Активность радионуклидов нельзя снизить никакими химическими или физическими средствами.

Биологическая эффективность радиоактивных элементов определяется физическими (доза, период полураспада, вид и энергия излучения) свойствами радиоактивных изотопов, видовой и индивидуальной радиочувствительностью животных.

Животные в пищевой цепочке человека служат звеном, уменьшающим радиационную опасность, так как обладают способностью к фильтрации и «захвату» в «ловушку» радиоактивных нуклидов и таким образом несколько снижают поступление последних в организм человека с пищей.

Магнитное поле. Магнитное поле обусловлено вихревыми электрическими токами в жидком ядре Земли, токами в ионосфере. Геомагнитное поле Земли постоянно; в связи с возрастанием солнечной активности возникают магнитные бури. Искусственное магнитное поле создают радио- и телепередатчики, радиолокационные установки, высоковольтные линии и др. Магнитное поле служит пространственно-временной координатой для мигрирующих животных.

Геомагнитное поле необходимо для поддержания физико-биохимических свойств тканей, способствует синхронизации процессов жизнедеятельности, стимулирует функции органов путем повышения активности ферментов и нормализации проницаемости клеточных мембран.

Магнитные бури негативно влияют на организм, вызывают повышение тонуса симпатического отдела нервной системы, изменение гормонального статуса и, как следствие, расстройство деятельности органов, подавление активности иммунной системы. Такие же реакции организма вызывают магнитные поля промышленной частоты.

Шум. Это один из негативных факторов производственной среды. Источники его — работающие двигатели, компрессоры, насосы, дробилки и др. Сильные шумы (выше 70 дБ) травмируют нервную систему, слуховые рецепторы, перенапрягают тормозные процессы, вызывают утомление нервной системы и, как следствие, понижение пищевой возбудимости, секреторной деятельности пищеварительных желез, повышение частоты сердечных сокращений, лейкоцитоз, повышение температуры тела, снижение продуктивности: у лактирующих коров снижаются разовые удои. Наибольшая чувствительность слуховой сенсорной системы находится в пределах 1000...3000 Гц, 10...50 дБ.

Оптимальный шумовой фон служит естественным фактором поддержания активности ретикулярной формации и, как следствие, тонуса всех нервных центров.

Температура (холод и тепло) среды. Для животных каждого вида и возраста своя оптимальная температура окружающей среды. Температуры (холод и тепло) среды ниже и выше оптимальных величин, действуя на организм, вызывают три группы реакций: 1) запуск механизмов теплорегуляции; 2) адаптационные изменения функции органов; 3) формирование структурного следа и устойчивые состояние и деятельность органов в условиях низкой и высокой температуры среды.

На действие холода в организме увеличивается теплопродукция и уменьшается теплоотдача. Происходит спазм периферических сосудов, повышается кровоток во внутренних органах и мышцах, увеличиваются сердечный выброс, давление крови. Активируется симпатоадреналовая система, повышается содержание адреналина и норадреналина в плазме крови. Повышается секреция кортикостероидов, гормонов щитовидной железы, снижается секреция антидиуретического гормона, увеличиваются диурез, выведение натрия. Возрастает теплопродукция в мышцах, во внутренних органах, мобилизация жира из бурой жировой ткани, углеводов. Увеличиваются свободное окисление жирных кислот, насыщенность крови кислородом, концентрация глюкозы. Изменяется поведение животного.

Долговременная адаптация связана с системным изменением метаболизма, структуры и функции — формированием структурного следа: понижаются чувствительность к холоду рецепторов, активность реагирующих на холод нейронов стволовых отделов мозга, увеличиваются мощность и гибкость центральных механизмов терморегуляции — катехоламины обеспечивают разобщение дыхания и фосфорилирования, быстрое увеличение образования теплоты. Увеличивается мощность митохондрий на единицу массы тела. Повышается масса надпочечников и щитовидной железы. Гипертрофируется система энергообеспечения и транспорта кислорода. Увеличиваются толщина кожи, число волос на единицу площади кожи, длина волос.

Реакции на действие высокой температуры среды проявляются расширением сосудов кожи, увеличением частоты сердечных сокращений, уменьшением кровотока в отдельных органах, снижением двигательной активности, повышением теплопродукции и теплоотдачи путем испарения, а позже снижением теплопродукции, активацией синтеза нуклеиновых кислот и белков в отдельных органах, связанных с обеспечением теплоотдачи, — потовых и слюнных железах, повышением их функциональных возможностей, уменьшением потребления кислорода,

уменьшением содержания РНК и белка в отдельных органах, снижением метаболизма. Вначале возрастает активность симпатической иннервации, надпочечников и щитовидной железы, позже активность их уменьшается, развивается гиперфункция щитовидной железы и надпочечников.

Адаптационные изменения функций органов до устойчивой адаптации выражаются снижением секреторной деятельности пищеварительных желез, активности ферментов, всасывательной деятельности кишечника.

Барометрическое давление. Понижение барометрического давления вызывает увеличение количества эритроцитов и гемоглобина в крови, усиление частоты и глубины дыхания, подъем pH до 7,8, повышение активности тканевых ферментов.

Воздушная среда. В воздухе кроме кислорода (20,97 %), диоксида углерода (0,03 %), азота (79 %) содержатся другие газы, а также взвешенные посторонние частицы: избыток диоксида углерода (CO_2), оксид углерода (CO), аммиак (NH_3), пыль и др. Загрязненность воздуха и ее влияние на организм зависят от мест нахождения животного (город, пригород, село и др.).

Загрязнение атмосферы диоксидом углерода вызывает у животных учащение дыхания, связанное с повышением возбудимости дыхательного центра, увеличение числа сердечных сокращений. Токсическое действие проявляется в беспокойстве, возбуждении, дрожи, а позже в сонливости.

Загрязнение атмосферы оксидом углерода ведет к проявлению у животных признаков кислородного голодания. При содержании в воздухе 0,1 % CO эти признаки проявляются через 30...60 мин. Оксид углерода, соединяясь с гемоглобином, образует карбоксигемоглобин. В таком состоянии гемоглобин не может служить переносчиком кислорода, снижается кислородная емкость крови, нарушаются процессы окисления, деятельность нервной системы.

Загрязнение атмосферы аммиаком, повышение концентрации аммиака в воздухе животноводческого помещения выше 0,026 %, вызывает раздражение слизистых оболочек дыхательных путей. Попадая в кровь, аммиак вызывает превращение гемоглобина в гематин. Аммиак вначале возбуждает центральную нервную систему, а затем подавляет ее активность, может вызвать парезы и параличи, понижает резистентность организма; в результате негативного воздействия снижается продуктивность.

Озон в природных концентрациях обладает стимулирующим действием на организм. Повышает устойчивость к холоду, действию токсических веществ, содержание гемоглобина, фагоцитарную активность лейкоцитов. Допустимая доза — 0,1 мг/м^3; в больших концентрациях вызывает отек легких.

Пыль с примесью неорганических веществ, газо- и парообразные вещества в воздухе вызывают раздражение слизистых оболочек дыхательных путей, повышение секреторной активности эпителия слизистой, чиханье, кашель, понижение барьерной роли слизистой оболочки и даже отек легких. При длительном воздействии нарушается сопротивляемость животного, в крови увеличивается число лейкоцитов, снижается продуктивность.

Мочевина и повышенное содержание нитратов в кормовых культурах вызывают сдвиг pH содержимого рубца у жвачных в щелочную сторону, увеличивают концентрацию свободного аммиака. Нитраты могут переходить в нитриты; нитриты более чем в 10 раз токсичнее нитратов.

Нитраты и нитриты блокируют геминовые железосодержащие дыхательные ферменты, переводя двухвалентное железо в трехвалентное (в гемоглобине крови, миоглобине мышц). Ферментные системы теряют способность транспортировать кислород. В крови образуется метгемоглобин, возникает гипоксия. Нарушается функция центральной нервной системы, угнетается сосудодвигательный центр.

Контрольные вопросы и задания

1. Какие факторы внешней среды действуют на животных? **2.** Поясните реакции организма на действие лучистой энергии солнца. **3.** Поясните реакции организма на действие ионизирующего излучения. **4.** Поясните реакции организма на действие магнитного поля. **5.** Поясните реакции организма на действие шума. **6.** Поясните реакции организма на действие низких и высоких температур окружающей среды. **7.** Поясните реакции организма на действие пониженного барометрического давления. **8.** Поясните реакции организма на действие атмосферы, среды, загрязненной диоксидом углерода, оксидом углерода, аммиаком, озоном, пылью. **9.** Поясните реакции организма на поступление с кормом избыточного количества мочевины, азота.

23. ЭТОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

23.1. ВВЕДЕНИЕ В ЭТОЛОГИЮ

23.1.1. ПРЕДМЕТ ЭТОЛОГИИ. СВЯЗЬ ЭТОЛОГИИ С ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ

Этология (от гр. *этос* — привычка, нрав, поведение и *логос* — учение; термин введен впервые в 1908 г. Долло) как наука представляет систему достоверных знаний биологических основ, закономерностей и механизмов поведенческих актов животных. Поведенческий акт — целенаправленная деятельность организма для удовлетворения тех или иных биологических потребностей.

Этология является одним из важнейших разделов биологических наук. Она изучает все направления поведенческих актов животных, взаимосвязи и изменения их в разных условиях внешней среды и при различном состоянии организма. Этология изучает видовое и индивидуальное развитие поведенческих актов, изменение и приспособление их к постоянно меняющимся условиям внешней среды, физиологические механизмы, лежащие в их основе.

Конечной целью этологии является глубокое познание поведенческих актов и их физиологических механизмов, которое обеспечило бы изменения их в желаемом направлении, разработку научно обоснованных технологий ведения отрасли, повышение плодовитости и сохранности приплода, экономии трудовых затрат при проведении комплексных зоотехнических и ветеринарных мероприятий, рациональное использование пастбищ, кормов, получение высоких показателей продуктивности, избежание потерь животных в экстремальных условиях.

Пристальное внимание к поведению животных определено историей развития биологических наук и требованиями практики.

Достигнув определенного уровня знаний в анатомии и физиологии, биология с начала XX в. сделала следующий шаг, направив внимание на изучение реакции целостного организма или поведение животных.

С древних времен люди использовали накопленные опытом знания по поведению животных. Интенсификация животноводства потребовала создания норм содержания и использования

продуктивных животных с учетом их поведения. Ведение хозяйства без знания поведенческих особенностей животных привело к резкому снижению продуктивности, появлению нервных заболеваний у животных, отнесенных к категории «зоопсихиатрии». Например, у птиц при промышленном содержании отмечают «птичью истерию»; у свиней при крупногрупповом содержании резко возрастает агрессивность; у коров отклонения в поведении возникают при машинном доении.

Проводя различные мероприятия, направленные на сохранение здоровья и повышение продуктивности, необходимо обеспечивать животным возможность проявления индивидуального характера, поведения, обусловленного их видовыми особенностями. Современные методы ведения животноводства создали новые проблемы, касающиеся физиологии и патологии животных. Приобрело большое значение лечение «группового» взаимодействия организма животных с окружающей обстановкой. Для этого также необходимо знать законы управления популяцией в целом. Изучение поведения племенных высокопродуктивных стад с целью селекции их по продуктивности — еще одна из проблем этологии.

Этология тесно связана с рядом областей знания, базируясь в своих исканиях на данных одних наук и являясь основой для развития других. Она опирается на общую биологию, зоологию, эволюционное учение, физиологию, психологию, генетику, экологию. Достижения этологии постоянно используются зоотехнией и ветеринарией, где этология находит широкое применение. Зоотехния и ветеринария, в свою очередь, дают этологии чрезвычайно много ценного научного материала.

Этология тесно связана с физиологией высшей нервной деятельности. И. П. Павлов отождествлял понятия «поведение» и «высшая нервная деятельность». Однако при значительной общности этих понятий существуют и определенные различия. Этология изучает особенности взаимодействия организма животных с окружающей средой, наблюдая и исследуя в основном внешнее проявление реакции, а физиология высшей нервной деятельности — нервные механизмы деятельности мозга, обеспечивающие поведение животных.

Изучением поведения животных занимаются ученые различных специальностей: психологи, зоологи, животноводы, ветеринарные специалисты, физиологи. В результате их деятельности выделены два главных направления: этология и зоопсихология. Классическая этология — это «объективное изучение поведения», «биологическое изучение поведения», «изучение инстинкта». Зоопсихология — наука о поведении, изучающая вопросы научения.

Классическая этология была создана группой европейских зоологов, изучающих инстинкты и эволюцию широкого круга видов (особенно насекомых, рыб и птиц). Ими разработаны классические модели того или иного поведения. Зоопсихология развивалась главным образом американскими и русскими учеными. Ее исследования обобщают закономерности обучения у животных в эволюционном аспекте и выполняются в основном на лабораторных животных в условиях эксперимента. В настоящее время эти два направления начинают взаимодействовать.

Изучение отклонений в поведении животных при неадекватных условиях кормления, содержания и эксплуатации, заболеваниях их способствует пониманию роли отдельных факторов в определении поведения животных, механизмов многих нормальных поведенческих актов.

23.1.2. МЕТОДЫ ЭТОЛОГИИ

Этология изучает поведение животных методами наблюдения и регистрации, а механизмы поведенческих актов — физиологическими методами.

Основным методом этологических исследований является наблюдение с регистрацией двигательных актов различными способами: протоколированием с хронометражем событий, фотографированием, киносъемкой, экспериментом (широко используют в естественных и искусственных условиях).

Для изучения каждой формы поведенческих реакций предназначена своя система методов и методик. Например, при изучении импринтинга используют метод моделей, иерархии в группе — метод сужения фронта кормления, исследовательского поведения — лабиринты различной сложности или метод «открытого поля».

На современном этапе развития этологии происходит объединение трех направлений — этологии, зоопсихологии и физиологии — и формирование единой науки о поведении с широким использованием методов физиологии кроме перечисленных этологических.

23.1.3. ИСТОРИЯ ЭТОЛОГИИ

Этология как наука имеет достаточно глубокие корни. С древних времен люди наблюдали за животными, накапливая знания об управлении их поведением. Науку о поведении животных создавали и развивали ученые, которые придерживались различных, а зачастую и взаимоисключающих взглядов на природу одних и тех же

явлений. В ее развитии выделяют несколько этапов. Первый (додарвиновский) — ранняя история, второй начинается с исследований Дарвина, третий — последарвиновский. Изучение поведения животных в додарвиновский период было связано с философским и естественным мировоззрением. Основной вопрос философии — выяснение места и роли человека во Вселенной. Если, по мнению идеалистов, человек не имеет ничего общего с животными, то сравнительная психология теряет смысл. Так, еще философы Древней Греции (Фома Аквинский, Демокрит) считали, что при сотворении мира были созданы первым актом человек и боги, а в результате второго акта — неразумные твари, которые отличались от человека числом имеющихся у них душ. Аристотель, поддерживая это положение, считал, что человек отличается от животных природой своих душ, и попытался расположить все виды в непрерывный восходящий ряд (Scale nature), вершину которого венчал человек. Эти взгляды имеют сторонников и в настоящее время.

Уже на первом этапе развития науки о поведении выделились два основных направления — *механицизм* и *антропоморфизм*, представители которых оперировали в разной степени наивными аргументами. Механицисты вслед за Декартом считали, что животное — это всего лишь машина, а посему, как утверждал, например, Мальбранш, собаку можно резать, не обращая внимания на ее визг, так как это не более чем скрип плохо смазанного механизма. Сторонники антропоморфизма принимали животное без малого человекоподобным существом, способным любить, страдать и рассуждать.

Ранние натуралисты также внесли свой вклад в изучение поведения животных. Например, Гилберт Уайт (1720—1793), исследуя птиц, выделил три вида на основании их пения; Фердинанд Пернауэр (1660—1731) изучал территориальность, перелеты, половое поведение и онтогенез пения птиц. Научный подход к изучению поведения животных, по мнению Д. Мак-Фарленда (1988), начинается с работ натуралистов XVIII в., таких как Уайт, Леруа (1723—1789).

Ч. Дарвина (1809—1882) считают основоположником научного подхода к изучению поведения животных. Он обосновал теорию естественного отбора и развития видов в процессе эволюции. Учение Дарвина об инстинктах и эволюционная теория, изложенные в «Происхождении видов» и «Происхождении человека» (1871), внесли значительных вклад в науку о поведении. Выявленная им связь между видами послужила основой для создания сравнительной психологии или зоопсихологии. Ч. Дарвин сам предпринял сравнительное изучение поведения животных и обобщил эти сведения в работе «Выражение эмоций у человека и животных» (1873), в которой убедительно показал, что выражение эмоций у

человека и животных во многом схоже и некоторые эмоции человек унаследовал от предков.

В последарвиновский период поведение животных изучали довольно интенсивно. Для конца XIX и начала XX в. характерны исследования этологической и зоопсихологической направленности. Д. Романес, последователь Ч. Дарвина, в труде «Разум животных» (1882) развил его принципы сравнительного исследования поведения животных. Однако он основывался на единичных наблюдениях и трактовал многие явления с позиций антропоморфизма.

В последарвиновский период была создана классификация форм и систем поведения, целенаправленно изучались врожденные и приобретенные формы поведения. Благодаря объективному подходу к проблеме поведения возникли два наиболее плодотворных направления в этологии. Одно из них связано с изучением *закономерностей обучения животных* (школы бихевиористов и И. П. Павлова); другое — с *объективным исследованием инстинктивного поведения* (школы К. Лоренца и Н. Тинбергена). Представители первого направления, в основном И. П. Павлов и его последователи, заложили фундамент этологии, утвердив правильный подход к ее специфическим проблемам. Суть этого подхода в следующем: выводом должны служить предшествующие наблюдения. Причем применительно к животным И. П. Павлов воздерживался от таких понятий психологии человека, как «сознание», «разум». «Нам не дано знать, о чем собака думает и думает ли она вообще, но если мы начнем наблюдать за ней, то сможем узнать, что она делает. Задача, сформулированная таким образом, кажется довольно скромной, однако она поставлена в таком виде, в каком и сегодня мы ее иначе и не представляем».

И. П. Павлов с первых опытов по изучению условных рефлексов стремился изучить физиологические механизмы, которые лежат в основе высшей нервной деятельности и адаптивного поведения животных в новой ситуации.

Бихевиористы (лат. *behavior* — поведение) исследовали поведение разных видов животных в лаборатории, но в условиях, часто не имеющих ничего общего с природными.

Представители второго направления, изучающие врожденное, объективно-инстинктивное поведение, в конце прошлого века пришли к выводу, что инстинктивные движения весьма стабильны и поэтому подобно морфологическим признакам могут быть классифицированы (Крэг, 1908; Хейнрот, 1911). Крэг разделил инстинктивный акт на составляющие элементы, введя такие фундаментальные понятия, как побуждение (drive), требующее удовлетворение, и поисковое поведение (appetitive behavior), которое, в свою очередь, складывается из двигательной активности и завершающего акта (consummatory behavior). Следует от-

метить, что исследование поведения, формирующегося под ведущим влиянием врожденных факторов, было начато в XIX в. в России профессором Петербургского университета В. А. Вагнером. Позднее А. Н. Промптов выполнил ряд точных и оригинальных исследований по формированию инстинктивной деятельности у птиц.

Этологическое направление развилось в значительной степени как результат полемики с американской школой бихевиористов, которые пытались объяснить все формы поведения на основе индивидуально приобретенного опыта, отрицая какое бы то ни было значение врожденных факторов. В конечном итоге исследователи пришли к выводу об ошибочности этой точки зрения бихевиористов. В своих концепциях этологи в значительной степени исходили из положения И. П. Павлова, согласно которому в основе формирования индивидуально приобретенного поведения лежат врожденные, безусловно-рефлекторные компоненты.

В начале 20-х гг. XX в. Хейнрот, а затем его последователи К. Лоренц и Н. Тинберген, основали так называемую объективистскую школу, которая делала упор на метод наблюдения в естественных условиях, вне стен лаборатории. Внимание животных, по мнению представителей объективистской школы, привлекают сигналы, иногда довольно сложные. Сигналами могут служить окраска на крыле селезня, красная грудка зарянки и др. Эти сигналы — *релизоры* (releasers) служат как бы ключом, позволяющим высвободить часть внутренней энергии и направить ее по определенному каналу.

В России одним из первых исследователей поведения (инстинктов) был зоолог В. А. Вагнер (1910—1913).

Основоположниками современной этологии являются К. Лоренц (1970) и Н. Тинберген (1975). Ими была основана школа объективного изучения поведения животных непосредственно в природе.

В 1903 г. И. П. Павлов, применив метод условных рефлексов, выявил основные закономерности условно-рефлекторной деятельности и создал учение о высшей нервной деятельности (поведении).

И. С. Бериташвили (1975) сформировал концепцию о психической деятельности. Приоритет в разработке рассудочной деятельности животных принадлежит Л. В. Крушинскому (1993).

В отличие от зарубежных этологов отечественные исследователи поведения (Л. В. Крушинский, А. Д. Слоним — физиологическое изучение ВНД) подходят к решению задач поведения животных, изучая его механизмы. Представители школы К. Лоренца исследуют внешние компоненты сложных поведенческих актов, получая объективную информацию о построении поведенческого акта.

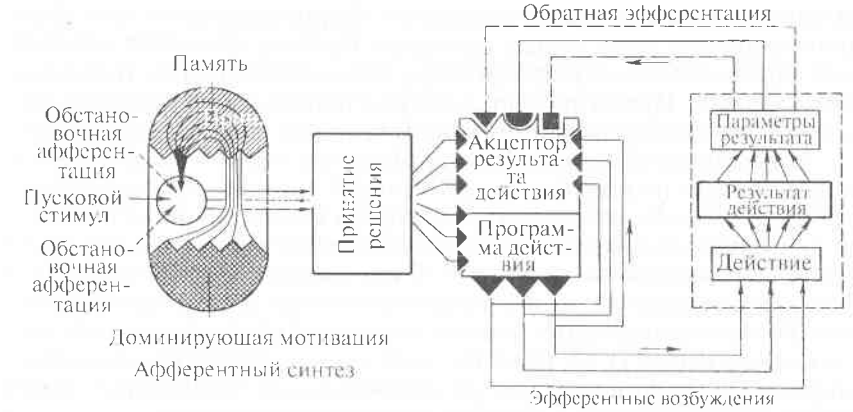


Рис. 92. Схема функциональной системы, обеспечивающей сложный поведенческий акт (по П. К. Анохину)

Итак, современная этология развивается по двум основным объективным направлениям. Последователи школы И. П. Павлова изучают физиологические механизмы поведенческих реакций. Это такие ученые, как Л. Крушинский, Н. Купалов, А. Сыренский и многие другие. Принципиально новый в изучении поведения подход с позиций теории функциональных систем, созданной П. К. Анохиным (1968) (рис. 92).

Представители второго направления, ученые школы К. Лоренца и Н. Тинбергена, исследуют в основном инстинктивные реакции поведения.

23.1.4. ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННАЯ АДАПТИВНАЯ ФОРМА ПОВЕДЕНИЯ, ОБУСЛОВЛЕННАЯ ВРОЖДЕННЫМИ МЕХАНИЗМАМИ

Поведенческие акты являются результатом формирования в организме поведенческих функциональных систем — результатом объединения различных по сложности структур и процессов в целях осуществления поведенческого акта.

Одни системы генетически обусловлены. Они обеспечивают инстинктивные формы поведения — *инстинкты*.

Другие системы формируются в процессе индивидуальной жизни животных. Благодаря образованию условных рефлексов в процессе жизни в зависимости от условий формируются более сложные нервно-динамические детерминантные поведенческие

функциональные системы. По каждому конкретному поводу организм, чтобы обеспечить выживание и комфорт, формирует новые взаимосвязи между отдельными структурами, органами, процессами, новое индивидуальное поведение. Еще более сложные по механизму организации формы поведения связаны со способностью животных улавливать простейшие законы, связывающие предметы, явления, и оперировать этими законами при построении программы адаптивного поведения.

Закономерности формирования генетически обусловленных поведенческих функциональных систем выявлены исследованиями П. К. Анохина (1935). Им были вскрыты узловые звенья и механизмы деятельности функциональной системы: пусковой афферентации, центральное, эфферентное, периферических исполнительных органов, обратной афферентации о параметрах приспособительной реакции с акцептором результатов действия. *Поведенческая реакция* связана с формированием программы действия в центральном звене — нервном центре в процессе анализа и синтеза поступившей туда информации об изменившихся условиях внешней или внутренней среды, с накоплением в нервном центре «специфической энергии». Программа действия через эфферентные нервные проводники и путем изменения гормонального статуса поступает к периферическим исполнительным органам и вызывает то или иное поведение, направленное на удовлетворение определенных побуждений, потребностей, поддержание гомеостаза. Рецепторы звена обратной афферентации воспринимают параметры приспособительной реакции, по афферентным проводникам передают эту информацию в акцептор действия. Акцептор результатов действия в нервном центре сличает реальные результаты с предсказанными, с программой действия.

Обычно разрядке нервного центра от накопившейся «специфической энергии» препятствует некий тормозной механизм — «замок» (К. Лоренц, 1947). Под действием специфических, ключевых (*релизеров*) раздражителей приходит в действие так называемый *врожденный размыкательный* (*разрешающий, пусковой*) *механизм*, который устраняет торможение и способствует разрядке соответствующего центра, проявляется действие программы, заканчивающееся приспособительной реакцией. Каждый вид животных обладает своим репертуаром движений.

Раздражения мозга, вызывающие изменение поведения, — это пусковой акт. Центральное звено системы представляет констелляции (совокупности, ансамбли) нейронов, которые отвечают за определенный шаблон (паттерн) поведения. Регулирующая роль принадлежит почти всем отделам центральной нервной системы — продолговатому и среднему мозгу, ретикулярной форма-

ции, промежуточному мозгу, лимбической системе, подкорковым ядрам, коре больших полушарий. Корковые нейроны являются важнейшими для регулирования последовательного включения определенных структур функциональной системы.

В лимбической системе формируются побуждения или биологические мотивации, которые обусловливают сложные инстинкты — пищевые, самосохранения, продолжения рода и др. В зависимости от локализации раздражаемой электрическим током структуры мозга наблюдают элементарные реакции поведения или целостные сложные акты.

Онтогенетическое развитие функциональной системы происходит избирательно. Раньше созревают функциональные системы, их отдельные компоненты в той степени, которая необходима для осуществления приспособительной функции в условиях соответствующего возрастного периода. Избирательное и ускоренное по темпам развитие разнообразных по качеству и локализации структурных образований и процессов, которые объединяясь, интегрируют полноценную функциональную систему, называется *системогенезом*. Избирательное и гетерохронное развитие структур и процессов организма не связано с равномерным созреванием органа как целого, а может касаться лишь нескольких его структурных элементов, участвующих в широких центрально-периферических функциональных объединениях (П. К. Анохин, 1969).

23.1.5. КЛАССИЧЕСКАЯ ЭТОЛОГИЯ. ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ И МОДЕЛИ

Основа любого поведенческого акта — движение, поэтому в этологии существует ряд понятий, связанных с реализацией поведения.

Комплексы фиксированных действий (КФД). Понятие о КФД занимает центральное место в классической этологии. КФД — это моторные стереотипы или завершающие акты. КФД включает:

1) стереотипность: КФД состоят из ряда двигательных актов, следующих друг за другом в строгой, определенной заранее и высокоорганизованной последовательности;

2) сложность комплексов движений в отличие от простых рефлексов;

3) видовая специфичность: КФД проявляется у всех особей данного вида (аналогов пола, возраста и физиологического состояния);

4) возникновение при действии простых, но высокоспецифических стимулов; КФД — это самоистощающаяся реакция, которую трудно вызвать вновь. Раздражители лишь запускают КФД

«пусковые стимулы», которые продолжаются при изменении ситуации;

5) независимость от прошлого опыта: КФД осуществляются с первого проявления стимула (т. е. по принципу безусловного рефлекса, по И. П. Павлову). Например, реакция открытия клюва у птенцов при появлении у гнезда родителей или закатывания яйца в гнездо гусем.

Знаковые стимулы. Это простые, но специфические стимулы, запускающие КФД — стимул объекта, или релизеры. Для их изучения используют модели или искусственные объекты, роль которых изучают при исследовании КФД. Примером являются модели для вызывания агрессивного поведения корюшки. У самца корюшки во время брачного сезона краснеет брюшко, и он проявляет агрессивное территориальное поведение.

Специфическая энергия КФД. Принято считать, что КФД являются врожденными и их проявления тормозятся временным разрешающим механизмом (ВРМ) — активным торможением в центральной нервной системе. ВРМ локализован в определенном участке мозга, его деятельность направлена на подавление активного торможения. ВРМ запускается высокоспециализированным стимулом, который как ключ запускает ВРМ и в результате становится вторым проявлением комплекса фиксирующих действий.

Специфическая энергия КФД — самоистощающаяся. К. Лоренц объясняет это понятие энергетической моделью поведения. Согласно ей каждый КФД имеет свой «резервуар» энергии. Энергия накапливается, когда нет КФД, и снижается при выполнении двигательных актов. По мере накопления специальной энергии вырастает легкость запускания реакции при переполнении резервуаров. КФД может запускаться и без стимула — «активность вхолостую».

23.1.6. КЛАССИЧЕСКАЯ ЗООПСИХОЛОГИЯ

Зоопсихология — раздел учения о поведении животных, изучающий организацию высшей нервной деятельности, ее сложных механизмов. К. Э. Фабри (1976) определяет предмет зоопсихологии как науки «о проявлениях, закономерностях и эволюции психического отражения на уровне животного, о происхождении и развитии в онто- и филогенезе психических процессов у животных и о предпосылках и предыстории человеческого сознания».

В развитие зоопсихологии большой вклад внесли русские ученые. Н. Н. Ладыгина-Котс (1917—1919) методом «проблемной клетки» изучала скорость решения задач у обезьян. Н. К. Купалов

(1964) исследовал сложные формы поведения у собак в ситуации выбора решения следования для достижения той или иной цели. А. Д. Слоним (1976) показал влияние факторов внешней среды на поведение. Л. В. Крушинский (1970) сравнивал сложные формы научения животных: экстраполяционные рефлексы, ассоциации, элементы рассудочной деятельности.

В противоположность этологии зоопсихологи ищут общие законы поведения. Зоопсихология XX в. основывалась на объективном изучении процессов обучения животных, характерной особенностью ее стал переход от сравнительной психологии при исследовании нескольких видов к исследованию млекопитающих, в основном крыс. Одной из причин этого явления стало возникновение бихевиоризма.

В настоящее время наблюдается тенденция к сближению этологии и зоопсихологии.

23.2. ФОРМЫ И СИСТЕМЫ ПОВЕДЕНИЯ

Поведение включает в себя почти любой вид активности, проявляемой индивидуумом. Исследователи, как в любой другой науке, стремятся выделить определенные структурные единицы — разделы поведения. Одно время поведение классифицировали как инстинктивное или обучаемое. Теперь единицей для изучения поведения служит образец поведения, или унитарная реакция поведения (по Л. В. Крушинскому). *Образец поведения* — единица, имеющая свою специфическую функцию, которую нельзя подразделить на более мелкие, не нарушив ее.

Классифицировать образцы поведения можно различными методами, но основной и наиболее приемлемый из них — это классификация по функциям, приспособительному эффекту поведения. Согласно такой классификации все образцы поведения можно объединить в девять систем, которые Крушинский (1962) назвал *общими биологическими формами поведения*: половое; пищевое; исследовательское; агонистическое, т. е. приспособительное в ситуации конфликтов с другими животными; родительское; доминирующая иерархия; территориальное; комфортное; социальное.

Л. М. Баскин (1976) при рассмотрении форм поведения копытных выделил следующие типы активности: пищевую, оборонительную, материнскую, социальную, комфортную.

Вместе взятые формы поведения образуют *систему поведения*, имеющую общую основную функцию. Эти функциональные системы формируются на высшем уровне организации организма. Все формы поведения включают в себя в той или иной степени наследуемые (инстинктивные) реакции или приобретенные, возникающие в результате собственного опыта.

Различают врожденные, приобретенные, реактивные и когнитивные формы поведения. Любая форма поведения проявляется на трех уровнях: поведенческом (двигательном), системном, тканевом.

Пищевое поведение. Эта форма поведения включает в себя различные состояния двигательных и вегетативных реакций организма, связанные с поиском и приемом корма.

Новорожденные нормально развитые млекопитающие (жеребята, телята, ягнята, козлята, поросята и др.) после облизывания матерью тянутся к молочной железе, активно сосут молозиво. Животные в течение выпаса активно в разное время дня поедают избирательно разные растения, покрывая потребности организма в пище. Формирование пищевого поведения путем интеграции врожденных и приобретенных форм поведения происходит в течение всей жизни организма. Наиболее общим раздражителем, вызывающим пищедобывательную реакцию у незрелорождающихся детенышей, является теплая поверхность материнского тела, у зрелорождающихся и взрослых животных — обонятельные, зрительные и слуховые раздражения.

Животные одни корма предпочитают, другие отвергают; корм поедают в течение определенного времени до насыщения, через различные интервалы времени.

Гомеостатическое и комфортное поведение. Комфортное поведение, как и гомеостатическое, связано с поддержанием оптимальных для организма условий существования.

Гомеостатическое поведение обеспечивает постоянство внутренней среды. Оно проявляется мочеиспусканием и дефекацией с предшествующими им свойственными каждому виду и полу животных ритуальными движениями.

Мочеиспускание и дефекация осуществляются у каждого вида животных различное число раз, при этом выделяются различное количество мочи и кала. Животные отыскивают и поедают в первую очередь те кормовые травы, корма, которые содержат необходимые для организма вещества.

Комфортное поведение — различные сочетания двигательных реакций, связанные с поиском и созданием комфортных внешних условий (переход в тень или на припек при низкой температуре, в укрытие, на сухую или влажную, гладкую, мягкую поверхность, в теплое помещение или в выгульный двор), устранением действий неблагоприятных факторов (облизывание, почесывание, купание и т. д.), стремлением к возвращению домой (англ. «хоуминг»), выпасному участку, месту отдыха, на свою территорию. Все они так или иначе связаны с обеспечением гомеостаза.

Пассивное или активное оборонительное поведение. Животным свойствен рефлекс осторожности, который проявляется насторо-

женностью, пугливостью, прятанием, оцепенением, неподвижностью, затаиванием. Оказавшись в опасности, животные быстро ориентируются в ситуации и осуществляют целесообразную оборонительную поведенческую реакцию. Так, лошади не «желают» входить в станок, вагон. Очень распространена пассивная поведенческая реакция — это бегство (отступление) животных от опасности.

Активное оборонительное поведение у животных обычно обнаруживается по хорошо заметным признакам: изменению позы, положения головы, ушей, мышц морды, хвоста. Лошади могут фыркать, ржать, взвизгивать. Быки издают приглушенный рев. Большинство животных, попадая в ситуацию, при которой необходима оборона, выбирают тактику нападения на противника.

Сенсорные системы животных тонко воспринимают и анализируют информацию из внешнего мира. Домашние животные улавливают предвестники тектонических катастроф, запахи, похолодание, реагируют определенной оборонительной поведенческой реакцией. Отказываются поедать корм, пить воду, если от кормушки, ведер пахнет нефтью, креолином, лизолом. Спасаются бегством, когда почувствуют запахи или звуки, идущие от зверей.

Исследовательское поведение. Многим животным свойствен инстинкт новизны. При новом, необычном явлении у животных вначале проявляется рефлекс биологической осторожности, а затем исследовательское поведение. Приемы исследования внешней среды у многих животных в основном однотипны. Это визуальная оценка. Сначала животное осматривает все окружающее, обнюхивает пол, стены, перегородки, кормушки. Все поведение направлено на восстановление утраченного быта, установление пригодности для существования, получения корма, воды, отдыха.

Игровое поведение. Проявляется у животных через 2...3 нед после рождения. Жеребята, телята, ягнята, козлята начинают совершать резкие движения, подскакивать вверх, в сторону. При групповом содержании игровое поведение проявляется в бегании по прямой вперегонки, бодании, лизании друг друга, взбирании на возвышения. Животные, симпатизирующие друг другу, трутся головами, прыгают, борются, сопровождают друг друга.

Подражательное поведение. Эта форма поведения проявляется в подражании поведению другого животного. Молодые животные подражают, копируют поведение матери, взрослые копируют поведение других особей.

Экстраполяционное поведение. Выражается в принятии животным позитивного решения и осуществлении адаптивного поведения в сложных жизненных ситуациях. Описано много примеров разумного поведения животных в сложных жизненных ситуациях, указывающих на значительную экстраполяционную способность у

животных. Например, в Кировоградской области в одном из колхозов к тракторному стану, хромая, подошла лосиха. Она была ранена, позволила оказать ей лечебную помощь. Другой пример: в лаборатории И. П. Павлова одна из собак после операции изолирования малого желудочка подвергалась разъедающему действию желудочного сока. Ее содержали на привязи в лаборатории. Вскоре она стала разрушать штукатурку стены и лежать на ней: вытекающий желудочный сок проникал в штукатурку, брюхо собаки было сухим, раздражение кожи уменьшилось.

Сообразительность свойственна и другим животным. Многие животные при тяжелых ранениях доверяют человеку оказывать им лечебную помощь.

Поведение в экстремальных ситуациях. В экстремальных ситуациях животные осуществляют позитивные и негативные реакции. Так, при гибели сотоварищей в стаде крупного рогатого скота животные резко возбуждаются, ревут. Ч. Дарвин описал случаи, когда животные кормили своих состарившихся и больных родичей. Ю. Г. Горелов, изучавший поведение горных баранов в заповеднике, наблюдал, что место на водопое, пастбище бараны всегда уступают состарившемуся самцу стада. Но животные бывают и далеки от всякой жалости, проявляют негативную поведенческую реакцию, выгоняют раненого или больного товарища из стада или же забивают его до смерти.

Поведение в критических ситуациях. У животных в критических ситуациях могут проявляться высокие адаптационные способности поведенческой реакции. Руководствуясь памятью вида, индивидуальным опытом, они находят пути позитивного выхода из создавшейся обстановки. Животные улавливают раньше людей надвигающуюся катастрофу. «Прогнозировать», «предвидеть» землетрясение, цунами способны собаки, лошади, крупный рогатый скот, кошки проявляют беспокойство, убегают, заранее покидают свои помещения. Во время бурана или метели на воле животные поворачиваются задом к ветру или переходят в затишье (с подветренной стороны кустов, оврагов, обрывов). В степной зоне, подгоняемые ветром, лошади могут уходить за 40...60 км, овцы — за 20...30 км от своих пастбищ. Животным свойственно чувство дома, при всяких критических ситуациях (пожар и др.) они бегут в свой двор, помещение, стойла.

Аномальное (ненормальное) поведение. У животных ненормальные формы поведения выражаются в настойчивом влечении к отдельным веществам, которые не являются кормом, подкормками и вкусовыми приправами, в муравьевании (принятии «муравьиных ванн», некоторые птицы ложатся с распущенными крыльями на муравейники), предпочтении винной и пивной барды (у взрослых свиней), в легком привыкании к красным мухоморам (овцы

некоторых популяций), к листьям и плодам кофе (козы), в чрезмерной агрессивности или трусости.

Аутопрофилактика и аутосанация как формы поведения животных. Аутопрофилактика — предупреждение болезней и аутосанация (самолечение) проявляются в многосторонних поведенческих реакциях животных в целях поддержания здоровья. После сна животные напряженно потягиваются, отряхиваются, вздрагивают, валяются, массируют некоторые участки тела, способствуя нормальному кровоснабжению.

Многие животные, содержащиеся в стойлах, поддерживают в них чистоту, дефекацию и мочеиспускание совершают в одном месте. Весной во время линьки для освобождения от волос они чешутся о заборы, столбы, загороди.

Животные отыскивают и поедают лечебные травы; могут отличать ядовитую траву от съедобной. Информация о пользе и вреде различных растений, накопленная видом в течение эволюционного развития, закрепилась в памяти животных и стала их наследственным признаком. При недостатке в корме домашних животных белка, минеральных веществ у них часто бывает извращение пищевого влечения, развивается стремление к мясоедению (поеданию мелких животных), поеданию костей, остатков саманных и глинобитных изделий, древесного угля.

Животные для защиты от нападения кожного и полостного оводов укрываются в воде, в темных помещениях, на хорошо обдуваемых возвышенных местах. При поражении кровососами и власоедами они позволяют птицам собирать с тела паразитов. Лизанием животные вычищают и заживляют полученные раны. Доказано, что в слюне содержится лизоцим, активно разрушающий многие микробы.

Сон. Это поведенческая адаптивная реакция, проявляющаяся во временном прекращении сигнальной и замыкательной деятельности коры больших полушарий головного мозга, расслаблении мышц, урежении дыхания, сокращений сердца, снижении интенсивности обменных процессов. Сон в системе форм поведения относят к комфортному поведению.

Сон бывает м о н о ф а з н ы й — с однократным чередованием сна и бодрствования в течение суток; п о л и ф а з н ы й — с многократными сменами в течение суток периодов сна и бодрствования.

По характеру течения различают: м е д л е н н ы й (ортодоксальный) и б ы с т р ы й (парадоксальный) сон.

Бодрствование характеризуется β-ритмом волн биотоков мозга, дремота — α-ритмом, начало сна — с-ритмом, сон — д-ритмом, глубокий сон — ε-ритмом волн биотоков головного мозга.

Быстрый сон периодически сменяется медленным сном. Быстрый сон проявляется β-ритмом волн биотоков головного мозга,

сторожевым бодрствованием, сопровождающимся движением глаз, хвоста, сосательными движениями, подергиванием конечностей, увеличением частоты пульса, давления крови в сосудах, частоты дыхания. В течение сна отмечают 4...6 циклов быстрого сна продолжительностью около 20 мин. В период быстрого сна проявляются сновидения (различные комбинации впечатлений, зрительных образов).

М е х а н и з м р а з в и т и я с н а следующий. В ретикулярной формации среднего мозга располагается центр бодрствования, обеспечивающий десинхронизацию корковых процессов. В гипоталамусе располагается центр сна, обеспечивающий синхронизацию корковых процессов, разлитое торможение, сон. Уменьшение потока импульсов с рецепторов в центральную нервную систему, утомление сенсорных систем сопровождается активацией центра сна, синхронизацией корковых процессов.

У животных сон полифазный, чаще из 6...8 периодов, общей продолжительностью 3,5...6 ч. У некоторых животных сон более продолжительный (свиньи, птицы). Продолжительность быстрого сна от всего времени сна составляет у свиней 8...9 %, жвачных — 3...4 (у 8-суточных ягнят — 16 %), у лошадей — около 6 %.

У некоторых видов животных сон с е з о н н ы й.

Сон, вызванный наркотическими веществами, называется *наркотическим*, а вызванный патологическими процессами — *патологическим*.

Сноподобное состояние, вызванное внушением или сильными резкими воздействиями на организм, называется *гипнозом,* а его глубокая стадия — *сомнабулизмом*.

Половое поведение. Эта форма поведения проявляется в поиске полового партнера, в борьбе за обладание половым партнером, в ухаживании (половом ритуале), в совокуплении, в реакциях, направленных на воспроизведение себе подобных и сохранение биологического вида. У разных видов животных эти реакции имеют общие и специфические для каждого вида признаки.

Самец у всех видов животных завоевывает самку, в большей степени следуя законам боя и ухаживания. Главнейший возбудитель самца — специфический запаховый раздражитель самки. Половое ритуальное поведение и совокупление самца и самки у разных видов животных имеют свои особенности, вызываются определенными стимулами, в определенных ситуациях, используются для видового общения, у особи одного вида формы поведения одинаковы. Рефлекс неподвижности самки служит сигналом готовности к совокуплению для самца.

Родительское поведение (материнское и отцовское). Эта форма поведения проявляется во взаимодействиях родителей и детены-

шей, связанных с ухаживанием, обеспечением комфортных условий, выкармливанием и защитой потомства.

В большей степени родительское поведение проявляется у матерей. Материнское поведение у животных обеспечивает надежное выращивание и сохранение приплода. Перед родами животные удаляются, готовят логово. После родов мать облизывает детенышей. В первые 3...4 ч после рождения устанавливаются визуальная, акустическая и ольфакторная связи между матерью и детенышами. В это время детеныши и мать запоминают зрительные образы, обонятельные признаки и звуковые сигналы друг друга. Позже детеныши начинают следовать за матерью.

Новорожденные млекопитающие и птицы нуждаются в специфических условиях жизни: оптимальной темературе и определенном режиме питания. Матери новорожденных в меру своего «разума» создают детенышам оптимальный микроклимат (выбирают место, устраивают гнездо, обогревают), осуществляют важный гигиенический процесс — облизывание, съедают кал детенышей, несколько раз в сутки кормят молоком, обладающим в первые дни после родов (молозиво) иммунным и бактерицидным действием.

При стадном содержании родители охраняют и защищают своих детенышей. Матери и отцы многих видов животных проявляют большую самоотверженность при выращивании потомства. У млекопитающих они занимаются воспитанием и обучением своего потомства, удерживают приплод около себя. Детенышей, которые оказываются далеко, матери подзывают голосом, непослушных подталкивают головой, наказывают кусанием; совместно играют. Издаваемыми звуками детеныши и матери извещают друг друга о своих намерениях. Матери многих видов млекопитающих переживают разлуку со своими детенышами, беспокоятся, ищут свой приплод. У всех домашних животных выражено чувство материнства; самки могут выращивать детенышей-приемышей своего и другого вида.

Типы социального поведения. На базе брачно-семейных отношений у животных формируются различные виды социального и общественного поведения. Общественные отношения у животных появляются в процессе онтогенеза благодаря наличию врожденных механизмов, обеспечивающих возможность устанавливать контакты с особями своего вида с помощью определенных сигналов (запечатления родителей, подражания, агрессии, симпатии и др.).

Стадное поведение. Животным свойствен общественный инстинкт, проявляющийся в стремлении к объединению в группу, стадо, стаю, пару, семью.

Групповой (стадный) образ жизни имеет преимущества в защите от хищников, непогоды (ветра, мороза, метели), в обеспечении

кормом, в возможности передачи опыта взрослых особей молодым через подражание и обучение. Для стада, группы характерны привязанность особей друг к другу и территории, определенные формы взаимоотношений.

В группе (стаде) взаимоотношения строятся по доминантно-иерархическому принципу во главе с вожаками. Вначале при объединении в группу (стадо) между особями происходит выяснение отношений в виде схваток, погони, демонстраций угрозы и иных форм агрессии. Победитель в сватках становится доминантом. Доминирующее положение в группах всегда занимает особь с сильным типом высшей нервной деятельности, с более низким содержанием гормона кортизола в крови, агрессивное, имеющее большую массу, чаще это самцы. Старая самка, которая по сравнению с самцами обладает большим индивидуальным опытом, большой физической силой, становится лидером.

Доминант управляет поведением подчиненных ему особей стада, метит территорию, поддерживает иерархию, изгоняет соперничающих самцов.

Лидер становится активным в экстремальных ситуациях, воздействует на характер поведения группы, прекращает драки, заботится о молодняке.

Особи, выбывающие из активной борьбы в процессе объединения животных в группу (стадо), занимают низшие ранги, проявляют подчиненное поведение по взаимному расположению в пространстве и в виде определенных форм взаимоотношений. Сложившаяся форма взаимоотношений поддерживается ритуальными формами поведения благодаря коммуникации животных.

Ритуальные формы поведения. У животных при их взаимодействии в различных ситуациях, установлении общения между особями существенную роль играют ритуалы — стандартные формы поведения особей одного вида, позитивные или негативные демонстрации движений, информационные воздействия.

Ритуальное поведение представляет собой комплекс поведенческих приемов, которые возникают у животных в процессе общения в тех или иных целях. В ритуальном поведении как сигнальные раздражители используются эволюционно преобразованные какие-либо формы поведения, чаще всего смешенной активности, или различные черты морфологии животного. В ответ на эти сигнальные раздражители другие особи вида реагируют соответствующим образом.

Смешанные действия — это такие поведенческие акты, которые переходят из одного типа поведения в ритуальное поведение, не связанное с типом поведения, из которого этот или иной поведенческий акт перенесен.

Поскольку смешанные действия обычно привязаны к социальным константам, они в ходе эволюции приобретают вторичную сигнальную функцию, становятся знаками внутреннего состояния особи, элементами видового кода общения. Этот процесс преобразования назван *ритуализацией*, а сигнальные раздражители — *социальными релизерами*. Выразительность ритуальных действий может подчеркиваться и некоторыми морфологическими признаками (яркой окраской, большими острыми зубами, рогами). В состав сигнальных раздражителей входят специфические звуки, запахи, тактильные сигналы.

Например, в позу подчинения часто входит составляющая — отворачивание от доминирующих особей (перенесенная из типа поведения — стремления к бегству под влиянием страха), а в позу доминирования — голова вперед (перенесена из типа поведения — стремления к нападению).

Форм ритуального поведения много: бытовые ритуалы, половые ритуальные поведения самца и самки; родительское ритуальное поведение самца-отца и самки-матери; ритуальное поведение вожака — доминанта, лидера, особей рангами ниже в разных условиях и в различных связях — проявлением агрессии или дружелюбия, подстрекательством, сигнализацией, поддержанием опрятности, предстоящим совокуплением, родами, охраной территории, поиском и приемом корма и воды, воспитанием потомства и др. У каждого вида животных они проявляются своеобразно, имеют особенности, характерные черты. Все они возникли из бытовых приемов в процессе эволюции, специализировались в своем назначении.

В целях поддержания опрятности животные трут загрязненные участки тела о различные предметы, валяются, отряхиваются, купаются. При выражении дружелюбия ритуальное поведение сводится к взаимному приветствию, влечению. Животные, отдыхая, стоят или лежат на некотором расстоянии друг от друга, предпочитают отдых в затемненных помещениях, под навесом. У доминирующих животных знакомство всегда начинается с взаимного запугивания, фырканья, сопения, разгребания земли, виляния хвостом, приложения ушей и оттягивания назад, издавания звуков. Подчинение проявляется в выражении смирения, покорности, отворачивании головы.

В брачный период самки всех видов животных, пришедшие в половое возбуждение, распространяют специфический запах, беспокоятся, переступают ногами, издают звуки, не ложатся. Самец обнаруживает самку по запаху, подходит к ней, обнюхивает, касается мордой шеи, холки, спины, паха, области вульвы. У каждого вида животных при этом проявляются и специфические поведенческие реакции. Самка может активно прижиматься к самцу, тереться о его голову, шею, издавать звуки, часто вертеть хвостом,

принимать позу готовности к совокуплению. Самцы проявляют агрессию к своим соперникам, самцам другого вида, к человеку. Если знакомство самца и самки заканчивается обоюдным влечением, самка принимает необходимую позу и встреча заканчивается спариванием.

Ритуальное поведение самки-матери проявляется в обнюхивании, облизывании, осматривании детенышей, в издании призывных звуков при разлучении и встречах. Перед родами самка готовит логово. При призывных звуках детенышей самка-мать и самец-отец становятся возбужденными, агрессивными. При стадном содержании животные-родители тщательно охраняют и защищают своих детенышей.

23.3. ЭВОЛЮЦИЯ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ В ФИЛОГЕНЕЗЕ

Один из основных аспектов поведения, определяющий его смысл, — это адаптация организма к среде его обитания. Изучая поведенческие реакции, необходимо рассматривать их неотрывно от эволюции вида. Поведенческие реакции зависят от возможностей нервной системы животного, ее развитие определяет уровень и вид адаптации животного.

В эволюции нервной системы выявлены две главные тенденции: одна ведет к *дифференциации*, когда различные нейроны и их части специализируются в определенной деятельности, другая — к *сегрегации*, при которой сходные единицы группировались вместе.

Главные стереотипные (врожденные) способы адаптации — это *таксисы* (непосредственное ориентирование организма по отношению к стимулам), *рефлексы* и *инстинкты*. Приобретенные способы адаптации более изменчивые, к ним относят обучение и мышление.

23.3.1. ТАКСИСЫ

Таксисы представляют собой простейшую форму адаптативного поведения, определяющую взаимодействие организма с окружающей средой на ранних этапах эволюции. Таксисы — доминирующие способы адаптации у простейших и многоклеточных. Их роль на последних ступенях эволюции резко падает. У позвоночных животных таксисы отсутствуют и заменены более совершенным механизмом адаптации.

Таксис представляет собой ориентацию организма по отношению к некоторым факторам внешней среды. Случайный отход или

приближение не является таксисом, так как направленная ориентация не определяется специфическим стимулом. Примером таксиса служит ориентация, направленная на сохранение одинаковой стимуляции двух симметричных рецепторов или попеременное движение вправо и влево, уравновешивание стимуляции в последующих интервалах времени. Например, организм может ориентироваться по отношению к источнику света таким образом, что оба глаза будут получать одинаковую стимуляцию. Такая ориентация, постоянно и специфично направляемая внешними стимулами, называется таксисом. Если ориентация и движение животного направлены к источнику стимула — это положительный таксис, если в сторону от него — отрицательный. Таксисы различают по характеру вызывающих их стимулов (фототаксис, хемотаксис, геотаксис). *Простейший таксис* — вынужденные ориентация или движение, когда адаптация организма представляется простым автоматическим врожденным актом в ответ на стимул. В других случаях таксис может быть элементом сложного поведения, при котором реакция высокоспецифичных триггеров, или данный таксис, включен в инстинкт. Например, нормальная ориентация рыбы вентральной поверхностью книзу зависит одновременно от фото- и гравитационного таксиса. Так, если свет сбоку, то рыба ориентируется под углом вверх или вниз. Если исключить гравитацию путем разрушения лабиринта внутреннего уха, то рыба ориентируется перпендикулярно по отношению к свету и может даже оказаться перевернутой животом вверх.

23.3.2. РЕФЛЕКСЫ

Безусловный рефлекс (по И. П. Павлову) — следующий вид адаптивного поведения. Рефлексы — это относительно стереотипные и фиксированные ответные реакции организма на воздействие различных стимулов как результат врожденных нервных механизмов. Рефлексы могут замыкаться на различных уровнях нервной системы и быть различными по степени сложности. Теоретически все реакции можно объяснить на основе отдельных рефлексов, но практически это довольно трудно. Тем не менее рефлекторная реакция — один из главных видов адаптации в животном мире. Но в эволюционном ряду безусловные рефлексы затушевываются более высокими видами приспособительных реакций.

23.3.3. ИНСТИНКТЫ

Инстинкты — сложнейшие акты врожденного поведения. В прошлом проблема инстинкта была предметом многих разноречивых толкований: так как термин «инстинкт» с самого начала приобрел значение некой таинственной виталистической силы, которая побуждает организм к действию и направляет его путь «мудростью природы». Наука установила, что при осуществлении инстинктивного акта не освобождается никакая специфическая энергия, помимо энергии, связанной с обменом веществ. Инстинктивное поведение, как и все другие его формы, адаптивно, имеет определенную направленность, и приписывать специфическую цель как животным, так и природе — серьезная теологическая ошибка, несовместимая с материалистическим мировоззрением. Одной из ранних попыток упростить толкование инстинкта было введение трех критериев инстинктивного поведения: оно не должно быть приобретенным, характерным для вида, адаптивным.

Трудно выделить у высших животных в поведении врожденные и приобретенные элементы и быть уверенным, что обучение не повлияло на их поведение. Например, не все кошки ловят мышей, хотя эта реакция считалась инстинктивной; оказалось, что котята должны увидеть, как это делают взрослые кошки.

К проблеме инстинктивного поведения вновь обратились после работ Конрада Лоренца. Он считал, что обнаружил механизмы инстинктов в чистом виде, которыми являются релизеры — специальные сигналы животных, автоматически вызывающие реакцию у сородичей. В связи с этим стали уделять основное внимание врожденным составляющим поведения, тщательно отделяя их от приобретенных. Европейские этологи (К. Лоренц, Н. Тинберген), исследуя поведение животных в естественных условиях, детализируют поведение, чтобы вычленить инстинктивные акты; их внимание направлено в основном на изучение поведения родителей и потомков, группового и полового.

Американские психологи и физиологи интересуются главным образом изучением процессов, лежащих в основе поведения, обусловленного чувством голода, жажды, агрессии, страха, полового влечения, температурной регуляцией. Объект их исследований — млекопитающие животные. Ученые изучают нейрофизиологические механизмы этих процессов.

Наиболее полная и общая теория выдвинута этологами. Они указывают на два важных момента, отличающих инстинктивное поведение от таксисов и рефлексов. Во-первых, зависимость инстинктивного поведения от состояния внутренней среды организма. Например, многие проявления полового поведения зависят от наличия половых гормонов. Во-вторых, раздражители являются только триггерами инстинктивного поведения и не обязательны для осуществления всего акта. Серый гусь, например, как правило, возвращает в гнездо выкатившееся яйцо, толкая его клювом, и продолжает эти толкательные движения даже в том случае, если яйцо перекатилось (смешение активности) через гнездо.

Ч. Дарвин под инстинктом понимал ту часть поведения животных, которая характерна для данного вида и закреплена за представителями этого вида наследственно. Эволюционное учение Дарвина легло в основу теоретического положения школы И. П. Павлова о врожденных функциях нервной системы. Система безусловных рефлексов была изучена на работе слюнных желез и внутренних органов (К. М. Быков и его школа). В меньшей степени изучены двигательные (общеповеденческие) рефлексы.

Согласно немецкому зоологу Циглеру (1914) инстинктивное действие характеризуется тем, что оно:

1) наследственно, т. е. побуждение и способность к действию принадлежат к числу наследственных свойств вида или расы;

2) не требует предварительного научения;

3) одинаково у всех народов, индивидуумов и рас;

4) соответствует телесной организации животного, т. е. находится в связи с нормальным употреблением ею органов;

5) приспособлено к естественным условиям жизни, часто даже в связи с регулярными естественными изменениями этих условий, например со временами года.

В противоположность инстинкту рассудочное действие характеризуется тем, что оно:

1) приобретено в течение индивидуальной жизни, т. е. основано на жизненном опыте;

2) требует предварительного научения, опыта «усвоения» упражнения;

3) хотя и допускается строением органов, но не обусловливается ими;

4) выполняется различно на основании предшествующего опыту впечатления, приспособленности к условиям жизни индивидуума.

В настоящее время инстинктом называют все не зависящие от воспитания действия животных. Инстинктивное поведение построено на безусловном рефлексе и состоит из цепи рефлексов. Оно основано на специфических для данного вида нормах движений (эндогенные автоматизмы), а также на специфических для данного вида нормах реагирования.

Инстинктивное поведение есть специфическое видовое поведение, которое надо рассматривать с тех же позиций, что и видовое строение тела. Инстинкт — совокупность двигательных актов и сложных форм поведения, свойственных животным данного вида, возникающих на раздражение из внешней и внутренней среды организма и протекающих на фоне высокой возбудимости нервных центров, связанной с осуществлением этих актов.

Инстинктом называется наследственный комплекс реакций на определенные воздействия, определенные изменения условий внешней и внутренней среды, одинаковый у всех особей

вида. Инстинкты — проявления поведенческих актов, обусловливаемых закрепленными эволюцией сложнейшими связями структур и процессов организма.

Реализация инстинкта представляет собой удовлетворение биологических потребностей.

Биологическая потребность — специфическая сила живых организмов, обеспечивающая их связь с внешней средой для самосохранения и саморазвития, источник активности живых систем. Потребность иначе называется *побуждением, мотивацией, драйвом*. Потребность проявляется и усиливается при ощущении недостатка в чем-либо, приобретает доминантный характер, вызывает действие, направленное на ее удовлетворение. Удовлетворение потребности и восстановление биологических констант называется *подкреплением*.

А. Д. Слоним (1949) предложил следующую классификацию инстинктов.

1. Рефлексы, направленные на сохранение внутренней среды и постоянства вещества: пищевые, гомеостатические.

2. Рефлексы, направленные на изменение внешней среды организма: оборонительные, средовые (ситуационные).

3. Рефлексы, связанные с сохранением вида: родительские, половые.

Темброк (1964) выделяет шесть групп врожденного поведения животных:

1. Поведение, определяющее обмен веществ: пищедобывание и прием пищи; мочевыделение и дефекация; запасание пищи; покой и сон; потягивание.

2. Комфортное поведение.

3. Оборонительное поведение.

4. Поведение, связанное с размножением: территориальное поведение, копуляция и спаривание, забота о потомстве.

5. Социальное (групповое) поведение.

6. Формирование пар, постройка гнезд и убежищ.

Виды инстинктов. Соответственно видам потребностей различают следующие виды инстинктов:

1) витальные: направлены на выживание особи, так как неудовлетворение потребности ведет к гибели особи, реализация потребности не требует участия другой особи;

2) зоосоциальные, или ролевые: направлены на выживание вида, эффективное существование группы — «что хорошо виду, то хорошо и тебе»;

3) саморазвития: обращены в будущее, направлены на самосовершенствование рассудочной деятельности.

Витальные инстинкты — пищевой, питьевой, оборонительный (активный и пассивный), регулирования цикла «сон—бодрствование», экономии энергии (сил).

Зоосоциальные, или ролевые, инстинкты — половые (выбор партнера), родительские (разделение роли отца и матери), территориальные (охрана зоны обитания для сохранения ресурсов), эмоциональный резонанс (ускорение социализации — путь возникновения сопереживания, сочувствия, в конце концов — сознания), групповая иерархия (альтруистический эгоизм).

Инстинкты саморазвития — исследовательский, новизны, свободы, имитационный (подражательный), игровой.

Инстинкт осуществляется в несколько последовательных этапов: подготовительный, поисковый, завершающий.

Свойства инстинктов. Инстинктивные поведенческие реакции обладают высокой видовой специфичностью — комплексом фиксированных действий, генетически предопределенных центральной программой. Относительно простые («ключевые») стимулы только запускают стереотипную реакцию, но не определяют ее реализацию.

Инстинкты возникают на специфические раздражители внешней и внутренней среды организма. Они передаются по наследству. В процессе индивидуального развития организма формируются и исчезают, угасают в связи с развитием нервной системы, мозга и гормональной системы. Движущей силой инстинкта является потребность. Дозревают в постнатальный период, значительно увеличиваются связи между нейронами, возрастает роль раздражителя. Изменяются с возрастом. Не требуют научения.

Этологи представляют инстинктивное поведение как сложную иерархию взаимоподчиненных внутренних и внешних влияний, причем на каждом уровне нервная система контролирует специфические инстинктивные акты.

Таким образом, таксисы, рефлексы и инстинкты представляют собой врожденные закрепленные формы адаптивного поведения, преобладающие на ранних стадиях филогенеза. Но рефлексы могут находиться в сложных взаимоотношениях между собой, образуют сложные типы реакций, и с развитием способности к обучению они могут быть легко модифицированы.

23.4. ОБУЧЕНИЕ

23.4.1. ПРИОБРЕТЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ НА ОСНОВЕ НАУЧЕНИЯ

В процессе жизни у животных в зависимости от условий поведенческие реакции совершенствуются, усложняются, повышаются их приспособительные эффекты. Наследственные факторы — гены — не могут предопределить течение онтогенеза независимо

от окружающей среды. Окружающая среда влияет на завершение становления инстинктов в постнатальном онтогенезе. В них быстро вплетаются приобретенные реакции — условные рефлексы. По каждому конкретному поводу организм, чтобы обеспечить выживание и комфорт, формирует новые взаимосвязи между структурами, органами и процессами, новые сложные нервно-динамические детерминантные функциональные системы, обеспечивающие новые индивидуальные формы поведения. Индивидуальный опыт поведения приобретается благодаря научению (П. К. Анохин, 1968; Э. А. Асратян, 1970; Л. Г. Воронин, 1970; А. С. Дмитриев, 1974; Д. Мак-Фарленд, 1988).

Обучение как адаптивная реакция организма в филогенезе существует у червей и насекомых, достигая доминирующего значения у позвоночных животных. Его влияние в значительной степени сказывается на поведении рыб и птиц.

23.4.2. ФОРМЫ НАУЧЕНИЯ

Выделяют следующие формы научения:

облигатное неассоциативное — привыкание (ослабление), суммация (усиление), импринтинг, подражание, латентное научение, когда ассоциативных связей не образуется;

факультативное ассоциативное — классические и инструментальные условные рефлексы;

когнитивное и произвольное — образное психонервное поведение, рассудочная деятельность, вероятностное прогнозирование.

Облигатное неассоциативное научение. Привыкание (габитуация; от англ. habit — привычка) — постепенное уменьшение (ослабление), а затем и прекращение реакций на биологически незначимые агенты, реакций, вызываемых монотонно применяемыми идентичными дискретными стимулами. Изменение условий стимуляции приводит к восстановлению исходной силы реакции — дегабитации (отвыкание).

Суммация — постепенное усиление реакции на многократно повторяющуюся биологически значимую стимуляцию.

Импринтинг (запечатление) (от англ. imprint — оставлять след, запечатлевать, фиксировать) — врожденная реакция новорожденного животного, выражающаяся в следовании за движущимся (удаляющимся) объектом — матерью, предметом, животным, человеком. Благодаря импринтингу развивается привязанность к матери. Реакция следования является основой образования стадных отношений. У новорожденных животных период, в течение которого возможно запечатление, короткий и называется

критическим; он продолжается от 8 до 4...5 сут (у собак между 3-й и 10-й неделями жизни). В течение критического периода меняется пластичность структур центральной нервной системы, формируются соответствующие сенсорные входы. Импринтинг развивается не только на зрительные, но и на слуховые, обонятельные и вкусовые раздражители.

Понятие о запечатлевании впервые введено К. Лоренцем (1935, 1937). Запечатлевание, или импринтинг, заключается в установлении связи в определенный период жизни с объектом внешней среды. Эта связь может проявиться в следовании за любым движущимся объектом, впервые предъявленным животным в первые часы жизни, в приближении к этому объекту, вступлении в контакт с ним (прикосновение, лизание, подача звуков низкого тона — удовольствия и неудовольствия «дистресс реакции»).

Импринтинг имеет следующие характерные свойства: ограничен короткими периодами в жизненном цикле; необратим; возникает при первом предъявлении раздражителя, не требует обучения.

Подражание (имитация) — врожденная реакция копирования поведенческих актов. Подражательное поведение обеспечивает передачу опыта от одной генерации к другой (феномен «сигнальной», негенетической, наследственности), увеличивает возможности онтогенетических функциональных адаптаций. Способность животных воспроизводить рефлекторные акты других животных тем выше, чем выше эволюционное положение вида и степень индивидуального развития особи. Подражание — форма поведения, при которой животное обучается какой-либо реакции, наблюдая за действиями другого.

Подражание особенно важно при формировании поведения у приматов и хищников. Иногда оно проявляется в виде автоматических реакций, близких к импринтингу, — рефлекс «следования». Но иногда наблюдаются и высшие формы подражания по принципу актер — зритель. Ахметов (1941) установил, например, что голубь может научиться определенному поведению перед ящиком с пищей, наблюдая за другим голубем. Харлоу показал, что исполнитель не обязательно должен принадлежать к тому же виду, что и «зритель». Подражание распространено в естественных условиях.

У млекопитающих воспроизведение поведенческих актов начинает проявляться в игровом периоде. Копирование поведенческих актов (в том числе на сигналы благополучия и опасности) хорошо выражено у животных, ведущих групповой образ жизни. Путем подражания молодые животные овладевают массой необходимых навыков.

Латентное научение (от лат. latentis — скрытый) — поведенческая реакция на повторно предъявляемый индифферентный

раздражитель, не подкрепляемый безусловным. На основе первого же знакомства со средой животное вырабатывает определенное «представление» (образ) об ее организации и использует его в качестве поведенческой тактики взаимодействия со средой с целью проверки, корректировки и дальнейшего усовершенствования. Животное не начинает процесс обучения «с нуля» (И. С. Бериташвили, 1975). Латентное обучение определяется как образование связи между индифферентными стимулами или ситуациями без явного подкрепления. Коренное его отличие от описанных форм состоит в отсутствии явного подкрепления или снижения потребности. Кроме того, в момент обучения неясно, происходит заучивание или нет. Этот процесс остается латентным, или скрытым. Латентное обучение — результат исследовательской активности животного в новой ситуации.

Факультативное ассоциативное научение. Врожденные формы поведения и индивидуально приобретенные развиваются у животных в тесной зависимости как от генотипа, так и условий содержания и эксплуатации.

То или иное взаимодействие в различных соотношениях врожденных и условных рефлексов называется *унитарной реакцией*. В зависимости от изменившихся условий среды изменяется соотношение врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании унитарной реакции (Е. М. Каплан, О. Д. Цыренжалова, 1990; М. Е. Иоффе, 1991; С. Н. Хоютин, Л. П. Дмитриева, 1991).

В психологии ассоциация (от лат. associatio — соединение) означает связь между осознаваемыми и неосознаваемыми психическими процессами, которая образуется вследствие их совпадения во времени. Ассоциация — понятие, тождественное временной связи между той или иной сенсорной зоной и корковым представительством центра рефлекторной дуги безусловного рефлекса, образующейся при выработке условного рефлекса.

Различают два основных типа условно-рефлекторного научения, различающихся по методике их выработки: классический условный рефлекс и инструментальный условный рефлекс.

Двигательный условный рефлекс является *классическим ассоциативным условным рефлексом*.

Инструментальные условные рефлексы — это рефлексы, в которых осуществление двигательных реакций является обязательным условием для получения привлекающего безусловного раздражения или для избавления от неблагоприятного раздражения. Эти рефлексы служат животному инструментом для достижения подкрепления, удовлетворения потребности. Биологически полезный результат выступает в качестве подкрепления при выработке инструментального рефлекса. В основе образования инструментально-

го условного рефлекса лежит условно-рефлекторная реакция. Отличия инструментального обучения от условно-рефлекторного в том, что индифферентный раздражитель подкрепляется не каждый раз, а лишь в случае правильной реакции. Примером выработки таких рефлексов может служить ситуационная методика Н. Купалова, по которой исследовали поведение собак в условиях свободного передвижения. Нахождение собаки в определенном месте комнаты являлось условным ответом, который подкреплялся из механической кормушки.

Например, голодное животное находится в станке, за пределами станка на виду лежит корм. Животное производит множество движений к корму. Случайно смещает запирающий механизм и выходит наружу. Если такое сочетание условий повторяется, то животное располагается вблизи запирательного механизма, смещает его и опять выходит наружу, т. е. у него образовался инструментальный двигательный условный рефлекс.

Выработка инструментального условного рефлекса происходит при активации определенного центра, при определенной потребности. Инструментальный условный рефлекс — условный рефлекс второго типа, оперативный условный рефлекс.

Формирование инструментального условного рефлекса, очевидно, связано с когнитивной деятельностью, включающей в себя процессы научения и мышления. Животные узнают об отношениях между событиями, находящимися вне их контроля, и на этой основе формируют соответствующее поведение. Они могут ассоциировать между собой события, не меняя при этом своего поведения. Когнитивная деятельность относится к мыслительным процессам, которые недоступны прямому наблюдению. Животные обладают механизмами обнаружения и узнавания причинных отношений, различают простую причинную связь между двумя событиями.

Животные могут научиться и тому, что два события не связаны между собой. Такую форму научения называют *приобретенной беспомощностью*; такая приобретенная беспомощность замедляет будущее научение в аналогичных условиях.

Улавливание причинно-следственных отношений и способность оперировать этим при формировании программы адаптивного поведения является проявлением элементарного мышления, рассудочной деятельности. Сложное поведение основано на развитии системы временных связей различного типа между нейронами различных структурно-физиологических образований центральной нервной системы, ассоциативных связей. Для восприятия отдельных структурных элементов среды и существующих между ними отношений нейроны мозга объединяются в функциональные констелляции аксодендритными разветвлениями.

Обучение методом проб и ошибок. Этот способ представляет собой усложненный инструментальный рефлекс. Использование его в эволюции при отборе различных адаптивных форм поведения весьма сомнительно, так как на адаптацию какой-либо реакции затрачивается много времени.

На совершенствование психической деятельности направлены инстинкты саморазвития: свободы, исследовательский, новизны, имитационный, игровой. *Инстинкт свободы* — препятствие служит стимулом поиска ответной реакции. *Исследовательский* и *инстинкт новизны* обусловливаются потребностью в получении информации о новом предмете, явлении. *Игровой инстинкт* обеспечивает приобретение новых навыков поведения. Нормальная жизнедеятельность требует притока из окружающей среды не только веществ и энергии, но и информации.

При образовании инструментальных рефлексов и классического условного рефлекса проявляется перцептивное научение.

Перцептивное научение (от лат. per-ceptio — восприятие) — целостное, интегральное отражение отдельных предметов и явлений внешнего мира, возникающее при воздействии раздражителей на рецепторы. Перцепция связана с деятельностью сенсорных систем и двигательной системы. Опознание предмета, явления включает память и активное ориентировочно-исследовательское поведение животного. Перцептивное научение представляет собой активный процесс научения, приобретенные изменения реакций на сенсорные стимулы в ходе повторных воздействий их без специального подкрепления.

Вероятностное научение. Важнейшим условием целенаправленных поведенческих реакций является способность животных прогнозировать предстоящие события в условиях неопределенности среды — *вероятностное научение*. Животное воспринимает ситуацию как неопределенную до тех пор, пока в результате поисковой активности не сформирует соответствующую субъективную модель событий окружающей среды. Вероятностное научение наиболее выражено у животных в начальный период условно-рефлекторного научения.

Ориентировочная реакция служит «посредником» связей в сенсорном предобусловливании — образовании связи между индифферентными раздражителями. Если животному несколько раз предъявляют один индифферентный раздражитель и через некоторый интервал времени — другой, то условный рефлекс, выработанный на один из этих раздражителей, проявляется и на действие второго индифферентного раздражителя. Очевидно, что между двумя сенсорными зонами в коре больших полушарий, которые возбуждались двумя разными индифферентными раздражителями, образуется временная связь.

Научение «инсайт». Инсайт (от англ. incite — озарение) — внезапное улавливание целостной структуры ситуации и принятие правильного решения, осуществление разумного поведения; является высшей формой обучения. Каждый из нас может назвать случаи, когда решение задачи приходило как озарение, возможно, как кульминация нескольких минут напряженного размышления.

Классический пример инсайта у животных — ранние опыты Келлера на шимпанзе. Когда гроздь бананов подвешивали слишком высоко и обезьяны были не в состоянии до нее дотянуться, они сооружали из ящиков пирамиду или составляли палки так, чтобы влезть повыше или сбить бананы на землю. Зачастую они принимали такое решение совершенно внезапно, хотя имели предшествующий опыт игры с ящиками и палками (латентное обучение), причем для построения устойчивой пирамиды из ящиков обезьянам требовался значительный период проб и ошибок. Шимпанзе использовали знания, полученные в одной ситуации (некоторые свойства палок и ящиков), и применяли их в другой ситуации. Не вызывает сомнений тот факт, что у человекообразных обезьян и других приматов иногда возможны настоящие проявления рассудочной деятельности. Многие владельцы домашних животных наблюдали, когда их питомцы совершают разумные действия. Торп свидетельствует о наличии мышления у животных на основе поведения птиц и млекопитающих.

Инсайт является врожденной способностью животного использовать приобретенный в течение жизни опыт для формирования программы поведения в новых, внезапно создавшихся условиях. При формировании программы действия наряду с информацией с рецепторов используются возбуждения из аппарата памяти. Существенную роль в возникновении инсайта играет латентное обучение. Научение инсайт связано с деятельностью сенсорных зон коры, гиппокампа, миндалины, лимбикокортикальных связей.

23.5. ДЕТЕРМИНАНТЫ ПОВЕДЕНИЯ. СОСТАВЛЯЮЩИЕ ПОВЕДЕНИЯ. ЭМОЦИИ

Любая поведенческая программа строится на трех основных детерминантах: доминирующей мотивации, памяти и оценке текущей ситуации.

Мотивация — повышенная активность отдельных мозговых структур, побуждающая животное совершать действия, направленные на удовлетворение ведущих биологических потребностей.

Память — способность мозга сохранять временные нервные связи, доступные для извлечения (хранения) информации. Различают кратковременную и долговременную память.

Кратковременная память — сохранение временных связей в течение относительно короткого времени. Постепенно затухающая после научения кратковременная память сосуществует с нарастающей долговременной памятью. В ходе этого сосуществования введенная в мозг информация (соответствующая временная связь) переходит из кратковременной памяти в долговременную. Кратковременная память, по-видимому, связана с циркуляцией информации по кольцевым связям нейронов в головном мозге (лимбической системе).

Долговременная память — сохранение временных связей длительное время, соизмеримое с длительностью жизни особи. Долговременная память связана со стабильной реорганизацией межнейронных связей, реализующейся на основе метаболических процессов, протекающих в нервных клетках различных мозговых образований (синтеза специфического белка) при научении и в течение определенного времени после его завершения.

По происхождению и некоторым особенностям различают *образную память,* возникающую при однократном восприятии запоминаемой ситуации; *условно-рефлекторную память,* возникающую в ходе повторных сочетаний условного и безусловного раздражителей при выработке условного рефлекса; *эмоциональную память,* проявляющуюся в закреплении и последующем воспроизведении определенных эмоциональных состояний; *словесно-логическую память,* свойственную только человеку. Модально-специфические виды памяти: *зрительная, слуховая, двигательная* и др.

Память, в которой воплощен опыт, накопленный в ходе эволюционного развития, называется *филогенетической;* память, в которой воплощен индивидуальный опыт особи, называется *онтогенетической.* Основу филогенетической памяти составляют врожденные (безусловные) рефлексы разной степени сложности. Основу онтогенетической памяти составляют выработанные в течение индивидуального развития условные рефлексы.

У животных хорошая память: лошади, крупный рогатый скот узнают людей, ухаживавших за ними, через 5...6 лет. Многие животные долго не забывают своих обидчиков.

Оценка текущей ситуации — восприятие новых воздействий, их анализ и синтез, использование этой информации для коррекции программы действия. Ряд стереотипных циклов комплексов фиксированные реакций (действий) называется *таксисами.* То или иное взаимодействие в различных соотношениях врожденных и условных рефлексов называется *унитарной реакцией.* Таксисы и унитарные единицы составляют форму поведения.

Эмоции — поведенческие реакции животных на воздействие раздражителей, которые проявляются в виде восторга, радости, дружелюбия, боязни, угнетения, горя, страха, гнева, злобы, ярос-

ти, смелости, любопытства, настороженности, привязанности, ревности, боли, удовольствии. Животные в сложных ситуациях плачут.

При проявлении различных эмоций у животных изменяется положение головы, шеи, ушей, хвоста, волос, возникают стон, визг, другие звуковые сигналы. Они могут кусаться, лягаться, бодаться, топтаться на месте, рыть землю копытами, бегать, прыгать. Всем домашним животным присуще чувство радости (глаза блестят от радости возбуждения).

Эмоция есть отражение мозгом человека и животных какой-либо актуальной потребности, которую субъект непроизвольно оценивает на основе генетического и ранее приобретенного индивидуального опыта (П. В. Симонов, 1981). Мозговые механизмы эмоций вовлекаются в процесс выработки условного рефлекса.

Для организации поведения в системе координат «потребности — вероятность их удовлетворения в окружающей внешней среде» необходимо взаимодействие четырех структур: передних отделов новой коры, гипокампа, миндалины, гипоталамуса. Все остальные образования мозга играют исполнительную или вспомогательную роль.

23.6. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

Индивидуальные формы поведения проявляются особями в процессе адаптации к окружающей среде. Представляют собой действия, которые позволяют животным существовать в среде обитания: добывание пищи и воды, взаимодействие с внешними факторами. Обычно эти формы выполняют конкретные функции: локомоция, дыхание и питание, терморегуляция, сон, выделения, поиск убежища, избегание хищников, поддержание чистоты тела, биологические ритмы, исследовательская реактивность, игра, использование орудий, репродуктивное и общественное поведение. Это, конечно, весьма условное деление, так как могут проявляться и индивидуальные особенности.

Локомоция (перемещение). Различают пять типов движения животных в пространстве: с помощью жгутиков, амебовидное, волнообразное (изменяя форму тела), реактивное, с помощью конечностей. Последний тип движения осуществляется в воде, воздухе, под землей или на поверхности земли.

Питание и дыхание. Имеют решающее значение для выживания. По стратегии питания выделяют пять групп животных: фильтрующие воду, паразиты, растительноядные, плотоядные и всеядные (Маэр, 1970). По нормам поведения, связанного с питанием, — хищничество, запасание пищи, манипуляция пищей и регулирование ее потребления.

Терморегуляция. Рассматривается в соответствующих разделах физиологии.

Поиск убежищ. Сложная форма поведения, направленная на укрытие от неблагоприятных погодных условий (резкие колебания температуры), хищников и др. Свидетельством сложного механизма этого поведения служит строительство сотов пчелами, гнезд — птицами, плотин — бобрами.

Избегание хищников. Сложная форма поведения, включающая в себя укрывание, предупреждение особей своего или другого вида с помощью своеобразного свода предостерегающих признаков, бегство или активное сопротивление. *Укрывание* — наличие убежища; предостережение от нападения (окраска под ядовитых животных); обнаружение опасности — по специальным сигналам (крики тревоги, издаваемые птицами, вызывают реакцию у многих видов).

Комфортное поведение. Это поведение направлено на поддержание чистоты тела (груминг обезьян и др.).

Выделения. Позы при мочеиспускании и дефекации характерны для вида, пола и возраста животных. Служат для обозначения территории, ранга животного в группе, его физиологического состояния.

Исследовательское поведение. Присуще всем видам животных в разной степени: в конечном итоге способствует выживанию, так как несет информацию об окружающей среде, о наличии пищи, партнерах, хищниках и др. Среди форм исследовательского поведения выделяют и обследование предметов; хорошо выражено у приматов и хищников, плохо — у грызунов и рептилий.

Опыты с «открытым полем» свидетельствуют о повышенной функциональности животных. Не всегда эта форма поведения адекватна среде обитания. Хищники поедают больше «эмоциональных» в «открытом поле».

Новое как подкрепление. Некоторые животные выполняют разнообразные задания, когда подкреплением служит возможность проводить исследовательскую деятельность.

Неофобия (избегание новых предметов). Эта реакция обычно возникает при внезапном изменении привычной среды обитания, обстановки. Дикие крысы, выращенные в лаборатории и получающие корм из плетеных корзин, при изменении места кормления не берут корм в течение нескольких дней; у прирученных эта реакция выражена слабее.

Игровое поведение. Эта форма поведения особенно выражена у млекопитающих. Котята, волчата, щенята играют с предметами и друг с другом. Игровое поведение возникает, когда нет необходимости в проявлении форм, обеспечивающих выживание.

Роль игры, по мнению большинства исследователей, заключается в формировании форм поведения взрослых и служит тренировкой.

Использование орудий. Возможно у многих видов животных для добывания пищи, защиты, игры. Примеров такого поведения множество. Морские выдры используют камни для вскрытия раковин, шимпанзе — деревянные палочки для чистки зубов друг другу, птицы — палочки для извлечения насекомых из коры. Ван-Лавик-Гудол (1967) у шимпанзе наблюдала изготовление орудий. Итак, разнообразие форм индивидуального поведения обеспечивает видам адаптацию и выживание среди окружающего мира.

Репродуктивное поведение. Это переходная форма от индивидуального поведения к общественному. Основным эволюционно-прогрессивным является половое размножение. Его особенность — сезонность, проявляющаяся у многих видов. Полный цикл репродуктивного поведения включает в себя такие формы, как ухаживание, спаривание, беременность, роды и забота о потомстве (детенышах, яйцах). Ухаживание представляет собой сложную цепь взаимодействующих сигналов. Этологи считают, что многие формы ухаживания содержат элементы конфликта, так как реакция у партнеров друг на друга может быть агрессивной. Позы ухаживания у различных видов сильно варьируют. У млекопитающих важны обоняние, определенные позы и движения. Спаривание и роды имеют свои видовые особенности, которые подробно рассмотрены в курсе физиологии размножения.

Родительское поведение. Связано с кормлением, ухаживанием за детенышами, их охраной, созданием гнезда и перемещением детенышей в пространстве, играми и обучением.

23.7. ФОРМЫ ОБЩЕСТВЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ

23.7.1. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЖИВОТНЫХ ВНУТРИ ГРУПП

Общественное поведение — это взаимодействие животных друг с другом. Сообщества обладают определенной структурой и выполняют определенные функции. Эйзенберг (1965) предложил пять критериев для определения сообщества: 1) сложная система коммуникаций; 2) разделение труда, основанное на специализации; 3) когезия — стремление членов сообщества находиться вместе; 4) постоянство состава; 5) затрудненный доступ для особей того же вида (чужаков).

Основу организации сообществ у животных составляют два фактора — доминирование и территориальность.

Доминирование. Право на первоочередное проявление реакции приближения в одних случаях и реакции избегания — в других. Это, во-первых, реакция приближения к пище, участку, партнеру,

проявление агрессии, во-вторых, избегание угроз, нападений и др. Доминирование связано с каждым индивидуумом в группе, и для его проявления необходимо узнавание. Примером доминирования может служить «порядок клевания» у птиц: цыплята в ограниченном месте клюют корм по очереди — от доминирующей особи до подавляемой. Доминирование имеет либо линейную структуру, либо треугольную.

Некоторые другие проявления близки к доминированию. Лидерство связано с доминированием. *Индивидуальный участок* — индивидуальная дистанция, дистанция бега (зона приближения).

Территориальность. Связана с доминированием и определяет структуру сообществ. Территориальность — это область местообитания, в пределах которой ее постоянный обитатель пользуется в отношении доступа к ограниченным ресурсам правом первенства, не принадлежащим ему на другой территории (Кауфман, 1971). Территориальность определяется некоторыми формами организации: принадлежность территории с охраной ее от других особей; охрана территории и степень проявления права на пользование ею (хозяин изгоняет всех посторонних); кормление; спаривание; забота о потомстве; фиксированность территории (например, табун лошадей обитает в строго определенных границах территории).

Агонистическое поведение. Имеет многочисленные формы проявления, связанные с конфликтами: драки, оборонительное поведение — бегство и замирание. Агрессию определяют как реакцию, в результате которой другой организм получает «болевые стимулы» (Басе, 1961) или «физические действия или угрозу такого действия со стороны одной особи, которые уменьшают свободу или генетическую приспособленность другой особи» (Уилсон, 1975). Мойер выделил следующие формы агрессивного поведения: агрессия хищника, межсамцовая, порождаемая страхом, при раздражении, защите территории, материнская, инструментальная, возникающая в результате обучения, и агрессия, связанная с полом.

Социальное обучение. Это явление заключается в том, что присутствие одной особи изменяет поведение другой, увеличивая вероятность проявления тех или иных форм поведения. Выделяют следующие формы: эффект аудитории, когда присутствующие особи — пассивные наблюдатели; эффект совместного действия, когда две особи участвуют в одном и том же действии (Застонц, 1969). Например, поедание новых кормов (одна особь ест, затем к ней присоединяется другая), обучение собак (одна выполняет команду «фас», другие без команды поддерживают).

Муравьи — пример организованного сообщества у насекомых. У пчел и термитов отмечена эусоциальность, т. е. истинно обще-

ственная организация; ее характеризуют три особенности (Вильсон, 1971): кооперирование особей одного вида для ухода за потомством; разделение функций — стерильные особи работают для поддержания жизни собратьев по гнезду; перекрывание двух генераций на стадиях жизненного цикла, когда особи участвуют в выполнении работ в колонии. У птиц сообщества существуют в виде пар, гнездовых колоний, стай и стад; у копытных — стада, табуна; хищных — стаи; формы общественной организации приматов на стадии изучения.

23.7.2. КОММУНИКАЦИЯ МЕЖДУ ЖИВОТНЫМИ

Организация сообществ — результат индивидуального поведения отдельных особей и их взаимодействия за счет обмена информацией и коммуникаций. Если какое-то животное своими целенаправленными действиями изменяет поведение другой особи, то это есть *передача информации*. Эти взаимодействия специализированы и адаптивны.

Передача информации представляет собой систему, в которой участвуют семь звеньев (Себек, 1965; Клорфер и Хат, 1968): *отправитель* информации; *получатель*; *канал связи* — путь, по которому идет сигнал (голос или слух); *шум* — фоновая активность в канале; *контекст* — обстановка, в которой сигнал передается; *сигнал* — поведение, проявляемое отправителем; *код* — набор всех сигналов и контекстов. Взаимодействие этих компонентов определяет осуществление информации.

Взаимная согласованность поведения отдельных особей возможна лишь в том случае, если все животные данного вида пользуются при общении друг с другом неким общеупотребительным и понятным для всех ее членов кодом, видоспецифическими сигналами: выразительными движениями, химическими веществами, звуками, прикосновениями, «визуальными контактами» (взаимонаблюдениями), пребыванием особей в тесной близости друг к другу, позволяющим оценить окраску, движение глаз, мимику.

Постоянный зрительный контакт между особями и их взаимная ориентация на весь континуум поведения сочленов по группе называют *структурой внимания,* или *зрительным сигнальным полем*. Присутствие в сфере восприятия животного других особей является у многих видов животных одним из важных условий «психологического комфорта». Концепция «языка животных» была обоснована в 40...50-х годах XX в. В качестве важных коммуникативных сигналов принято считать демонстрации — брачные сигналы, сигналы угрозы, подчинения, умиротворения и

др.; некоторые формы повседневного поведения — определенный характер локомоции перед партнером, детенышем, определенное изменение положения в пространстве. Структура коммуникативного сигнала может плавно меняться по мере изменения физиологического состояния его отправителя (так называемая градуальная сигнализация). В этой связи коммуникация представляет континуальный процесс взаимной настройки всей системы поведения одной особи на поведение партнеров-коммуникантов.

Голос и артикуляция служат биоакустическим видоспецифическим сигналом. Они имеют определенную эмоциональную и смысловую значимость и используются для соблюдения оптимального расстояния между животными при пастьбе и отдыхе, для уведомления о половой принадлежности, возрасте, состоянии обменных процессов, неблагоприятных изменениях во внешней среде, занятости территории, социальном статусе особи, об эмоциональном состоянии, для ориентации.

Животные могут издавать угрожающие звуки, сигналы дискомфорта, сигналы защиты, сигналы подчинения, призывные сигналы, локационные сигналы и др. Звуковые сигналы воспринимаются животными в контексте, в котором они издаются, по закону «гетерогенной суммации». Так, агрессивно-территориальные звуки, издаваемые животным-хозяином на своей территории, вызывают реакцию у животных-нарушителей территориальных границ, а животные, находящиеся на своей территории, не реагируют на эти звуки.

Все звуки, издаваемые млекопитающими, по способу генерации принято делить на *неголосовые* и *собственные звуки голоса*. Неголосовые звуки возникают в результате топанья по земле, щелканья или скрежетания зубами, сопения, фырканья.

При агрессии у птиц и млекопитающих звуки резкие, низкочастотные, при дружественном поведении — более высокой частоты и тональности. Для вышестоящих по рангу животных характерны низкие частоты в сигнале. Высокие частоты и удлинение сигнала характерны для проявления животным подчинения, широкий частотный спектр и большая громкость звуков отмечаются при обороне. Частота, интенсивность сигнала повышаются при нарастании возбуждения животного. На различную частоту звука, разную тональность в центральной нервной системе реагируют разные нейроны — детекторы таламуса, лимбической системы, коры больших полушарий головного мозга.

Химическим видоспецифическим сигналом у животных служат летучие вещества, феромоны, выделяемые ими в окружающую среду. Летучими компонентами выделений обусловливается запах. Запахи у млекопитающих вызывают различные

поведенческие реакции, проявляющиеся в узнавании пола, возраста, физиологического состояния, в половом, агрессивном, материнском, территориальном поведении. С помощью запаха мочи и кала, пахучего секрета специальной железы животные метят свои участки. Ориентируясь на запах своих сородичей, другие особи того же вида избегают грозящей им опасности, находят особей другого пола, своих детенышей. Запах самца подавляет исследование новой территории у других самцов, привлекает самок, стимулирует у них половые циклы.

При изучении механизма передачи информации у животных применяют следующие методы:

корреляционные: при наблюдении отмечают передаваемые особью сигналы и реакцию на них других особей и определяют на основе статистической обработки взаимосвязь между ними. Наиболее широко известный пример передачи информации — это «танцы» медоносных пчел: «круговой танец» сообщает об источнике корма, находящемся менее чем за 100 м от улья; «виляющий танец», сопровождаемый жужжанием, — о наличии корма на расстоянии более 100 м и указывает направление полета и расстояние до него;

экспериментальные: изменяя один объект, участвующий в коммуникации, можно наблюдать за поведением другого объекта. Примером является использование моделей для определения различных форм поведения — агрессии у самца корюшки; пищевого поведения — раскрытие клюва у птенцов; макета овцы или утки при изучении импринтинга;

обучение: для взаимодействия с животными используют метод обучения. Гарднеру (1969) удалось, используя адекватный виду код (а именно жест), обучить шимпанзе сложной системе жестов, используемой глухонемыми в Северной Америке. Примак (1971) обучил шимпанзе 130 словам, которыми она пользовалась, составляя на магнитной доске сложные фразы из пластмассовых символов. Выявлены определенные для большинства животных наборы сообщений, число которых около 15...45 у разных видов.

У животных существуют и такие формы общения, как кооперация — объединение и взаимодействие двух и более животных (приматы); конкуренция — борьба за ресурсы, доступ к которым ограничен; аффилиация — стремление животных находиться вместе.

Итак, многие виды животных образуют организованные сообщества, для которых характерны сложные системы поведения: коммуникация, специализация, стремление держаться вместе. Многие сообщества организованы по системе доминирования (иерархии) или принципу территориальности.

23.8. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ

23.8.1. ЛОШАДИ

Лошади формируют сообщества в виде групп, компаний, устойчивых по составу, основанных на личном знакомстве и взаимной привязанности. Различают несколько типов этих групп: I — 2...3 кобылы с жеребятами разного возраста (до 1,5...2 лет); II — годовалые лошади; III — двухлетние лошади; IV — мерины (в домашних табунах). Внутри группы существует дробная структура: самка — кобыла с потомством обоего пола, различного возраста и несколько испытывающих привязанность друг к другу лошадей (обычно три). Компании формируются за счет социальных симпатий, а не семейных связей. Жеребенок старше двух месяцев охотнее следует за молодыми лошадьми, а не за матерью. Жеребцов старше трех лет из табуна выгоняет доминирующий взрослый жеребец.

Среди лошадей передача информации осуществляется с помощью звуковых сигналов — ржания. При нападении волка на этот сигнал собирается весь табун, принимая круговую оборону, и пытается отогнать хищника. Основой этологического сообщества лошадей служит косяк; несколько косяков составляют табун.

Взрослый жеребец, объединяя несколько маточных групп, создает косяк (обычно из 10...15 кобыл), который представляет собой этологическую структуру и основан не только на половой активности жеребца. Очевидна и социальная привязанность кобыл к косячному жеребцу, узнавание его и предпочтение другим жеребцам. Состав косяка бывает неизменным в течение 10 лет. Табун объединяет несколько косяков, в котором около 800 голов. Примерно такая же этологическая структура сообщества у лошадей Пржевальского, пони и мустангов в Северной Америке, одичавших ослов, равнинных и горных зебр.

У копытных сильно развиты доминирование и территориальность. Иерархия у лошадей проявляется в двух ситуациях: при конкуренции за участок пастбища и за самку. Лошади хорошо различают друг друга по запаху, голосу, в меньшей степени — по внешнему виду.

Агрессивные реакции у лошадей разнообразны. Непосредственная атака (укус, лягание, отталкивание корпусом) заменяется второстепенными реакциями: прижиманием ушей, поворотом головы в сторону противника, взвизгиванием, ударами задними конечностями в сторону противника, вскидыванием головы.

23.8.2. ЖВАЧНЫЕ

Крупный рогатый скот. Этологическую структуру популяций диких жвачных (зубры, бизоны, яки) составляют маточные группы — самки с их потомством и примкнувший молодняк. Вне периода гона самцы объединяются в небольшие группы с линейным доминированием. Предметом доминирования служат пища, удобное место для отдыха, тропа (подчиненное животное должно уступить дорогу доминанту), право безответного бодания. Отмечают, что быки (зубры, бизоны) опознают друг друга и доминантов.

В период гона доминирующие самцы изгоняют молодых и состарившихся животных из стада. Агрессивные реакции довольно различны: от кивка головой в сторону противника или взгляда до угрозы (покачивание рогами; наклон головы вниз — боевая поза). Быки издают ряд угрожающих звуков — мычание, храп; роют землю передней конечностью. Ранг животных зависит от возраста и массы тела. Доминирование у телят проявляется с 3...4-месячного возраста, но окончательно ранг определяется позже. В стаде доминирующий самец выполняет роль вожака, а в группах — чаще корова, охраняющая свою группу при опасности. Территориальность у жвачных выражена меньше, чем у однокопытных.

У домашних жвачных (коров) при ведении животноводства выделяют все формы поведения. Этологическая структура сообществ составляет стадо, но его состав искусственно изменяется человеком. В стаде обычно дойные коровы разных возрастов и иногда бык. Отдельно формируют стадо из нетелей и бычков на откорме.

В стаде существует типичная иерархия. Причем у быков иерархия линейного типа (А доминирует над В, В — над С и т. д., а у коров — треугольного типа, когда корова А доминирует над коровой В, В — над коровой С, а С — над коровой А). Ранговые взаимоотношения внутри групп крупного рогатого скота необходимо строго учитывать при формировании стада. Введение «новичка» в сформированную группу ведет к дракам и установлению новой иерархии, что сопровождается потерей живой массы всей группы на 6 % за 1 ч.

Передача информации у коров осуществляется обонятельными, звуковыми, зрительными сигналами. Животные охотно обнюхивают друг друга, место лежки. Коровы мычанием различной высоты, тембра и продолжительности информируют об опасности, приближении других особей. Корова-мать и теленок мычат, разыскивая друг друга. Коровы воспринимают зрительные сигналы — движения туловища, головы, рогов. Мимика за счет малой подвижности лицевых мышц выражена слабо. Агрессивное поведение проявляется при опасности и нарушении рангов в группе.

Ранг определяется возрастом, полом, живой массой, высотой в холке и развитием рогов.

Овцы. Среди копытных животных горные бараны (архары) выделяются быстрым становлением поведенческих реакций (Л. М. Баскин, 1976). Ягненок через минуту после рождения уже поднимает голову, а через 25...30 мин встает на ноги; сосательные движения появляются через 25...30 мин, позу сосания принимает через 1,5...2 ч. Голос матери ягнята различают через 4...6 сут, а с 7-суточного возраста опознают ее в группе овец. Популяции горных баранов состоят из групп по 1...8, 9...20, 20...40 животных. Различают семьи: овца-мать, один или два ягненка и одно или два годовалых животных. Группы из 8...20 членов обычно включают в себя самок, их ягнят, до 4 самцов, молодых животных.

У домашних овец отара тоже разбивается на более мелкие группы, чем у диких (по 30...70 или 3...6 животных), состоящие из одновозрастных животных, знающих друг друга.

Иерархия обычно проявляется у самцов в период гона, во время пастьбы, за место у кормушки. Существует иерархия, основанная на личном классе, или ранге. В группе горных баранов выделяется лидер в двух случаях — при бегстве и переходе с одного участка на другой. В некоторых группах (смешанных) роль вожака выполняет старая самка, в группе баранов — старый баран. У вожака обычно хорошо выражена оборонительная реакция. В домашних отарах роль вожака важна для управления движением. У овец сильно выражено подражание другим особям. Роль лидера проявляется в момент принятия решения либо в ситуации выбора. У вожаков хорошо выражены ориентировочная реакция и сторожевой рефлекс.

Пищевое поведение диких и домашних овец примерно одинаковое, но подвижность у домашних овец выше, что связано со скученностью содержания и принуждением движения со стороны пастуха. У диких баранов, например архаров, об опасности предупреждает вожак, который отводит отару в сторону от опасности. Основная масса овец внутри группы следит не за опасностью, а лишь за поведением компаньонов.

23.8.3. СВИНЬИ

Дикие свиньи ведут стадный образ жизни, объединены в группы. Обычно группа состоит из самки-свиньи и ее потомства до 1,5-летнего возраста. Взрослые самцы-кабаны приходят только в период гона. Материнские группы объединяются в семейные, а семейные — в семейный союз (2 самки и их потомство). Члены ста-

да хорошо узнают друг друга по сигналам: зрительным, обонятельным, слуховым. У них широко распространен взаимный груминг, позволяющий очищать тело от паразитов. Коммуникации у кабанов проявляются в связи с возрастными особенностями по десяти основным сигналам: узнавание, голод, боль, борьба, поиск, страх, предостережение, тревога, защита и ухаживание за самкой по достижении 6-месячного возраста. Зрительные сигналы развиты меньше из-за плохого зрения. Контактные сигналы служат для управления семейным союзом и носят индивидуальные признаки.

Ранги в стаде строго распределены; решающую роль играют возраст и живая масса тела. Территориальность строго соблюдается у диких кабанов.

Домашние свиньи сохраняют все этологические особенности вида. Но селекция и отбор в свиноводстве привели к некоторому изменению их поведения. В свиноводстве разведение и содержание свиней осуществляются при групповом типе содержания. Среди свиней ярко выражена ранговая борьба. Уже с рождения поросята конкурируют из-за лучшего соска у вымени матери. Эта борьба выражена в виде отталкивания друг друга головой. У взрослых свиней борьба за социальный ранг проявляется при изменении состава групп. Ранг зависит от живой массы тела при отъеме. Степень агрессивности зависит от породы. Хрячки доминируют над самками.

У домашних свиней хорошо выражена территориальность, что необходимо учитывать при формировании групп на свинофермах. В новые условия содержания (станки) животных следует переводить одновременно из двух-трех групп, а не вводить к «старожилам» новых особей. До 4-месячного возраста поросята не участвуют в ранговых взаимоотношениях со старшими в группах, хотя активно выясняют ранги между собой. В 7...8 мес поросята уже придерживаются ранга, определенного в результате схваток, причем основным фактором служит живая масса.

23.8.4. ПСОВЫЕ

У диких псовых основой сообщества служит стая, в которую входят вожак-волк, волчица, щенки двух последних пометов и 2...3 волка-компаньона, принимающие участие в воспитании и выращивании щенков, охоте и охране территории. В период гона выявляются в результате ранговых боев вожаки, претендующие на самку. Волчьи пары при этом иногда долгие годы остаются постоянными и основываются на взаимных привязанностях. Отдельные стаи могут объединяться в более крупные.

У псовых хорошо выражены территориальность и социальная иерархия.

У домашних собак искусственно нарушено генетически обусловленное этологическое сообщество. Поэтому основной особенностью их стало то, что коммуникации их направлены в большей степени (доминирующей) на человека и его семью. Стаей становится семья, где вырастает щенок. Кого он выбирает «вожаком стаи», зависит от воспитания с первых дней жизни. Сообщества домашних собак могут формироваться из отдельных особей при совместных прогулках. Основаны они на личном узнавании отдельных особей и их привязанности друг к другу. Ранг, выявленный в игре или ритуальной драке, определяет иерархию в этой нестабильной группе. Это временное сообщество также изгоняет чужаков со своей территории и совместно защищает более слабых членов группы.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение понятию «этология». **2**. Назовите главную задачу этологии. **3**. Какими врожденными механизмами обусловлена целенаправленная адаптивная форма поведения животного? **4**. Какими механизмами обусловлены приобретенные в процессе индивидуальной жизни формы поведения животных? **5**. Назовите формы научения. **6**. Поясните формы облигатного неассоциативного научения. **7**. Поясните физиологические механизмы факультативного ассоциативного научения. **8**. Назовите формы индивидуального поведения животных. **9**. Назовите типы социального поведения животных. **10**. Перечислите методы этологических исследований.

ТЕРМИНЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Автоматия сердца. Свойство сердечной мышцы ритмически сокращаться и расслабляться независимо от внешних и внутренних воздействий. Сокращения сердечной мышцы вызывают периодически появляющиеся в ней электрические импульсы возбуждения, которые возникают в клетках проводящей системы сердца. В норме импульсы возбуждения возникают в синусно-предсердном узле проводящей системы, расположенном в месте впадения полых вен в правое предсердие; он называется *водителем ритма сердца*.

Анохин П.К. Основатель учения о функциональных системах организма.

Антенатальный период развития организма. Период с момента оплодотворения яйцеклетки до начала родовой деятельности. Включает в себя три фазы: зародышевую, эмбриональную, фетальную (или плодную).

Афферентное звено. Часть рефлекторной дуги; образовано рецепторным нейроном. Проводит возбуждение от рецептора к нервному центру.

Беременность. Особое физиологическое состояние организма самки, обусловленное оплодотворением и развитием плода в матке.

Биологическая реакция. Ответная реакция всех живых тканей организма на действие раздражителя, сопровождающаяся обратимыми изменениями структуры, физическими и химическими явлениями.

Биологический ток действия (биоэлектрические явления). Обязательный и общий признак возбуждения возбудимых тканей.

Вегетативный отдел нервной системы. Образован вегетативными нейронами, расположенными в среднем, продолговатом и спинном мозге, а также в ганглиях на периферии, состоящих из нервных клеток. Характерен двухнейронный принцип образования: первые нейроны расположены в среднем, продолговатом и спинном мозге (их сером веществе), их аксоны выходят из ЦНС и заканчиваются обязательно на вторых нейронах, объединенных в ганглии; на теле второго нейрона образуют синаптическое окончание; волокна первого нейрона называют *преганглионарными*. Аксоны вторых нейронов идут к иннервируемому органу; волокна второго нейрона называют *постганглионарными*. Скорость проведения возбуждения по вегетативным нервным волокнам 2...14 м/с. Вегетативный отдел нервной системы обеспечивает регуляцию структурной организации и деятельности внутренних органов, сосудов, потовых желез, а также регулирует трофику (питание) скелетных мышц, рецепторов и самой нервной системы. По современным представлениям симпатический отдел вегетативной нервной системы рассматривается как система тревоги, мобилизации защитных сил и ресурсов для активного взаимодействия с факторами окружающей среды. Обеспечивая максимальное напряжение функций органов и систем, он дестабилизирует постоянство внутренней среды. В целостном организме функции вегетативной нервной системы тесно взаимосвязаны с функциями соматической. Вегетативная нервная система представлена парасимпатической, симпатической и метасимпатической иннервацией; каждая из них имеет определенные особенности. Высшие нервные центры вегетативного отдела нервной системы находятся в гипоталамусе: в передних ядрах — центры парасимпатической иннервации, в задних ядрах — центры симпатической иннервации. Автономная нервная система находится под постоянным контролем лимбической системы и коры больших полушарий.

Вестибулорецепция. Тип интерорецепции; обеспечивает восприятие положения головы и тела в пространстве, ускорение или замедление движения *вестибулорецепторами,* находящимися в трех полукружных каналах лабиринта пирамиды височной кости и отолитовом аппарате в преддверии улитки, передачу информации в ЦНС и восприятие этой информации нейронами коры больших полушарий, а также обеспечивает перераспределение тонуса скелетных мышц, сохранение равновесия, естественную позу, переход из неестественного в естественное положение.

Взаимодействие (координация) нейронов, нервных центров, нервных процессов. Обеспечивает согласованную деятельность ЦНС. Основано на определенных принципах, явлениях и феноменах: конвергенция — возможность схождения возбуждений к одним контактным и эффекторным нейронам; иррадиация — возможность распространения возбуждения; реципрокные связи — возбуждение одного центра сопровождается торможением центра антагониста; индукция — наведения на соседние центры противоположного процесса; отдача — быстрая смена одного рефлекса другим; цепные и ритмические рефлексы; общий конечный путь; обратная связь; доминанта; пластичность нервных центров.

Виды движений животных. Каждый вид и особь имеет репертуар «фиксированных» стереотипных последовательных движений. У животных при большом числе опорных конечностей (четвероногие) поза стояния является статически устойчивой, и для ее поддержания достаточно обеспечивать необходимую упругую жесткость конечностей. Ходьба представляет непрерывную смену статически устойчивых поз. При ходьбе и беге движения создаются за счет отталкивания от грунта. Различают способы движения животного (аллюры): шаг (основной вид), рысь, галоп, иноходь, карьер.

Виды мышц. Различают поперечно-полосатые скелетные, поперечно-полосатую сердечную и гладкие мышцы.

Виды нейронов. Различают сенсорные, рецепторные нейроны; ассоциативные, интернейроны, вставочные; эффекторные, двигательные, мотонейроны.

Викторов К. Р. Автор первого основательного учебника «Физиология домашних животных» (1936).

Висцерорецепция. Один из видов интерорецепции. Осуществляет восприятие висцерорецепторами (механорецепторы, хеморецепторы, осморецепторы, барорецепторы, волюморецепторы и др.), расположенными в сосудах и внутренних органах, изменений условий внутренней среды и состояния внутренних органов, передачу информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий; участвует в регуляции деятельности внутренних органов, обеспечивает тонкое и быстрое приспособление функции внутренних органов к условиям, складывающимся в этих органах в каждый данный момент, поддержание гомеостаза.

Влияние вегетативной иннервации. Через вегетативные нервные волокна осуществляются сосудистые, трофические и функциональные влияния на органы, обеспечивающие регуляцию деятельности внутренних органов, приспособление уровня обмена веществ и энергии к потребностям органов.

Внешние показатели деятельности сердца. Сердечный толчок — колебание участка грудной стенки от касания сердца при систоле; тоны (звуки) серд-

ца — систолический («лубб») возникает в начале систолы и диастолический («дуп») возникает в начале диастолы; электрокимограмма — кривая движения контура сердечной тени на экране рентгеновского аппарата, воспринимаемого фотоэлементом и осциллографом; электрокардиограмма (ЭКГ) — кривая биопотенциалов сердца; вектор-кардиограмма — векторная величина разности потенциалов; артериальный пульс — колебания стенки артерии, связанные с систолой и диастолой; артериальное давление — систолическое, диастолическое, среднее, пульсовое; венный пульс; венозное давление.

Внешние показатели деятельности системы дыхания. Частота дыхательных движений, 4 первичных легочных объема (дыхательный, резервный вдоха, резервный выдоха и остаточный), а также 4 емкости легких (общая, жизненная, вдоха и функциональная остаточная), минутный объем.

Внешние показатели деятельности сосудов. Артериальный пульс, венный пульс, объемный пульс, реограмма, время кругооборота крови.

Внешняя (окружающая) среда. Окружает организм и необходима для его жизнедеятельности.

Внутренняя среда организма. В ней находятся и функционируют клетки, ткани и органы.

Вода. Один из основных компонентов всех клеток живых организмов, составляющий до 85 % их массы. Поступает в организм из внешней среды; у животных, кроме того, может образовываться при расщеплении жиров, белков, углеводов. Вода находится в цитоплазме и ее органеллах, вакуолях, ядре, межклетниках. Функции ее многообразны: она определяет физические свойства клеток — объем, упругость, служит универсальным растворителем, средой для физиологических и биохимических процессов, источником катионов водорода при фотосинтезе, химическим компонентом, осмо- и терморегулятором. Вода участвует в реакциях синтеза (фотосинтеза), гидролиза и окисления. Присутствует в клетке в различных формах. Гидратационная вода связана с белками и ионами, обеспечивает набухание коллоидов. Обменная вода заключена между молекулами белка, мембранами, волокнами и является растворителем веществ. Свободная вода находится в межклеточных пространствах, сосудах, вакуолях, полостях органов. Она служит для переноса веществ из окружающей среды в клетку и из клетки.

Возбудимость. Способность возбудимой ткани отвечать на действие возбудителя возбуждением.

Возбудимые ткани. Специально приспособленные к осуществлению быстрых ответных реакций на действие раздражителя: нервная ткань, железистая ткань, мышечная ткань.

Возбудители. Специфические раздражители возбудимых тканей.

Возбуждение. Ответная реакция возбудимой ткани на действие возбудителя, проявляющаяся в совокупности физических, физико-химических, химических, метаболических процессов и изменений деятельности; распространяющийся волнообразный процесс. Проявляется в тканях специфическим образом: в мышечной — сокращением, в железистой — образованием и выделением секрета, в нервной — возникновением и проведением нервного импульса.

Волосы. Роговые производные кожи, развиваются из волосяных фолликулов. По особенностям строения и по роли различают: кроющие, или покровные; щетинистые, или остевые; грубые, или переходные; шерстные, синусоидные, или осязательные. В волосе различают стержень (состоит из кутикулы, коркового и мозгового вещества; располагается на поверхности кожи) и корень (располагается в волосяном мешке из соединительной ткани и эпителиальных клеток, в центре имеется волосяной сосочек из соединительнотканных элементов, кровеносных сосудов). Волос развивается из волосяного фолликула. Смена волос—

линька — происходит постоянно, перманентно, сезонно (весной и осенью). Возрастная линька, связанная с установлением постоянных волос, масти, называется *ювенальной*.

Всасывание в пищеварительном тракте. Переход веществ через структуры слизистой оболочки стенки пищеварительного тракта в кровь и лимфу. Переход (транспорт) веществ через мембраны клеток и межклеточные каналы осуществляется пассивно и активно. Пассивный переход не связан с затратой энергии и определяется в основном физическими законами фильтрации, диффузии и осмоса. Транспорт веществ против градиента концентрации и градиента электрохимического потенциала, сопровождающийся затратой энергии, — активный транспорт; источником энергии является АТФ. Активный транспорт веществ обеспечивают переносчики — молекулы белка; на поверхности клетки переносимое вещество связывается переносчиком и транспортируется внутрь клетки, при участии ферментов вещество освобождается от переносчика, связывается внутриклеточным переносчиком и транспортируется к базальной мембране, где передается другому переносчику, и так через ряд переносчиков других структур поступает в кровь и лимфу. Различные вещества транспортируются различными переносчиками. Основное всасывание питательных веществ происходит в ворсинках тонкого кишечника; желчь способствует всасыванию жиров и жирных кислот, переводя их в растворимую форму; незначительное всасывание происходит в желудке; в толстом кишечнике всасываются в основном вода и витамины.

Вторая сигнальная система. Высшая нервная деятельность (ВНД) человека по сравнению с ВНД животных имеет важные качественные особенности. Главное отличие связано с наличием у человека речи, умением выражать мысли словами. На основе этого было создано И.П. Павловым учение о первой и второй сигнальных системах. Кора больших полушарий обладает свойством воспринимать раздражения (сигналы) окружающего мира. Структуры и процессы, связанные с восприятием непосредственных сигналов раздражителей и осуществлением ответных реакций на них, получили название первая сигнальная система. Она присуща и человеку, и животным. Наряду с первой сигнальной системой человеку присуще новое свойство коры больших полушарий, которое было выработано в процессе эволюции, — воспринимать и обеспечивать реакции на вторые сигналы раздражителей. Вторыми сигналами являются слова, которые характеризуют данный раздражитель. Например, огонь — безусловный раздражитель, вид огня — первый сигнал раздражителя, слово «огонь» — второй сигнал раздражителя, т. е. сигнал сигнала. Способность коры больших полушарий головного мозга человека воспринимать и обеспечивать ответные реакции на вторые сигналы раздражителей (сигналы сигналов) получила название *вторая сигнальная система*. Она присуща только человеку.

Вымя (молочная железа). Железисто-мышечный орган, обеспечивающий молокообразование и молоковыведение. Снаружи покрыто тонкой эластичной кожей; имеет соски. Железистая ткань представлена молочными альвеолами — шаровидной, овальной или продолговатой формы мелкими образованиями диаметром до 100...800 мкм; состоят из одного слоя клеток железистого эпителия, которые располагаются на базальной мембране; объединяются в группы — дольки, дольки группируются, образуя доли железы. От альвеол начинаются мельчайшие первичные молочные протоки, которые, соединяясь, образуют более крупные молочные протоки долек, последние — молочные каналы долей. Они образуют молочные ходы, которые в количестве от 5 до 20 и более открываются в полость, расположенную в нижней части железы, — цистерну молочной железы; состоит из цистерны железы и соска; цистерна соска отделена от цистерны железы круговой складкой, расположенной на уровне основания соска.

Высшая нервная деятельность. Совместная деятельность коры больших полушарий и подкорковых образований, обеспечивающая более быстрое, тонкое, со-

вершенное приспособление состояния и деятельности организма к факторам внешней среды и целенаправленное поведение животного; осуществляется по принципу условного рефлекса и называется еще *условно-рефлекторной деятельностью*.

Гарвей Вильям. Основоположник физиологической науки (экспериментальной физиологии): открыл кровообращение и описал его в книге «О движении сердца и крови у животных».

Гиподинамия. Ограничение и уменьшение мышечных усилий, затрачиваемых на перемещение тела в пространстве, у животных при содержании в замкнутых помещениях малого объема. Вызывает ослабление деятельности всех органов, систем и расстройство их взаимосвязей в организме: уменьшаются энергообмен и потребность в корме, развиваются детренированность сердечно-сосудистой системы, дистрофия мышечной ткани, перестраивается обмен веществ, увеличивается доля жирового компонента в массе тела, происходит деминерализация костной ткани, снижается концентрация ряда гормонов в крови, падает устойчивость организма к воздействию неблагоприятных факторов, продуктивность, отмечаются бесплодие и задержка последа после родов.

Гипоталамус. Расположен на основании головного мозга, образует вентральную часть промежуточного мозга. Состоит из ядер: преоптической и передней групп, их нейроны продуцируют либерины и статины, регулируют деятельность передней доли гипофиза; средняя группа содержит нейроны-датчики, реагирующие на изменения состава и свойств внутренней среды; латеральные ядра формируют пути к верхним и нижним отделам ствола мозга. В передних и преоптических ядрах расположены высшие центры парасимпатического отдела, а в задних и латеральных ядрах — симпатического отдела нервной системы. В целом гипоталамус обеспечивает интеграцию деятельности эндокринной, вегетативной и соматической систем.

Гликолиз. Ферментативный анаэробный (бескислородный) процесс распада углеводов (главным образом глюкозы). Наиболее древний путь расщепления глюкозы; широко распространен в природе и играет важную роль в обмене веществ живых организмов. Обеспечивает клетку энергией в условиях недостаточного снабжения кислородом, а в аэробных условиях является стадией, предшествующей окислительному распаду углеводов до CO_2, и H_2O (дыханию). Многим микроорганизмам свойствен идентичный гликолизу процесс молочнокислого брожения. Ферменты гликолиза находятся в растворимой части цитоплазмы клеток. При распаде 1 молекулы глюкозы во время гликолиза образуется 2 молекулы пировиноградной кислоты и 2 молекулы АТФ. Гликолиз энергетически менее выгоден, чем дыхание (кислородное расщепление), так как поставляет около 5 % энергии, которая может быть получена при полном окислении глюкозы до CO_2 и H_2O.

Гомеостаз. Постоянство состава и физико-химических свойств внутренней среды организма за счет деятельности всех его органов и систем.

Гормональный статус. Складывающиеся на определенный период фактические оптимальные концентрации отдельных гормонов в крови животного.

Гормоны. Это химические, биологически активные вещества. Образуются в железах внутренней секреции, поступают непосредственно в кровь и оказывают регулирующее действие на обмен веществ, процессы и функции, рост и развитие организма. По химической природе различают: стероидные, производные холестерина — все гормоны коры надпочечников и половых желез; полипептидные и белковые гормоны — низкомолекулярные пептиды (гормоны гипоталамуса); простые белки — инсулин, гормон роста и др., сложные белки гликопротеиды — фолликулостимулирующий, лютеинизирующий и тиреотропный гормоны гипофиза; производные аминокислоты тирозина — адреналин, норадреналин, тироксин, трийодтиронин. Гормоны специфичны по своему физиологическому действию, обладают высокой биологической активностью; разрушаются соответствующими ферментами.

Механизм взаимодействия гормона с внутриклеточным рецептором (для стероидных гормонов). Гормон диффундирует через плазматическую мембрану и взаимодействует с рецептором, находящимся в цитоплазме; гормон-рецепторный комплекс переносится в ядро и действует непосредственно на геном, стимулируя или угнетая его активность, т. е. действует на синтез ДНК, изменяя скорость транскрипции и количество информационной (матричной) РНК (мРНК): увеличение или уменьшение количества мРНК влияет на синтез белка в процессе трансляции, что приводит к изменению функциональной активности клетки.

Механизм взаимодействия гормона с рецептором, локализованным на плазматической мембране (для белковых гормонов). Достигнув рецептора и взаимодействуя с ним, гормон вызывает его трансформацию, что приводит к активации аденилатциклазы, которая катализирует дефосфорилирование АТФ с образованием цАМФ. Она вызывает в клетке разнообразные эффекты — активирование протеинкиназ и т. д., что приводит к изменению функции клетки.

Механизм взаимодействия гормона с рецептором, локализованным в ядре (для тиреоидных гормонов). Гормон проникает в цитоплазму, из нее — в ядро клетки, где взаимодействует с рецепторами, образуя активный гормон-рецепторный комплекс. Он действует непосредственно на геном, стимулируя или угнетая его активность, изменяя скорость транскрипции и количество мРНК. Увеличение или уменьшение количества мРНК влияет на синтез белка в процессе трансляции и приводит к изменению функциональной активности клетки.

Гормоны аденогипофиза. Соматотропный гормон животных отличается по строению, т. е. обладает видовой специфичностью; повышает синтез белка, ускоряет включение в белки аминокислот, синтез РНК, увеличивает строму организма, поглощение неэстерифицированных жирных кислот мышцами и их выход из жировых депо, регулирует захват и вывод свободных жирных кислот, стимулирует использование углеводов, увеличивает размеры тела, способствует росту скелета, вызывая разрастание хрящевой ткани в эпифизах трубчатых костей, рост костей в длину. Лактотропный гормон (пролактин) по структуре, физико-химическим свойствам и по физиологическому действию сходен с гормоном роста; стимулирует развитие молочных желез, синтез белков и других компонентов молока (поэтому его называют лактогенным гормоном), ускоряет процесс молокоотдачи (сосание или доение стимулирует образование и выделение пролактина), обладает гипергликемическим и липотропным эффектом, поддерживает существование и активность желтого тела (поэтому его называют лютеотропным гормоном), тормозит образование и выделение ФСГ, усиливает проявление материнских инстинктов, активирует функцию сальных желез, рост волос, развитие внутренних органов. Липотропный гормон — липомобилизующий пептид; мобилизует жир из жировых депо, вызывает липолиз с увеличением содержания неэстерифицированных жирных кислот в крови. Адренокортикотропный гормон, обладает специфическим влиянием на пучковую и сетчатую зоны коры надпочечников, увеличивает размеры и массу надпочечников, усиливает в них окислительное фосфорилирование, повышает скорость синтеза белка, активирует глюкогенолиз и усиливает образование и выведение кортикостероидов, уменьшает размер и массу лимфатических узлов, селезенки, зобной железы, вызывает распад, тормозит синтез белка, является антагонистом гормона роста, усиливает распад жира, увеличивает накопление гликогена. Тиреотропный гормон избирательно действует на щитовидную железу: вызывает увеличение ее размеров, разрастание фолликулярного эпителия, накопление йода, биосинтез тиреоидных гормонов и выделение их в кровь. Фолликулостимулирующий гормон — гонадотропный гормон; стимулирует рост и развитие фоллику-

лов (пролиферацию клеток гранулезы) в яичниках, пролиферацию клеток Сертоли и сперматогенного эпителия в семенниках, сперматогенез, рост и функцию придаточных половых желез. Лютеинизирующий гормон — гонадотропный гормон; стимулирует развитие интерстициальной ткани яичников и семенников; в яичниках половозрелых самок ЛГ вместе с ФСГ обеспечивает дозревание граафовых фолликулов; под его влиянием происходит разрыв стенки фолликула (*овуляция*) и образование желтого тела на месте лопнувшего фолликула; стимулирует образование в яичниках и семенниках половых гормонов — эстрогенов и андрогенов, прогестерона. Меланоцитостимулирующий гормон стимулирует биосинтез пигмента меланина, равномерное распределение пигментных гранул в пигментных клетках-меланоцитах кожи, волос, приводящее к потемнению кожи и волос; стимулирует активность световоспринимающего аппарата глаза, участвует в темновой адаптации, повышает остроту зрения.

Гормоны гипоталамуса (см. Гипоталамус).

Гормоны диффузной эндокринной системы (тканевые гормоны). Продуцируются эндокринными клетками тканей органов; кровью приносятся к клеткам-мишеням или выделяются в межклеточное пространство, не попадая в кровь, и действуют на рядом находящуюся клетку-мишень, оказывая регуляторное действие. Каждый вид клеток продуцирует специфические гормоны: желудок — гастрин и энкефалин, мотилин, гастрон, антральный халон, серотонин, мелатонин, бомбезин и соматостатин; кишечник — вазоактивный интестинальный, или кишечный, полипептид, серотонин, мелатонин, субстанцию Р, мотилин, бомбезин, секретин, холецистокинин-панкреозимин, гастроингибирующий полипептид, энтероглюкагон, нейротензин, энтерогастрин и энтерогастрон, динэнтерин, арэнтерин, химоденин, дуокринин, энтерокринин, инкретин, вилликинин; поджелудочная железа — гастроингибирующий полипептид, соматостатин, панкреатический полипептид, липокаин, ваготоин, центропнеин; подчелюстная и околоушная железы, легкие, поджелудочная железа — калликреин, паротин; слизистая оболочка носовых ходов, гортани, трахеи, бронхов, легкие — серотонин, дофамин, бомбезин, а также простагландины; почки — ренин, медуллин, эритропоэтин, лейкоцитопоэтин, тромбоцитопоэтин; гипоталамус, нервная ткань, клетки крови, гипофиз — нейротензин, серотонин, кохерин.

Гормоны желтого тела. Желтым телом продуцируются прогестерон (максимум продукции приходится на середину лютеальной фазы, с наступлением инволюции желтого тела — снижается) и релаксин. Прогестерон действует на матку как эстрогены, вызывая разрастание слизистой оболочки матки и дальнейшее развитие и секрецию ее желез, тем самым подготавливая матку к развитию плода, обеспечивает при беременности развитие в эндометрии кровеносных сосудов, усиливает образование секрета железами, необходимого для питания зиготы и зародыша до образования плаценты, расслабляет мышечные волокна матки, понижает возбудимость матки и чувствительность к окситоцину; стимулирует развитие альвеол в молочных железах, тормозит выделение пролактина из гипофиза, понижает чувствительность альвеол к пролактину и, следовательно, тормозит образование молока при беременности. Релаксин — обеспечивает расслабление связок, размягчение лонного сращения, снижает тонус шейки матки, облегчает роды.

Гормоны надпочечников. Образуются корковым и мозговым слоями надпочечников, которые представляют самостоятельные железы внутренней секреции.

Гормоны коры — стероидные, производные уксусной кислоты и холестерина. В клубочковой зоне синтезируются *минералокортикоиды* — альдостерон, дезоксикортикостерон, 11-дегидрокортикостерон. Альдостерон наиболее активный: действует на дистальные отделы почечных канальцев, увеличивает в них обратное всасывание натрия в кровь, обеспечивает поддержание оптимальной концентрации натрия, хлора, воды в крови, способствует выведению калия, кальция, магния, водорода и аммония и таким образом участвует в регуляции водно-минерального обмена; снабжает энергией «натриевый насос» путем увеличения образования внутри клетки аденозинтрифосфата и стимуляции окислительного фосфорилирования. Минералокортикоиды обладают слабым глюкокортикоидным действием. В пучковой и сетчатой зонах синтезируются *глюкокортикоиды* — кортизол, кортикостерон, 11-дегидрокортикостерон и 11-дезоксикортизол. Кортизол наиболее активный из них. Они стимулируют распад белков, угнетают их биосинтез, особенно в мышечной ткани; в печени увеличивают синтез белков; увеличивают распад жира, в результате чего увеличивается в крови количество свободных жирных кислот; стрессовые раздражители стимулируют образование и выделение глюкокортикоидов, что повышает устойчивость организма, обеспечивают сохранение жизни; обладают противовоспалительным действием — уменьшают гиперемию, отек, боль; осуществляют и минералокортикоидное действие. В сетчатой зоне синтезируются *половые гормоны* — андрогены, эстрогены, прогестерон и 17-кетостероиды — дегидроэпиандростерон, андростендиан — 11-β-гидроксиандростендион, андростерон, эстрон. Прогестерон является основным промежуточным продуктом синтеза кортикостероидов и половых гормонов (физиологическая активность их слаба; они ответственны за рост, происходящий во время полового созревания).

Гормоны мозгового вещества — катехоламины (адреналин, норадреналин, дофамин; дофамин и норадреналин — предшественники синтеза адреналина), производные аминокислоты тирозина. Действие гормонов на органы в основном аналогично влияниям, осуществляемым через симпатические нервные волокна; в тканях катехоламины инактивируются моноаминооксидазой (больше в печени) и катехол-0-метилтрансферазой (в крови); участвуют в регуляции всех видов обмена веществ; усиливают распад жира в жировой ткани и окисление жирных кислот, распад гликогена в тканях и повышают концентрацию глюкозы в крови, обеспечивают распад белка при недостатке углеводов (при стрессе), повышают перенос электролитов через мембраны, поглощение кислорода тканями, образование макроэргических соединений (АТФ); мобилизуют энергетические ресурсы, готовность организма к оборонительным, защитным и агрессивным реакциям, обеспечивают приспособление организма к условиям, требующим напряжения, повышенной деятельности, интенсивной мышечной работы; восстанавливают работоспособность утомленных скелетных мышц, улучшают их кровоснабжение, стимулируют работу сердца, усиливают коронарный кровоток, повышают давление крови в сосудах; расслабляют гладкие мышцы бронхов, пищеварительного аппарата, мочевого пузыря, возбуждают мышцы матки, глаза (вызывают увеличение зрачков); возбуждают ЦНС, повышают возбуждаемость рецепторов, стимулируют секрецию глюкокортикоидов, являются «гормонами тревоги»; повышают теплообразование, основной обмен.

Гормоны нейрогипофиза. Антидиуретический гормон и окситоцин. Синтезируются в нейронах гипоталамуса, соответственно супраоптического и паравентрикулярного ядер, и в виде секреторных гранул, где гормоны находятся в комплексе с белками — нейрофизинами, переносятся по нервным волокнам в заднюю долю гипофиза, где хранятся и по мере необходимости поступают в общую циркуляцию. Антидиуретический гормон действует на почки, увеличивает проницаемость мембран клеток дистальных сегментов почечных канальцев, обеспечивает встраивание «водных каналов» (агрефоров) в апикальную мембрану, в результате чего усиливается обратное всасывание воды из канальцев нефронов в кровь, стимулирует секрецию гиалуронидазы, вызывает деполимеризацию кислых мукополисахаридов межклеточного вещества и так увеличивает проницаемость стенки дистальных отделов канальцев для воды; большие дозы вызывают сокращение гладких мышц сосудов (артериол), что ведет к повышению кровяного давления. Окситоцин выделяется в кровь рефлекторно при сосании и доении,

вызывает сокращение миоэпителиальных клеток, окружающих альвеолы, и перемещение молока из альвеол в цистерну молочной железы (молокоотдачу), участвует и в поддержании оптимального уровня молокообразования, усиливает поглощение и окисление глюкозы железой; выделяясь в больших количествах при родах, вызывает сокращение матки, способствуя выходу плода; обеспечивает сокращение матки при совокуплении; выделение его стимулируется с рецепторов влагалища и шейки матки.

Гормоны островкового аппарата поджелудочной железы. β-Клетки продуцируют гормон инсулин, α-клетки — глюкагон. Инсулин оказывает влияние на все виды обмена веществ в органах и тканях, повышает проницаемость клеточных мембран для глюкозы (в 20 раз), ускоряет транспорт глюкозы через мембрану инсулинчувствительных клеток (больше в печени и мышцах), стимулирует синтез гликогена из глюкозы, стимулирует полное окисление глюкозы и образование АТФ, понижает содержание глюкозы в крови; в жировой ткани стимулирует превращение глюкозы и жирных кислот в жир, понижает концентрацию жирных кислот в крови; повышает проницаемость клеточной мембраны к некоторым аминокислотам и стимулирует синтез белка (ускоряет синтез РНК), ферментов пищеварительных соков за счет активирования ферментов метаболизма. Глюкагон действует противоположно инсулину: стимулирует распад гликогена в печени путем активации фермента фосфорилазы, одновременно тормозится синтез гликогена, ускоряется превращение гликогена в глюкозу, повышается содержание глюкозы в крови; стимулирует превращение аминокислот в глюкозу, активирует липазу и повышает расщепление триглицеридов с образованием свободных жирных кислот, особенно в жировой ткани, кетоновых тел; повышает потребление кислорода, увеличивает диурез, выделение натрия, калия, кальция, угнетает моторную и секреторную функции пищеварительного аппарата.

Гормоны паращитовидных желез. В большой степени концентрируются в коллоидном веществе. Синтезируется паратгормон: обеспечивает вместе с тиреокальцитонином постоянство содержания кальция в крови, увеличивает активность остеокластов — клеток, вызывающих местное разрушение костной ткани, — освобождающиеся кальций и фосфор поступают в кровь, повышается их концентрация; воздействует и на цикл трикарбоновых кислот, вызывает накопление цитратов, местный ацидоз, воздействующий на извлечение кальция из кости, в почках увеличивает реабсорбцию кальция — и это ведет к увеличению его концентрации в крови, снижает реабсорбцию натрия, фосфора, усиливает всасывание кальция из кишечника в кровь за счет повышения активности витамина D.

Гормоны плаценты. Хорионический гонадотропин и хорионические соматомаммотропины, прогестерон, эстрогены, релаксин, простагландины. Хорионический гонадотропин — продуцируется с первых недель беременности, максимальный уровень биосинтеза соответствует фазе функциональной активности желтого тела и процессу формирования плаценты, действие его подобно действию ФСГ и ЛГ. Хорионические соматомаммотропины (плацентарный лактогенный, хорионический лактосоматотропный) — обладают лактогенной, лютеотропной и соматотропной активностью, во второй половине беременности стимулируют обменные процессы, увеличивают задержку азота в организме, синтез белка, содержание жирных кислот, усвоение жира, углеводов, активируют эритропоэз, иначе регулируют адаптационные изменения обменных процессов в организме матери и плода. Прогестерон — синтез возрастает с развитием беременности (о действии см. Гормоны яичников). Эстрогены — образование повышается в поздние сроки беременности (о действии см. Гормоны яичников), участвуют в обеспечении родов. Релаксин — образование нарастает во второй половине беременности (о действии см. Гормоны яичников). Простагландины — предшественник арахидоновая кислота; вызывают сокращения матки при родах.

Гормоны семенников (интерстициальных клеток, клеток Лейдига). Андрогены, в меньших количествах эстрогены и гормон ингибин; наиболее активным андрогеном является тестостерон. Тестостерон обеспечивает дифференциацию клеток тканей половых органов и придаточных половых желез у самца в раннем онтогенезе, рост и развитие их в постнатальный период, функционирование системы органов размножения с наступлением половой зрелости, способствует спермиогенезу. Андрогены у плода влияют на дифференцировку центров головного мозга, которые у взрослых животных определяют непрерывный характер секреции половых гормонов, половое поведение; вызывают развитие вторичных половых признаков самца, определяют особенности строения скелета, развитие мышечной системы и др.; обладают выраженным анаболическим действием, стимулируют синтез белка, развитие мышц, скелета и сердца, костной ткани; стимулируют нервные процессы, улучшают высшую нервную деятельность, повышают адаптационные возможности организма и сопротивляемость к неблагоприятным факторам, обеспечивают работоспособность организма. Ингибин осуществляет тормозящее влияние на образование фолликулостимулирующего гормона в передней доле гипофиза.

Гормоны тимуса (вилочковой, зобной железы). Тимозин, тимин и Т-активин стимулируют лимфопоэз, индукцию незрелых претимических клеток в Т-лимфоциты и функциональную активность Т- и В-лимфоцитов, активируют ферменты клеточных мембран, участвуют в контроле за нервно-мышечной передачей, состоянием углеводного обмена и обмена кальция.

Гормоны щитовидной железы. Специфические гормоны тироксин (тетрайодтиронин) и трийодтиронин синтезируются из аминокислоты тирозина и неорганического йода фолликулами (происходит на молекуле белка тиреоглобулина), депонируются в составе коллоида фолликулов, в кровь поступает лишь активная форма гормонов, в тканях освобождаются из связи с белком и проявляют свое физиологическое действие. Кальцитонин продуцирует парафолликулярная ткань. Тироксин и трийодтиронин оказывают влияние на все клетки организма, участвуют в регуляции всех видов обмена веществ, процессов роста и дифференцировки, увеличивают интенсивность окислительных процессов, в результате чего повышается распад углеводов, жиров, белков и освобождается большее количество энергии, одновременно стимулируют синтез гликогена в печени и синтез жира, синтез жира молочной железой, выведение воды, стимулируют рост животного, развитие и функцию половой системы, дифференциацию всех тканей в раннем онтогенезе, обеспечивают нормальную функцию кожи, рост волос, характерную окраску перьев, смену оперения, участвуют в регуляции развития нервной системы и ее возбудимости. Тиреокальцитонин (кальцитонин) действует на скелет (костную ткань) противоположно паратгормону паращитовидных желез, тормозит деятельность разрушающих кость клеток — остеокластов, активирует функцию остеобластов — клеток, участвующих в формировании кости, вследствие этого увеличивается отложение кальция в кости, снижает интенсивность всасывания кальция в кишечнике, концентрацию кальция в крови, увеличивает выделение с молоком фосфата, кальция, калия и особенно натрия.

Гормоны эпифиза. Наиболее изучены серотонин, мелатонин, адреногломерулотропин. Серотонин участвует в суточных колебаниях активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, в трофической функции нервной системы; медиатор тех межнейронных связей в стволе мозга, которые участвуют в центральной регуляции кровяного давления, температуры тела, дыхания, почечной фильтрации; поддерживает нормальный тонус и проницаемость сосудов; активирует перистальтику кишечника, тонус матки, бронхов. Мелатонин является производным серотонина: обеспечивает связь эпифиза с гипоталамо-гипофизарной системой, а также с щитовидной и половыми железами, надпочечниками; участвует в регуляции развития половой системы, предотвращает преждевремен-

ное развитие ее. Адреногломерулотропин является продуктом восстановления мелатонина: стимулирует синтез и выделение клубочковой зоной коры надпочечников гормона альдостерона.

Гормоны яичников. Эстрогены: эстрадиол и продукты его метаболизма эстриол и эстрон. Биосинтез значительных количеств эстрогенов происходит после наступления половой зрелости. Эстрогены стимулируют рост и развитие половых органов — яичников, яйцеводов, матки, влагалища, а также молочных желез; стимулируют развитие фолликулов, созревание яйцеклетки; у взрослых животных поддерживают структурную организацию половых органов и обеспечивают половые циклы (половое возбуждение, течку, охоту); вызывают половую доминанту, соответствующее половое поведение; вызывают рост протоков молочных желез; обеспечивают развитие вторичных половых признаков — усиление роста рогов, тазовых костей; участвуют в регуляции обменных процессов, повышают содержание фосфолипидов в крови, увеличивают синтез белков и накопление мышечной ткани, повышают сопротивляемость организма к вредным воздействиям, усиливают регенерацию при повреждении тканей, улучшают высшую нервную деятельность.

Группы крови. В эритроцитах человека и животных находятся антигенные факторы (у человека — 4, у сельскохозяйственных животных — большое количество). Обозначают буквами латинского алфавита (А, В, С ... и др.) в соответствии с международной номенклатурой. В плазме крови — естественные антитела — агглютинины (у человека — 4, у сельскохозяйственных животных отсутствуют или мало). *Группа крови* обусловлена сочетанием антигенов; систему групп крови составляют антигены, наследование которых взаимообусловлено. Антигенные факторы у сельскохозяйственных животных определяют с помощью антител, образовавшихся после предварительной иммунизации животных — введения им эритроцитов: у крупного рогатого скота идентифицировано 100 антигенных факторов, объединенных в 12 систем; у свиней — 50 антигенов, образующих 14 систем; у овец — около 100, образующих 7 систем; у лошадей — около 30, образующих 8 систем; у кур — 60 антигенов, сгруппированных в 14 систем.

Двигательная (моторная) деятельность желудка (рубца, сетки, книжки, сычуга), тонкого и толстого отделов кишечника. Моторикой обеспечиваются смешивание и продвижение содержимого в желудке (сычуге), тонические, перистальтические и систолические сокращения; в кишечнике — тонические, перистальтические, маятникообразные, ритмические сегментирующие, атиперистальтические сокращения.

Дефекация. Сложный физиологический процесс, обусловленный согласованной деятельностью сфинктеров прямой кишки, самой прямой кишки и мышц брюшного пресса, обеспечивающий выведение кала из прямой кишки. У каждого вида животных сопровождается характерными позами.

Динамический стереотип. Если изо дня в день в строго определенной последовательности на животных действуют различные условные и безусловные раздражители, вызывающие разные по силе условные рефлексы, то у них создается определенный *стереотип* (*последовательность*) реакций коры на эту систему раздражителей. Реакция на один раздражитель становится условным раздражителем последующей реакции, облегчая осуществление реакции на очередной раздражитель. Условный сигнал воспринимается не как изолированный раздражитель, а как элемент определенной системы сигналов, находящихся в связи с предыдущими и последующим раздражителями. Образуется *динамический стереотип*. Кора в этих условиях реагирует на сигналы по определенному шаблону, с наименьшими затратами энергии, обеспечивая более полное осуществление приспособительных реакций.

Диффузная эндокринная система. Представляет собой совокупность эндокринных клеток тканей органов организма, образующих специфические тканевые

гормоны. По числу инкреторных клеток превышает все известные железы внутренней секреции; каждый вид клеток продуцирует специфические гормоны, возбуждаясь через местные механизмы и с участием нервной системы; в ее составе выделяют гастроэнтеропанкреатическую эндокринную систему, почки, околоушную железу, нервную ткань, тромбоциты и др.

Дыхание. Совокупность физиологических процессов, происходящих в организме растений и животных, обеспечивающих поступление в организм O_2 и CO_2. Дыхание у животных включает в себя следующие физиологические процессы: 1) обмен газами между внешней средой и смесью газов в альвеолах; 2) обмен газами между альвеолярным воздухом и газами крови; 3) транспорт газов кровью; 4) обмен газами между кровью и тканями; 5) тканевое дыхание.

Дыхание у птиц. Воздух, поступающий в организм птицы при вдохе (мышцы грудной стенки расслабляются, грудина смещается вниз, грудная полость расширяется, становится большой, создается разность давлений воздуха между внешней средой и в легких, осуществляется вдох, сопровождается движением воздуха преимущественно через дорсальные бронхи), входит и заполняет легкие и воздушные мешки — фактически контейнеры для запасной поставки порций свежего воздуха, где он остается богатым O_2. При выдохе мышцы грудной стенки сокращаются, грудина поднимается, полость грудной клетки становится меньше и легкие сжимаются так, что обогащенный CO_2 воздух вытесняется из дыхательных емкостей, сопровождается движением воздуха преимущественно через вентральные бронхи. В легочной ткани происходит так называемый *двойной газообмен*, который осуществляется при вдохе и выдохе, благодаря этому вдох и выдох сопровождаются извлечением O_2 из воздуха и выделением CO_2.

Железы внутренней секреции. Это органы, образующие и выделяющие химические вещества (гормоны), поступающие непосредственно в кровь: гипоталамус, гипофиз, шишковидное тело (эпифиз), щитовидная железа, паращитовидные железы, надпочечники, панкреатические островки (островки Лангерганса), инкреторные аппараты яичников, семенников, плаценты; специальные клетки вилочковой (зобной) железы, слюнных желез, желудка, кишечника, поджелудочной железы, печени, почек, селезенки, матки, легких, предстательной железы, параганглий и др. — образуют диффузную эндокринную систему. Выполняют роль эфферентного структурно-функционального звена различных функциональных систем, участвуют в обеспечении различных приспособительных реакций.

Гипоталамус. Включает в себя кроме ядер из нервных клеток, не обладающих инкреторной функцией, также и ядра, состоящие из нейроинкреторных клеток. В клетках аденогипофизотропной зоны образуется 7 гормонов-стимуляторов (*либерины*) и 3 гормона-ингибитора (*статины*) инкреторной функции передней доли гипофиза, которые по портальной системе поступают в аденогипофиз и осуществляют свое действие; меланолиберин и меланостатин по аксонам доставляются к железистым клеткам промежуточной доли гипофиза; клетки супраоптического ядра вырабатывают антидиуретический гормон, паравентрикулярного ядра — окситоцин. Образующиеся гормоны поступают по гипоталамо-гипофизарному пучку в заднюю долю гипофиза, накапливаются и по мере необходимости поступают в ток крови. Каждый отдельный гормон гипоталамуса обладает специфическим действием: *кортиколиберин* действует на переднюю долю гипофиза (орган-мишень), стимулирует процесс образования и выделения в кровь адренокортикотропного гормона, *тиролиберин* — тиреотропного гормона, *соматолиберин* — гормона роста, *фоллиберин* — фолликулостимулирующего гормона, *люлиберин* — лютеинизирующего гормона, *пролактолиберин* — пролактина, *меланолиберин* — меланоцитостимулирующего гормона; *соматостатин* угнетает образование и выделение гормона роста, *пролактостатин* — пролактина, *меланостатин* — меланоцитостимулирующего гормона.

Гипофиз. В нем различают: *аденогипофиз* (*железистая доля*): клетки его вырабатывают соматотропный, лактотропный, фолликулостимулирующий, лютеинизирующий, тиреотропный, адренокортикотропный и липотропный гормоны; клетки промежуточной доли — меланоцитостимулирующий гормон; *нейрогипофиз* (*мозговая часть*), где накапливаются окситоцин и антидиуретический гормон.

Надпочечники. Парные железы. Состоят из коркового слоя ($^2/_3$) и глубокого мозгового слоя ($^1/_3$); которые представляют собой самостоятельные железы внутренней секреции. Кора надпочечников состоит из трех зон: *клубочковая*, *сетчатая и пучковая* различаются морфологически и функционально; продуцируют различные гормоны, общее название которых *стероидные*; основными предшественниками гормонов коры надпочечников являются *уксусная кислота и холестерин*, соответственно *минералокортикоиды*, *глюкокортикоиды и половые*. Мозговое вещество надпочечников состоит из крупных клеток с большим ядром и зернистой протоплазмой (хромаффинные клетки), образованных из той же эмбриональной ткани, что и клетки симпатических ганглиев; синтезирует и выделяет гормоны — адреналин, норадреналин, дофамин, называемые *катехоламинами*.

Островковый аппарат поджелудочной железы (панкреатические островки). Составляет 3...10 % массы поджелудочной железы. Состоит в основном из бета-клеток (около 70 %) и альфа-клеток — 20 %: бета-клетки продуцируют гормон *инсулин*, альфа-клетки — гормон *глюкагон*.

Тимус (вилочковая, зобная). Состоит из клеток лимфоидных и ретикулярных. Является центральным органом системы иммуногенеза, ответственным за формирование и функционирование клеточной системы иммунитета: процесс дифференцировки полипотентной стволовой кроветворной клетки костного мозга происходит через ряд стадий в иммунокомпетентный Т-лимфоцит; инкретирует гормоны *тимозин, тимин и Т-активин*.

Щитовидная железа. Структурно-функциональной единицей железы является фолликул, имеющий стенку из одного слоя эпителиальных кубических клеток и полость круглой или овальной формы; вне железистых фолликулов располагаются парафолликулярные клетки. Фолликулярные клетки активно поглощают йодит из крови, преобразуя его в органически связанный йод, синтезируют специфические гормоны *тироксин* (*тетрайодтиронин*) и *трийодтиронин* из аминокислоты тирозина и неорганического йода; парафолликулярная ткань продуцирует *кальцитонин*.

Эпифиз. Паренхима железы состоит из богатых цитоплазмой с большим ядром клеток и мелких, бедных цитоплазмой клеток. Трансформирует нервные импульсы от зрительных рецепторов в инкреторный процесс. Участвует в обеспечении циркадных ритмов, «биологических часов». В ней образуется большое количество биологически активных веществ, наиболее изучена физиологическая роль *серотонина, мелатонина, адреногломерулотропина*.

Яичник. Парный орган, ответственный за продукцию гормонов, — фолликул, клетки внутренней оболочки которого под влиянием лютеинизирующих гормонов продуцируют андрогены, которые проникают в клетки гранулезы и под влиянием системы ферментов превращаются в эстрогены.

Желтое тело. Образуется после овуляции в процессе лютеинизации гранулезных клеток, при этом клетки теряют способность ароматизации в них андрогенов и превращения их в эстрогены. Продуцирует гормоны *прогестерон* и *релаксин*.

Плацента. Временная эндокринная железа в период беременности. В ней осуществляются процессы синтеза, секреции и превращения гормонов в эпителии ворсинок — синцитиотрофобласте и цитотрофобласте; продуцирует *хорионический гонадотропин* и *хорионические гормоны*.

Паращитовидные (околощитовидные) железы. Основную часть их составляют «темные» главные клетки. В паренхиме железы содержится колло-

идное вещество, где в большой степени концентрируется синтезируемый железой *паратгормон*.

Семенники. Включают в себя интерстициальные клетки; клетки Лейдига семенников обеспечивают инкрецию гормонов андрогенов, в меньших количествах — *эстрогенов* и гормона *ингибина*.

Желудочные (сычужные) железы. Состоят из главных, обкладочных и добавочных клеток; продуцируют кислый (pH 1,0...4,0) желудочный (сычужный) сок, содержащий свободную и связанную соляную кислоту (продуцируют обкладочные клетки желез фундальной части), неорганические (натрий, калий, кальций, магний, хлориды, фосфаты, сульфаты, бикарбонаты) и органические вещества — ферменты пепсин и реннин, или химозин, желудочную липазу (продуцируют главные клетки желез), в небольшом количестве белки, пептоны, аминокислоты, молочную кислоту, мочевину. Секреция желудочного сока начинается через 10 мин после начала приема корма и достигает максимума к концу первого часа. Секреция сычужного сока осуществляется непрерывно: натощак на низком уровне, после приема корма повышается.

Иммунитет. Невосприимчивость организма к инфекционным и другим чужеродным агентам (антигенам), обусловленная наличием в крови и тканях специальных защитных веществ — антител; известны два основных вида иммунитета (иммунного ответа) к антигену — гуморальный и клеточный.

Гуморальный иммунитет связан с образованием антител. При связывании антигена с соответствующим рецептором и под влиянием цитокинов, вырабатываемых моноцитами, макрофагами и Т-лимфоцитами, происходит активация В-лимфоцитов (антигенраспознающие рецепторы В-лимфоцитов представляют собой молекулы иммуноглобулинов), которые начинают делиться и дифференцироваться в лимфатических узлах в *плазматические клетки*.

Клеточный иммунитет связан с образованием специализированных клеток, реагирующих с антигеном посредством его связывания и последующего разрушения. Иммунная реакция опосредована клетками — цитотоксическими Т-лимфоцитами и Т-хелперами.

Иммунная система. Специальная система организма, обеспечивающая защиту его от всего генетически чужеродного, распознающая антигены, поступающие извне, и собственные измененные клетки. Представлена совокупностью органов, тканей и клеток, деятельность которых обеспечивает иммунитет. Вместе с нервной и эндокринной системами обеспечивает поддержание постоянства иммунного статуса организма и его приспособление к изменяющимся условиям внешней и внутренней среды, контролируя качественное постоянство генетически обусловленного клеточного и гуморального состава организма.

Интерорецепция. Обеспечивает приспособительные реакции организма к изменениям условий внутренней среды (состояния внутренних органов, мышц, суставов, сухожилий и фасций, положение тела и отдельных его частей в пространстве). Включает три вида рецепций: висцерорецепцию, проприорецепцию и вестибулорецепцию.

Интранатальный период развития организма. Промежуток времени от начала родовой деятельности до рождения; сравнительно короткий, в нем фазы не выделяют.

Кишечные железы. В начальной части двенадцатиперстной кишки трубчатые (бруннеровы железы), дальше, в тонком отделе, — кишечные крипты — трубчатые углубления эпителия, в толстом отделе кишечника желез мало, больше бокаловидных энтероцитов. Секретируют кишечный сок щелочной реакции (pH 7,4...8,2), содержащий много ферментов: энтеропептидазу, щелочную фосфатазу, нуклеазы, нуклеозидазы, катепсин, лейциноаминопептидазу, аминотрипептидазы, пролиназу, дипептидазу, глюкозидазу, галактозидазу, амилазу, липазу. Секреция начинается через 15...30 мин после начала приема корма, достигая мак-

симума к концу 2...3-го часа. У жвачных происходит непрерывно на низком уровне натощак, уровень секреции повышается после приема корма, достигает максимума в разгар кишечного пищеварения.

Клетка (животная). Сложное образование: представляет собой структурно-физиологическую единицу тканей, органов, организма в целом.

Кожа животных. Эпителиально-соединительнотканный орган, состоящий из наружного эпителиального слоя — эпидермиса, среднего соединительнотканного — дермы, внутреннего рыхлого соединительнотканного — подкожной клетчатки. Выполняет защитную, дыхательную, абсорбционную, перспирационную, выделительную, пигментообразующую, терморегулирующую, обменную и рецепторную роли; служит депо крови, воды, минеральных веществ и витаминов. Структурная организация и деятельность кожи обеспечиваются рефлекторно-гормонально.

Комплемент. Группа белков крови, состоящая из протеаз и их активаторов (более 25 белков — компонентов комплемента, выявляемых в крови и на поверхности некоторых клеток). Играет важную роль в защите от чужеродного (микроорганизмов), являясь неспецифическим гуморальным защитным механизмом: разрушает бактериальные и инфицированные вирусами собственные клетки, участвует в регуляции воспалительных и иммунных реакций.

Кора больших полушарий головного мозга. Высший и особо сложный по своей структуре и функции отдел ЦНС — тонкий слой серого вещества (1,3...4,5 мм), покрывающий большие полушария. Состоит из нейронов (в основном пирамидных, вертенообразных и звездчатых) с множеством типов соединений, расположенных в шесть слоев: молекулярный, образован в основном нервными волокнами; наружный зернистый, образован мелкими звездчатыми клетками; наружный слой пирамидных клеток разной величины; внутренний зернистый, образован звездчатыми клетками; больших пирамидных клеток; полиморфный, состоит из веретеновидных клеток. Имеется большое количество (в 10 раз больше, чем нейронов) глиальных клеток, выполняющих опорную, обменную, секреторную (выделяют вещества, регулирующие возбудимость нейронов) роли, а также участвующих в хранении следов осуществленных реакций (память). По функциональной значимости нейроны коры подразделяют на сенсорные (третий и четвертый слои), которые воспринимают афферентные импульсы от ядер таламуса, с рецепторов сенсорных систем; моторные (пятый слой пирамидных клеток), посылают импульсы к подкорковым ядрам, промежуточному, среднему, продолговатому мозгу, мозжечку и ретикулярной формации, спинному мозгу, образуют корковые отделы нервных центров; контактные, или промежуточные, нейроны. По структурно-функциональной организации в коре выделяют: сенсорные зоны — корковые концы анализаторов, состоящие из ядра и рассеянных нейронов; ассоциативные зоны, или области, прилегающие к сенсорным зонам (вторичные сенсорные зоны); моторные зоны, или корковые отделы нервных центров (с премоторной зоной кпереди от моторной и дополнительной моторной областью на медиальной поверхности полушарий). В целом кора больших полушарий осуществляет свою деятельность по принципу условного рефлекса, поэтому ее деятельность называется условно-рефлекторной; обеспечивает быструю связь с внешней средой и более полное приспособление состояния и деятельности всего организма через периферическую нервную систему и железы внутренней секреции к меняющимся условиям внешней и внутренней среды; с деятельностью коры больших полушарий связаны память, мышление, речь.

Корм. Источник энергии, пластических веществ и большого ряда биологически активных элементов. Служит источником питательных веществ: белков, жиров, углеводов, минеральных веществ, витаминов и воды.

Красное ядро. Образование в головном мозге. Получает импульсы с рецепторов мышц, от коры больших полушарий, подкорковых ядер и мозжечка. Оказывает постоянное корригирующее влияние на мотонейроны спинного мозга через ядро Дейтерса, руброспинальный тракт.

Кровеносные сосуды. Множество трубок со стенкой из эластических, коллагеновых, гладкомышечных, фибриллярных элементов, соединенных параллельно и последовательно, обеспечивающих движение крови по организму. По структурно-физиологическим особенностям различают сосуды «котла», или *растяжимые* (аорта, крупные артерии, легочная артерия), *буферные сосуды*, стабилизаторы давления; *прекапиллярные сосуды* сопротивления (мелкие артерии и артериолы), сосуды высокого давления; *прекапиллярные сфинктеры*; *обменные сосуды* (капилляры); *посткапиллярные сосуды* сопротивления (венулы и мелкие вены); *емкостные сосуды* (вены), *аккумулирующие сосуды* (мелкие и средние вены) — емкости и сосуды возврата крови (крупные вены); шунтирующие сосуды.

Кровообращение. Это движение крови по кровеносной системе, обеспечиваемое главным образом сокращениями сердца и тонусом сосудов. От левого желудочка начинается аорта, переходит в артерии, артериолы и капилляры всех органов и тканей, капилляры переходят в венулы, они объединяются в вены, впадающие в виде двух полых вен (краниальной и каудальной) в правое предсердие, — составляют большой круг кровообращения. От правого желудочка начинается легочная артерия, делится на ряд артерий, переходящих в артериолы, капилляры легких, капилляры переходят в венулы и легочные вены (5...7), впадающие в левое предсердие, — составляют малый круг кровообращения.

Кровь. Представляет собой жидкую ткань. Имеет красный цвет, который ей придают эритроциты. Состоит из жидкой части (58...62 %) — плазмы крови и форменных элементов — эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов (38...42 %). Характеризуется постоянством свойств и компонентов. Вместе с тканевой жидкостью и лимфой образует внутреннюю среду организма; принимает непосредственное участие в процессах обмена веществ.

Кровяное давление. Давление, которое оказывает кровь на стенки кровеносных сосудов, по которым она движется. Различают артериальное и венозное давление крови. Величина артериального давления крови определяется силой сердечных сокращений, количеством крови и сопротивлением кровеносных сосудов. В артериях различают максимальное (систолическое), минимальное (диастолическое), среднее и пульсовое кровяное давление. Максимальное давление крови возникает во время сокращения (систолы) желудочков и составляет 115...125 мм рт. ст. Минимальное давление (70...80 мм рт. ст.) возникает при расслаблении сердечной мышцы (диастоле); пульсовое давление — разница между максимальным и минимальным; среднее давление — сумма максимального и минимального, деленная на 2.

Кровяное депо. Орган или ткань, обладающие способностью накапливать в своих сосудах значительное количество крови. При необходимости, функциональных нагрузках кровь из депо поступает в сосуды, чем предотвращается падение артериального давления и притока крови к сердцу.

Лабильность (функциональная подвижность). Скорость тех элементарных (ответных) реакций, которыми сопровождается деятельность ткани или органа после воздействия раздражителя; показатель (мера) ее — наибольшее (максимальное) число ответных реакций, которое ткань или орган способны воспроизвести в 1 с при частых их раздражениях; наибольшая лабильность у нервной ткани — способна воспроизвести ритм раздражений, равный 1000 импульсов в 1 с.

Леонтович А. В. Автор первого русского учебника по физиологии домашних животных (1916).

Лимбическая система. Самостоятельное структурно-физиологическое образование, кольцеобразно охватывает основание среднего мозга на границе со стволовой частью мозга; включает в себя свод, гиппокамп, поясную извилину и др., ос-

новная структура — гиппокамп. Нейроны лимбической системы получают импульсы с коры, подкорковых ядер, таламуса, гипоталамуса, ретикулярной формации, со всех внутренних органов. Участвуют в афферентном синтезе, включаются в механизмы памяти — фиксации прежнего опыта, в контроле электрической активности мозга, бодрствования и развития сна, обеспечении вегетативных реакций (ее называют висцеральным мозгом), в формировании эмоционального поведения животного.

Лимфа. Жидкая ткань организма, содержащаяся в лимфатических сосудах и узлах. Вместе с тканевой жидкостью и кровью образует внутреннюю среду организма; принимает непосредственное участие в процессах обмена веществ.

Медиатор. Передатчик нервного импульса — химическое соединение, выделяемое нейросекреторным аппаратом нервного окончания — пресинаптической мембраны синапса. Роль медиатора у животных в скелетных мышцах играет ацетилхолин.

Мембранное пищеварение. Гидролиз веществ корма на ворсинках и микроворсинках в тонком отделе кишечника; осуществляется ферментами, адсорбированными из полости тонкой кишки, а также собственно кишечными ферментами, синтезируемыми в энтероцитах и встроенными в мембрану. Расщепляются преимущественно промежуточные продукты гидролиза белков, жиров и углеводов (пептиды, диглицериды, дисахариды), образуются мономеры, которые и транспортируются в кровь.

Метасимпатическая нервная система. Представлена интрамуральными ганглиями, расположенными в толще стенок полых внутренних органов. По физиологической роли выделяют чувствительные нейроны, интернейроны, эффекторные нейроны и необходимые для автономной и интегративной деятельности звенья — сенсорное, ассоциативное и эфферентное. Объединяются в рефлекторные дуги с помощью синапсов, медиаторов. Имеются собственные сенсорные элементы: механо-, хемо-, термо-, осмо- и другие рецепторы, которые постоянно посылают в свои внутренние нейронные сети информацию о состоянии стенки внутреннего органа. Не имеет представительств в ЦНС в отличие от симпатической и парасимпатической и является в значительно большей степени самостоятельной, автономной; не имеет своего центрального аппарата: все звенья ее рефлекторного пути локализуются только в интрамуральных ганглиях. Ее эфферентные связи с центральными структурами опосредованы нейронами симпатической и парасимпатической нервной системы, образующими синаптические контакты на телах и отростках метасимпатических интернейронов и эффекторных нейронов. Относительно независимая самостоятельная интегративная система; эффективно контролирует и управляет висцеральными системами, обеспечивает надежность регуляции их функций. Медиаторную роль в системе осуществляют не менее 20 медиаторов и модуляторов холинергической, адренергической, серотонинергической, пуринергической, пептидергической, дофаминергической, ГАМК-ергической и другой природы. Метасимпатическая нервная система программирует и координирует двигательную, секреторную и всасывательную активность желудка и кишечника, активность местных эндокринных элементов и локальный кровоток.

Метод наблюдения. Оценка проявления того или иного физиологического процесса, той или иной функции органа, ткани в естественных условиях. Предусматривает использование простых и сложных приборов, вспомогательных операций (наложение фистул на исследуемый орган, вживление электродов и др.).

Метод эксперимента (или опыта). Определение роли факторов, обеспечивающих деятельность тканей, органов, организма, путем направленного устранения или усиления действия того или иного условия (фактора) жизнедеятельности тканей, органов, организма. По результатам делают заключение, почему осуществляется данный физиологический процесс или функция. Предусматривает использование простой и сложной современной аппаратуры, приборов, входящих в системы: предназначенные для воздействия на объект; предназначенные для регистрации различных проявлений жизнедеятельности, а также вспомогательных приемов (перерезка нерва, вживление электродов, наложение фистул и др.).

Механизм неспецифической защиты (естественная резистентность). Представлен механическими барьерами кожи и слизистых оболочек, препятствующими проникновению микроорганизмов и другого чужеродного внутрь организма; дополняются деятельностью мерцательного эпителия, свойствами слизи, лизоцима, лактоферина и итерферонов. В случае проникновения генетически чужеродного через кожу и слизистые оболочки в их удалении и удалении собственных измененных клеток участвуют комплемент, нейтрофилы, другие гранулоциты, макрофаги.

Механизмы специфической защиты. Представлены иммунной системой, лимфоцитами, антителами, которые являются продуктом деятельности иммунной системы.

Микроциркуляция. Ток крови через терминальные артериолы, метартериолы, прекапиллярные сфинктеры, капилляры и посткапиллярные венулы.

Мион (мышечная единица). Мышечное волокно с нервными окончаниями, кровеносными и лимфатическими капиллярами; мышечные волокна объединены в пучки I, II и III порядка.

Мозжечок. Структурно-физиологическое образование ЦНС из нейронов, которые образуют ядра мозжечка, имеет прямые и обратные связи (пучками нервных волокон) с корой больших полушарий, средним и продолговатым (красным ядром и вестибулярными ядрами) и спинным (проекционными и мотонейронами) мозгом. Различают три части: вестибулярную, спинальную и корковую. Мозжечок вносит необходимые поправки в двигательные реакции, обеспечивая их точность, согласованность быстрых и медленных компонентов двигательных актов, координацию движений, вегетативных реакций, возбудимость и лабильность соматических и вегетативных центров.

Молозиво. Секрет, образующийся в молочной железе в первые дни лактации (2...10 сут), желтовато-коричневого цвета, вязкой консистенции, солоноватого вкуса. Содержит много белков, минеральных солей (особенно много магния), углеводы, жиры, витамины, гидролитические ферменты; состав молозива отдельных видов животных имеет большие различия. Имеет высокую биологическую ценность и калорийность, необходимо для поддержания жизни новорожденного.

Молоко. Секрет, образующийся в молочной железе во время установившейся лактации. Имеет сложный химический состав: более 100 различных веществ — белки и аминокислоты, липиды и жирные кислоты, различные углеводы, около 40 различных минеральных веществ, 17 витаминов, десятки ферментов и др.

Молоковыведение. Переход образующегося молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный (распределение молока) в период от доения (сосания) до следующего доения.

Молокоотдача. Выведение молока из альвеолярно-протокового отдела в цистернальный при доении и сосании.

Моторная единица мышц. Объединение из одного нейрона и иннервируемой им группы мышечных волокон.

Мышечные волокна скелетных мышц. Специализированные клетки цилиндрической формы длиной до 10...12 см, диаметром 10...100 мкм. В саркоплазме располагаются все компоненты животной клетки: вдоль оси мышечного волокна — миофибриллы (более 2000), в них — протофибриллы (нити белков миозина и актина) — сократительный аппарат мышечного волокна.

Мышечные клетки гладких мышц (миоциты). Веретенообразной формы клетки длиной 60...400 мкм, диаметром 4...10 мкм; соединены между собой особыми межклеточными контактами (*десмосомами*), образуя «функциональный синцитий».

Имеют все компоненты животной клетки (ядро одно); сократительный аппарат представлен нерегулярно распределенными миозиновыми и актиновыми протофибриллами.

Мышцы гладкие. Находятся в полых внутренних органах (желудок, кишечник и др.), в кровеносных сосудах, коже.

Мышцы скелетные. Вместе со скелетом составляют опорно-двигательную систему организма, которая обеспечивает поддержание позы и перемещение отдельных частей тела и всего тела в пространстве. Выполняют и защитную функцию, предохраняя внутренние органы от повреждений.

Нейроглия. Клетки нейроглии располагаются между нейронами; пространство между ними заполнено жидкостью; между нейронами и глиальными клетками осуществляется обмен веществ.

Нейрон. Это структурно-физиологическая единица нервной системы. Состоит из тела (сомы) и отростков (чаще двух — биполярные нейроны и большего количества — многоотростковые, или мультиполярные). Отростки: длинный неветвящийся *аксон* и короткие ветвящиеся *дендриты*; аксон проводит возбуждение от тела нейрона, а дендриты — к телу нейрона.

Нерв. Сложное образование, состоящее из большого числа нервных волокон, заключенных в общую соединительнотканную оболочку.

Нервная система. Образована нейронами и клетками нейроглии (они выполняют опорную, защитную и трофическую роли): нейроны составляют 10...15 % (примерно 50 млрд) общего числа, основная часть — клетки нейроглии. Подразделяется на центральную (включает головной и спинной мозг) и периферическую (нервы, отходящие от центральной нервной системы к органам). Благодаря нервной системе организм осуществляет свою деятельность по принципу рефлекса.

Нервно-гормональная регуляция. Регуляция, обеспечиваемая нервной и гормональной системами. Совместная рефлекторно-гормональная регуляция — основная форма регуляции в организме.

Нервное волокно. Отросток нервной клетки (нейрона) — дендрит или аксон. Состоит из осевого цилиндра и покрывающей его миелиновой оболочки, прерывающейся через каждые 1...2,5 мм, — мякотные волокна; не имеющие миелиновой оболочки — безмякотные.

Нервный центр. Образован большим количеством интернейронов и двигательных нейронов. Сложное образование рефлекторной дуги, представляющее собой ансамбль нейронов, расположенных в различных отделах ЦНС, включая кору больших полушарий, и обеспечивающих конкретную приспособительную реакцию.

Нефрон. Структурно-физиологическая единица почки (в почках животных — миллионы). Обеспечивает ряд процессов: фильтрацию в почечном тельце, реабсорбцию, секрецию, синтез и превращения веществ в канальцах, выделение из организма чужеродных веществ и нелетучих продуктов обмена, поддержание кислотно-щелочного равновесия в крови, постоянство условий внутренней среды организма.

Обмен веществ и энергии. Согласованная деятельность ряда систем, обеспечивающая прием корма, гидролиз белков, жиров и углеводов, воды, освобождение минеральных веществ и витаминов корма в пищеварительном аппарате, всасывание продуктов гидролиза, воды, освободившихся минеральных веществ и витаминов, распределение, превращение и использование всосавшихся веществ в тканях и органах, освобождение и использование энергии, поддержание определенных концентраций обменных веществ в крови и тканях, определенной температуры тела, а также выведение из организма непереваренных и невсосавшихся компонентов корма, конечных продуктов превращения и избытка всосавшихся веществ, отдачу в окружающую среду образующейся тепловой энергии.

Образование условных рефлексов. Условные рефлексы образуются по определенным правилам: при неоднократном сочетании, одновременном действии индифферентного раздражителя и какого-либо безусловного раздражителя, вызывающего определенный безусловный рефлекс; при условии, когда действие индифферентного (т. е. вначале безразличного к данному виду деятельности) сигнала предшествует не менее чем на 0,1 с началу действия безусловного раздражителя; будущий условный раздражитель должен иметь определенную силу, но меньшую, чем безусловный. В основе образования лежит формирование временной связи в коре больших полушарий между той или иной сенсорной зоной (в зависимости от того, какие рецепторы воспринимают индифферентный раздражитель) и нейронами моторной зоны, связанными с обеспечением проявляемого в данный момент безусловного рефлекса. Временная связь между названными пунктами коры может замыкаться через кору, подкорковые образования (таламус) и путем образования связи в одном нейроне коры с химическим взаимодействием в молекулярных организациях аксоплазмы. Образование временной связи возможно благодаря законам взаимодействия нервных процессов в коре: иррадиации, концентрации, доминанте.

Одиночное сокращение мышцы. Сокращение мышцы в ответ на одиночное раздражение; осуществляется очень быстро (0,04...0,1 с). В нем различают три фазы: скрытую, укорочения и расслабления.

Оплодотворение. Физиологический процесс взаимодействия, слияния яйцеклетки и спермия с образованием новой клетки — зиготы. Связано с процессами спаривания, секреции специфических секретов железами половых органов, с движением половых органов.

Орган. Объединение различных тканей, которое структурно и функционально специализировано выполнять сложную деятельность.

Организм. Открытая, самостоятельно существующая, саморегулирующаяся единица органического мира, которая отвечает реакцией как единое целое на изменение условий окружающей среды.

Остеоны. Наружный и внутренний слои пластинок за надкостницей, между которыми помещается система пластинок, расположенных концентрически вокруг кровеносных сосудов. В каждом остеоне в центре находится канал, в котором проходят кровеносные сосуды и симпатические нервные волокна; между пластинками располагаются остеоциты.

Остеоциты. Костеобразующие клетки, расположенные во внутреннем слое надкостницы. Различают три вида костных клеток: *остеобласты, остеокласты и остеоциты*. Обеспечивают два процесса: построение и разрушение костной ткани.

Павлов И. П. Великий ученый, гордость русской физиологии; вместе с И. М. Сеченовым создал учение о нервизме; учение об условных рефлексах.

Парасимпатическая иннервация. Образована парасимпатическими нейронами среднего, продолговатого мозга и крестцового отдела спинного мозга, а также парасимпатическими нейронами ганглий, расположенных чаще в органах. В среднем мозге находятся ядра глазодвигательного нерва (III пара черепно-мозговых нервов); в продолговатом мозге — три пары ядер, от которых отходят три пары черепно-мозговых нервов: лицевой (VII пара), языкоглоточный (IX пара), блуждающий (X пара), в спинном мозге в боковых рогах трех сегментов крестцовой части располагаются ядра преганглионарных парасимпатических нейронов. Роль парасимпатической иннервации в регуляции деятельности органов организма сравнительно ограничена: иннервирует мышцы глаз, слюнные железы, мышцы языка, трахеи и бронхов, легкие, все органы пищеварения, сердце, почки, мочевой пузырь и мочеточники и другие внутренние органы, некоторые кровеносные сосуды (языка, подчелюстной железы, пещеристых тел полового члена). Влияния осуществляются либо прямо на иннервируемые органы, как в кольцевых мышцах радужной оболочки глаза или в слюнных железах, либо посредством метасимпатической нервной системы. В первом случае постганглионарный нейрон непосред-

ственно контактирует с эффектором и вызываемое им действие зависит главным образом от прямых влияний ЦНС. Основная роль парасимпатической нервной системы (совместно с метасимпатической) состоит в регуляции механизмов различных функций, обеспечивающих гомеостаз (относительное динамическое постоянство внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций), а также восстановление и поддержание этого постоянства, дестабилизированного симпатической нервной системой; совместно с симпатической обеспечивающих оптимальную деятельность органов, которые они иннервируют при стрессовых воздействиях, оказывают чаще влияния, противоположные действию симпатической нервной системы.

Периферический соматический отдел нервной системы. Обеспечивает осуществление ЦНС двигательных реакций. Образован аксонами мотонейронов и аксоноподобными дендритами рецепторных нейронов, идущими из ЦНС, спинномозговых и черепно-мозговых ганглиев к периферическим исполнительным органам не прерываясь; скорость проведения возбуждения в них высокая (30...120 м/с).

Пищеварение. Совокупность процессов механического и химического превращения корма до такого состояния питательных и биологически активных веществ, в котором они могут всосаться в кровь и лимфу. Механическое превращение корма представляет собой измельчение, расплющивание, растирание его до состояния кашицы с помощью зубов и мышц пищеварительного аппарата. Химическое превращение корма происходит с помощью ферментов пищеварительных соков желез пищеварительного аппарата, ферментов микроорганизмов и ферментов пищи.

Пищеварение в желудке (сычуге). Происходит в основном превращение белка (в сычуге — погибающих бактерий и простейших): соляная кислота желудочного сока вызывает набухание, денатурацию белка, активирует продуцируемый неактивный пепсиноген в активный пепсин, пепсин путем гидролиза расщепляет белок до пептидов, альбумоз и пептонов, частично — до аминокислот; реннин в период молочного питания действует на молочный белок — казеиноген, превращает его в казеин, створаживает молоко; желудочная липаза расщепляет эмульгированные жиры до жирных кислот и глицерина.

Пищеварение в кишечнике. В кишках продолжается гидролиз белков, осуществляется гидролиз углеводов и жиров под действием ферментов поджелудочного сока, желчи, кишечного сока. Трипсин поджелудочного сока вырабатывается в неактивной форме — трипсиноген, под действием энтеропептидазы кишечного сока превращается в трипсин, который активирует продуцируемые в неактивной форме химотрипсиноген в химотрипсин, прокарбоксипептидазу — в карбоксипептидазу, пропанкреатопептидазу — в панкреатопептидазу, профосфолипазу — в фосфолипазу. Трипсин и химотрипсин действуют на белки и полипептиды и расщепляют их до пептидов и аминокислот, карбоксипептидазы и пептидазы расщепляют пептиды до аминокислот, дезоксирибонуклеаза и рибонуклеаза расщепляют нуклеиновые кислоты на нуклеотиды и фосфорную кислоту. Амилаза расщепляет крахмал и гликоген до декстрина и мальтозы; глюкозидаза гидролизует мальтозу до глюкозы; фруктофуронидаза — сахарозу до фруктозы и глюкозы; галактозидаза — лактозу до глюкозы и галактозы. Липаза активируется ионами кальция и желчными кислотами; расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты. Гидролиз олиго- и дипептидов, фосфорных эфиров, липидов, дисахаридов осуществляется в основном на цитоплазматических мембранах микроворсинок (пристеночное или мембранное пищеварение соответствующими ферментами). В толстом отделе кишечника гидролизуются клетчатка, крахмал, жиры; синтезируются жиры бактериями.

Плацента. Комплекс тканевых образований: материнская часть представлена измененной оболочкой матки; плодная часть состоит из сосудистой (хорион), водной, околоплодной (амнион) и мочевой (аллантоис) оболочек.

Поджелудочная железа. Состоит из секреторных клеток, продуцирующих поджелудочный сок щелочной реакции (pH 7,8...8,4). Содержит неорганические вещества — бикарбонаты, хлориды, фосфаты, сульфаты, натрий, калий, HCO_3 и др.; органические вещества — липиды, белки, различные ферменты: протеиназы (трипсин, химотрипсин, панкреатопептидаза Е, или эластаза), карбоксипептидазу — пептидаза, калликреин, дезоксирибонуклеаза, рибонуклеаза, α-амилаза, глюкозидаза, фруктофуронидаза, галактозидаза, липаза, фосфолипаза А. Секретируется через 15...30 мин после начала приема корма, максимум — к концу 2...3-го часа; у жвачных — непрерывно на низком уровне натощак, уровень секреции повышается после приема корма, достигает максимума в разгар кишечного пищеварения.

Подкорковые (базальные) ядра, или стриопаллидум. Самостоятельные структурно-физиологические образования в белом веществе больших полушарий головного мозга. Представлены *хвостатым ядром*, *скорлупой* и *бледным шаром*: хвостатое ядро и скорлупа образуют *полосатое тело — стриатум*, а бледный шар — *паллидум*. Имеют обширные связи с другими отделами ЦНС. Стриопаллидум играет роль высшего подкоркового двигательного центра, обеспечивает сложные двигательные реакции организма и согласование с ними вегетативных реакций (ритма сокращений сердца, тонуса сосудов, частоты дыхания и др.). Стриатум осуществляет корригирующие влияния на активность паллидума, а паллидум — на моторные ядра таламуса, через таламус осуществляются влияния на гипоталамус, красное ядро, ретикулярную формацию и через них — на периферические исполнительные органы.

Поедание корма. Связано с поиском корма, захватыванием его языком, губами и зубами, пережевыванием, увлажнением слюной, формированием пищевого кома, проглатыванием и продвижением его по пищеводу. Захват корма осуществляется зубами и губами с участием языка, далее порция корма направляется на поверхность зубов и пережевывается; животное делает 22...60 жевательных движений.

Половая зрелость. Определенная фаза постнатального развития организма, когда половая система становится способной обеспечивать развитие и выведение половых клеток.

Половой цикл. Совокупность процессов созревания фолликула (фолликулов) и яйцеклетки (яйцеклеток), овуляции, развития желтого тела в яичнике, обусловленная повышением активности полового центра и сопровождающаяся связанными с ней структурно-функциональными изменениями яйцепроводов, матки, влагалища, формированием половой доминанты, полового возбуждения, половой охоты и полового успокоения.

Послеродовый период. Отрезок времени с момента выделения последа до завершения инволюции половых органов, возвратных изменений состояния и деятельности половых и других органов.

Постнатальный период. Период развития организма с момента разобщения с материнским организмом до естественной смерти. Выделяют 4 фазы: молозивную форму питания (или новорожденности), молочную форму питания, молочно-растительную форму питания, растительную форму питания.

Потенциал (ток) покоя. Ток в возбудимых тканях в состоянии покоя; величина определяется соотношением числа положительно заряженных ионов калия, диффундирующих в единицу времени из клетки наружу, и положительно заряженных ионов натрия — через мембрану в противоположном направлении.

Потовые железы. Простые трубчатые железы. Дистальный конец железы имеет вид извитого клубочка (или мешочка) и располагается в дерме; выводной проток (проксимальный конец) открывается на поверхность эпидермиса или во влагалище волоса либо самостоятельно потовой порой. Секреторная часть железы представлена железистыми клетками, образующими два типа потовых желез: экк-

ринные, выделяющие жидкий секрет (у человека и лошади), и эпокринные, выделяющие секрет с большим содержанием жироподобных веществ (деятельность протекает с распадом отдельных собственных клеток) — жиропот.

Превращение белковых и небелковых азотсодержащих веществ в преджелудках жвачных. Протеин (составляет 7...30 % в сухом веществе растительных кормов) расщепляется бактериями и простейшими микроорганизмами, продуцирующими ферменты протеиназы, карбоксипептидазы, лейцинаминопептидазы, дезаминазы, до пептидов и свободных аминокислот; аминокислоты в значительной степени дезаминируются дезаминазами, в преджелудках появляется большое количество аммиака; образующийся аммиак используется микроорганизмами для синтеза всех аминокислот и собственного белка в связи с их размножением и ростом. Небелковые азотсодержащие вещества (мочевина и др.) расщепляются бактериями, продуцирующими фермент уреазу, до аммиака и CO_2; благодаря аминированию отщепляющийся от мочевины аммиак используется для синтеза аминокислот; для синтеза аминокислот из аммиака бактериям необходимы углеродный скелет и энергия, источником последних являются углеводы; бактерии и простейшие служат источником биологически полноценного белка для животных (300...600 г в сутки у крупного рогатого скота).

Превращение липидов в преджелудках жвачных. Липиды подвергаются гидролизу липолитическими бактериями, продуцирующими липазы, до жирных кислот, глицерина и галактозы; глицерин и галактоза сбраживаются бактериями до летучих жирных кислот; ненасыщенные жирные кислоты, образующиеся при гидролизе липидов, подвергаются гидрированию и изомеризации ферментами бактерий и простейших, превращаются в насыщенные (пальмитиновую, стеариновую). Бактерии синтезируют липиды; основным предшественником липидов бактерий является уксусная кислота; в синтезе липидов используются CO_2, соли угольной кислоты, глюкоза, аминокислоты; липиды могут синтезироваться и из нелипидных источников.

Превращение углеводов в преджелудках жвачных. Под действием ферментов целлюлазы и деполимеразы, продуцируемых целлюлозолитическими бактериями, целлюлоза (клетчатка) расщепляется на более мелкие составляющие и частично до целлобиозы; неспецифическая глюкозидаза расщепляет промежуточные продукты гидролиза целлюлозы с образованием целлобиозы, других дисахаридов, глюкозы; целлобиоза расщепляется под действием другого фермента бактерий — целлобиазы до глюкозы и глюкозо-1-фосфата; образующиеся глюкоза и целлобиоза подвергаются сбраживанию ферментами других бактерий до летучих жирных кислот: уксусной, пропионовой и масляной. Гемицеллюлоза и пектин подвергаются ферментации вначале соответственно до ксилотриозы и ксилобиозы, галактуроновой кислоты и метанола, а затем до ксилозы, которая сбраживается до летучих жирных кислот. Крахмал расщепляется бактериями, продуцирующими амилазу и глюкозидазу; образующаяся глюкоза сбраживается до летучих жирных кислот. Растворимые углеводы и сахара (мальтоза, глюкоза, фруктоза, ксилоза и др.) подвергаются ферментации до летучих жирных кислот.

Предмет или объект изучения физиологии животных. Организм животного.

Принцип деятельности вегетативного отдела нервной системы. Деятельность осуществляется по принципу безусловных и условных рефлексов через рефлекторные дуги, образованные тремя видами нейронов: 1) рецепторными; 2) вставочными и 3) эффекторными. Афферентное звено образовано рецепторными нейронами, может быть общим для вегетативной и соматической рефлекторных дуг; второе звено может быть упрощенно представлено в виде скопления нейронов в боковых рогах спинного мозга; третье звено — эффекторный нейрон в одном из периферических узлов, аксон которого идет к исполнительному органу.

Проводимость. Свойство возбудимой ткани активно проводить волну возбуждения.

Программа действия. Эфферентные возбуждающие или тормозящие влияния и гормоны, поступающие к периферическим исполнительным органам, действуя на них, обеспечивают перевод органа из состояния покоя в состояние деятельности или изменяют интенсивность деятельности органа соответственно сложившимся условиям.

Продолговатый мозг и варолиев мост. Структурно-физиологическое образование ЦНС из нейронов, формирующих ядра ряда черепно-мозговых нервов: тройничных (V пара), отводящих (VI пара), лицевых (VII пара), слуховых (VIII пара), языкоглоточных (IX пара), блуждающих (X пара), добавочных (XI пара), подъязычных (XII пара). Обеспечивает как относительно простые, так и более сложные рефлексы: дыхательный, сердечный, сосудистый, потоотделительный, пищевой, жевания, сосания, глотания, чиханья, кашля, мигания, положения головы и туловища (мышечного тонуса, позы); а также механизмы ориентирования в окружающей среде.

Промежуточный мозг. Самостоятельное структурно-физиологическое образование ЦНС, нейроны образуют структуры — таламус, гипоталамус и эпиталамус.

Процесс образования молока. Включает в себя фильтрацию ряда компонентов молока; секрецию специфических компонентов секреторными клетками; реабсорбцию некоторого избыточного количества отдельных компонентов образовавшегося молока в альвеолах, протоках, каналах, ходах и цистерне.

Процессы системы дыхания. Относительное постоянство $CO_2 — O_2$ в альвеолярном воздухе и в крови обеспечивается за счет вентиляции легких (движение воздуха через легкие за счет постоянно осуществляемых дыхательных циклов — вдоха и выдоха) или внешнего дыхания; обмена газов в легких между альвеолярным воздухом и кровью капилляров малого круга кровообращения — диффузия O_2 из альвеолярного воздуха в кровь и CO_2 из крови в альвеолярный воздух вследствие разности парциального давления этих газов в альвеолярном воздухе и в крови; транспорта газов кровью (транспорт O_2 кровью осуществляется в виде оксигемоглобина; 1 г гемоглобина способен присоединить 1,36 мл O_2; транспорт CO_2 — в трех формах: 2,5 об. % в состоянии физического растворения, 52 об. % в виде кислых солей угольной кислоты, 4,5 % в виде карбгемоглобина); обмена газов между кровью капилляров большого круга кровообращения и клетками тканей; использования O_2 тканями и образования CO_2 — биологического окисления в митохондриях клеток.

Работа мышц. Под работой мышц понимают удержание или перемещение тяжести за счет их сокращения. Сокращаясь, мышца действует на кость как на рычаг и производит механическую работу; если обеспечивается поза — статическая работа, если движение — динамическая работа.

Рабочий орган. Тот или иной орган организма, осуществляющий свойственную ему деятельность.

Раздражение. Процесс воздействия раздражителя на живые структуры.

Раздражимость. Свойство всех живых структур реагировать на изменение условий внешней и внутренней среды обратимыми изменениями своих структур, обменами веществ и энергии, физическими и химическими процессами.

Раздражитель. Любое изменение условий внешней и внутренней среды, если оно возникает внезапно, имеет достаточную силу и удерживается определенное время, вызывает обратимые изменения структур и деятельности живых тканей и клеток. Различают физические (термические, механические, электрические, световые, звуковые), физико-химические (изменение осмотического давления, реакция среды, электролитный состав) и химические (вещества пищи, гормоны, продукты обмена, токсины, лекарственные вещества) факторы; особо выделяют как раздражитель нервный импульс; адекватные (действуют на организм и его структуры в естественных условиях, и структуры организма при-

способлены к восприятию этого раздражителя) и неадекватные (в естественных условиях не действуют на организм, и структуры организма не приспособлены к их восприятию) раздражители.

Регуляция. Приспособление процессов жизнедеятельности организма, его систем, органов, тканей к меняющимся условиям среды.

Регуляция физиологических процессов. Приспособление процессов жизнедеятельности организма к меняющимся условиям среды, которые складываются на каждый данный момент, осуществляется тканевыми, органными и центральными механизмами. Местная регуляция осуществляется тканевыми и органными механизмами. ЦНС через периферические нервы осуществляет нервную регуляцию по принципу рефлекса. Рефлекторная регуляция структурной организации и деятельности органов с участием гормонов желез внутренней секреции называется *нервно-гуморальной регуляцией*.

Ретикулярная, или сетчатая, формация. Самостоятельное структурно-физиологическое образование ЦНС, нейроны которого расположены главным образом в продолговатом и среднем мозге, зрительных буграх и образуют восходящую и нисходящую проекции ретикулярной формации. Восходящая проекция начинается от медиального отдела варолиева моста, продолговатого и среднего мозга до таламуса и гипоталамуса, коры. Нисходящая проекция представлена ретикулоспинальным трактом. По функциональной значимости представляет интегральный аппарат мозга.

Рефлекс. Закономерная ответная реакция тканей, органов, организма в целом на действие раздражителя на рецепторы с участием ЦНС. Рефлекс осуществляется через специальное структурное образование нервной системы, которое называется *рефлекторной дугой*.

Рефлексы безусловные. Врожденные, наследственно передающиеся. Осуществляются через сформированные рефлекторные дуги; являются видовыми, т. е. свойственны всем животным данного вида; относительно постоянны и осуществляются в ответ на адекватные раздражения определенных рецепторов.

Рефлексы вегетативные. Осуществляются вегетативной нервной системой, число их велико, и они разнообразны: висцеро-висцеральные — рефлексы с рецепторов внутренних органов на эти же или другие внутренние органы, основой для их осуществления служат местные рефлекторные дуги, замыкающиеся в ганглиях — интрамуральных метасимпатической нервной системы, пара- или превертебральных ганглиях симпатической; висцерокутанные — рефлексы с рецепторов внутренних органов на сосуды и другие структуры кожи, при этом зона повышенной чувствительности ограничивается участком кожи, иннервируемым сегментом, к которому поступают импульсы от раздражаемого внутреннего органа; кутановисцеральные — рефлексы с рецепторов кожи на сосуды и другие структуры внутренних органов, вызывают изменение их функций; висцеросоматические рефлексы включают пути, по которым возбуждение в дополнение к висцеральным вызывает также соматические ответы в виде усиления или торможения сокращений.

Рефлексы статические. Две большие группы рефлексов: положения, или позо-тонические, обеспечивающие сохранение положения, или позы, тела; установочные, или выпрямительные, обеспечивающие возвращение тела из неестественного положения в нормальное.

Рефлексы статокинетические. Возникают при движении, относительном перемещении отдельных членов тела. Различают 4 рефлекса: с рецепторов мышц одной конечности на мышцы других — возникает при движении тела животного; «нистагм головы» — при вращательных движениях головы, проявляется в движении головы противоположно вращению туловища, а затем в скачкообразном перемещении головы в положение, соответствующее положению туловища; «нистагм глаз» — при вращательных движениях глаз, проявляется в движении глаз в

противоположную сторону вращения туловища, а затем в скачкообразном перемещении глаз в положение, соответствующее положению туловища; лифтные — при линейном ускорении вверх повышается тонус мышц-разгибателей, при линейном ускорении вниз повышается тонус мышц-сгибателей.

Рефлексы с участием нервных центров продолговатого мозга и варолиева моста. В клинической практике у животных исследуют следующие рефлексы: конъюнктивальный и роговичный — проявляется смыканием век, осуществляется через ядра тройничного (афферентные) и лицевого (двигательные) нервов; надглазничный — проявляется смыканием век, осуществляется через ядра тройничного и лицевого нервов; мигательный — проявляется сокращением круговой мышцы глаза при освещении глаза (зрительный и лицевой нервы); назальный — проявляется смыканием век при легком поколачивании по носогубному зеркалу (тройничный и лицевой нервы); жевательный — проявляется жевательными движениями при раздражении рецепторов языка кормом (тройничный нерв); чихательный — проявляется при щекотании слизистой оболочки носа (тройничный и блуждающий нервы); глазосердечный — проявляется замедлением пульса и падением кровяного давления при надавливании пальцами руки на один или оба глаза (блуждающие нервы); кожно-сердечный — проявляется изменением пульса при различных кожных раздражениях (блуждающие нервы).

Рефлексы с участием нервных центров спинного мозга. В клинической практике исследуют следующие рефлексы: спинной — проявляется прогибанием спины и вращательными движениями хвоста, осуществляется с участием нейронов, расположенных в грудных, поясничных и крестцовых сегментах; брюшные — передний, средний и задний, проявляются сокращением соответствующих участков брюшных мышц, осуществляются с участием нейронов, расположенных, например у крупного рогатого скота, в 8...9, 9...10 и 11...12-м грудных сегментах; анальный — проявляется сокращением наружного сфинктера прямой кишки, осуществляется с участием нейронов, расположенных в 4...5-м крестцовых сегментах (крупный рогатый скот); перинеальный — проявляется толчкообразными подтягиваниями корня хвоста, осуществляется с участием нейронов, расположенных в 3...4-м крестцовых сегментах (крупный рогатый скот); кремастерный — проявляется сокращением кремастера и подниманием семенника, осуществляется с участием нейронов, расположенных в 1...2-м поясничных сегментах (крупный рогатый скот); подошвенный (венчиковый) — проявляется в поднимании конечности, осуществляется с участием нейронов, расположенных с 6-го шейного по 2-й грудной и в 1...2-м крестцовых сегментах (крупный рогатый скот); кожный — проявляется в смещении участка кожи в области раздражения, осуществляется с участием нейронов, расположенных в тех или иных трех сегментах спинного мозга (крупный рогатый скот), соответствующих месту раздражения. Центры спинного мозга осуществляют рефлексы сгибания и разгибания конечностей, почесывания, ряд миотатических рефлексов, мочеиспускания, дефекации, эрекции, эякуляции, молоковыведения, сосудодвигательные и др.

Рефлексы тонические. С участием продолговатого и среднего мозга обеспечивают перераспределение тонуса различных мышц в связи с положением тела в пространстве, различают статические и статокинетические тонические рефлексы.

Рефлексы условные. Приобретенные организмом (особью) в процессе его индивидуальной жизни. Осуществляются через вновь сформированные рефлекторные дуги на базе рефлекторных дуг безусловных рефлексов с временной связью в коре больших полушарий между теми или иными сенсорной зоной и корковым представительством нервного центра рефлекторной дуги безусловного рефлекса.

Рефлекторная дуга. Структурное образование нервной системы. Образована разным числом нейронов трех видов (от трех до нескольких сотен): рецептор-

ных, контактных (промежуточных, интернейронов) и моторных. В ней различают 5 звеньев: рецептор, афферентный (или центростремительный) путь, нервный центр, эфферентный (или центробежный) путь и рабочий орган или эффектор.

Рефрактерность абсолютная. Состояние исчезновения возбудимости в период возникновения и развития возбуждения; фаза короткая, в нервных волокнах продолжается около 0,5 мс.

Рефрактерность относительная. Фаза постепенного восстановления возбудимости, сменяет абсолютную рефрактерность.

Рецептор. Образование, воспринимающее раздражение. Представляет собой ветвящееся окончание дендрита рецепторного нейрона, или специализированные высокочувствительные клетки, или клетки с вспомогательными структурами, образующими рецепторный орган.

Рецепция. Восприятие изменений условий внешней и внутренней среды рецепторами и передача информации в ЦНС, восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий головного мозга; осуществляется определенными структурными образованиями, называемыми *сенсорными системами (анализаторами)*.

Рецепция болевая. Один из видов экстерорецепции. Обеспечивает восприятие болевыми рецепторами — *ноцицепторами, ноцирецепторами* (свободные нервные окончания с высоким порогом возбудимости, расположены в коже, роговице глаза, слизистых оболочках; к ним относятся и все другие рецепторы, когда на них действуют естественные раздражители чрезвычайной силы: сильный звук и др.) болевых раздражений (действие чрезмерных раздражителей), передачу информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий; также обеспечивает целый ряд соматических и вегетативных приспособительных реакций, связанных с защитой, повышением сопротивляемости организма, но может привести и к вторичным патологическим эффектам, например к шоку.

Рецепция вкусовая. Один из видов экстерорецепции. Обеспечивает восприятие вкусовыми хеморецепторами (колбовидной формы клетки, объединенные по 2...6 с опорными клетками во вкусовые почки, которые располагаются в сосочках языка, на задней стенке глотки, мягком нёбе, надгортаннике, исчисляются миллионами — у собак свыше 200 млн; не достигают поверхности слизистой оболочки языка и соединены с поверхностью через вкусовую пору почки, имеют на конце, обращенном в просвет поры, 30...40 тончайших микроворсинок; только после растворения вещество воспринимается рецепторами) вкусовых раздражителей (четыре основных вида раздражителей вкуса: сладкое, кислое, горькое и соленое), передачу информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры; также обеспечивает вкусовые ощущения, приспособительные пищевые реакции: образование и выделение слюны, желудочного и других пищеварительных соков, сокращение желудка и кишечника.

Рецепция давления. Один из видов экстерорецепции. Обеспечивает восприятие рецепторами давления — *тельца Пачини* (расположены в глубине кожи губ, носа, спины, живота, шеи и других участках тела, отличаются от других более высокой адаптацией) — раздражителей, которые вызывают деформацию кожи; передачу информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры; обеспечивает защитные двигательные реакции.

Рецепция зрительная. Один из видов экстерорецепции, обеспечивающий восприятие зрительными рецепторами (специальные клетки, называемые *палочками и колбочками*, расположенные в сетчатке глаза, их миллионы) световых раздражений, цвета, предметов; перемещение их; передачу информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры; связана с деятельностью вспомогательных приспособлений (оптическая система и защитный аппарат глаза), которые вместе со зрительными рецепторами формируют орган зрения, называемый *глазом*. Осу-

ществляет большой ряд поведенческих приспособительных реакций: пищевых, комфортных, оборонительных, исследовательских, игровых, ритуальных, половых, коммуникационных и других.

Рецепция мышечно-суставная, или проприорецепция. Один из видов интерорецепции. Осуществляет восприятие проприорецепторами мышц (*мышечные веретена*), сухожилий (*тельца Гольджи*), фасций и суставных сумок (*тельца Пачини*) состояния мышц, положения тела и его частей в пространстве; передачу информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры больших полушарий; обеспечивает постоянный тонус мышц, сохранение позы и осуществление движения.

Рецепция обонятельная. Один из видов экстерорецепции. Обеспечивает восприятие обонятельными хеморецепторами (биполярные нервные клетки с ресничками, создающими большую поверхность обоняния, располагаются в слизистой оболочке верхних половин носовых раковин между опорными клетками и обладают высокой возбудимостью) пахучего вещества (запаха); передачу информации в ЦНС и восприятия ее сенсорными нейронами коры;обеспечивает целый ряд приспособительных поведенческих реакций (пищевых, половых, оборонительных, исследовательских).

Рецепция прикосновения. Один из видов экстерорецепции. Обеспечивает восприятие рецепторами прикосновения — *мейснеровы тельца и меркелевы диски* (расположены в коже, слизистой оболочке языка), *вибриссы* (у животных специальные осязательные волоски, расположенные на морде) — прикасающих предметов; передачу информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры; также обеспечивает приспособительные реакции в виде смещения кожи, различных движений в целях устранения или избежания действия раздражителя.

Рецепция слуховая. Один из видов экстерорецепции. Обеспечивает восприятие слуховыми рецепторами (специальные волосковые клетки, объединенные в кортиев орган, расположенный в средней части улитки — внутреннем ухе — на основной мембране) слуховых раздражений (звука); передачу информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры. Связана с деятельностью вспомогательного аппарата, вместе с которым образует орган слуха — ухо, каждый структурный компонент которого играет свою роль, что и обеспечивает восприятие звука; обеспечивает пищевые, половые, оборонительные, исследовательские поведенческие приспособительные реакции, пространственную ориентацию.

Рецепция температурная. Один из видов экстерорецепции. Обеспечивает восприятие рецепторами тепла — *тельца Руффини* и холода — *колбочки Краузе* (расположены в коже: холода — поверхностно (0,17 мм), а тепла — глубоко (0,3 мм); в слизистых оболочках, роговой оболочке глаза, а также в гипоталамусе) — изменений температуры окружающей и внутренней среды; передачу информации в ЦНС и восприятие ее сенсорными нейронами коры; а также обеспечивает реакции организма на повышение и понижение температуры окружающей среды, сопровождающиеся изменением обмена веществ, увеличением или уменьшением поверхности тела, расширением или сужением кровеносных сосудов, увеличением или уменьшением образования и отдачи тепла, поддержанием постоянства температуры тела.

Роды. Сложная приспособительная реакция организма беременной самки, возникающая в связи с завершением развития плода и выражающаяся в выведении из матки плода и плодных оболочек. Обеспечиваются сокращениями матки и мышц брюшной стенки.

Рычаги двигательного аппарата. Образование из костей скелета, движущихся в суставах при сокращении мышц. Точкой опоры рычага служит сустав, точкой приложения силы — *место прикрепления мышцы*, точкой сопротивления — *место действия на кость силы тяжести*. В зависимости от расположения точек со-

противления и приложения силы относительно точки опоры различают рычаги I, II и III типа.

Сальные железы. Выросты волосяных мешков. Открываются во влагалище волоса или самостоятельно, выделяют кожное сало, располагаются в сетчатом слое кожи; верхняя часть грушевидной формы. Сало и пот составляют жиропот, который склеивает шерсть в пучки, смазывает кожу и волосы, предохраняет кожу от мацерации и волосы от высыхания.

Свертывание крови. Переход крови из жидкого состояния в желеобразный сгусток. Возникает при ранении кровеносного сосуда, сопровождается образованием сгустка (тромба), который закупоривает пораненный кровеносный сосуд и тем самым предотвращает кровотечение. Происходит при обязательном участии так называемых факторов плазмы крови (их всего 13) и ионов кальция.

Свойства гормонов. Гормоны воздействуют только на определенный орган (орган-мишень); действуют на больших расстояниях от места образования; обладают высокой биологической активностью; оказывают свое действие через белки-ферменты; не имеют видовой специфичности (кроме соматотропного и некоторых других гормонов); быстро разрушаются специальными ферментами и др.

Свойства нервных центров. Следующие: одностороннее проведение возбуждения с афферентных проводников на эфферентные; замедленное проведение возбуждения; окклюзия — взаимное угнетение двух и более афферентных посылок возбуждений, проявляющееся в ответе меньшей величины, чем сумма ответов на каждый из них; суммация возбуждений подпороговой силы, временна́я и пространственная; трансформация возбуждений изменением ритма и силы; последействие, проявляющееся в сохранении какое-то время возбуждения после прекращения поступления импульсов в центр; утомление; тонус; посттетаническая потенция — повышенная возбудимость после предшествующих частых и сильных действий возбудителя; торможение тормозными нейронами, пресинаптическое, постсинаптическое, пессимальное, вслед за возбуждением.

Свойства синапсов. Следующие: одностороннее проведение возбуждения — с нерва (аксона) на мышцу (другой орган); замедленное проведение возбуждения (с задержкой) в сравнении с нервным волокном за счет многоэтапного процесса: время затрачивается на секрецию медиатора, его диффузию к постсинаптической мембране, активацию мембраны, рост потенциала действия до пороговой величины; утомление, связанное с уменьшением резерва медиатора при длительном поступлении импульсов; низкая лабильность — проведение возбуждения через синапс сопряжено с затратой относительно большого количества времени.

Сенсорная система (анализатор). Совокупность рецепторов и нейронов, обеспечивающих восприятие раздражителей (изменений условий внешней и внутренней среды), проведение импульсов (информации) с рецепторов в ЦНС, а также сенсорные (чувствительные) нейроны коры больших полушарий головного мозга, воспринимающие эту информацию. Состоит из трех звеньев: рецептор, афферентный проводник и сенсорные нейроны коры (сенсорная зона).

Сердечный цикл. Это последовательное сокращение и расслабление предсердий и желудочков сердца. Один сердечный цикл состоит из систолы (последовательное сокращение предсердий и желудочков) и диастолы (последовательное расслабление предсердий и желудочков); продолжительность сердечного цикла у крупного рогатого скота около 0,8 с. Работа сердца состоит из сердечных циклов.

Сердце. Полостной мышечный орган конусообразной формы. Нагнетает кровь в сосудистую систему благодаря периодическому синхронному сокращению мышечных клеток, составляющих миокард предсердия и желудочков.

Сеченов И. М. Основатель русской физиологии, основоположник учения о нервизме.

Сила мышцы. Измеряют по максимальному грузу, который мышца в состоянии поднять, либо по максимальному напряжению, которое она может развить в условиях изометрического сокращения: зависит от ее поперечного сечения. Отношение максимальной силы мышцы к ее анатомическому поперечнику называется *относительной силой*, к ее физиологическому поперечнику — *абсолютной силой мышцы*.

Симпатическая иннервация. Образована симпатическими нейронами, расположенными в ядрах боковых рогов серого вещества грудного и поясничного отделов спинного мозга (от первых грудных до 2...4-го поясничного сегмента), а также симпатическими нейронами ганглий, расположенных по обе стороны около грудных и поясничных позвонков (вертебральные ганглии) или вдали от позвонков (превертебральные ганглии: краниальный и каудальный шейные, звездчатый, чревный и краниальный брыжеечный, объединяются как солнечное сплетение, каудальный брыжеечный). Формация универсальная — иннервирует ткани всех органов и кровеносные сосуды скелетных мышц; деятельность ее активируется при действии на организм неблагоприятных факторов; иннервация мобилизации резервов, отдел тревоги и защиты, необходимый для взаимодействия организма со средой; активирует деятельность головного мозга, усиливает метаболические процессы (катаболизм) и освобождение энергии в клетках органов и тканей; стимулирует работу сердца (учащение и усиление сокращений сердца, увеличение его ударного объема), секреторную деятельность потовых желез, обмена веществ в мышцах, сужение кровеносных сосудов, расслабление бронхиальных мышц, ослабление сокоотделения и тормозит моторику желудка и кишечника, расслабление желчного пузыря, расширение зрачков, расслабление стенки мочевого пузыря и др.; повышает возбудимость и лабильность соматических нервов и поперечно-полосатых скелетных мышц; активирует механизмы свертывания крови, иммунные реакции, процессы терморегуляции; обусловливает эмоциональное состояние и напряжение, является начальным звеном реакций стресса, запускающим последующие гормональные факторы. Симпатическая иннервация, обеспечивая максимальное напряжение функций органов и систем защиты организма, дестабилизирует постоянство внутренней среды. Задачу восстановления и поддержания этого постоянства, нарушенного в результате возбуждения симпатической нервной системы, берут на себя парасимпатическая и метасимпатическая нервные системы.

Синапс. Структурно-физиологическое образование, обеспечивающее передачу возбуждения с нервного волокна на иннервируемую им клетку (мышечную, нервную или железистую).

Система. Объединение органов и процессов, участвующих в выполнении сложной деятельности.

Система движения. Обеспечивает в организме двигательные приспособительные реакции: поддержание принятой позы, перемещение звеньев и всего тела в пространстве, ориентировочные, защитные и поведенческие движения, обеспечивающие возможность его самосохранения, сохранения вида. Исполнительный аппарат формируется из скелета и мышц (поперечно-полосатых, динамических и статодинамических).

Система дыхания. Обеспечивает снабжение тканей O_2 и удаление CO_2, т. е. поддержание оптимального для метаболизма газового состава организма. Исполнительные органы системы: *инспираторные мышцы* — диафрагма, наружные косые межреберные, межхрящевые и вспомогательные дыхательные (лестничные, большая и малая грудные, зубчатая); *экспираторные мышцы* — внутренние косые межреберные, брюшной стенки (косые, поперечная прямая); грудная клетка; плевра; легкие, бронхи; трахея, гортань, носовые ходы; сердце и сосуды.

Система крови. Обеспечивает в организме оптимальные для обмена веществ массу циркулирующей крови за счет органов кроветворения, деятельности сердца, кровеносных сосудов, органов депо крови (печень, селезенка, кожа, легкие, поч-

ки, мышцы), пищеварительных желез, всасывательного аппарата желудка и кишечника; количество форменных элементов крови, которое поддерживается красным костным мозгом, лимфатическими узлами, селезенкой, лимфоидной тканью кишечника и миндалин, печенью, почками, вилочковой железой. Исполнительный аппарат системы представлен органами кроветворения (красный костный мозг, лимфатические узлы, селезенка, лимфоидная ткань кишечника и миндалин, печень, почки, вилочковая железа), сердцем и сосудами, органами депо крови (печень, селезенка, кожа, легкие, почки, мышцы), пищеварительными железами, всасывательным аппаратом желудка и кишечника.

Система кровообращения. Обеспечивает нагнетание сердцем в сосуды такого количества крови в единицу времени и поддержание такого уровня кровяного давления, тока крови, перераспределение объема его между органами, которое необходимо для обеспечения потребного уровня метаболизма, деятельности органов. Исполнительные органы: сердце и кровеносные сосуды.

Система лактации. Обеспечивает образование молока, распределение и накопление образующегося молока в емкостной системе вымени и молоковыведение при доении или сосании. Исполнительные органы: вымя (молочные железы, молоковыделительный аппарат), пищеварительный аппарат, сердечно-сосудистая система, система дыхания, печень, жировая и костная ткани.

Система лимфатическая. Структуры и механизмы, обеспечивающие образование лимфы и лимфообращение. Исполнительные органы и процессы системы: лимфатические капилляры, сосуды и узлы, лимфообразование, движение лимфы.

Система пищеварения. Обеспечивает прием корма, физико-химическое превращение веществ корма и всасывание продуктов превращения и освободившихся веществ в пищеварительном аппарате. Исполнительные органы: губы, язык, жевательные мышцы, челюсти, зубы, слюнные железы, глотка, пищевод, желудок с желудочными железами, тонкий и толстый кишечник с кишечными железами, поджелудочная железа, печень.

Система половая. Структурно-физиологическое объединение органов, обеспечивающих развитие и выведение половых клеток у самок и самцов, оплодотворение, питание и защиту развивающегося в матке у самки зародыша, рождение завершившего созревание плода.

Скелет. Пассивная часть опорно-двигательной системы. Состоит из костей, хрящей, суставов и связок. Выполняет опорную функцию и служит защитой для многих внутренних органов.

Слюнные железы (околоушные, подчелюстные, нижние щечные, подъязычные, верхние и задние щечные, губные железы). Продуцируют секрет (слюну), содержащий муцин, щелочные компоненты (pH 7,5...8,1), белковые вещества (в том числе амилазу, глюкозидазу) и низкомолекулярные органические соединения. У жвачных в слюне много мочевины, есть аскорбиновая кислота, летучие жирные кислоты. Возбуждаются и секретируют слюну только в период приема корма.

Сосудистые влияния вегетативной нервной системы. Определяют просвет сосудов, давление крови, кровоток. Различают сосудорасширяющие и сосудосуживающие влияния. Через симпатические нервные волокна осуществляются сосудосуживающие влияния; в их составе кроме иннервирующих сосуды скелетных мышц имеются и нервные волокна, обеспечивающие расширение артерий (передача возбуждения в них осуществляется с помощью медиатора ацетилхолина); через парасимпатические нервы осуществляются сосудорасширяющие влияния на сосуды подчелюстной слюнной железы, языка, пещеристые тела полового члена и др.

Спинной мозг. Структурно-физиологическое образование ЦНС из нейронов (13...15 млн) трех видов: промежуточных, α- и γ-моторных (эффекторные) и вегетативных; тела и отростки образуют серое вещество (расположено в центре), а только отростки нейронов — белое вещество (расположено по периферии).

Средний мозг. Структурно-физиологическое образование ЦНС из нейронов, формирующих новые образования среднего мозга: четверохолмие, красное ядро, черную субстанцию и ядра глазодвигательного и блокового нервов. Каждому присуща определенная роль.

Субнормальная фаза. Фаза пониженной возбудимости; сменяет субнормальную.

Супернормальная фаза. Фаза повышенной возбудимости; сменяет фазу относительной рефрактерности.

Таламус. Парное образование, занимающее основную массу промежуточного мозга. Состоит из сложно организованных ядер, образующих специфическую таламокортикальную систему (передние медиальное и латеральное, медиальное и латеральное коленчатые тела и др.), ядра которой связаны с конкретными зонами коры, и неспецифическую (диффузную) таламокортикальную систему, ядра которой не связаны с конкретными зонами коры (центральные, конверта, мелкие и другие). В основном ядра таламуса участвуют в переработке (анализе и синтезе) получаемой информации, формировании ощущений, программ действия, которые передаются через структуры самого таламуса (моторные нейроны), гипоталамуса, среднего, продолговатого и спинного мозга, ретикулярной формации к периферическим исполнительным органам, обеспечивая более сложные приспособительные реакции к складывающимся новым условиям.

Температура тела. Один из важнейших факторов, определяющих обмен веществ, интенсивность роста и развития животных, скорость химических реакций. Поддерживается на относительно постоянном уровне независимо от температуры внешней среды (находится в пределах у млекопитающих 37,5...40,0 °С, у птиц — 40,5...43,0 °С) за счет двух основных процессов: теплопродукции и теплоотдачи.

Теплоотдача. Осуществляется в основном с поверхности тела, кожи (температура которой определяется состоянием сосудов), путем испарения пота и влаги со слизистых оболочки органов дыхания; происходит в основном четырьмя путями — теплоизлучением, конвекцией, теплопроведением и испарением влаги с поверхности кожи (пота) и слизистой дыхательных путей; незначительное количество теплоты теряется с мочой и калом. Теплоотдача проведением и излучением зависит от разности температуры кожи и окружающей среды: чем больше разница, тем больше отдается теплоты, путем конвекции (отдача тепла в поток воздуха) тем больше, чем больше скорость движения воздуха; при температуре воздуха, равной или незначительно меньшей температуры тела, единственным путем отдачи тепла является испарение с поверхности кожи пота и влаги со слизистой оболочки дыхательных путей. Размеры теплоотдачи зависят от 5 физических факторов: температуры воздуха, влажности, температуры излучения, скорости движения воздуха, тепловой изоляции (волосяного покрова и подкожного жирового слоя).

Теплопродукция. Осуществляется во всех тканях организма в процессе окисления белков, жиров и углеводов. Происходит непрерывно в процессе обмена веществ (три источника — теплота, образующаяся при постоянных затратах энергии, переменных затратах и затратах на синтез продукции). Наибольшее количество теплоты образуется в органах с интенсивным обменом веществ и большой массой — в печени и мышцах; при мышечной работе накопленная в мышцах химическая энергия только на $^1/_3$ переходит в механическую работу, остальные $^2/_3$ переходят в тепло. Образование теплоты путем обменных процессов называется *несократительным термогенезом*.

Если для поддержания температуры тела требуется дополнительное тепло, оно вырабатывается путем непроизвольной тонической или ритмической мышечной активности (феномен дрожи), а также путем произвольной двигательной актив-

ности животного. Такой путь образования тепла называется *сократительным термогенезом*.

Тетаническое (или длительное) сокращение мышц. В естественных условиях к мышце поступает, как правило, не один импульс, а серия импульсов, на которые она отвечает длительным сокращением. Различают гладкий тетанус — возникает при частых ритмах раздражения, когда каждый очередной импульс застает мышцу в фазе укорочения предыдущего сокращения, на это сокращение накладывается новое сокращение; зубчатый тетанус — возникает при редких ритмах раздражения, когда каждый очередной импульс застает мышцу в начале фазы расслабления и вызывает новое сокращение.

Типы высшей нервной деятельности. Совокупность индивидуальных особенностей нервных процессов: возбуждения и торможения, обусловленных наследственностью данного животного и его предыдущим жизненным опытом. Зависят от силы, уравновешенности и подвижности нервных процессов. Различают (по И. П. Павлову) 4 основных типа высшей нервной деятельности: I — сильный неуравновешенный, который характеризуется преобладанием силы процесса возбуждения над силой процесса торможения, когда требуется значительное напряжение тормозного процесса, у животных с таким типом высшей нервной деятельности отмечается срыв; II — сильный уравновешенный подвижный, характеризующийся сильными подвижными процессами возбуждения и торможения и наибольшей приспособленностью к перемене условий среды; III — сильный уравновешенный инертный, обладающий довольно сильными процессами возбуждения и торможения, но недостаточно подвижными, инертными, животные такого типа, возбуждаясь, длительное время успокаиваются; IV — слабый, характеризующийся слабой силой как процесса возбуждения, так и процесса торможения.

Тканевая жидкость. Заполняет межклеточное пространство. Содержит вещества, поступающие из крови, продукты обмена веществ, O_2, CO_2; является промежуточной средой между кровью и клетками тканей органов, организма, переносит из крови в клетки кислород, питательные вещества, макро- и микроэлементы и др., возвращает в кровь через лимфу воду, продукты обмена веществ, переносит CO_2.

Ткань. Система специфически дифференцированных клеток, а также неклеточных структур, объединенных на основе общности строения, деятельности и происхождения. В организме животных 4 основные группы тканей (эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная), отличающиеся по строению, происхождению и деятельности (свойствам).

Торможение. Угнетение проявлений жизнедеятельности возбудимых тканей. Неразрывно связано с возбуждением и может быть его результатом; является активным процессом, чем отличается от утомления. Торможение и возбуждение могут немедленно сменять друг друга.

Трофические влияния вегетативной нервной системы. Проявляются в изменении проницаемости мембран клеток и активности ферментов, обмена веществ в тканях и органах, выражаются в повышении работоспособности органа, его устойчивости ко всем вредным воздействиям.

Утомление мышцы. Временное понижение работоспособности мышцы, наступающее при длительной работе и исчезающее после отдыха (проявляется уменьшением силы сокращения мышцы и степени расслабления мышцы); различают истинное и ложное. При ложном утомлении «утомляется» особый механизм по передаче импульсов с рецепторного нейрона на вставочный и эфферентный и с нерва на мышцу — *синапс*, где истощаются резервы медиатора; при истинном утомлении в мышце накапливаются недоокисленные продукты распада питательных веществ вследствие недостаточного поступления кислорода и истощаются запасы источников энергии для мышечного сокращения.

Факторы внешней среды. Лучистая энергия Солнца, ионизирующее излучение, магнитное поле, шум, температура среды, барометрическое давление, оксид углерода, аммиак, озон, пыль, мочевина, азот. Организм отвечает на действие каждого фактора среды определенной реакцией.

Ферменты. Вещества белковой природы, являющиеся биологическими катализаторами. Относятся к белкам типа глобулинов, оказывают свое действие в достаточно малых концентрациях, ускоряют течение химической реакции. Различают простые (однокомпонентные) и сложные (двухкомпонентные) ферменты: имеется белковая часть (апофермент) и небелковый компонент (кофермент, кофактор), который определяет активность молекулы фермента, осуществляет контакт между апоферментом и субстратом — веществом, на который действует фермент. Коферменты могут быть представлены органическими веществами (нуклеотиды, витамины) или неорганическими веществами (металлы). Ферменты специфичны, т. е. действуют только на вещество определенного химического строения, зависят от pH и температуры среды. Различают три группы ферментов: *протеолитические* — расщепляют белки; *гликолитические* — расщепляют углеводы; *липолитические* — расщепляют жиры.

Физико-химическое превращение веществ корма и всасывание продуктов превращения и освободившихся веществ. Обеспечивается сократительной деятельностью жевательных мышц, желудка и кишечника, секреторной деятельностью слюнных желез, желудочных желез, кишечных желез, поджелудочной железы и секреторного аппарата печени, всасывательной деятельностью всасывательного аппарата желудка и кишечника.

Физиологическая адаптация. Совокупность процессов наследственных и развивающихся при индивидуальной жизни животного, обеспечивающих возможность жизнедеятельности в измененных условиях среды и в условиях, ранее не совместимых с жизнью. Обеспечивается генетическими, сформированными механизмами и формирующимися в процессе индивидуальной жизни при определенных условиях.

Физиологическая функция. Проявление жизнедеятельности ткани, органа, организма, обеспечивающее приспособление к меняющимся условиям внутренней и внешней среды.

Физиологически зрелые животные. Физиологически зрелые — новорожденные животные, у которых физиологические показатели соответствуют их истинному календарному возрасту; физиологически незрелые — новорожденные животные, у которых физиологические показатели не соответствуют их истинному календарному возрасту, отличаются особенностями своей физиологии, появившимися в результате выраженной задержки развития.

Физиологические роли нейронов. Воспринимают нервные импульсы с рецепторов или других нейронов; рождают (генерируют) собственные импульсы; проводят рожденные импульсы (возбуждение) к другому нейрону или органу.

Физиологические роли нервного центра. Воспринимают импульсы от рецепторов через афферентный путь, осуществляют анализ и синтез воспринятой информации, передачу сформированной программы по центробежному пути к периферическому исполнительному органу и восприятие обратной информации с исполнительного органа о выполнении программы, о совершенном действии.

Физиологический процесс. Проявление жизнедеятельности клеток, тканей, органов, систем в виде физических и химических процессов.

Физиология возрастная. Система достоверных знаний об особенностях и становлении физиологических процессов и функций у животных в различные периоды индивидуального развития (онтогенеза). Она включает в себя физиологию молодняка животных.

Физиология животных. Один из важнейших разделов биологической науки, представляет собой систему достоверных знаний о процессах жизнедеятельности

и функциях организма, поведении животных; изучает физиологические процессы и физиологические функции живого организма на уровне клеток, тканей органов и организма в целом в их взаимосвязи между собой и с учетом влияний условий окружающей среды и технологии содержания животных, поведенческие реакции животных.

Физиология общая. Система достоверных знаний о физиологических процессах, свойственных всем живым существам. Она включает в себя физиологию клетки, физиологию возбудимых тканей.

Физиология отраслевая. Система достоверных знаний об особенностях физиологических процессов и функций у животных в связи продуктивностью: физиология лактации, откорма и др.

Физиология сравнительная, или частная. Система достоверных знаний о физиологических процессах и функциях у животных разных видов.

Физиология эволюционная. Система достоверных знаний об особенностях процессов и функций у животных, стоящих на разных ступенях эволюционного развития.

Физиология экологическая. Система достоверных знаний о процессах и функциях животных, обитающих в различных экологических условиях.

Функциональная система. Представляет собой широкое объединение различно локализованных структур и процессов в целях обеспечения той или иной конкретной приспособительной реакции.

Архитектура — определенное количество узловых механизмов (звеньев), ее составляющих: 1) *звено пусковой афферентации* (рецепторы, воспринимающие изменения условий внешней и внутренней среды, и афферентные проводники информации с этих рецепторов); 2) *центральное звено, или нервный центр* (объединение большого количества нейронов различных уровней центрального отдела нервной системы, обеспечивающих восприятие информации с рецепторов, анализ и синтез ее, формирование программы действия и передачу к периферическим исполнительным органам); 3) *эфферентное звено* (эфферентные нервные проводники, железы внутренней секреции и их гормоны, с помощью которых программа действия передается к периферическим исполнительным органам); 4) *периферические исполнительные органы* (отдельные структуры различных внутренних и внешних органов или ряд органов, входящих в различные анатомические системы); 5) *звено обратной афферентации* (рецепторы, воспринимающие результат действия программы на периферические исполнительные органы или параметры деятельности органов, результаты их деятельности, параметры физиологических констант или отклонения от них, а также афферентные проводники обратной информации с этих рецепторов и акцептор действия — совокупность нейронов в нервном центре, хранящая копию программы действия, или прообраз ответной реакции, ее параметров и воспринимающая информацию о приспособительных результатах).

Функциональные влияния. Различают пусковые, корригирующие, стимулирующие и тормозящие деятельность органов. Пусковые влияния переводят орган из состояния покоя в состояние деятельности; корригирующие (стимулирующие) сводятся к коррекции деятельности органов, находящихся в постоянной активности (сердце и др.), соответственно условиям, складывающимся на каждый момент; корригирующие (тормозящие) выражаются в угнетении деятельности органов, находящихся в постоянной активности (сердце и др.).

Цель физиологии животных. Глубокое познание механизмов и закономерностей осуществления процессов и функций, их регуляции.

Центральная нервная система (ЦНС). Это головной (включает задний, или продолговатый, мозг и варолиев мост, средний мозг, ретикулярную формацию, мозжечок, промежуточный мозг, лимбическую систему, подкорковые ядра, кору больших полушарий) и спинной мозг. Образована нейронами: тела образуют

серое вещество, а отростки нейронов — белое вещество; нервные центры имеют свое представительство во всех отделах ЦНС.

Частная физиология систем организма. Система достоверных знаний о механизмах и закономерностях физиологических процессов и функций отдельных систем организма: нервной, сенсорной и моторной, кровообращения, дыхания и др.

Черная субстанция. Нейроны участвуют в формировании программы действия, обеспечивающей координирование сложных актов жевания, глотания, а также пластического тонуса мышц.

Четверохолмие. Структурно-физиологическое образование среднего мозга. Через нейроны передних бугров осуществляются зрительные ориентировочные и сторожевые рефлексы (движение глаз и поворот головы) на световые раздражения (глазодвигательный и блоковый нервы), зрачковый рефлекс, аккомодация глаза, сведение зрительных осей — конвергенция; через нейроны задних бугров — слуховые ориентировочные и сторожевые рефлексы (настораживание ушей и поворот головы) на новый звук; через ядра четверохолмия обеспечиваются сторожевые приспособительные реакции (перераспределение мышечного тонуса — усиление тонуса сгибателей, изменение ритма сокращений сердца, артериального давления) на новое внезапное раздражение.

Экстерорецепция. Осуществляется различными специальными рецепторами, сенсорными системами и обеспечивает приспособительные реакции организма к изменениям условий внешней среды. Подразделяют на 8 видов: болевую, температурную, прикосновения и давления, вкусовую, обонятельную, слуховую и зрительную рецепцию.

Этапы в истории физиологии. Первый этап — накопление фактических данных о сущности и закономерностях отдельных процессов жизнедеятельности организма, его тканей, органов и систем; второй — обобщение частных сведений о процессах жизнедеятельности в определенные представления о функциях организма; третий — современный период целенаправленного изучения процессов и функций исходя из потребностей и на основе оформленных теорий, принципов деятельности организма.

Этология. Наука, система достоверных знаний биологических основ, закономерностей и механизмов поведенческих актов (целенаправленной деятельности организма для удовлетворения тех или иных биологических потребностей) животных. Изучает все направления поведенческих актов животных, взаимосвязи и изменения их в разных условиях внешней среды и при различном состоянии организма, видовое и индивидуальное развитие поведенческих актов, изменение и приспособление их к постоянно меняющимся условиям внешней среды, физиологические механизмы, лежащие в основе поведенческих актов.

Эфферентное звено. Образование рефлекторной дуги из аксонов двигательного нейрона; проводит возбуждение от нервного центра к рабочему органу.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Основные физиологические константы домашних животных

Показатель	Лошадь	Крупный рогатый скот	Овца, коза	Свинья	Птица (куры)	Кролик	Собака	Кошка
Масса тела, кг	400...700	400...600	40...70	100...300	1,5...3	2...4	6...15	1,5...2
Масса кожи, % от массы тела	3...4	4...5	5...7	4...5		7...8 (11,5)	3,8...8	8...10
Толщина кожи, 10^{-3} м	1,5...5,0	2,7...10,6	0,7...3,0	1,5...3,0	0,31...2,38	0,13...0,88	0,52...1,04	0,39...0,65
Объем крови, % от массы тела	10	8,2	8,7	7	8,5	5,4	6,8	5
Гематокрит, %	39	36	32	42	37	40 (35...45)	37...55	35...45
Эритроциты, 10^{12}/л	8...10	5,6...7,5	7,5...12,5	6...7,5	2,5...4,5	5...7,5	5,2...8,4	5...12
Гемоглобин, ммоль/л	1,24...2,02	1,4...1,86	1,09...1,7	1,4...1,7	1,24...2,02	1,55...1,86	1,705...2,635	1,24...1,86
СОЭ, мм, через:								
15 мин	35	0,15	0,2	1,0	0,5	0	0,2	
30 мин	54	0,35	0,4	3,0	2,0	0,3	0,9	
45 мин	58	0,50	0,6	5,0	3,5	0,9	1,7	
60 мин	64	0,70	0,6	8,0	4,0	1,5	2,5	7...9
Лейкоциты, 10^9/л	7...12	6...10	6...11	8...16	20...40	6...9	8,5...10,5	4...30
Тромбоциты, 10^9/л	350	450	350	210	50	190	250...550	9...90
Лейкоцитарная формула (лейкограмма):								
базофилы	0,5	1	0,5	0,5	2(1...3)	1(2...6)	0...2	0
эозинофилы	4	6,5	7,5	2	8 (4...10)	2(0,5...3,5)	2...6	4...8
палочкоядерные нейтрофилы	4,5	3	4	4	—	7		
сегментоядерные нейтрофилы	54	28	40	44	30(36)	36(38...58)	60...80	59...78
лимфоциты	34	57	45	45	54(50...60)	52(45...65)	12...30	22...40
моноциты	3	4,5	3	4,5	6...7	2(4...9)	1...7	1...4

Продолжение

Показатель	Лошадь	Крупный рогатый скот	Овца, коза	Свинья	Птица (куры)	Кролик	Собака	Кошка
Свертываемость крови, мин	11	6	2,5	3	0,5...2	4	2,5	2,5
pH крови	7,3...7,5	7,2...7,45	7,46...7,52	7,44...7,47	7,40...7,44	7,4	7,36...7,6	7,28...7,44
Число групп (систем) крови	9	13	16	17	14	8	8	3
Круговорот крови, с	31,5	31,5	23,6	27,0	2,9		21,0	
Частота сердечных сокращений (пульс), в покое за 1 мин	25...42	60...75	60...80	60...80	130...200	100...140	60...160	100...140
Артериальное давление, мм рт. ст.:								
максимальное	110...160	110...140	100...120	135...155	130...200	90...110	120...140	125...145
минимальное	45...100	30...50	50...65	45...55	100...130	65...76	30...40	95
Венозное давление, мм вод. ст.	80...130	80...130	90...115	90...110			90...100	
Частота дыхания, в покое за 1 мин	8...16	10...30	10...20	8...18	18...34	15...30	10...30	20...30
Дыхательный объем, л	4...6 (12)	5...6 (7)	0,3...0,5	0,3...0,7	0,019...0,02	0,011...0,027	0,175	0,037...0,047
Общая (жизненная) емкость легких (и воздухоносных мешков у птиц), л	24...26	30	4	2...4	0,16...0,18			
Суточный объем слюны, л	50	90...190	6...16	15	0,01...0,015	0,08	0,12...0,24	0,08
Суточный объем желудочного (сычужного) сока, л	30...40	40...80	6	6...9	0,011...0,013 л/ч	0,15		
Суточный объем поджелудочного сока, л	5...8	5...7	0,6	10	0,05	0,05	0,3	
Суточный объем кишечного сока, л	15...30	50	5	10	0,135	0,1	1	
Суточный объем желчи, л	6	7...9,5	0,8	3	0,26...0,36	0,03	0,3	

Продолжение

Показатель	Лошадь	Крупный рогатый скот	Овца, коза	Свинья	Птица (куры)	Кролик	Собака	Кошка
Необходимый суточный объем воды, л	50	40...90	3...11	10...26	0,15... 0,26	0,6... 0,8		0,22... 0,28
Суточный объем выведенной воды из организма, мл/кг массы тела	4...18	17...45	10...40	5...30	25...120		2...100	55... 70
Период биологического полувыведения воды, сут	8,4	3,5...4,2	5,4		3,61... 7,3			
Потеря воды с испарениями, %	50	23,8	26,1	15	17	24,4	24,4	14,3
Суточный объем мочи, л	6...11	6...20	0,5...1,5	2...6	27... 70 мл/кг	0,04... 0,1	0,25... 1,0	0,1... 0,2
Температура тела, °С	37,5... 38,5	37,5... 39,5	38,5... 44,0	38,0... 40,0	40,5... 42,0	38,5... 39,5	37,5... 39,0	38,2... 38,9
Возраст наступления половой зрелости, мес	15...18	6...10	6...10	5...8	5	4...9	6...12	4...12
Возраст спаривания, мес	3... 4 года	16...18	12...18	9...11	5...6	8...10	12...18	9...12
Продолжительность деятельности половых органов, лет	25...30	14...17	8...10	7...10	4...5	4	7...9	9...10
Продолжительность развития спермиев, сут	42	53	48	34	25	41	56	
Объем эякулята (спермы), мл	40...200	1...5	1...5	200... 500	0,4... 1,6	0,5... 4	0,5...20, 3 фракции: 0,2...2; 0,5...3; 15...20	0,2... 0,5
Продолжительность эякуляции	1... 3 мин	2...10 с	2...10 с	7... 8 мин	2...3 с	20... 50 с	10... 30 мин	20... 50 с
Число спермиев в 1 мл спермы, млрд	0,1... 0,15	1...1,5	2...5	0,15... 0,21	1,3...3,5	0,1	0,05... 0,1(1)	0,02... 0,05 (0,5)
Продолжительность полового цикла, сут	20...21 (10...37)	18...22 (19...23)	14...19 (12...27)	19...21 (19...23)	—	5...9 (не регулярный)	90...150	18 (11... 51; 15... 28)
Продолжительность половой охоты	5...7 сут	10...23 ч	30... 38 ч	40... 60 ч	—	3...5 сут	1...3 сут	6...8 (3...20) сут

Продолжение

Показатель	Лошадь	Крупный рогатый скот	Овца, коза	Свинья	Птица (куры)	Кролик	Собака	Кошка
Время овуляции, ч	24...36 (до конца течки)	10...12 (после конца течки)	24...36, 36...40 (после начала течки)	36...40 (после начала течки)		10...12 (после коитуса)	24 (после начала течки)	24...30 (после коитуса)
Продолжительность беременности, сут	335 (307... 412)	284 (240... 310)	150 (140... 310)	114 (110... 140)	Инкубации яиц 20...21	30 (28... 32)	62 (59... 65)	63...66 (56...66)
Продолжительность родов:								
подготовительная стадия	12 ч	4...6 ч	4...6 ч	2...6 ч		2...7 сут	3...10 ч	3...6 ч
выведения плода	10...30 мин	30 мин... 4 ч	20... 90 мин	2...6 ч		15... 30 мин	1...6 ч	10 мин... 12 ч
выведения последа	5...30 мин	7...12 ч	1...2 ч	Вместе с плодом		Вместе с плодом	Вместе с плодом	Вместе с плодом
Послеродовой период, сут	8...12	15...27	18...20	15...17		10...15	10...14	10...15
Выведение лохий, сут	2...3	10	7...9	5...7		4...5	5...8	4...5
Оптимальная продолжительность лактации, сут	180... 210	365	120... 150	60		10...20	30...49	
Продолжительность фаз антенатального онтогенеза, сут:								
зародышевая	До 13... 15	До 13... 15	До 11... 13	До 11... 13	Развитие эмбриона 20...21 сут	До 7...9	До 7...9	До 7...9
эмбриональная	До 97	До 60	До 46	До 38		До 18		
плодная	До 335	До 284	До 150	До 114		До 30	До 62	До 63
Продолжительность фаз постнатального онтогенеза:								
новорожденности, сут	До 10	До 7...10	До 6...10	До 5		До 3...4	До 3...4	До 3...4
молочного питания, сут	До 45	До 28	До 20	До 14		До 20	До 21	До 21
переходная, мес	До 6...8	До 3...8	До 4	До 2		До 40 сут	До 49 сут	До 49 сут
Масса тела при рождении, кг/% от массы тела матери	26...50/ 8...12	20...45/ 7...9	2...4,3/ 6...8	1...1,5/ 0,5...1		0,04... 0,09/ 2...4,5	0,1...0,3	0,09... 0,18/ 3,6...7,2
Продолжительность жизни, лет	25...30 (до 67)	20 (до 40)	14 (до 18)	15...20	12...13	5...7 (12)	20...25 (13...35)	10...20

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Агглютинины 199
Агглютиногены 199
Адаптация 491, 492
АДГ 130, 137, 142
Аденилатциклаза 17, 133
Аденогипофиз 138
Адреналин 131, 149
Адреногломеротропин 130, 143
Азотистое равновесие 314
Аккомодация 113
Аксон 20, 34, 40, 44, 47, 59, 80, 92
Актин 32
Алкалоз 374
Аллюры 179
— галоп 179
— иноходь 179
— рысь 179
— шаг 179
Альбумины 184
Амилаза (α-) 275, 279
Аминокислоты 17, 288, 312, 313
— заменимые 313
— незаменимые 313
Анаболизм 311
Анакрота 235
Анализаторы 101
— вкусовой 109
— зрительный 113
— кожный 107, 108
— обонятельный 110
— слуховой 111
Анастомозы артерио-венозные 238
Ангиотензин 158
Ангиотензиноген 158
Антивитамины 333
Антигены 199, 207
Антитела 199, 208
Артерии 98, 229, 230
Астазия 68
Астения 68
Атаксия 68
Атония 68
Ацетилхолин 40, 42
Ацетоновые тела 357
Ацидоз 374

Бактерии рубца 286
— амилолитические 286
— молочно-кислые 286
— целлюлозолитические 286
Баланс азотистый 314
— отрицательный 314
— положительный 314
Белки 17, 312
— неполноценные 313
— полноценные 313
Беременность 397
Биливердин 280
Билирубин 280
Биопотенциалы 27
— действия 28
— покоя 28
Бластоциста 437
Брадикинин 158
Буферные системы белков плазмы крови 185

Варолиев мост 61
Вегетативная нервная система 80
— метасимпатическая 81, 88
— парасимпатическая 81, 86
— симпатическая 81, 83
Вектор-электрокардиография 229
Венный пульс 236
Вестибулярный аппарат 105
Викасол 330
Висцерорецепторы 103
Витамины 329
— водорастворимые 331
— жирорастворимые 330
Вкус 109
Вода 327
Возбудимость 23
Возбуждение 23
Воздух альвеолярный 250
— атмосферный 250
— вдыхаемый 250
— выдыхаемый 250
— дополнительный 257
— дыхательный 251
— остаточный 257
— резервный 257
Волосы 166
Всасывание 294
— белков 296
— воды 297
— жиров 296
— минеральных веществ 297
— углеводов 296
Вымя 415
— иннервация 415
— кровоснабжение 415
— строение 415

Газообмен 250
— в легких 252
— в тканях 253
Галоп 179
Гастрин 156
Гастрон 156
Гемоглобин 190
Гемолиз 191
Гемопоэз 195
Гепарин 198
Гипоталамус 130, 137
Гипофиз 130
Гистамин 206
Глаз, строение 114
Гликоген 150
Глобулины 185
Глотание 266
Глюкагон 151
Головной мозг 58
Голод 267
Голос 541
Гомеостаз 15
Гомойотермный 344
Гормоны 129
— адреналин 131, 149
— андрогены 131
— вазопрессин 130
— глюкагон 130
— глюкокортикоиды 147
— кортизол 131, 147
— кортикостерон 131, 147
— дофамин 131
— инсулин 130, 150
— кортикотропин 130
— либерины 127, 137
— мелатонин 130, 143
— минералкортикоиды 147
— — альдостерон 131, 147
— — дезоксикортикостерон 147
— норадреналин 131, 149
— окситоцин 130
— паратгормон 130,146
— пролактин 130, 139
— пролактостатин 138
— релаксин 153, 154
— ренин 158
— соматостатин 138
— соматотропин 130
— статины 127, 137
— тестостерон 131, 154
— тимозин 144
— тиреокальцитонин 130, 145
— тироксин 130, 145
— тиротропин 130
— тканевые 155
— трийодтиронин 130, 145
— эстрогены 131, 154

Давление крови 233
— диастолическое 226, 233
— максимальное 233
— минимальное 233
— онкотическое 185
— осмотическое 231, 354
— пульсовое 233
— систолическое 226, 233
Движения
— желудка 270
— — перистальтические 270
— — систолические 270
— — тонические 270
— животных 179
— кишечника 271
— — маятникообразные 271
— — перистальтические 271
— — ритмические 271

— — тонические 271
Дезаминирование 313
Декарбоксилирование 313
Дендриты 20, 44, 47
Деполяризация 28
Дефекация 307
Диастола 218
Динамический стереотип 121
Диурез 328
ДНК 17
Доение 426
— машинное 427
— ручное 427
Доминанта беременности 436
— лактации 413, 420
— половая 392
Дуга рефлекторная 47
Дыхание кожное 168
— легочное 250
— плода 444
— у птиц 258
Дыхательный центр 249

Емкостная система вымени 422
Емкость легких жизненная 257
— общая 257

Жажда 329
Жвачный цикл 273
Железы внутренней секреции 127
— гипоталамус 137
— гипофиз 138
— — аденогипофиз 138
— — нейрогипофиз 141
— надпочечники 146
— — корковый слой 146
— — мозговой слой 148
— околощитовидные 145
— поджелудочная 150
— половые 151
— — семенники 154
— — яичники 151
— тимус 143
— щитовидная 144
— эпифиз 142
Железы пищеварительные желудка 276
— кишечника 281
— печень 279
— поджелудочная 278
— слюнные 275
Желтое тело 152
Желудочный сок 276
Желчевыведение 279, 281
Желчеобразование 279, 280
Желчные пигменты 280
Желчь 279
Жир 315
Жирные кислоты 279
Жировая ткань 316
Жировое депо 316
Жиропот 166

Запечатление 529
Звездчатые клетки 77
Зигота 395

Иммунитет 207
— гуморальный 207, 209
— клеточный 207, 210
Иммуноглобулины 208
Индукция 51
— отрицательная 51
— положительная 51
Иноходь 179
Инстинкт 524
Инсулин 130, 150
Интерорецепторы 103
Иррадиация 51

Казеин 418
Кальциферолы 330
Капилляры 231
Карбгемоглобин 190
Карбоксипептидаза 280
Катаболизм 311
Катакрота 235
Катехоламины 149
Кислородная емкость крови 253
Кислотно-основное равновесие 357
Кишечный сок 281
Клетка, строение 15, 16
— — включения 18
— — органоиды 17
— — цитоплазма 17
— — ядро 18
Клеточная мембрана 16
Клетчатка 286
Клиренс 353
Книжка 285

Кожа 163
Кожное сало 166
Комплекс Гольджи 18
Конвергенция 51
Кора больших полушарий головного мозга 76
Кровообращение, большой круг 217
— в мозге 239
— в печени 240
— в почке 240
— в сердце 239
— малый круг 217
— у плода 443
Кровоток, линейная скорость 234
— объемная скорость 234
Кровь 182
— группы 199
— плазма 184
— свертывание 196
— форменные элементы 189
— — лейкоциты 191
— — тромбоциты 194
— — эритроциты 189
Кровяное депо 182, 238

Лабильность 24
Лактация 413
Лактоальбумины 418
Легочная вентиляция 251
Лейкопоэз 195
Лейкопоэтины 158, 196
Лейкоцитарная формула 192
Лейкоцитоз 191
Лейкоциты зернистые 192
— — базофильные 192, 206
— — нейтрофильные 192, 206
— — эозинофильные 192, 206
— незернистые 192
— — лимфоциты 192, 205
— — моноциты 192, 206
Лимбическая система 75
Лимфа 183
Лимфатическая система 244
— капилляры 216, 245
— сосуды 216, 245
— узлы 216, 245
Лимфоциты 192, 205
— В-лимфоциты 193, 205
— нулевые 193, 206
— Т-лимфоциты 193, 205
Линька 167
Липаза 278, 280, 281
Липиды молока 418

Макросматики 110
Макроэлементы 321
Матка 387, 389
Медиаторы 40
Меконий 447
Меланин 163
Мера лабильности 24
Метаболизм 51, 329, 343
Микросматики 111
Микроэлементы 323
Минералкортикоиды 147
Минеральные вещества 320
Миозин 32
Миокард 218
Миофибриллы 32
Мозг 58
— мост (варолиев) 61
— продолговатый 61
— промежуточный 70
— спинной 59
— средний 63
Мозжечок 67
Молозиво 431
Молоко 431
Молоковыведение 424
Молокообразование 413
Молокоотдача 413, 424
Молочные железы 416
Моноциты 192, 206
Моча 370
— реакция 371
— физико-химические свойства 371
— химический состав 371
Мочевина 314
Мочеиспускание 377
Мочеобразование 370
Мышцы 31
— гладкие 31, 37
— сердечная 31, 217
— скелетные 31, 170

Надпочечники 131, 146
— гормоны коркового слоя 131, 147
— гормоны мозгового слоя 131, 149
Натрий-калиевый насос 27
Нейрогипофиз 138, 141
Нейроглия 44, 46
Нейроны 44
— ассоциативные 46

— афферентные 45
— вегетативные 80
— вставочные 46
— двигательные 46
— сенсорные 46, 77
— эфферентные 45
Нервная система 44
Нервно-мышечный синапс 40
Нервные волокна 38
— безмякотные 38
— вегетативные 80
— мякотные 38
— соматические 79
— типа А 38
— типа В 38
— типа С 38
Нервные процессы 122
— инертные 123
— подвижные 123
— сильные 122
— слабые 123
Нервный центр 48
Никотиновая кислота 331
Нистагм
— глаз 66
— головы 66
Норадреналин 42, 131, 149
Нуклеаза 289
Нуклеиновые кислоты 209, 314

Обмен веществ 310
— аминокислот 313
— белков 312
— воды 327
— липидов 315
— минеральных веществ 320
— — брома 325
— — железа 323
— — йода 325
— — калия 322
— — кобальта 324
— — магния 322
— — марганца 324
— — меди 323
— — натрия 322
— — селена 325
— — серы 323
— — фосфора 321
— — фтора 325
— — хлора 322
— — хрома 325
— — цинка 324
— нуклеиновых кислот 314
— углеводов 317
— у плода 447
Обмен энергии 333
— основной 335
— продуктивный 335
Обоняние 110
Обратная связь 52
Обучение 528
Овогенез 389
Овуляция 390
Окклюзия 50
Околоплодные оболочки 398
— аллантоис 398
— амнион 398
— хорион 398
Оогенез 389
Оогонии 406
Ооцит 390
Оплодотворение 395
Осморецепторы 103

Память 534
Пангамовая кислота 332
Пантотеновая кислота 331
Парааминобензойная кислота 332
Парциальное давление 253
Пепсин 276
Печень 279
Пигменты кожи 163
Пиридоксин 331
Питание плода 446
Пищеварение 263
— в желудке 270, 288
— в кишечнике 271, 288
— в полости рта 284
— в рубце 272
— желудочное и кишечное 270
— — у жвачных животных 272
— — у кроликов 293
— — у лошади 289
— — у свиней 291
— — у птиц 298
— — — в желудке 303
— — — в полости зоба 302
— — — кишечное 305
— — — ротовое 302
— пристеночное 294
Пищевой центр 263, 267, 274, 283
Плазма крови 184
Пластичность нервных центров 52
Плацента 398
— десмохориальная 399
— эндотелиохориальная 398
— эпителиохориальная 398
Пневмотаксис 249
Поведенческая реакция 506
Поджелудочная железа 278
Подражание 530
Пойкилотермный 344
Полезное время 25
Половая зрелость 379
— охота 393
Половой цикл 392
Порог возбудимости 25
Последействие 50
Пот 166
Потенциал покоя 28
— действия 28
— мембранный 28
Потовые железы 165
Почки 348
— микроструктура 348
— почечные процессы 352
— — — превращение веществ 356
— — — реабсорбция 354
— — — секреция 354
— — — синтез 355
— — — фильтрация 353
Преджелудки 285
— книжка 285
— микроорганизмы 286
— моторная деятельность 272
— особенности пищеварения 284
— — белков 287
— — жиров 288
— — углеводов 286
— — — нерастворимых 286
— — — растворимых 287
— рубец 285
— сетка 285
— состав содержимого 286
Прогестерон 153, 154
Продолговатый мозг 61
Пролактин 130, 139
Промежуточный мозг 70
— гипоталамус 72
— таламус 70
— эпиталамус 74
Проприорецепторы 104
Простагландины 154
Простейшие рубца 286
Противосвертывающая система 197
Протромбин 184, 197
Протромбиназа 197
— кровяная 197
— тканевая 197

Работа мышц 35
— динамическая 35
— статическая 35
Раздражение 21
Раздражимость 21
Раздражители 21
— адекватные 21
— неадекватные 21
— подпороговые 25
— пороговые 25
— сверхпороговые 25
Реакция крови 184
Реверсия 29
Регуляция 15, 46
— гуморальная 127
— нервная 46
— нервно-гуморальная 15, 46
Резус-фактор 199
Ренин 158
Реннин 276
Реобаза 25
Реполяризация 28
Ретикулум эндоплазматический 18
Ретикулярная формация 68
— восходящие пути 69
— нисходящие пути 70
Ретинол 330
Ретракция 197
Рефлексы 15, 47
— безусловные 49
— выпрямительные 65
— — с вестибулярного аппарата на голову 65
— — с рецепторов кожи туловища на выпрямление туловища 66
— — с рецепторов кожи туловища на голову 66
— молокоотдачи 424
— позы 65
— спинной 60
— статокинетические 66
— — «лифта» 66
— условные 49, 118
Рефлекторная дуга 47
Рефрактерность 23

— абсолютная 23
— относительная 23
Рецепторы 101
— болевые 106, 107
— вкуса 106, 109
— интерорецепторы 103
— кожи 106, 108
— обоняния 106, 110
— слуха 106, 111
— тактильные 106, 108
— холодовые 106, 108
— экстерорецепторы 103
Рибофлавин 331
Родопсин 116
Роды 401
Рубец 285

Сарколемма 31
Саркомер 32
Свойства нервных волокон 39
— возбудимость 39
— лабильность 39
— проведение возбуждения 40
— — двустороннее 40
— — изолированное 40
Секретин 143
Секреция молока 418
Семенники 381
Сенсорные зоны 78
Сердечный толчок 226
— цикл 218
Серотонин 143
Сетка 285
Сигнальные системы 125
— вторая 125
— первая 125
Сила мышц 35
— максимальная 36
— относительная 36
Синапсы 40
— тормозные 42
— химические 41
— электрические 42
Систола 218
Скорость кровотока 234
— линейная 234
— объемная 234
Слюна 275
Слюноотделение 275
— у жвачных 276
— у лошади 275
— у птиц 299
— у свиней 276
Совокупление 385, 394
Сок поджелудочной железы 278
Сокращения мышц
— гладких 37
— скелетных 33, 270
— — изометрическое 35
— — изотоническое 34
— — одиночное 34
— — тетаническое 34
Сон 518
Спермии 387
Спинной мозг 59
Средний мозг 63
Стресс 85, 148
Суммация импульсов 50
— временна́я 50
— пространственная 50
Сычуг 285

Таксисы 523
Теплоотдача 343, 344
— испарение 344
— конвекция 344
— теплоизлучение 344
— теплопроведение 344
Теплопродукция 343, 344
Терморегуляция 343
Тетанус
— гладкий 34
— зубчатый 34
Течка 393
Тиамин 331
Типы высшей нервной деятельности 122
— сильные 122, 123
— — инертные 123
— — неуравновешенные 122
— — подвижные 123
— — уравновешенные 123
— слабые 123
Тиреоглобулин 144
Тироксин 130, 145
Токоферолы 330
Тонус скелетных мышц 66
Тоны сердца 226
Торможение условных рефлексов 121
Трипсин 278
Тромб 197
Тромбин 197
Тромбопластин 197
Тромбоцитопоэз 196
Тромбоцитопоэтины 158, 196
Тромбоциты 194
Трофобласт 398

Углеводы 317
— молока 419
Утомление мышц 36
— нервных центров 50

Фагоцитоз 212
Фагоциты 206
Ферменты пищеварительные 264, 276, 278, 280, 281
Феромоны 110
Фибрин 197
Фибриноген 197
Физиологическая адаптация 491
— видовая 495
— популяционная 495
Фолиевая кислота 332
Фолликул 390
Формы поведения 514
Фосфолипиды 279
Фоторецепторы 102

Хеморецепторы 103
Хиломикроны 315
Химотрипсин 278
Холинэстераза 40
Хронаксия 25

Цианкобаламин 332
Циркадные ритмы 142
Цитоплазма 17

Эластичность 34
Электрокардиограмма 227
Энергия корма 334
— валовая 334
— обменная 335
— переваримая 335
Энтерогастрин 157
Эрекция 384
Эритропоэз 191
Эритропоэтины 158, 195
Эритроциты 189
Этология 504
Эякулят 385
Эякуляция 385

Яйцеклетка 389
Яйцепроводы 389

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение в физиологию ... 3
1.1. Предмет, цель и задачи физиологии животных ... 3
1.2. Основные разделы физиологии ... 4
1.3. Связь физиологии с другими науками ... 4
1.4. История физиологии. Развитие физиологии в России ... 5
1.5. Методы исследований в физиологии ... 13
1.6. Основные принципы структурно-функциональной организации животных ... 14
1.6.1. Основные физиологические понятия ... 14
1.6.2. Основы физиологии клетки и роль ее структур ... 16
1.6.3. Ткани организма и их свойства ... 19
1.6.3.1. Краткие сведения о тканях организма ... 19
1.6.3.2. Общие свойства тканей организма ... 21
Контрольные вопросы и задания ... 22

2. Возбудимые ткани. Физиология мышц. Физиология нервных волокон ... 23
2.1. Общая физиология возбудимых тканей ... 23
2.1.1. Законы возбуждения ... 25
2.1.2. Биоэлектрические явления ... 26
2.2. Физиология мышц ... 31
2.2.1. Поперечно-полосатые скелетные мышцы ... 31
2.2.2. Гладкие мышцы ... 37
2.3. Физиология нервов ... 38
2.4. Нервно-мышечная передача возбуждения. Синапс ... 40
Контрольные вопросы и задания ... 42

3. Нервная система. Принципы регуляции деятельности органов и систем организма. Центральная нервная система. Вегетативный отдел нервной системы ... 44
3.1. Общая характеристика нервной системы ... 44
3.2. Рефлекторный принцип деятельности нервной системы, целостного организма ... 46
3.2.1. Рефлекторная регуляция деятельности органов, систем и организма в целом ... 47
3.2.1.1. Свойства нервных центров ... 50
3.2.1.2. Координация рефлекторной деятельности ... 51
3.2.2. Деятельность нервной системы по принципу функциональных систем ... 52
3.3. Центральная нервная система. Физиологическая роль частных образований центральной нервной системы ... 58
3.3.1. Спинной мозг ... 59
3.3.2. Продолговатый мозг и варолиев мост ... 61
3.3.3. Средний мозг ... 63
3.3.4. Тонические рефлексы ... 65
3.3.5. Мозжечок ... 67
3.3.6. Ретикулярная формация ... 68
3.3.7. Промежуточный мозг ... 70
3.3.8. Подкорковые ядра, или стриопаллидум ... 74
3.3.9. Лимбическая система ... 75
3.3.10. Кора больших полушарий головного мозга ... 76
3.4. Периферический соматический отдел нервной системы ... 79
3.5. Вегетативный отдел нервной системы ... 80
3.5.1. Общая характеристика вегетативного отдела нервной системы ... 80
3.5.2. Симпатическая иннервация ... 83
3.5.3. Парасимпатическая иннервация ... 86
3.5.4. Метасимпатическая нервная система ... 88
3.5.5. Различия в строении периферического вегетативного и соматического отделов нервной системы, их эфферентного звена ... 90
3.5.6. Принцип деятельности вегетативного отдела нервной системы ... 91
Контрольные вопросы и задания ... 99

4. Сенсорные системы ... 101
4.1. Общая характеристика. Рецепторы ... 101
4.2. Интерорецепция ... 103
4.2.1. Висцерорецепция ... 103
4.2.2. Проприорецепция ... 104
4.2.3. Вестибулорецепция ... 105
4.3. Экстерорецепция ... 107
4.3.1. Болевая рецепция ... 107
4.3.2. Температурная рецепция ... 108
4.3.3. Рецепция прикосновения ... 108
4.3.4. Рецепция давления ... 109
4.3.5. Вкусовая рецепция ... 109
4.3.6. Обонятельная рецепция ... 110
4.3.7. Слуховая рецепция ... 111
4.3.8. Зрительная рецепция ... 113
Контрольные вопросы и задания ... 116

5. Высшая нервная деятельность. Условные рефлексы. Образование и торможение условных рефлексов. Типы высшей нервной деятельности ... 118
5.1. Общая характеристика высшей нервной деятельности ... 118
5.2. Образование и торможение условных рефлексов ... 119

5.3. Динамический стереотип ... 121
5.4. Типы высшей нервной деятельности ... 122
5.5. Особенности высшей нервной деятельности человека ... 125
Контрольные вопросы и задания ... 126

6. Физиология желез внутренней секреции ... 127
6.1. Общая характеристика желез внутренней секреции и гормонального статуса ... 127
6.2. Гормоны ... 129
6.2.1. Химическая природа и свойства гормонов ... 129
6.2.2. Механизм действия гормонов ... 133
6.3. Функциональная характеристика отдельных желез внутренней секреции и гормонов ... 137
6.3.1. Гипоталамус ... 137
6.3.2. Гипофиз (нижний мозговой придаток) ... 138
6.3.2.1. Аденогипофиз ... 138
6.3.2.2. Нейрогипофиз ... 141
6.3.3. Эпифиз (шишковидное тело) ... 142
6.3.4. Зобная железа (вилочковая железа, тимус) ... 143
6.3.5. Щитовидная железа ... 144
6.3.6. Паращитовидные (околощитовидные) железы ... 145
6.3.7. Надпочечники ... 146
6.3.7.1. Кора надпочечников ... 146
6.3.7.2. Мозговое вещество надпочечников ... 148
6.3.8. Островковый аппарат поджелудочной железы (панкреатические островки) ... 150
6.3.9. Половые железы ... 151
6.3.9.1. Яичники ... 151
6.3.9.2. Желтое тело ... 152
6.3.9.3. Плацента ... 153
6.3.9.4. Семенники ... 154
6.3.10. Диффузная эндокринная система и тканевые гормоны ... 155
6.3.10.1. Гастроэнтеропанкреатическая эндокринная система (ГЭП-система) ... 155
6.3.10.2. Эндокринная система других тканей и органов ... 158
6.3.11. Простагландины ... 159
6.3.12. Креаторные связи и высокопроницаемые межклеточные контакты (ВК-клеток) ... 160
Контрольные вопросы и задания ... 161

7. Кожа. Структурно-физиологическая организация ... 163
7.1. Общая характеристика кожи ... 163
7.1.1. Потовые железы ... 165
7.1.2. Сальные железы ... 166
7.1.3. Волосы ... 166
7.2. Физиологическая роль кожи ... 167
Контрольные вопросы и задания ... 169

8. Система движения ... 170
8.1. Общая характеристика системы движения ... 170
8.2. Поперечно-полосатые скелетные мышцы ... 170
8.3. Скелет. Физиология костей скелета ... 174
8.4. Приспособление тонуса и сокращений мышц к меняющимся условиям ... 176
8.4.1. Типы движения ... 178
8.4.2. Гиподинамия ... 180
Контрольные вопросы и задания ... 180

9. Система крови ... 182
9.1. Общая характеристика системы крови ... 182
9.2. Плазма крови ... 184
9.3. Обеспечение оптимальных для метаболизма массы и объема циркулирующей крови ... 186
9.3.1. Процессы, обеспечивающие оптимальные для метаболизма массу и объем циркулирующей крови ... 186
9.3.2. Приспособление оптимальных для метаболизма массы и объема циркулирующей крови к меняющимся условиям ... 188
9.4. Обеспечение оптимального для метаболизма количества форменных элементов крови ... 189
9.4.1. Эритроциты ... 189
9.4.2. Лейкоциты ... 191
9.4.3. Тромбоциты ... 194
9.4.4. Приспособление количества форменных элементов к меняющимся условиям ... 195
9.5. Свертывание крови ... 196
9.5.1. Ретракция сгустка ... 197
9.5.2. Регуляция деятельности системы, обеспечивающей свертывание крови, и противосвертывающей системы ... 198
9.6. Группы крови ... 199
Контрольные вопросы и задания ... 200

10. Иммунная система ... 202
10.1. Общая характеристика иммунной системы ... 202
10.2. Органы иммунной системы ... 203
10.2.1. Центральные органы иммунной системы ... 203
10.2.2. Периферические органы иммунной системы ... 204
10.3. Клетки иммунной системы ... 205
10.3.1. Лимфоциты ... 205
10.3.2. Фагоциты ... 206
10.4. Специфические и неспецифические защитные механизмы ... 207
10.4.1. Иммунитет. Механизмы иммунитета ... 207
10.4.1.1. Антигены ... 207
10.4.1.2. Антитела ... 208
10.4.1.3. Гуморальный иммунитет ... 209
10.4.1.4. Клеточный иммунитет ... 210
10.4.2. Неспецифические механизмы защиты ... 212
10.4.2.1. Фагоцитоз ... 212
10.4.2.2. Комплемент ... 213
Контрольные вопросы и задания ... 214

11. Система кровообращения и лимфообращения ... 215
11.1. Характеристика системы кровообращения ... 215
11.2. Сердце ... 217
11.2.1. Движение крови по сердцу ... 219
11.2.2. Проводящая система сердца ... 221
11.2.3. Сердечная мышца и ее свойства ... 222
11.2.4. Полезные результаты нагнетательной деятельности сердца ... 224
11.2.5. Внешние показатели деятельности сердца ... 225
11.3. Кровеносные сосуды ... 229
11.3.1. Функциональная значимость сосудов ... 230
11.3.2. Результаты деятельности сосудов ... 233
11.3.3. Внешние проявления деятельности сосудов ... 235
11.3.4. Микроциркуляция ... 237
11.3.5. Особенности кровоснабжения и его регуляция в отдельных органах ... 239
11.4. Приспособление нагнетательной деятельности сердца и тонической деятельности сосудов к меняющимся условиям ... 241
11.5. Лимфатическая система. Образование лимфы. Лимфообращение ... 244
11.5.1. Характеристика лимфатической системы ... 244
11.5.2. Образование и движение лимфы ... 246
11.5.3. Регуляция лимфообразования и лимфообращения ... 247
Контрольные вопросы и задания ... 248

12. Система дыхания ... 249
12.1. Характеристика системы дыхания ... 249
12.2. Структурно-физиологические особенности органов системы дыхания. Процессы системы дыхания ... 250
12.3. Регуляция оптимального для метаболизма газового состава организма ... 255
12.4. Внешние показатели системы дыхания ... 257
12.5. Особенности системы дыхания у птиц ... 258
Контрольные вопросы и задания ... 262

13. Система пищеварения ... 263
13.1. Общая характеристика системы пищеварения ... 263
13.2. Прием корма. Регуляция приема корма ... 264
13.3. Физико-химическое превращение веществ корма в пищеварительном аппарате ... 269
13.3.1. Двигательная деятельность желудка и кишечника ... 270
13.3.2. Регуляция сократительной деятельности желудка и кишечника ... 273
13.3.3. Секреция и состав слюны, желудочного сока, поджелудочного сока, желчи, кишечного сока ... 275
13.3.3.1. Слюнные железы ... 275
13.3.3.2. Желудочные железы ... 276
13.3.3.3. Поджелудочная железа ... 278
13.3.3.4. Секреторный аппарат печени ... 279
13.3.3.5. Кишечные железы ... 281

13.3.4. Регуляция секреторной деятельности пищеварительных желез ... 282
13.3.5. Превращение питательных веществ корма ... 284
13.3.6. Особенности желудочного и кишечного пищеварения лошадей ... 289
13.3.7. Особенности желудочного и кишечного пищеварения свиней ... 291
13.3.8. Особенности желудочного и кишечного пищеварения кроликов ... 293
13.4. Всасывание продуктов превращения питательных веществ корма и освободившихся минеральных веществ и витаминов в пищеварительном аппарате ... 294
13.5. Особенности пищеварения птиц ... 298
13.5.1. Структурные особенности ... 299
13.5.2. Физиологические особенности ... 302
13.6. Система, обеспечивающая акт дефекации ... 307
Контрольные вопросы и задания ... 308

14. Система обмена веществ и энергии ... 310
14.1. Физиологическое понятие обмена веществ и энергии. Общая характеристика системы обмена веществ и энергии ... 310
14.2. Превращение и использование всосавшихся белков ... 312
14.3. Превращение и использование всосавшихся липидов ... 315
14.4. Превращение и использование всосавшихся углеводов ... 317
14.5. Регуляция обмена белков, жиров и углеводов ... 318
14.6. Поддержание в крови оптимальных для метаболизма концентраций минеральных веществ. Значение макро- и микроэлементов ... 320
14.6.1. Макроэлементы ... 321
14.6.2. Микроэлементы ... 323
14.6.3. Механизм поддержания относительного постоянства содержания макро- и микроэлементов в крови ... 326
14.7. Поддержание оптимального для метаболизма количества внеклеточной воды ... 327
14.7.1. Значение воды ... 327
14.7.2. Регуляция обмена воды ... 328
14.8. Поддержание в крови оптимальных для метаболизма концентраций витаминов и их роль ... 329
14.8.1. Жирорастворимые витамины ... 330
14.8.2. Водорастворимые витамины ... 331
14.9. Витаминоподобные соединения ... 332
14.10. Антивитамины ... 333
14.11. Обмен энергии ... 333
14.11.1. Освобождение энергии ... 334
14.11.2. Распределение, использование и превращение освободившейся энергии веществ корма ... 334
14.11.3. Регуляция освобождения и использования энергии ... 338
Контрольные вопросы и задания ... 341

15. Система, поддерживающая оптимальную для метаболизма организма температуру тела ... 343
15.1. Характеристика системы, поддерживающей оптимальную для метаболизма организма температуру тела ... 343
15.2. Регуляция поддержания температуры тела ... 345
Контрольные вопросы и задания ... 346

16. Система почек и мочевыводящих путей ... 347
16.1. Выведение из организма чужеродных веществ и нелетучих продуктов обмена. Поддержание кислотно-основного равновесия, постоянства условий внутренней среды организма ... 347
16.1.1. Почки. Нефроны — структурно-физиологические единицы почек ... 348
16.1.2. Почечные процессы ... 352
16.1.3. Выделение из организма чужеродных веществ и нелетучих продуктов обмена. Поддержание кислотно-основного равновесия в крови ... 356
16.1.4. Поддержание постоянства содержания внеклеточной воды ... 360
16.1.5. Поддержание постоянства уровня натрия во внеклеточных жидкостях ... 363
16.1.6. Поддержание постоянства уровня и соотношения различных биологически активных ионов во внеклеточных жидкостях ... 364
16.1.7. Поддержание уровня питательных веществ и промежуточных продуктов обмена во внутренней среде организма ... 365
16.1.8. Обезвреживание и выделение из организма токсических веществ ... 366
16.1.9. Поддержание артериального давления ... 367
16.1.10. Поддержание количества форменных элементов крови ... 368
16.2. Система мочевыведения ... 370
16.2.1. Моча ... 370
16.2.2. Выведение мочи из организма ... 374
Контрольные вопросы и задания ... 377

17. Половая система ... 379
17.1. Физиология мужской половой системы ... 379
17.1.1. Образование спермиев ... 382
17.1.2. Половое ритуальное поведение. Совокупление ... 384
17.1.3. Выведение спермиев и секретов придаточных половых желез ... 385
17.2. Физиология женской половой системы ... 387
17.2.1. Развитие яйцеклеток в яичниках ... 389
17.2.1.1. Приспособление фолликулоовогенеза к складывающимся условиям ... 391
17.2.1.2. Половой цикл. Половое ритуальное поведение ... 392
17.2.2. Совокупление. Оплодотворение ... 394
17.2.3. Беременность. Механизм регуляции перестройки состояния и деятельности органов при беременности ... 397
17.2.4. Роды ... 401
17.2.4.1. Послеродовой период ... 403

17.2.4.2. Механизм регуляции родов ... 404
17.3. Особенности половой системы домашней птицы ... 405
17.3.1. Половая система самцов птиц ... 405
17.3.2. Половая система самок птиц ... 406
17.3.2.1. Развитие яйцеклеток ... 406
17.3.2.2. Оплодотворение ... 408
17.3.2.3. Формирование яйца и яйцекладка. Яйцо ... 408
17.3.3. Инкубация и высиживание ... 411
Контрольные вопросы и задания ... 411

18. Система лактации ... 413
18.1. Характеристика системы лактации ... 413
18.2. Образование молока ... 417
18.2.1. Факторы, определяющие интенсивность образования молока ... 419
18.2.2. Приспособление молокообразования к меняющимся условиям ... 420
18.3. Распределение, накопление и удержание образующегося молока в емкостной системе молочной железы и их регуляция ... 422
18.4. Выведение молока при доении и сосании ... 424
18.4.1. Молокоотдача ... 424
18.4.2. Извлечение молока из цистерны (сосание и доение) ... 426
18.4.3. Механизм регуляции молоковыведения ... 428
18.5. Молозиво. Молоко. Остаточное молоко ... 431
Контрольные вопросы и задания ... 432

19. Структурно-функциональное становление систем у животных в антенатальный и ранний постнатальный периоды онтогенеза ... 434
19.1. Структурно-функциональное становление систем в антенатальный период онтогенеза ... 435
19.2. Функциональные особенности и возможности физиологически зрелых новорожденных животных ... 448
19.2.1. Деятельность нервной системы ... 449
19.2.2. Деятельность желез внутренней секреции ... 451
19.2.3. Деятельность системы пищеварения ... 452
19.2.4. Обмен веществ ... 457
19.2.4.1. Обмен белков, липидов и углеводов ... 458
19.2.4.2. Обмен воды, витаминов и минеральных веществ ... 459
19.2.5. Обмен энергии и теплорегуляция ... 460
19.2.6. Функционирование системы дыхания и кровообращения ... 464
19.2.7. Система крови ... 466
19.2.8. Деятельность почек ... 467
19.3. Структурно-химическое и функциональное совершенствование органов и систем у новорожденных животных в раннем постнатальном онтогенезе ... 469
19.3.1. Деятельность нервной системы ... 470
19.3.2. Совершенствование структурно-химической организации тканей органов ... 472
19.3.3. Совершенствование деятельности эндокринной системы ... 474

19.3.4. Совершенствование деятельности системы пищеварения 475
19.3.5. Совершенствование обмена веществ 481
19.3.6. Совершенствование обмена энергии 482
19.3.7. Стабилизация показателей крови 483
19.3.8. Совершенствование систем кровообращения и дыхания 484
19.3.9. Совершенствование деятельности почек 485
19.3.10. Совершенствование механизмов резистентности 487
Контрольные вопросы и задания 488

20. Поддержание оптимальной структурно-физиологической организации клеток тканей органов 489

21. Физиология адаптационных процессов 491
21.1. Общая характеристика 491
21.2. Основные закономерности индивидуальной адаптации 492
Контрольные вопросы и задания 496

22. Природные факторы окружающей среды и реакция организма на их действие 497
Контрольные вопросы и задания 503

23. Этология животных 504
23.1. Введение в этологию 504
23.1.1. Предмет этологии. Связь этологии с высшей нервной деятельностью 504
23.1.2. Методы этологии 506
23.1.3. История этологии 506
23.1.4. Целенаправленная адаптивная форма поведения, обусловленная врожденными механизмами 510
23.1.5. Классическая этология. Основные концепции и модели 512
23.1.6. Классическая зоопсихология 513
23.2. Формы и системы поведения 514
23.3. Эволюция форм поведения в филогенезе 523
23.3.1. Таксисы 523
23.3.2. Рефлексы 524
23.3.3. Инстинкты 524
23.4. Обучение 528
23.4.1. Приобретенные формы поведения на основе научения 528
23.4.2. Формы научения 529
23.5. Детерминанты поведения. Составляющие поведения. Эмоции 534
23.6. Индивидуальные формы поведения 536
23.7. Формы общественного поведения 538
23.7.1. Взаимодействие животных внутри групп 538
23.7.2. Коммуникация между животными 540
23.8. Структура сообществ животных 543
23.8.1. Лошади 543
23.8.2. Жвачные 544
23.8.3. Свиньи 545
23.8.4. Псовые 546
Контрольные вопросы и задания 547

Термины и определения 548

Приложение 584

Предметный указатель 588

Учебное издание

Лысов Виктор Федорович, Ипполитова Татьяна Владимировна, Максимов Владимир Ильич, Шевелев Николай Серафимович

ФИЗИОЛОГИЯ И ЭТОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Учебник для вузов

Художественный редактор *В. А. Чуракова*
Компьютерная верстка *С. И. Шаровой*
Корректор *О. М. Стерлядникова*
Компьютерная графика *К. В. Максимова*

Сдано в набор 12.10.10. Подписано в печать 20.05.11. Формат 60×88 $^{1}/_{16}$.
Бумага офсетная. Гарнитура Ньютон. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 37,24+0,49 цв. вкл.). Изд. № 10.
Тираж (1-й завод: 1—700 экз.). Заказ № 572.

ООО «Издательство «КолосС»,
101000, Москва, ул. Мясницкая, д. 17.
Почтовый адрес: 129090, Москва, Астраханский пер., д. 8.
Тел. (495) 680-99-86, тел./факс (495) 680-14-63, e-mail: sales@koloss.ru,
наш сайт: www.koloss.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ООО «Марийское Рекламно-издательское полиграфическое предприятие»
424020, г. Йошкар-Ола, ул. Машиностроителей, 8 г.

Уважаемые читатели !

В издательстве «КолосС» имеются в продаже учебники для студентов вузов

Практикум по физиологии и этологии животных
Лысов В. Ф., Ипполитова Т. В., Максимов В. И. и др.

Второе издание «Практикума по физиологии и этологии животных» отражает современный уровень развития физиологии как науки с учетом требований производственного процесса, а также последних достижений в области биохимии, биофизики и биотехнологии.

В практикуме (соответствует программе по физиологии и этологии животных, утвержденной Министерством образования и науки РФ) изложены на современном методическом уровне в систематизированном виде формы и методики выполнения лабораторных и практических работ по физиологии и этологии животных в соответствии с закономерностями деятельности систем организма, а также принципы работы, возможности и правила использования приборов.

Описаны методы исследования, методические приемы для оценки физиологических функций, поведения и адаптации животных.

Предназначен для студентов высших учебных заведений по направлениям подготовки и специальностям «Ветеринария», «Зоотехния», других биологических специальностей, слушателей ФПК — препадавателей высших учебных заведений.

Физиологические основы поведения и дрессировки собак
Гельберт М. Д.

Рассмотрены механизмы и роль рефлексов в поведении и дрессировке собак; формирование чувств в ответ на раздражения; виды врожденного и приобретенного поведения и их использование в дрессировке; слагаемые дрессировки как искусства управления поведением; нарушения высшей нервной деятельности и поведения вследствие несоблюдения правил дрессировки. Второе издание (1-е вышло в 2005 г.) дополнено современными сведениями по физиологии высшей нервной деятельности животных.

Для студентов вузов по специальности «Зоотехния», также представляет интерес для кинологов.